

Didier Paugy
Christian Lévêque



LE LAC VICTORIA

Un écosystème
bouleversé par l'Homme

Le lac Victoria

Le lac Victoria

Un écosystème bouleversé par l'Homme

Didier Paugy et Christian Lévêque


Éditions

éditions
des archives
contemporaines 

Copyright © 2018 Éditions des archives contemporaines / Institut de recherche pour le développement

Tous droits de traduction, de reproduction et d'adaptation réservés pour tous pays. Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit (électronique, mécanique, photocopie, enregistrement, quelque système de stockage et de récupération d'information) des pages publiées dans le présent ouvrage faite sans autorisation écrite de l'éditeur, est interdite.

Éditions des archives contemporaines

41, rue Barrault

75013 Paris (France)

www.archivescontemporaines.com

Institut de recherche pour le développement (IRD)

Le Sextant

44, boulevard de Dunkerque

CS 90009

13572 Marseille cedex 02 (France)

www.ird.fr

ISBN EAC : 9782813002945

ISBN IRD : 9782709926485

Illustration de couverture : © Hawiphotography

Cet ouvrage a bénéficié du soutien de l'Agence universitaire de la francophonie

Avertissement : Les textes publiés dans ce volume n'engagent que la responsabilité de leurs auteurs. Pour faciliter la lecture, la mise en pages a été harmonisée, mais la spécificité de chacun, dans le système des titres, le choix de transcriptions et des abréviations, l'emploi de majuscules, la présentation des références bibliographiques, etc. a été le plus souvent conservée.

Avant-propos

Pourquoi un livre sur le lac Victoria et pourquoi un ouvrage en français lorsque les trois pays qui le bordent sont tous anglophones ?

Le lac Victoria, la plus vaste collection d'eau douce tropicale du monde, n'est pas, à proprement parler, un lac de rift, ce qui le rend original par rapport aux autres grands lacs d'Afrique de l'Est. Il remplit une cuvette peu profonde située entre les deux branches du rift. De ce point de vue, toute proportion gardée, il est assez proche du lac Tchad. D'ailleurs, sur le plan ichtyologique, hormis les essaims de cichlidés, la faune de ces deux lacs est d'origine nilotique. Même s'ils ne sont pas situés à la même altitude, ces deux lacs subissent plus ou moins les mêmes contraintes climatiques, ce qui rend la comparaison de leur fonctionnement assez intéressante.

Excepté le livre de Tij Goldschmidt¹ qui relate l'expérience d'un scientifique qui essaie de comprendre comment l'intervention humaine conduit, selon lui, à altérer la diversité des espèces, il n'existe pas d'ouvrage de synthèse concernant cet immense système grand comme l'Irlande.

Certes, les publications concernant le lac Victoria sont très nombreuses, et au cours des 50 premières années du XX^e siècle, les chercheurs se sont attachés à identifier et différencier les très nombreuses espèces de cichlidés haplochromines et à décrire les processus limnologiques qui contrôlent la production primaire, base de la chaîne alimentaire. À partir du début des années 1960, les auteurs, sensibilisés par la disparition de certaines espèces d'haplochromines, se sont alors essentiellement intéressés à comprendre et identifier les causes de cette érosion ; augmentation de la pollution ou introduction d'espèces allochtones par exemple. Enfin, depuis l'avènement de la biologie moléculaire, les études concernant la génétique et la phylogénie des espèces se multiplient.

Sans en avoir fait le décompte exact, on peut estimer que le nombre de publications avoisinent, sinon dépassent le millier. La quasi-totalité est en anglais, et aucun travail ne fait de synthèse globale. D'où notre idée de résumer l'ensemble des connaissances pour les lecteurs francophones qui connaissent assez peu cet écosystème exceptionnel, en dehors de la campagne médiatique qui a entouré le film de Hubert Sauper *Le*

1. *Le vivier de Darwin. Un drame dans le lac Victoria*, Paris, Le Seuil, collection « Science ouverte », 2003, 304 p. [titre original en néerlandais, paru en 1994 : *Darwins hofvijver*].

Cauchemar de Darwin dans lequel la plupart des scientifiques et des connaisseurs de l'Afrique ne se sont pas vraiment reconnus.

Notre propos n'est pas de polémiquer autour de cette allégorie altermondialiste, mais d'essayer, à l'aide de mots simples, de faire comprendre comment le lac Victoria et son fonctionnement ont évolué depuis que le chemin de fer a permis de relier, au tout début des années 1900, cette région enclavée à Mombasa sur la côte de l'océan Indien. C'est en effet l'apparition du rail qui est le point de départ de l'essor économique de la région et en conséquence de son explosion démographique.

Ce livre est divisé en six grandes parties dans lesquels se distribuent seize chapitres.

La première partie est consacrée aux événements importants du passé. C'est, en effet, dans cette région que l'on a découvert certains des premiers hominidés comme *Lucy* et *Orrorin*. La richesse et l'ancienneté des fossiles humains et animaux qui ont été découverts dans cette région d'Afrique l'ont désigné, de manière un peu abusive peut-être, comme le berceau de l'humanité. La théorie de l'*East Side Story* qui a longtemps prévalu, est désormais obsolète depuis la découverte de *Toumaï* dans le bassin tchadien. Quoi qu'il en soit, le Rift reste un lieu emblématique pour l'histoire de l'homme. Puis, depuis la plus haute antiquité, la découverte des sources du Nil, le Grand Fleuve des Égyptiens, a toujours hanté les rêves et Néron avait très tôt dépêché une expédition qui atteint la région du Sudd, au sud de Khartoum. Cette vaste étendue marécageuse est alimentée par des centaines de bras dont l'un d'entre eux devait être le Nil. Mais lequel ? Ptolémée, visionnaire ou parfaitement renseigné, suggère alors que le Père des Fleuves est issu de deux lacs, ce qui sera effectivement démontré... 1 700 années plus tard par Speke en 1862. Les changements environnementaux observés, au cours des temps, ont été accompagnés et ont été parfois dépendants de la succession des peuplements qui se sont succédés depuis environ 100 000 ans. Nous avons succinctement résumé l'histoire des civilisations qui ont vécu au bord du lac. Les ethnies actuelles, initialement nomades et issues des *Nilotes de l'Est*, se sont engouffrées dans le goulet du nord du Rift, il y a environ 3 000 ans. Depuis, productrices de leur propre nourriture, elles se sont pour la plupart sédentarisées, même si un nomadisme de faible ampleur demeure encore chez certains éleveurs comme les *Masaï*. Dans cette première partie nous faisons enfin un rapide historique des recherches scientifiques dédiées à la pêche et aux poissons. C'est au milieu des années 1920, que les autorités coloniales, confrontées à la chute des captures des espèces les plus appréciées, se sont inquiétées du devenir des stocks de poissons du lac. Depuis, les équipes de recherche se succèdent, chacune avec ses spécialités : taxinomie, écologie, phylogénie... Depuis les années 1960, une attention particulière a été donnée à l'impact que l'introduction de la perche du Nil a pu avoir sur les populations de cichlidés endémiques.

La deuxième partie fait référence au système lacustre proprement dit avant que l'influence de l'homme se fasse sentir de façon prépondérante. Le chapitre 5 expose les principales caractéristiques environnementales du lac. La description tient compte des observations faites avant les années 1960, donc antérieurement aux importantes modifications induites par les activités humaines. Si la région du lac Victoria constitue pour les paléontologues un véritable laboratoire pour « l'évolution géobiologique », les ichtyologues y trouvent également leur compte étant donné la grande diversité et

le haut degré d'endémisme de la faune aquatique. Comme d'autres grands lacs de la région, il constitue d'ailleurs ce que l'on a coutume d'appeler le « vivier de Darwin », véritable laboratoire naturelle où l'on peut, entre autres, étudier les processus d'évolution et de spéciation. Nous décrivons ce vivier de cichlidés ainsi que l'ensemble des autres espèces de poissons qui lui sont associées. Les organismes qui peuplent le lac Victoria sont directement sous la dépendance des conditions de milieu dans lesquelles elles évoluent. Un point de référence en quelque sorte. En complément, nous montrons que lors de la première partie du XX^e siècle, le lac Victoria était un système biologique très productif dont pouvaient se nourrir les populations riveraines. Nous y décrivons les principaux compartiments du système biologique et en corollaire l'évolution des chaînes trophiques. L'eutrophisation du lac qui s'en est suivie est un constat évident depuis près de cinquante ans maintenant, mais comment ce lac en est-il arrivé à cet état de dégradation ?

C'est ce que traite la troisième partie où nous évoquons « un lac sous influence ». Le chapitre 8 énumère les principales causes qui ont contribué à cette eutrophisation, et au-delà, quelles en ont été les conséquences sur la dynamique du système lacustre, d'autant que le débat porte essentiellement sur le rôle respectif de l'eutrophisation et de l'introduction d'espèces puisque, pour certains, seules les espèces allochtones, et particulièrement la perche du Nil, sont la cause principale de l'érosion de la biodiversité des cichlidés endémiques. Dans cette discussion, il faut d'abord savoir pourquoi il y a eu des introductions d'espèces et pourquoi certaines d'entre elles ont proliféré. Le chapitre 9 essaie de répondre à ces questions. Comme, parmi les espèces introduites, la plus incriminée est la perche du Nil, nous dressons un portrait de cette espèce et nous montrons que dans tous les systèmes où elle est naturellement présente, elle n'est pas l'ogre qui dévore toutes les autres espèces. Cependant, force est de constater que beaucoup d'espèces de cichlidés endémiques du lac ont disparu peu de temps après l'introduction de la perche. Le raccourci est aisé et on a évidemment attribué la disparition des haplochromines à la présence du prédateur. Dans le chapitre 10, nous verrons que c'est en partie vrai, mais que le déclin des proies n'est pas uniquement dépendant de la prédation et que celle-ci n'est peut-être pas la cause majeure du déclin des populations de cichlidés. Pour conclure cette partie, nous consacrons un ultime chapitre aux controverses qui ont prévalu à une certaine époque et aux perspectives d'évolution à moyen terme de l'écosystème. Nous ne pouvions pas laisser de côté la polémique suscitée par le film de H. Sauper *Le Cauchemar de Darwin*. Le chapitre 11 résume notre opinion qui est beaucoup plus nuancée que la thèse catastrophique suggérée par le réalisateur.

La quatrième partie est entièrement consacrée à la pêche. Le chapitre 12 fait une revue de l'ensemble des techniques observées, un inventaire à la Prévert en quelque sorte. Cependant, un lien les unit et on montre que chacune est adaptée à une pêche particulière et que chaque engin est ajusté aux espèces cibles. Enfin, nous montrons combien les techniques et les embarcations ont évolué au cours des années. Elles sont évidemment liées au progrès, mais elles sont également dépendantes des espèces nouvellement rencontrées. Depuis les premières observations, la composition des captures a profondément changé. Le chapitre 13 montre comment on est progressivement passé d'une pêche de subsistance basée sur les espèces autochtones à une activité quasi in-

dustrielle fondée sur trois espèces dominantes, dont deux ont été introduites il y a une cinquantaines d'années. En termes économiques, ces trois espèces n'ont pas la même valeur. Le chapitre 14 décrit le statut particulier de chacune. Alors que la perche du Nil, essentiellement destinée à l'exportation, permet d'avoir des revenus convenables qui peuvent être également améliorés grâce à la valorisation des sous-produits de moindre valeur, le tilapia du Nil rapporte assez peu en définitive. Enfin, la pêche des sardines du lac est une filière récente. Une fois séchés, ces poissons servent majoritairement à l'alimentation animale car la qualité du produit est souvent de qualité médiocre.

Dans la cinquième partie, nous essayons d'analyser les perspectives que l'on peut envisager pour l'avenir du lac Victoria. À cet effet, dans le chapitre 15 nous montrons que le système écologique évolue en permanence en ajustant son fonctionnement. Mais, l'écologie a du mal à fournir des explications étayées aux changements qui sont intervenus, car le fonctionnement du lac reste pour l'essentiel une boîte noire, et les capacités de prédictions restent limitées. On doit donc se contenter d'observer que les systèmes écologiques sont loin d'être statiques et que les espèces déploient en permanence des stratégies adaptatives pour répondre aux fluctuations de l'environnement. On est loin des théories caduques des équilibres biologiques et il faut se rendre à l'évidence selon laquelle les écosystèmes évoluent selon des trajectoires sans jamais revenir à leur structure initiale.

Enfin, dans la dernière partie, le chapitre 16, nous nous laissons aller à quelques pronostics assez pessimistes quant à l'avenir du lac Victoria car, compte tenu de la démographie galopante, on voit mal comment la pollution et la surexploitation des stocks pourraient s'infléchir. Selon nous, le problème de base reste la pauvreté des communautés riveraines et leur responsabilisation est étroitement dépendante de cette condition.

Nous espérons qu'à travers cet ouvrage, le lecteur comprendra mieux les multiples processus qui contribuent aux fonctionnements de cet écosystème. Nous employons fonctionnements au pluriel, car le lac Victoria est un système hétérogène dont l'organisation, très complexe, tant dans l'espace que dans le temps, évolue en permanence. De même, au travers de cette lecture chacun comprendra que l'évolution du système et de la faune qu'il abrite ne dépend pas que d'un seul paramètre mais est sous la contrainte de variables multiples dont le facteur commun est, de toute évidence, lié à la démographie exponentielle qui prévaut en Afrique en générale, mais plus encore dans cette région.

★

Nous dédions cet ouvrage à Frans Witte (1950-2013) qui a consacré une large partie de sa carrière scientifique à observer et décrire la variation, l'écologie et l'évolution des espèces d'haplochromines du lac Victoria. Ses travaux constituent, à ce jour, une référence incontournable et Frans a joué un rôle fondamental au sein du HEST (*Haplochromis Ecology Survey Team*, Équipe de Recherche sur l'Écologie des Haplochromis ; Université de Leiden, Pays-Bas) dont il était le responsable depuis 1982.

Chapitre 1

Un anthroposystème dynamique

La vision statique et conservatrice d'un écosystème considéré comme un ensemble particulier d'espèces en interaction dans un environnement en équilibre est maintenant caduque. De même, compte tenu de ses dimensions, le lac Victoria ne peut être considéré comme un système homogène, mais plutôt comme un patchwork dans lequel les conditions environnementales varient, tant dans le temps que dans l'espace. En réalité, les écosystèmes évoluent en permanence sous la contrainte de divers facteurs d'origine naturelle ou anthropique. Ces changements ne sont souvent perceptibles que sur des échelles de temps de plusieurs années. C'est ce que nous enseignait Magnuson (1990) en nous parlant du « présent invisible » à propos des grands lacs nord-américains.

★

La dynamique à long terme d'un système aquatique tel que le lac Victoria est sous la contrainte de nombreux facteurs qui agissent à différentes échelles d'espace et de temps :

- Les changements climatiques ne sont pas un fait nouveau, et ils ont fortement marqué l'histoire des systèmes aquatiques sur le long terme. Ils agissent tout à la fois sur la température, le régime hydrologique, l'extension des milieux lacustres, etc. La biodiversité actuelle est en réalité l'héritage de ces changements permanents, et non celui d'un supposé état d'équilibre.
- Les changements de composition des peuplements biologiques résultent de la dynamique des populations : extension de l'aire de distribution des espèces ou introductions d'espèces, volontaires ou accidentelles, par l'homme, par les animaux, par les événements géologiques qui ont isolé ou au contraire assuré la connexion entre bassins hydrographiques. Ces changements peuvent se manifester aussi bien par l'apparition de nouvelles espèces dans l'hydrosystème, que par la disparition d'espèces (Beisel & Lévêque, 2010).
- Les changements liés aux activités humaines qui affectent de nombreux hydrosystèmes à l'exemple de l'eutrophisation, des pollutions diverses, des barrages,

des extractions d'eau, mais aussi de la pêche, etc. Ces changements peuvent être le résultat d'activités à des échelles locales, régionales ou globales.

1 De l'écosystème à l'anthroposystème

On trouve de manière récurrente dans la littérature scientifique, l'affirmation selon laquelle les écosystèmes aquatiques sont les plus menacés de la planète par les activités humaines. Dans cet esprit, on peut parler classiquement du lac Victoria comme d'un écosystème naturel soumis aux impacts (nécessairement négatifs...) des activités humaines, et beaucoup d'auteurs et de médias ne s'en sont pas privés. Cette démarche, qui consiste à stigmatiser les activités humaines, est fortement teintée d'idéologie. Il n'en reste pas moins que les comportements humains ne sont pas exempts de critiques. Et le lac Victoria en offre quelques exemples caricaturaux.

En bref, à l'échelle temporelle du millénaire, le lac Victoria a été fortement marqué par les changements du climat qui ont pu conduire à un quasi assèchement, et dont les effets pourraient se faire sentir de nouveau dans les décennies futures. À l'échelle du siècle dernier cette fois, le lac Victoria a été soumis à deux principaux facteurs de forçage d'origine anthropique (*driving factors*) : les activités de pêche, y compris les introductions d'espèces, et l'eutrophisation.

En effet, les ressources naturelles du lac Victoria et de son bassin ont attiré sur ses rives des populations humaines¹. Leurs activités de subsistance ont progressivement modifié l'environnement lacustre. Puis, avec le développement des cultures de rente, une nouvelle main-d'œuvre s'est installée, créant de nouveaux marchés pour la pêche notamment. La demande accrue en poisson, et l'introduction d'engins de pêche plus performants, ont rapidement épuisé les stocks disponibles. D'où l'idée d'introduire de nouvelles espèces supposées pallier à l'épuisement des stocks natifs. Ces espèces se sont bien installées dans le lac au point d'éliminer bon nombre d'espèces indigènes. Simultanément, les pollutions issues de l'agriculture, de l'industrie, et du développement urbain, qui se sont accumulées dans le lac, sont à l'origine du phénomène d'eutrophisation qui a modifié la qualité de l'eau. Certaines espèces en ont souffert, d'autres au contraire semblent avoir profité d'une production primaire accrue pour se développer en abondance à l'exemple des crevettes et du petit cyprinidé pélagique *Rastrineobola argentea* ou *dagaa*. La prolifération du *Lates* qui se nourrit des petits cichlidés endémiques a été en partie responsable de leur raréfaction, ce qui a suscité beaucoup d'émotion dans les milieux conservationnistes. Et la plupart des autres espèces de poissons indigènes ont également fortement régressé, à l'exception du tilapia introduit, *Oreochromis niloticus*. Mais le plus paradoxal, est que, actuellement, la production de la pêche, basée essentiellement sur quelques espèces, a décuplé par rapport aux années 1970. La pêche du *Lates* est à l'origine d'un marché d'exportation qui a, modifié les circuits commerciaux et sociaux et nécessité la construction d'usines de conditionnement. Pour les alimenter, on a intensifié la pêche des perches du Nil, à tel point que l'on parle maintenant de surexploitation. Ainsi, Getabu *et al.* (2003) ont montré, lors de campagnes hydroacoustiques, que la biomasse des *Lates* avait décliné

1. Rappelons qu'autour du lac on dénombrait 4,6 millions d'habitants en 1932 et que la population actuelle dépasse 35 millions (estimée à 47 millions en 2015) (UNEP, 2008).

de 50 % entre 1999 et 2001. Ils attribuent cette baisse à la pression de pêche, tout en mentionnant que les facteurs environnementaux ont pu également jouer un rôle. Une hypothèse contestée par Kolding *et al.* (2008) qui considèrent, quant à eux, que le principal responsable du déclin de *Lates* est l'eutrophisation, pas la pêche, malgré l'augmentation de l'effort de pêche.

La pêche aux *dagaa* a, quant à elle, attiré de nombreux pêcheurs au lamparo. La production s'exporte elle aussi en grande partie. La bonne nouvelle, pour les naturalistes, est que depuis quelques années, une partie des petits cichlidés endémiques qui semblaient avoir disparu, est réapparue dans les eaux du lac !

Le concept d'anthroposystème

Le concept d'anthroposystème tente de dépasser la vision écocentrique. Il se définit comme un système interactif entre deux ensembles constitués par un (ou des) sociosystème(s) et un (ou des) écosystème(s) naturel(s) et/ou artificialisé(s) s'inscrivant dans un espace géographique donné et évoluant avec le temps. Ces écosystèmes sont occupés, aménagés et utilisés par les sociétés qui y vivent et utilisent cet espace. L'anthroposystème est donc un système hybride et dynamique qui s'inscrit sur une trajectoire dans un espace-temps (Lévêque *et al.*, 2003).

Le concept d'anthroposystème se démarque ainsi à la fois de l'approche d'origine naturaliste (écosystème) et des approches purement sociales (sociosystème ou système socio-économique) ou géographiques (géosystème). D'un point de vue fonctionnel, l'anthroposystème implique une co-évolution des systèmes naturels et sociaux au fil du temps.

Généralement, la démarche qui consiste à stigmatiser les activités humaines, est fortement teintée d'idéologie. Elle suppose implicitement qu'il existe une démarcation entre homme et nature et que la biodiversité se porterait beaucoup mieux si l'homme ne modifiait pas les systèmes écologiques. La réalité est toute autre car l'homme interagit avec la nature. Il doit à la fois s'en protéger et en tirer profit. Il doit l'aménager en fonction de ses besoins sans pour autant tuer la poule aux œufs d'or. Un système écologique modifié n'est pas nécessairement un système dégradé. Pour preuve, la Camargue, ce milieu complètement artificialisé, est pourtant perçu comme un haut lieu de naturalité en France.

Quand une ressource est disponible, comme c'est le cas pour les poissons, la tendance est de l'exploiter le plus rapidement possible, sans trop se préoccuper des conditions de sa durabilité. Ce comportement est très répandu dans tous les milieux aquatiques, où les tentatives de régulation des pêches sont en général inapplicables et inopérantes. On peut le regretter, mais c'est un fait ! D'autre part, dans tous les endroits du monde, on se trouve confronté à des problèmes de pollution consécutifs à l'utilisation non raisonnée d'intrants et de pesticides agricoles, mais aussi à des rejets domestiques et industriels non contrôlés. En Europe, on ne sait pas gérer les pollutions diffuses. Quant aux pollutions domestiques et

industrielles, si elles sont en grande partie contrôlées, c'est au prix d'investissements fort coûteux que les pays africains n'ont pas les moyens de s'offrir. Sans fatalisme, nous devons néanmoins regarder les réalités en face et ne pas sombrer dans les discours vertueux et moralisateurs !

La nature n'est ni hostile ni généreuse, elle est indifférente. Il y a des hommes qui essaient de vivre, avec les moyens dont ils disposent, dans un environnement qui leur est parfois hostile, mais dont ils tirent certains profits. Ils exploitent des ressources naturelles, modifient les systèmes écologiques en place et, sans aucun doute, commettent certains abus. Il est absolument regrettable que des poissons endémiques disparaissent. Mais il est tout aussi regrettable que des hommes continuent à vivre dans des conditions précaires, alors que les pays développés sont surtout préoccupés de protection de la biodiversité.

2 L'écosystème lacustre

Le lac Victoria, qui est le deuxième lac du monde par sa surface (après le lac Supérieur²), est habituellement classé parmi les grands lacs d'Afrique de l'Est. Mais il est bien différent des lacs Tanganyika et Malawi qui sont des lacs profonds, occupant des fossés d'effondrement (lacs de rift), isolés depuis des millions d'années, et qui ont parfois connu d'importantes fluctuations de niveau mais ne semblent pas s'être asséchés (Gasse, 2009). Au contraire, le lac Victoria est un lac moyennement profond (maximum 84 m pour une moyenne de 40 m), relativement jeune (500 000 ans) et qui se serait en partie asséché il y a 17 000 ans (pour plus de détail, voir le chapitre 2, « Origine et genèse d'un grand lac tropical »).

Un lac n'est pas un système homogène, mais une mosaïque d'habitats qui ont chacun leurs caractéristiques et leur dynamique propre. En l'occurrence, le lac Victoria possède une vaste zone littorale en relation avec de grandes zones marécageuses, une zone pélagique, des fonds rocheux, sableux ou vaseux. Les communautés s'organisent en fonction de la profondeur, du type de substrat et de l'éloignement à la côte. Cette hétérogénéité participe à ce que certains appellent la résilience, c'est-à-dire la capacité à faire face à des stress et à des modifications de l'environnement.

Sa flore et sa faune sont riches mais de nature nilotique, connues en grande partie des autres grands bassins sahélo-soudaniens. Une exception notable cependant : la grande diversité des petits cichlidés du groupe des haplochromines représentés par des foules d'espèces équivalentes à celles observées dans les lacs Tanganyika et Malawi. C'est la disparition de nombreuses espèces de cichlidés, suite à l'introduction du *Lates*, mais aussi en raison de l'eutrophisation du lac, qui a été à l'origine d'une mobilisation de la communauté scientifique et des associations de protection et de conservation de la nature.

2. D'un point de vue juridique, la mer Caspienne est considérée comme un lacet non comme une mer. De même, on peut considérer que les lacs Huron et Michigan ne constituent qu'une identité. Dans ce cas, le lac Victoria se situe à la quatrième place.

3 Une démographie galopante

La construction d'une ligne de chemin de fer débute à Mombasa en 1896, atteint Nairobi en 1899 et se termine à Kisumu en 1901 sur la rive orientale du lac Victoria. Après la Première Guerre mondiale, la ligne principale a été poursuivie vers l'Ouganda pour atteindre Kampala en 1931. Quoi qu'en aient pensé certains détracteurs, le chemin de fer est devenu stratégiquement et économiquement essentiel pour l'Ouganda et le Kenya. Il a d'abord permis le désenclavement et le développement économique de la région du lac en permettant, l'exportation des ressources naturelles et agricoles, et l'importation de produits manufacturés tels que les filets maillants. En contrepartie, les activités économiques ont nécessité de plus en plus de main d'œuvre, entraînant une immigration importante.

L'amélioration des soins de santé sous l'administration coloniale a par ailleurs permis de réduire le taux de mortalité, entraînant un accroissement rapide de la population.

Autour du lac Victoria, la croissance de la population est significativement plus élevée (3,1 %) que dans le reste de l'Afrique (2,2 % en moyenne entre 2005 et 2010) en raison de la richesse des ressources naturelles et économiques de la région du lac (figure 1).

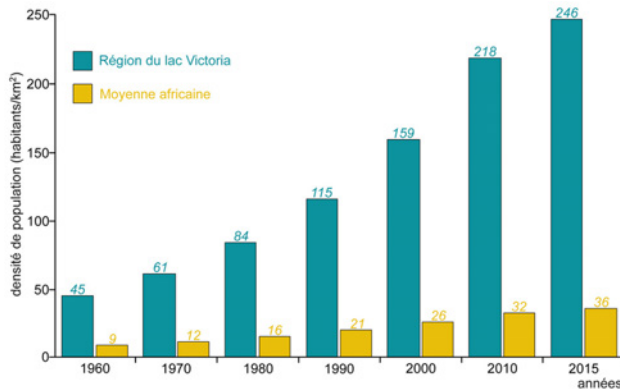


FIGURE 1 – Croissance comparée des densités de populations (projection estimée pour les années 2010 et 2015) de la moyenne africaine et autour du lac Victoria (redessiné d'après UNEP, 2008)

Autour du lac, la population, au début des années 2000, était estimée à plus de 36 millions d'habitants. Sur une bordure d'environ 100 km autour du lac, la densité de population est passée en moyenne de 60 à plus de 240 habitants par km² (figure 2), ce qui est nettement supérieur à la densité moyenne observée dans les pays riverains.

Selon certaines prévisions, la population devrait tripler, voire quadrupler, d'ici les années 2050 pour atteindre 120 à 160 millions d'habitants. Une telle augmentation entraînera bien évidemment une forte pression sur les terres cultivables et des exploitations de plus en plus petites puisque 75 % de la population subsistent désormais sur un hectare ou moins. Elle a aussi des répercussions sur l'environnement, sur l'économie agricole locale et sur la capacité de subvenir à ses besoins matériels y compris la santé et l'éducation.

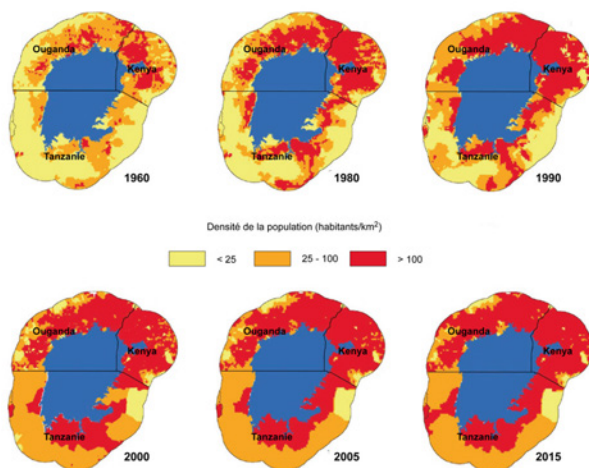


FIGURE 2 – Évolution de la densité de la population (habitants/km²) dans la région du lac Victoria (redessiné d'après UNEP, 2008). Les données 2015 sont issues d'une projection. À noter l'augmentation de la population dans une zone qui s'étend d'environ 100 km autour du lac Victoria depuis 1960, mais surtout à partir à la fin des années 1990 et des années 2000

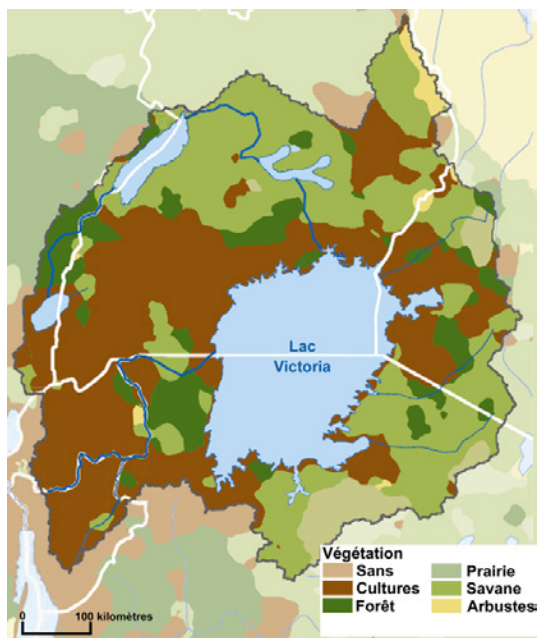


FIGURE 3 – Occupation des sols dans la région du lac Victoria au début des années 2000 (redessiné d'après Odada *et al.*, 2004). On note que, hormis la région sud-est du lac qui correspond à la zone des grandes réserves de faune de Tanzanie, presque toute la ceinture lacustre est en culture

4 Les activités agricoles

Actuellement, presque toute la ceinture du lac est cultivée (figure 3 ; tableau 1). L'agriculture concerne un peu l'élevage (bovins, porcins et volailles), les cultures vivrières, mais surtout la culture industrielle de canne à sucre, de riz, de thé, de coton, d'oléagineux, de maïs, de bananes et, depuis quelques années, de fleurs coupées (figure 4). Toute cette production nécessite l'utilisation de puissants systèmes d'irrigation. Elle est, en effet, grosse consommatrice d'eau, et nécessite aussi l'usage important d'intrants (engrais, produits phytosanitaires) dont une partie, tôt ou tard, du fait du ruissellement, se déposera dans le lac.

Tableau 1 - Surfaces agricoles cultivées dans le bassin versant du lac Victoria à la fin des années 1990 (source : Scheren *et al.*, 2000)

Pays	Surface (10 ³ ha)		
	Total	Cultures	Cultures (%)
Kenya	4 870	1 470	30,2
Ouganda	3 500	1 400	40,0
Tanzanie	7 040	1 500	21,3
Rwanda	2 060	930	45,1
Burundi	1 310	670	51,1
Total	18 780	5 970	31,8

L'emprise agricole, ainsi que la nécessité de trouver du bois de feu ou pour fumer les poissons, ont entraîné, comme ailleurs, un important déboisement qui mène inéluctablement à des phénomènes d'érosion des sols. La majeure partie de la couverture forestière du Kenya a disparu et, aujourd'hui, seulement 6 % des terres restent boisées.



FIGURE 4 – L'augmentation des activités agricoles industrielles se multiplie. Plantations de thé en Ouganda (gauche ; © IRD / D. Paugy) et d'œillets au Kenya (droite ; © IRD / M. Roche)

Au Kenya, en Tanzanie et en Ouganda, l'érosion des sols, consécutive à une occupation plus ou moins anarchique, représente désormais une des principales préoccupations en matière d'environnement. Selon les régions 25 à 80 % du sol peuvent être considérés comme gravement dégradés (UNEP, 2008).

Les activités agricoles sont une des causes de la pollution du lac du fait de l'apport important de nutriments (azote et phosphore en particulier) qui contribuent de principalement à l'eutrophisation de l'écosystème.

5 L'eutrophisation

L'eutrophisation du lac est la conséquence des apports en nutriments issus des activités agricoles, mais aussi des pollutions d'origine domestique et des industries agroalimentaires (voir chapitre 8, « Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ? »).

Des études paléolimnologiques ont établi que les apports en nutriments sont devenus significatifs dès les années 1930 (Verschuren *et al.*, 2002) et que l'eutrophisation avait déjà débuté lors des recherches menées par Talling dans les années 1960, soit bien avant l'explosion des populations de *Lates* dans les années 1980. Des modifications de la structure et de l'abondance des communautés algales en réponse à l'accroissement des apports en nutriments ont été mises en évidence par l'analyse des sédiments.



FIGURE 5 – Depuis le début des années 1990, la jacinthe d'eau, originaire d'Amérique du Sud, a commencé d'envahir le lac Victoria. Son développement est tel que, dans certaines régions, elle peut nuire gravement à la pratique de la pêche. Nous sommes ici au débarcadère de Ggaba près de Kampala, Ouganda (© Sarahemcc)

Depuis les années 1960, des recherches plus intensives ont été réalisées. Les apports en nutriments ainsi que la production primaire ont doublé entre 1969 et 1993. Quant à la biomasse algale, elle a augmenté de 6 à 10 fois.

L'eutrophisation du lac a eu de multiples conséquences sur le fonctionnement du système lacustre : modification de la transparence des eaux, multiplication de certaines macrophytes (figure 5), création et extension de zones anoxiques en profondeur, changements dans la structure des populations planctoniques, benthiques et pélagiques,

avec notamment un accroissement important de la densité des crevettes et de certains groupes d'insectes (*Chaoborus* et Chironomides par exemple).

6 Le système pêche

L'histoire de la pêche dans le lac Victoria, depuis un siècle, a été marquée par l'épuisement successif des stocks exploités (tilapias locaux, *Labeo*, *Haplochromis*) et la quête d'espèces de substitution (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Pourquoi les espèces introduites ont-elles proliférées ? »). Puis, l'eutrophication du lac est venue interférer avec les pratiques des gestionnaires des pêches et la situation leur a, dans une large mesure, échappé ! Ces gestionnaires ont en effet essayé d'appliquer des mesures de régulation afin de protéger les stocks. Mais les mesures, portant tant sur la taille des mailles que sur l'interdiction de certains engins de pêche, ont été largement contournées ou ignorées. La pêche dite « illégale » s'est imposée. On peut ainsi estimer que, comme un peu partout en Afrique, la pêcherie est en accès libre.

La prolifération des *Lates* dans les années 1980, suivi par la raréfaction des haplochromines, l'expansion des populations de petits pélagiques (*Rastrineobola argentea*) et des crevettes, mais aussi l'excellente acclimatation des tilapias introduits (*Oreochromis niloticus*), ont bouleversé les pratiques de pêche tout en créant de nouveaux circuits économiques.

Ainsi, le nombre de pêcheurs et de bateaux a été multiplié par 7 depuis les années 1970 (Kolding *et al.*, 2005). Et, paradoxalement, la production de la pêche a décuplé en quelques décennies, passant de l'ordre de 100 000 tonnes par an, au cours des années 1960-1970 à 1 000 000 de tonnes par an au début des années 2000.

Pour le *Lates*, des ateliers de filetage ont été créés afin de conditionner le poisson pour l'exportation vers l'Europe (environ 25 tonnes traités par jour). Cela a nécessité des investissements en équipements de traitement et de stockage adaptés aux normes européennes. Afin de s'assurer un approvisionnement suffisant, les responsables des ateliers ont fourni aux pêcheurs des engins de pêche et leurs ont assuré un prix fixe. Malgré cela, la quantité de *Lates* pêchée a diminué ces dernières années ainsi que la taille moyenne des poissons capturés, et nombre d'ateliers de filetage ont dû fermer. Mais un marché parallèle et actif de valorisation des sous-produits du *Lates* s'est également mis en place (voir chapitre 14, « Les produits de la pêche dans l'économie locale »).

Parallèlement, on a assisté à une véritable explosion de la pêche au *dagaa* au début des années 1990 notamment, avec la généralisation de la pêche aux lamparos. On estime que dans les années 2000, on pêchait environ 500 000 tonnes de ces petits poissons. Ici également, des circuits de traitement, de conservation et de commercialisation se sont mis en place pour le marché domestique et régional, que ce soit pour la consommation humaine ou pour l'alimentation du bétail (voir chapitre 14, « Les produits de la pêche dans l'économie locale »).

Le système pêche illustre bien le couplage entre les domaines écologiques et socio-économiques. L'accroissement des stocks et les modifications de l'abondance des es-

pèces, ont attiré des pêcheurs migrants et ouvert de nouvelles perspectives en matière de marchés. Dans ce contexte, c'est la pression du marché qui pousse à pêcher. Et tant qu'il existe une demande, l'effort de pêche ne cesse de s'accroître, puisque entre 2000 et 2005, le nombre de pêcheurs a augmenté de 52 % et celui de bateaux de 63 % (Johnson, 2010).

7 Les introductions d'espèces

La demande accrue en poissons pour nourrir une population de plus en plus nombreuse, a suscité une pression de pêche de plus en plus forte sur les stocks exploitables. L'introduction de filets maillants industriels au début du XX^e siècle, puis des filets en nylon après la seconde guerre mondiale (voir chapitre 12, « Les méthodes de pêche : un siècle d'évolution ») a par ailleurs fortement amélioré l'efficacité des engins de pêche. Sans surprise, les espèces les plus recherchées, notamment les *ngege* (*Oreochromis esculentus*) et les *mbiru* (*Oreochromis variabilis*), ont donc été rapidement surexploitées.

Pour essayer d'améliorer la situation, les gestionnaires des pêches ont proposé d'introduire de nouvelles espèces susceptibles de se substituer aux espèces épuisées. Cette politique était tout à fait à la mode au cours de la période coloniale et a été pratiquée dans de nombreux plans d'eau africains. C'est ainsi qu'ont été successivement introduits des tilapias en 1953 et le *Lates niloticus* (capitaine ou perche du Nil) en 1962-1963 (Pringle, 2005)³. Les conditions et les conséquences de ces introductions sont largement développées dans le chapitre 9 (« Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Pourquoi les espèces introduites ont-elles proliféré ? »), mais la conjonction des introductions avec l'eutrophisation du lac, a été à l'origine de spectaculaires changements dans le fonctionnement du système lacustre. On a ainsi assisté à la prolifération de quelques espèces (*Lates*, *Rastrineobola*, crevettes), à la raréfaction de nombreuses espèces de poissons, dont les cichlidés endémiques, et à l'extrême simplification des chaînes trophiques.

Une espèce végétale introduite, la jacinthe d'eau, *Eichhornia crassipes*, s'est mise, elle aussi, à proliférer dans les années 1990, avec des conséquences écologiques, sanitaires et économiques importantes. En 1995 par exemple, de nombreuses baies étaient complètement obstruées par d'épais tapis de jacinthes, contrariant la circulation des bateaux et bien sûr les activités de pêche.

8 Les pollutions

Il n'y a guère de développement économique qui ne s'accompagne de pollutions (figure 6). Les activités économiques dans le bassin, et sur les bords du lac, n'échappent pas à cette règle, d'autant que les stations d'épuration sont rares (seules certaines usines kenyanes semblent, en effet, équipées de systèmes d'épuration) ou ne fonctionnent plus comme c'est le cas à Mwanza en Tanzanie.

3. Il s'agit là des dates officielles d'introduction dans le lac proprement dit. Rappelons que des essais d'introduction avaient été faits dans le Nil Victoria en aval du barrage de Owen Falls et en amont des Murchinson Falls entre 1954 et 1955 (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Pourquoi la perche du Nil a-t-elle proliférée ? »).



FIGURE 6 – La pollution urbaine est croissante, car les stations d'épurations sont rares et qu'aucune législation ne réprime les contrevenants. Il peut s'agir de rejets domestiques de lessive (gauche) ou d'évacuation industrielle (droite), Jinja, Ouganda (© IRD / D. Paugy)

L'accroissement des surfaces agricoles industrielles et vivrières, outre une utilisation de plus en plus importante d'engrais, a entraîné également l'usage de pesticides. Toutes les analyses montrent que les rejets vont croissants et que pour de nombreux composants les teneurs ont dépassé les normes sanitaires fixées par l'OMS. De plus, une charge importante en nutriments contribue, en contre coup, à la diminution de la teneur en oxygène dans l'écosystème. Enfin, certains pesticides, comme le DDT ou l'endosulfan (deux organophosphorés), ont parfois été utilisés pour des pêches illégales. On voit les conséquences environnementales et sanitaires que ce type de pratiques peut entraîner.

Dans la région du lac Victoria, les apports principaux en mercure semblent être d'origine naturelle. Toutefois, les concentrations retrouvées dans l'eau ou le sol, assez élevées, demeurent dans des limites sanitaires admises. En revanche, chez les poissons prédateurs, comme la perche du Nil, on trouve des concentrations en mercure supérieures au seuil fixé par l'OMS.

La concentration de divers métaux lourds dans les eaux (cadmium, fer, plomb, manganèse et zinc) dépasse souvent les normes requises pour l'« eau de boisson » ou pour la « protection de la vie aquatique » (Nshimiyimana *et al.*, 2010).

Références

- Beisel J.-N. & Lévêque C., 2010. *Les introductions d'espèces dans les milieux aquatiques. Faut-il avoir peur des invasions biologiques ?* Éditions QUAE, Versailles, Synthèses, 232 p.
- Gasse F., 2009. Évolution des grands lacs du Rift : 63-77. In Hirsch B. & Roussel B. (dir.), *Le Rift est-africain, Une singularité plurielle*. IRD Éditions, Marseille, Publications Scientifiques du Muséum, Paris, 422 p.
- Johnson J.L., 2010. From Mfangano to Madrid : the global commodity chain for Kenyan Nile perch. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 13, 1 : 20-27.
- Kolding J., van Zwieten P., Manyala J., Okedi J., Mgaya Y.D. & Orach-Meza F., 2005. *Regional synthesis report on fisheries research and management. States, trends and processes*. Lake Victoria Environmental Management Program (LVEMP). Final Report, Maun Wageningen, Dar Es Salam, 126 p.
- Lévêque C., Muxart T., Abbadie L., Weill A. & van der Leeuw S., 2003. L'anthroposystème : entité structurale et fonctionnelle des interactions société-milieux : 110-129. In Lévêque C. & van der Leeuw S. (eds).

Quelles natures voulons-nous ? Pour une approche socio-écologique du champ de l'environnement. Elsevier Masson, Paris, 324 p.

Magnuson J.J., 1990. The invisible present. *BioScience*, 40, 7 : 495-501.

Nshimiyimana F., Nhapi I., Wali U.G., Nsengimana H., Banadda N., Nansubuga I. & Kansiima F., 2010. Assessment of heavy metal pollution in a trans-boundary river : the case of the Akagera River. *International Journal of Mathematics and Computation*, 9, 10 : 26-45.

Odada E.O., Olago D., Kulindwa K.A.A., Bugenyi F., West K., Ntiba M. Wandiga S. & Karimumuryango J., 2004. *East African Rift Valley Lakes*. GIWA Regional Assessment, 47, University of Kalmar, Sweden, 157 + XV p.

Pringle R.-M., 2005. The origins of the Nile perch in Lake Victoria. *BioScience*, 55, 9 : 780-787.

Scheren P.A.G.M., Zanting H.A. & Lemmens A.M.C., 2000. Estimation of water pollution sources in Lake Victoria, East Africa : Application and elaboration of the rapid assessment methodology. *Journal of Environmental Management*, 58 : 235-248.

Talling J.F., 1966.- The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 51 : 545-621.

UNEP, 2008. *Africa's Lakes : Atlas of Our Changing Environment*. Division of Early Warning and Assessment (DEWA), United Nations Environment Programme (UNEP), Nairobi, Kenya, 393 p.

Verschuren D., Johnson T.C., Kling H.J., Edgington D.N., Leavitt P.R., Brown E.T., Talbot M.R. & Hecky R.E., 2002. History and timing of human impact on Lake Victoria, East Africa. *Proceeding of the Royal Society of London*, B, 269 : 289-294.

Chapitre 2

Origine et genèse d'un grand lac tropical

Le lac Victoria suscite depuis très longtemps l'intérêt des explorateurs et des scientifiques. Mais, il est difficile de se faire une idée très claire de son origine, tant son histoire est jalonnée d'évènements géologiques, hydrologiques et climatiques, parfois assez confus, qui sont à l'origine de sa configuration actuelle.

Compte tenu de ses dimensions et de la diversité de ses côtes, le lac est un ensemble hétérogène dont l'étude demeure très complexe. C'est pourquoi, son origine et son histoire ont longtemps fait l'objet d'importantes controverses. Mais il est certain que ce lac ne résulte pas du simple remplissage de failles qui se sont produites lors de la formation du Grand Rift.

★

Si le « *rifting* » proprement dit a débuté il y a environ 100 millions d'années, ce n'est qu'il y a environ 30 millions d'années (durant l'Oligocène), que se met en place une série d'énormes failles entre les trois grandes plaques arabe, africaine et somalienne. Cet évènement géologique majeur s'étend actuellement de la Jordanie (au nord) au Zambèze (au sud) sur plus de 9 500 km de longueur. Prenant naissance dans la vallée du Jourdain, il traverse la mer Rouge puis se divise, en Afrique de l'Est, en rift occidental (également appelé « *Albertine Rift* ») et rift oriental (également appelé « *Gregory Rift* »). Sa largeur moyenne est d'environ 40 à 60 km, mais dans le désert du Danakil (Érythrée et Éthiopie), elle peut dépasser 450 km (figure 1).

La forme actuelle de la vallée du Rift est une étape d'un long processus de déchirement du continent qui est toujours actif : on estime en effet que les bords de la mer Rouge continuent à s'écarter, en moyenne, de 10 à 20 mm par an. Il est probable que les trois plaques finiront par se séparer et que l'actuelle corne de l'Afrique se détachera, à terme, du reste du continent.



FIGURE 1 – Le système du Rift est-africain (modifié d'après Davies, 2009). On constate que le lac Victoria n'est pas un véritable lac du Rift. Il occupe néanmoins la dépression, encadrée par les branches occidentale et orientale qui se sont formées lors des mouvements tectoniques qui ont soulevé les bords du rift

On a longtemps cru que le bassin du Victoria occupait l'emplacement d'un champ de fractures comme les autres grands lacs d'Afrique de l'Est (Tanganyika, Malawi ou Kivu). Mais dès 1911, Fritz Jaeger¹ avance une théorie, tout à fait nouvelle pour l'époque, sur l'origine de cette immense masse d'eau. Il réfute l'hypothèse selon laquelle le lac serait né des fractures tectoniques et, en étudiant la géomorphologie du pourtour du lac, prouve que les eaux ont envahi une topographie en creux dont l'écoulement des eaux a été obstrué par un barrage situé en aval. En effet, il existe bien au nord du lac de très épaisses accumulations volcaniques qui peuvent avoir causé la submersion des parties les plus déprimées de ce bassin situé entre les deux grabens est-africains (voir encadré « Les horsts et les grabens »). Cette théorie énoncée, il y a un siècle, est en accord avec ce que l'on sait actuellement. Mais, il restait à établir la nature et la chronologie des événements à l'origine de ce phénomène.

1. Géographe allemand (1886-1966), professeur à l'Université de Berlin, qui travailla beaucoup en Afrique, notamment en Tanzanie et en Namibie.

Les horsts et les grabens

En géologie et géomorphologie, un **horst** (figures 2 et 3) désigne un compartiment resté haut entre des grabens, et bordés par des failles normales. On y oppose le terme **graben** (figures 2 et 3), qui désigne les compartiments abaissés. Ces structures se retrouvent dans les contextes extensifs, comme les **rifts**.

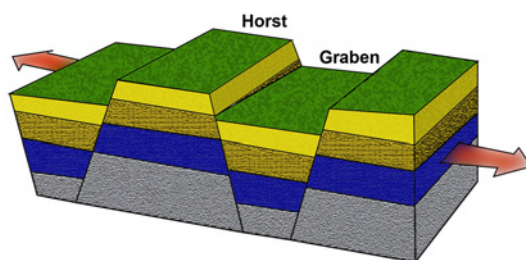


FIGURE 2 – Succession de horst et de graben



FIGURE 3 – Lac Manyara (Tanzanie) : le horst, structure élevée (à droite) succède au graben, zone basse, remplie, en partie, par le lac proprement dit (à gauche) (© IRD / D. Paugy)

1 Quand la tectonique des plaques campe le décor

Au cours du Jurassique (il y a environ 160 Ma BP), le Gondwana se morcèle et l'Afrique commence à se séparer de l'Inde. Au Crétacé, la fragmentation se poursuit et l'Inde se sépare définitivement de l'Afrique (125 Ma BP). L'Afrique et l'Amérique du Sud se sépareront quelques Ma plus tard (80 Ma BP) (figure 4). En Afrique orientale, dès l'Éocène (40 Ma BP), d'importants mouvements tectoniques se produisent accompagnés de sérieuses manifestations volcaniques. Plus tard, au cours de l'Oligocène (30 Ma BP), une série de failles se met en place entre les trois grandes plaques arabe, africaine (ou nubienne) et somalienne. Enfin, au début du Miocène (20 Ma BP), un puissant mouvement tectonique modifie la physionomie de la région, avec l'apparition

simultanée d'une quarantaine de sites volcaniques. C'est à cette époque que la Mer Rouge commence à se former. Mais la fracture du continent divise également les hauts plateaux éthiopiens en deux parties. C'est la naissance du processus de formation de la vallée du Grand Rift est-africain. Le Rift est globalement asymétrique, mais des grabens bien définis forment le Rift éthiopien et le Rift Gregory (figure 5).

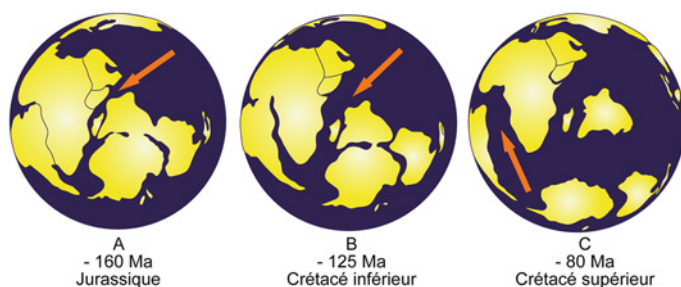


FIGURE 4 – Morcellement progressif du Gondwana. Au cours du Jurassique, un rift commence à séparer l'Afrique de l'Inde (A). Cette séparation est définitive au début du Crétacé (B). Enfin au Crétacé supérieur l'Amérique du Sud est également complètement séparée de l'Afrique (C) (redessiné d'après ITC University of Twente, Pays-Bas, 2000 ; <http://kartoweb.itc.nl/gondwana/gondwana.html>)

Au Miocène (20 Ma BP), la topographie africaine est encore considérablement différente de ce qu'elle est actuellement. Toutefois, on estime que la vallée du Nil existait certainement à cette époque. On sait aussi, avant que le Grand Rift ne se forme, qu'il existait une crête de hautes terres qui s'étendait du nord au sud sur ce qui constitue actuellement la rive orientale du lac Victoria (Goudie, 2005).

Cette crête, issue de l'activité volcanique, a créé une ligne de partage des eaux. Vers l'ouest s'écoulaient alors de longs fleuves rejoignant l'océan Atlantique, comme le Congo par exemple, tandis que vers l'est coulaient des fleuves plus courts et plus rapides se jetant dans l'océan Indien (Cooke, 1958). Des lacs remplissaient les failles bloquées par des écoulements volcaniques. Ils étaient différents de ceux que l'on connaît actuellement. C'est ainsi que se serait formé, par exemple, le « Protolac Karunga » qui occupait la zone actuelle s'étendant, à l'est, du Golfe de Kavirondo, jusqu'aux îles de Rusinga, à l'ouest (Beadle, 1981). La présence de ce lac, a été prouvée grâce à l'analyse des dépôts qui sont restés en place et en raison de l'existence de restes fossiles de crocodiles, de tortues et de poissons, datant d'environ 18 millions d'années (Van Couvering & Miller, 1969). Parmi les poissons présents dans le « Protolac Karunga », on a pu identifier des formes proches de celles connues aujourd'hui et que l'on rapporte aux genres *Tilapia* ou *Coptodon* s.l., *Lates* (perche du Nil) et *Polypterus* (polyptères ou bichir). Il est paradoxal de noter qu'actuellement, ni *Lates* ni *Polypterus* n'existent naturellement dans le lac Victoria.

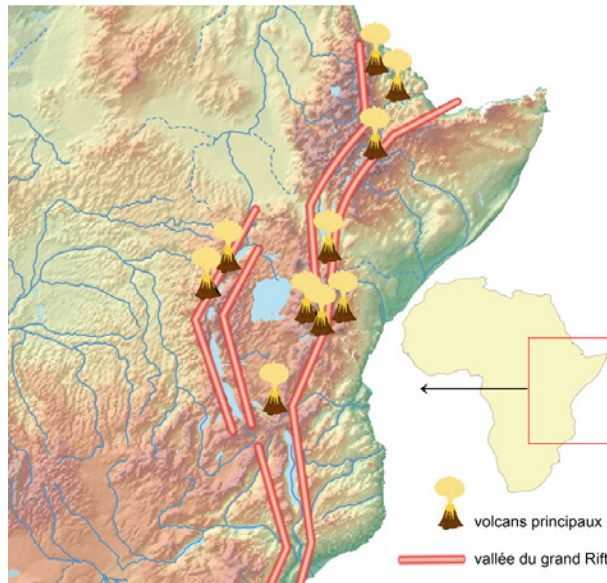


FIGURE 5 – Le système du Rift et les principales zones de volcans est-africains. Cet événement géologique majeur s'étend actuellement de la Jordanie (au nord) au Zambèze (au sud) sur plus de 9 500 km de longueur. Après être née dans la vallée du Jourdain, la faille traverse la mer Rouge puis se divise, en Afrique de l'Est, en rift occidental (également appelé « *Albertine Rift* » ou « *Rift Gregory* ») et rift oriental (également appelé « *Rift éthiopien* »). Le lac Victoria occupe la dépression formée par des mouvements tectoniques et encadrée par les deux branches de la vallée du grand rift formée il y a environ quatre millions d'années

2 Une première période d'assèchements

Par la suite, les lacs se sont asséchés et différentes hypothèses ont été émises pour expliquer leur évolution et leur dynamique (Fryer & Iles, 1972). On estime par exemple que le climat du Miocène est devenu graduellement plus aride et que les lacs ou protolacs, comme le Karunga, se sont asséchés. Cette sécheresse a vraisemblablement été totale puisque les polyptères, pourtant résistants à des conditions sévères, semblent également avoir totalement disparus à cette époque.

3 Les Rifts se mettent en place

Nous sommes à l'époque de Lucy, il y a quatre millions d'années. Le rift est africain continue de se mettre en place. Les fossés sont encadrés par des hauts reliefs liés au volcanisme et au soulèvement de leurs marges qui ont accompagné l'effondrement. Hormis le lac Turkana, les lacs de la branche est sont petits et peu profonds. À l'inverse, la branche ouest est occupée par des lacs grands et profonds : Albert, Kivu, Tanganyika et Malawi. Rappelons que les rifts oriental et occidental ne sont pas des cuvettes continues et qu'il s'agit en fait d'une série de dépressions qui possèdent chacune son lac.

L'origine du lac Victoria est différente de celle des autres lacs profonds du Grand Rift. Sur l'ancien plateau séparant les deux branches du système du Rift est africain, l'ancien système hydrologique qui coulait d'est en ouest a été modifié par le soulèvement graduel des bordures du rift occidental. Cette surrection qui a débuté dès le Miocène a provoqué l'inversion du cours des rivières il y a 1,6 et 0,8 Ma BP (Pliocène), voire même peut-être plus récemment. Certains cours d'eau, comme la Kagera et la Katonga, capturés par cette cuvette, commencent alors à la remplir entre 750 000 et 400 000 ans BP (moyen Pléistocène). Cette inversion de cours qui a entraîné l'inondation du plateau est à l'origine de la naissance du lac Victoria (figure 6).



FIGURE 6 – Bassins versants d'Afrique de l'Est, tels qu'on peut les supposer juste avant le Pléistocène (d'après Beadle, 1981, p. 249)

Dans l'état actuel des connaissances il semble qu'il y ait un consensus pour estimer que le lac Victoria est apparu au milieu du Pléistocène, il y a environ 500 000 ans BP, ce qui signifie que cette véritable mer intérieure est assez jeune.

4 Un lac sous influence climatique

Par la suite, pour expliquer la spéciation des poissons du groupe *Haplochromis*, certains évolutionnistes ont suggéré que tout au long de son histoire, le lac avait été sous l'influence de nombreux changements climatiques. Tantôt, le bassin était réduit à une série de petits lacs ou de marécages déconnectés les uns des autres, tantôt il présentait, comme actuellement, une très vaste superficie. Ces variations climatiques ont très bien pu jouer un rôle au cours de l'histoire du lac, mais actuellement on pense que les principaux facteurs en jeu ont certainement été d'ordre tectonique (voir les explications de la figure 7).

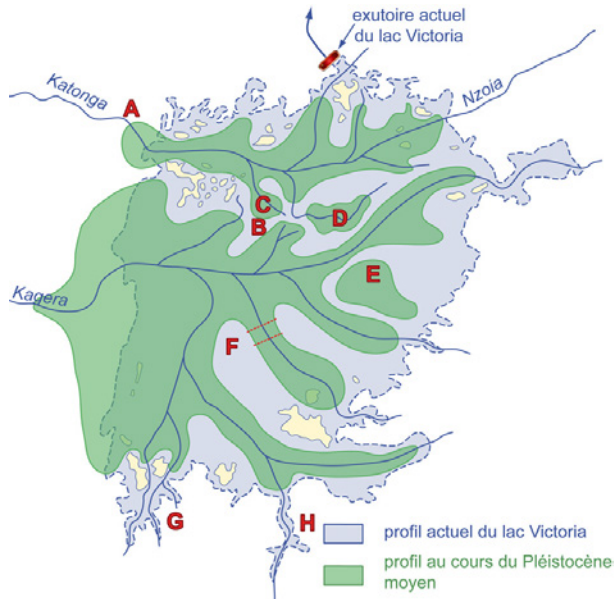


FIGURE 7 – Un stade antérieur du développement du lac Victoria (en vert) redessiné d'après Fryer & Iles, 1972). À cette époque, les rivières qui traversent le lac actuel coulaient de l'est vers l'ouest. Ainsi, la Katonga était vraisemblablement une prolongation occidentale de la Nzoia. Vers l'ouest, elles étaient ensuite bloquées par l'érection de la région occidentale du lac. Par la suite, ce soulèvement a entraîné l'inversion de l'écoulement et à présent la Kagera et la Katonga s'écoulent vers l'est. Le profil des lacs du Pléistocène n'est qu'indicatif et n'est qu'une interpolation basée sur le profil des rivières actuelles et sur la topographie sub-lacustre du lac actuel. Il faut noter que le ou les lacs anciens étaient plus étendus vers l'ouest qu'à l'heure actuelle. Les événements importants qui ont façonné la topographie de la région peuvent être résumés selon certaines hypothèses théoriques :

- A. région où une connexion intermittente avec le lac Edouard s'est certainement produite ;
- B. bas fond qui au moment de l'élévation du niveau d'eau a permis la jonction entre les deux principaux lacs ;
- C. bassin inondé qui pourrait s'isoler si le niveau du lac principal venait à baisser ;
- D. lac isolé dans une basse vallée qui reste en relation avec un lac principal par le biais d'un affluent. Ce lac peut, dans un premier temps, s'isoler du lac situé au nord puis, se connecter au lac situé au sud comme conséquence d'une capture de la rivière ;
- E. séparation lacustre ;
- F. région qui pourrait donner naissance à un bassin isolé suite à un léger soulèvement ;
- G et H. vallées inondées désormais intégrées en bordure du lac actuel.

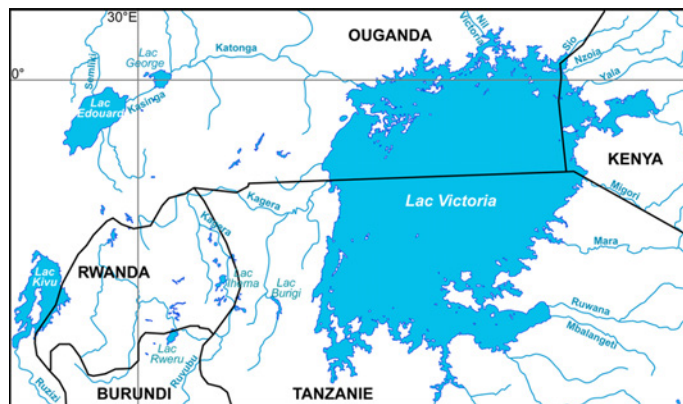


FIGURE 8 – Système hydrographique du bassin de lac Victoria

Au cours du pléistocène supérieur ($\pm 60\,000$ ans BP), il semble que les limites du lac se situaient plus à l'ouest (environ 100 km) (figure 7) et des dépôts lacustres attestent que les vallées de la Kagera et de la Katonga ont alors été envahies (Bishop, 1969). Le fait que la Katonga ait été inondée, suggère qu'il a existé, à un moment donné, une relation étroite entre le lac Victoria et le lac Edouard (figure 8). Cette ancienne communication permet de comprendre l'origine de la faune ichthyologique de ce lac qui présente une grande affinité avec celle du lac Victoria (Trewavas, 1933). Les auteurs s'accordent, en effet, pour admettre que les essais d'espèces des lacs Edouard-George et du lac Victoria sont très proches tant du point de vue phylogénétique que phénotypique.

5 La dernière phase d'assèchement, il y a 17 000 ans

On a estimé durant très longtemps que la dernière grande phase d'assèchement du lac s'était produite il y a environ 17 000 ans et qu'en conséquence, la radiation des espèces actuelles (environ 500 haplochromines endémiques) ne s'était produite qu'ensuite. Nous verrons plus loin (voir chapitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichthyologique associée ») que ce n'est pas le cas et que les espèces actuelles sont d'origine beaucoup plus ancienne. Pour Fryer (2004), un tel endémisme construit en si peu de temps est improbable et les évolutionnistes semblent admettre également qu'il est impossible que tant d'espèces soient nées en moins de 15 000 années.

À cet égard, Seehausen et ses collaborateurs (2003) sont très affirmatifs puisqu'ils disent : « Nos données indiquent que la diversité nucléaire des essais d'espèces des lacs Victoria-Edouard est identique à celle de l'essai du lac Malawi. Ce qui signifie que la diversité génétique est considérablement plus ancienne que le temps qui s'est écoulé depuis la remise en eau du lac². » Ces auteurs ne contestent pas l'assèchement total du lac, mais ils proposent un scénario différent de la colonisation ultérieure du système (après 14 000 ans BP).

2. Le texte original est : « Our data indicate that the nuclear diversity of the Lake Victoria-Edward species flock is similar to that of the Lake Malawi flock, indicating that the genetic diversity is considerably older than the 15 000 years that have passed since the lake began to refill. » (Seehausen et al., 2003).

De leur côté, Verheyen et ses collaborateurs (2003) proposent une explication différente. Selon eux, le lac ne se serait pas totalement asséché et le bassin était alors réduit à une série de petits lacs ou de marécages déconnectés les uns des autres. Dans chacun d'eux une faune particulière de cichlidés se serait différenciée. Une fois l'humidité revenue, lors de la remise en eau totale du bassin, les nombreuses espèces se seraient mélangées conduisant à une faune riche et diversifiée. Il s'agit donc d'une addition d'espèces existantes et non de la naissance de nombreux nouveaux haplotypes³.

Mais, de leur côté, les spécialistes des géosciences n'en démordent pas et donnent de nombreux arguments pour démontrer que leurs résultats sont incontestables et que la région du lac Victoria s'est bien totalement asséchée entre 17 000 et 14 500 ans BP (Stager *et al.*, 2004 ; Stager & Johnson, 2008).

6 En définitive...

On peut remarquer que les affluents du lac sont peu nombreux et, pour la plupart, de taille modeste (figure 9). Trois affluents principaux alimentant le lac : deux sur la rive ouest, la Kagera (590 km ; 30 200 km² ; 81-685 m³/s) et la Katonga (230 km ; 60 500 km²), et un sur la rive est, le complexe Nzoia / Yala (200 km ; 13 000 km² ; débit à l'embouchure 30-95 m³/s). Mais compte tenu de la surface du lac, ces affluents jouent un rôle assez mineur et l'apport en eau au lac est essentiellement d'origine atmosphérique (± 80 %) (voir chapitre 5, « Les caractéristiques physiques et chimiques »).

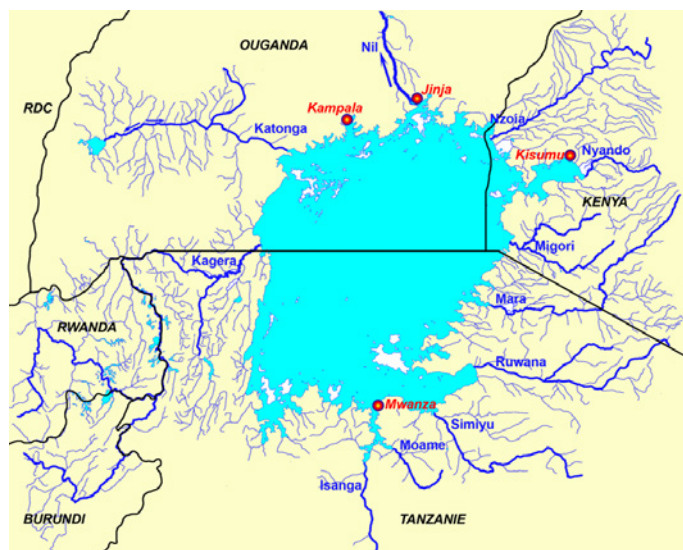


FIGURE 9 – Le bassin versant du lac Victoria. Le Nil est le seul cours d'eau qui sort du lac. Tous les autres contribuent au bilan positif de l'apport en eau

3. Le texte original est : « *The presence of more distinct and therefore older haplotypes (Fig. 3C) that originated long before this event strongly argues against the view that LV dried out completely. But, clearly, after refilling during the last 14,700 years, LV experienced a vast increase in the number of individuals, but not the origination of many new haplotypes.* » (Verheyen *et al.*, 2003).

La faible profondeur du lac et son fort rapport surface / volume le rendent donc sensible aux changements climatiques. Les carottages géologiques réalisés dans les sédiments ont montré que le lac Victoria s'est asséché au moins trois fois depuis sa formation. Le dernier grand assèchement du lac remonte à 17 000 ans BP et son remplissage à 14 700 ans BP. Depuis cette époque, même en l'absence d'aridité majeure, on sait néanmoins que le lac a quand même subi de nombreuses variations de niveau et qu'il suit essentiellement le cycle des pluies.

Références

- Beadle, L.C., 1981. *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*. Longman, London, 475 p.
- Bishop W.W., 1969. *Pleistocene stratigraphy in Uganda*. Geol. Survey of Uganda, Mem., n° X, Govt. Printer, Entebbe, 128 p.
- Cooke H.B.S., 1958. Observations relating to quaternary environments in East and Southern Africa. *Transaction of the Geological Society of South Africa*, 60, Annexure 5 : 1-73.
- Fryer G., 2004. Speciation rates in lakes and the enigma of Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 519 : 167-183.
- Fryer G & Iles T.D., 1972. *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa : their Biology and Evolution*. TFH Publications, London, 641 p.
- Goudie A.S., 2005. The drainage of Africa since the Cretaceous. *Geomorphology*, 67 : 437-456.
- Seehausen O., Koetsier E., Schneider M.V., Chapman L.J., Chapman C.A., Knight M.E., Turner G.F., van Alphen J.J.M. & Bills R., 2003. Nuclear markers reveal unexpected genetic variation and a Congolese-Nilotic origin of the Lake Victoria cichlid species flock. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, 270 : 129-137.
- Stager J.C., Day J.J. & Santini S., 2004. Comments on "Origin of the superflock of cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa". *Science*, 304 : 963.
- Stager J.C. & Johnson T.C., 2008. The late Pleistocene desiccation of the Lake Victoria and the origin of its endemic biota. *Hydrobiologia*, 596 : 5-16.
- Trewavas E., 1933. Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African lakes (1930-1931). II : The Cichlid fishes. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, 38 : 309-341.
- Van Couvering J.A. & Miller J.A., 1969. Miocene stratigraphy and age determinations, Rusinga Island, Kenya. *Nature*, 221 : 628-632.
- Verheyen E., Salzburger W., Snoeks J. & Meyer A., 2003. Origin of the superflock of cichlid fishes from the Lake Victoria, East Africa. *Science*, 300 : 325-329.

Chapitre 3

La vallée du Rift, un haut lieu de l'humanité

La richesse et l'ancienneté des fossiles humains et animaux qui ont été découverts dans la région du Rift est africain d'Afrique l'ont désigné, de manière un peu abusive, comme le berceau de l'humanité. La théorie de l'East Side Story, proposée par Yves Coppens, qui a longtemps prévalu, est maintenant battue en brèche après la découverte de Toumaï dans le bassin tchadien. Quoi qu'il en soit, le Rift reste un lieu emblématique pour l'histoire de l'homme.

Cette région est, en effet, peuplée par des hominidés depuis des millions d'années et elle est probablement le berceau du genre Homo auquel nous appartenons.

Il y a environ 100 000 ans, existait déjà, le long de la rivière Kagera et au bord du lac Victoria, une civilisation dont l'économie semblait fondée sur la pêche. Puis, il y a quelques 3 000 ans, une fois passé le dernier épisode aride, des populations productrices de leur nourriture se sont engouffrées, pour la première fois, dans le goulet d'étranglement du nord du Rift. Depuis, différentes populations se sont succédées et plusieurs groupes humains se sont sédentarisés aux abords du lac Victoria. Toutes les ethnies actuelles sont issues des Nilotes de l'Est venus du nord.

Depuis la plus haute antiquité, la découverte des sources du Nil, le Grand Fleuve des égyptiens, a toujours hanté les rêves des philosophes, des géographes et des voyageurs. Hérodote a été certainement le premier à écrire sur la question et les romains ont remonté le grand fleuve jusque dans la région du Sudd, au sud de Khartoum. Cette vaste étendue marécageuse est alimentée par des centaines de bras dont l'un d'entre eux devait être le Nil. Mais lequel ? Ptolémée, visionnaire ou parfaitement renseigné, suggère alors que le Père des Fleuves est issu de deux lacs, ce qui sera effectivement démontré... 1 700 années plus tard par Speke.

★

L'histoire commence, il y a plusieurs millions d'années, après la formation du Grand Rift de l'Afrique de l'Est. Si le « *rifting* » débute il y a environ 100 Ma, ce n'est qu'il y a environ 30 Ma que se met en place une série d'énormes failles entre les trois grandes plaques de la région (voir chapitre 2, « Origine et genèse d'un grand lac tropical »).

Un événement important a eu lieu il y a environ 8 Ma, lorsque le Grand Rift s'est réactivé, provoquant à la fois de nouveaux effondrements et la mise en place de reliefs élevés qui font alors obstacle aux pluies venues de l'ouest. Le climat de l'est africain se transforme alors et la grande forêt laisse progressivement la place à un paysage de savane arborée (Coppens, 2003). Cet événement a servi de base à un paléo-scénario décrit par Yves Coppens sous le nom de « *East Side Story* ». Plus tard, aux alentours de 3 Ma, un deuxième épisode de refroidissement et d'assèchement conduira Coppens (1975) à rattacher l'apparition du genre *Homo* à un changement climatique. Comme les fouilles qu'il menait se déroulaient dans la vallée de l'Omo (Éthiopie), il baptisa ce dernier événement l'« *(H)omo Event* ».

Les bouleversements et secousses qui ont affecté cette région ont permis de créer un véritable conservatoire de l'histoire paléobiologique, avec notamment le plus riche registre fossile de grands singes et d'hominidés d'Afrique connu à ce jour.

1 Les premiers humanoïdes

Les premiers hominoïdes découverts dans la région du Rift ont été trouvés dans des couches volcaniques qui datent d'environ 20-25 Ma d'années, mais les premiers hominidés *stricto sensu* sont plus récents puisque les restes d'*Orrorin*¹ datent d'environ 6 Ma. Plus tard, le Rift révélera, petit à petit, l'histoire évolutive des australopithèques puis celle du genre *Homo*, jusqu'à notre ultime maillon actuellement connu, *Homo sapiens* (tableau 1).

1.1 Le scénario de l'*East Side Story*

La vallée du Rift, riche en fossiles d'hominidés, semble avoir joué un rôle majeur dans l'apparition de la lignée humaine en Afrique de l'Est. En effet, jusqu'à récemment, c'est à l'est du Grand Rift uniquement qu'avaient été trouvés les plus anciens australopithèques. Parallèlement, dans cette région, on ne signalait pas de fossiles contemporains de grands singes. Proposé initialement par Kortland (1972), le modèle a été popularisé par Coppens (1983) sous le nom de *East Side Story*.

Dans ce scénario, le Rift joue à la fois rôle de barrière et agit également sur les conditions climatiques qui évolueront de manière différente de part et d'autre. À l'ouest, la forêt dense humide se serait maintenue et aurait contribué au maintien de la lignée des grands singes dont le déplacement est essentiellement arboricole et quadrupède. À l'est, inversement, à l'abri des précipitations bloquées par la barrière du Rift, un climat beaucoup plus sec se serait mis en place, accompagné de la formation d'une végétation beaucoup moins dense. En réponse à ce nouvel environnement, une ou plusieurs branches distinctes d'hominidés se seraient développées. Les australopithèques et les paranthropes en feraient partie, ainsi que l'ancêtre de l'homme moderne.

1. *Orrorin tugenensis* est le nom donné à un hominidé âgé d'environ 6 Ma, défini à partir d'un ensemble disparate de 13 restes fossiles dont certains ont été officiellement identifiés en 2000 par Brigitte Senut et Martin Pickford du MNHN de Paris. Ces restes, qui correspondent à au moins cinq individus, ont été trouvés dans les collines de Tugen, au Kenya. *Orrorin* est le nom local d'un personnage mythique, l'« Homme originel ».

Tableau 1 - Les origines de la lignée humaine (en gras registre fossile provenant de la vallée du Rift)

Nom	Surnom	Âge (Ma)	Localisation	Pays
<i>Australopithecus garhi</i>		2,9-1	Bourhi-Hata	Éthiopie
<i>Australopithecus africanus</i>	Mrs Ples, Enfant de Taung	3-2,3	Diverses localités	Afrique du Sud
<i>Australopithecus bahrelghazali</i>	Abel	3,5-3	Koro-Toro, Bahr el Ghazal	Tchad
<i>Kenyanthropus platyops</i>		3,5	Lomekwi	Kenya
<i>Australopithecus afarensis</i>	Lucy	4,1-2,9	Hadrar et diverses autres localités	Éthiopie
<i>Australopithecus anamensis</i>		4,2-3,9	Lac Turkana (Kanapoi, Alia Bay)	Kenya
<i>Ardipithecus ramidus</i>		4 ,4	Aramis	Éthiopie
<i>Ardipithecus kadabba</i>		5,8-5,2	Moyen Awash	Éthiopie
<i>Orrorin tugenensis</i>	Homme du Millénaire	6	Kapsomin, Tugen	Kenya
<i>Sabalanthropus tchadensis</i>	Toumaï	7	Toros-Menella, Djourab	Tchad

1.2 Vers de nouveaux scénarios des origines de l'homme

C'est certainement parce que l'histoire est séduisante que cette théorie a eu tant de succès. Mais, le modèle *East Side Story*, est maintenant remis en cause, notamment lorsqu'il émet l'hypothèse que l'on ne doit pas trouver d'hominidés à l'ouest du Rift.

Tout d'abord, les hauteurs qui constituent la Vallée du Rift ne semblent pas constituer une barrière infranchissable aux faunes de l'époque, hominidés compris. En second lieu, on a pu mettre en évidence que chez les australopithèques, la locomotion était encore largement arboricole. En outre, la bipédie semblait déjà exister chez *Ardipithecus*² qui est associé à la forêt dense. Enfin, deux grandes découvertes, faites au Tchad ont montré que des hominidés avaient existé 2 500 km à l'ouest du Grand Rift (figure 1). Il y eut tout d'abord Abel³ (*Australopithecus bahrelghazali*) (Brunet *et al.*, 1995) dont les restes ont été trouvés dans une formation datée entre 3,5-3,0 Ma et sont par conséquent plus ou moins contemporains de Lucy. Il y avait donc, sensiblement aux mêmes époques (3-4 Ma) une pré-humanité ayant une très large répartition, de l'Afrique du Sud au Kenya, jusqu'au Tchad, beaucoup plus à l'ouest.

Le coup de grâce fut porté à la théorie de l'*East Side Story* lorsque l'équipe de Michel Brunet mit à jour, quelques années plus tard, un fossile encore plus important. Il

2. *Ardipithecus* est un genre éteint de la tribu des *Hominini*. Certains auteurs le rattachent plutôt à la lignée des *Panines* (lignée conduisant aux chimpanzés actuels) mais pour d'autres la ressemblance de ses dents avec celles des australopithèques préfigure la lignée des *Hominines*. Il a vécu il y a environ 5,8 à 4,5 Ma, au Pliocène inférieur. Ses fossiles, très fragmentaires, proviennent d'Éthiopie.

3. Abel (dédié à Abel Brillanceau, décédé du paludisme en 1989, était un collègue proche de Michel Brunet) a été découvert le 23 janvier 1995.

s'agit de Toumaï⁴ (*Sahelanthropus tchadensis*) (Brunet *et al.*, 2002), dont les restes ont été découverts dans des niveaux géologiques âgés d'environ 7 Ma.

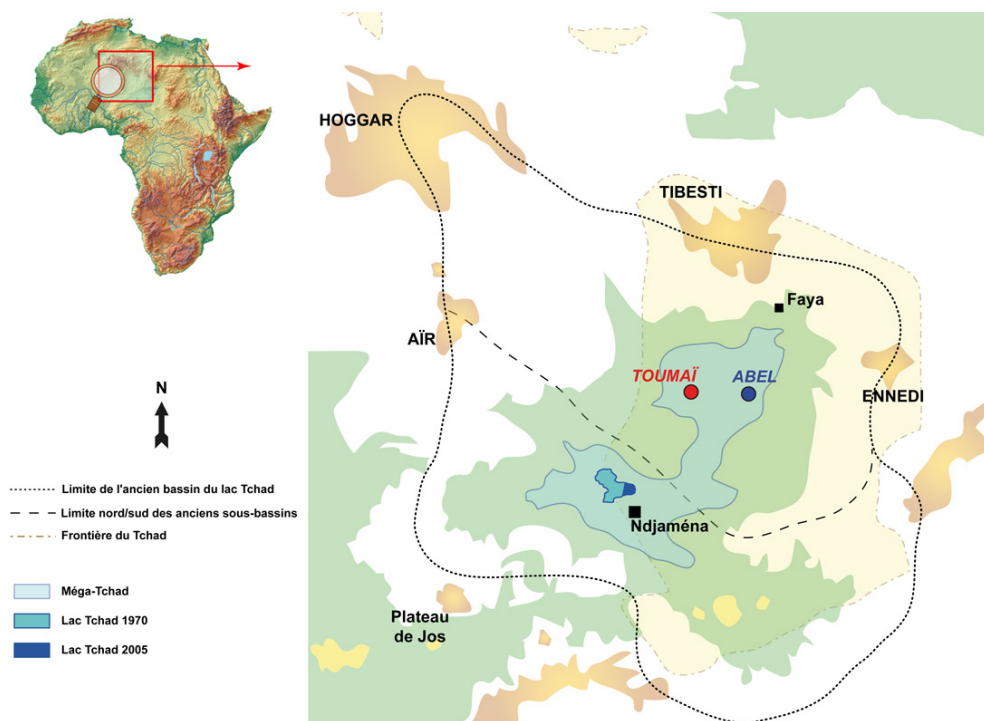


FIGURE 1 – Les sites « Toumaï » et « Abel » et l'évolution des différents niveaux de remplissage de lac Tchad

Certaines auteurs contestent le statut de « pré-humain de Toumaï et lui préfèrent celui de « pré-singe » (Senut *et al.*, 2001). Mais la plupart des paléanthropologues, dont Yves Coppens, David Pilbeam ou encore Daniel Lieberman, sont enclins à placer Toumaï dans la branche pré-humaine, après la dichotomie « panines-hominines ». Certains, comme William Kimbel ou David Begun, vont même jusqu'à juger *Sahelanthropus* plus convaincant que *Orrorin* (l'Homme du Millénaire) dans son aptitude à la bipédie et son appartenance aux hominines. D'autres, comme Bernard Wood (2002), sont plus nuancés et restent prudents quant à affirmer que *Sahelanthropus* est l'ancêtre du rameau humain.

En l'état de nos connaissances, il n'y a aucun doute quant à l'antériorité chronologique de Toumaï qui peut donc être certainement considéré comme le plus ancien hominine actuellement connu, le *DAC* (dernier ancêtre connu), même si sa position phylogénétique fait encore débat.

Comme l'ont fait Michel Brunet et Yves Coppens, si on choisit l'option selon laquelle *Sahelanthropus* est bien un hominine, sa découverte au Tchad montre que la réparti-

4. Toumaï (*Toumaï* signifie « espoir de vie » en langue goran) a été découvert le 19 juillet 2001 dans le désert du Djourab à Toros-Menalla, Tchad.

tion de la lignée humaine est bien plus large que celle que prévoyait la théorie de *l'East Side Story*, même si on peut admettre que la vallée du Rift a eu une importance capitale dans l'histoire évolutive des faunes africaines, primates compris Coppens (2003). Enfin, force est de constater que cette région est peuplée par des hominidés depuis des millions d'années et qu'elle est probablement le berceau du genre *Homo* auquel nous appartenons.

2 Le peuple du Baganda... et les autres : une histoire de civilisations

2.1 Les premiers occupants

La fréquentation des rives du lac Victoria ou d'un « *protolac* » par des Hominidés relève du domaine de l'hypothèse car aucune donnée scientifique n'est venue, jusqu'alors, le confirmer. Néanmoins des outils de fabrication humaine comme des « galets aménagés » (figure 3) datant d'une période comprise entre 3 et 1 Ma ont été récoltés sur les bords d'anciens lacs ou marais près du grand Rift (Sutton, 1986). D'autres indicateurs lithiques bifaces, datés entre 1 Ma et 100 000 ans BP, ont également été recueillis le long de la rivière Kagera (figure 2).

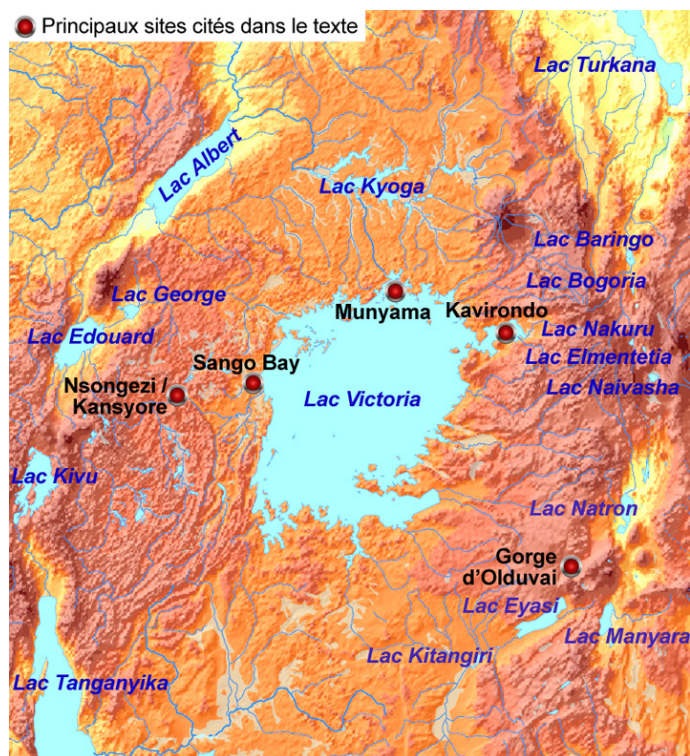


FIGURE 2 – Le lac Victoria et les principaux lacs de la région où ont été trouvées des traces de la présence d'Hominidés

Des traces d'une civilisation plus récente (100 000 à 50 000 ans BP), provenant de populations riveraines, ont été retrouvées dans la baie Sango au bord du lac Victoria. L'outillage collecté comprend beaucoup de pics bifaces (figure 4) qui semblent destinés au déterrage des racines en milieu forestier (Chrétien, 1994).

2.2 Les cultures préhistoriques

À l'holocène (10 000 ans BP), il existe également des traces de civilisations au bord même du lac Victoria. Ainsi, des peintures rupestres ont été trouvées dans la grotte de Munyama dans l'archipel de Buvuma (Chrétien, 1994). Le passage du nomadisme des chasseurs-cueilleurs, tailleurs de pierres, à une culture de type néolithique fondée sur la pêche s'observe, à la même époque dans la vallée de la Kagera et des poteries, datant de 3 000 ans, prouvent l'établissement d'humains en bordure de l'eau et une dépendance à l'égard des poissons. Ainsi, selon plusieurs archéologues, les phases de forte humidité, des X^e, V^e et III^e millénaire (BP) auraient aidé à la sédentarisation, aux abords des lacs, de pêcheurs qui utilisaient des pirogues et des harpons pour la pêche.

Dans la région des grands lacs d'Afrique de l'Est, il y a environ 3 000 ans BP, l'incursion principale des Bantous, à la fois rapide et étendue, ne s'est pas faite par phases progressives. Ce ne fut pas davantage un vagabondage de nomades errants, mais un véritable processus de colonisation – au plein sens du terme –, des terres vacantes. Le nord de l'Ouganda, une grande partie du Kenya et de la Tanzanie ont longtemps été occupés par des populations distinctes parlant les langues couchitiques⁵, nilotiques et autres (Sutton, 1987). La région qui deviendra l'Ouganda est donc située au carrefour de plusieurs civilisations agropastorales, dont certaines associent pêche, élevage du bétail et agriculture céréalière qui progressivement laissera place à la culture des légumineuses et des tubercules (igname).

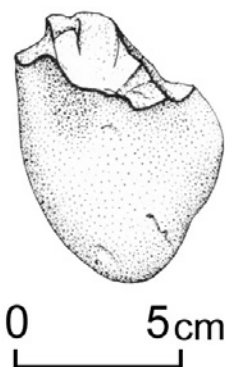


FIGURE 3 – Galet aménagé de l'Oldowayen (-3 à -1 Ma) (d'après Ki-Zerbo, 1986)

5. Les langues couchitiques sont une famille de langue parlées dans l'Est de l'Afrique. Elles constituent une branche de langues afro-asiatiques.

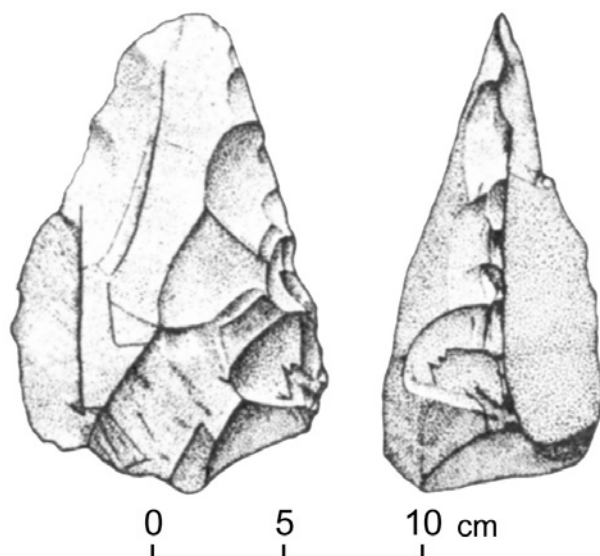


FIGURE 4 – Pic biface de l'Acheuléen (-1 Ma à -100 000 ans) (d'après Ki-Zerbo, 1986)

2.3 La période historique

Entre les VII^e et XIV^e siècles, plusieurs groupes se sédentarisent aux abords du lac Victoria. Ils sont suffisamment vastes pour favoriser la création d'organisations politiques débordant le cadre de la famille élargie. En Afrique de l'Est, l'arrivée du peuplement de « Nilotes de l'Est »⁶ semble avoir commencé vers l'an 1000, mais elle prend une ampleur considérable entre les XIV^e et XVI^e siècles.

Durant une trentaine d'années, de la fin du XVI^e siècle (vers 1588) jusqu'au début du XVII^e siècle (vers 1621), toute la région fut soumise à une très forte sécheresse. On dit que la moitié de la population mourut de faim et les survivants furent contraints de se rassembler près des fleuves, du chapelet de lacs encore existants et, bien entendu, sur les rives du lac Victoria (à l'époque nommé Nyanza)⁷.

Au XVII^e siècle, les migrations successives de ces sociétés fragmentées conduisirent une partie d'entre eux au Bunyoro et au Buganda oriental où le clan Bito prend le pouvoir et fonde le « Royaume Bito de Bunyoro » dont la dynastie restera au pouvoir jusqu'au XX^e siècle. Tout au long du XVIII^e siècle, suite à de multiples guerres de succession, le Bunyoro se morcellera pour ne plus compter que quelques centaines de milliers d'habitants au début de la colonisation européenne. Ce déclin se produisit en même temps que la royauté bougandaise établissait un pouvoir fortement centralisé. Au milieu du XIX^e siècle, le Buganda deviendra la puissance dominante de la région et instaurera son autorité sur toute la moitié septentrionale du lac Victoria.

6. Les « Nilotes de l'Est » viennent du Haut-Nil, depuis la partie méridionale du Bahr el Ghazal.

7. Rappelons que c'est Speke qui découvrit le lac Nyanza en 1858 et qu'il lui donna immédiatement un nom dédié à sa reine, « Victoria » (voir plus loin encadré « À la recherche des sources du Nil : Speke, Burton et les autres! »).

2.4 La naissance et l'essor du Buganda

L'expansion territoriale du Buganda a débuté au XVIII^e siècle. Elle est l'œuvre de trois rois exceptionnels qui contribuèrent à unifier les tribus assujetties à leur royaume. En 1750, on peut considérer que le Buganda est devenu le principal royaume de la région des grands lacs. À la fin du XVIII^e siècle, le nouvel état du Buganda avait instauré son autorité sur une grande partie des rives du lac Victoria. Le dernier roi, Mutesa I, ayant dirigé le Buganda pré-colonial *stricto sensu*, contrôlait une flotte de dix mille pirogues (voir encadré « Des batailles navales sur le lac Victoria »), dont plus de cent d'entre elles étaient placées sous le commandement direct des chefs héréditaires du clan du dipneuste *mmamba* (poisson du lac : le protoptère *Protopterus aethiopicus*) (Mercier, 2002).

En 1800, le Buganda a définitivement établi sa suprématie sur le Bunyoro, et au début du XIX^e siècle, il a définitivement acquis la dimension d'un État prépondérant dans la zone et la royauté, le *kabaka*⁸, va atteindre son apogée au milieu du XIX^e siècle (figure 5).



FIGURE 5 – Le royaume du Buganda à la veille de la colonisation

8. Le nom de *kabaka* est donné aux rois du Buganda depuis le XV^e siècle.

Des batailles navales sur le lac Victoria

Les batailles navales sont assez peu nombreuses en Afrique continentale. Toutefois, la région du lac Victoria fut le théâtre de quelques affrontements qui ont fait date. À la fin du XIX^e siècle, les européens entreprirent de traquer les esclavagistes dans l'intérieur des terres et de prendre le contrôle des pistes empruntées par les marchands d'esclaves. Pour que la vente des hommes cesse totalement, il fallut cependant que les puissances montent d'importantes expéditions militaires. Ainsi, sur le lac Victoria, les allemands durent livrer de véritables batailles navales aux flottilles esclavagistes.

Peu avant cela, on connaît un rare exemple de guerre navale en Afrique subsaharienne. En 1875, elle a opposé, au nord du lac Victoria autour de l'île d'Innghira, le puissant royaume du Buganda à l'un de ses états vassaux, le Buvuma (figure 6). L'affrontement engagea plusieurs centaines de flottes de pirogues. Trois sanglantes batailles navales sont livrées avant que le royaume du Buganda ne remporte la victoire définitive en utilisant un navire fortifié (peut-être sur les conseils de Stanley) que les guerriers du Buvuma, furent incapables de détruire ^a. Toutefois, malgré sa puissance de feu, cet avantage militaire fut de courte durée et les Baganda n'eurent pas assez de munitions pour maintenir la pression suffisamment longtemps pour l'emporter définitivement (Médard, 2007).



FIGURE 6 – Bataille navale sur le lac Victoria entre les Baganda et le peuple des îles Buvuma, 1875. (source : H.-M. Stanley, 1890 – *Through the dark continent*, p. 210, version colorisée)

^a. · Un récit complet de cette bataille à laquelle il a assisté (pages 207-211), est donné par H.M. Stanley dans son livre paru en 1890, *Through the Dark Continent*. Sampson Low, Marston, Searle & Rivington, London, 658 p.

2.5 La colonisation britannique... puis l'indépendance de l'Ouganda

Si le processus de colonisation débute en 1858, avec les « découvreurs » européens comme Speke (voir encadré « À la recherche des sources du Nil : Speke, Burton et les autres ! »). Toutefois, dans un premier temps, le Buganda n'a pas été véritablement conquis par les armées coloniales, car le *kabaka* Mwenga obtint le statut de protectorat britannique en considérant qu'il s'agissait d'une alliance entre égaux (1885). En 1891, les différents accords européens aboutissent néanmoins au partage de la région lacustre qui entraînera la prise du pouvoir d'une oligarchie divisée entre factions d'obédiences religieuses rivales (islam, catholicisme et protestantisme). Ces relations conflictuelles se transformeront rapidement en guerres de religion et certainement plus sous la contrainte que par espoir d'apaisement, le *kabaka* Mwenga, accepte, malgré sa répugnance, que le Buganda soit désormais sous domination anglaise. Les conflits religieux ne cessèrent que lorsque l'armée britannique eut rétabli la « paix coloniale ».

L'entre-deux-guerres voit de nouveaux affrontements dirigés contre le colonisateur, mêlant revendications foncière, clanique et religieuse. Deux guerres mondiales plus tard, la disposition de la Charte de l'Atlantique sur le « droit des peuples à disposer d'eux-mêmes » et l'influence des thèses progressistes contre l'exploitation coloniale favorisent l'émergence de partis indépendantistes structurés qui, additionnés aux conditions politiques internationales, conduiront aux décolonisations.

Le 9 octobre 1962, l'Ouganda accède à l'indépendance. Le premier président est le *kabaka* du Buganda, Sir Edward Mutesa II. Cependant, dans l'Ouganda indépendant, les royaumes dont le Buganda perdent leur autonomie et après de longues discussions, les monarchies sont révoquées.

En 1967, Milton Obote donne à l'État ougandais le statut de République. Lui succéderont Idi Amin Dada (1971-1979) mis en place avec l'aide de la Grande-Bretagne et des États-Unis, à nouveau Milton Obote (1979-1986) et enfin Yoweri Museveni depuis 1986. Il sera réélu en mars 2001, puis en janvier 2006, en ayant fait adopter par le Parlement une modification de la Constitution pour lui permettre de se présenter à la prochaine élection présidentielle afin d'y briguer un nouveau mandat.

2.6 Les peuples de Tanzanie

Le royaume du Buganda s'est démarqué par sa puissance et a ainsi laissé beaucoup plus de témoignages que les autres peuples de la région. Le Kenya n'ayant qu'une faible ouverture sur le lac Victoria (de l'ordre de 5 %), nous nous intéresserons essentiellement à la Tanzanie.

Il semble que les activités commerciales des régions côtières n'aient guère pénétré l'intérieur de l'Afrique orientale car ces régions n'offrent aux marchands de l'océan Indien aucun produit qui ne soit déjà disponible à quelques kilomètres de la côte. De ce fait, il se produit un isolement très net de l'intérieur de l'Afrique orientale.

Du XVI^e siècle au XX^e siècle, les régions qui se situent sur les plateaux intérieurs de l'actuelle Tanzanie n'ont guère connu de véritable unité politique. On y rencontre seulement de petites entités, tout au plus plusieurs petits royaumes ou des chefferies.

Au milieu des années 1800, en plus des marchands arabes – souvent marchands d’esclaves –, les explorateurs et les missionnaires européens ont commencé de pénétrer l’intérieur du pays. Les témoignages des explorateurs-missionnaires européens vont accélérer la prise de conscience, par les opinions publiques européennes, des horreurs liées à la traite des noirs.

Alors que les britanniques affirment, de plus en plus, leur autorité sur le sultanat de Zanzibar, les allemands investissent l’intérieur du continent. Mais, la rivalité entre allemands et britanniques en Afrique de l’Est s’exacerbe et, de 1886 à 1890, différents accords et traités organisent le partage des zones d’influences entre les deux puissances coloniales. À l’Allemagne revient l’intérieur du continent jusqu’au grands lacs, région qui sera bientôt appelée le Tanganyika, plus le Burundi et le Rwanda.

Après la première guerre mondiale, les alliés se répartissent le contrôle des territoires de l’ancienne « OstAfrika » allemande. Le Royaume-Uni se voit confier le mandat de ce qui est désormais officiellement appelé le Tanganyika. À partir des années 1920, les Britanniques font venir de nombreux indo-pakistanaï. Encore aujourd’hui, la plupart des commerces de certaines grandes villes tanzaniennes, kenyanes et ougandaises sont tenus par des indo-pakistanaï. Après la Seconde Guerre mondiale, l’ONU confie la tutelle du Tanganyika au Royaume-Uni, avec comme perspective de parvenir à l’autodétermination et à l’indépendance.

En 1953, Julius Nyerere, brillant enseignant, prône l’indépendance du pays qui sera accordée, sans aucune violence, par la Grande-Bretagne le 9 décembre 1961. Le 26 avril 1964, le Tanganyika et Zanzibar fusionnent alors pour former la République Unie de Tanzanie, dont Nyerere devient le président. Nyerere s’engage résolument dans une politique socialiste qui doit conduire à la création d’une société égalitaire, juste, solidaire, pour trouver dans ses propres ressources les moyens de son autosuffisance (Twaddle, 1998). Cette politique ne profitera pas au pays et au début des années 1980, la Tanzanie est l’un des pays les plus pauvres de la planète. Devant l’échec constaté, Nyerere commence à modifier progressivement sa politique dirigiste et progressivement la société se libéralise. En 1985, Nyerere choisit de se retirer de la politique.

Ali Hassan Mwinyi lui succède. En 1995, les premières élections multipartistes voient la victoire de Benjamin William Mkapa, un des disciples de Nyerere, qui est réélu en 2000. Après les élections de décembre 2005, Jakaya Kikwete devient le nouveau président de la République, le quatrième depuis la création de la Tanzanie.

Dans la région du Rift est-africain et dans celle du lac Victoria en particulier, on rencontre donc des communautés qui dépendent de la pêche pratiquée dans les lacs et les rivières qui s’y jettent. Par leur habitat à proximité de l’eau, leur appétence pour le poisson, les types de bateaux qu’elles utilisent et leur matériel de pêche, elles semblent manifester un attachement ancien à ce mode de vie (Sutton, 2009). Il ne s’agit pas là simplement de cas d’exploitation opportuniste des ressources disponibles, manifestant une économie de survie. L’attachement à ces eaux, aux poissons et aux autres produits qui en sont issus est profondément ancré dans ces communautés, autant au plan culturel qu’économique. Leur religion et les rituels qui y sont attachés mettent en scène les esprits des rivières et des lacs : il faut gagner leur faveur afin de

s'assurer de bonnes prises et se prémunir contre tempêtes, naufrages et noyades (voir aussi chapitre 12, « Les méthodes de pêche : un siècle d'évolution »).

L'existence de ces communautés de pêcheurs est certainement le témoignage d'une adaptation ancienne (environ 10 000 ans) et réussie aux lacs et aux rivières. Les poissons et d'autres animaux ont toujours constitué une source de nourriture exploitée par des communautés pionnières qui durent ajuster leurs pratiques alimentaires aux alternances climatiques. Ces communautés mirent au point des équipements adaptés et développèrent le savoir-faire requis pour la pêche et la navigation (Sutton, 2009). Cette époque est bien sûr antérieure à l'apparition de l'agriculture et de l'élevage (en Afrique comme partout dans le monde).

À la recherche des sources du Nil : Speke, Burton et les autres !

Les connaissances concernant le grand continent se limitèrent très longtemps à la zone sahélienne et au domaine côtier lorsque celui-ci est accessible. En 1800, l'Afrique intérieure reste toujours une *Terra incognita* car trop de dangers découragent les voyageurs de s'aventurer vers l'intérieur.

Cependant, au début du XIX^e siècle, les Européens, et surtout les Britanniques, commencent à s'intéresser aux « grands espaces blancs » qui demeurent sur les cartes d'Afrique. L'ignorance de la géographie, des sciences naturelles et de l'ethnographie du continent noir, est désormais considérée comme une grave lacune. C'est à cette même époque que naît la mobilisation de l'opinion contre la traite des esclaves, notamment en Grande-Bretagne.

À cette époque les sociétés missionnaires sont très riches et le clergé finance de nombreux voyages de volontaires prédicateurs voyant, en l'Afrique, un continent en attente de rédemption. Même si la plupart des missionnaires sont généralement plus sédentaires qu'explorateurs, leurs récits et leurs écrits contribuent, souvent avec une certaine condescendance, à sensibiliser les Européens à l'Afrique, ses peuples et ses paysages.

Le mystère des sources du Nil

Les Anciens pensaient que le Nil puisait ses eaux dans une immense mer intérieure. Hérodote (de ± 484 à ± 420 ans avant J.-C.) pensait et écrivait que « l'Égypte est un don du Nil » et c'est certainement pour cette raison que cet homme de science prit la peine de remonter le fleuve jusqu'à la ville d'Éléphantine (au niveau d'Assouan). Les romains Vitruve (± 90 à 20 ans avant J.-C.) et Pline (23-79 ans après J.-C.) avançaient que le Nil traversait un lac. Face à ces approximations, les Romains vont tenter à leur tour d'élucider le mystère de la source du Nil. Néron, puis Vespasien envoient des expéditions qui font avancer la connaissance puisque les explorateurs atteignent les marais du Sudd, mais ne peuvent pénétrer au-delà.

Ptolémée ($\pm$ 90-168 ans après J.-C.), scientifique grec, se fondant essentiellement sur les cartes d'Ératosthène dont il améliora les techniques de projection cartographique, conçoit très tôt une carte où, aux pieds des montagnes (Les Monts de la Lune), s'étendent plusieurs lacs donnant naissance à deux premiers bras rejoignant le Nil à la latitude de Méroé (en aval de Khartoum). Certes, les coordonnées fournies par Ptolémée sont fausses, mais on sait actuellement que la présence de lacs aux sources du Nil bleu et du Nil blanc est bien réelle (figure 7).



FIGURE 7 – Carte de l'Afrique d'après Ptolémée, en latin, manuscrit Parisianus Latinus 10764 de 1490, fol. 292v-293. Sur les cartes réalisées à la Renaissance d'après les indications de Ptolémée, comme celle qui est proposée ici, aux confins de la terre connue, on constate la présence nette de ces nouvelles montagnes africaines qui n'étaient pas citées par les autres auteurs ou seulement évoquées de façon floue, sans localisation et sans qu'il apparaisse un nom qui leur fût propre (source : [http://terra.antiqua.free.fr/decouvertes.html#Les sources du Nil](http://terra.antiqua.free.fr/decouvertes.html#Les%20sources%20du%20Nil))

Jusqu'au XVIII^e siècle, la plupart des géographes étaient persuadés qu'il fallait chercher le vrai Nil du côté du Nil bleu. L'Écossais James Bruce (1730-1794) se charge d'explorer les monts d'Abyssinie et on lui attribue souvent la découverte des sources du Nil bleu puisqu'il atteint le lac Tana le 14 novembre 1770. Néanmoins, il avait été précédé bien auparavant, en 1618, par un jésuite portugais, le Père Páez, certainement trop modeste pour déclarer sa découverte ^a.

Cependant, il apparut assez rapidement que la véritable source du Nil est à rechercher plutôt en direction du Nil Blanc et donc au-delà des marais du Sud. Ceux-ci sont franchis avec grande difficulté et les quelques explorateurs qui parviennent à traverser ce labyrinthe rencontrent alors une jungle inextricable et très hostile. Ne valait-il pas mieux alors effacer l'obstacle et contourner la difficulté par le sud en débutant l'exploration depuis la côte de l'océan Indien ?

Les expéditions de Speke

Il faudra attendre le XIX^e siècle pour que les Anglais lancent de nouvelles expéditions afin d'éclaircir le mystère des sources du Nil et la Royal Geographical Society va alors financer plusieurs expéditions à partir de Zanzibar.



FIGURE 8 – Les chutes de Tissat (ou Tis Issat) en Éthiopie. Connue sous le nom de Grand Abbaï à la sortie du lac Tana, la rivière s'écoule durant 40 km vers le sud avant d'arriver aux chutes de Tissat, hautes de 50 m. C'est à partir de ces chutes que l'on considère cet émissaire comme le Nil bleu. Après un parcours d'un peu plus de 1 400 km, le Nil bleu rejoint le Nil Blanc (issu du lac Victoria) à Khartoum. La confluence des deux cours d'eau forme alors le Nil (© « ctsnow »)

Les Britanniques, voulant affermir leur contrôle « du Cap au Caire » (Hugon, 2005), mandatent, par le truchement de la Royal Geographical Society, deux officiers chargés de se lancer à la découverte des sources du Nil. Richard Francis Burton (1821-1890) et John Hanning Speke (1827-1864), que tout oppose. Ils entament leur exploration le 16 juin 1857 en partant depuis la côte tanzanienne, face à Zanzibar. En février 1858, après huit mois d'un parcours semé d'embûches, ils parviennent à Ujiji et découvrent une immense étendue d'eau, le lac Tanganyika, qu'ils sont les premiers européens à contempler. Mais ils constatent, avec consternation, que la rivière située au bout du lac (la Ruzizi) coulait vers celui-ci au lieu d'en sortir. Il ne pouvait donc s'agir de la source tant escomptée.

Burton reste persuadé que c'est vers le lac Tanganyika ou les Monts de la Lune (chaîne du Rwenzori) qu'il faut rechercher la source du Nil. Il entend donc encore explorer la pointe nord du lac. D'un avis contraire, Speke n'en voit pas l'utilité, arguant que l'altitude du lac est trop faible pour que ses eaux se jettent dans la mer. Il part alors seul à la recherche d'un autre lac qui lui avait été signalé. En mai 1858, il arrive à Mwanza (Tanzanie) et découvre une véritable mer intérieure que les indigènes appellent Nyanza. Speke le baptisera Victoria, en l'honneur de la reine d'Angleterre. Il estime que cette fois-ci, il s'agit des sources tant recherchées. Il en est d'autant plus convaincu que ce lac se situe à 400 m au-dessus de l'altitude du Tanganyika. Plus tard, son intuition se révélera effectivement exacte. Mais pour l'heure, persuadé d'avoir trouvé la source du Nil, il court en faire part à Burton (25 août) qui demeure plus que sceptique. Convaincu de sa réussite, Speke rentre en Angleterre, en février 1859, pour annoncer sa découverte.

Néanmoins, les preuves s'avérant encore insuffisantes, une nouvelle expédition s'organise en 1860 pour mettre un terme à la polémique. Cette fois-ci, c'est le capitaine James Augustus Grant (1827-1892) qui accompagne Speke (figure 9).

Ils empruntent le même itinéraire qu'en 1857 et l'expédition connaît de nombreuses péripéties et prend beaucoup de retard. Malgré cela, Speke poursuit inlassablement sa quête, et en juillet 1862, il parvient à l'extrémité nord du lac pour découvrir, conformément à ce qu'on lui avait signalé, d'énormes chutes d'eau. Selon lui, il a enfin atteint le Nil. Il télégraphie à Londres le fruit de sa découverte : « La question du Nil est réglée ».

Quelques mois plus tard, il entreprend de descendre le cours du Nil où il rencontre Baker à Gondokoro (15 février 1863). Ce dernier lui fournira des embarcations qui permettront à Speke de redescendre le Nil vers Khartoum puis Alexandrie et enfin l'Angleterre. Arrivé à Londres, la nouvelle de sa découverte fait sensation et son retour est triomphal. Il publie aussitôt le *Journal of the Discovery of the Source of the Nile* (1863).

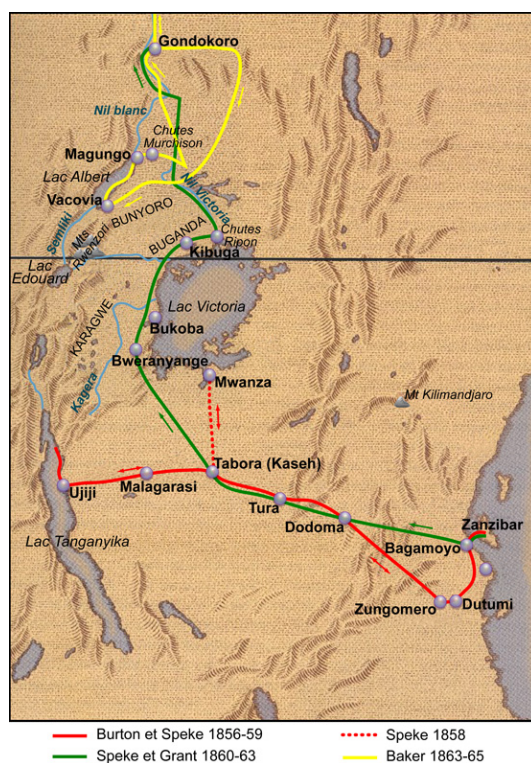


FIGURE 9 – Les explorations de Burton et Speke vers le lac Tanganyika (1856-59) y compris l'incursion de Speke sans Burton vers le lac Victoria (1858), puis de Speke et Grant vers le lac Victoria et le Nil (1860-63). En 1963, alors qu'il remonte le Nil depuis Khartoum, Baker rencontre Speke et Grant, qui eux le redescendent depuis le lac Victoria. La jonction est faite et la preuve que cherchait Speke fait foi (redessiné d'après la carte d'Ondaatje, 1998)

Le 22 juin 1863, le président de la Société royale de géographie déclare solennellement devant l'assemblée : « Le capitaine Speke, accompagné du capitaine Grant, a prouvé que le lac d'eau douce connu sous le nom de Victoria-Nyanza est bien la source du Nil blanc. Cette découverte est l'un des plus beaux triomphes de la géographie ».

Bien que la théorie de Speke fasse de plus en plus d'adeptes, certains points restent obscurs, comme par exemple l'identification des sources du Nil Blanc en amont du lac Victoria. Par ailleurs, le lac Albert constituait-il également une autre source du Nil ?

Finalement, ce n'est que bien plus tard, 1934 ou 2006 selon les hypothèses (voir plus bas), que les véritables sources, en amont du lac Victoria furent découvertes.

Où se trouve la véritable source du Nil

Traditionnellement, on considère que l'exutoire du lac Victoria, près de Jinja, constitue la source du Nil avant que ce dernier effectue son long voyage vers la Méditerranée. Mais, le lac Victoria recevant de nombreux affluents, il restait à découvrir où se trouvait, en réalité, la source la plus lointaine du Nil.

En 1934, l'explorateur Burckhart Waldecker découvrit, au Burundi, à Gasumo (figure 10), la source la plus méridionale. En ce lieu, il s'agit d'un filet d'eau qui sort du flanc nord du mont Gikizi (3°54'47" S et 29°50'22" E). Il poursuit son parcours par les rivières Gasenyi, Kigira, affluents de la Ruvyironza. Cette dernière se jette à son tour dans la Ruvubu dont les eaux rejoignent la Nyabarongo pour former la Kagera, principal tributaire occidental du lac Victoria. Le Nil avait alors une longueur de 6 611 km.



FIGURE 10 – Compte tenu de la complexité et de la démesure du système hydrographique, il est difficile de savoir où se trouve exactement la source du Nil. De ce fait, on a coutume de considérer qu'il en existe deux, l'une au Burundi, l'autre au Rwanda

Plus récemment, en 2006, Neil McGrigor, un Britannique, Cam McLeay et Garth MacIntyre, deux Néo-Zélandais, ont identifié, d'après leurs mesures, une source plus lointaine dans la Forêt Nyungwe au Rwanda. Selon eux le plus long fleuve du monde mesure désormais 6 718 km, soit un gain d'un peu plus de 100 km (figure 10).

Qui a raison ? Difficile de se prononcer, mais ce qui est sûr, c'est que la source du Burundi est bien plus au sud que la source rwandaise. Pour les burundais le site de Gasumo constitue donc la seule vraie source !

Dans le cas du Nil, comme avec l'Amazonie, l'énormité et la complexité du système rend difficile l'utilisation du terme « source ». De ce fait la National Geographic Society reconnaît traditionnellement deux sources du Nil, l'une au Burundi et l'autre au Rwanda.

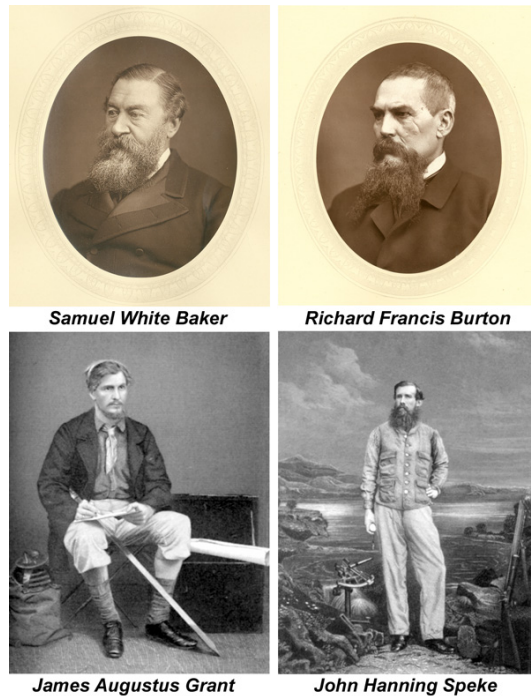


FIGURE 11 – Galerie de portraits des explorateurs ayant contribué à la découverte des sources du Nil

Pour en savoir plus

Baker Sir S.W., 1868. *Découverte de l'Albert N'yanza : nouvelles explorations des sources du Nil*. Ouvrage traduit de l'anglais par G. Masson. Librairie de L. Hachette et Cie, Paris, 512 p.

Burton R.F. & Speke J.H., 1991.- *Aux sources du Nil. La découverte des grands lacs africains 1857-1863*. Petite Bibliothèque Payot, Voyageurs P58, 322 p.

Burton R.F., 1860. *The lake regions of central Africa : a picture of exploration*. Longman, Green, Longman and Roberts, London. 2 vol., 434 + 484 p.

De Lanoye F., 1870. *Le Nil, son bassin et ses sources. Exploration et récits extraits des voyageurs anciens et modernes*. Librairie Hachette et Cie, Paris, n° 79, 317 p.

a. En 2003, le Père Páez fut reconnu, par les autorités éthiopiennes, comme le premier européen à avoir observé la source du Nil bleu.

Références

- Brunet M., Beauvilain A., Coppens Y., Heintz E., Moutaye A.H.E. & Pilbeam D., 1995. The first australopithecine 2 500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature*, 378 : 273-275.
- Brunet M., Guy F., Pilbeam D., Mackaye H.T., Likius A., Djimdoumalbaye A., Beauvilain A., Blondel C., Bocherens H., Boissérie J.-R., de Bonis L., Coppens Y., Dejax J., Denys C., Düringer P., Eisenmann V., Fanone G., Fronty P., Geraads D., Lehmann T., Lihoreau F., Louchart A., Mahamat A., Merceron G., Mouchelin G., Otero O., Pelaez Campomanes P., Ponce De Leon M., Rage J.-C., Sapanet M., Schuster M., Sudre J., Tassy P., Valentin X., Vignaud P., Viriot L., Zazzo A. & Zollikofer C.P.E., 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418 : 145-151.
- Chrétien J.-P., 1994. Les peuples et leur histoire avant la colonisation : 19-53. In Prunier G. & Calas B. (eds), *L'Ouganda contemporain*, Karthala, Paris et IFRA, Nairobi, coll. Hommes et Sociétés, 303 p.
- Coppens Y., 1975. Évolution des Hominidés et de leur environnement au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 281, série D : 1693-1696.
- Coppens Y., 1983. *Le singe, l'Afrique et l'homme*. Fayard, Paris, 246 p.
- Coppens Y., 2003. « L'East Side Story n'existe plus ». *La Recherche*, 361 : 74-78.
- Hugon A., 2005. *L'Afrique des explorateurs. Vers les sources du Nil*. Découvertes Gallimard, Histoire. Gallimard, Paris, 176 p.
- Ki-Zerbo J. (dir.), 1986. *Histoire générale de l'Afrique. Vol. I : Méthodologie et préhistoire africaine*. Présence Africaine/Edicef/Unesco, 416 p.
- Kortland A., 1972. *New perspectives on ape and human evolution*. Strichting voor Psychobiologie, Amsterdam, 100 p.
- Médard H., 2007. *Le royaume du Buganda au XIX^e siècle*. Karthala Éditions, Paris, 664 p.
- Mercier C., 2002. *Processus de changement social : l'exemple des « gens du lac » du Buganda, aux pêcheurs de l'Ouganda des rives victoriennes*. Mémoire de Maîtrise, Paris X Nanterre, Ethnologie et sociologie comparative, 189 p.
- Ondaatje C., 1998. *Journey to the source of the Nile*. Harper Collins, Canada, 224 p.
- Senut B., Pickford M., Gommery D., Mein P., Cheboi K. & Coppens Y., 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 332 : 137-144.
- Sutton J.E.G., 1986. Préhistoire de l'Afrique orientale : 266-280. In Ki-Zerbo J. (dir.), *Histoire générale de l'Afrique. Vol. I : Méthodologie et préhistoire africaine*. Présence Africaine/Edicef/Unesco, 416 p.
- Sutton J.E.G., 1987. L'Afrique orientale avant le VII^e siècle : 615-641. In Mokhtar G. (dir.), *Histoire générale de l'Afrique. Vol. II : L'Afrique ancienne*. Présence Africaine/Edicef/Unesco, 560 p.
- Sutton J.E.G., 2009. Anciennes sociétés de pêcheurs dans l'Afrique « médiane » et dans le Rift : 317-331. In Hirsch B. & Roussel B. (dir.), *Le Rift est-africain. Une singularité plurielle*. IRD Éditions, Marseille, Publications Scientifiques du Muséum, Paris, 442 p.
- Twaddle M., 1998. L'Afrique orientale : 242-271. In Mazrui A.A. & Wondji C. (dir.), *Histoire générale de l'Afrique. VIII : L'Afrique depuis 1935*. Unesco, 1098 p.
- Wood B., 2002. Hominid revelations from Chad. *Nature*, 418 : 133-135.

Chapitre 4

Un siècle de recherches sur le lac Victoria

Le lac Victoria a très tôt suscité l'intérêt des empires coloniaux qui ont envoyé à la fin du XIX^e siècle de nombreux explorateurs pour découvrir les sources du Nil et l'Afrique intérieure, qui était encore Terra incognita. La grande faune a rapidement intéressé les chasseurs amateurs de trophées, mais les poissons n'ont guère retenu l'attention des autorités et les premières collections du British Museum ne datent que du début du XX^e siècle. Ce n'est qu'au milieu des années 1920, que les autorités coloniales, confrontées à la chute des captures des tilapias appréciés des populations locales, se sont inquiétées du devenir des stocks de poissons du lac. C'est à partir de cette époque que datent les premières observations sur l'écologie du lac et des espèces qu'il héberge. Depuis, plusieurs équipes de recherche se sont succédées, chacune avec ses spécialités : taxinomie, écologie ou phylogénie. Plus récemment les études concernant l'impact que l'introduction de la perche du Nil sur les populations de cichlidés endémiques ont mobilisé la communauté scientifique.

★

Le lac Victoria a d'abord suscité l'intérêt des explorateurs à la recherche des sources du Nil (voir chapitre 3, « La vallée du Rift, un haut lieu de l'humanité »). Mais cet intérêt était purement géographique voire politique. Il faudra attendre les années 1920, et l'inquiétude des autorités locales de voir s'effondrer les pêcheries de tilapias endémiques, *ngege* (*Oreochromis esculentus*) et *mbiru* (*O. variabilis*) (figure 1), pour que l'on fasse appel à un scientifique britannique, Michael Graham.

1 Michael Graham, le précurseur

Au début du XX^e siècle, tout le monde, y compris les Européens expatriés, consommait des *ngege* (*Oreochromis esculentus*). Mais, au début des années 1920, la pêcherie commença à décliner, ce qui inquiéta les autorités coloniales. En 1927, le britannique Michael Graham fut envoyé en Ouganda afin de mettre en œuvre un programme de gestion des pêches. Graham était un scientifique spécialiste des pêches et des pêcheries marines qui travaillait au laboratoire de Lowerstoft, en Angleterre. Il partit pour

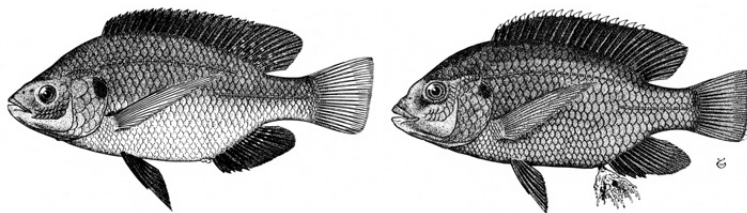


FIGURE 1 – *ngege* et *mbiru*. Le dessin de gauche représente un *ngege*, *Oreochromis esculentus*, celui de droite un *mbiru*, *O. variabilis*. Les deux spécimens sont des mâles adultes. On voit que le *ngege* possède plus d'écaillés sur le corps et sur les joues. La forme de la tête est également différente. Le *ngege* est de couleur brunâtre, tandis que le *mbiru* est bleuté avec les pointes des rayons des nageoires dorsale et caudale de couleur écarlate (sur le dessin, les pointes écarlates sont représentées en blanc). Dessin du major W. P. C. Tenison (traduction de la légende de M. Graham)

Jinja en compagnie d'un jeune étudiant de Cambridge, âgé de 20 ans, Edgar Barton Worthington. Si leur mission était initialement dédiée à la pêche et à sa réglementation, les deux scientifiques élargirent rapidement la portée de cette expédition à la connaissance et à l'écologie générale du lac Victoria. Ce fut la première véritable étude exploratoire d'un grand lac africain. Elle a donné lieu à un rapport publié, en 1929, sous la seule signature de M. Graham : *The Victoria Nyanza and Its Fisheries : A Report on the Fishing Survey of Lake Victoria, 1927-1928*. Dans ce travail, on trouve les premiers renseignements concernant la biologie des principales espèces. En ce qui concerne, les nombreuses espèces d'haplochromines, Graham s'interroge. D'un côté il constate que certaines populations locales les consomment, mais d'un autre côté, les autorités locales et coloniales, sont frustrées que leur « grand lac » contiennent autant de petites espèces qu'elles n'hésitent pas à qualifier de « *trash fish*¹ ».

D'une façon plus générale, Graham comme Worthington recommandent que recherche et administration soient combinées. Ils estiment, en outre, que ce serait une erreur de ne pas prendre en compte l'opinion des autorités dans leurs propositions de gestion des pêcheries, sous peine que leurs recommandations ne soient pas suivies. Plusieurs espèces de poissons de bonne taille faisant l'objet de captures à l'époque, ils ne s'intéressèrent donc pas aux haplochromines. Voilà d'ailleurs les quelques lignes que Graham leur consacre dans son rapport :

« Ce genre, inclus dans la même famille que le *ngege*, est représenté dans le lac par 58 espèces. Le nombre d'individus est presque incroyable. J'ai pris, presque partout, des captures relativement importantes de ces poissons avec un petit chalut, sauf dans les régions très profondes du lac. Leur nombre est si considérable que j'ai envisagé de suggérer leur chalutage, afin qu'ils puissent être utilisés comme engrais dans la colonie du Kenya. Je crois que le stock pourrait résister à une pression industrielle composée de 200 chalutiers ; mais compte tenu du peu de temps à ma disposition (car je me suis principalement intéressé au *ngege*) je n'ai pu approfondir cette proposition malgré l'attention qu'elle mérite. » (Graham, 1929 : 22).

1. *Trash fish* = poisson poubelle.

Le scientifique voit donc un intérêt potentiel à exploiter ces espèces, mais en vue de transformer les captures... en engrais. Qui plus est, dans la même page, Graham parle d'« introduction d'espèces plus utiles ». Il signale en particulier qu'on lui a souvent suggéré d'introduire dans le lac Victoria quelques espèces intéressantes comme la perche du Nil (*Lates niloticus*) ou le poisson tigre² (*Hydrocynus sp.*). Au moment où il rédige son rapport, ces suggestions lui paraissent certainement prématurées, mais il estime qu'il est utile, pour l'avenir, de considérer cette hypothèse sous réserve que l'on étudie au préalable l'impact d'une telle opération.

Quoi qu'il en soit, si Graham ne paraît pas retenir d'emblée l'idée d'introduire des espèces prédatrices, il n'en considère pas moins que les haplochromines présentent peu d'intérêt pour la pêche. Notons qu'à cette époque, on ne s'intéressait que marginalement à la phylogénie des poissons, et les concepts d'essaims d'espèces et de radiations adaptatives étaient encore inconnus (voir chapitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée »). C'est bien plus tard que la question de la spéciation des haplochromines, que l'on trouve dans les trois grands lacs de la vallée du rift est africain, devint un objet de recherche à part entière.

Dans son rapport, M. Graham recommande également qu'un centre permanent de recherches sur les pêcheries soit mis en place afin d'effectuer des études scientifiques continues sur le lac. Après ce bref intermède africain, Michael Graham retourne au laboratoire de Lowestoft, dont il devient directeur des pêches de 1945 à 1958.

2 Barton Worthington : une volonté de mieux gérer la pêche

Worthington qui accompagnait Graham avait été passionné par l'Afrique en général et par cet immense écosystème en particulier. Afin de poursuivre ses recherches, il organisa plusieurs expéditions destinées à étudier les autres grands lacs de la région. Plusieurs de ces travaux ont servi de référence pour les recherches ultérieures. Cette expérience donna à Worthington l'occasion d'écrire, en collaboration avec son épouse, le premier livre de synthèse concernant l'écologie des eaux continentales africaines (Worthington & Worthington, 1933). Sa renommée grandissant, il est invité à participer au programme de surveillance que Lord Hailey³ veut mettre place dans la totalité de l'Afrique. L'objectif de cette étude est de mettre l'accent sur les relations qui se tissent entre les différents organismes susceptibles de participer au développement et à la conservation des ressources renouvelables. Pour Worthington, l'économie coloniale dépend d'une bonne connaissance de l'économie de la nature et doit, par conséquent, en tenir compte dans ses aménagements. C'est ainsi que Worthington put bénéficier de fonds pour ses différentes missions, les fameuses « *Cambridge Expedition to the East African Lakes* » (figure 2) qui ont fait l'objet de nombreuses publications, dont quelques-unes sur les poissons (Worthington, 1932 ; Trewavas, 1933 ; Worthington & Ricardo, 1936).

2. « Poisson tigre » est la traduction française de « *tiger fish* », mais en Afrique francophone, cette espèce est dénommée « poisson chien ».

3. Lord Hailey (1872-1969) qui a rédigé, en 1938, un rapport de référence sur les problèmes que la colonisation posait dans les territoires africains a, par la suite, été nommé directeur d'un vaste programme de recherche concernant la politique coloniale britannique.



FIGURE 2 – Barton Worthington prélevant un échantillon d'eau au cours de son expédition dédiée à l'étude des lacs africains « *Cambridge Expedition to the East African Lakes* » (source : E. B. Worthington, 1931)

Worthington avait conservé en mémoire, la proposition de Graham de faire construire un laboratoire destiné aux recherches scientifiques sur le lac. Le Bureau colonial britannique lui demanda de préparer un projet. Pour cela en octobre 1944 il rencontre les représentants des trois pays se partageant le lac pour leur exposer ses plans. Sa proposition souligne la nécessité de mettre en place un système qui servirait à la fois de laboratoire de recherche sur les lacs et de base pour le Service des Pêches sur le lac Victoria (LVFS = Lake Victoria Fisheries Service), chargé de recueillir des statistiques de pêche, de donner des conseils et de faire respecter toute la législation nécessaire. Cette proposition reçut le total soutien des pays riverains. Le lieu sélectionné pour abriter les laboratoires de l'Organisation pour la recherche sur les pêches en Afrique de l'Est (EAFRO = East African Fisheries Research Organisation) est très symbolique puisque le choix se porta sur Jinja (Ouganda), aux abords des chutes Ripon, tout près du site où Speke découvrit ce qu'il convient de considérer comme la source principale du Nil blanc (figure 3).

Début 1945, l'administration pour le développement et l'aide sociale dans les colonies débloqua les fonds nécessaire pour construire le gros œuvre et assurer les cinq premières années de fonctionnement. Les travaux débutèrent en 1946 et se terminèrent en 1949. L'inauguration officielle aura lieu en 1950. Cependant, dès 1947, l'EAFRO, dirigé par Robert A. S. Beauchamp, était déjà opérationnel.

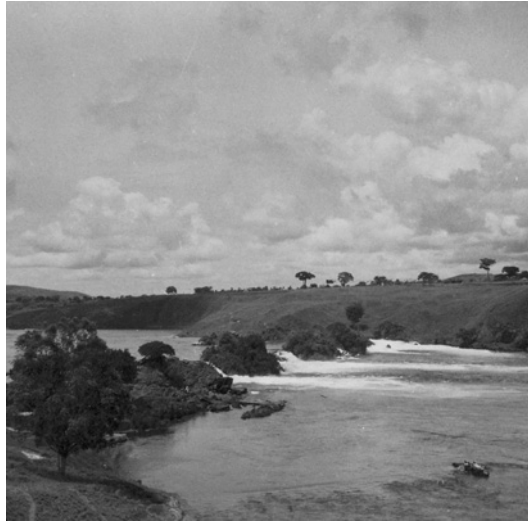


FIGURE 3 – Les Chutes Ripon en Ouganda. C'est par ce goulet rétréci que le lac Victoria se déverse pour constituer le Nil Victoria. Elles constituent, en quelque sorte, la principale source du Nil (l'autre provient du lac Albert). C'est près de ce site que furent érigés, en 1947, les bâtiments de l'EAFFRO. Sur le cliché aucune construction n'est encore apparente (source : cliché datant de 1940, © Dudley Essex / Andyessex)

3 Les premières années de l'EAFFRO

L'EAFFRO a été créé pour étudier, entre autres, les problèmes de surexploitation des espèces commerciales prisées par les populations locales et pour éventuellement se prononcer sur la possibilité d'introductions d'espèces (autochtones ou allochtones) pour suppléer les stocks naturels. Mais à côté de cette orientation très finalisée, les chercheurs en place programmèrent différentes études plus fondamentales destinées à mieux comprendre le fonctionnement de cet immense écosystème. En très étroite relation avec une association de biologistes des eaux douces anglaise (FBA)⁴, la première équipe de l'EAFFRO était constituée presque exclusivement d'hydrobiologistes⁵, de diverses disciplines, appartenant à cette association (voir encadré « Deux chercheurs britanniques dans les laboratoires de l'EAFFRO à Jinja (Ouganda) »). De son côté le LVFS avait une base principale dans chaque pays limitrophe du lac, Kisumu (Kenya), Entebbe (Ouganda) et Mwanza (Tanzanie) et se servait d'un puissant bateau (figure 4) pour relier l'ensemble du réseau mis en place pour récolter des données de statistiques de pêche un peu partout sur le lac.

C'est à cette même époque (1950) qu'une Loi des Pêches du lac Victoria est mise en application. Parmi les nombreuses mesures conservatoires, il y en avait une qui interdisait, à qui que ce soit, d'introduire dans le lac, toute espèce non native de

4. FBA : Freshwater Biological Association of the British Empire of Lake Windermere. Cette association, créée en 1929, rassemble des écologistes, des biologistes et des limnologues spécialistes des eaux douces.

5. L'hydrobiologie est la science qui étudie la vie des organismes aquatiques et des relations avec leur milieu.

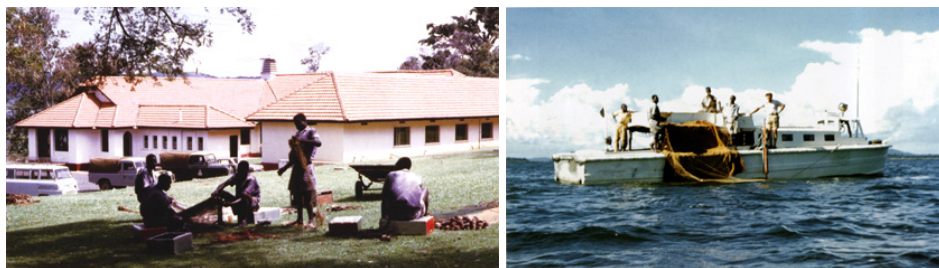


FIGURE 4 – Les bâtiments de l'EAFRO (à gauche) et le bateau de recherche (à droite) dans les années 1950 (© R. Lowe-MacConnell)

poisson (œufs, alevins ou adultes). Cependant, cette obligation n'était pas étendue aux rivières issues ou se jetant dans le lac⁶.

En dehors de la recherche, la direction de l'EAFRO était incessamment soumise à de nombreuses pressions d'origines diverses qui convergeaient toutes vers la même finalité : l'introduction d'espèces. Cette insistance n'était pas toujours très argumentée, mais parfois l'objectif était clairement affiché. Par exemple, en 1948, R. Beauchamp reçut une demande du Conseil est-africain de la recherche industrielle de Nairobi pour étudier la possibilité d'augmenter la production de poissons afin de fabriquer des farines à base de poissons pour pallier à la carence constatée de la ration en protéines animales des populations riveraines. Les scientifiques, y compris la direction de l'EAFRO, étaient évidemment contre de telles recherches. À peine né, l'EAFRO allait-il disparaître ? En effet, sa réticence à prendre en charge de telles mesures « pratiques » au détriment de recherches n'ayant pas d'application économique immédiate, signifiait presque son arrêt de mort, par arrêt de financement. Les pressions étaient sans ambiguïté :

« De nos jours, le scientifique ne peut s'attendre à avoir un gâteau et le manger. Il doit accepter les restrictions et les objectifs qui lui sont fixés par la dépense des fonds publics, ou il demeure un scientifique pur et simple sans financement. » (Colonel P. Fearon, Haute Commission pour l'Afrique de l'Est).

6. En fait, l'application était étendue jusqu'au 1^{er} mile depuis l'embouchure.

Deux chercheurs britanniques dans les laboratoires de l'EAFRO à Jinja (Ouganda)

Parmi les chercheurs que Robert Beauchamp, certainement sur les conseils de Barton Worthington, avait souhaités dans son équipe, Rosemary Lowe, communément surnommée Ro, et Humphry Greenwood restent des références incontournables de la recherche ichthyologique africaine (figure 5).



FIGURE 5 – Rosemary Lowe et Humphry Greenwood à l'EAFRO en 1954 (Jinja, Ouganda). À gauche, au deuxième plan Marjorie Greenwood, l'épouse de Humphry (© R. Lowe-MacConnell)

Ro (1921-2014) rejoint Jinja en 1948 et y restera jusqu'en 1953. Durant ces six années elle se consacre à l'étude de la biologie des différentes espèces de tilapias rencontrées dans les grands lacs d'Afrique de l'Est. À cette époque, l'écologie des espèces africaines est peu connue puisque les scientifiques se sont en priorité consacrés à décrire une faune inconnue. Ses travaux servirent de base à l'ensemble des études ultérieures, notamment en ce qui concerne les différences écologiques fondamentales existant entre les espèces pondant sur le substrat et celles incubant leurs œufs dans la bouche. En 1957, elle exerce ensuite ses talents en Amazonie puis revient en Angleterre en 1962 où elle est employée comme chercheur associée au British Museum de Londres. Elle y rédigera plusieurs synthèses qui restent toujours des ouvrages de référence^a. Elle sera ensuite très présente au sein de nombreuses sociétés ou organisations et participera à de très nombreux congrès, particulièrement ceux où il était question des grands lacs d'Afrique de l'Est.

Humphry Greenwood (1927-1995) arrive à Jinja en 1951 et y restera jusqu'en 1957. Il publia très vite un article dans lequel il souligne l'importance du lac comme réservoir de « spéciation explosive ». On peut d'ailleurs penser qu'il est certainement un des initiateurs du concept de « essaims d'espèces^b ». Mais il sait qu'avant d'aller plus avant dans ses recherches sur la spéciation, il est indispensable de documenter correctement, et de façon très approfondie, chaque

espèce rencontrée. C'est pourquoi, dès 1956, il entreprend de publier toute une série d'articles sur les haplochromines du lac (Greenwood, 1967). Il consacra ainsi 40 ans de sa carrière à l'étude des cichlidés du lac Victoria. En 1959, il fut recruté comme chercheur senior au sein du British Museum de Londres. C'est là qu'il entreprit de s'investir dans la classification de l'ensemble des poissons osseux. Il retourna cependant à plusieurs reprises en Afrique pour de courts séjours, notamment dans la région du lac George (Ouganda). Dans les années 1970, c'est à son initiative qu'une équipe hollandaise de Leiden s'installa à Mwanza (Tanzanie) pour étudier de façon approfondie l'écologie et la morphologie des haplochromines du lac Victoria (HEST, voir § 5 ci-dessous). Pour compléter, le travail de Fryer & Iles (1972), il publia, en 1974, une étude très documentée consacrée à l'écologie et l'évolution des cichlidés du lac Victoria ^c. Les cichlidés sont toujours restés son centre d'intérêt, mais il s'intéressa de temps à autre à d'autres groupes et apporta une contribution importante à l'étude des fossiles.

On garde de ces deux éminents ichthyologues l'immense contribution qu'ils ont apportée à l'avancement des connaissances en écologie pour l'un et en systématique des cichlidés pour l'autre.

a. Dont : *Fish Communities in Tropical Freshwaters, Their Distribution, Ecology and Evolution* (1975), *Ecology of Fishes in Tropical Waters* (1977) et *Ecological Studies in Tropical Fish Communities* (1987).

b. « Essaim d'espèces » (parfois également « groupe d'espèces ») est la traduction française de « *species flock* ».

c. Greenwood P. H., 1974. Cichlid fishes of Lake Victoria, east Africa : The biology and evolution of a species flock. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, Supplement 6 : 1-134.

Les scientifiques de l'EAFRO n'étaient donc pas en position de force pour influencer la politique de recherche, lorsque l'idée de l'introduction de la perche du Nil refit surface dans les années 1950. Et malgré leurs efforts, ils n'avaient que peu d'arguments pour attribuer une valeur commerciale aux haplochromines, face aux autorités qui affirmaient tout simplement que ces haplochromines n'étaient que de la « vermine », s'attaquant au frai d'espèces économiquement précieuses, comme les tilapias. Ils devaient donc être détruits (Commissaire de la province de Nyanza ⁷).

Tous les membres de la FBA présents sur les rives du lac Victoria n'étaient pas des ichthyologues. Jack Talling est venu visiter l'EAFRO en 1956 puis en 1960-61 pour étudier la productivité phytoplanctonique du lac. Son épouse quant à elle était en charge des analyses chimiques des éléments nécessaires au développement algal. La synthèse de leurs résultats a ainsi servi de référence et a permis décrire le cycle annuel d'abondance du plancton et de décrire pour la première fois les conditions qui influent sur la stratification thermique du lac.

Peter B. N. Jackson fait également partie des scientifiques qui ont marqué les recherches sur le lac Victoria de leur empreinte. Il est resté à Jinja durant environ neuf

7. Provincial Commissioner, Nyanza, 1939. Letter to East Africa High Commission, 28 December 1939. Nairobi : Kenya National Archives File KP/6/7/87.

années. À partir de mars 1963 il a été, durant deux ans, directeur de l'EAFRO⁸. Les sept années suivantes, il a travaillé dans le cadre de la FAO. À l'époque à laquelle il est arrivé, il ne restait plus aucun scientifique expatrié à Jinja et le laboratoire n'était occupé que par un jeune étudiant de Zanzibar. Cependant très rapidement, il réussit à attirer quatre scientifiques reconnus, parmi lesquels on citera Robin Welcomme qui a vécu, en 1963, sa première expérience africaine. L'équipe était à nouveau devenue aussi importante qu'à ses débuts, avec les compétences scientifiques et administratives dont on doit reconnaître la paternité à P. Jackson. On lui doit également la volonté de redynamiser les recherches de terrain qui avaient pratiquement cessé depuis les dernières années. Pour stimuler la recherche, il a plaidé la « cause des *Haplochromis* », arguant que l'on ne connaissait rien sur les stocks de ces espèces et que le développement de leur pêche serait à la fois source de nourriture et d'emploi. Il a également été l'initiateur des premières recherches sur le *Lates*, qui montrèrent que les *Haplochromis* étaient la cible préférée de la perche d'autant qu'ils n'étaient pas habitués à se confronter à un tel prédateur (déjà l'effet Frankenstein...). En 1972, il quitte Jinja pour rejoindre le J. L. B. Smith Institute (devenu depuis South African Institute for Aquatic Biology) où il officiera jusqu'en 1984.

Si des signes précurseurs de surexploitation étaient déjà apparus dans les années 1920-1930, c'est véritablement à partir des années 1950-1960 que la situation devient à ce point alarmante, que les autorités estiment indispensable d'introduire des espèces étrangères pour soutenir la pêche.

4 L'Organisation des Pêches du lac Victoria (LVFO⁹)

Au cours des années 1970, des conflits politiques régionaux mettent fin à la coopération entre les pays riverains du lac et, en 1977, l'EAFRO devient l'UFFRO (Uganda Freshwater Fisheries Research Organization). De leur côté, les deux autres pays créent leur propre institut des pêches, respectivement KMFRI à Kisumu (Kenya) et TAFIRI à Mwanza (Tanzanie). À partir de cette date, les collaborations internationales se font directement avec chacune de ces institutions. C'est ainsi que le HEST (voir § 5) travaillera en étroite collaboration avec le TAFIRI.

La plupart des recherches ont ensuite été financées par l'Union Européenne et, au début des années 1990, celle-ci a aidé un nouveau projet de recherche sur la pêche dans le lac Victoria (LVFRP¹⁰) pour qu'un consortium européen puisse travailler en étroite collaboration avec les trois instituts riverains. Le siège du LVFRP sera basé à Jinja et sera à l'origine de la nouvelle Organisation des Pêches du lac Victoria (LVFO), chargée d'élaborer un cadre de gestion pour les pêcheries, qui sera créée en 1994. Cette organisation est née d'une convention signée par les trois États riverains du lac.

Cette organisation qui a retrouvé le parrainage de la communauté est-africaine, a pour but d'harmoniser, de développer et d'adopter des mesures de conservation et de

8. En 1960, l'EAFRO (East African Fisheries Research Organization) deviendra l'EAFRO (East African Freshwater Fisheries Research Organisation) (Lowe-McConnell, 1997).

9. LVFO = Lake Victoria Fisheries Organization.

10. LVFRP = Lake Victoria Fisheries Research Project.

gestion pour une utilisation durable des ressources biologiques du lac Victoria. Elle doit également optimiser les avantages socio-économiques du bassin pour les trois États partenaires. La LVFO, dont le siège est à Jinja, collabore étroitement avec les instituts nationaux de recherche sur les pêcheries.

5 Les travaux du HEST sur l'écologie et la systématique des *Haplochromis*

Au milieu des années 1970, avant même que l'on ait eu connaissance du boom de la perche du Nil, les pouvoirs publics néerlandais se sont intéressés au développement de la pêche dans le golfe de Mwanza, en Tanzanie. Comme on savait que les cichlidés du genre *Haplochromis* dominaient tant par leur nombre d'espèces que par leur biomasse, c'est vers eux que l'attention se porterait. Le HEST (*Haplochromis* Ecology Survey Team) était né.

À cette époque, on connaissait peu de choses sur la biologie des cichlidés endémiques du lac Victoria. Bien sûr, P. H. Greenwood avait passé de nombreuses années à décrire des *Haplochromis* de la partie ougandaise du lac mais les clés qu'il avait conçues ne s'appliquaient pas aux poissons de la région du golfe de Mwanza en Tanzanie. Ainsi, en quelques années, les taxinomistes du HEST, que dirigeait Cornelis D. N. Barel, découvrirent près de 150 espèces nouvelles. Cette découverte impressionnante d'espèces difficiles à séparer et à identifier, les amena à estimer qu'ils se trouvaient effectivement face à un essaim d'espèces qui pouvait servir de modèle à l'étude de l'évolution. La compréhension du processus de spéciation a été, à l'origine, la raison principale qui a poussé le HEST à entamer ses études sur le lac Victoria.

Malheureusement, dès 1980 les prises ont commencé à diminuer privant les scientifiques d'échantillons suffisants pour entreprendre les études qu'ils avaient souhaitées réaliser sur l'écologie, la taxinomie et la spéciation des *furus*¹¹. Ils ont donc également essayé d'évaluer l'impact de la perche du Nil et de l'eutrophisation du lac sur les différentes espèces d'*Haplochromis*. Cette équipe a, entre autres, montré combien la chaîne alimentaire avait été modifiée et simplifiée depuis les années 1980. Ils ont également été parmi les premiers à souligner que l'état du lac n'était peut-être pas aussi dramatique que certains scientifiques, médias et ONG voulaient le faire entendre et que si la prédation des *Lates* était bien réelle, elle n'était pas la cause unique, l'eutrophisation étant également largement responsable de cette situation. Enfin, Frans Witte qui prit la direction du HEST en 1982 fut le premier à signaler le retour de certaines espèces d'haplochromines au début des années 2000 (figure 6).

La production et la contribution scientifique du HEST sont très importantes tant en volume qu'en qualité, et ce programme a permis à plusieurs étudiants néerlandais et étrangers de fournir un excellent travail de thèse. Enfin, n'oublions pas l'excellent livre de Tijs Goldschmidt, *Le vivier de Darwin. Un drame dans le lac Victoria*¹², dont le récit, truffé d'anecdotes et de connaissances, raconte comment les études qu'il avait

11. *Furu* est le nom local donné par les tanzaniens aux *Haplochromis*.

12. La version française de ce livre est parue en 2003 (Éditions du Seuil, Paris). La version originale (en hollandais) *Darwins hofvijver* est parue en 1994 (Prometheus, Amsterdam).



FIGURE 6 – Frans Witte et une de ses collègues examinant des exemplaires d'*Haplochromis* dans le laboratoire du TAFIRI (Tanzania Fisheries Research Institute) à Mwanza, Tanzanie (© F. Witte, 2011)

entreprises ont pris tout d'un coup une tournure imprévue. On notera également la conclusion optimiste de cet ouvrage dont la dernière phrase est « *furu come back* ».

6 Recherches sur la phylogénie et la spéciation des haplochromines

Parallèlement aux grands programmes de recherche que l'on vient de lister, il convient également de parler des recherches qui ont concerné la taxinomie et la phylogénie des *Haplochromis*.

Les principales conclusions sont développées dans le chapitre 6 (« Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée ») où l'on parlera plus en détail des *Haplochromis*. Actuellement, on estime que l'essaim d'espèces du lac Victoria aurait pour origine une population issue du lac Kivu avant que les volcans du Virunga n'inversent le cours de la Ruzizi qui se déverse désormais dans le lac Tanganyika (Verheyen *et al.*, 2003). Pourtant on a longtemps estimé que cet essaim avait une origine nilo-congolaise (Seehausen *et al.*, 2002). En fait, la réalité n'est certainement pas aussi simple et il est vraisemblable que les haplochromines actuels du Victoria sont issus de plusieurs lignées ayant successivement colonisé l'écosystème lacustre. On serait ainsi face à un super essaim d'espèce composé de plusieurs lignées d'origines multiples.

7 Autres programmes, projets et symposiums

En dehors des poissons et des paramètres biologiques proprement dits, quelques autres programmes se sont attachés à étudier les phénomènes orogéniques qui ont façonné le lac et sa région (voir chapitre 2, « Origine et genèse d'un grand lac tropical »).

En 1993, a débuté un programme IDEAL (International Decade for the East African Lakes) dont l'objectif était d'étudier les changements climatiques observés à long terme dans l'Afrique de l'Est tropicale. Pour ce faire et mieux comprendre le paléoclimat, ce programme s'est essentiellement focalisé sur la dynamique physique et

biogéochimique des grands lacs de la région. Près de 150 publications ont été rédigées dans le cadre de ce programme et un ouvrage faisant toujours référence a été édité dès 1996 (Johnson & Odada, 1996).

Et puis bien sûr de nombreux symposiums ou congrès consacrés aux grands lacs se sont intéressés au lac Victoria. Citons par exemple : « *The Impact of Species Changes in African Lakes* » (1992), Londres, ou « *Lake Victoria : A New Beginning* » (2000), Jinja, et bien sûr les différents symposiums PAFFA (ex. PARADI puis PARADI / FISA) qui se tiennent tous les cinq ans dans une capitale africaine différente depuis 1993.

Références

- Goldschmidt T., 2004. *Le vivier de Darwin. Un drame dans le lac Victoria*. Éditions du Seuil, Paris, 294 p.
- Graham M., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928 and appendices*. Crown Agents for the Colonies, London, UK, 255 p.
- Greenwood P.H., 1967. A revision of the Lake Victoria Haplochromis species (Pisces, Cichlidae). Part VI. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 15, 2 : 31-119.
- Greenwood P.H., 1974. The Cichlid fishes of Lake Victoria : the biology and evolution of a species flock. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, Supplement 6, 134 p.
- Johnson, T.C. & Odada, E.O., (eds) 1996. *The Limnology, Climatology and Paleoclimatology of the East African Lakes*. Gordon and Breach Publ., Amsterdam, 664 p.
- Lowe-McConnell R., 1997. EAFRO and after : a guide to key events affecting fish communities in Lake Victoria (East Africa). *South African Journal of Science*, 93 : 570-574.
- Trewavas E., 1933. Scientific Results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930-1. 11 : The Cichlid Fishes. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 38, 259 : 309-341.
- Worthington E.B., 1932. Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930-1. 2 : Fishes other than Cichlidae. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 38, 258 : 121-134.
- Worthington S. & Worthington E.-B., 1933. *Inland waters of Africa : the result of two expeditions to the great lakes of Kenya and Uganda, with accounts of their biology, native tribes and Development*. Macmillan and co., London, First Edition, 259 p.
- Worthington E.B. & Ricardo C.K., 1936. Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930-1. 15 : The fish of Lake Rudolf and Lake Baringo. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 39, 267 : 353-389.

Chapitre 5

Les caractéristiques physiques et chimiques

Jacques Lemoalle

Dans ce chapitre nous décrivons les principales caractéristiques physiques et environnementales du lac Victoria. Elles définissent les conditions de milieu dans lesquelles vivent les organismes : espace disponible, bilan hydrologique et renouvellement de l'eau, distribution de la température et de l'oxygène dans la masse d'eau, transparence, éléments chimiques d'importance biologique. Cette description porte sur la première moitié du XX^e siècle (jusqu'à 1960-1961) avant sa modification progressive sous l'influence des activités humaines sur son bassin.

★

Situé à une altitude de 1 134 mètres, le lac Victoria, le plus grand lac d'Afrique par sa superficie, est localisé à cheval sur l'équateur. Deuxième plus grand lac d'eau douce du monde, il a une superficie d'environ 68 900 km² (82 100 km² pour le Lac supérieur, Canada – États-Unis¹).

Bien qu'il ait été découvert après les lacs Tanganyika et Malawi, le lac Victoria a toujours suscité plus d'intérêt auprès des populations occidentales que les autres cuvettes de la vallée du Rift. Les récits de sa découverte et le fait qu'il soit la source principale du Nil en sont certainement la cause (voir chapitre 3, « La vallée du Rift, un haut lieu de l'humanité »). À côté de cet aspect émotionnel et historique, le fait que ce lac contribue au débit du Nil a également attiré l'intérêt des hydrologues. Dès 1900, un premier profil bathymétrique (figure 1) a ainsi été établi et les mesures régulières du niveau du lac sont disponibles depuis 1899.

Malgré des recherches anciennes, l'origine et l'histoire de ce lac suscitent encore de nombreuses controverses. Celle, entre autres, affirmant qu'il s'est plus ou moins asséché, il y a seulement 13-14 000 ans a longtemps prévalu mais reste l'objet de débat (voir chapitre 2, « Origine et genèse d'un grand lac tropical »).

1. On considère parfois que les lacs Michigan – Huron (Canada – États-Unis) constituent une unique entité hydrologique. Dans ce cas, ce complexe de 117 700 km² devient la plus grande étendue d'eau douce et le lac Victoria se situe alors en troisième position.

Tableau 1 - Superficie relative partagée par les trois pays riverains du lac Victoria

Pays	Superficie (km ²)	% superficie
Kenya	4 100	6
Ouganda	31 000	45
Tanzanie	33 700	49

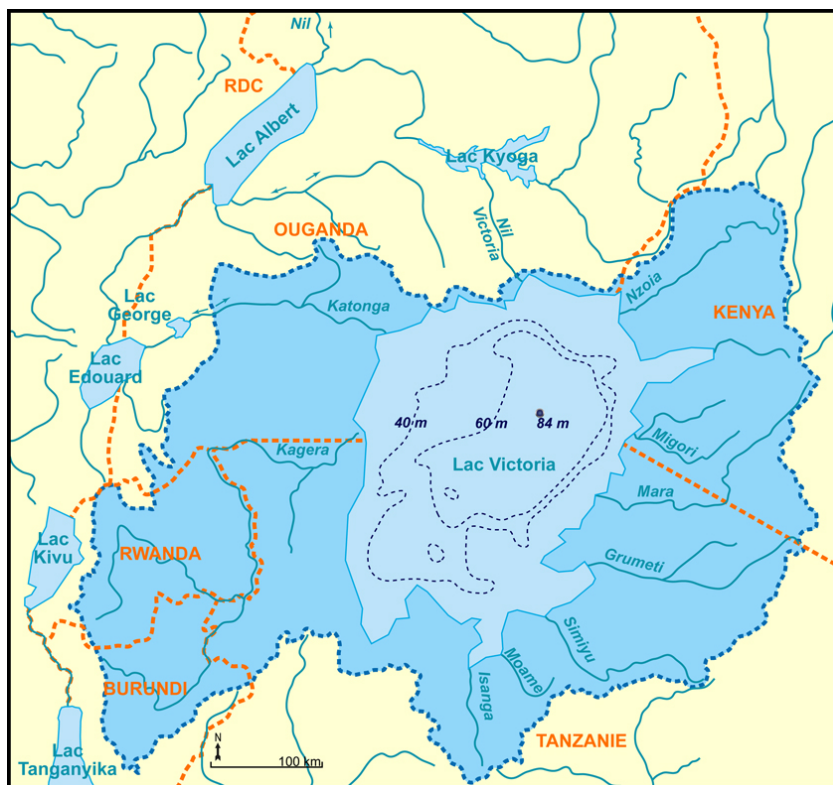


FIGURE 1 – Bassin versant du lac Victoria

1 Morphométrie

Le lac Victoria est partagé, de façon assez inégale, entre trois pays (tableau 1).

La profondeur maximale connue du lac est de 84 mètres et sa profondeur moyenne de 40 mètres, ce qui en fait un lac particulièrement peu profond comparé aux autres lacs de la région. Il s'étend sur 412 km du nord au sud entre les latitudes 0° 30' N et 3° 12' S, et sur 355 kilomètres d'ouest en est entre les longitudes 31° 37' E et 34° 53' E (figure 1). Sa côte, très irrégulière et dendritique, a un périmètre estimé de 3 460 kilomètres (tableau 2). Il existe d'innombrables baies et embouchures d'affluents dont

l'écologie est généralement différente de celle du lac, proprement dit, du fait d'une moindre profondeur et d'échanges hydriques limités avec le corps principal du lac. La plupart des abords sont marécageux et bordés d'une dense végétation essentiellement composée de papyrus (figure 2).

Tableau 2 - Principales caractéristiques morphométriques du Victoria

Paramètres	Valeurs
Surface du lac (km ²)	68 900
Bassin versant (km ²)	193 000
Périmètre (km)	3 460
Longueur maximale (km)	412
Largeur maximale (km)	355
Volume (km ³)	2 760
Profondeur maximale (m)	84
Profondeur moyenne (m)	40
Altitude (m)	1 134



FIGURE 2 – Nasses en action de pêche dans un bras adjacent du lac bordé de papyrus, lac Victoria à Kisumu, Kenya (© C. Faudemay)

Très schématiquement, on peut se représenter le lac Victoria comme un ensemble de quatre grandes zones écologiques :

- la masse d'eau centrale, où vivent les organismes pélagiques ;
- les fonds de la zone profonde centrale, peu oxygénés et peuplés par une faune peu diversifiée ;
- une zone de profondeur moyenne, où les peuplements de poissons occupent toute la colonne d'eau et les fonds ;

- et enfin la zone de rivage, couverte de végétation près des rives (papyrus ou jacinthe d'eau), où les conditions de milieu sont de type marécageux. Bien que l'oxygène n'y soit accessible qu'en bordure de zone et à la surface de l'eau, ce milieu abrite de nombreuses espèces et des juvéniles de poissons.

2 Bassin versant et bilan hydrologique

Le bassin du lac Victoria constitue la partie amont du bassin du Nil blanc. La superficie totale du bassin versant du lac n'est qu'environ trois fois supérieure à la surface du lac proprement dit, respectivement 193 000 km² et 68 900 km². Le bassin est donc relativement petit par rapport au lac, d'où l'importance de la pluie directe dans le bilan hydrologique. Sur le pourtour du lac, le relief, peu élevé, favorise la présence de zones marécageuses et de nombreux lacs satellites.

Les affluents occidentaux, dont le principal est la rivière Kagera (figure 1), drainent les massifs du Burundi, du Rwanda et de la Tanzanie occidentale, le long de la bordure est de la vallée du Rift occidental. Ce sont des rivières assez lentes qui ne présentent pas un régime hydrologique saisonnier très marqué.

Les affluents du nord-est, dont le principal est la rivière Nzoia (figure 1), drainent certains massifs montagneux assez élevés (mont Elgon : 4 321 mètres, et mont Cherangany : 2 700 mètres). Ce sont des rivières au courant assez rapide dont le régime est plus saisonnier.

Les affluents orientaux, comme la célèbre rivière Mara, sont relativement peu importants et drainent des zones de plateau assez arides de Tanzanie, dont les plaines du Serengeti.

La rivière Katonga (figure 1) est un cas particulier. Pour quelques auteurs, c'est un effluent du lac Victoria, car dans cette région, les mouvements tectoniques ont modifié les pentes d'écoulement dirigées initialement depuis le lac Victoria vers le bassin du Congo. En réalité, la Katonga est continue entre le lac Victoria et le lac George, de même que la Kafu est continue entre le Nil à sa sortie du lac Kyoga et le lac Albert. Mais, en fait, chacune des deux rivières coule dans deux directions opposées à partir de marais situés entre les lacs Victoria et George pour la première et entre les lacs Kyoga et Albert pour la deuxième. En définitive, la plus grande partie de la Katonga coule, réellement, vers le lac Victoria bien que les angles qu'elle forme avec ses affluents suggèrent qu'elle coule vers l'ouest sur l'ensemble de son parcours.

Les précipitations qui tombent directement sur le lac apportent plus d'eau que l'ensemble des différents affluents (figure 3 et tableau 3). La pluviosité diminue d'ouest en est à travers le lac, de 2 000 mm/an sur la côte du centre ouest non loin de Bukoba, à 1 100 mm/an à l'extrémité sud-ouest et seulement 750 mm/an au sud-est. Les rives nord reçoivent un peu plus de 1 100 mm/an. Des études récentes indiquent qu'il tombe généralement environ 30 % de plus de pluie sur la zone centrale du lac que ce qui est mesuré sur ses bords (Sutcliffe & Parks, 1999).

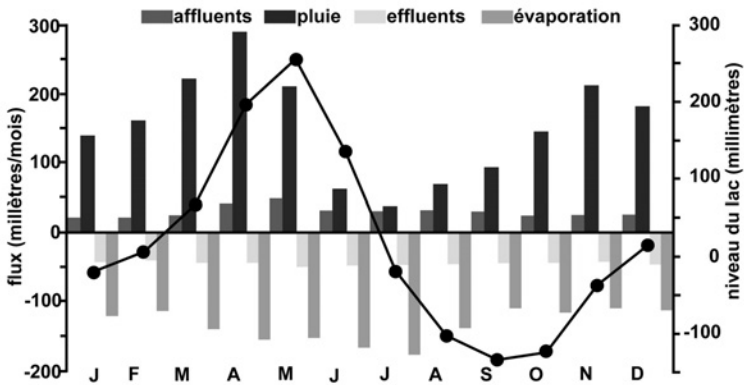


FIGURE 3 – Bilan hydrologique mensuel moyen du lac Victoria. On note que les pluies directes constituent les apports les plus importants. Les apports dus aux affluents et les pertes dues aux effluents sont plus ou moins constants au cours de l’année. Comme l’évaporation est inversement proportionnelle aux pluies, il s’ensuit un bilan très contrasté, très positif d’avril à juin et très négatif d’août à octobre (courbe noire). L’amplitude de variation du niveau du lac atteint près de 40 cm au cours de l’année (redessiné d’après Talling & Lemoalle, 1998)

Tableau 3 - Bilan moyen des entrées et sorties d’eau dans le lac Victoria (d’après Kayombo & Jorgensen, 2006). On notera, d’après les données fournies ci-dessous, que le bilan global est essentiellement dépendant des processus qui concernent la surface du lac proprement dit, la pluie pour les apports et l’évaporation pour les pertes. Le rôle des affluents et de l’effluent principal, le Nil, paraît secondaire. Ce bilan, établi pour la période 1950-2000 est légèrement positif, correspondant à une élévation du niveau du lac de l’ordre de 1 m entre 1950 et 2000

Nature du flux	Flux (m³/s)	Pourcentage (%)
<u>Apports</u>		
Pluie directe sur le lac	3 631	82
Débit des affluents	778	18
<u>Sorties</u>		
Évaporation du lac	-3 330	76
Nil	-1 046	24
<u>Bilan</u>	33	

Tableau 4 - Variation du niveau du lac Victoria entre 1930 et 2011 mesuré à l'échelle de Jinja, Ouganda (d'après Tate *et al.*, 2004)

Période	Niveau du lac (m)
1931-1960	10,2-11,9
1961-1980	10,8-13,3
1981-2000	11,4-13,0
2001-2011	10,4-12,7

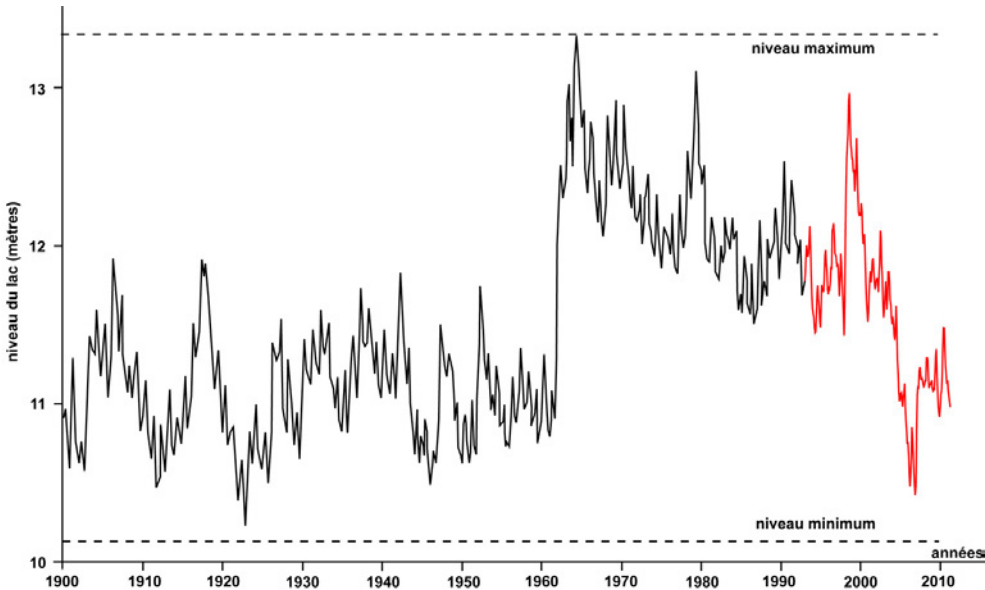


FIGURE 4 – Variation du niveau du lac Victoria à Jinja, Ouganda (en noir Sutcliffe & Parks, 1999 ; en rouge Legos : Crétaux *et al.* 2011). On voit nettement que le niveau du lac a augmenté de façon brusque au début des années 1960 et en 1997-98 à la suite d'années particulièrement pluvieuses. Il a diminué progressivement depuis pour retrouver un niveau correspondant à une pluviométrie interannuelle moyenne

L'exutoire du lac, la source du Nil, a une section relativement étroite, ce qui limite son débit. C'est ce qui explique qu'au cours d'années particulièrement pluvieuses le niveau d'eau du lac monte et met un certain temps, éventuellement plusieurs années, pour regagner son niveau moyen.

On a calculé que le temps de renouvellement des eaux du lac (volume du lac / volume des sorties) est d'environ 140 ans alors que le temps de résidence (volume du lac / volume des entrées) est plus court, estimé à 23 ans (Bootsma. & Hecky, 1993), du fait de l'importance de l'évaporation. Ces valeurs sont assez élevées car il s'agit d'un lac dont le volume est très important (environ 2 800 km³) par rapport au débit de

sortie. Certes, elles le sont moins que celles des lacs Malawi et Tanganyika, mais le sont suffisamment pour jouer, comme nous le verrons ailleurs, un rôle capital en terme d'inertie et de rétention des matières polluantes au sein des eaux du lac.

Au cours du cycle annuel, le niveau du lac varie en général d'environ 40 cm (figure 3), mais il est arrivé que le niveau monte de près de 1,5 m à la suite d'années particulièrement pluvieuses, liées à des épisodes de l'oscillation océanique, comme au début des années 1960 et en 1997. Comme signalé plus haut, le lac met ensuite un certain temps, jusqu'à plusieurs dizaines d'années, à retrouver son niveau d'équilibre du fait du débit limité de son exutoire.

En 2012, le lac a retrouvé le niveau moyen qu'il avait au cours de la période 1900-1950 (tableau 4, figure 4).

Malgré l'incertitude sur les estimations précises de l'évaporation et de la pluie sur le lac (Yin & Nicholson, 1998), l'ensemble des calculs et des modèles montre que les variations du niveau du lac sont essentiellement conditionnées par les pluies qui s'abattent sur le lac et son bassin versant car les activités anthropiques ont peu d'impact sur le niveau du lac.

Au début des années 2000, la baisse du niveau du lac s'est accentuée au point que de nombreux embarcadères construits pour les pêcheurs lors de hautes eaux se sont trouvés à sec. En quatre années, le niveau du lac a chuté d'environ 1,5 m, ce qui correspond à un déficit pluviométrique prononcé lors de cette même période. Pourtant, en 2006 les médias ont relayé les conclusions du rapport d'une ONG américaine (International River Networks, IRN) qui affirmait que cette baisse du niveau du lac était imputable, pour 55 %, à la gestion des deux centrales situées juste en aval de Jinja, en Ouganda. Selon Daniel Kull (2006), l'expert de l'IRN, pour alimenter ses deux centrales électriques², l'Ouganda aurait procédé, secrètement, à des turbinages supérieurs aux normes autorisées. Ces normes ont été redéfinies après la construction du barrage de Owen Falls Dam et il semble, désormais, que l'on veille à leur respect.

Ce règlement rend la gestion du réseau électrique de l'Ouganda difficile. En effet, comme on ne peut pas anticiper ce que sera le niveau du lac qui réagit immédiatement à la pluie, il n'est pas possible de prévoir, même à court terme, l'électricité qui pourra être produite par les centrales situées sur cette portion du fleuve. Rappelons que les centrales hydroélectriques incriminées, distantes du lac d'environ 1 kilomètre, ont été achevées en 1954 (Nalubaale Dam, ex-Owen Falls Dam) et en 2002 (Kiira Dam) (figure 5). Un troisième barrage légèrement plus à l'aval, Bujagali, a été mis en eau en 2012 et double pratiquement désormais la production nationale de l'Ouganda.

On ne peut pas exclure une influence de la gestion des barrages sur le niveau du lac, mais il est clair que les variations climatiques ont eu, dans cet exemple, un impact prépondérant. Pour conforter cette hypothèse, mentionnons que, dès fin 2006, d'abondantes précipitations ont permis au lac de retrouver un niveau proche de la moyenne observée à long terme. De nombreux exemples de variations du niveau de lacs africains, en relation avec la variabilité des pluies, sont connus, en particulier pour les lacs sans exutoire ou ceux pour lesquels la pluie directe est une composante majeure

2. À l'époque du rapport, seuls les barrages de Nalubaale et de Kiira (figure 5) étaient construits.

du bilan hydrique. Outre le lac Victoria, les lacs Sibaya, Chilwa, Naivasha ou le lac Tchad sont connus pour les fluctuations de leur niveau en rapport avec les apports pluviaux (Talling & Lemoalle, 1998).

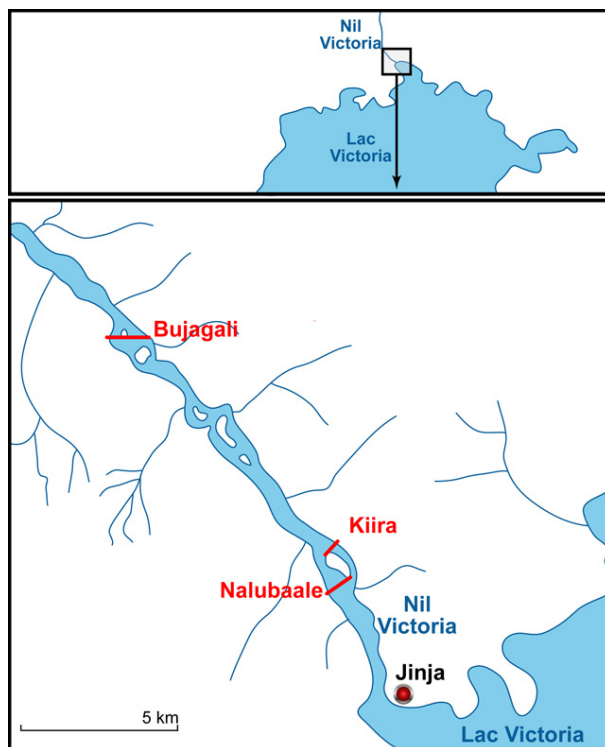


FIGURE 5 – Les barrages situés sur le Nil Victoria en aval de Jinja, Ouganda. Le barrage de Nalubaale (ex Owen Falls dam) a été mis en service en 1954, celui de Kiira en 2002 et celui de Bujagali en 2012. Ils ont, respectivement, des capacités de production de 180 MW, 120 MW et 250 MW. Pour l'anecdote, rappelons qu'en 2007 seules 5 % des habitations ougandaises avaient accès à l'électricité

3 Évolution de la température du lac

Les températures moyennes mensuelles de l'eau du lac varient entre 23 et 27°C. En surface, février et mars sont les mois où l'eau est la plus chaude, tandis qu'elle est plus froide d'août à octobre (figure 6). Le refroidissement superficiel est dû à l'augmentation de l'évaporation au cours de la saison sèche. À cette variation saisonnière se superpose une variation diurne de la température de surface due à l'alternance jour / nuit. Il faut donc tenir compte de cette variation et de l'heure de la mesure pour comparer des séries de données.

Bien que le gradient vertical de la température de l'eau soit généralement peu marqué, le lac est stratifié durant la plus grande partie de l'année, avec des périodes d'homogénéisation (voir encadré « Stratification thermique et thermocline » et figure 8). Compte tenu de la gamme de température observée (23 à 27°C), ces faibles écarts

sont néanmoins suffisants pour assurer une stratification, comme dans d'autres lacs équatoriaux.

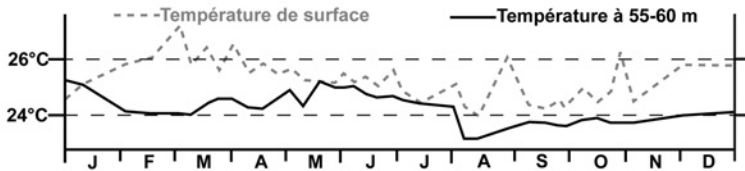


FIGURE 6 – Variation annuelle des températures de surface et de fond en 1960-1961 (re-dessiné d'après Talling & Lemoalle, 1998). On constate que l'amplitude des températures est assez faible puisqu'elle n'excède pas 3°C en surface et 2°C en profondeur. On notera également la faible différence qui existe entre la température observée en surface et celle qui règne en profondeur. Cette faible différence est une caractéristique de la plupart des lacs de région chaude

Stratification thermique et thermocline

Un lac échange de la chaleur et de l'oxygène avec l'atmosphère à travers sa surface. Lorsque le lac emmagasine de la chaleur, le vent et les turbulences distribuent cette chaleur dans une couche de surface dont la température est à peu près homogène. C'est l'épilimnion ou couche superficielle de mélange. La zone profonde du lac (ou hypolimnion) est alors séparée de l'atmosphère avec laquelle elle n'échange ni chaleur ni oxygène. On dit alors que le lac est stratifié, les deux masses d'eau étant séparées par une couche de transition, la thermocline, où la température décroît rapidement quand on s'enfonce vers le fond (figure 7).

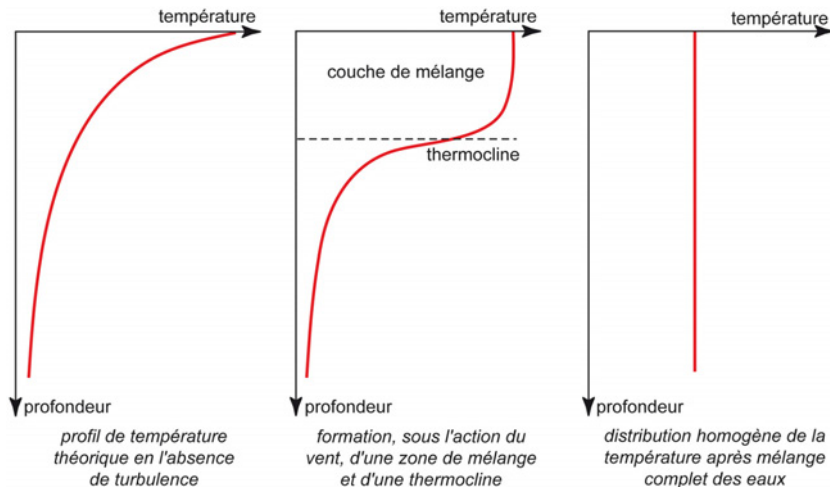


FIGURE 7 – Schéma théorique montrant les principaux profils de température d'un lac en fonction de la profondeur

La stratification est d'autant plus stable que la différence de densité entre les deux masses d'eau est importante. Celle-ci dépend de la différence de température ΔT , d'une part, et, pour un même ΔT , elle augmente lorsque l'eau est plus chaude. Ce qui explique qu'un lac de région chaude peut être stratifié de façon stable pour un gradient vertical de température relativement faible.

Lorsque le lac perd de la chaleur, la couche superficielle se refroidit et la différence de densité entre eau de surface et eau profonde diminue et s'annule. Le lac n'est plus stratifié et les turbulences de surface provoquent un mélange des eaux du lac qui devient alors homogène depuis la surface jusqu'au fond.

L'alternance jour / nuit donne également lieu à des échanges de chaleur et à des modifications de température, mais sur une profondeur très limitée comparativement aux variations saisonnières.

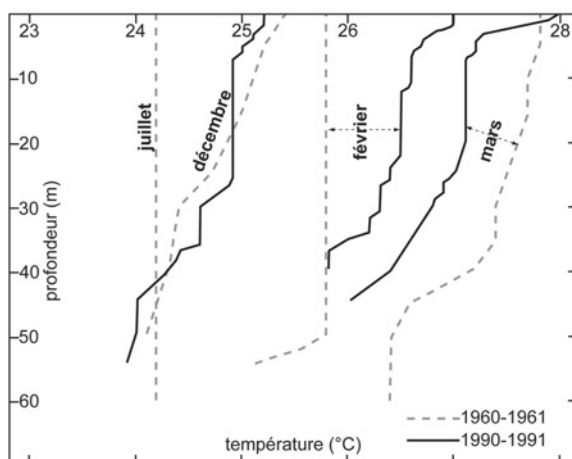


FIGURE 8 – Profils de la température observés à deux époques différentes sur une station située environ au centre du lac (redessiné d'après Spiegel & Coulter, 1996). En juillet 1961, les eaux sont totalement mélangées; en revanche, on n'observe pas sur ces données d'homogénéisation complète en 1990-91. En mars 1961 et 1991, le gradient vertical bien marqué indique approximativement que la thermocline est plus profonde en 1960 qu'en 1990

En juin et juillet, en saison sèche, les alizés du sud-est refroidissent la surface du lac pendant une période assez courte et à la fin de juillet, la distribution verticale de la température est homogène de la surface au fond. L'ensemble des eaux du lac se mélange et la distribution de l'oxygène et des éléments dissous, y compris les nutriments, est homogène dans l'ensemble du lac, sauf éventuellement dans les baies relativement fermées. Le reste de l'année, la profondeur et la stabilité de la thermocline dépendent de la durée de la période calme de réchauffement et des intermédiaires de vent qui contribuent à dissiper la chaleur vers les eaux plus profondes. Les variations saisonnières du climat sont les moteurs de la distribution de la température dans le lac. Lors des premières séries de mesures régulières, dans les années 1960, la thermocline était située vers 30 à 40 m de profondeur. L'homogénéisation de l'ensemble se produisait en général une fois par an (en juillet), mais des mélanges partiels peuvent se produire

à d'autres moments de l'année. En termes de limnologie physique, le lac Victoria est un lac monomictique³ chaud (mélange vertical des masses d'eau une fois par an, et température toujours supérieure à 4 °C).

En ce qui concerne l'évolution dans le temps, la température de surface de l'eau du lac Victoria en 1990-92 est supérieure en moyenne d'environ 1 °C à ce qu'elle était 1960 (figure 9). En admettant que ces deux séries de mesures soient représentatives de la température moyenne, il y a donc une tendance observable au réchauffement.

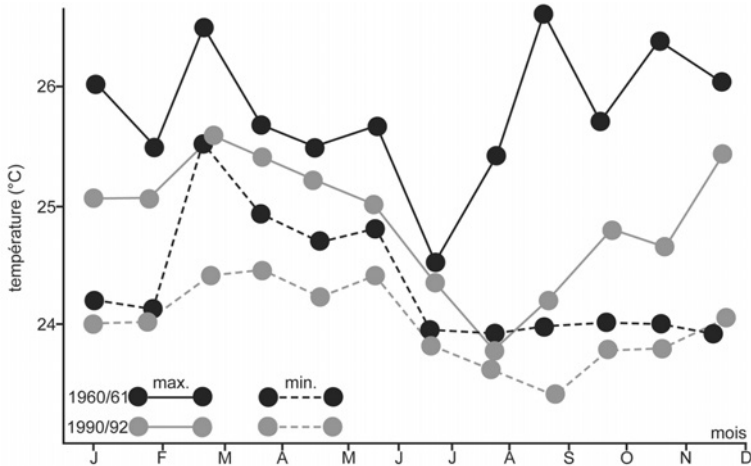


FIGURE 9 – Températures moyennes minimales (traits pointillés) et maximales (traits pleins) observées dans la colonne d'eau des années 1960-61 (bleu) et 1990-92 (rouge) (d'après Bugenyi & Magumba, 1996)

4 Distribution de l'oxygène : vers une tendance à l'anoxie ?

Comme pour la température, l'essentiel des échanges d'oxygène se fait à travers la surface du lac. Quand le lac est thermiquement homogène, la concentration en oxygène dans toute la masse d'eau tend à s'équilibrer avec l'atmosphère (les pressions partielles s'équilibrent) et on dit alors que l'oxygène est à saturation. La concentration en O₂ à saturation dépend de la température de l'eau et de l'altitude. Dans le lac Victoria, à 25°C et 1130 m d'altitude, la concentration à saturation est d'environ 7,4 mg/l. Quand le lac est stratifié, la couche superficielle reste plus ou moins proche de la saturation, tandis que des processus de dégradation de la matière organique dominent dans la couche profonde et peuvent conduire jusqu'à l'anoxie (disparition complète de l'oxygène) si la matière organique en suspension ou au fond est abondante et si la stratification dure longtemps.

Dans la couche de surface, bien éclairée, la photosynthèse du phytoplancton crée un cycle nyctéméral de la concentration en O₂, avec sursaturation en milieu d'après-midi et déficit en fin de nuit. Il est donc important de savoir à quelle heure ont été faites les

3. Un lac est qualifié de mono, di- ou polymictique selon le nombre de brassages annuels des eaux. Les lacs monomictiques sont ceux qui ne basculent qu'une fois par an et qui n'ont donc qu'un stade de circulation des eaux et de mélange avec les couches profondes.

mesures de façon à apprécier des variations éventuelles de concentration entre deux séries de mesures, et ceci d'autant plus que le milieu est riche en micro-algues.

Avant que le lac n'ait subi l'anthropisation qui prévaut actuellement (voir le chapitre 8, « Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ? »), les eaux de la couche de surface étaient en général assez bien oxygénées, au moins jusqu'à des profondeurs de 30 mètres, avec des concentrations variant de 4,6 à 9,4 mg/l d'oxygène. Dans les années 1960, dans des conditions que l'on peut encore considérer comme naturelles, la distribution de l'oxygène est à peu près homogène lorsque la colonne d'eau est plus ou moins isotherme durant la période maximale de mélange des eaux, en juillet-août. Puis, lorsque commence à apparaître une structure thermique, un gradient d'oxygène se dessine et, selon les cas, une discontinuité se manifeste au niveau de la thermocline entre 30 et 60 mètres selon les conditions météorologiques et les années (figure 10).

En résumé, la plupart du temps, les eaux de surface étaient toujours plus ou moins proches de la saturation (en équilibre avec l'atmosphère), et les faibles concentrations ($< 0,7$ mg/l) n'existaient qu'en dessous de 55 mètres et l'anoxie complète ne se manifestait que dans le fond et occasionnellement (figure 10).

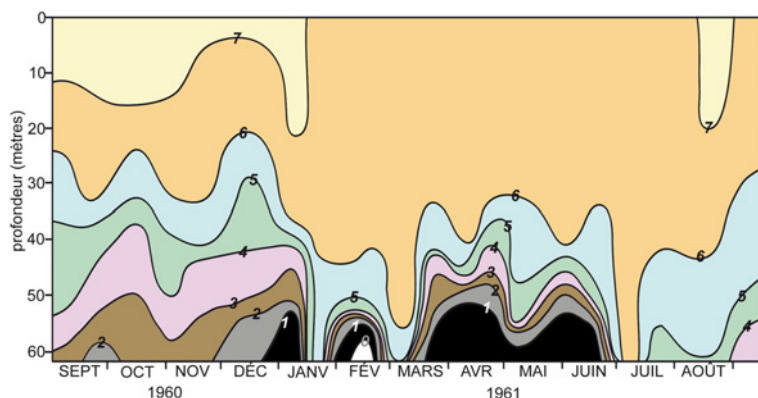


FIGURE 10 – Diagramme, profondeur-temps, de la distribution de l'oxygène dissous en 1960-1961 dans la colonne d'eau au large de Jinja, Ouganda (redessiné d'après Talling, 1966). On notera la mise en place progressive d'une stratification au cours de laquelle l'oxygène des couches profondes est consommé par la matière organique des sédiments. D'avril à juin il ne reste quasiment plus d'oxygène au fond. Début juillet, toute la couche d'eau est mélangée lors de l'homogénéisation thermique du lac avant que la stratification ne s'installe à nouveau avec déficit croissant de l'oxygène du fond. On notera la relativement faible stratification de septembre à décembre, suivie d'une phase de stratification plus élevée de janvier à juin. Durant cette période, la désoxygénation est presque totale à partir de 50-55 mètres de profondeur. Puis en juillet-août, la teneur en oxygène est de nouveau plus ou moins distribuée de façon homogène. Cette période correspond au mélange des eaux lorsque la colonne d'eau est presque entièrement isotherme.

Cette situation observée périodiquement jusque dans les années 1960-1970, s'est progressivement dégradée et à partir des années 1990, la teneur en oxygène a nettement diminué dans les couches moyennes et profondes et a, au contraire, significativement augmenté en surface. Bien évidemment, ces nouvelles conditions de milieu ont une influence majeure, tant sur la répartition des poissons que sur leur survie dans un

écosystème où la quantité d'oxygène nécessaire à la survie de la plupart des espèces devient déficitaire dans certaines parties du lac (Ochumba, 1996).

5 Transparence

Les rivières africaines sont généralement troubles, même lors de la saison sèche lorsque le courant est faible, voire nul. Cette turbidité est liée à l'importante charge en matières minérales en suspension, essentiellement des argiles. Contrairement aux rivières, les grands lacs ont, d'ordinaire, des eaux assez limpides. Adaptés à ces conditions de transparence, les poissons, et parmi eux de très nombreuses espèces de cichlidés, ont développé des stratégies de reconnaissance où la vision joue un rôle primordial. Pour la survie de ces espèces, il est prépondérant que les eaux restent transparentes pour que les espèces puissent se reconnaître et se nourrir.

Dans le lac Victoria, jusque dans les années 1960, la transparence de l'eau, mesurée au disque de Secchi, variait, selon les saisons entre 6,4 à 8,4 mètres⁴. Désormais, du fait, en particulier, de l'augmentation des micro-algues et de l'érosion sur le bassin versant, la transparence est réduite et varie entre 1,3 et 3,4 mètres. Cette diminution de la transparence a plusieurs conséquences. Elle limite la pénétration de l'énergie lumineuse, et donc de la chaleur en profondeur. La thermocline s'établit donc à une profondeur moins importante : le volume de la couche de surface, bien oxygénée et favorable à la vie des poissons, est donc moins important. Elle limite également le développement en profondeur du phytoplancton. Cela n'est évidemment pas sans effet sur les capacités de s'alimenter de certaines espèces planctonophages. Nous verrons également qu'en augmentant, la turbidité du lac a posé certains problèmes quant à la réussite de reproduction de certaines espèces.

6 Nutriments, phytoplancton et zooplancton

Lors des premières recherches effectuées au cours des années 1960, le lac Victoria avait une flore algale essentiellement composée de Diatomées. Ce lac était mésotrophe⁵ car les concentrations en phosphore et surtout en azote, composés principaux responsables du développement du phytoplancton et des macrophytes, étaient assez faibles (figure 11). On considérait alors que l'azote était un facteur limitant pour le développement du phytoplancton.

Nous verrons que les perturbations qui ont entraîné des diminutions de silice dissoute, mais des augmentations de phosphates et surtout de nitrates, ont notablement et durablement modifié la composition planctonique puisque, par exemple, les diatomées prédominantes dans les années 1960 sont désormais moins denses et supplantées tout au cours de l'année par des cyanobactéries fixatrices d'azote. Certes les diatomées sont toujours présentes, voire même encore abondantes, mais elles sont beaucoup moins diversifiées, et il y a remplacement des espèces à riche teneur en silice, dominantes dans

4. Le disque de Secchi est un disque blanc et noir tenu horizontalement au bout d'une cordelette et que l'on laisse descendre doucement dans la colonne d'eau. On note la profondeur à laquelle le disque disparaît. C'est la transparence de l'eau exprimée en mètres.

5. On considère qu'un milieu aquatique est mésotrophe lorsque sa teneur en éléments minéraux nutritifs, et en conséquence sa productivité, sont modérées.

les années 1960, par des formes peu riches en silice à l'heure actuelle. Il est d'ailleurs fréquent de constater que l'eutrophisation des lacs est presque toujours accompagnée d'une diminution de la teneur en silice. Quoiqu'il en soit, il semble que la productivité primaire a sensiblement augmenté puisqu'elle est passée, en moyenne, de 7,4 en 1960 à 13,9 en 1990 (en g d'O₂/m²/jour), soit presque le double (Mugidde, 1993).

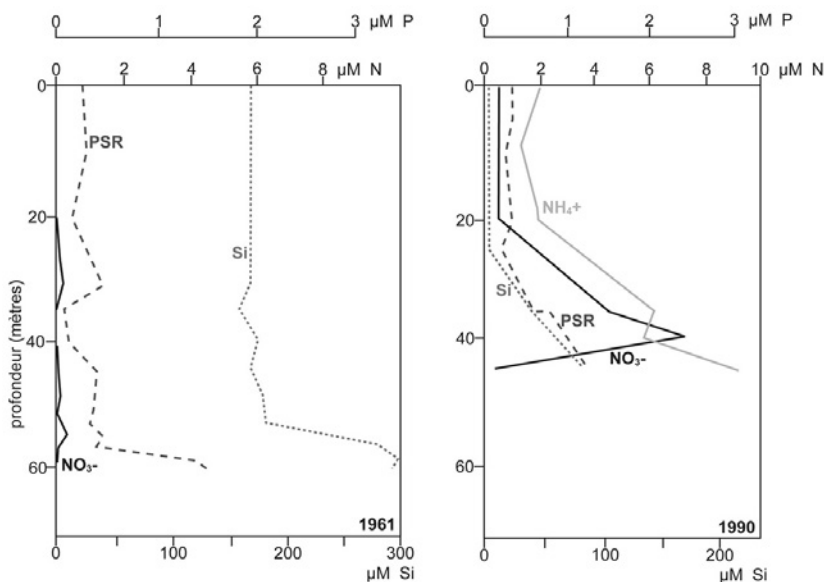


FIGURE 11 – Profils de trois nutriments dans les années 1960 et 1990. On notera l'importante augmentation des concentrations en azote (NO₃ et NH₄) et inversement la notable diminution des concentrations en silice (Si). La concentration en phosphore est ici exprimée en Phosphore Soluble Réactif (PSR). Il s'agit essentiellement de phosphate, également appelé orthophosphate (redessiné d'après Bootsma & Hecky, 1993). On voit également que, en 1990, le lac est stratifié et que la consommation en nutriments (plus de photosynthèse) augmente en dessous de 20 mètres

On a longtemps émis l'hypothèse que les introductions d'espèces exotiques de poissons dans les années 1959-1960 pouvaient être la cause de ces changements de concentrations de nutriments et donc de la modification de structure des communautés de phytoplancton. Cependant, force est de constater que l'augmentation de la concentration du phosphore dans les sédiments n'a pas été accompagnée d'une diminution de sa concentration dans la colonne d'eau. Cela signifie donc que les apports du phosphore dans le lac se sont accrus. Même si on n'a pas véritablement de chiffres concernant les apports des affluents, on sait néanmoins que les concentrations en phosphore réactif soluble sont plus importantes en 1990 qu'en 1960 (tableau 5).

Il est curieux de constater que les taux d'azote et de sulfate n'ont pas augmenté de façon aussi importante dans les pluies contrairement aux phosphates qui ne sont pourtant pas particulièrement volatils et qui sont généralement associés à des particules. Cette plus grande charge en particules atmosphériques pourrait, en fait, avoir deux causes principales, le brûlage et l'érosion des sols, toutes deux liées à la déforestation destinée à augmenter les surfaces cultivables et au chauffage (cuisine).

Tableau 5 - Concentrations en nutriments dans les eaux de pluie aux environs du lac Victoria ($\mu\text{mol l}^{-1}$) (d'après Bootsma & Hecky, 1993)

Année	Azote	Phosphore	Sulfate
1958-1959	64	0,053	19
1991	66	3,4	46

On a parfois suggéré que l'eutrophisation d'un lac pouvait être bénéfique pour les espèces de poissons capables de digérer les cyanobactéries (algues bleues), comme certains tilapias. Toutefois, ces algues bleues sont peu énergisantes pour la plupart des espèces et notamment pour le zooplancton échelon intermédiaire entre le phytoplancton et de nombreuses espèces de poissons. Pour certains (Jonna & Lehman, 2002), l'appauvrissement du nombre d'espèces de poissons phytoplanctonophages a favorisé le développement du phytoplancton avec comme conséquence la croissance de certaines populations de zooplancton herbivores, comme les cladocères. Néanmoins, 85 % du zooplancton est constitué de copépodes. Le zooplancton montre, sur l'ensemble du lac, un cycle vertical nycthéral⁶ bien marqué puisque toutes les espèces migrent vers la surface dès le début ou juste après le crépuscule, pour redescendre vers les couches plus profondes à l'aube. Si comme cela semble s'avérer, les densités de zooplancton ont tendance à croître, il pourrait y avoir une influence positive sur l'extension des espèces de poissons zooplanctonophages.

Références

- Bootsma H.A. & Hecky R.E., 1993. Conservation of the African Great Lakes : a limnological perspective. *Conservation Biology*, 7, 3 : 644-656.
- Bugenyi F.W.B. & Magumba K.M., 1996. The present physicochemical ecology of Lake Victoria, Uganda : 141-154. In Johnson T.C. & Odada E.O. (eds), *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes*. Gordon and Breach Publishers, Overseas Publishers Association, Amsterdam, The Netherlands, 684 p.
- Crétaux J.-F. , Jelinski W., Calmant S. , Kouraev A., Vuglinski V., Bergé M., Nguyen , Gennero M.-C., Nino F., Abarca Del Rio R., Cazenave A., Maisongrande P., 2011. SOLS : A Lake database to monitor in Near Real Time water level and storage variations from remote sensing data, *Advances in Space Research*, 47 : 1497-1507 (http://www.apache.legos.obs-mip.fr/fr/soa/hydrologie/hydroweb/StationsVirtuelles/SV_Lakes/Victoria.html).
- Johnson T.C. & Odada E.O., 1996. *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes*. Gordon and Breach Publishers, Overseas Publishers Association, Amsterdam, The Netherlands, 684 p.
- Jonna R. & Lehman J.T., 2002. Invasion of Lake Victoria by the large bodied herbivorous cladoceran *Daphnia magna* : 321-333. In Odada E.O. & Olago D.O. (eds), *The East African African Great Lakes : Limnology, Palaeolimnology and Biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, Advances in Global Change Research, 12, 586 p.
- Kayombo S. & Jorgensen S.E., 2006. *Lake Victoria : experience and lessons learned brief*. ILEC, Lake Basin Management Initiative : 431-446 (http://www.worldlakes.org/uploads/27_Lake_Victoria_27February2006.pdf).

6. Le nycthéral désigne une alternance d'un jour et d'une nuit et correspond donc à un cycle de 24 heures.

Kull D., 2006. *Connections between recent water level drops in Lake Victoria, dam operations and droughth* (http://www.internationalrivers.org/files/attached-files/full_report_pdf.pdf.)

Mugidde R., 1993. The increase in phytoplankton primary productivity and biomass in Lake Victoria (Uganda). *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 25 : 846-849.

Ochumba P.B.O., 1996. Measurement of water currents, temperature, dissolved oxygen and winds on the Kanyan Lake Victoria : 155-167. In Johnson T.C. & Odada E.O. (eds), *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes*. Gordon and Breach Publishers, Overseas Publishers Association, Amsterdam, The Netherlands, 684 p.

Odada E.O. & Olago D.O., 2002. *The East African Great Lakes : Limnology, Palaeolimnology and Biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, Advances in Global Change Research, 12, 586 p.

Spigel R.H. & Coulter G.W., 1996. Comparison of hydrology and physical limnology of the East African Great Lakes : Tanganyika, Malawi, Victoria, Kivu and Turkana (with references to some North American Great Lakes) : 103-139. In Johnson T.C. & Odada E.O. (eds), *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes*. Gordon and Breach Publishers, Amsterdam, 664 p.

Sutcliffe J.V. & Parks Y.P., 1999. *The hydrology of the Nile*. IAHS Press, Wallington, UK, Special Publication n° 5, 179 p.

Talling J.F., 1966. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Internationale Revue des Gesamten HydroBiologie und Hydrogeography*, 51 : 545-621.

Talling J.F. & Lemoalle J., 1998. *Ecological dynamics of tropical inland waters*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 441 p.

Tate E.L., Sutcliffe J.V., Conway D., & Farquharson F., 2004. Water balance of Lake Victoria : update to 2000 and climate change modelling to 2100. *Hydrological Sciences Journal*, 49, 4 : 563-574.

Yin X. & Nicholson S.E., 1998. The water balance of Lake Victoria. *Hydrological Sciences Journal*, 43, 5 : 789-811.

Chapitre 6

Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée

Près de Jinja, en Ouganda, le lac Victoria se déverse par un goulet d'étranglement, les chutes Ripon (aujourd'hui noyées par un barrage situé en aval), pour donner naissance au Nil Victoria. Près de 150 km en aval, les chutes Murchison constituent une barrière infranchissable qui isole le lac et le début du Nil Victoria du bassin du Nil proprement dit. En amont de cet obstacle s'est développée une faune ichtyologique originale qui est décrite dans ce chapitre, dans son état initial, antérieur aux grands impacts anthropiques (surpêche, introduction d'espèces, pollution...).

★

La singularité géographique et l'histoire mouvementée du bassin du lac Victoria ont façonné un écosystème original qui abrite une faune de poissons particulière puisque la faune nilotique d'origine a été, par la suite, colonisée par quelques espèces de cichlidés qui, au fil du temps, se sont prodigieusement diversifiées.

1 Contexte géographique et géomorphologique

Le bassin versant du lac Victoria reçoit quatre rivières principales : Kagera, Katonga, Mara et Nzoia (voir chapitre 5, « Les caractéristiques physiques et chimiques ») qui se répartissent tout autour du périmètre du lac. Il n'existe qu'un seul effluent, le Nil Victoria, qui s'écoule *via* un goulet d'étranglement, les Ripon Falls (aujourd'hui noyées par un barrage situé en aval), près de Jinja en Ouganda.

Lorsqu'il sort au nord du lac Victoria, le Nil traverse le lac Kyoga qui est généralement considéré comme une simple expansion, peu profonde, du fleuve. Puis il se dirige vers le nord-ouest avant de plonger au bout d'un peu plus de 150 kilomètres dans un goulet d'étranglement naturel qui force le débit du Nil dans une veine de moins de 10 mètres de large projetant les eaux sous pression 43 mètres plus bas. Ce sont les

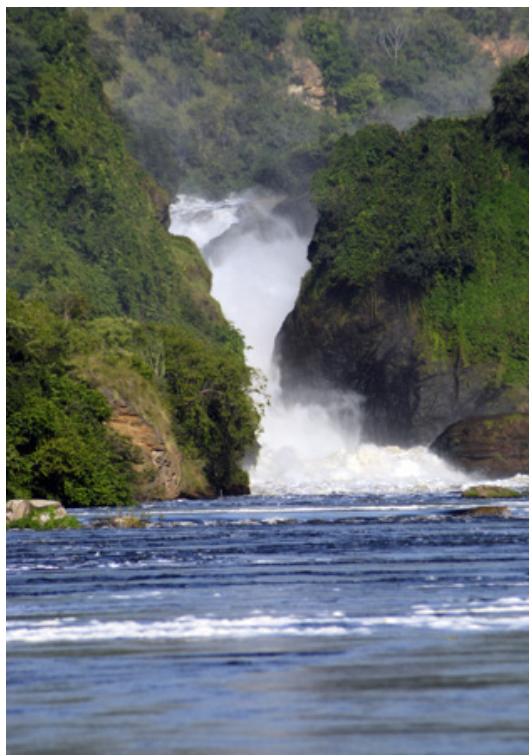


FIGURE 1 – Les chutes Murchison, Ouganda. Hautes d'environ 43 mètres, elles constituent une barrière infranchissable pour la faune aquatique située en aval, dont les poissons. De part et d'autre de ces chutes, l'ichtyofaune est très différente. Radicalement nilotique en aval, les peuplements, constitués essentiellement d'espèces endémiques, sont particuliers au lac Victoria en amont (photo © IRD / D.Paugy)

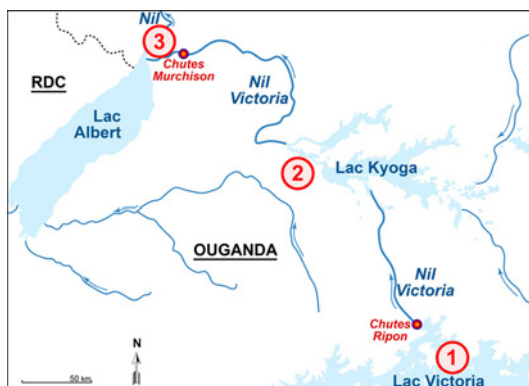


FIGURE 2 – Le Nil Victoria, seul effluent du lac Victoria est isolé du reste du bassin nilotique par la présence des chutes Murchison qui constituent une formidable barrière, infranchissable vers l'amont, pour la faune aquatique. Les chiffres 1 à 3 définissent les trois sections hydrographiques : lac Victoria (1), Nil Victoria (2) et Nil (3)

chutes Murchison¹ (figure 1) qui constituent une barrière bloquant la migration des poissons de l'aval vers l'amont, et qui isolent ainsi le bassin du lac Victoria du reste du bassin du Nil, y compris le lac Albert (figure 2).

Le lac Victoria et ses affluents constituent donc actuellement une entité relativement isolée, ce qui n'a pas toujours été le cas. Actuellement, il existe peu d'espèces communes en aval et en amont des chutes Murchinson. Néanmoins, 13 espèces (dont quatre introduites dans le lac) sont présentes à la fois dans le Nil et le lac Victoria (tableau 1). À noter également que le Nil Victoria semble servir de zone tampon puisque 8 espèces supplémentaires sont communes au Nil et au Nil Victoria et que 13 espèces additionnelles, dont la plupart sont des haplochromines, sont présentes dans le lac et le Nil Victoria.

2 Contexte biogéographique

D'un point de vue biogéographique, les lacs Victoria, Edouard, George, Kivu, Kyoga et tous leurs satellites appartiennent à la même écorégion (Thieme *et al.*, 2005). Actuellement, le lac Victoria est connecté au lac George par la Katonga puis au lac Edouard *via* le canal Kazinga. Toutefois, au niveau où la pente s'inverse sur la Katonga (voir chapitre 5, « Les caractéristiques physiques et chimiques »), il existe un important réseau de marais envahi de papyrus (95 % de la biomasse végétale) et très pauvre en oxygène ce qui rend difficile le passage et la survie des poissons. De ce fait parmi les 19 espèces d'haplochromines présentes dans le lac George, seulement deux existent également dans le lac Victoria (*Haplochromis nubilus* et *Pseudocrenilabrus multicolor victoriae*).

L'ichtyofaune du lac Kyoga est comparable, en moins riche, à celle du lac Victoria du fait de son plus faible nombre de biotopes et de sa moindre superficie.

Il existe actuellement un consensus pour dire que des populations d'haplochromines du lac Kivu seraient à l'origine de l'essaim d'espèce du lac Victoria (Elmer *et al.*, 2009) (voir § 1 de ce chapitre). Cette origine concorde avec les données géologiques connues puisque l'écoulement des eaux se faisait du lac Kivu vers le bassin du Victoria au cours du Pléistocène (2,6 Ma-12 000 BP) avant que de nouvelles activités volcaniques isolent les deux entités au cours de l'Holocène (Kendall, 1969).

Lorsque l'on considère le bassin du Nil dans son ensemble, les estimations montrent qu'il existe plus de 800 espèces de poissons (Witte *et al.*, 2009a). Toutefois (voir § 1 de ce chapitre), il faut distinguer la faune nilotique proprement dite de celle du lac Victoria.

1. Murchison est le nom, donné en 1864 par Samuel Baker, en l'honneur de Sir Roderick Murchison, alors président de la Société géographique royale britannique. On lui a donné le nom de chutes Kabarega sous le régime de Idi Amin. Ce nom est désormais invalide.

Tableau 1 - Espèces communes rencontrées (cellules grisées) dans le lac Victoria, le Nil Victoria (entre les chutes Ripon et les chutes Murchinson) et le Nil proprement dit (en aval des chutes Murchison). **: espèces introduites dans le lac Victoria (source : Faunafri, 2013). Pour les numéros des zones hydrographiques, se reporter à la figure 2

Familles	Espèces	Nil, Nil Victoria, lac Victoria	Nil, Nil Victoria	Nil Victoria, lac Victoria
Zones hydrographiques		1, 2, 3	2, 3	1, 2
Alestidae	<i>Alestes baremoze</i>			
Alestidae	<i>Brycinus macrolepidotus</i>			
Alestidae	<i>Hydrocynus forskalii</i>			
Alestidae	<i>Hydrocynus vittatus</i>			
Auchenoglanididae	<i>Auchenoglanis occidentalis</i>			
Bagridae	<i>Bagrus bajad</i>			
Bagridae	<i>Bagrus docmak</i>			
Cichlidae	<i>Astatotilapia alnaudi</i>			
Cichlidae	<i>Astatotilapia bloyeti</i>			
Cichlidae	<i>Haplochromis</i> spp.			
Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i> **			
Cichlidae	<i>Sarotherodon galilaeus</i> **			
Cichlidae	<i>Coptodon zillii</i> **			
Clariidae	<i>Clarias anguillaris</i>			
Clariidae	<i>Clarias gariepinus</i>			
Cyprinidae	<i>Labeobarbus altianalis</i>			
Cyprinidae	<i>Rastrineobola argentea</i>			
Latidae	<i>Lates niloticus</i> **			
Mastacembelidae	<i>Mastacembelus frenatus</i>			
Mochokidae	<i>Synodontis frontosus</i>			
Mormyridae	<i>Mormyrus kannume</i>			
Mormyridae	<i>Pollimyrus nigricans</i>			
Mormyridae	<i>Pollimyrus petherici</i>			
Poeciliidae	<i>Micropanchax loati</i>			
Schilbeidae	<i>Schilbe intermedius</i>			
Schilbeidae	<i>Schilbe mystus</i>			
Nombre d'espèces communes		13	8	13

3 La faune ichtyologique du Nil et du lac Victoria

Les espèces du Nil sont, de manière générale, très proches de celles que l'on rencontre dans toute la région soudanienne (Tchad, Niger, Volta, Sénégal, Ouémé...). Si on ne considère que le Nil proprement dit, 128 espèces sont actuellement recensées, parmi lesquelles 26 peuvent être considérées comme endémiques (Witte *et al.*, 2009a). Les familles de poissons nilotiques (27), sont beaucoup plus diversifiées que dans les lacs où leur nombre n'excède pas 12. De même ces familles sont souvent très différemment représentées (tableau 2). Hormis les *Haplochromis*, une cinquantaine d'espèces d'affinité nilotique existent ou ont existé dans la cuvette victorienne proprement dite.

Tableau 2 - Nombre d'espèces recensées chez quelques familles du Nil et du lac Victoria (source : Witte *et al.*, 2009a). On note que les Cichlidae sont les plus abondants dans le lac Victoria, alors que les autres familles sont plus diversifiées dans le Nil

Familles	Nil	Lac Victoria
Mormyridae	15	7
Alestidae	8	2
Cyprinidae	25	17
Claroteidae	5	0
Schilbeidae	5	1
Mochokidae	15	2
Cichlidae	10	± 500

Les rivières qui alimentent le lac ont presque toutes sensiblement la même ichtyofaune. On rencontre un peu plus de 60 espèces, dont les trois quarts existent également dans le lac Victoria. Le contraste faunistique entre le lac et ses affluents résulte de deux principales différences :

- il n'existe pas, dans le lac, d'espèces rhéophiles² ou d'espèces annuelles telles que certains killies³ ;
- il existe environ 500 espèces d'haplochromines dans le lac, alors qu'il n'en existe qu'une petite dizaine dans les affluents (figure 3).

4 Les espèces non *Haplochromis* du lac Victoria

Avant les années 1980, on dénombrait 48 espèces n'appartenant pas au genre *Haplochromis*, dont 8 étaient endémiques du bassin du lac Victoria. Parmi les plus embléma-

2. Espèce rhéophile : il s'agit d'une espèce qui habite les zones de courant.

3. *Killi* : nom qui désigne l'ensemble des poissons cyprinodontiformes. C'est un nom issu du vieil hollandais *kill* pour petit ruisseau. Le nom *killi* (ou *killifish*) a été donné, par extension, à certains petits poissons qui vivent dans les petits ruisseaux. En Afrique, il existe quatre familles de *killies* : *Aplocheiliidae*, *Cyprinodontidae*, *Nothobranchidae* et *Poeceliidae*.



FIGURE 3 – Proportion relative des cichlidés et des autres familles dans le lac Victoria et dans les affluents périphériques. On note les très importantes différences qui existent entre le milieu lacustre et le milieu fluvial. La plus importante proportion de cichlidés rencontrée dans le bassin de la Kagera provient certainement de l'existence de nombreux lacs satellites où se maintiennent quelques espèces d'haplochromines absents des zones courantes (sources : De Vos *et al.*, 2001 ; Eccles, 1992 ; Faunafri, 2013 ; Seegers *et al.*, 2003)

tiques, en raison de leur qualité gustative, il y avait les deux Cichlidae : *Oreochromis esculentus* et *O. variabilis*. Mais le choix des pêcheurs se portaient également sur les *Labeo*, les poissons-chats et quelques autres espèces (tableau 3).

Tableau 3 - Proportions (en %) des différentes espèces observées dans les captures effectuées à l'aide de filets maillants en 1957. À cette époque, les espèces introduites n'ont encore aucune incidence dans les prises (source LVFS repris dans Balirwa *et al.*, 2003)

Espèce	Nom vernaculaire	Kenya	Ouganda	Tanzanie
<i>Oreochromis esculentus</i>	ngege	46,7	52,5	18,0
<i>Oreochromis variabilis</i>	mbiru	14,9	20,2	3,9
Haplochromines	nkeje	2,6	1,9	12,7
<i>Labeo victorianus</i>	ningu	14,7	2,4	31,9
<i>Bagrus docmak</i>	hongwe	8,0	9,0	15,9
<i>Labeobarbus altianalis radcliffei</i>	kuyu	1,5	1,3	0,5
<i>Mormyrus</i> spp.	domo-domo	6,0	3,7	3,3
<i>Clarias gariepinus</i>	mumi ou kambale	1,5	1,8	0,9
<i>Schilbe intermedius</i>		2,4	0,2	4,7
<i>Brycinus jacksonii</i>	nsoga	1,1	5,8	2,6
<i>Synodontis</i> spp.*		0,1	0,2	4,8
<i>Protopterus aethiopicus</i>	mamba	0,5	1,0	0,5

**S. victorianus* (gogogo), *S. afrofisheri* (ngere)

Les 48 espèces appartiennent à 12 familles, ce qui est nettement plus faible que dans le Nil (voir § 3, « La faune ichthyologique du Nil et du lac Victoria »). Depuis les années 1980, la richesse spécifique s'est encore affaiblie et l'on peut considérer que certaines espèces ont disparu dans le lac. C'est le cas, en particulier, des deux *Oreochromis* et des *Labeo*, dont la surexploitation au cours de la première moitié du XX^e siècle a été clairement démontrée (Witte *et al.*, 2009b).

Mais bien évidemment, ce sont les *Haplochromis* endémiques qui constituent l'originalité la plus connue et la plus médiatisée de la faune ichthyologique du lac.

5 Les Haplochromines du lac Victoria : le vivier de Darwin

Malgré sa « jeunesse » le lac (environ 400 000 ans) abrite environ 500 espèces de petits cichlidés endémiques⁴, soit moins que le lac Malawi (environ 800 espèces), mais plus que le lac Tanganyika (environ 300 espèces). Bien qu'aucune espèce ne soit commune à chacun de ces trois ensembles, elles semblent néanmoins avoir une origine, voire une histoire évolutive commune, comme le suggèrent plusieurs travaux.

À la fin des années 1950, un peu moins de 60 espèces étaient connues, soit à peine plus du tiers des 184 espèces actuellement décrites (figure 4). Dans la publication de synthèse la plus récente concernant l'ichtyofaune du lac Victoria, il est précisé que le nombre d'haplochromines est d'environ 500 (Witte *et al.*, 2013). Nous sommes donc loin des 184 espèces décrites. En fait, de nombreux scientifiques désignent les espèces distinctes en leur donnant des noms ou des numéros. Il en est des centaines ainsi, mais comme leur description n'a pas été réglementairement publiée, elles ne peuvent être recensées parmi les espèces décrites. C'est pour cette raison que l'on ne peut prendre en compte qu'une estimation du nombre réel d'espèces.

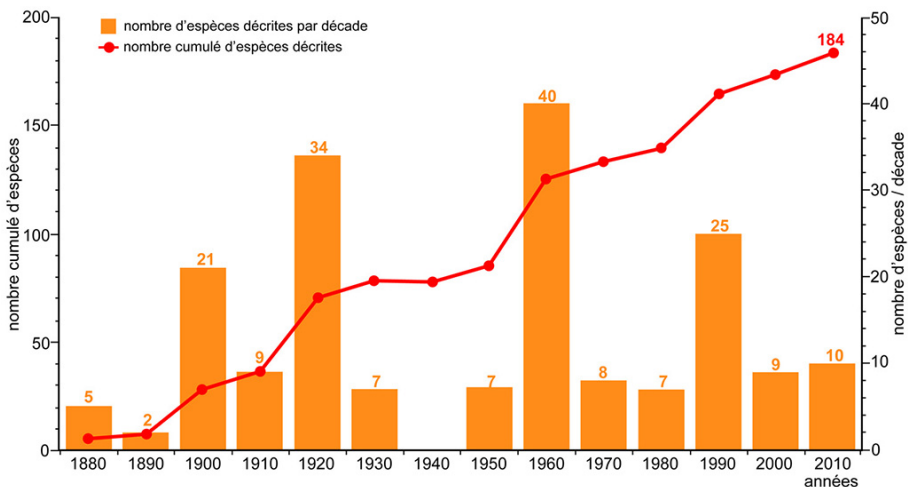


FIGURE 4 – Nombre d'espèces d'haplochromines décrites (source : FishBase). Nombre décrites par décennie (histogramme orange) et nombre cumulé d'espèces décrites (courbe rouge)

4. Cette estimation concerne l'ensemble du bassin du lac Victoria qui comprend les lacs : Victoria, Edouard / George et Albert.

Les haplochromines, sont des poissons connus des aquariophiles en raison de leur diversité et de leurs couleurs chatoyantes. Pour les scientifiques, ils représentent un modèle biologique unique car ils constituent un extraordinaire phénomène de radiation adaptative. On entend par là, le phénomène qui conduit, sur une période relativement courte, à l'apparition d'espèces très diversifiées à partir d'un ancêtre commun. Malgré leur diversité, leur multitude et la variabilité de leurs traits de vie, ces peuplements de cichlidés sont fragiles et très menacés par les changements écologiques de leur environnement. On comprend pourquoi les scientifiques multiplient les recherches dans ces grands lacs où l'on observe, dit-on, « l'évolution en action ».

5.1 À la recherche des ancêtres : une histoire étonnante

L'histoire commence il y a plusieurs millions ou dizaines de millions d'années lorsque les grands lacs ou proto-lacs de la vallée du Rift ont commencé à se former (voir chapitre 2, « Origine et genèse d'un grand lac tropical »).

Dans les grands lacs de la vallée du Rift, la plupart des cichlidés endémiques appartiennent au groupe des haplochromines. Pour l'ensemble de ces espèces, et notamment celles du Victoria, on parle généralement de super essaim (ou super foule) par analogie au « *super flock* » des Anglo-Saxons (voir dans ce chapitre encadré « Les essaims d'espèces »). Les quelques 1 800 espèces actuelles existant dans les lacs d'Afrique de l'Est seraient toutes issues de lignées primitives de cichlidés fluviaux originaires de l'ouest de la vallée du Rift. Elles auraient d'abord colonisé de manière indépendante le lac Tanganyika, il y a environ 3 Ma. Plus tard, certaines de ces lignées auraient quitté le Tanganyika pour coloniser les autres lacs où à leur tour, elles se seraient différenciées ; c'est l'hypothèse dite « *Out of Tanganyika* » (figure 5).

Une question est longtemps restée en suspens : le groupe des haplochromines, moins représenté dans le lac Tanganyika, mais très abondant dans les lacs Malawi et Victoria, a-t-il d'abord évolué dans le lac Tanganyika avant de se disperser ou bien s'est-il différencié ultérieurement ? Les études les plus récentes suggèrent la seconde hypothèse : les lignées qui ont initialement colonisé le lac Tanganyika possédaient leur propre diversité génétique et c'est ce potentiel qui se serait révélé ultérieurement dans chacun des autres lacs (Genner *et al.*, 2007).

L'âge de l'origine des haplochromines du lac Victoria a depuis longtemps intéressé les scientifiques. Dans un premier temps, certains auteurs, la plupart physiciens, affirment que le lac Victoria s'est totalement asséché il y a environ 16 000 à 14 000 années. Les espèces de poissons actuelles ne se seraient donc diversifiées qu'après la remise en eau du lac. Certains biologistes admettent ce scénario, mais beaucoup d'autres estiment que ce laps de temps est en totale contradiction avec la réalité biologique et qu'il est impossible qu'autant d'espèces (environ 500) se soient différenciées en si peu de temps (environ 14 000 ans) à partir d'une ou quelques espèces ancestrales.

Une hypothèse moins radicale a ensuite été émise. Si effectivement le lac s'est asséché, une zone marécageuse, vraisemblablement morcelée, aurait néanmoins subsisté. Peu profonde mais assez vaste, elle aurait pu servir de zone refuge à la plupart des espèces. Cependant, les géophysiciens, même s'ils admettent cette possibilité, estiment que les

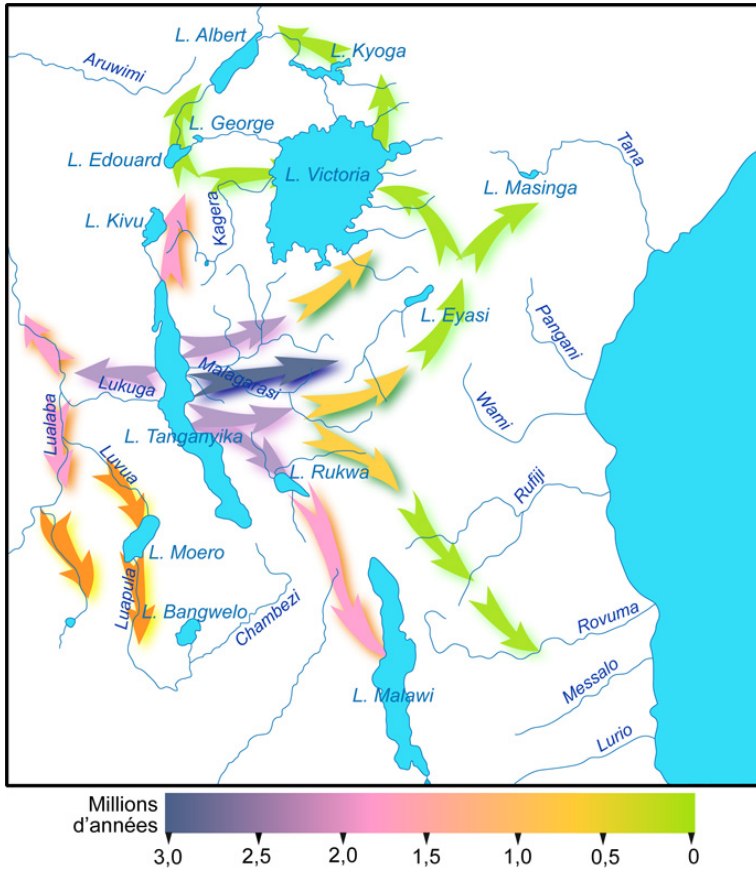


FIGURE 5 – Scénario « Out of Tanganyika » montrant les chemins présumés suivis par les différentes lignées primitives depuis le lac Tanganyika (la couleur des flèches correspond aux dates de l'échelle de temps) (adapté d'après Salzburger *et al.*, 2005)

conditions physico-chimiques prévalant alors, étaient incompatibles avec la coexistence de nombreuses espèces (Stager *et al.*, 2004)⁵.

Ce débat entre les partisans des deux scénarios est encore d'actualité. Toutefois, certaines études plus récentes (Elmer *et al.*, 2009) suggèrent un nouveau scénario : le lac Victoria aurait été recolonisé par des haplochromines provenant du lac Kivu après la remise en eau du lac Victoria il y a environ 14 000 ans (Verheyen *et al.*, 2003). En effet, auparavant, l'écoulement des eaux se faisait du lac Kivu vers le bassin du Victoria au cours du Pléistocène (2,6 Ma – 12 000 BP) avant que des activités volcaniques du massif des Virunga bloquent l'exutoire du Kivu et isolent les deux entités il y a 14 000 à 11 000 années (Poulet, 1978) ou 25 000 à 12 000 années (Beadle, 1981) (figure 6).

5. « Ces conditions n'auraient permis qu'à très peu d'haplochromines de coexister [...]. Il est donc peu probable qu'une foule d'espèces adaptée à des conditions lacustres ait survécu au tarissement du bassin du lac Victoria. » (*In Sciences*, 304 : 963b).

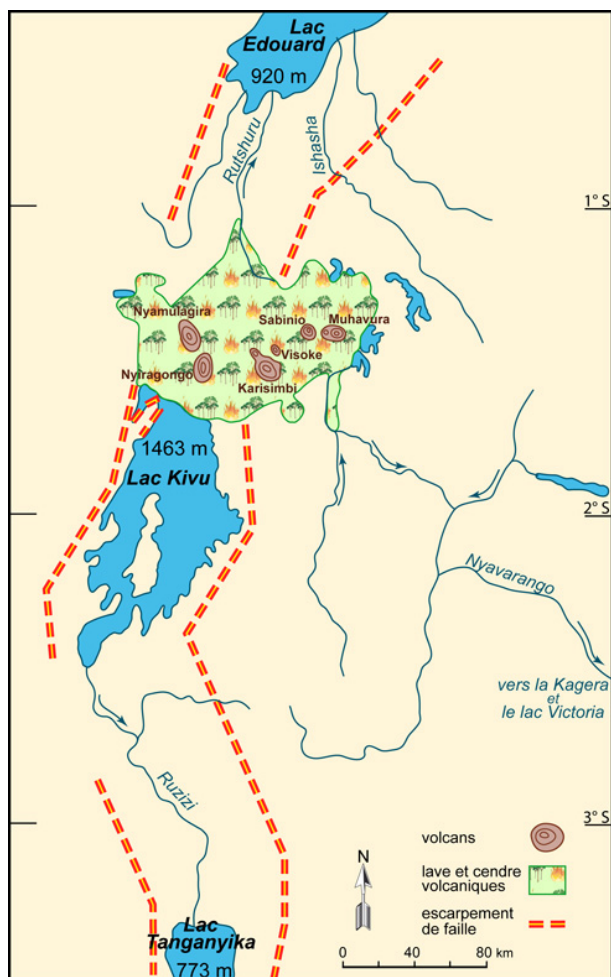


FIGURE 6 – Le lac Kivu se situe à une altitude plus élevée que les autres lacs de la région. Longtemps, ses eaux se sont écoulées vers les lacs Édouard, George et Victoria. Puis au cours du pléistocène supérieur, les activités volcaniques du massif des Virunga ont formé un bouchon (laves et cendres représentées en vert sur le schéma) empêchant l'écoulement vers le nord. Depuis, les eaux du lac Kivu se déversent dans le lac Tanganyika par la Ruzizi (schéma modifié d'après Beadle, 1981)

Les arguments en faveur de cette hypothèse sont les suivants :

- Actuellement, les populations et les espèces des différents bassins de la région ont leur propre signature allélique (excepté Nil / lac Kyoga et lac Victoria)⁶. Cependant, la différenciation génétique entre les espèces du lac Kivu et de

6. Des espèces ou des populations génétiquement bien différenciées les unes des autres ont chacune un patrimoine génétique, ou signature allélique, qui leur est propre. Cela signifie ici que les populations des lacs Victoria et Kyoga et du Nil, qui ont une signature allélique proche, ont un patrimoine génétique commun qui les différencie des populations des autres écosystèmes. Des espèces ou populations génétiquement proches ont des signatures alléliques proches ou identiques. Inversement des espèces ou populations génétiquement différenciées ont des signatures alléliques différentes.

l'ensemble du bassin du Victoria est faible ou modérée. Cela suggère que les populations du lac Kivu pourraient être à l'origine de l'essaim d'espèces du bassin lac Victoria, d'autant que ceux-ci présentent, dans leur génome, une forte proportion d'allèles dérivés des espèces du lac Kivu.

- Une introgression⁷ de gènes originaires du lac Kivu se serait produite sur le pool de gènes des espèces du Victoria et non l'inverse. Cela confirme la direction historique de la migration évoquée plus haut, d'autant que les données géologiques concordent avec cette hypothèse. Les études génétiques (Elmer *et al.*, 2009) ont montré que l'ancêtre commun le plus récent à l'origine de la radiation de lac Victoria aurait vécu il y a environ 3 à 4 Ma. La diversification des haplochromines serait donc bien antérieure à l'assèchement du Pléistocène.

En conclusion, selon le scénario actuel le plus partagé, l'histoire évolutive complexe des haplochromines du lac Victoria aurait commencé bien avant la période aride qui a touché le bassin du Victoria. L'ensemble des études moléculaires s'accordent pour affirmer que les lignées génétiques, et donc les espèces, ont au moins 100 000 années (Verheyen *et al.*, 2003 et 2004). Cette histoire aurait pu se dérouler au moins en partie en dehors du bassin du lac Victoria, peut-être dans le lac Kivu (figure 7).

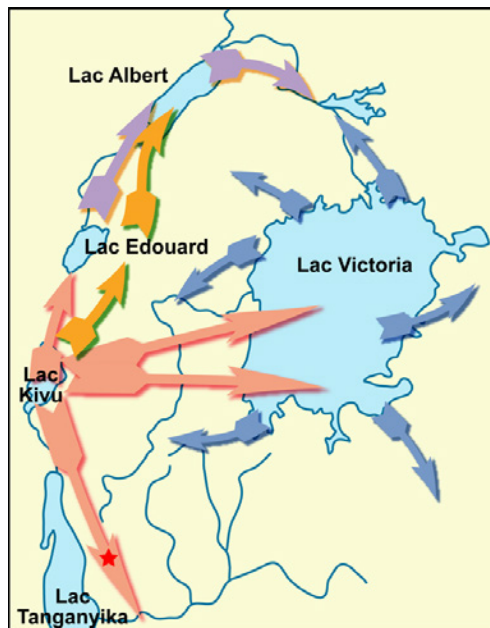


FIGURE 7 – Possible scénario des chemins par lesquels les haplochromines ont colonisé la région du lac Victoria à partir du lac Kivu. L'astérisque dans la flèche du bas se réfère à deux haplochromines de la région du lac Rukwa (schéma adapté d'après Verheyen *et al.*, 2003)

7. En génétique, une introgression désigne une dispersion naturelle des gènes d'une espèce, à l'intérieur du pool génétique d'une autre espèce, génétiquement assez proche, par hybridation interspécifique, suivie éventuellement de plusieurs rétrocroisements avec le parent local.

5.2 Diversification des espèces et occupation des niches

Les mécanismes qui permettent d'expliquer la grande diversité des espèces sont nombreux et variés. Dans le cas des cichlidés, et des haplochromines en particulier, un faible nombre de gènes contrôlent les caractères morphologiques, notamment la forme de la tête et plus particulièrement celle de la mâchoire (Albertson *et al.*, 2003).

Pendant longtemps, on a pensé que la différenciation des espèces était associée à une séparation géographique, selon le principe de la spéciation dite allopatrique⁸. Ce type de spéciation reste l'un des piliers de l'évolution. Mais il ne peut être invoqué pour expliquer le super essaim d'espèces que l'on trouve en Afrique de l'est et dans le lac Victoria :

- il est difficile d'imaginer que la fragmentation du lac lors de la sécheresse qui a prévalu entre 16 000 et 14 000 ans, puis l'homogénéisation du milieu lacustre suite à la remise en eau, aient pu engendrer 500 espèces différentes ;
- l'occupation des nombreuses niches, alimentation et habitat, par de très nombreuses espèces différentes ne peut pas s'expliquer par le seul fractionnement du pool génique ;
- les lacs satellites du Victoria sont généralement peu profonds et leurs habitats sont peu variés. Ils sont plutôt marécageux et envahis par les papyrus. Il est donc peu vraisemblable que des espèces lithophiles⁹, comme c'est le cas pour la majorité de celles du lac Victoria soient issues de tels milieux ;
- enfin, l'exceptionnel taux régional d'endémisme atteint par les espèces lithophiles ne peut être corrélé à la présence d'anciens lacs satellites.

Les recherches menées sur les poissons des grands lacs africains incitent à penser que les espèces ont évolué dans le même milieu, sans barrières géographiques apparentes. On parle alors de spéciation sympatrique. Reste à comprendre pourquoi des espèces se différencient alors que les membres de la population ont, en théorie, la possibilité de se reproduire entre eux ?

Plusieurs facteurs jouent, en réalité, un rôle de barrière. Il ne s'agit pas d'un obstacle physique à proprement parler, mais d'un isolement lié au comportement (habitat par exemple), à la physiologie (vision par exemple), à l'écologie (alimentation...) ou à l'éthologie (comportement reproducteur) des différentes espèces.

5.2.1 Les comportements territoriaux et le partage des niches

Chez les cichlidés des grands lacs on distingue, selon les lieux, 10 à 15 types différents de régimes. Alors pourquoi tant d'espèces, et pourquoi ne se sont-elles pas concurrentes ?

Au-delà de l'éternel exemple des pinsons de Darwin, prenons le cas également bien connu des vautours africains. Lorsque hyènes et chacals, rassasiés, s'en sont allés, il ne reste guère que des lambeaux d'une carcasse décharnée pour six espèces de

8. On dit que deux espèces sont allopatriques lorsqu'elles sont isolées géographiquement. Elles n'ont donc aucune chance de se trouver en présence. À l'inverse deux espèces sympatriques ne sont pas isolées géographiquement et ont donc la possibilité de se rencontrer.

9. Un organisme lithophile vit dans un biotope rocheux ou pierreux.

vautours qui devront bien s'en contenter (figure 8). S'instaure alors une hiérarchie et une organisation qui vont permettre à chacun d'y trouver son avantage et de jouer son rôle (Goldschmidt, 2003) :

- les vautours du genre *Gyps*, vautour africain (*G. africanus*) et vautour de Rüppell (*G. rueppellii*) arrivent en premier. Leur cou long et dénudé est idéal pour plonger dans la carcasse et leur bec est parfaitement adapté pour arracher de gros morceaux de chair ;
- puis ce sont le vautour à tête blanche (*Trigonoceps occipitalis*) et le vautour oricou (*Torgos tracheliotus*) qui interviennent car ils ont la possibilité d'arracher les lambeaux de chair et de peau restant grâce à leur bec très tranchant ;
- lorsqu'il ne reste plus que quelques débris de chair sur la carcasse, interviennent enfin deux plus petites espèces, le vautour moine (*Aegypius monachus*) et le vautour charognard (*Necrosyrtes monachus*), dont le bec très fin leur permet de nettoyer entièrement le squelette.

Nous avons là l'exemple de six espèces qui vivent de la même source de nourriture, mais dont le comportement et la morphologie spécialisés leur permettent de traiter différentes parties de la carcasse. Donc, bien qu'ayant le même régime « charognard », leur comportement leur évite d'être réellement concurrents.



FIGURE 8 – Après que les hyènes aient terminé leur festin, plusieurs espèces de vautours (ici des *Gyps* et des oricous) se partagent les restes d'une carcasse où ne subsistent que les os et quelques lambeaux de chair. Parc national du Masai Mara, Kenya (© Roger Smith)

Dans le lac Victoria, Tijs Goldschmidt a montré qu'à une échelle un peu différente, les haplochromines n'étaient pas répartis uniformément dans le golfe de Mwanza en Tanzanie. Par exemple, il s'est intéressé à une quinzaine d'espèces de mangeurs de plancton. Il a ainsi pu montrer qu'une espèce séjourne exclusivement au-dessus des fonds sableux tandis que d'autres préfèrent les fonds vaseux, mais se répartissent selon un gradient spatial vertical et horizontal de la surface au fond. Certaines espèces se trouvent dans les baies abritées, d'autres au large où l'action du vent est plus sensible. Qui plus est, certaines espèces descendent vers le fond le matin, puis remontent en surface après le coucher du soleil en suivant leurs proies qui effectuent cette même migration nyctémérale. Cette complexité comportementale permet à chacune des espèces de combiner à son profit sa préférence alimentaire, son habitat et sa technique d'approvisionnement. Ces espèces sont donc, en réalité, très isolées et peu concurrentes lorsque l'on combine leur préférence.

Les haplochromines sont généralement sédentaires et restent inféodés à un environnement très restreint, spécifique à chaque espèce (nature du substrat, luminosité, profondeur...). On a montré que la plupart des espèces lithophiles sont susceptibles de passer leur vie entière, de la fécondation à la mort, dans les habitats rocheux auxquels ils demeurent inféodés. Généralement, les zones rocheuses sont séparées les unes des autres par des zones sableuses ou vaseuses et par de grands espaces pélagiques. En fait, pour ces poissons territoriaux chaque biotope rocheux est isolé et constitue une île qu'ils ne peuvent quitter. Compte-tenu de ce comportement très sédentaire, les espèces des différents massifs rocheux ne se mélangent donc pas. Dans cet exemple, il n'y a pas de différenciation marquée des régimes alimentaires, et c'est bien le comportement sédentaire qui semble être à l'origine de la spéciation.

5.2.2 Le contrôle par les signaux visuels

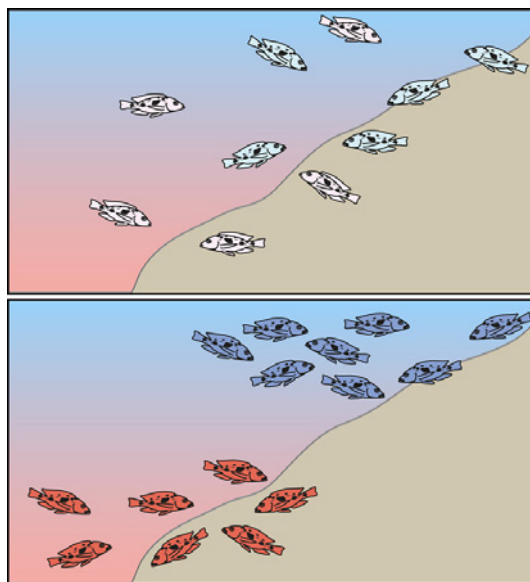


FIGURE 9 – En haut : dans les couches d'eau supérieures, la sensibilité à la lumière bleue et à la coloration bleue est favorisée. À l'inverse, dans les couches d'eau profondes, c'est la sensibilité à la lumière rouge et à la coloration rouge qui prédomine. En bas : après plusieurs générations, les deux parties de la population ont divergé. Les mâles bleus qui nagent dans les eaux les plus profondes ne trouvent plus de partenaires. Il en est de même pour les mâles rouges qui circulent dans les parties supérieures de la masse d'eau. En effet, les femelles préfèrent les mâles dont la coloration correspond à leur propre zone de sensibilité visuelle. Cette barrière visuelle qui contribue à l'isolement génétique des formes est, entre autres, une des causes de la spéciation (redessiné d'après la source : http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/news/090301_cichlidspeciation)

Certaines femelles « choisissent » les mâles d'une certaine couleur plutôt que d'une autre (Seehausen *et al.*, 2008). Par exemple, les femelles que l'on nommera à polarité visuelle rouge seront attirées par des mâles rouges, les femelles à polarité visuelle bleue se rapprocheront de mâles bleus. Ce « choix » des femelles est généralement fonction de la profondeur de leur habitat (figure 9). Les grands lacs contiennent en effet de nombreux environnements visuels et, lorsque l'on part du bord pour aller vers

les eaux plus profondes, le rouge devient de plus en plus dominant dans le spectre visuel. L'isolement physique de certaines formes à différentes strates contribue donc à un isolement génétique et favorise ainsi la formation de nouvelles espèces.

D'autres études ont montré que la forme des ocelles des mâles, sur la nageoire anale, est un critère de reconnaissance sexuelle, pour les femelles, d'un partenaire de la même espèce (figure 10).

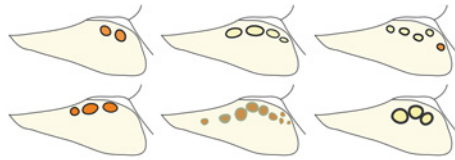


FIGURE 10 – Les ocelles en forme d’œuf, que les haplochromines mâles arborent sur leur nageoire anale, jouent un rôle particulièrement important (ici quelques exemples schématisés). Leur formes, leurs nombres et leurs couleurs semblent spécifiques et permettent aux différentes espèces de se « reconnaître ». Au cours de la parade nuptiale, les mâles utilisent ces leurres très visibles pour attirer les femelles et maximiser ainsi les réussites de fécondation en minimisant l’hybridation. En contrepartie, on pense que ces leurres très visibles peuvent favoriser la perception par les prédateurs. Les mâles « doivent » alors trouver un compromis « être reconnus par les femelles sans être repérés par les prédateurs »

Compte tenu de l'importance des signaux de reconnaissance visuelle, on comprend le problème que pose l'accroissement de la turbidité dans le lac Victoria, qui fait perdre aux poissons leurs repères visuels et la base même de la reconnaissance entre partenaires.

5.2.3 La diversification des régimes alimentaires

La diversification des régimes alimentaires est également un facteur qui explique aussi la grande diversité des petits cichlidés. Alors que leurs ancêtres, d'origine fluviale, étaient vraisemblablement de type généraliste, diverses populations se sont spécialisées afin d'utiliser au mieux les ressources alimentaires disponibles dans les nombreux biotopes lacustres (figure 11). Il en a résulté une large gamme de régimes alimentaires, qui s'est accompagnée d'un certain nombre d'adaptations morphologiques au type de nourriture et à son mode de préhension. Elles ont été rendues possibles grâce à l'extraordinaire plasticité du crâne et surtout de la mâchoire des haplochromines et au faible nombre de gènes mis en jeu. Simultanément, des adaptations écologiques et comportementales se sont développées.

Comme nous l'avons vu dans l'exemple des vautours, les niveaux trophiques ne sont pas les seuls en cause puisque et l'on n'en compte guère plus d'une dizaine chez les haplochromines. En revanche, au sein de chaque niveau, les groupes trophiques peuvent être très nombreux et au sein de chacun d'eux le nombre d'espèces d'haplochromines exceptionnellement élevé. Si l'on considère, par exemple, le cas des prédateurs, on observe une « inventivité » tout à fait extraordinaire car, outre les piscivores *stricto sensu*, il existe également des mangeurs d'écailles, des mangeurs de nageoires, des pédophages¹⁰. Ici, le niveau trophique est identique, mais la partie ou le stade du poisson ingéré n'est pas le même.

10. Une espèce pédophage se nourrit exclusivement d'alevins ou de juvéniles.

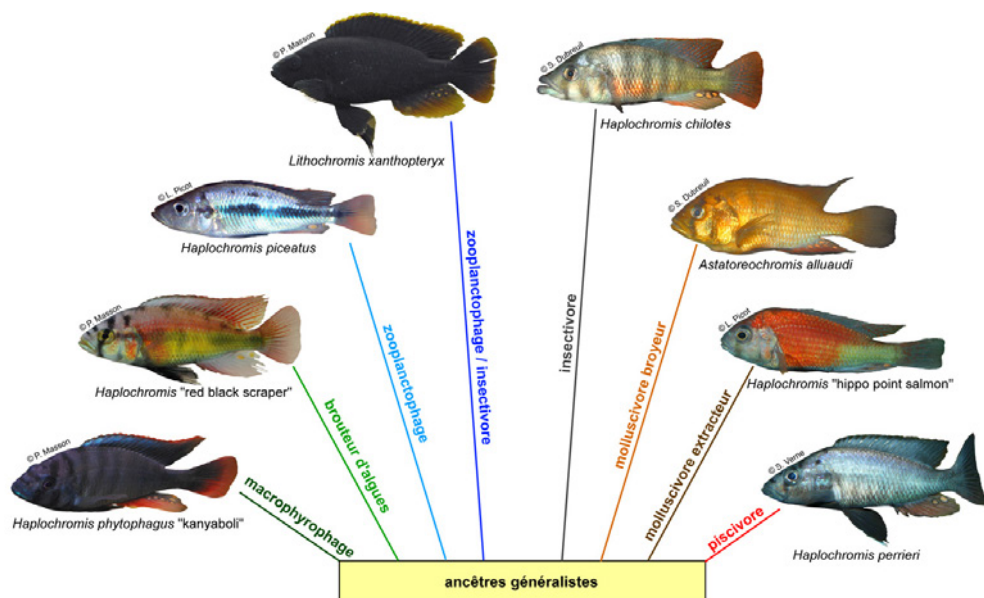


FIGURE 11 – À partir d'ancêtres certainement généralistes, le régime alimentaire des haplochromines s'est peu à peu diversifié en fonction des niches et des ressources alimentaires disponibles dans le lac. Ici nous donnons quelques exemples. À noter que le piscivore *H. perrieri* semble avoir disparu dans le milieu naturel

Au même niveau trophique, il existe bien d'autres spécialistes. Ainsi chez les mangeurs de mollusques, on en trouve qui avalent et broient les coquilles grâce à leurs os pharyngiens et d'autres qui décortiquent les coquilles avant de n'avalier que les parties molles. De même, la place où les espèces trouvent leur nourriture est très spécialisée. Parmi les brouteurs d'algues, on en trouve qui ne se servent que sur les rochers ou les pierres et d'autres qui ne broutent que sur les plantes.

5.2.4 Des stratégies de reproduction poussées à l'extrême

La majorité des haplochromines pratiquent l'incubation buccale, c'est-à-dire que les œufs puis les larves se développent à l'intérieur de la cavité buccale d'un des parents, le plus souvent la mère (Duponchelle *et al.*, 2008). Les œufs sont en général pondus dans un nid (un trou ou une excavation dans le substrat que le mâle aura nettoyé), puis fécondés avant d'être pris en bouche par le parent incubateur. Chez certaines espèces vivant en surface, la ponte a lieu en pleine eau. Dans ce cas, la mère récupère immédiatement les œufs dans sa bouche et va chercher le sperme à la papille génitale du mâle (fécondation intra-buccale).

En colonisant le milieu pélagique et dans une moindre mesure les milieux rocheux, les espèces ont réduit leur fécondité, mais ont augmenté la taille de leurs œufs. La fécondité des poissons et le diamètre des ovocytes diffèrent significativement d'un milieu à l'autre. Ainsi, les cichlidés pélagiques pondent, en moyenne, des œufs significative-

ment plus gros, mais jusqu'à 10 fois moins que les espèces benthiques. Les cichlidés des milieux rocheux affichent généralement des caractéristiques intermédiaires.

Lorsqu'ils sont issus d'œufs de plus grosse taille, les juvéniles sont plus rapidement aptes à trouver leur nourriture et échapper aux prédateurs. De plus, ils supportent mieux d'éventuels jeûnes prolongés. Cette généralisation de l'augmentation de la durée d'incubation et de la durée de protection des jeunes, semblent être des adaptations qui visent toutes à optimiser la survie de la descendance.

5.2.5 *Introgression*¹¹ *et hybridation*

Les conclusions des différentes analyses phylogénétiques concernant les différentes lignées fluviales qui seraient à l'origine des haplochromines actuels donnent des résultats très surprenants (Schwarzer *et al.*, 2012). Ainsi certains haplotypes¹² (ADN mitochondrial) étroitement apparentés existent dans des bassins répartis sur des milliers de kilomètres alors que certaines espèces proches sont caractérisées par des haplotypes radicalement divergents. Ceci ne peut s'expliquer que par des phénomènes répétés d'introgression. Ainsi, lors d'événements tectoniques ayant mis en relation différents bassins, certaines espèces se seraient hybridées engendrant le passage de l'une à l'autre d'ADN mitochondrial. C'est ce qui expliquerait que certaines espèces non apparentées puissent alors partager le même ADN mitochondrial. Ces introgressions ne se sont pas produites à petite échelle mais semblent s'être massivement répétées sur l'ensemble de l'aire de répartition des haplochromines.

Ces hybridations anciennes (fin du Miocène ou début du Pliocène, entre environ 2,4 et 15,2 Ma) sont parfois opposées à celles qui peuvent être observées actuellement, notamment en raison de la turbidité des eaux du lac Victoria. Évidemment, lorsque les espèces hybrides sont stériles, l'hybridation constitue une impasse évolutive. De même, dans un environnement stable, les hybrides, en compétition avec les espèces bien établies, peuvent être désavantagés et disparaître. Mais dans un environnement instable, grâce aux combinaisons et aux recombinaisons existant dans leur génome, ces hybrides peuvent en fait être plus en mesure de s'adapter à l'évolution des conditions environnementales, puisque, potentiellement, ils possèdent, plus de « flexibilité » de réponse que les des espèces bien établies (Crapon de Caprona & Fritzsche, 1984). Actuellement, de plus en plus d'auteurs estiment d'ailleurs que lorsque les espèces sont génétiquement voisines, l'hybridation, source de variation génétique, favorise des nouveautés fonctionnelles et, à terme, l'apparition de nouvelles espèces (Seehausen, 2008).

5.2.6 *Les communautés d'Haplochromis du lac Victoria*

Les premiers travaux avaient suggéré une distribution sensiblement uniforme des cichlidés, ce qui contrastait avec les observations faites dans les lacs Malawi et Tanganyika (Goldschmidt, 2003). Mais au début des années 1980, les travaux du HEST

11. En génétique, une introgression désigne une dispersion naturelle des gènes d'une espèce, à l'intérieur du pool génétique d'une autre espèce, génétiquement assez proche par hybridation interspécifique, suivie éventuellement de plusieurs rétrocroisements avec le parent local.

12. Haplotype : ensemble de gènes situés sur un même chromosome habituellement transmis ensemble à la génération suivante. Ces gènes sont dits génétiquement liés.

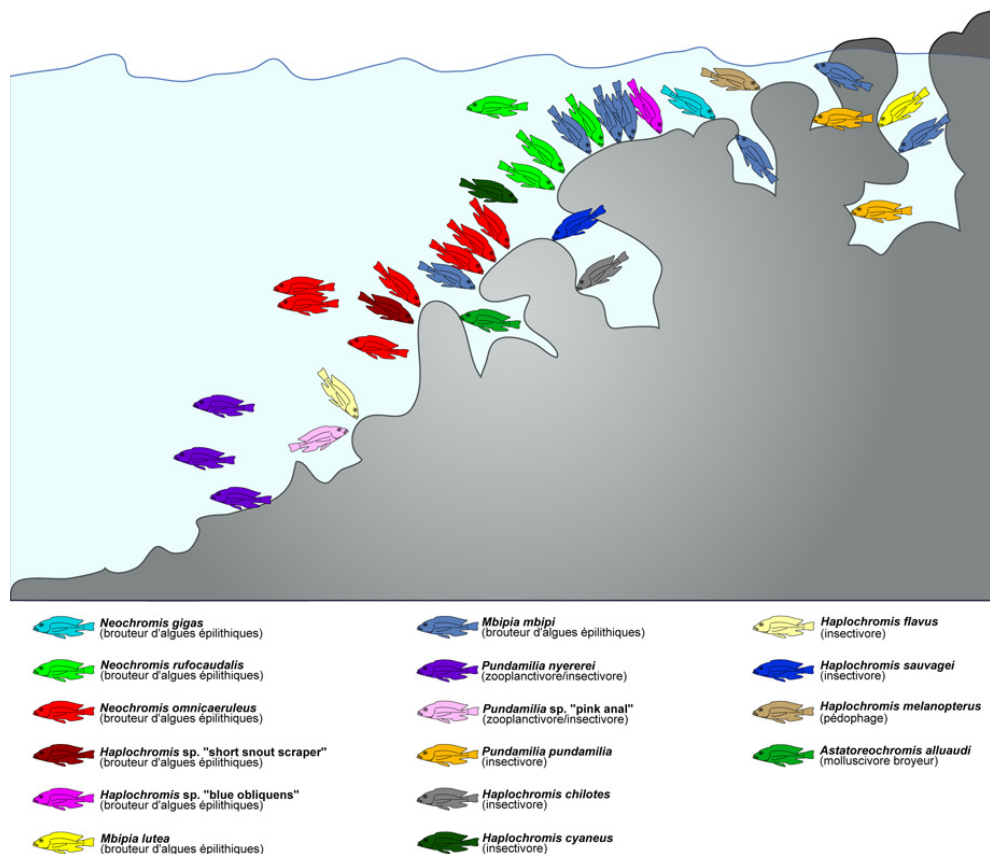


FIGURE 12 – Image schématique d'une communauté d'haplochromines dans la zone rocheuse de Mkobe Island (Speke Gulf) au large de Mwanza, Tanzanie. Les noms d'espèces ont été réactualisés depuis la parution du document original (adapté d'après Seehausen, 1996)

(voir chapitre 4, « Un siècle de recherche sur le lac Victoria ») ont montré que la plupart des haplochromines ont, en réalité, des distributions bien spécifiques, notamment en fonction de la profondeur et du substrat, et que beaucoup d'espèces ont une distribution géographique assez limitée.

Le lac Victoria est beaucoup moins profond que les lacs Tanganyika et Malawi. En outre, il est stratifié, avec une thermocline située entre 7 et 10 m en saison des pluies (voir chapitre 5, « Les caractéristiques physiques et chimiques »). De ce fait, la distinction entre communautés littorale et pélagique n'est pas aussi nette que dans les lacs Malawi et Tanganyika. De plus, compte tenu de la morphologie du lac, il n'existe pas l'équivalent des communautés d'eau profonde ou des communautés bathypélagiques.

- Le lac Victoria possède peu de zones rocheuses, mais ces dernières sont peuplées par une faune assez spécifique d'haplochromines, les *mbipi* (figures 12 et 13). Parmi eux, en fonction de la dentition et de la coloration, on distingue deux groupes principaux, les « *mbipi* à rayures verticales » (dents externes



FIGURE 13 – Quelques espèces d'haplochromines endémiques du lac Victoria. De gauche à droite et de haut en bas : *Haplochromis latifasciatus* (© S. Dubreuil), *Haplochromis sauvagei* (© S. Dubreuil), *Neochromis omnicaeruleus* (© S. Dubreuil), *Neochromis rufo-caudalis* (© P. Masson), *Neochromis* sp. « Bihiru scraper » (© P. Masson), *Pundamilia* sp. « Red head » (© P. Masson)

de la mâchoire inférieure verticales) et les « *mbipi* à damier » (dents externes de la mâchoire inférieure dirigées vers l'avant). Dans ces zones rocheuses, il existe également quelques autres lignées. Parmi les groupes trophiques, les brouteurs d'algues ou des espèces plus généralistes sont les plus nombreux. Les communautés des zones rocheuses semblent avoir été les mieux épargnées par l'introduction du *Lates*.

- La communauté des haplochromines des zones sédimentaires littorales comprend de nombreux groupes trophiques et contient des assemblages uniques d'espèces associées aux sédiments. Les insectivores sont largement dominants dans les zones sableuses peu profondes (2-6 m). Dans une certaine mesure, cette catégorie trophique prédomine dans les zones peu profondes vaseuses, mais les détritivores / phytoplanctonophages deviennent dominants lorsque la profondeur augmente.
- Quatre espèces de zooplanctonophages coexistent en milieu pélagique mais leur distribution est différente selon la profondeur. Enfin, quelques espèces inféodées au large se nourrissent en surface de divers insectes terrestres tombés dans l'eau.

Dans ce chapitre, nous avons brossé l'image des communautés de poissons telles qu'elles étaient avant que l'homme ne modifie profondément l'écosystème (voir chapitre 10, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »).

Les essaims d'espèces

On utilise également le terme « essaim d'espèces » ou « foule d'espèces » (du terme anglais « species flocks ») pour désigner des groupes d'espèces très proches issues d'un ancêtre commun (monophylétiques) et endémiques d'un même milieu. Ces essaims d'espèces comprennent généralement un nombre anormalement élevé d'espèces proches, qui sont le produit d'une spéciation particulièrement rapide (on parle parfois de spéciation explosive). Il s'agirait de la réponse évolutive d'une faune qui, après avoir colonisé un nouveau milieu (on parle alors de radiation adaptative), se différencie en se spécialisant dans l'exploitation des différentes ressources offertes par ce milieu.

Malgré cela, il existe certaines particularités propres à ces lacs. Ainsi, les types soins parentaux des espèces du lac Tanganyika sont multiples et divers alors que les formes des lacs Malawi et Victoria sont tous des incubateurs buccaux maternelles. De même, l'ADN mitochondrial des espèces de l'essaim du lac Tanganyika est cinq à dix fois plus diversifié que celles de l'essaim du lac Malawi et cinquante fois plus diversifié que celles du super essaim du lac Victoria.

Si de nombreuses espèces de cichlidés des grands lacs d'Afrique de l'Est correspondent effectivement à la définition d'un essaim d'espèces, ce phénomène est également observé pour d'autres groupes, comme les poissons chats du genre *Bathyclarias* du lac Malawi (10 espèces), les *Mastacembelus* du lac Tanganyika (15 espèces) ou les *Labeobarbus* du lac Tana (13 espèces).

Références

- Albertson R.C., Streebman J.T. & Kocher T.D., 2003. Genetic basis of adaptative shape differences in the Cichlid head. *Journal of heredity*, 94, 4 : 291-301.
- Balirwa J.S., Chapman C.A., Chapman L.J., Cowx I.G., Geheb K., Kaufman L., Lowe-McConnell R., Seehausen O., Wanink J.H., Welcomme R.L. & Witte F., 2003. Biodiversity and fishery sustainability in the lake Victoria basin : an unexpected marriage? *BioScience*, 53, 8 : 703-715.
- Beadle L.C., 1981. *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*. Longman, Harlow, Great Britain, 473 p.
- Crapon de Caprona M.-D. & Fritzsche B., 1984. Interspecific fertile hybrids of haplochromine Cichlidae (Teleostei) and their possible importance for speciation. *Netherlands Journal of Zoology*, 34, 4 : 503-538.
- De Vos L., Snoeks J. & Thys van den Audenaerde D.F.E., 2001. An annotated checklist of the fishes of Rwanda (East Central Africa), with historical data on introductions of commercially important species. *Journal of East African Natural History*, 90 : 41-68.
- Duponchelle F., Paradis E., Ribbink A.J. & Turner G.F., 2008. Parallel life history evolution in mouth-brooding cichlids from the African Great Lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 40 : 15475-15480.
- Eccles D.H., 1992. *Field guide to the freshwater fishes of Tanzania*. Rome, FAO, Project URT/87/016, 145 p.
- Elmer K.R., Reggio C., Wirth T., Verheyen E., Salzburger W. & Meyer A., 2009. Pleistocene desiccation in East Africa bottlenecked but did not extirpate the adaptative radiation of Lake Victoria haplochromine cichlid fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 32 : 13404-13409.
- Genner M.J., Seehausen O., Lunt D.H., Joyce D.A., Shaw P.W., Carvalho G.R. & Turner G.F., 2007. Age of Cichlids : new dates for ancient lake fish radiations. *Molecular Biology and Evolution*, 24, 5 : 1269-1282.

- Goldschmidt T., 2003. *Le vivier de Darwin. Un drame dans le lac Victoria*. Éditions du Seuil, Paris, 294 p.
- Kendall R.L., 1969. An ecological history of the Lake Victoria Basin. *Ecological Monographs*, 39 :121–176.
- Paugy D., Zaiss R. & Troubat J.-J., 2013. Faunafri. World Wide Web electronic publication. <http://www.poissons-afrique.ird.fr/faunafri/>
- Poucllet A., 1978. *Les communications entre les grands lacs de l'Afrique Centrale. Implications sur la structure du Rift Occidental*. Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgique, Rapport annuel 1977 : 145-155.
- Salzburger W., Mack T., Verheyen & Meyer A., 2005. Out of Tanganyika : Genesis, explosive speciation, key-innovations and phylogeography of the haplochromine cichlid fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 5 : 17.
- Schwarzer J., Swartz E.R., Vreven E., Snoeks J., Cotterill F.P.D., Misof B. & Schlieven U.K., 2012. Repeated trans-watershed hybridization among haplochromine cichlids (Cichlidae) was triggered by Neogene landscape evolution. *Proceeding of the Royal Society B, Biological Sciences*, 279, 1746 : 4389-4398.
- Seegers L., De Vos L. & Okeyo D.O., 2003. Annotated checklist of the freshwater fishes of Kenya (excluding the lacustrine haplochromines from Lake Victoria). *Journal of East African Natural History*, 92 : 11-47.
- Seehausen O., 1996. *Lake Victoria rock Cichlids. Taxonomy, ecology and distribution*. Verduyn Cichlids, Zevenhuizen, The Netherlands, 304 p.
- Seehausen O., 2008. Hybridization and adaptative radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 4 : 198-207.
- Seehausen O., Terai Y., Magalhaes I.S., Carleton K.L., Mrosso H.D.J., Miyagi R., van der Sluijs I., Schneider M.V., Maan M.E., Tachida H., Imai H. & Okada N., 2008. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature*, 455 : 620-627.
- Stager J.C., Day J.J. & Santini S., 2004. Comment on “Origin of the superflock of Cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa”. *Science*, 304 : 903b.
- Thieme M.L., Abell R., Stiassny M.L.J., Skelton P., Lehner B., Teugels G.G., Dinerstein E., Kamdem Toham A., Burgees N. & Olson D., 2005. *Freshwater ecoregions of Africa and Madagascar. A conservation assessment*. Island Press, Washington, USA, 431 p.
- Verheyen E., Salzburger W., Snoeks J. & Meyer A., 2003. Origine of the superflock of Cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa. *Science*, 300 : 325-329.
- Verheyen E., Salzburger W., Snoeks J. & Meyer A., 2004. Response to comment on “Origine of the superflock of Cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa”. *Science*, 304 : 963c.
- Witte F., van Oijen M.P.J. & Sibbing F.A., 2009a. Fish fauna of the Nile : 647-675. In Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use*. Springer, Heidelberg, Monographiae Biologicae, 89, 818 p.
- Witte F., de Graaf M., Mkumbo O.C., El-Moghraby A.I. & Sibbing F.A., 2009b. *Fisheries in the Nile system* : 723-747. In Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use*. Springer, Heidelberg, Monographiae Biologicae, 89, 818 p.
- Witte F., Kische-Machumu M.A., Mkumbo O.C., Wanink J.H., Goudswaard K.P.C., Van Rijssel J.C. & van Oijen M.J.P., 2013. The fish fauna of Lake Victoria during a century of human induced perturbations : 49-66. In Snoeks J. & Getahun A. (eds), *Proceedings of the Fourth International Conference on African Fish and Fisheries, Addis Ababa, 22-26, september 2008*. Zoological Documentation Online Series, Tervuren, 76 p.

Chapitre 7

Un système biologique riche et productif

La prolifération de la perche du Nil (Lates niloticus) dans le lac Victoria a fortement intrigué les écologistes. Cette espèce est en effet présente dans tous les milieux aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne où elle cohabite avec les autres espèces, sans poser de problèmes particuliers. Rechercher les causes de la prolifération de la perche du Nil, nécessite de s'intéresser au fonctionnement du système écologique lui-même, afin de tenter d'identifier les facteurs qui pourraient être à l'origine de cette prolifération.



Le lac Victoria est un système lacustre qui, comme tous les lacs, produit de la matière organique et la recycle *via* les chaînes trophiques. Si le système a subi des modifications depuis le début du XX^e siècle, notamment une eutrophisation d'origine anthropique, il n'en reste pas moins qu'il fonctionne toujours et de manière efficace puisque, par exemple, les captures commerciales de poisson ont décuplé.

Le rêve de beaucoup de limnologues est de pouvoir disposer d'observations à long terme leur permettant de suivre les trajectoires de leur système écologique et afin d'essayer de comprendre les mécanismes de son fonctionnement. Dans le cas du lac Victoria, nous savons que les caractéristiques du système lacustre se sont profondément modifiées au cours des dernières décennies. De nombreux paramètres physico-chimiques ou biologiques témoignent en effet de ces changements dans l'espace et dans le temps. Mais les observations sont souvent partielles et éparées, notamment avant les années 1980. Pour reconstituer les trajectoires, il faut rassembler les divers éléments du puzzle, sachant qu'il existe des pièces manquantes, ce qui peut amener à des divergences dans l'interprétation des scénarios rétrospectifs. Il n'est donc pas surprenant que différentes hypothèses aient été émises pour tenter d'expliquer la dynamique à long terme du lac.

Trois familles d'hypothèses ont été proposées pour expliquer les changements observés dans la structure et le fonctionnement du système lacustre :

1. L'eutrophisation des eaux, résulte des modifications dans l'usage des terres (déforestation, développement de l'agriculture et de l'élevage...), de la croissance démographique, des activités industrielles. L'apport accru en éléments nutritifs au lac, dans les années 1940, a classiquement entraîné, à certaines périodes et en certains endroits du lac, un accroissement de la production végétale et des situations d'anoxie résultant de la décomposition de cette matière organique. C'est l'hypothèse qui est le plus souvent retenue actuellement pour expliquer l'état trophique.
2. La modification des chaînes trophiques, suite à l'introduction de la perche du Nil, aurait entraîné une réduction des espèces herbivores et donc une moindre pression de prédation sur les algues, *via* les cascades trophiques. Mais des analyses de sédiments, ont montré que les changements intervenus dans la composition des peuplements planctoniques avaient débuté bien avant l'introduction de la perche du Nil. Cette hypothèse observations est donc quelque peu affaiblie, mais on ne peut exclure que la prédation ait joué, à la marge, un rôle dans la dynamique globale.
3. Les variations climatiques ont suscité une augmentation de la température, et surtout une plus grande durabilité de la stratification des eaux, avec des conséquences en chaîne sur la chimie des eaux et l'écologie du lac. L'hypothèse climatique n'est pas présentée comme une alternative à l'eutrophisation, mais les paramètres climatiques ont pu accélérer et amplifier, à certains moments, les effets induits des apports accrus en nutriments.

Avec ces différentes hypothèses, on voit que la recherche des causes de l'évolution du système lacustre s'adresse à la fois aux processus *top-down* (contrôle par les poissons et les cascades trophiques) et aux processus *bottom-up* (contrôle par les caractéristiques physico-chimiques du milieu).

Pour tenter d'y voir un peu plus clair, examinons rapidement l'état et les changements survenus dans chacun des principaux groupes végétaux et animaux impliqués dans le fonctionnement du système lacustre

1 Les macrophytes

Dans ce grand lac, la végétation est omniprésente. Autour du lac, on observe de grandes étendues de marais qui sont parmi les systèmes naturels les plus productifs au monde, avec des espèces comme *Cyperus papyrus* ou *Phragmites* spp. Et, en s'éloignant un peu des côtes, on observe du côté ougandais, de très vastes étendues de marais à papyrus (les swamps) (figure 1) occupant des dépressions peu profondes.

La végétation aquatique de la région du lac Victoria est similaire à celle que l'on observe dans tous les milieux nilotiques et dans le lac Tchad (Carmouze *et al.*, 1983). On distingue quelques grands types de communautés de macrophytes aquatiques (figures 2 et 3) :

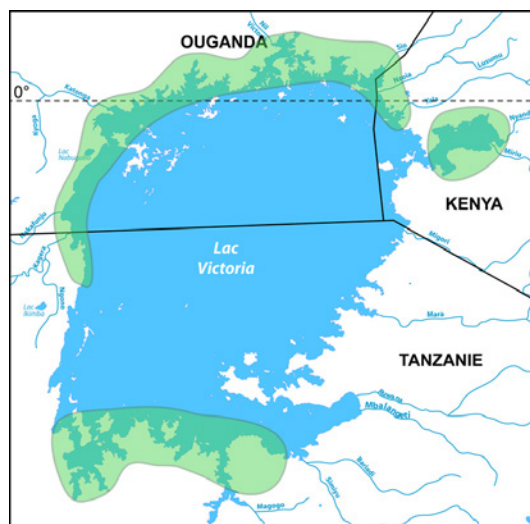


FIGURE 1 – Principales zones de marais permanents autour du lac Victoria (zones vertes). La plupart de ces zones humides se situent à l'embouchure des rivières. Les papyrus (*Cyperus papyrus*) constituent la majeure partie de la végétation dans ces marécages (redessiné d'après Chapman *et al.*, 2001)

- les macrophytes complètement immergés et enracinés dans le substrat, à l'exemple de *Ceratophyllum demersum* et de *Najas horrida* ;
- les macrophytes enracinés aux feuilles flottantes à la surface, tels que *Nymphaea lotus* et *Trapa natans* ;
- les macrophytes flottant librement à la surface, tels que *Eichhornia crassipes* (la jacinthe d'eau) et *Pistia stratioides* (le chou aquatique) ;
- les macrophytes émergentes, enracinés dans les sédiments mais dont les surfaces photosynthétiques sont au-dessus de l'eau, tels que *Phragmites australis*, *Typha domingensis*, *Cyperus papyrus*, *Vossia cuspidata* (l'herbe à hippo) ou *Miscanthus violaceus*. La végétation émergente est largement dominante dans le lac.

La végétation des rives s'organise en fonction de la profondeur de l'eau. Thompson (1985) a proposé une représentation synthétique de l'étagement de la végétation adaptée et simplifiée par la suite pour la lac Victoria (figure 3).

La végétation des rives du lac Victoria joue un rôle important dans l'écologie lacustre. La végétation flottante forme des tapis qui s'avancent vers le large. Les marais à dominante de papyrus (voir encadré « Le papyrus ») forment aussi des tapis en partie enracinés, en partie flottant, assez robustes pour supporter le poids d'un homme (Kansiime *et al.*, 2007). Sous l'action des courants et des vents, des fragments peuvent se détacher et dériver, formant des îles flottantes qui obstruent parfois les chenaux de navigation.



FIGURE 2 – Quelques macrophytes caractéristiques des berges du lac Victoria. Ces plantes de marécages ne sont pas endémiques et se rencontrent dans presque toute la zone nilo-soudanienne. À noter que la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) largement répandue en Afrique inter-tropicale est originaire d'Amérique du Sud. De gauche à droite et de haut en bas : *Ceratophyllum demersum* (© Bernd Haynold), *Nymphaea lotus* (© Phil Servedio), *Trapa natans* (© Kurt Stüber), *Eichhornia crassipes* (© C. Faudemay), *Pistia stratiotes* (© Bernd Sauerwein), *Phragmites australis* (© IRD / C. Lévêque), *Cyperus papyrus* (© IRD / C. Lévêque), *Typha domingensis* (© Stan Shebs)

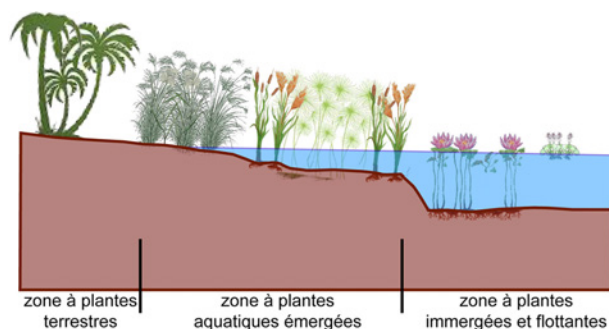


FIGURE 3 – En fonction de la profondeur d'eau la végétation s'organise en trois grandes zones (redessiné d'après Balirwa, 1995). Zone à plantes aquatiques émergées (*Phragmites*, *Typha*, *Cyperus*...); zone à plantes immergées (*Ceratophyllum*, *Naja*, *Nymphaea*...) et flottantes (*Eichhornia*, *Pistia*...) (redessiné d'après Balirwa, 1995)

Le papyrus

Le *Cyperus papyrus* (Cypéracées) est la plante la plus commune dans les marais d'Afrique orientale. C'est l'un des plus grands macrophytes émergés, les tiges atteignant couramment 5 mètres de haut. Il exige d'avoir les pieds en permanence dans l'eau. Le papyrus poussait autrefois toute l'année, tout le long du Nil, y compris en Égypte où il servait à faire du papier. Mais actuellement, dans le bassin du Nil, on ne le trouve plus que dans les grands marais du Suds au Soudan et autour du lac Victoria où il couvre de grandes étendues. On le trouve également dans le lac Tchad, mais il n'est pas présent en Afrique de l'ouest dans le Niger ou le Sénégal.

Les papyrus sont des plantes « en C₄ »¹ qui font preuve d'une grande efficacité dans l'utilisation de l'eau, de l'énergie solaire et des sels minéraux. Ils peuvent maintenir des taux élevés d'assimilation du carbone si les ressources en eau et en sels nutritifs ne sont pas limitées.

Les biomasses estimées sur le lac Victoria en Tanzanie sont, en poids sec, d'environ 5,8 kg/m² pour les tiges, 2,9 kg pour les ombelles, 4,1 pour les rhizomes, et 2,3 pour les racines (Mnaya *et al.*, 2007). Compte tenu de leur biomasse importante, les papyrus concentrent de grandes quantités de sels minéraux dans leurs tissus comme l'ont montré les analyses réalisées dans le lac Tchad (Carmouze *et al.*, 1978).

Outre les papyrus, on trouve de nombreux autres macrophytes émergents connus de toutes les eaux continentales de l'Afrique nord tropicale.

La végétation aquatique est à la base de nombreux réseaux trophiques. Mais sur le plan écologique les tapis de papyrus qui occupent de très grandes étendues autour du lac Victoria, jouent un rôle important dans l'écologie littorale :

- zone principale d'habitat de certaines espèces comme les protoptères ;
- zone de refuge et contre la prédation pour les petits organismes tels que les tilapias, les crevettes, les larves d'insectes ;
- surfaces de ponte pour certains insectes ;
- protection contre les engins de pêche.

Un autre rôle des macrophytes est celui de filtre à l'interface entre les milieux terrestres et aquatiques.

Enfin, les plantes aquatiques sont également utilisées à diverses fins par les populations. *Phragmites* et *Cyperus* servent à la construction (couverture de toits, palissades...), *Aeschynomene elaphroxylon* (ambatch) sert à faire des flotteurs de filets de pêche voire des petites embarcations (figure 4). Plusieurs plantes ont des propriétés médicinales : nénuphars, *Trapa natans*, *Pistia stratioides*, etc., d'autres servent de litière ou de plantes fourragères : *Vossia cuspidata*, *Eichhornia crassipes*, *Echinocloa*, *Ipomea*, etc.

1. Plantes en C₄ : certaines plantes assimilent le carbone du CO₂ sous forme d'un composé à 4 atomes de carbone : l'acide oxalo-acétique. D'où la dénomination de plantes en C₄. Il s'agit généralement d'espèces vivants dans des climats secs et chauds.



FIGURE 4 – L'ambatch (*Aeschynomene elaphroxylon*, Papilionacées), qui présente de magnifiques fleurs jaunes (en haut à gauche) pousse sur les berges marécageuses des lacs africains (en bas à gauche, lac Georges, Ouganda). Le bois de ses tiges, équivalent à celui du balsa, est utilisé en raison de son importante flottabilité, pour faire des flotteurs de filets, voire même des petites barques (à droite, lac Baringo, Kenya) (© IRD / C. Lévêque)

2 Le phytoplancton

C'est l'un des groupes taxinomiques ayant fait l'objet des premières recherches depuis la fin du XIX^e siècle grâce à des prélèvements réalisés par Stuhlmann en 1888-1889 (Crul, 1995). Les travaux de Talling dans les années 1960 (1961 et 1965) ont permis de dresser un tableau du phytoplancton et de la production primaire avant la prolifération des *Lates* (voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria »). Ces résultats constituent la référence la plus solide pour évaluer les modifications intervenues depuis.

Avant les années 1960, le phytoplancton des eaux libres était dominé par les diatomées, notamment au cours des périodes de mélange des eaux. Les cyanobactéries étaient surtout abondantes dans l'épilimnion en période de stratification thermique. Les algues vertes étaient en général peu abondantes toute l'année (Talling, 1987, Lung'Ayia *et al.*, 2000).

La situation s'est modifiée depuis. La biomasse de phytoplancton s'est globalement accrue d'un facteur 6 depuis les années 1960 suite à l'accroissement des éléments nutritifs présents dans les eaux (Wakwabi *et al.*, 2006). De plus, la composition des peuplements phytoplanctoniques a évolué. Une importante variété de cyanobactéries, la plupart grosses fixatrices d'azote, est désormais présente alors qu'elles étaient rares dans les années 1960. Ainsi dans le golfe de Nyanza au Kenya, très eutrophisé, des études détaillées (Lung'Ayia *et al.*, 2000 ; Sitoki *et al.*, 2012) montrent que 90 % des échantillons étaient dominés par les cyanobactéries, suivi par les diatomées et les chlorophycées. On note également une nette différence saisonnière, avec une plus grande abondance des diatomées dans les eaux libres durant les périodes de déstratification des eaux, et une dominance des cyanobactéries en période de stratification.

Les algues vertes sont présentes mais en faible nombre toute l'année. Ces grandes tendances avaient déjà été mises en évidence par Talling.

Quelles sont ces algues ?

Les **cyanophycées** ou cyanobactéries sont encore appelées « algues bleu-vert » (de l'anglais *blue-green algae*). Leurs pullulations, généralement favorisées par des déséquilibres, dont l'eutrophisation des eaux, posent divers problèmes : dystrophisations des eaux, voire anoxies, avec production de métabolites secondaires provoquant parfois des toxicoses plus ou moins graves (cyanotoxines) qui sont généralement des neurotoxines pouvant affecter mortellement l'homme et les animaux. Cependant, certaines espèces de cyanobactéries, non toxiques, sont parfois cause d'un rendement exceptionnel en poissons.

Les **diatomées**, algues unicellulaires jaunes ou brunes, sont les seuls organismes unicellulaires qui possèdent une structure externe siliceuse enveloppant totalement la cellule. Les diatomées sont utilisées en routine comme bio-indicateur (IBD : Indice Biologique Diatomées). La pollution croissante de l'eau et l'eutrophisation transforment et appauvrissent les populations de diatomées.

Les **chlorophycées** sont des algues vertes essentiellement d'eau douce, majoritairement unicellulaires, mais, dans un langage plus courant, le terme de « chlorophycées » reste parfois employé pour désigner les algues vertes d'une manière très générale.

Quel est le rôle des cyanobactéries, dans l'écologie du lac en raison de leur grande abondance ? Certaines espèces contribuent positivement, *via* la fixation d'azote, au bilan en éléments nutritifs. D'autres espèces forment des grandes colonies qui produisent des toxines actives sur le zooplancton. Elles semblent assez peu utilisées par les autres organismes aquatiques, bien qu'elles puissent être digérées par certaines espèces de poissons, comme les tilapias.

La communauté des diatomées est maintenant dominée par les *Nitzschia* (notamment *N. acicularis*) alors qu'auparavant dans les années 1960, *Aulacoseira* (*Melosira*) et *Cyclotella*, constituaient entre 70 % et 99 % de la biomasse (Kling *et al.* 2001).

Parmi les algues vertes, toujours peu abondantes, certaines espèces ont disparu, d'autres sont devenues rares.

Selon la classification en groupe fonctionnels proposée par (Reynolds, 2006), quelques groupes fonctionnels peuvent être identifiés dans le golfe Nyanza au Kenya (Sitoki *et al.*, 2012) :

- des cyanobactéries représentées par *Microcystis* occupant les zones côtières peu profondes et mélangées en permanence. Ces espèces tolèrent une forte insolation et sont susceptibles de former des fleurs d'eau (blooms algaux) tout au long de l'année ;

- des cyanobactéries représentées par les espèces fixatrices d'azote, tels *Anabaena*, qui tolèrent des teneurs faibles en azote minéral mais qui sont sensibles à la turbulence et aux mauvaises conditions de lumière ;
- un groupe de diatomées centriques (*Aulacoseira*) surtout abondante en saison sèche (septembre) ;
- un autre groupe de diatomées (*Nitzschia*, *Synedra cunningtonii*...) surtout abondantes en fin de saison sèche.

La situation observée sur le lac Victoria est assez analogue à celle observée dans le lac Tchad (Iltis, 1977a, b et c). En période de grand lac, les groupes les plus représentés sont également les cyanobactéries, les diatomées, et dans une moindre mesure les chorophycées. Les cyanobactéries (*Microcystis*, *Anabaena*, *Oscillatoria*) constituent la majorité de la biomasse dans les zones où la densité algale est élevée.

3 Le zooplancton

Le zooplancton du lac Victoria, dont la composition est assez uniforme sur l'ensemble du lac, est classiquement composé de copépodes, de cladocères et de rotifères. Les copépodes sont le groupe prépondérant puisque, dans la zone kenyane, par exemple, ils constituent 85 % du zooplancton total (Crul, 1995). Généralement les copépodes *cyclopoides* dominent sur les *calanoides*, mais la proportion de ces derniers s'accroît dans les eaux profondes. Chez les cladocères, la répartition des espèces n'est pas aléatoire, certaines préfèrent les zones peu profondes tandis que d'autres dominent dans les eaux profondes.

Une compilation des données disponibles entre 1927 et 1991 (Wanink, 1998) a mis en évidence, comme pour le phytoplancton, des changements importants dans la composition des peuplements. Dans les années 1920 (Worthington, 1931), et jusqu'aux années 1950, les crustacés planctoniques herbivores de grande taille (surtout cladocères et copépodes calanoides) étaient dominants par rapport aux petits copépodes cyclopoides (Gophen et al, 1995). Par la suite on est passé graduellement à des peuplements composés d'espèces de petite taille dominés alors par les cyclopoides.

Les changements dans la qualité des eaux sont largement responsables des modifications intervenues dans la dynamique du zooplancton. Il s'agit d'un contrôle *bottom-up*, bien que l'on ait aussi souvent également invoqué les pressions de prédation (contrôle *top-down*), pour expliquer certaines modifications dans l'abondance des espèces et dans la structure des peuplements. Néanmoins pour Wanink (1998) cette prédation ne peut expliquer à elle seule le déclin du zooplancton de grande taille après le remplacement des haplochromines zooplanctophages par les *Rastrineobola argentea* et les *Lates*, dans la mesure où la biomasse actuelle des deux espèces est inférieure à celle qu'avaient auparavant les haplochromines zooplanctophages.

La composition zooplanctonique du lac Victoria est similaire à celui des autres lacs de la zone nilotique. Ainsi, il est très proche de celui du lac Tchad en période de hautes eaux (Saint Jean, 1983), avec de nombreuses espèces de microcrustacés, copépodes et cladocères, similaires dans les deux lacs.

Le rôle écologique du zooplancton est de convertir la production algale en matériel animal consommé par les poissons (notamment les juvéniles) et d'autres organismes dans les chaînes trophiques. Ainsi, la nourriture des *R. argentea* est constituée à 70 % par des copépodes et notamment des cyclopoides (Wanink *et al.*, 2002). Les juvéniles de larves de poissons préfèrent les rotifères. Le zooplancton constitue également une ressource pour les invertébrés carnivores tels que les *Mesocyclops* (copépode cyclopoïde) et les *Chaoborus* qui constituent à leur tour des sources importantes de nourriture pour les poissons.

Un peu partout dans le monde, on évoque l'influence du zooplancton sur les communautés phytoplanctoniques du fait de la prédation. Mais, dans le lac Victoria, il ne semble pas qu'il y ait impact significatif de la consommation du phytoplancton sur les populations algales (Lehman & Branstrator, 1994). Pourtant cette hypothèse dite des cascades trophiques est souvent évoquée, mais sans que l'on en apporte la démonstration.

4 La faune benthique

La faune d'invertébrés benthiques du lac Victoria est, de manière générale, une faune ubiquiste, ayant une large distribution dans toute l'Afrique nilo-soudanienne.

Elle comprend classiquement trois grands groupes : les mollusques, les insectes et les oligochètes auquel il faut rajouter un crustacé mi-benthique, mi-pélagique, qui joue un rôle déterminant dans les chaînes trophiques, la crevette *Caridina nilotica*.

Les chiffres sont probablement sous-estimés, notamment pour les insectes, mais il y aurait 66 espèces macrobenthiques dans le lac, dont 28 espèces de mollusques, 26 d'insectes, 5 de crustacés et 5 d'oligochètes (Wakwabi *et al.*, 2006) (figure 5).

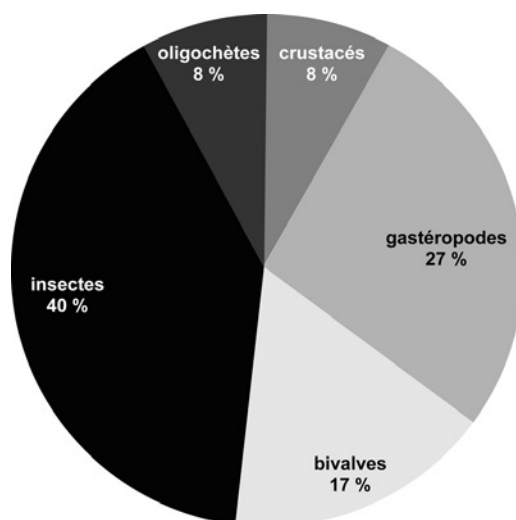


FIGURE 5 – Composition des principaux groupes macrobenthiques dans le lac Victoria entre 1990 et 2003 (source Wakwabi *et al.*, 2006)

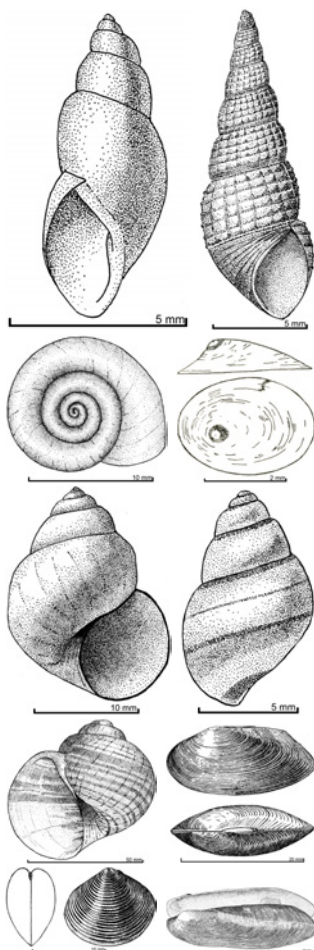


FIGURE 6 – Quelques exemples de mollusques dont les genres se trouvent tant dans le lac Victoria que dans la zone nilo-soudanienne, comme le bassin du Tchad par exemple. De gauche à droite et de haut en bas : *Bulinus senegalensis* (Gastéropode, Pulmoné), *Melanoides tuberculata* (Gastéropode, Prosobranche), *Biomphalaria sudanica* (Gastéropode, Pulmoné), *Ferrissia eburneensis* (Gastéropode, Pulmoné), *Bellamya unicolor* (Gastéropode, Prosobranche), *Cleopatra bulimoides* (Gastéropode, Prosobranche), *Lanistes pilsbryi* (Gastéropode, Prosobranche), *Caelatura mutelaeformis* (Bivalve), *Caelatura aegyptia* (Bivalve), *Mutela joubini* (Bivalve) (© IRD / J. Daget, pour l'ensemble des dessins)

La composition de la faune benthique dépend de plusieurs facteurs dont la nature du substrat, la profondeur, l'exposition aux courants, etc. Les communautés sont donc très hétérogènes selon la nature de l'habitat (Wakwabi *et al.*, 2006).

Les mollusques sont représentés par trois grands groupes (figures 6 et 7) :

- les gastéropodes pulmonés avec les vecteurs de bilharziose (*Biomphalaria*, *Bulinus*) et les *Ferrissia* ;

- les gastéropodes prosobranches avec notamment *Melanoides tuberculata* et *Belamya unicolor*, mais aussi *Cleopatra*, *Lanistes* et *Gabiella* ;
- les bivalves avec surtout *Corbicula africana*, ainsi que des *Caelatura*, *Mutela*, *Sphaerium*, *Eupera*, etc.

En réalité, la faune malacologique est très similaire à celle rencontrée dans le lac Tchad (Lévêque, 1972 et 1973 ; Lévêque *et al.*, 1983).



FIGURE 7 – Quelques espèces de mollusques gastéropodes et bivalves du lac Victoria, Speke Bay Lodge, Tanzanie (© IRD / C. Lévêque)

Les Oligochètes sont ubiquistes et se rencontrent dans la plupart des habitats. Les principales espèces sont *Branchiura sowerbyii*, *Limnodrilus* sp., *Alma emini*, etc.

Le nombre d'espèces d'insectes est certainement largement sous-estimé si l'on compare à ce qui est connu pour le lac Tchad. Les familles dominantes sont les *Chaoboridae*, les *Chironomidae* (Diptères), les *Polymitarcyidae*, les *Caenidae* (Éphéméroptère) et les *Libellulidae* (Odonate) (figure 8) (Wakwabi *et al.*, 2006). Les larves de *Chaoborus* et de *Chironomidae* sont les plus abondantes et représentées dans tous les grands habitats du lac (figure 9).



FIGURE 8 – Odonates du lac Victoria Speke Bay Lodge, Tanzanie (© IRD / C. Lévêque)



FIGURE 9 – Éclosion massive de mouches du lac (généralement Chaoboridae, Chironomides mais parfois également Ephéméroptères) qui s'élèvent comme de gros nuages au-dessus du lac. Ces émergences spectaculaires se situent généralement lors des périodes de nouvelle lune (Lehman, 2009) (© M. Morris)

Les communautés de macro-invertébrés, qui jouent un rôle important dans le recyclage des détritiques d'origine végétale, sont sensibles à la dégradation de l'environnement et à l'eutrophisation qui peuvent entraîner la disparition locale de certaines espèces (Sekiranda *et al.*, 2004). Au même titre que le plancton, les macro-invertébrés benthiques constituent la base de la production secondaire du lac (Witte *et al.*, 1995) et servent de nourriture pour beaucoup d'espèces de poissons. La diminution de leur biomasse, voire leur disparition, peuvent donc avoir des conséquences importantes sur l'alimentation potentielle de certaines espèces de poissons.

L'évolution de la biomasse de la macrofaune benthique est également accompagnée d'un changement de composition. Ainsi on est passé de communautés dominées par les oligochètes et les insectes en 1984 à des populations majoritairement composées de mollusques en 2008 (Ngupula & Kayanda, 2010). Les auteurs pensent que ce renversement doit être attribué au bouleversement des conditions environnementales, eutrophisation et désoxygénation par exemple.

5 La crevette, *Caridina nilotica*

Caridina nilotica, seule espèce de crevette connue du lac Victoria, est également présente dans beaucoup de lacs et rivières d'Afrique. D'une taille ne dépassant pas 30 mm, elle semble avoir joué un rôle essentiel dans le succès de l'installation de la perche du Nil dans le lac Victoria en devenant la proie principale des juvéniles et des sub-adultes après la disparition des petits Cichlidés.

5.1 Quelques aspects de la biologie des *Caridina*

Caridina nilotica est une espèce qui se nourrit de matériel détritique et de végétaux. Autrefois considérée comme une espèce littorale, elle a été observée dans les eaux libres et les eaux profondes où elle se nourrit alors, en partie, de phytoplancton. Comme d'autres macro-invertébrés, l'espèce effectue des migrations verticales entre le fond et la surface, interprétées comme un comportement d'évitement des prédateurs (Lehman *et al.*, 1996). Mais, ces migrations verticales laissent également penser que

les crevettes ne se nourrissent pas que de détritits mais qu'elles consomment également du phytoplancton.

La taille de première maturité qui est de 13 à 15 mm, est atteinte en 2 mois environ. La fécondité est assez élevée puisque le nombre d'œufs varie avec la taille chez les femelles : environ 50 œufs à 13 mm et plus de 500 à 23 mm (Goudswaard *et al.*, 2006).

5.2 Le rôle de *Caridina* dans les réseaux trophiques

Il existe peu d'informations concernant sur la productivité des *Caridina*, mais selon les estimations dont on dispose, entre 1992 et 1995, la production de la biomasse de crevettes était de l'ordre de 100 000 à 400 000 tonnes/an (Ignatow *et al.*, 1996).

Caridina joue un rôle majeur dans les réseaux trophiques du lac. Lors des premières observations réalisées en 1927 (Graham, 1929) les crevettes constituaient la principale source de nourriture du poisson-chat *Bagrus docmak* dans les eaux profondes. D'autres observations ont montré également que les principaux prédateurs étaient les Haplochromines.

Actuellement, *Caridina* est la source principale d'alimentation des juvéniles de la perche du Nil (moins de 60 cm LT) (Budeba & Cows, 2007a). Rien d'original à cela puisque c'est le cas également dans d'autres lacs où *Lates niloticus* est présent : lac Tchad, lac Albert ou lac Turkana. Plus surprenant, la crevette entre également dans l'alimentation d'*Oreochromis niloticus*, une autre espèce introduite. Son régime n'est donc pas strictement herbivore comme on l'a longtemps pensé. Quant à *R. argentea*, le *dagaa*, il consomme des crustacés planctoniques et des insectes, et bien sûr des *Caridina* (Budeba & Cows, 2007a et b).

5.3 Les *Caridina*, elles aussi, se sont mises à proliférer

Dans le golfe de Mwanza (sud du lac en Tanzanie), les crevettes étaient rares dans les chalutages expérimentaux réalisés entre 10 et 15 m, de 1977 à 1984 (Goudswaard *et al.*, 2006). Par la suite, dès 1988, durant la période d'explosion des populations de *Lates*, et de raréfaction simultanée des petits cichlidés qui leurs servaient de nourriture, les populations de *Caridina* ont brusquement augmenté. Ces changements ne sont pas intervenus de manière simultanée sur l'ensemble du lac. Ainsi, dans le golfe de Mwanza, la prolifération des *Lates* et la disparition des Haplochromines a eu lieu entre 1984 et 1987, c'est-à-dire plusieurs années après que le même phénomène ait été observé dans la partie nord du lac (Witte *et al.*, 1995). Après que les haplochromines aient disparu, la crevette devint, dès 1987 dans le golfe de Mwanza, la proie principale des jeunes *Lates*, jusqu'à une taille d'environ 60 cm (Mkumbo & Ligtoet, 1992) (figure 10). Malgré une forte prédation, la densité des *Caridina* est néanmoins restée très élevée.

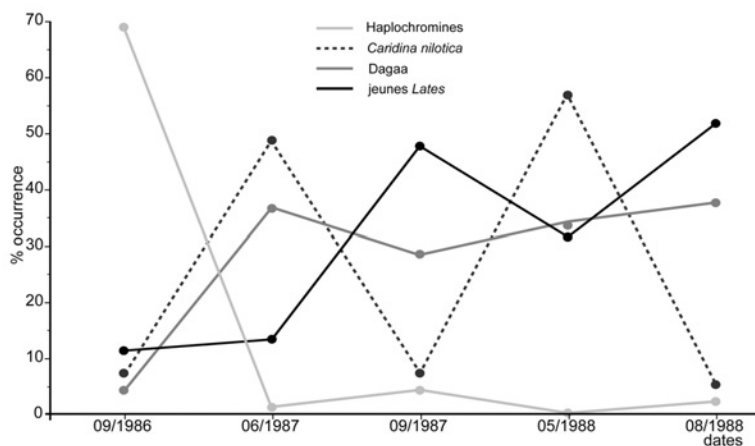


FIGURE 10 – C'est au cours de l'année 1987 que le régime alimentaire des jeunes *Lates niloticus* (< 60 mm) s'est modifié dans le golfe de Mwanza (Tanzanie). Après la diminution importante des *Haplochromis*, les prédateurs se sont alors essentiellement tournés vers trois proies : *Caridina*, *dagaa* et juvéniles de perche. Toutefois, si *dagaa* et *Lates* semblent consommés en proportion croissante, la présence de *Caridina* dans les estomacs fluctue de façon importante (10 à 55 % d'occurrence) en fonction des saisons (adapté d'après Mkumbo & Ligtoet, 1992)

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer la prolifération des *Caridina* :

- Son aptitude à fréquenter les milieux hypoxiques pour éviter la prédation par les *Lates* (Kaufman, 1992). Mais diverses observations semblent montrer d'une part que les perches sont capables de fréquenter temporairement des eaux pauvres en oxygène, et que d'autre part les *Caridina* fréquentent aussi les eaux oxygénées.
 - La disponibilité accrue en débris et en phytoplancton comme source de nourriture (Kaufman, 1992). Certains auteurs font alors remarquer que les détritus étaient déjà abondants avant l'introduction du *Lates*, et que c'est la composition du phytoplancton qui a changé. Autrefois on trouvait en abondance des débris de grandes diatomées, maintenant ce sont des débris de cyanobactéries (Goudswaard *et al.*, 2006).
 - La prédation est moindre sur les stades juvéniles du fait de la disparition des haplochromines après le boom de la perche du Nil (Kaufman, 1992). Cette dernière hypothèse qui fait référence aux cascades trophiques a reçu de nombreux soutiens (Goudswaard *et al.*, 2006). Ces derniers proposent le scénario suivant pour la partie sud du lac (golfe de Mwanza) :
1. La grande abondance des cichlidés zooplanctivores et détritivores aurait limité l'abondance des *Caridina* avant la prolifération des *Lates*.
 2. La prolifération des adultes et sub-adultes de *Lates*, en 1983-1984, a entraîné la réduction du stock d'haplochromines. Ainsi, la biomasse de ces espèces prédatrices de crevettes a considérablement diminué

après la prolifération de la perche. Il s'est donc produit un relâchement de la prédation sur les crustacés, notamment les juvéniles, expliquant l'augmentation du stock de *Caridina* (Goudswaard *et al.*, 2006).

3. Les juvéniles de crevettes servent dorénavant de nourriture aux jeunes *Lates* qui apparaissent en 1985.
4. Les crevettes adultes remplacent les haplochromines dans les contenus stomacaux des *Lates* de moins de 60 cm.

Cependant ces hypothèses sont difficiles à vérifier en l'absence de données précises avant et pendant l'installation des *Lates*. Elles sont probablement toutes valables... à des degrés divers, d'autant qu'elles n'expliquent pas pourquoi les crevettes prolifèrent encore alors que la pression de la perche du Nil demeure importante.

6 La jacinthe d'eau : *Eichhornia crassipes*

La jacinthe d'eau est connue en Afrique depuis 1870, mais elle n'a été introduite dans le lac qu'en juin 1990, depuis le Rwanda, *via* la rivière Kagera (Twongo, 1996). Elle s'est mise à proliférer pour atteindre un maximum d'abondance en 1998 (figure 11). En 1995, elle avait colonisé 80 % des côtes de l'Ouganda, et environ 2 000 ha autour du port de Kisumu au Kenya. Elle forme en général des tapis flottants d'une quinzaine de mètres de large le long des berges mais, dans certains cas, elle peut coloniser des baies entières. À son paroxysme d'extension, la jacinthe a couvert près de 700 km².



FIGURE 11 – En raison de l'apport important d'azote et de phosphore, la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*), originaire d'Amérique du sud, s'est mise à prospérer pour former d'épais tapis flottants qui posent de nombreux problèmes écologiques, économiques et sociaux (baie de Kisumu, Kenya) (© GEF)

La croissance de la jacinthe dépend fortement de la concentration en azote et phosphore dissous. Plus les concentrations sont élevées, plus elle prospère. L'eutrophisation croissante du lac pose donc problème et on ne peut exclure de nouvelles proliférations de la jacinthe, même si son expansion a sensiblement diminué depuis 1998 (figure 12).

La jacinthe d'eau forme d'épais tapis flottants qui provoquent de sérieux impacts économiques et sociaux (Twongo, 1996) :

- elle gêne la navigation et augmente ainsi les coûts de transport en obligeant à prendre d'autres routes, ou en augmentant la consommation de carburants ;
- elle gêne les pêcheurs en obstruant leurs filets et leurs nasses, et en réduisant ainsi les captures ;
- elle bloque également les canaux d'irrigation et les prises d'eau pour la consommation domestique ou pour les stations d'hydroélectricité ;
- les tapis de jacinthes sont un milieu d'élection de vecteurs de maladies telles que la malaria, la bilharziose, etc.
- en revanche, elle peut servir à fabriquer du papier et divers objets.

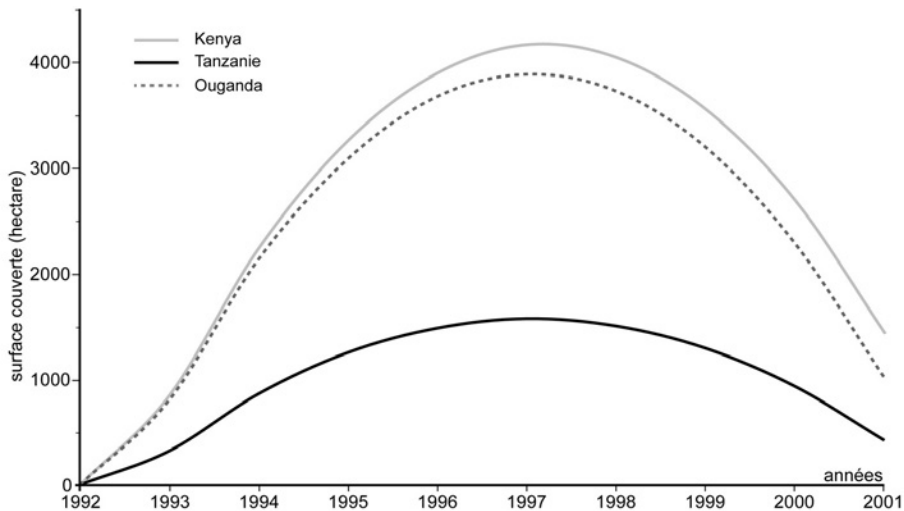


FIGURE 12 – Estimation de la couverture (surface en hectare) par la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) dans les trois pays riverains du lac. Depuis, 1998, l'espèce invasive a cessé son expansion et a même assez considérablement restreint sa pression (source : Kateregga & Sterner, 2007)

Sur le plan écologique, elle empêche la pénétration de la lumière et entraîne une réduction de la teneur en oxygène des eaux sous les tapis flottants du fait de la décomposition de la matière organique. Néanmoins, tout n'est pas négatif, et certaines observations ont montré que les cichlidés avaient utilisé les vastes tapis de jacinthes comme refuge pour se protéger de la perche du Nil, beaucoup plus sensible aux eaux désoxygénées. Il en a résulté un accroissement de la population d'aigrettes, arpentant les tapis de jacinthes à la recherche de ces cichlidés.

Malgré ses capacités de prolifération, et sa rapide expansion dans les années 1990, la jacinthe a fortement régressé depuis 1998 (figure 12). Divers facteurs ont été invoqués pour expliquer cette soudaine et spectaculaire régression. Il est probable que diverses mesures de contrôle ont contribué à ce phénomène :

- Le contrôle physique des jacinthes a été réalisé à la fois manuellement et mécaniquement. Des bateaux équipés de broyeurs de végétation (les « *swamp devils* ») ont ainsi été utilisés. Le coût d'utilisation de ces engins est néanmoins important.

- Le contrôle chimique a été également utilisé, mais, il est nécessaire de répéter les traitements. Le coût final ne permet pas d'envisager de traiter de grandes surfaces à l'échelle du lac. De plus, l'utilisation de produits chimiques pose des problèmes en matière de qualité des eaux, de consommation et d'impacts écologiques.
- Le contrôle biologique nécessite d'utiliser un ennemi naturel de la jacinthe. Deux charançons, *Neochetina eichhorniae* et *N. bruchi* (figure 13), ont été introduits en décembre 1996, et certains auteurs ont mis au crédit de ces introductions la forte décroissance de la jacinthe. Pour d'autres, il y aurait eu concomitance avec des événements El Niño, qui se sont produits à cette époque, causant une élévation rapide du niveau du lac (plus d'un mètre), détachant les tapis de jacinthe bordant les berges, l'action des vagues contribuant ultérieurement à les disloquer. Les très hauts débits observés à cette époque auraient par ailleurs lessivé les débris, ainsi que les jacinthes. Les observations menées en 2001 montraient d'ailleurs que la proportion de plantes infestées par *Neochetina* était relativement faible.



FIGURE 13 – Deux espèces de charançons ont été introduits dans le lac Victoria pour essayer de contrôler l'expansion des jacinthes d'eau : *Neochetina eichhorniae* (gauche) et *N. bruchi* (droite) (© N.B.A.I.L.)

En définitive, le contrôle à long terme de la jacinthe ne sera certainement ni biologique, ni mécanique, ni chimique. Pour limiter la prolifération de cette plante envahissante, il faudra intervenir en amont et contrôler l'eutrophisation et les apports en éléments nutritifs, qui restent la clé de ce problème complexe. Les implications économiques et sociales sont importantes mais, toute la question réside dans le coût énorme nécessaire à la mise en œuvre, à l'échelle du lac Victoria, de solutions utiles et réalistes.

7 Réorganisation des chaînes trophiques

Avant l'introduction de la perche du Nil, le lac Victoria présentait une grande diversité biologique, essentiellement due à la grande diversité des haplochromines aux régimes alimentaires très variés (voir chapitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée »). Les chaînes alimentaires étaient en conséquence très diversifiées et parfois très spécifiquement liée à une espèce.

Quelles qu'en aient été les raisons, force est de constater qu'une bonne centaine d'espèces d'haplochromines appartenant à différentes catégories trophiques semblent avoir

disparu (ou se sont raréfiées) depuis le début des années 1980. Il est admis par la plupart des observateurs que les populations d'haplochromines ont été fortement affectées. Ainsi en est-il des prédateurs se nourrissant principalement de poissons, de mollusques ou d'insectes (figure 14). De ce fait, la chaîne alimentaire s'est considérablement transformée et simplifiée (figure 15).

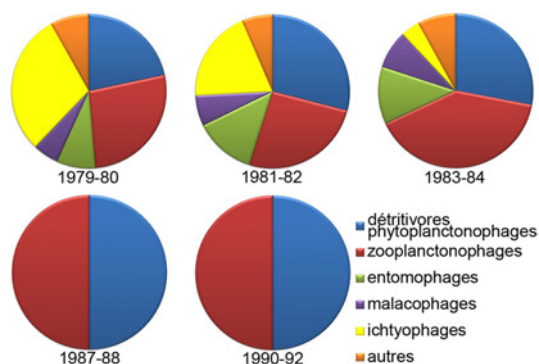


FIGURE 14 – Au cours des années 1980, les espèces d'haplochromines prédateurs (ichtyophages, entomophages, malacophages...) n'ont cessé de diminuer, pour finir par disparaître fin 1980, début 1990. Résultats de pêches réalisées par des traits de chalut de fond de 10 mn dans le golfe de Mwanza, Tanzanie (Witte *et al.*, 1992)

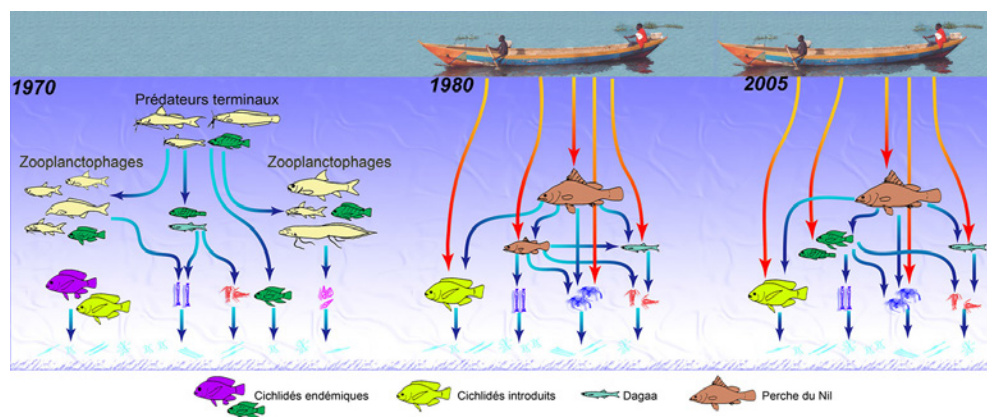


FIGURE 15 – En moins de cinquante ans, la chaîne alimentaire s'est considérablement transformée et simplifiée (années 1960 à gauche, années 1980 au milieu et depuis 2005 à droite). Simultanément à l'introduction de la perche du Nil, la pression de pêche s'est accentuée et toutes les espèces sont désormais surexploitées. De nombreux poissons, comme les cichlidés endémiques, ont disparu. Restent surtout les perches, qui mangent de tout, y compris leurs juvéniles (années 1980-90). Mais assez récemment, certaines espèces d'*Haplochromis* sont revenues en nombre. De ce fait ils redeviennent la proie préférée de la perche du Nil (redessiné pour partie d'après Ligtvoet & Witte, 1991)

Une récente étude (Downing *et al.*, 2012) montre que le boom de la perche du Nil a effectivement altéré la distribution de la biomasse le long des différents niveaux trophiques. Les auteurs proposent le scénario possible suivant :

1. la disparition de groupes trophiques clés, parmi les haplochromines, a probablement relâché la pression de prédation sur des organismes plus petits mais plus productifs, leur permettant de proliférer et de servir de base à un système plus productif qui s'est mis en place depuis la fin des années 1980 ;
2. ainsi la disparition des haplochromines détritivores qui dominaient avant la prolifération de la perche du Nil, aurait pu permettre la prolifération très rapide des crevettes qui étaient leur principal compétiteur ;
3. de même la disparition, et donc la concurrence, des haplochromines phyto-planctonophages a pu profiter au zooplancton ;
4. dans ce contexte, des espèces, plus petites et plus productives, ont remplacé les haplochromines. Cela pourrait, en partie, expliquer la plus grande productivité, notamment au niveau de la pêche ;
5. enfin, une meilleure disponibilité des proies a pu permettre le développement des *dagaa* et le retour de certains haplochromines, au régime alimentaire plus adaptable, consommant des macroinvertébrés.

Mais l'apparent retour des haplochromines zooplanctonophages et des benthophages, n'est pas synonyme d'un retour aux conditions *ante Lates*. Les espèces disparues ont été remplacées par des espèces susceptibles d'adapter rapidement leur régime alimentaire (Witte *et al.*, 2007, 2008). De même le *dagaa* a élargi son spectre alimentaire pour consommer des invertébrés benthiques (Katunzi *et al.*, 2003).

Les résultats montrent aussi que la pêche et les changements trophiques concernant les détritivores pourraient avoir joué un rôle important dans la modification du système. Un bilan récent révèle qu'en 2005, la distribution de la biomasse, quels que soient les niveaux trophiques, a largement récupéré son état de 1977 (figure 16). Cependant, si cette restauration est réelle quantitativement, la diversité du nouvel écosystème est considérablement inférieure, comprenant majoritairement des espèces introduites et quelques espèces indigènes survivantes (voir encadré « Le nombre d'espèces est-il garant de la santé des écosystèmes ? »).

En conclusion, dans un sens le lac Victoria a globalement fait preuve d'une certaine résilience puisque la structure trophique globale s'est apparemment remise d'une perturbation majeure. Mais, il y a peu de chances qu'il retrouve sa structure fonctionnelle initiale et sa biodiversité associée. Le système a évolué et fonctionne d'une manière différente, sans que, pour autant, il soit définitivement fragilisé.

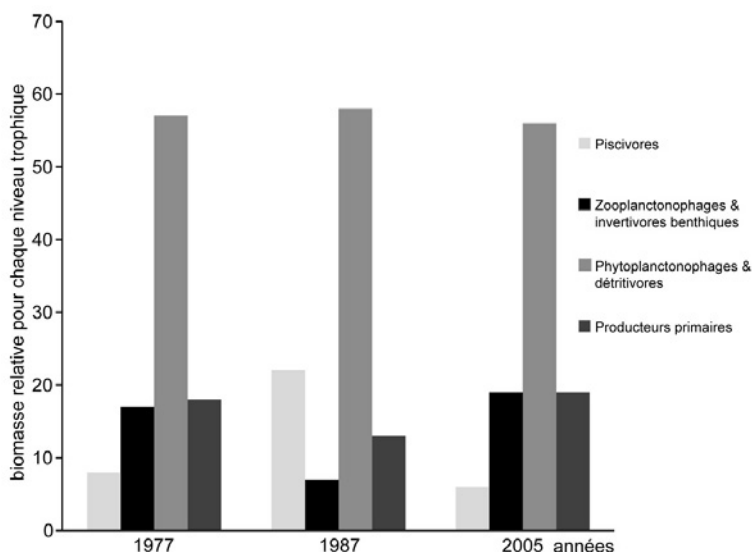


FIGURE 16 – En 1977, la répartition des différents niveaux trophiques peut être considérée comme référence, car le « boom » de la perche du Nil n'a pas encore influencé les communautés des autres espèces du lac. En 1987, les phytoplanktonophages sont toujours le groupe majoritaire, mais, on note une répartition relative totalement différente des autres groupes avec une proportion importante des piscivores (influence évidente de *Lates*) et à l'inverse une diminution sensibles des zooplanctonophages, invertivores et producteurs primaires. Enfin, en 2005, après que la biomasse de la perche ait diminué et que celle des haplochromines se soit, en partie, restaurée, on observe que la répartition relative des différents groupes est redevenue plus ou moins identique à celle de 1977. Toutefois, ce retour aux conditions antérieures n'est que quantitatif car chaque niveau est en réalité nettement moins diversifié (redessiné d'après Downing *et al.*, 2012)

Le nombre d'espèces est-il garant de la santé des écosystèmes ?

Les effets de la perte de la diversité biologique ont été un sujet de controverse au cours des dernières années. Selon certaines théories soutenues par les milieux conservationnistes, plus la diversité est grande, plus le système écologique est stable. En conséquence il est indispensable de préserver cette grande diversité. . . Plusieurs auteurs (voir Lévêque, 2013 par exemple) s'élèvent contre ces idées reçues, non démontrées scientifiquement, mais qui arrangent ceux qui y trouvent argument pour développer la protection intégrale des milieux.

L'idée selon laquelle les communautés riches en espèces sont plus stables date du milieu des années 1950. En fait, l'hypothèse était que la diversité des flux au sein d'un écosystème contribuait au maintien de son équilibre fonctionnel. De la notion de flux, certains écologues ont vite fait un raccourci vers les espèces et ont affirmé sans ambages : « La diversité des espèces engendre la stabilité. » Quelques expériences sur des microsystemes ont montré que la productivité augmentait avec le nombre d'espèces, mais les résultats ont curieusement été interprétés

comme : « La productivité décroît lorsque la diversité spécifique diminue. » Outre le fait que cette interprétation est inexacte, les résultats ont été contestés car de nombreux scientifiques estiment que ces microsystemes artificiels ne reflètent pas la réalité.

En milieu aquatique un travail d'inventaire a montré qu'il n'y avait pas de relations univoques entre richesse spécifique et production biologique (Statzner & Lévêque, 2007). En l'occurrence, les papyrus ou les roselières sont de systèmes robustes et productifs dominés par très peu d'espèces. Inversement la grande diversité des espèces de poissons du lac Victoria n'a pas résisté longtemps aux changements du milieu liés à l'eutrophisation et aux espèces introduites.

Références macrophytes

- Balirwa J., 1995. The Lake Victoria environment : Its fisheries and wetlands – a review. *Wetlands Ecology and Management*, 3, 4 : 209-224.
- Carmouze J.-P., Fotius G. & Lévêque C., 1978. Influence qualitative des macrophytes sur la régulation hydrochimique du lac Tchad. *Cahiers Orstom, série Hydrobiologie*, 12, 1 : 65-69.
- Chapman L.J., Balirwa J., Bugenyi, Chapman C. & Crisman T.L., 2001. Wetlands of East Africa : biodiversity, exploitation, and policy perspectives : 101-131. In Gopal B., Junk W.J. & Davis J.A. (eds), *Biodiversity in wetlands : assessment, function and conservation*. Volume 2. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 311 p.
- Kansiime F., Saunders M.J. & Loiselle S.A., 2007. Functioning and dynamics of wetland vegetation of Lake Victoria : an overview. *Wetland Ecology and Management*, 15 : 443-451.
- Mnaya B., Asaeda T., Kiwango Y. & Ayubu E., 2007. Primary production in papyrus (*Cyperus papyrus* L.) of Rubondo Island, Lake Victoria, Tanzania. *Wetlands Ecology and Management*, 15, 4 : 269-275.
- Thompson K., 1985. Emergent plants of permanent and seasonally-flooded wetlands : 43-108. In Denny P. (ed.), *The ecology and management of African wetlands vegetation : a botanical account of African swamps and shallow waterbodies*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, coll. Geobotany, 356 p.

Références phytoplancton

- Crul, R.C.M., 1995. *Limnology and hydrology of Lake Victoria. Comprehensive and comparative study of great lakes*. UNESCO / IHP-IV Project M-5.1, UNESCO Publishing, Paris, 79 p.
- Iltis A., 1977a. Peuplements phytoplanctoniques du lac Tchad. I : Stade Tchad normal (Février 1971 et Janvier 1972). *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie*, 11, 1 : 33-52.
- Iltis A., 1977b. Peuplements phytoplanctoniques du lac Tchad. II : Stade Petit Tchad (avril 1974, novembre 1974, et février 1975). *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie*, 11, 1 : 53-72.
- Iltis A., 1977c. Peuplements phytoplanctoniques du lac Tchad. III : Remarques générales. *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie*, 11, 3 : 189-199.
- Kling H.J., Mugidde R. & Hecky R.E., 2001. Recent changes in the phytoplankton community of lake Victoria in response to eutrophication : 47-65. In Munawar M. & Hecky R.E. (eds), *The great lakes of the world (GLOW) : food-web, health and integrity*. Backhuys, Leiden, The Netherlands, 471 p.
- Lung'Ayia H.B.O., M'harzi M., Tackx M., Gichuki J. & Symoens J.-J., 2000. Phytoplankton community structure and environment in the Kenyan waters of Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 43 : 529-543.
- Reynolds C.S., 2006. *The ecology of phytoplankton. Ecology, Biodiversity and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 552 p.
- Sitoki L., Kurmayer R. & Rott E., 2012. Spatial variation of phytoplankton composition, biovolume and resulting microcystin concentrations in Nyanza Gulf (Lake Victoria, Kenya). *Hydrobiologia*, 691 : 109-122.
- Talling J.F., 1961. Photosynthesis under natural conditions. *Annual Review of Plant Physiology*, 12 : 133-154.

Talling J.F., 1965. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. *Internationale Revue de Gesamte Hydrobiologie und Hydrographie*, 50 : 1-32.

Talling J.F., 1987. The phytoplankton of Lake Victoria (East Africa). *Archiv für Hydrobiologie, Ergebnisse der Limnologie, Beihefte*, 25 : 229-256.

Wakwabi E.O., Balirwa J. & Ntiba M.J., 2006. Aquatic biodiversity of Lake Victoria basin : 77-121. In Odada E.O., Olago D.O. & Ochola W. O. (eds), *Environment for development : an ecosystems assessment of Lake Victoria basin environmental and socio-economic status, trends and human vulnerabilities*. UNEP / PASS, Nairobi, Kenya, 192 p.

Références zooplancton

Gophen M., Ochumba P.B.O. & Kaufman L.S., 1995. Some aspects of perturbation in the structure and biodiversity of the ecosystem of lake Victoria (East Africa). *Aquatic Living Resources*, 8 : 27-41.

Lehman J.T. & Branstrator D.K., 1994. Nutrient dynamics and turnover rates of phosphate and sulfate in Lake Victoria, East Africa. *Limnology and Oceanography*, 39 : 227-233.

Wanink, J.H., 1998. *The pelagic cyprinid Rastrineobola argentea as a crucial link in the disrupted ecosystem of lake Victoria*. PhD thesis, University of Wageningen, The Netherlands, 288 p.

Wanink J.H., Katunzi E.F.B., Goudswaard K.P.C., Witte F. & van Densen W.L.T., 2002. The shift to smaller zooplankton in Lake Victoria cannot be attributed to the 'sardine' *Rastrineobola argentea* (Cyprinidae). *Aquatic Living Resources*, 15 : 37-43.

Worthington E.B., 1931. Vertical movement of freshwater macroplankton. *Internationale Revue de Gesamte Hydrobiologie und Hydrographie*, 25 : 394-436.

Références faune benthique

Lehman J.T., 2009. Lake Victoria : 215-241. In Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use*. Monographiae Biologicae, 89, Springer Science, 818 p.

Lévêque C., 1972. Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, études des peuplements et estimation des biomasses. *Cahier Orstom, série Hydrobiologie*, 6 : 3-45.

Lévêque C., 1973. Dynamique des peuplements, biologie et estimation de la production des mollusques benthiques lac Tchad. *Cahier Orstom, série Hydrobiologie*, 7 : 117-147.

Lévêque C., Dejoux C. & Lauzanne L., 1983. The benthic fauna : ecology, biomass and communities : 233-272. In Carmouze J.-P., Durand J.-R. & Lévêque C. (eds), *Lake Chad : Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. Monographiae Biologicae, 53, Dr Junk Publishers, The Hague, The Netherlands, 575 p.

Ngupula G.W. & Kayanda R., 2010. Benthic macrofauna community composition, abundance and distribution in the Tanzanian and Ugandan inshore and offshore waters of Lake Victoria. *African Journal of Aquatic Science*, 35, 2 : 185-192.

Sekiranda S.B.K., Okot-Okumu J., Bugenyi F.W.B., Ndawula L.M. & Gandhi P., 2004. Variation in composition of macro-benthic invertebrates as an indication of water quality status in three bays in Lake Victoria. *Ugandan Journal of Agricultural Sciences*, 9 : 396-411.

Wakwabi E.O., Balirwa J. & Ntiba M.J., 2006. Aquatic biodiversity of Lake Victoria basin : 77-121. In Odada E.O., Olago D.O. & Ochola W. O. (eds), *Environment for development : an ecosystems assessment of Lake Victoria basin environmental and socio-economic status, trends and human vulnerabilities*. UNEP / PASS, Nairobi, Kenya, 192 p.

Witte F., Hongerboezem W., Goldschmidt T. & Westbrock I., 1995. Major food types of the fish species of the fish species in Lake Victoria : 337-347. In Witte F. & Van Densen L.T. (eds), *Fish stocks and fisheries of Lake Victoria : a handbook for field observations*. Samara Publishing Limited, Cardigan, U.K., 404 p.

Références crevette, *Caridina nilotica*

Budeba Y.L. & Cowx I.G., 2007a. The role of the freshwater shrimp *Caridina nilotica* (Roux) in the diet of the major commercial fish species in Lake Victoria, Tanzania. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 10, 4 : 368-380.

- Budeba Y.L. & Cowx I.G., 2007b. Contribution of *Caridina nilotica* (Roux) in the dagaa fishery in Lake Victoria, Tanzania. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 10, 4 : 381-391.
- Goudswaard K.P.C., Witte F. & Wanink J.H., 2006. The shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria (East Africa), before and after the Nile perch increase. *Hydrobiologia*, 563 : 31-44.
- Graham M.M.A., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928, and appendices*. Crown Agents for the Colonies Publisher, London, U.K., 255 p.
- Ignatow M., Mbahinzireki G.B. & Lehman J.T., 1996. Secondary production and energetics of the shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria, East Africa : model development and application. *Hydrobiologia*, 332, 175-181.
- Kaufman L., 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems. The lesson of Lake Victoria. *BioScience*, 42 : 846-858.
- Lehman J.T., Mbahinzireki G.B. & Mwebaza-Ndawula L., 1996. *Caridina nilotica* in Lake Victoria : abundance, biomass, and diel vertical migration. *Hydrobiologia*, 317 : 177-182.
- Mkumbo O.C. & Ligetvoet W., 1992. Changes in the diet of Nile perch, *Lates niloticus* (L), in the Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 232 : 79-83.
- Witte F., Goldschmidt T. & Wanink J.H., 1995. Dynamics of haplochromine fauna and other ecological changes in the Mwanza Gulf of Lake Victoria : 83-110. In Pitcher T.J. & Hart P.J.B. (eds), *The impact of species changes in African lakes*. Fish and Fisheries Series 18, Chapman & Hall, London, U.K., 601 p.

Références jacinthe d'eau : *Eichhornia crassipes*

- Kateregga E. & Sterner T., 2007. Indicators for an invasive species : water hyacinths in Lake Victoria. *Ecological indicators*, 7 : 362-370.
- Twongo T., 1996. Growing impact of water hyacinth on nearshore environments on Lakes Victoria and Kyoga (East Africa) : 633-642. In Johnson T.C. & Odada E.O. (eds), *The limnology, climatology and paleoclimatology of East African Lakes*. Gordon and Breach Publishers, Toronto, Canada, 664 p.

Références réorganisation des chaînes trophiques

- Downing A.S., van Nes E.H., Janse J.H., Witte F., Cornelissen I.J.M., Scheffer M. & Mooij W.M., 2012. Collapse and reorganization of a food web of Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Ecological Applications*, 22, 1 : 229-239.
- Katunzi E.F.B., Zoutendijk J., Goldschmidt T., Wanink J.H. & Witte F., 2003. Lost zooplanktivorous cichlids from Lake Victoria reappear with a new trade. *Ecology of Freshwater Fish*, 12 : 237-240.
- Lévêque C., 2013. *L'écologie est-elle encore scientifique ?* Essais, Éditions Quæ, Versailles, 143 p.
- Ligetvoet W. & Witte F., 1991. Perturbations through predator introduction : effects on the food web and fish yields in Lake Victoria (East Africa) : 263-268. In Ravera O. (ed.), *Terrestrial and aquatic ecosystems : perturbation and recovery*. Ellis Horwood, New York, USA, 613 p.
- Statzner B. & Lévêque C., 2007. Linking productivity, biodiversity and habitat of benthic stream macroinvertebrate communities : potential complications of worldwide and regional patterns. *International Review of Hydrobiology*, 92, 4-5 : 428-451.
- Witte F., Goldschmidt T., Wanink J.H., van Oijen M., Goudswaard K.P.C., Witte-Maas E. & Bouton N., 1992. The destruction of an endemic species flock : quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environmental Biology of Fishes*, 34 : 1-28.
- Witte F., Wanink J.H., Kische-Machumu M., Mkumbo O.C., Goudswaard K.P.C. & Seehausen O., 2007. Differential decline and recovery of haplochromine trophic groups in the Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 416-433.
- Witte F., Welten M., Heemskerk M., Van der Stap I., Ham L., Rutjes H. & Wanink J.H., 2008. Major morphological changes in a Lake Victoria cichlid fish within two decades. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 : 41-52.

Chapitre 8

Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ?

Le lac Victoria a été soumis à différentes pressions au cours du siècle dernier : croissance de la population humaine, développement des activités agricoles et industrielles, pollutions diverses, pêche intensive, introduction d'espèces exotiques, et changement climatique. Les principales conséquences de ces événements se sont traduits par l'eutrophisation des eaux lacustres et par d'importantes modifications concernant les peuplements de poissons et les caractéristiques trophiques du lac. Quelles sont les causes de cette eutrophisation ? Et quelles en ont été les conséquences sur la dynamique du système lacustre sachant que le débat porte essentiellement sur le rôle relatif des introductions d'espèces et de l'eutrophisation dans les changements observés ?

★

Les activités humaines sont à l'origine des changements observés dans le fonctionnement du système lacustre. Le lac Victoria a connu une « eutrophisation anthropique¹ », dont les conséquences se sont manifestées à tous les niveaux.

Le phénomène d'eutrophisation n'est pas spécifique au lac Victoria. Beaucoup de grands lacs sont affectés par ce phénomène dont l'origine est bien connue : des apports excédentaires en éléments nutritifs provenant des activités agricoles, industrielles et des rejets urbains. En effet, le bassin du lac Victoria agit comme un immense collecteur, dont les eaux usées et de ruissellement convergent vers le lac où elles amènent, dissous ou en suspension, les divers produits qu'elles ont lessivés. Un certain nombre d'exemples, dont le lac d'Annecy en France et le lac Léman, nous ont montré qu'il était possible de contrôler le phénomène en réduisant les apports au lac par la collecte ou le traitement des eaux usées, et par des changements de pratiques agricoles. Mais cela suppose des investissements importants. Or, autour du lac Victoria, les installations de dépollution et de traitement des eaux usées sont rares, ou ne fonctionnent pas. Il faut bien évidemment comprendre que les pays riverains ont d'autres priorités d'investissements.

1. De l'anglais « cultural eutrophication », par opposition à « eutrophisation naturelle ».

1 Les causes et les sources de l'eutrophisation

L'accroissement de la population et de l'agriculture dans le bassin du Victoria, et l'établissement de grandes villes en périphérie du lac, sont à l'origine d'une forte pollution des eaux. En effet, beaucoup d'industries et de municipalités n'ont pas de système de dépollution des eaux usées.

Scheren *et al.* (2000) se sont livrés à un exercice difficile : évaluer la contribution respective de différentes sources de pollution aux apports en nutriments dans le lac. Les incertitudes étant très nombreuses, cet exercice ne peut prétendre en donner une image exacte, mais contribue à la réflexion sur la question. Selon ces auteurs, les apports annuels au lac ont été estimés à 117 000 tonnes/an d'azote et à 14 000 tonnes/an de phosphore avec toutefois des marges d'erreur importantes. D'après leur évaluation, les apports en nutriments au lac proviennent pour l'essentiel (90 %) des dépôts atmosphériques et du lessivage des sols. Les apports domestiques et industriels seraient donc « limités » à respectivement 6 et 9 % du total de l'azote et du phosphore.

Les apports en azote proviendraient surtout des dépôts atmosphériques (72 % contre 36 % pour le phosphore). Par contre, le phosphore provient en majeure partie de l'agriculture (55 % contre 22 % pour l'azote) (figure 1). Mais ces résultats préliminaires nécessiteraient d'être confirmés.

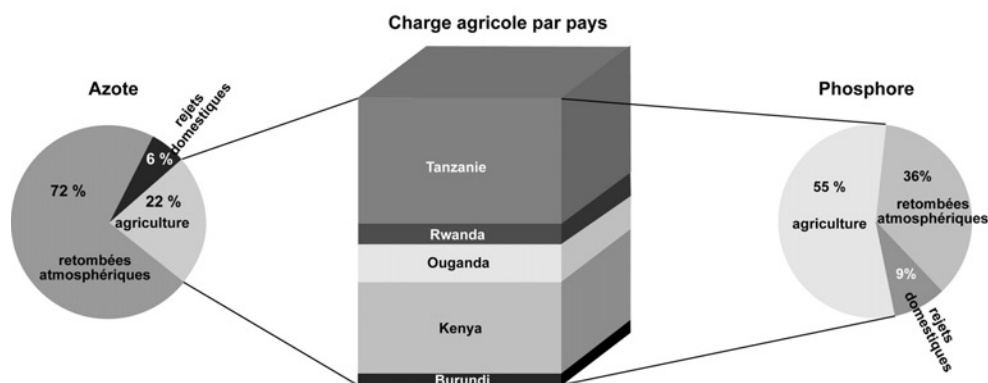


FIGURE 1 – Principales sources d'apport en azote et phosphore dans le lac Victoria et apports dus à l'agriculture par pays du bassin versant (redessiné d'après Scheren *et al.*, 2000). La quantité totale de nutriments qui se déverse dans le lac est estimée respectivement à 120 000 tonne/an et 10 000 t/an pour l'azote et le phosphore. Les valeurs concernant l'azote ne tiennent pas compte de la fixation biologique en azote

Le problème le plus important est la pollution diffuse d'origine agricole (figures 2 et 3). En effet, 90 % de la population riveraine du lac vit d'une activité agricole de subsistance et de l'élevage. Pour s'installer, les villageois coupent la forêt et la brûlent, ce qui accroît d'autant les apports atmosphériques en nutriments. Une autre source d'apports nutritifs est le lessivage des sols agricoles qui entraîne les résidus d'engrais et de pesticides, ainsi que les déchets agricoles et les lisiers produits par les nombreux troupeaux.



FIGURE 2 – Champs de thé dans la région Mityana, Ouganda (© IRD / D. Paugy)



FIGURE 3 – Grains de café avant maturation, région de Mukono, Ouganda (© sarahemcc)

Avec le développement de la population et de l'agriculture, les terres se raréfient et une partie des activités agricoles se déplace sur les zones humides et les zones littorales, accroissant les apports en nutriments et en sédiments du fait d'une érosion plus intense. L'utilisation des zones humides contribue également à réduire leur capacité tampon.

Kayombo & Jorgensen (2005) ont également établi un bilan global de l'azote dans le lac Victoria : l'apport atmosphérique est de 102 000 tonnes/an, l'augmentation dans

les sédiments de 73 400 tonnes/an et les apports diffus de 49 500 tonnes/an. Ces valeurs sont supérieures aux évaluations faites par Scheren *et al.* (*op. cit.*) Mais dans ce bilan la fixation de l'azote et la dénitrification n'ont pas été évaluées et sont donc exclues.

Tamatamah *et al.* (2005) estiment, quant à eux, que 55 % des apports en phosphore dans le lac proviennent de dépôts atmosphériques en raison des pratiques de brûlage de la biomasse et des cendres qui en résultent, avant les plantations de saison humide. Une situation similaire existe aussi dans le lac Malawi (Bootsma *et al.*, 1999) et le dans lac Tanganyika (Langenberg *et al.*, 2003).

On a longtemps émis l'hypothèse que les introductions d'espèces exotiques de poissons dans les années 1959-60 pouvaient être la cause des changements de concentrations de nutriments et donc de la modification de structure des communautés phytoplanktoniques. Cependant, force est de constater que l'augmentation de la concentration du phosphore dans les sédiments n'a pas été accompagnée d'une diminution de sa concentration dans la colonne d'eau. Cela signifie donc que les apports du phosphore dans le lac se sont accrus. Même si on n'a pas véritablement de chiffres concernant les apports des affluents, on sait néanmoins que les concentrations en phosphore réactif soluble sont plus importantes en 1990 qu'en 1960 (tableau 1).

Tableau 1 - Concentrations en nutriments dans les eaux de pluie aux environs du lac Victoria ($\mu\text{mol l}^{-1}$) (d'après Bootsma & Hecky, 1993)

Années	Azote	Phosphore	Sulfate
1958-1959	64	0,053	19
1991	66	3,4	46

2 Les conséquences sur l'oxygénation des eaux

Il existe une étroite relation entre l'eutrophisation, la stratification thermique d'un lac et l'oxygénation des eaux dans la mesure où, pour les eaux profondes, la décomposition de la matière organique qui s'accumule sur le fond consomme de l'oxygène. Ainsi, dans un lac tropical soumis à fort ensoleillement, où l'action du vent est négligeable, il existe un profil de température dans la colonne d'eau, avec une couche superficielle (épilimnion) dont la température est proche de la température de l'air sur plusieurs mètres d'épaisseur, et une couche plus profonde et plus fraîche (hypolimnion), mais qui peut être pauvre en oxygène si la matière organique est abondante. Entre les deux couches, il existe un fort gradient de température : la thermocline.

Quand les vents soufflent, la colonne d'eau tend à s'homogénéiser du fait de la turbulence, et ce mélange vertical entraîne une remontée d'eaux profondes en surface. Si les eaux sont pauvres en oxygène, les poissons pris dans ces masses d'eau meurent par asphyxie. Ce phénomène bien connu est à l'origine de mortalités de masse observées

dans certains lacs. Dans le cas de milieux peu profonds, comme le lac Tchad, ou dans les zones littorales, ce phénomène de mortalités massives est dû à la remise en suspension du sédiment riche en matière organique sous l'effet de la turbulence après de forts coups de vents. Il se produit alors une forte demande en oxygène dans la colonne d'eau entraînant l'asphyxie des poissons.

Dans le lac Victoria, la distribution de l'oxygène suit un cycle annuel en rapport avec la stratification thermique. Durant les années 1950 et 1960, (et probablement auparavant, mais nous avons peu de données antérieures sur cette question) le lac Victoria était un lac thermiquement stratifié en certaines périodes de l'année seulement. Cette stratification se mettait en place en septembre, et se maintenait en général jusqu'en janvier. Par la suite, durant la saison des pluies, les eaux lacustres se mélangeaient sous l'effet du vent, de telle sorte que la colonne d'eau devenait isotherme entre juillet et août (Talling, 1966). Ainsi, toute l'année, la concentration en oxygène des eaux superficielles restait élevée (95 à 100 % de saturation) et, durant les périodes de mélange, elle était encore de 90 %. Durant la période de stratification, c'est seulement en dessous de 55-60 m que la concentration en oxygène des eaux diminuait, mais les périodes de complète anoxie étaient rares.

Selon quelques mesures réalisées au début des années 1980 dans le Golfe de Mwanza, la situation était encore assez similaire. Mais à la fin des années 1980, la stratification est de plus en plus marquée. Les périodes d'hypoxie sont plus longues, et les situations d'extrême hypoxie (moins de 1 mg O₂/l) plus fréquentes (Wanink *et al.*, 2001). En avril 1988, à la suite d'un violent orage, une remontée soudaine d'eau profonde, entraîna la mort d'une très grande quantité de poissons, asphyxiés par cette eau très pauvre en oxygène. Ce type d'événement était apparemment assez fréquent selon les témoignages.

En 1991, des observations réalisées dans les stations échantillonnées autrefois par Jack Talling, montrent une nette modification des conditions écologiques. La concentration en oxygène dans la couche superficielle (jusqu'à 20 m) est nettement plus élevée que dans les années 1960. En revanche, aux profondeurs supérieures à 40 m, les niveaux d'oxygène ont baissé, et durant la période de stratification, d'octobre à mars, entre 30 et 50 % des fonds du lac sont devenus anoxiques (moins de 1 mg O₂/l) (Hecky *et al.* 1994).

Le lac Victoria dans les années 1990 est donc très différent de ce qu'il était dans les années 1950 et 1960. Le changement s'est manifesté par une réduction du mélange vertical des eaux, et par une stabilité accrue de la stratification. Avec l'accroissement de la production phytoplanctonique, les eaux de surface sont parfois sursaturées en oxygène ; inversement, les phases d'anoxie de l'hypolimnion persistent beaucoup plus longtemps et occupent maintenant des surfaces, et surtout des volumes, plus importantes (Hecky *et al.*, 1994). Cela aurait coïncidé avec une période de vents plus faibles, de la fin des années 1970 au début des années 1980 (Kolding *et al.*, 2008). En 1997-1998, le phénomène El Niño qui a atténué les vents de mousson a entraîné en effet un accroissement de la stratification.

Hecky *et al.*, (2010) suggèrent qu'une telle période de vents faibles et de plus grande stratification aurait pu être une forme de déclencheur physique accélérant la phase de transition du lac. En effet, c'est également au début des années 1980s que l'on a observé des changements importants dans les communautés piscicoles (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi ont-elles proliféré ? »).

Des observations plus récentes réalisées sur l'ensemble du lac en 2000-2001 et 2005-2008, viennent cependant nuancer ces conclusions car Sitoki *et al.* (2010) observent une réduction de l'étendue des zones anoxiques dans les couches profondes. La concentration moyenne en oxygène dissous, en février-mars 2000-2001, était en effet près de 3 fois inférieure à celle observée dans les couches superficielles, alors qu'à partir de 2006, la concentration en oxygène dissous des couches profondes augmente significativement (tableau 2).

Tableau 2 - Concentrations moyennes en oxygène dissous (en mg/l) à 0-5 m de profondeur et au-dessous de 40 m, dans le lac Victoria. D'après Sitoki *et al.* (2010). Les données 2000-2001 proviennent de LVFRP (Lake Victoria Fisheries Research Project), celles de 2005-2008 de IFMP (Implementation of a Fisheries Management Plan)

	Février-mars		Août-septembre	
	0-5 m	> 40 m	0-5 m	> 40 m
2000	7,1	1,8	8,1	6,3
2001	8,1	3,3	7,8	5,2
Moyenne	7,8	2,5	7,8	5,7
2006	6,4	6,9	6,6	1,7
2007	7,0	4,1	7,3	7,0
2008	7,6	4,0	7,1	6,8
2009	8,0	6,5	8,1	7,7
Moyenne	7,2	6,1	7,2	5,8

L'explication donnée par Sitoki *et al.* (*op. cit.*), serait que l'accroissement de la température de l'eau qui a été de 1°C environ depuis 1927, mais a surtout été marqué au cours de la dernière décade, aurait affaibli les gradients thermiques ainsi que l'intensité de la stratification, de telle sorte qu'il n'y aurait plus de désoxygénation permanente. Cette hypothèse mériterait de plus amples considérations et notamment la confirmation que le phénomène est spatialisé. Ils ajoutent cependant qu'il y a eu aussi un accroissement de la vitesse des vents sur le lac, ce qui a pu contribuer à améliorer la circulation verticale (Stager *et al.*, 2009).

Dans certains cas, la diminution de teneur en oxygène de l'eau peut constituer un facteur limitant pour certaines espèces sténotopes² dont l'habitat se limite aux zones profondes (voir chapitre 13, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils diminué ? »).

3 Les conséquences sur la transparence des eaux

La transparence des eaux dépend de divers facteurs dont la densité du plancton et celle des particules sédimentaires. La densité du phytoplancton est souvent liée au degré de trophie³ du lac. Ainsi dans les lacs eutrophes, la transparence est faible en général en raison de l'abondance du phytoplancton.

Graham (1929) a été le premier à effectuer des mesures de transparence de l'eau au disque de Secchi⁴. Il a mesuré une transparence de l'eau de 7,5 m en moyenne dans les eaux libres, et de 2,2 m seulement près des côtes. La transparence est donc fonction de la profondeur dans les lacs peu profonds ou de la zone de rivage puisque près des côtes, la turbulence des eaux peut remettre le sédiment en suspension et provoquer une diminution de la transparence.

Ensuite, on ne possède pas d'autres mesures avant 1972. La forte diminution de la transparence observée dans les années 1980 (2 mètres au large et 1 mètre près des côtes, en moyenne) a été attribuée à l'eutrophisation *via* le développement du phytoplancton, et l'existence de blooms algaux. La transparence est restée faible jusqu'en 1995 environ, mais depuis il semble y avoir une amélioration dans les eaux libres, où la visibilité au disque de Secchi atteint 3,5-4,0 m. Ceci coïncide avec la réduction de la concentration en chlorophylle-a dans les eaux libres et une possible amélioration de la qualité des eaux. En revanche, la visibilité des eaux côtières reste faible (1,5 à 2,0 m) (Sitoki *et al.*, 2010). On notera que certaines valeurs observées dans les années 2000, ne sont pas très éloignées de celles de 1927.

À titre comparatif, dans le lac Tchad, au début des années 1970, la transparence mesurée au disque de Secchi variait en moyenne entre 0,10 et 0,50 mètre, valeurs largement plus faibles que celles observées dans le Victoria ! Dans le cas du Tchad, ce sont les particules minérales en suspension, et non l'eutrophisation, qui jouent un rôle prépondérant dans la transparence de l'eau (Lemoalle, 1973).

Comme nous le verrons, la diminution de transparence de l'eau peut constituer un facteur limitant pour certaines espèces chez lesquelles la reconnaissance de sexes se fait visuellement (voir chapitre 10, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »).

2. Désigne une espèce ou une entité taxinomique qui ne peut se développer que dans une gamme très restreinte de type d'habitat. Ici des espèces qui sont inféodées à une gamme de profondeur particulière. On dit également sténotopique.

3. La trophie définit l'état d'évolution d'une masse d'eau en fonction de sa concentration en matières nutritives. Un écosystème très pauvre est dit oligotrophe, un intermédiaire est dit mésotrophe et enfin un milieu très riche est dit eutrophe. Le stade ultime, hypereutrophe se traduit par la mort des macro-organismes qui y vivent.

4. Un disque Secchi est un dispositif permettant de mesurer la transparence d'une étendue d'eau. Il consiste en un disque d'une vingtaine de centimètres, noir et blanc (chaque quart alternativement). Le disque, lesté, est fixé au bout d'une corde. On le laisse descendre jusqu'à disparition, puis on note la longueur de la corde déroulée.

4 Les peuplements phytoplanctoniques : des diatomées aux cyanobactéries

Dans la plupart des lacs tempérés, le phosphore est considéré comme le facteur limitant de la production primaire. Jack Talling a suggéré, quant à lui, que l'azote constituait l'élément limitant dans le lac Victoria. Il basait son argumentation sur la très faible concentration des eaux en nitrates, alors que le phosphore était en quantités mesurables. De fait, le rapport nitrate sur phosphate est relativement bas, ce qui favorise les cyanobactéries filamenteuses.

Talling (1965) a réalisé une étude assez complète du phytoplancton entre 1950 et 1960. Ses travaux mettent en évidence une succession saisonnière des peuplements phytoplanctoniques, composés essentiellement de diatomées (*Melosira* maintenant appelée *Aulacoseira*, *Stephanodiscus* et *Nitzschia*), de petites cyanobactéries (*Anabaena*) et d'algues vertes. La biomasse reste alors relativement stable toute l'année, et les concentrations en chlorophylle de l'épilimnion varient entre 1,2 et 5,5 mg/m³. En 1974, les *Aulacoseira* dominaient encore les peuplements dans le golfe de Mwanza.

Par la suite, on observe d'importantes modifications des peuplements algaux dans les années 1980. Le système est alors dominé par des cyanobactéries fixant l'azote telles que *Cylindrospermopsis*, *Planktolyngbya* et *Anabaena*, ainsi que par des diatomées faiblement siliceuses telles que *Nitzschia* (Ochumba & Kibaara 1989 ; Lehman & Branstrator 1993 ; Kling *et al.* 2001).

En réalité, les communautés phytoplanctoniques ont commencé à changer dès les années 1920, comme l'ont montré des analyses de carottes sédimentaires (voir également le § 6, « Les données paléosédimentaires »). Les nouvelles associations de diatomées se sont établies dans les années 1970. La dominance actuelle des *Nitzschia* sur les *Aulacoseira* coïncide avec la forte diminution de la teneur en silice soluble réactive qui est, dans les années 1990, presque 10 fois plus faible que dans les années 1960 (tableau 3).

Tableau 3 - Comparaison historique entre les teneurs en nutriments et la production primaire du lac Victoria (source : Hecky *et al.*, 2010)

	1960-61		1990	
	Côte	Large	Côte	Large
Phosphore total (µmoles/l)	1,2	1,1	2,8	3,0
Silice (µM)	74	66	10	25
Chlorophylle- <i>a</i> (µg/l)	13	3	71	13,5
Productivité primaire (mg O ₂ /m ² /h)	11	7,4	22	14

Il est probable que la diminution de la silice soluble a joué un rôle dans la disparition des grandes diatomées. Ce déclin a également laissé des traces dans le sédiment où l'on observe un accroissement de la sédimentation de la silice biogénique. Ces changements coïncident également avec les hauts niveaux du lac.

Il est d'ailleurs fréquent de constater que l'eutrophisation des lacs est presque toujours accompagnée d'une diminution de la teneur en silice. Quoi qu'il en soit, la productivité primaire a sensiblement augmenté puisqu'elle est passée, en moyenne, de 7,4 en 1960 à 14 en 1990 (en g O₂/m²/heure), soit presque le double (Bootsma. & Hecky, 1993 ; Hecky *et al.*, 2010).

Des analyses détaillées des diatomées fossiles dans des carottages couvrant 10 000 ans de sédimentation, ont mis en évidence que les changements observés de nos jours dans la composition algale, se sont déjà produits épisodiquement dans le passé. La dominance, à certaines périodes, de diatomées fortement siliceuses est considérée comme caractéristique de lacs ayant une période bien marquée de mélange des eaux (Stager *et al.*, 1997). Ce qui semblerait indiquer une possible alternance dans le passé de cycles de vents forts et de mélange des eaux, et des périodes de relative stabilité. Néanmoins, les observations paléo-limnologiques montrent que les espèces algales sont restées sensiblement les mêmes depuis 12 400 ans, les changements observés ayant débuté il y a 80 ans seulement (Stager & Johnson 2000).

On a parfois suggéré que l'eutrophisation d'un lac pouvait être bénéfique pour les espèces de poissons capables de digérer les cyanobactéries (algues bleues), comme certains tilapias. Toutefois, ces algues bleues sont peu énergisantes, notamment pour le zooplancton échelon intermédiaire entre le phytoplancton et de nombreuses espèces de poissons. Pour certains (Jonna & Lehman, 2002), l'appauvrissement du nombre d'espèces de poissons phytoplanctonophages a favorisé le développement du phytoplancton et, en conséquence, celui de certaines populations de zooplancton herbivores, comme les Cladocères. Néanmoins, 85 % du zooplancton est constitué de Copépodes. Si comme cela semble s'avérer, les densités de zooplancton ont tendance à croître, il pourrait y avoir une influence positive sur l'extension des espèces de poissons zooplanctonophages. Mais tout ceci reste du domaine des hypothèses !

5 La production primaire : retour vers la normale ?

Les changements dans les communautés algales se sont d'abord accompagnés de taux plus élevés de photosynthèse et de fixation de l'azote. En effet, on a observé un doublement de la productivité du phytoplancton pélagique, et un accroissement de la biomasse de l'ordre de 4 à 5, lors du passage aux cyanobactéries fixatrices d'azote, accompagné d'une sursaturation en oxygène (Hecky 1993 ; Lung'Ayia *et al.* 2001).

Dans les années 1960, la concentration en chlorophylle, était de 3,0 à 4,6 µg/l au large ou dans les eaux côtières. Après les années 1980, les concentrations ont fortement augmenté, pour atteindre, à la fin des années 1990, des valeurs de 40 à 60 µg/l respectivement au large et dans les eaux côtières, avec des records pouvant approcher 650 µg/l. dans les baies fermées.

Lors des mesures réalisées dans les années 2000, les concentrations en chlorophylle-a des eaux de surface étaient du même ordre de grandeur en 2000-2001 et en 2005-2008 : 9,7 et 10,6 µg/l en moyenne respectivement. Cependant ces concentrations étaient plus élevées à proximité des côtes (11,9 et 15,3 µg/l respectivement en 2000-2001 et 2005-2008) qu'au large (7,5 et 5,8 µg/l respectivement) (Sitoki *et al.*, 2010). Les concentrations en chlorophylle-a ont donc sérieusement baissé, et sont désormais du niveau de celles observées dans les années 1960, notamment au large.

6 Les données paléosédimentaires

Les modifications observées durant les dernières décades, ont été confirmées par des données paléolimnologiques provenant de carottes sédimentaires prélevées en différents endroits du lac dans les années 1990. Leur analyse met en évidence que les modifications observées depuis les années 1960, ont débuté en réalité bien plus tôt : la communauté planctonique était déjà en cours de changement lorsque Jack Talling réalisa ses observations dans les années 1960. Dès les années 1920, on note en effet une augmentation des taux de sédimentation de l'azote et du carbone. La sédimentation du phosphore reste stationnaire dans la première moitié du XX^e siècle puis augmente à partir des années 1950 et s'accélère dans les années 1990. Dans les années 1960, les dépôts de silice biogénique commencent également à augmenter, et au cours des années 1970, il y a un accroissement important des dépôts de silice et du carbone issu de la production primaire. Ces observations sont à rapprocher de la diminution de la concentration en silice dissoute dans les eaux de surface à la même époque, et des changements dans la composition du phytoplancton.

Entre les années 1960 et 1980, le sédiment lacustre enregistre, en continu, un apport croissant en phosphore, des changements dans la communauté des diatomées, un accroissement de la productivité primaire, ainsi qu'une réduction de la teneur en oxygène dans l'hypolimnion⁵. La chronostratigraphie⁶ met donc en évidence que les changements majeurs, en ce qui concerne les conditions trophiques du lac, étaient déjà survenus avant que l'on n'observe une modification des communautés piscicoles. Néanmoins, l'accroissement de la productivité primaire a probablement contribué à stimuler la production halieutique comme en témoigne l'accroissement des captures à partir des années 1980.

Les carottes sédimentaires confirment aussi les changements observés dans les peuplements d'invertébrés benthiques. Le rapport entre l'abondance des chironomides *Procladius brevipetiolatus* et *Chironomus imicola*, qui ne supportent pas l'anoxie, et les chironomides qui la tolèrent, évolue rapidement vers les espèces tolérantes à partir des années 1960s (Hecky 1993 ; Hecky *et al.*, 2010 ; Vershuren *et al.* 2002).

5. L'hypolimnion est la couche d'eau la plus profonde d'un lac.

6. La chronostratigraphie est une branche de la stratigraphie (étude de la succession des différentes couches géologiques), dont l'objet est l'étude de l'âge des couches de sol en relation avec le temps.

7 Conséquences de l'eutrophisation sur les espèces

L'eutrophisation, et ses conséquences en matière d'oxygénation des eaux et de production végétale, ont eu également des répercussions sur la biologie d'un certain nombre d'espèces qui ont joué un rôle clé dans l'évolution du système écologique.

7.1 Conséquences de l'eutrophisation sur les haplochromines

Ce groupe de poissons fait l'objet d'un long développement dans le chapitre 10 (« Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »). Nous nous contentons donc de rappeler que l'eutrophisation du lac a joué un rôle sur la dynamique des *Haplochromis* via la diminution de la transparence des eaux du lac et l'augmentation de la zone anoxique ou pauvre en oxygène.

7.2 Conséquences de l'eutrophisation sur les *dagaa*⁷

Plusieurs auteurs attribuent la recrudescence des populations de *Rastrineobola argentea* (le *dagaa*) à la diminution des populations d'haplochromines en faisant état d'une corrélation négative dans l'abondance de ces deux taxons. Ils arguent du fait que les *dagaa* se sont multipliés depuis la disparition des *Haplochromis*, en raison d'une moindre concurrence alimentaire. Cette argumentation est un peu simpliste, et probablement partielle, car l'abondance des sardines est surtout en étroite relation avec l'eutrophisation du lac et l'accroissement de la biomasse phytoplanctonique qui supporte une importante production de zooplancton, base de la nourriture des *dagaa*. Comme ces petits cyprinidés sont pélagiques, la désoxygénation des couches intermédiaires et profondes ne les touche pas, contrairement à un certain nombre de petits cichlidés. Tout est donc réuni pour que les populations de *Rastrineobola* se développent. On notera que parmi les espèces d'haplochromines qui ont réapparu ces dernières années, la plupart sont zooplanctophages. La forte biomasse de sardine n'est donc pas uniquement due à la réduction de la concurrence avec les cichlidés zooplanctophages et c'est l'accroissement de la production primaire qui en est probablement à l'origine.

Le *dagaa* doit aussi son essor à sa flexibilité alimentaire. Bien que principalement zooplanctonophage il est, en effet, capable d'utiliser d'autres sources de nourriture, et de devenir beaucoup plus généraliste en se nourrissant de proies devenues plus abondantes en raison de la diminution de prédation par les haplochromines (Wanink, 1998). Ainsi, à partir des années 1980, *R. argentea* a élargi son régime alimentaire en consommant, en plus du zooplancton habituel, des crevettes (*Caridina nilotica*) et des larves de macro-invertébrés (chironomidés, chaoboridés...), proies énergiquement plus riches que le zooplancton (Wanink *et al.*, 2001). Depuis qu'elle occupe cette nouvelle niche alimentaire, on a pu constater que l'espèce a changé de morphologie. Ainsi, en moyenne, elle possède moins d'arcs branchiaux mais, à l'inverse, chacun d'eux possède plus de branchiospines et de filaments branchiaux qui permettent à

7. La sardine du lac (*Rastrineobola argentea*) est un petit cyprinidé dont le nom local varie selon les pays : *nsalali* (Tanzanie), *mukene* (Ouganda) et *omena* (Kenya). Le nom de *dagaa*, le plus généralisé dorénavant, est devenu populaire au début des années 1970, lorsque la pêche au lamparo a été introduite. Ce nom provient en fait de *ndagala* utilisé par les pêcheurs tanzaniens du lac Tanganyika pour désigner les clupéidés de ce lac qu'ils capturaient en les attirant également grâce à une source lumineuse (Wanink, 1998). Nous avons adopté ici le nom local dorénavant le plus employé.

l'espèce d'extraire plus facilement l'oxygène de l'eau. Cette faculté lui permet de mieux s'adapter aux nouvelles conditions lacustres. D'un autre côté, le plus faible nombre d'arcs branchiaux lui permet de filtrer des proies de taille plus importante comme les crevettes et les macro-invertébrés (Wanink & Witte, 2000).

7.3 Conséquences de l'eutrophisation sur les *Lates*

La croissance rapide et importante des populations de *Lates* dans les années 1980 reste en partie une énigme. Dans les autres régions d'Afrique où l'espèce est connue, il n'a jamais été observé un tel phénomène. Cette explosion démographique est-elle liée au processus d'eutrophisation ? C'est probable, mais on doit néanmoins rappeler que dans le lac Tchad qui était un lac eutrophe dans les années 1960, le *Lates* n'a pas manifesté de telles dispositions. Il en est de même dans le lac Albert lui aussi en voie d'eutrophisation ! Il doit donc y avoir eu une conjonction particulière de facteurs qui ont permis cette explosion démographique de la perche du Nil. On admet généralement que la capacité d'invasion d'une espèce est favorisée dans les milieux perturbés par les interventions humaines. Ce schéma correspond bien à ce que l'on observe dans cet écosystème très anthropisé.

Pour se développer, il faut en effet qu'une espèce trouve de quoi s'alimenter, puis qu'elle ait la possibilité de se reproduire et enfin que les jeunes survivent en nombre suffisant pour que la population se développe. Après les introductions, il a fallu attendre une bonne vingtaine d'années avant de constater le boom de la perche du Nil. Dans les années 1960, les cichlidés endémiques étaient très nombreux, et la nourriture n'était donc pas un facteur limitant pour le développement des *Lates*. On peut penser également que lorsqu'ils étaient nombreux, certains cichlidés carnassiers pouvaient s'alimenter d'œufs et de larves de perche du Nil, tandis que d'autres concurrençaient les juvéniles de *Lates* en se nourrissant de plancton, de larves d'insectes ou de crevettes.

Un scénario possible est que l'eutrophisation et la pêche ont fragilisé les populations de cichlidés pélagiques augmentant les chances de survie des œufs et des larves de *Lates* : diminution de la compétition alimentaire et moindre prédation sur les œufs et les juvéniles. C'est dans ce contexte que certains se sont posés la question : « Large Nile perch as a pioneer for juvenile Nile perch ⁸ ? » car les adultes favoriseraient leurs juvéniles en éliminant les compétiteurs potentiels de ces derniers.

On peut également penser que l'accroissement considérable de la biomasse de crevettes dans les années 1980 a fourni une manne abondante aux jeunes *Lates* qui s'en nourrissent. Quant aux *Lates* adultes, ils trouvent encore une abondante source de nourriture avec les crevettes adultes, les espèces de poissons qui subsistent et surtout en dévorant leurs propres juvéniles (Witte *et al.*, 2013). Le cannibalisme est en effet largement pratiqué chez les poissons carnivores et ne constitue pas une spécificité des *Lates*.

8. « La perche du Nil adulte est-elle pionnière pour ses juvéniles ? » (Dans le sens : les adultes favorisent-ils les juvéniles ? [Goudswaard *et al.*, 2008].)

7.4 Conséquences de l'eutrophisation sur les crevettes

La biomasse de crevettes (*Caridina nilotica*), initialement peu importante dans le lac, s'est accrue rapidement au point que ces crustacés sont désormais devenus un élément important dans les pêcheries engendrant une nouvelle économie. Pour expliquer cette explosion, le scénario actuel le plus vraisemblable ayant abouti à ce changement peut se résumer comme suit (Goudswaard *et al.*, 2006) :

- Avant l'introduction des *Lates* et le déclin des *Haplochromis*, certaines de ces espèces, principalement zooplanctonophages et détritivores, se nourrissaient de crevettes. Cette prédation qui concernait principalement les stades jeunes a pu constituer un facteur limitant l'abondance de *Caridina*.
- L'invasion de perches du Nil adultes et subadultes, au début des années 1980 entraîne une réduction des populations d'haplochromines.
- Il s'ensuit un relâchement de la prédation sur les crevettes juvéniles, provoquant un meilleur recrutement du crustacé et une augmentation du stock de *C. nilotica*.
- Simultanément, le lac entre dans une phase d'eutrophisation prononcée, avec un accroissement de la production de phytoplancton, qui n'est qu'en partie consommé. Le plancton non consommé, une fois mort, tombe sur le fond et devient alors une abondante source de nourriture pour les détritivores comme les crevettes, ce qui favorise également leur recrutement.
- À leur tour, les crevettes juvéniles deviennent une importante source de nourriture pour les jeunes perches du Nil, tandis que les *Caridina* adultes remplacent, en partie, les haplochromines dans le régime alimentaire des *Lates* adultes.

Comme pour les *dagaa*, l'abondance des crevettes est sous la double dépendance de la prédation, et de la production planctonique qui devient, sous forme détritique, la source alimentaire essentielle de ces crustacés. Les *Caridina* sont ainsi devenues l'espèce clé nécessaire au développement du *Lates*.

7.5 Conséquences de l'eutrophisation sur la jacinthe d'eau

Entre 1989 et 1997, la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*), originaire d'Amérique du Sud, s'est considérablement développée dans le lac. Son essor a probablement été favorisé par l'enrichissement du milieu en azote et phosphore. À son paroxysme, au milieu des années 1990, son expansion a été telle que la jacinthe est devenue un obstacle à la navigation et aux activités de pêche (figure 4).

On sait également que cette plante qui forme d'épais tapis flottants, empêche la pénétration de la lumière dans les plans d'eau. En outre, elle produit une grande quantité de biomasse végétale dont la décomposition consomme beaucoup d'oxygène. Globalement, la jacinthe participe donc à la réduction de la teneur en oxygène des eaux, réduisant ainsi les habitats disponibles pour les haplochromines. En revanche, elle semble fournir un habitat adéquat pour les dipneustes et les poissons-chats et certains auteurs ont estimé que la prolifération de la jacinthe d'eau avait permis un retour modeste de ces taxons (Goudswaard *et al.*, 2002).



FIGURE 4 – Il arrive parfois que la densité de jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) est telle que toutes les activités de pêche ou de navigation sont impossible (© IRD / C. Lévêque)

Après 1998, sous les effets conjugués de la lutte mécanique au succès contesté, de la lutte biologique (utilisation de coléoptères) et des variations du niveau de l'eau, l'extension de la jacinthe a été partiellement maîtrisée. En 2012 néanmoins, quelques pêcheurs aient constaté une recrudescence partielle de cette peste...

8 Conclusions

Beaucoup de travaux concluent que l'eutrophisation est la cause principale des changements observés dans le fonctionnement du système lacustre (cycles biogéochimiques, production planctonique) et la productivité halieutique (Hecky *et al.*, 2010). D'autres auteurs estiment cependant que les modifications des peuplements planctoniques peuvent également résulter de modifications dans les chaînes trophiques consécutives à l'introduction du *Lates*. Selon l'hypothèse des cascades trophiques, qui n'explique pas tout, la disparition des haplochromines herbivores dévorés par les *Lates*, a pu avoir comme effet de relâcher la prédation sur le phytoplancton et de permettre ainsi sa prolifération.

Malgré cela, comme on le verra dans le chapitre 16 (« Quelles perspectives pour l'anthroposystème Victoria? »), la situation du lac Victoria semble s'être améliorée dans plusieurs domaines par rapport aux années 1980 : la stratification est moins accentuée et les eaux mieux oxygénées (Sitoki *et al.*, 2010), la désoxygénation n'est plus permanente, les eaux superficielles ne sont plus sursaturées en oxygène et les concentrations en chlorophylle-*a* se situent actuellement dans la moyenne des lacs tropicaux (Huszar *et al.* 2006). Enfin, la transparence s'améliore.

Comment ces améliorations (relatives) des conditions écologiques peuvent elles s'expliquer, étant donné que les concentrations en éléments nutritifs n'ont pas diminué ? Difficile de répondre à cette question. On voit poindre une nouvelle fois l'explication *top-down* : la pêche intensive des perches du Nil aurait permis aux autres espèces de se reconstituer partiellement (Balirwa *et al.*, 2003) et par voie de conséquence au système de retrouver partiellement ses conditions antérieures. Mais tout cela reste spéculatif.

Références

- Balirwa J.S., Chapman C.A., Chapman L.J., Cowx I.G., Geheb K., Kaufman L., Lowe-McConnell R.H., Seehausen O., Wanink J.H., Welcomme R.L. & Witte F., 2003. Biodiversity and fishery sustainability in the Lake Victoria basin : an unexpected marriage? *BioScience*, 53,8 : 703-715.
- Bootsma H.A. & Hecky R.E., 1993. Conservation of the African Great Lakes : a limnological perspective. *Conservation Biology*, 7, 3 : 644-656.
- Bootsma H.A., Mwita J., Mwichande B., Hecky R.E., Kihedu J. & Mwambungu J., 1999. The atmospheric deposition of nutrients on Lake Malawi / Nyasa : 85-111. In Bootsma H.A. & Hecky R.E. (eds), *Water quality report*. Lake Malawi / Nyasa Biodiversity Project.
- Goudswaard K.P.C., Witte F. & Chapman L.J., 2002. Decline of the African lungfish (*Protopterus aethiopicus*) in Lake Victoria (East Africa). *African Journal of Ecology*, 40 : 42-52.
- Goudswaard K.P.C., Witte F. & Wanink J.H., 2006. The shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria (East Africa), before and after the Nile perch increase. *Hydrobiologia*, 563 : 31-44.
- Graham M., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928, and its appendices*. Crown Agents for the Colonies, London, 255 p.
- Hecky R.E., 1993. The eutrophication of Lake Victoria. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie*, 25 : 39-48.
- Hecky R.E., Bugenyi F.W.B., Ochumba P., Talling J.F., Mugidde R., Gophen M. & Kaufman L., 1994. Desoxygenation of the deep water of Lake Victoria, East Africa. *Limnology and Oceanography*, 39, 6 : 1476-1481.
- Hecky R.E., Mugidde R., Ramlal P.S., Talbot M.R. & Kling G.W., 2010. Multiple stressors cause rapid ecosystem change in Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 55, Suppl. 1 : 19-42.
- Huszar V.L.M., Caraco N.F., Roland F. & Cole J., 2006. Nutrient-chlorophyll relationships in tropical-subtropical lakes : Do temperate models fit? *Biogeochemistry* 79, 1-2 : 239- 250.
- Jonna R. & Lehman J.T., 2002. Invasion of Lake Victoria by the large bodied herbivorous cladoceran *Daphnia magna* : 321-333. In Odada E.O. & Olago D.O. (eds), *The East African African Great Lakes : Limnology, Palaeolimnology and Biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 586 p.
- Kayombo S. & Jorgensen S.E., 2005. Lake Victoria : experience and lessons learned brief. ILEC, Lake Basin Management Initiative : 431-446. http://iwlearn.net/iw-projects/1665/experience-notes-and-lessons-learned/lakevictoria_2005.pdf/view.
- Kling H.J., Mugidde R. & Hecky R.E., 2001. Recent changes in the phytoplankton community of lake Victoria in response to eutrophication : 47-65. In Munawar M. & Hecky R.E. (eds), *The great lakes of the world (GLOW) : food-web, health and integrity*. Backhuys, Leiden, The Netherlands, 471 p.
- Kolding J., van Zwieten P., Mkumbo O., Silsbe G. & Hecky R.E., 2008. Are the Lake Victoria fisheries threatened by exploitation or Eutrophication? Towards an ecosystem-based approach to management : 309-355. In Bianchi G. & Skjoldal H.R. (eds), *The ecosystem approach to fisheries*. Cabi, Wallingford, U.K., 384 p.
- Langenberg V.T., Nyamushahu, Roijackers R. & Koelmans A.A., 2003. External nutrient sources for Lake Tanganyika. *Journal of Great Lakes Research*, 29, Suppl. 2 : 169-180.
- Lehman J.T. & Branstrator, 1993. Effects of nutrients and grazing on the phytoplankton of lake Victoria. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie*, 25 : 850-855.
- Lemoalle J., 1973. L'énergie lumineuse et l'activité photosynthétique du phytoplancton dans le lac Tchad. *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie*, 7, 2 : 95-116.
- Lung'Ayia H.B.O., M'Harzi A., Tackx M., Gichuki J. & Symoens J.-J., 2000. Phytoplankton community structure and environment in the Kenyan waters of Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 43 : 529-543.
- Ochumba P.B.O. & Kibaara D.I., 1989. Observations on blue-green algal blooms in the open waters of Lake Victoria, Kenya. *African Journal of Ecology*, 27,1 : 23-34.
- Scheren P.A.G.M., Zanting H.A. & Lemmens A.M.C., 2000. Estimation of water pollution sources in Lake Victoria, East Africa : Application and elaboration of the rapid assessment methodology. *Journal of Environmental Management*, 58 : 235-248.

- Sitoki L., Gichuki J., Ezekiel C., Wanda F., Mkumbo O.C. & Marshal B.E., 2010. The environment of Lake Victoria (East Africa) : current status and historical changes. *International Review of Hydrobiology*, 95, 3 : 209-223.
- Stager J.C., Cumming B.F. & Meeker L., 1997. A high-resolution 11,400-yr diatom record from Lake Victoria, East Africa. *Quaternary Research*, 47, 1 : 81-89.
- Stager J.C. & Johnson T.C., 2000. A 12,400 ^{14}C yr offshore diatom record from east central Lake Victoria, East Africa. *Journal of Paleolimnology*, 23 : 373-383.
- Stager J.C., Hecky R. E., Grzesik D., Cumming B.F. & Kling H., 2009. Diatom evidence for the timing and causes of eutrophication in Lake Victoria, East Africa. *Hydrobiologia* 636 : 463-478.
- Talling J.F., 1965. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 50, 1 : 1-32.
- Talling J.F., 1966. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Internationale Revue der Gesamten HydroBiologie und Hydrogeographie*, 51, 4 : 545-621.
- Tamatamah R.A., Hecky R.E. & Duthie H.C., 2005. The atmospheric deposition of phosphorus in Lake Victoria (East Africa). *Biogeochemistry*, 73 : 325-344.
- Wanink J.H., 1998. *The pelagic cyprinid Rastrineobola argentea as a crucial link in the disrupted ecosystem of Lake Victoria. Dwarfs and giants – African adventures*. Ph.D. thesis, University of Leiden, The Netherlands, 288 p.
- Wanink J.H. & Witte F., 2000. Rapid morphological changes following niche shift in the zooplanktivorous cyprinid *Rastrineobola argentea* from Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 50, 3 : 365-372.
- Wanink J.H., Kashindye J.J., Goudswaard K.P.C. & Witte F., 2001. Dwelling at the oxycline : does increased stratification provide a predation refugium for the Lake Victoria sardine *Rastrineobola argentea* ? *Freshwater Biology*, 46 : 75-85.
- Witte, F., Kische-Machumu M.A., Mkumbo O.C., Wanink J.H., Goudswaard K.P.C., Van Rijssel J.C. & van Oijen M.J.P., 2013. The fish fauna of Lake Victoria during a century of human induced perturbations : 49-66. In Snoeks J. & Getahun A. (eds), *Proceedings of the fourth international conference on African fish and fisheries. Addis Ababa, Ethiopia, 22-26 September 2008*. Zoological Documentation Online Series, Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium, 76 p. http://www.africamuseum.be/museum/research/publications/rmca/online/conference2008-addisababa_africanfish.pdf.

Chapitre 9

Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi ont-elles proliféré ?

En Afrique, les gestionnaires des pêches ont couramment pratiqué l'introduction d'espèces de poissons non indigènes. Dès les années 1890, les administrateurs coloniaux, pour se divertir, introduisent des truites, voire des black-bass, dans des dizaines de rivières kényanes ou sud-africaines. C'est dans ce contexte que, en 1953, l'EAFRO¹ (voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria ») ne fit guère d'objection concernant l'introduction de tilapias allochtones pour pallier la dramatique baisse de production des espèces natives de tilapias. En 1960, soit quelques années plus tard, cette fois-ci contre l'avis de tous les scientifiques, et notamment de l'EAFRO, on introduisit également la perche du Nil dont la prolifération sera à l'origine de beaucoup de critiques et de la controverse que l'on connaît.

★

Dans la première moitié du XX^e siècle, la forte croissance démographique de la population humaine associée à la modernisation des techniques de pêche a progressivement, mais sérieusement, réduit les populations d'espèces exploitées, dipneustes, poissons-chats et surtout tilapias. La situation s'est dégradée à un tel point que, au début des années 1950, les autorités ont commencé à s'inquiéter devant la pénurie constatée (voir chapitre 13, « La pêche : une activité de prédation opportuniste. Évolution des captures depuis un siècle... »). Pour remédier à cela, dans le contexte de l'époque, une des solutions envisageables était d'introduire de nouvelles espèces susceptibles de s'acclimater et de venir pallier les stocks des espèces autochtones en régression.

1 Introduction des cichlidés

L'introduction des filets maillants au début du XX^e siècle a certes contribué au développement des pêcheries de l'espèce autochtone comme *O. esculentus*, mais leur

1. EAFRO pour *East African Fisheries Research Organisation*. Cette appellation sera maintenue jusqu'en 1959 avant de devenir l'EAFPRO (*East African Freshwater Fisheries Research Organisation*) à partir de 1960.

grande efficacité et leur utilisation excessive ont conduit à surexploiter les stocks. En 1953, pour pallier cet effondrement, et sous la pression des autorités locales, on déversa dans le lac quatre espèces de tilapias inconnus jusqu'alors du lac Victoria : *Oreochromis leucostictus* (originaire du lac Albert), *O. niloticus* (probablement originaire du lac Albert), *Coptodon rendalli* (origine inconnue) et *C. zillii* (probablement originaire du lac Albert) (figure 1). On estimait en effet que, dans les régions tropicales, les écosystèmes pouvaient accueillir beaucoup plus d'espèces qu'il n'y en avait à l'origine, notamment s'il s'agissait d'herbivores ou de consommateurs primaires.



FIGURE 1 – Les quatre espèces de cichlidés introduites dans le lac Victoria en 1953. De haut en bas et de gauche à droite : *Oreochromis leucostictus* (© Elis), *Oreochromis niloticus* (© Sahat Ratmuangkhan), *Coptodon rendalli* (© L. de Vos), *Coptodon zillii* (© L. de Vos)

Dès cette époque, plusieurs scientifiques s'élevèrent contre ces introductions, dont l'incontestée spécialiste des tilapias, Ethelwynn Trewavas, qui laissa entendre qu'il s'agissait d'une simple mode créée par des inconscients. L'avenir lui donnera raison, mais le phénomène était devenu irréversible.

En effet ces espèces qui étaient essentiellement destinées à soutenir les stocks en déclin des deux espèces autochtones, le *ngege* (*O. esculentus*) et le *mbiru* (*O. variabilis*), devinrent rapidement des concurrentes. *O. niloticus* en particulier se mit à proliférer au point de les supplanter totalement et de devenir, au début des années 1990, le cichlidé largement prédominant dans les captures (voir chapitre 13, « La pêche : une activité de prédation opportuniste. Évolution des captures depuis un siècle... »). À l'heure actuelle, on estime que dans le lac proprement dit, les deux espèces natives ont pratiquement disparu.

L'établissement des espèces introduites semble avoir été favorisé au début des années 1960, par un niveau du lac exceptionnellement haut ce qui a peut-être facilité la

reproduction du tilapia du Nil en augmentant les surfaces pouvant servir de lieu de ponte. Il en serait de même pour le remplacement d'*O. variabilis* par *C. zillii* (Lowe-McConnell, 2006). Mais, *O. niloticus* est bien connu également pour ses facultés d'adaptation, car il est capable d'exploiter un large spectre de nourriture et il est plus éclectique dans le choix de ses sites de pontes. Contrairement au *ngege*, strictement phytophage, il peut aussi se nourrir de zooplancton ou d'insectes. De plus, le tilapia du Nil pond plus d'œufs et les femelles, plus grosses, sont capables de produire un plus grand nombre de juvéniles. Lowe-McConnell (2006) estime également que *O. niloticus* tire avantage, par rapport aux *ngege*, de sa très longue cohabitation avec la perche du Nil dans le lac Albert, dès lors que cette dernière a été introduite dans le lac Victoria. Ainsi, habitué depuis des millénaires au prédateur, il aurait mieux su s'en protéger que les tilapias indigènes non accoutumés à ce prédateur. C'est ce que l'on a appelé l'« effet Frankenstein » : des proies confiantes ou inexpérimentées se retrouvent face à des prédateurs sans avoir le temps, par coévolution, de développer des comportements d'évitement.

Mais les introductions de cichlidés au début des années 1950, n'ont été que le prélude à un événement beaucoup plus controversé et dont les conséquences furent certainement beaucoup plus importantes tant pour l'écosystème que pour les populations riveraines. En effet, les autorités ougandaises, contre l'avis des scientifiques, décidèrent de soutenir les pêches en introduisant quelques spécimens de *Lates niloticus*.

2 Introduction de *Lates niloticus* : les premières discussions

La question de l'introduction d'un gros prédateur n'est pas récente car, dès 1929, M. Graham écrivait déjà :

« Il m'a fréquemment été suggéré que la faune de poissons du lac Victoria serait améliorée s'il existait certaines espèces du lac Albert comme la perche du Nil (*Lates*) ou le poisson tigre (*Hydrocynus*). Compte tenu de la grande réussite de certaines opérations de la Direction des Pêches consistant à échanger à l'intérieur du Kenya des espèces de poissons d'un bassin à l'autre, je pense qu'il s'agit d'une idée qui peut être prise en compte. Toutefois, à l'heure actuelle, je recommande qu'une telle initiative ne soit pas mise en œuvre. En effet, la pêche du *ngege* dans le lac Victoria est une activité importante qui permet de nourrir les populations avec un poisson de qualité. L'introduction d'un gros prédateur venu d'ailleurs pourrait mettre en danger cette activité. Il convient donc de réaliser au préalable des recherches approfondies sur l'impact possible que pourrait entraîner une telle opération. » (Graham, 1929 p. 22).

À la même époque, B. Worthington est encore plus prudent puisque, à propos de l'introduction de la perche du Nil, il martèle sans ambiguïté : « Aucun projet ne devra être mis en œuvre sans que des recherches approfondies soient effectuées pour évaluer les effets de cette introduction ».

Du côté des autorités nationales, quelques avis vont également dans ce sens et Hugh Copley, Directeur des Pêches au Kenya écrit en 1940 :

« La question de l'introduction d'un poisson prédateur dans le lac Victoria est d'abord un problème international [note du rédacteur : trois pays sont concernés : Kenya, Ouganda et Tanzanie] qui doit faire l'objet d'enquêtes et de recherche approfondies. Dans ce sens, l'introduction du black-bass américain dans le lac Naivasha [note du rédacteur : système fermé sans relation avec d'autres bassins] a toujours été un souci pour moi car il est toujours possible qu'une personne irresponsable prenne cette espèce pour la transférer dans un barrage où il existe un exutoire et qu'un jour ou l'autre, cette espèce colonise le lac Victoria » (Copley H., 1940, « Letter to Kenya game warden, 10 May 1940 », lettre citée dans Pringle, 2005).

Cette note de service met en exergue les problèmes auxquels les gestionnaires sont confrontés à cette époque. Le lac est partagé entre trois États et la gestion des pêches dépend de plusieurs organisations, pas toujours coordonnées entre elles, et qui ne font aucun travail de recherche. En outre, la surveillance des nombreux cours d'eau et marécages qui bordent le lac et d'un littoral de 3 500 km afin d'empêcher toute introduction est une charge difficile.

Mais, après la seconde guerre mondiale et les conséquences économiques qui s'en sont suivies, la *priorité* devient un peu partout d'assurer la subsistance alimentaire. En 1948, on demande à Robert Beauchamp (alors directeur de l'EAFRO) d'orienter les études de son laboratoire pour évaluer les possibilités de créer une industrie, basée sur le lac, pour « faire de la farine de poisson afin de compléter la ration de protéines animales qui est insuffisante ». Mais ce genre de recherches « appliquées » n'intéresse ni R. Beauchamp, ni les scientifiques qui l'entourent. Les administrateurs, qu'ils soient britanniques ou africains, se posent alors la question de continuer à financer ces chercheurs qui ne se préoccupent pas des impératifs économiques et politiques qu'on leur demande de prendre en compte.

Les scientifiques de l'EAFRO étaient alors dans une position particulièrement défavorable lorsque l'idée de l'introduction de la perche du Nil resurgit dans les années 1950. C'est l'UGFD (Uganda Game and Fisheries Department)², qui est à l'initiative de cette proposition soutenue par deux responsables de l'UGFD. Le premier, Bruce Kinloch, chef garde-chasse, est chasseur de gros gibier et amateur de pêche sportive. Il milite donc pour l'introduction de la perche du Nil qu'il considère comme un « poisson sportif au goût très fin ». Le second, Don Rhodes, chef du précédent, estime de son côté que « tout peut être justifié qui participe, en théorie, à l'amélioration du sort commun de l'homme » (cité dans Jackson, 2000). Cette velléité de l'UGFD fut longtemps freinée par plusieurs personnes influentes et conservatrices de l'EAFRO, opposées à toute introduction de la perche du Nil.

2. L'UGFD est un peu l'équivalent ougandais de ce qu'a été en France, avant 1964, l'Administration des Eaux et Forêts.

3 Qui est *Lates niloticus* ?

La perche du Nil (*Lates niloticus*), traduction littérale de l'anglais Nile perch, encore appelée « capitaine³ » en Afrique de l'Ouest, appartient à la famille des Latidae.



FIGURE 2 – Répartition naturelle de *Lates niloticus* (carte redessinée d'après Paugy *et al.*, 2013)

Ce poisson existe naturellement dans tous les bassins de la zone nilo-soudanienne, y compris dans les lacs Albert et Turkana (figure 2), proches du lac Victoria, d'où proviennent les spécimens introduits dans ce dernier. C'est le plus gros poisson d'eau douce d'Afrique puisque les plus gros spécimens peuvent mesurer près de 2 mètres et peser plus de 150 kg⁴. Il s'agit là de valeurs extrêmes, mais des poissons avoisinant 50 kg demeurent assez fréquents. C'est un carnivore vorace qui avale entières toutes les proies qui passent à sa portée. En effet, Cette espèce possède une grande bouche largement fendue dont la dentition, peu développée, se compose de plusieurs lignes de petites dents qui ne lui servent pas à déchirer ou découper ses proies, mais simplement à les retenir avant de les avaler la tête la première. Enfin, l'œil, de grande taille, possède une large pupille translucide jaunâtre très particulière qui diffère singulièrement de ce que l'on observe chez les autres espèces de poissons (figure 3).

3. À ne pas confondre avec l'espèce marine *Polydactylus quadrifilis* (Perciformes, Polynemidae), appelée elle aussi « capitaine », notamment au Sénégal et au Togo.

4. Très récemment (novembre 2011), on nous a rapporté qu'un spécimen de 148 kg avait été pêché dans la région d'Entebbe. Nous n'avons pas vu de spécimens d'une telle taille, mais il semble que les individus dépassant 100 kg ne sont pas rares, même si de telles captures deviennent de plus en plus exceptionnelles.



FIGURE 3 – *Lates niloticus* (© Aquarium tropical de la Porte-Dorée / F. Busson)

En Afrique, on dénombre actuellement cinq espèces de *Lates*. Quatre d'entre elles sont endémiques du lac Tanganyika, (dont *L. angustifrons*, qui peut atteindre 80 kg), où elles cohabitent avec les petits Cichlidés endémiques sans entraîner leur extinction. La cinquième, *L. niloticus*, possède une vaste répartition nilo-soudanienne (figure 2).

On a parfois supposé qu'il existait dans les lacs Albert et Turkana deux espèces proches mais légèrement différentes de *L. niloticus*. Elles furent respectivement décrites, en 1929 puis en 1932, sous les noms de *L. macrophthalmus* (lac Albert) et *L. longispinnis* (lac Turkana)⁵. Considérées parfois comme des sous-espèces, ces deux formes s'avèrent en fait être de simples variétés géographiques de *L. niloticus*, comme l'ont montré de récentes études génétiques (Hauser *et al.*, 1998) (voir également l'encadré « Parole de chercheur : Jean-François Agnèse, généticien des populations de poissons »).

La perche du Nil adulte est avant tout un piscivore. Mais, les jeunes spécimens ont une nourriture plus diversifiée et s'alimentent volontiers de proies plus petites, comme les crevettes, les mollusques aquatiques, voire même des insectes (larves et adultes). À partir d'environ 40 cm, les *Lates* deviennent strictement ichtyophages et la taille des poissons ingérés n'excède pas en général 25 % de la longueur du prédateur (Moreau, 1982). Les *Lates* ne sont pas d'excellents nageurs. Ils préfèrent guetter leurs proies et attaquer les bancs qui passent à proximité plutôt que se disperser sur une grande variété d'individus isolés.

Lates niloticus a une fécondité assez élevée. On estime que chaque femelle mature libère environ 100 000 œufs/kg de petite taille (moins d'un millimètre de diamètre) qui sont abandonnés sans surveillance, et qui subissent, à terme, une mortalité importante. Il fait donc partie des espèces qui compensent, par leur grande fécondité, une faible chance de survie de la descendance⁶.

5. En anglais ces espèces ont été respectivement appelées : *Albert lates* et *Rudolf lates* (lac Rudolf était le nom initial de lac Turkana qui a été renommé ainsi en 1975).

6. Une théorie écologique explique que la stratégie de reproduction des espèces est reliée aux fluctuations de l'environnement. Il se dégage ainsi deux stratégies typiques : la **stratégie *r*** (celle de la perche du Nil par exemple), basée sur la production d'un grand nombre de jeunes, le plus tôt possible, et une mortalité très élevée ; la **stratégie *K***, basée sur une durée de vie plus longue, une fécondité faible et un taux de survie élevé. Dans la description mathématique des deux stratégies, ***r*** correspond au taux de croissance de la population et ***K*** est la valeur limite de la population.

Les individus de plus d'un mètre de long sont presque exclusivement des femelles ce qui a conduit plusieurs auteurs à estimer que la perche du Nil est peut-être protandre, c'est-à-dire que les individus mâles deviennent femelles lorsqu'ils vieillissent. La longévité de *L. niloticus* est estimée à une vingtaine d'années.

Parole de chercheur : Jean-François Agnèse, généticien des populations de poissons

Lates niloticus, une espèce multiforme

Malgré leurs grandes importances économique et écologique, les populations de *Lates* d'Afrique ont encore un statut taxinomique incertain. *L. niloticus* est naturellement présent dans le Nil. Dans le lac Albert deux espèces ont été décrites, *L. albertianus* Worthington, 1929 près des côtes ou en surface et *L. macrophthalmus* Worthington 1929 en profondeur. Dans le lac Turkana, deux autres espèces ont été également reconnues, *L. rudolfianus* Worthington, 1932 en surface et *L. longispinis* Worthington, 1932 en profondeur. Les espèces de profondeur semblent, dans les deux cas, se caractériser par un pédoncule caudal plus épais, un maxillaire, des yeux et des épines dorsales plus grands que chez les espèces pélagiques.

Mais, toutes les valeurs observées pour ces caractères sont largement chevauchantes et ne constituent pas un réel critère de discrimination et de diagnose. En 1991, Harrison entreprend alors de réaliser une étude complète sur un grand nombre de spécimens des lacs et du Nil. Il conclut qu'il n'est pas possible de tirer des conclusions taxinomiques définitives sur la base des seuls caractères morphométriques. En 1998, Hauser *et al.* réalisent la première étude génétique sur des populations de *Lates* des lacs Victoria, Albert et Turkana. Les résultats laissent à penser qu'il n'existe qu'une seule espèce, provenant majoritairement du lac Albert, parmi tous les échantillons étudiés.

Nos propres observations, reposant sur l'étude de l'ADN mitochondrial et des microsatellites, portent sur plus d'une centaine d'individus. Les premiers résultats semblent confirmer qu'il n'existe qu'une seule espèce dans les eaux du Nil et des grands lacs (Albert, Turkana et Victoria).

L'ensemble de ces considérations suggère qu'il n'existe qu'une seule espèce, *L. niloticus* dont la morphologie est assez plastique selon que les individus vivent en rivière, à la surface des lacs ou en profondeur. La dissemblance morphologique pourrait être acquise très tôt au cours du développement des alevins, selon qu'ils grandissent en surface ou en profondeur.

4 Introductions de *Lates niloticus* : les premiers essais

Au début des années 1950, aucun *Lates* n'avait été introduit officiellement dans le lac Victoria proprement dit, malgré le souhait de l'UGFD. Cependant, il avait été introduit dans le lac Kyoga, et les chercheurs de l'EAFRO suggérèrent, en toute logique, d'attendre les résultats de cette « expérience » en cours. En 1960, Geoffrey Fryer écrivait dans le Journal d'agriculture d'Afrique orientale que « l'introduction de la perche du Nil dans le lac Victoria, telle que proposée par certains, repose sur la méconnaissance évidente de certains concepts fondamentaux de biologie ». Et de rajouter que celle-ci pourrait compromettre la survie des espèces de poissons endémiques et mettre en péril l'avenir des pêcheries industrielles du lac. Mais les fonctionnaires de l'UGFD s'impatientent...

Après la construction du barrage des chutes Owen (désormais chutes Nalubaale) en 1954, les autorités ougandaises ont considéré que, désormais, le lac Victoria était totalement isolé du Nil et qu'en conséquence, il n'y avait aucun risque que des espèces déversées en aval du barrage puissent atteindre le lac. Au cours de cette année 1954, les gardes-pêche locaux reçurent l'ordre de déverser quelques spécimens de perches du Nil en amont des chutes Murchison qui, rappelons-le, créent une barrière entre le haut Nil (Nil Victoria) et le lac Albert (figure 4). Puis, en 1955, les choses s'accélérent et Pringle (2005) rapporte que l'agent de l'UGFD, John Stoneman, transféra, depuis le lac Albert, 47 individus juste en aval du barrage des chutes Owen et 100 autres spécimens à Port Masindi, au débouché du lac Kyoga (figure 4).

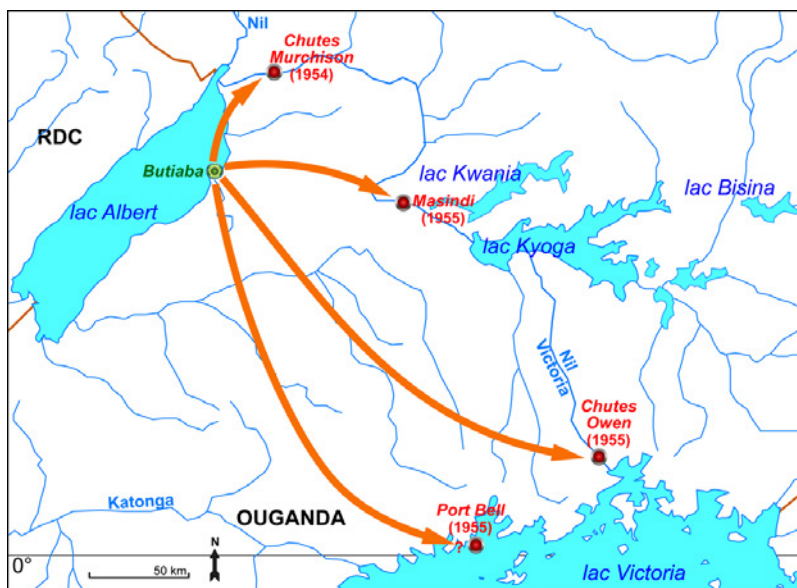


FIGURE 4 – Premières introductions de la perche du Nil (*Lates niloticus*) originaire de Butiaba sur le lac Albert. La première introduction de quelques spécimens a eu lieu en 1954, juste en amont des chutes Murchison, puis en 1955, 47 spécimens ont été introduits en aval des chutes Owen (actuellement Nalubaale) sur le Nil Victoria et 100 exemplaires dans le lac Kyoga vers Masindi. Un déversement pratiqué à Port Bell, directement dans le lac Victoria a été évoqué, mais jamais vérifié

Face à la position inflexible des chercheurs de l'EAFRO, l'UGFD change de tactique et trouve alors de nouveaux arguments :

- On commence par déclarer, en se basant sur des travaux de Greenwood (1951) que dans un passé lointain, au cours du Miocène (entre -23 et -5,3 Ma), avait existé, dans la région du lac Victoria, un congénère, aujourd'hui disparu, de la perche du Nil⁷.
- On argumente également que, même si l'introduction du *Lates* pouvait effectivement affecter certaines espèces locales, l'impact se ferait essentiellement sentir sur les espèces de peu d'importance commerciale (c'est-à-dire les haplochromines) et qu'à l'inverse l'impact serait minimal sur les communautés de tilapias.
- On fait, enfin, référence à quelques vagues rapports qui mentionnent que la perche du Nil aurait déjà été signalée dans le lac près du port de Kampala (un déversement y aurait déjà été pratiqué en 1955).

Malgré ces arguments, l'EAFRO continue de mener une résistance farouche. G. Fryer en appelle au « bon sens ». Il écrit : « Les raisonnements théoriques et l'expérience pratique suggèrent résolument qu'une telle introduction n'est non seulement pas souhaitable mais qu'elle mettrait en péril la pêche commerciale existante. » Mais, rien n'y fait et l'UGFD continue de soutenir que le prédateur se nourrira essentiellement de ces « indésirables haplochromines [*sic*] » que les populations considèrent d'ailleurs généralement comme des « poissons poubelle » (« trash fish » dans le texte original). (Voir encadré « Ce sont les fonctionnaires de l'UGFD qui ont introduit la perche du Nil »).

Ce sont les fonctionnaires de l'UGFD qui ont introduit la perche du Nil

Les témoignages évoqués ici sont issus des souvenirs de Peter B.N. Jackson (2000), qui fut, entre autres, directeur de l'EAFRO de 1963 à 1965.

Il y a souvent eu des controverses entre les chercheurs de l'EAFRO et les fonctionnaires de l'UGFD, chacun n'ayant pas les mêmes objectifs. Le paroxysme de la brouille s'est certainement produit en 1959 et parmi les points de discorde, celui concernant l'introduction de poissons exotiques a certainement entraîné la plus violente controverse. Les instigateurs et les partisans inconditionnels de l'acclimatation de nouvelles espèces étaient Don Rhodes, directeur en chef des pêches et patron de Bruce Kinloch, directeur de l'UGFD de 1949 à 1960.

Kinloch avait, au cours de sa carrière, joué un rôle fondamental lors de la création des réserves de faune sauvage en Ouganda. C'est grâce à lui que ce pays compte

7. Des fossiles de *Lates* et de *Polypterus* ont bien été trouvés dans des couches datant du Miocène dans la région de Rusinga (golfe Winam). À cette époque existait le lac Karunga qui s'est asséché au milieu du Miocène. Ni les polyptères ni la perche du Nil n'ont, ensuite, colonisé le lac Victoria lorsque les conditions d'humidité permirent la formation du nouveau lac Victoria.

de magnifiques parcs nationaux qui eurent beaucoup de succès après le chaos des années 1970 (les années post Amin Dada qui a dirigé l'Ouganda de 1971 à 1979) et qui suscitèrent alors un afflux touristique important.

Mais si Kinloch pouvait être considéré comme une référence, voire un sage, en matière de préservation de la faune de mammifères, il avait beaucoup moins de scrupules en ce qui concerne la richesse que représentent les poissons. Ainsi, la perche du Nil était simplement un trophée de pêche si l'on se réfère aux nombreuses pages qu'il a consacré aux techniques et engins de pêche et sur le fait que, selon lui, il manquait des poissons de grande taille dans la région du lac Victoria. Dans un livre qu'il publie en 1972 (l'édition que nous donnons date de 1988), il admet que l'idée d'introduire *Lates niloticus* dans le haut Nil est « son plan », mais que cette « expérience » (c'est le terme qu'il emploie) ne peut être tentée avant que le barrage des Chutes Owen ne soit construit afin d'éviter toute contamination vers le lac Victoria situé en amont. En 1954, lorsque le barrage fut construit, Kinloch introduisit lui-même des perches du Nil en amont des Chutes Murchison. Ces deux introductions étaient, selon les agents de l'EAFRO, en total contradiction avec les principes que se fixaient les experts de l'UGFD en matière de conservation des espèces terrestres. Pour montrer son indignation, Jackson, dans une métaphore, estime que le *Lates* peut être comparé à un dinosaure (il parle de Tyrannosaure, pour bien montrer que les proies potentielles n'ont jamais été confrontées au nouveau prédateur) qui serait capable de dévorer tous les éléphants, rhinocéros et antilopes se trouvant sur son chemin et donc de les faire disparaître à plus ou moins long terme. Ce scénario de science-fiction donne, selon lui, une idée approximative de ce qui s'est passé dans le lac Kyoga après l'introduction des deux espèces nilotiques.

Il n'y avait pas à discuter avec Kinloch qui estimait que la perche du Nil apportait une plus-value touristique (pêche sportive) et commerciale (pêche artisanale) à la région. Certes, bien qu'il les considère comme des « poissons poubelle », il reconnaissait que les *Haplochromis* avaient un éventuel intérêt zoologique, mais qu'ils n'avaient aucune valeur commerciale. Ces arguments parurent suffisants et, en définitive, aucune autorité locale ne s'opposa à l'introduction du *Lates* dans le Haut Nil.

Nous sommes alors en octobre 1961, quand intervient un coup de tonnerre. Un *Lates* vient d'être capturé à Mwanza, en Tanzanie, soit à l'extrémité la plus méridionale du lac Victoria. Les choses évoluent alors rapidement. En 1962, un agent du Département des Pêches d'Ouganda⁸ déclare sans que personne ne le contredise : « Compte tenu qu'il est désormais prouvé que la perche du Nil est capable de se reproduire dans le lac Victoria et qu'elle s'y répand rapidement, je souhaite que l'on lâche plus de spécimens de cette espèce à Port Bell, Kaazi et Entebbe, pour satisfaire, à long terme, les demandes croissantes des pêches sportives et commerciales ».

8. Il s'agit d'un certain Don Rhodes de l'UGFD (cité par Pringle, 2005).

Il n'y a ni certitude ni preuve qui atteste que l'UGFD ait directement introduit la perche dans le lac, d'autant que le personnel nie toute intervention. Toutefois, on possède le témoignage de techniciens qui ont travaillé au début des années 1950 à l'UGFD, dont la lettre envoyée par un certain John Ofulla Amaras au journal *East African Standard* (25 février 1978) : « Veuillez noter que, selon les ordres de Mr. Alec Anderson officier en chef, des perches du Nil du lac Albert [...] ont été déversées dans les lacs Victoria et Kyoga en août 1954 [...] par moi-même, assisté de plusieurs assistants gardes-pêche, parmi lesquels, Augustino Kyomya, Benwa Magadu, Peter Karakaba et d'autres. » Pringle a rencontré l'auteur de cette lettre en 2003 qui lui a confirmé que de multiples introductions avaient été faites à Port Bell et Entebbe à différentes reprises en 1954. Contacté par Pringle, Peter Karakaba (un des assistants nommé par J.O. Amaras) confirme que des perches du Nil ont bien été introduites à plusieurs reprises directement dans le lac mais, selon lui, en 1955 et non en 1954. Ancien officier de l'UGFD John Stoneman (voir *supra*), dans un entretien avec Pringle, se souvient que J.O. Amaras a effectivement participé aux opérations de déversement, ce qui signifie que des introductions de *Lates* ont bien eu lieu, directement dans le lac, en 1954 ou 1955. Mais évidemment aucune trace écrite des autorités de l'UGFD ne permet d'étayer ces témoignages oraux.

5 Les introductions officielles de *Lates niloticus* se multiplient

Les différents rapports annuels de l'EAFRO relatent fidèlement l'évolution annuelle des captures, d'autant que dans les premières années de l'enquête, une récompense était donnée aux pêcheurs rapportant des spécimens de cette espèce, s'ils précisaient le lieu où ils les avaient pêchés.

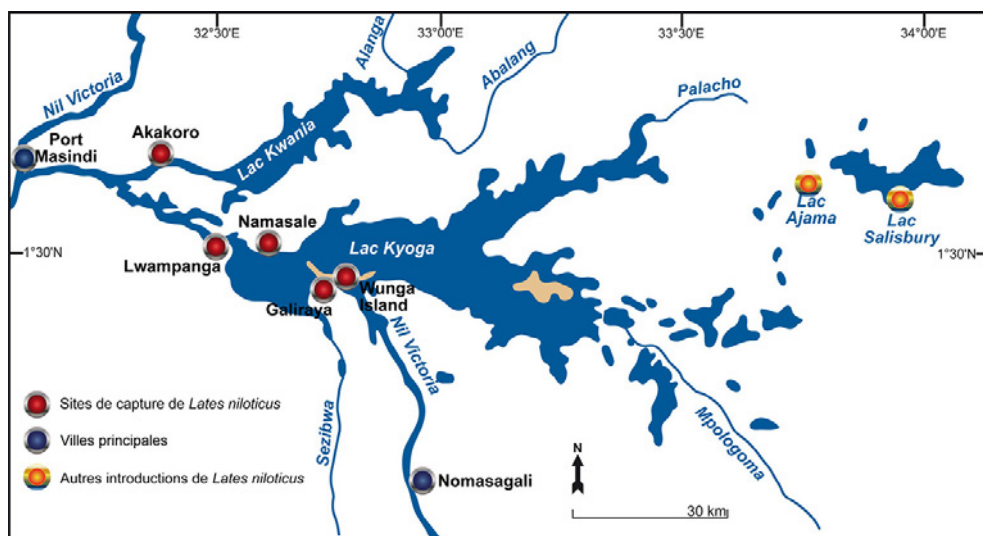


FIGURE 5 – Points de débarquement où les *Lates* ont été capturés après que l'UGFD ait introduit environ 300 spécimens dans le lac Kyoga, en juillet 1956

En 1960, huit poissons, pêchés au large de Jinja, ont été disséqués. Parmi ceux-ci, quatre avaient un estomac plein et tous avaient consommé des haplochromines, quelques-uns de jeunes *Clarias*. Selon E.L. Hamblyn qui avait été chargé d'étudier la biologie du *Lates*, il ne fait aucun doute que les poissons étudiés proviennent de l'empoisonnement qui a été effectué à partir de 1955, dans le lac Kyoga.

Dans le lac Kyoga, Hamblyn (1960) a suivi régulièrement l'évolution des captures de *Lates* après les introductions. Il observe que la plupart des poissons sont capturés à l'ouest du lac et que les prises sont d'autant plus abondantes que l'on se rapproche de l'exutoire vers le Nil Victoria (figure 5).

En réalité, entre 1955 et 1963, près de 300 perches ont été déversées entre les chutes en aval des chutes de Bujagali (Hamblyn, 1960 ; Gee, 1963) (figure 6). Toutes ces introductions ont été faites hors du lac Victoria et dans des biefs où toute évasion semblait impossible. Cependant en mai 1960, un *Lates* est capturé en Bugungu juste en amont des chutes Ripon (la source du Nil Victoria), puis un autre à Waigali (baie Hannington) en novembre de la même année. Il existe trois possibilités pour que ces espèces soient parvenues dans le lac :

- À travers les turbines du barrage des chutes Owen lors d'une opération de maintenance. C'est la thèse officiellement soutenue par l'UGFD. Cela semble assez peu plausible comme de nombreux scientifiques de l'EAFPRO l'ont fait remarquer (Jackson, 2000).
- Des pêcheurs (il s'agit peut-être d'un euphémisme de la part des chercheurs de l'EAFPRO qui ne veulent pas désigner directement les fonctionnaires de l'UGFD) qui ont introduit des poissons vivants depuis le lac Albert.
- Depuis le barrage Luwala qui draine le lac Victoria à Nyenga dans lequel l'EAFPRO a introduit 18 poissons en octobre 1959. Bien que ce barrage soit séparé du lac par un marais de papyrus, il n'est pas totalement impossible que des poissons aient pu passer durant les fortes pluies d'août 1961.

Désormais, le loup est dans la bergerie. Il n'y a donc plus de raison de se cacher puisque de toute façon le « mal » est fait. C'est du moins l'état d'esprit des autorités ougandaises qui profitent donc de l'occasion pour demander aux gardes de l'UGFD d'effectuer officiellement des introductions de *Lates* directement dans le lac (figure 6).

6 Les premières captures de perches du Nil

C'est en 1960 (entre juin et novembre) que les huit premiers exemplaires de *Lates* ont été capturés par les pêcheurs locaux dans la région du lac au large de Jinja (Hamblyn, 1960). Mais ces captures demeurent encore très faibles et les pêches expérimentales pratiquées par les chercheurs de l'EAFPRO s'avèrent vaines lors de 13 campagnes de pêche effectuées en différents localités. Malgré cela, quelques spécimens rapportés par les pêcheurs semblent montrer que, graduellement, les *Lates* semblent se disséminer vers le sud et vers l'est (figure 7).

En 1964, la dissémination continue vers le sud avec une avancée plus importante à l'est qu'à l'ouest où, malgré l'existence d'une importante zone de débarquement contrôlée

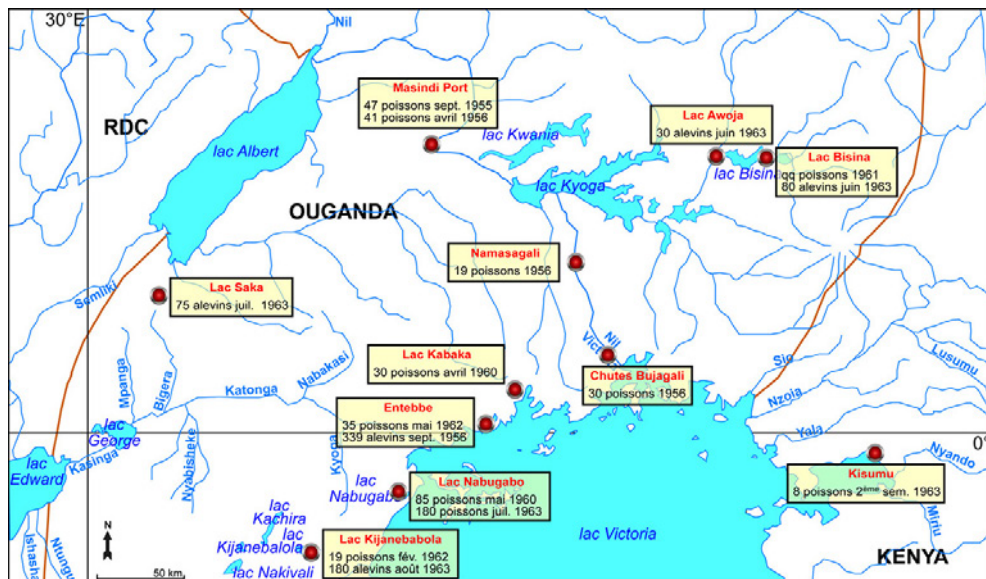


FIGURE 6 – Les différents lieux où la perche du Nil a été introduite entre 1955 et 1963 par les agents de l'UGFD (données d'origine : Gee, 1963). La première introduction a eu lieu en 1954, juste en amont des chutes Murchison qui font frontière entre le Nil Victoria et le Nil Albert

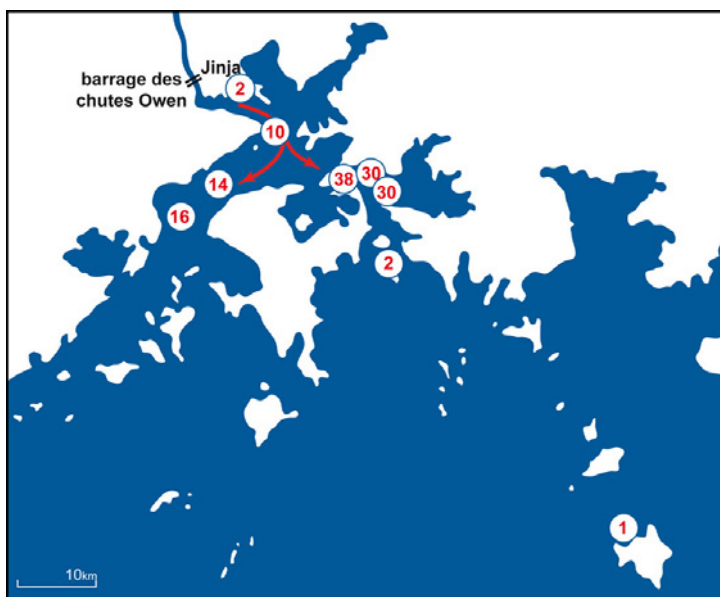


FIGURE 7 – Dispersion progressive des captures de perche du Nil dans le lac Victoria. Les chiffres représentent le nombre de spécimens rapportés par les pêcheurs dans les différentes localités identifiées (redessiné d'après Gee, 1963)

Par la suite, les premiers exemplaires ont été capturés dans la région de Mwanza (Tanzanie), à la pointe la plus méridionale du lac dès 1965⁹. En 1966, les captures croissent de plus en plus (figure 8) et ne cessent d'augmenter. Les poissons deviennent également de plus en plus gros puisque les individus dépassant 15 kg ne sont pas rares : en 1966 le record atteint 38 kg (EAFFRO, 1966).

Si les captures s'accroissent régulièrement, il est encore des lieux où les *Lates* sont rares. Tels est le cas du golfe de Winam (ex golfe de Kavirondo) où, jusqu'en 1968, aucune capture n'est signalée. Les premières perches apparaissent en 1969 (Achieng, 1990). Au Kenya, elles représentent alors moins de 1 % des captures, soit moins de 200 tonnes (figure 9). Ensuite, les choses s'accroissent : on atteint 1 000 tonnes de perches en 1978, 27 300 tonnes en 1981, pour dépasser 67 000 tonnes en 1987 (figure 9).

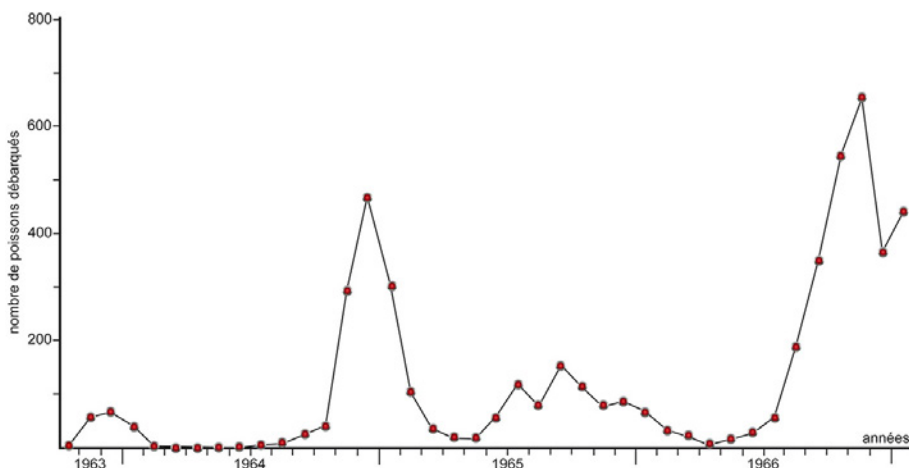


FIGURE 8 – C'est en 1960 que les premiers *Lates* sont signalés dans le lac Victoria. Si au début des années 1960, les captures sont encore unitaires, elles augmentent régulièrement à partir de 1963. On voit également que le nombre de poissons capturés est cyclique et que les captures sont toujours plus abondantes d'octobre à janvier. Selon Gee (1964), les captures sont plus abondantes au moment de la ponte. Sans que l'on en connaisse la raison, les poissons seraient donc plus vulnérables durant cette période

9. Rappelons qu'un exemplaire isolé avait déjà été capturé dès 1961. Mais aucune autre capture n'avait été ensuite répertoriée.

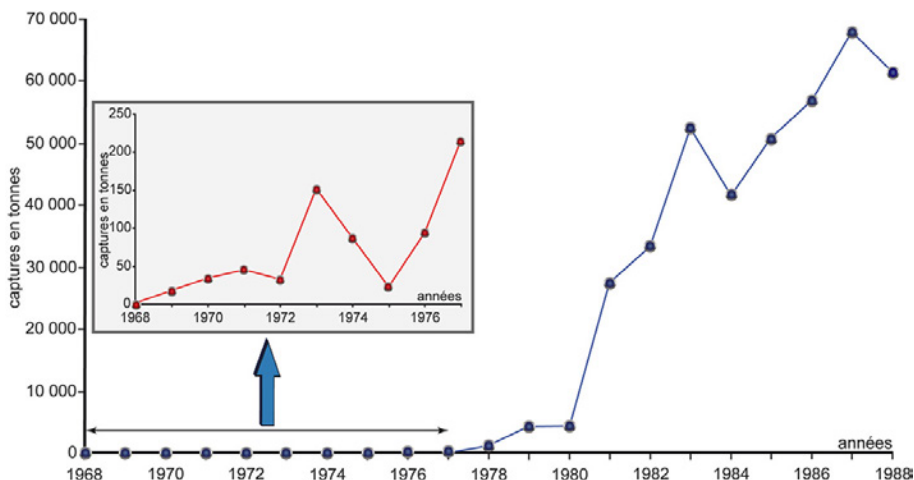


FIGURE 9 – Au Kenya, dans le golfe de Kavirondo (débarcadère de Kisumu), les captures de perches du Nil ne sont apparues qu'en 1969. Elles demeurent assez faibles jusqu'à la fin des années 1970. À partir de 1980, les poissons deviennent de plus en plus nombreux et constituent plus de la moitié des captures débarquées (source des données : Achieng, 1990)

7 Pourquoi la perche du Nil a-t-elle envahi le lac Victoria

Si le *Lates* a proliféré dans le lac Victoria c'est qu'il y a trouvé un environnement favorable du point de vue de sa reproduction et de son alimentation. C'est surtout ce dernier paramètre qui a retenu l'attention. Dès que les premières perches du Nil furent capturées dans les eaux du lac Victoria, les chercheurs de l'EAFRO ont engagé des études sur la biologie du *Lates* dans le but de mieux le contrôler. Comme les prises étaient trop peu nombreuses dans le lac Victoria, ils ont entrepris d'abord d'étudier l'espèce dans son milieu naturel d'origine, le lac Turkana, et surtout le lac Albert.

Très vite, on s'est aperçu que l'alimentation principale des *Lates* dans le lac Victoria est constituée de petits mormyres (*Marcusenius*), mais surtout d'*Haplochromis* et de tilapias qui constituent plus de la moitié du nombre de proies dans les contenus stomacaux (figure 10). En fait, comme bien souvent, les prédateurs se nourrissent des proies qui sont les plus abondantes. On constate que les estomacs des *Lates* capturés dans les lacs Kyoga et Victoria contiennent deux fois plus de proies que ceux du lac Albert (Gee, 1963). Ce qui semble confirmer l'hypothèse selon laquelle l'abondance des proies favorise la prise de poids des perches introduites. En effet les *Lates* du lac Victoria sont lourds, ont un corps massif et une petite tête. Par rapport aux individus du lac Albert cela semble indiquer qu'ils ont grandi plus vite et qu'ils ont eu une forte croissance pondérale avec une abondante accumulation de graisse abdominale (tableau 1). Un chercheur (Gee, 1964) aurait d'ailleurs dit : « Ils ressemblent plus à des porcs qu'à des poissons » (« More like pigs than fish »).

L'examen des proies avalées montre également que le prédateur préfère attaquer des bancs de plusieurs individus que des poissons isolés car lorsque l'on trouve plusieurs proies dans l'estomac, elles appartiennent souvent à la même espèce. En procédant

ainsi, il économise son énergie préférant avaler en une seule fois le maximum de nourriture.

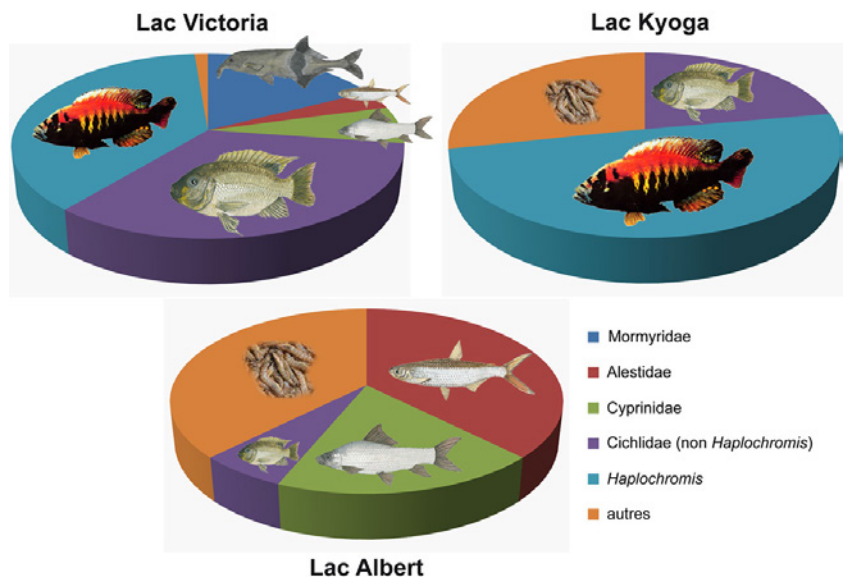


FIGURE 10 – Proportions des principales proies consommées (% d’occurrence) par la perche du Nil dans les deux lacs où elle a été introduit et dans le lac Albert, son habitat d’origine

Tableau 1 - Le coefficient de condition moyen des poissons introduits dans les lacs Victoria et Kyoga est significativement supérieure à celui des individus des lacs d’origine (d’après Gee, 1965). Rappelons que le coefficient de condition (K) se calcule

$$K = \frac{10^5 P}{L^3}$$
 et où P est le poids en gramme et L la longueur en mm)

Lacs	<100 g	101-1 000 g	1 001-10 000 g	>10 000 g
Albert	1,62	1,94	1,94	1,72
Turkana	-	1,65	1,94	1,99
Kyoga	-	2,00	2,37	2,66
Victoria	2,03	2,27	2,37	2,13

Compte tenu de ces observations préliminaires on pouvait s’attendre à ce que ce nouvel arrivant ait un impact sur une faune qui évoluait depuis des milliers d’années en l’absence de prédateur particulièrement vorace, même si quelques espèces (protoptères, poissons-chats et quelques *Haplochromis* ichtyophages par exemple) se nourrissaient déjà occasionnellement d’*Haplochromis* ou d’autres proies de faible taille. Peut-on

penser qu'il existe un lien étroit entre la boulimie des *Lates* et le fait que les espèces autochtones n'ont pas co-évolué avec un prédateur d'une telle envergure ? Gee (1964) affirme que l'engraissement des perches résulte de l'abondante nourriture disponible, d'autant plus aisée à consommer que les populations de proies n'ont jamais été habituées à un tel prédateur (« effet Frankenstein »). Il appuie son hypothèse sur le fait que les poissons du lac Kyoga ont également une charge pondérale nettement plus importante que ceux du lac Albert (tableau 1).

Du point de vue de l'occupation de l'espace, la perche du Nil s'est lentement répandue du nord vers le sud-est, puis vers le sud-ouest avant d'être capturée à l'extrême sud (région de Mwanza), au début des années 1980, soit près de vingt années après les premières prises constatées en Ouganda. L'augmentation des captures constatées dans les années 1983-1984 était essentiellement constituée de sub-adultes, ce qui milite pour une arrivée importante de poissons ayant migré depuis le nord.

Des marquages manuels ont montré que des *Lates* s'étaient déplacés de 50 km en une semaine, de près de 100 km en deux mois et de 150 km en six mois (Ligtvoet & Mkumbo, 1990). À ces allures, il n'aurait fallu que quelques mois à certains poissons des eaux kenyanes pour atteindre le Golfe de Mwanza. Or la vague de sub-adultes a mis quatre ans pour l'atteindre. Deux raisons peuvent être évoquées pour expliquer cette différence. D'abord, rien n'obligeait les perches à se déplacer à une « vitesse de croisière » précipitée, ensuite il est possible que les poissons n'aient commencé leur migration vers le sud qu'après que le stock de nourriture disponible, en l'occurrence les haplochromines, soit localement devenu insuffisant.

Il aura donc fallu environ vingt-cinq ans après son introduction pour que le prédateur devienne l'espèce la plus abondante dans le lac, ce qui est, somme toute, assez rapide. Quelle a pu être la raison de ce boom ? Goudswaard et ses collègues (2008) estiment que les *Lates* adultes ont joué le rôle de « pionniers » qui ont indirectement favorisé le développement des juvéniles. Leur raisonnement part du principe que les haplochromines et les juvéniles de *Lates* sont concurrents sur le plan trophique (zooplancton, larves d'insectes, crevettes...). Tant que les cichlidés sont restés abondants, les jeunes perches ont eu quelques difficultés pour se développer. Mais, en dévorant cette manne et en réduisant ainsi la biomasse d'haplochromines, les chances de survie des jeunes *Lates* sont devenues de plus en plus importantes favorisant d'autant le développement de l'espèce. Une sorte de réaction en chaîne s'autoalimentant... également catalysée par d'autres impacts anthropiques affectant également la dynamique des populations de *furus*¹⁰ (désoxygénation des couches inférieures, eutrophisation, baisse de la transparence, surexploitation...) (voir chapitre 10, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »). Le point faible de cette hypothèse est néanmoins que les *Lates* adultes dévorent également leurs jeunes.

10. *Furu* ou *fulu* (en langue Dholuo ou Luo, Kenya et Tanzanie) ou *nkejje* (en langue Luganda ou Ganda en Ouganda) sont les noms locaux des haplochromines.

Références

- Achieng A.P., 1990. The impact of the introduction of Nile perch, *Lates niloticus* (L.) on the fisheries of Lake Victoria. *Journal of Fish Biology*, 37 (Supplement A) : 17-23.
- EAFFRO, 1960. *Annual report 1960*. Jinja, Uganda, 48p. + ii.
- EAFFRO, 1964. *Annual report 1964*. Jinja, Uganda, 73p. + ii.
- EAFFRO, 1966. *Annual report 1966*. Jinja, Uganda, 43p. + iv.
- Fryer G., 1960. Concerning the proposed introduction of Nile perch into Lake Victoria. *East African Agricultural Journal*, 25 : 267-270.
- Gee J.M., 1963. Nile perch investigation. *East African Freshwater Fisheries Research Organization, Annual Report 1962-63* : 14-24.
- Gee J.M., 1964. Nile perch investigation. *East African Freshwater Fisheries Research Organization, Annual Report 1964* : 13-16.
- Goudswaard K.P.C., Witte F. & Katunzi E.F.B., 2008. The invasion of an introduced predator, Nile perch (*Lates niloticus*, L.) in Lake Victoria (East Africa) : chronology and causes. *Environmental Biology of Fish*, 81 : 127-139.
- Graham M., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928, and appendices*. Crown Agents for the Colonies, London, 255 p.
- Hamblyn E.L., 1960. The Nile perch project. *East African Freshwater Fisheries Research Organization, Annual Report 1960* : 26-32.
- Harrison K., 1991. The taxonomy of East African Nile Perch, *Lates* spp. (Perciformes, Centropomidae). *Journal of fish Biology*, 38, 2 : 175-186.
- Hauser L., Carvalho G.R., Pitcher T.J. & Ogutu-Ohwayo R., 1998. Genetic affinities of an introduced predator : Nile perch in Lake Victoria, East Africa. *Molecular Ecology*, 7, 7 : 849-857.
- Jackson P.B.N., 2000. Freshwater fishery research organisations in central and eastern Africa. A personal recollection. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 55, 1 : 1-81 + xiv.
- Kinloch B., 1988. *The Shamba Raiders : Memories of a Game Warden*. Ashford Press Publishing, 431 p.
- Ligtvoet W. & Mkumbo O.C., 1990. Synopsis of ecological and fishery research on Nile perch (*Lates niloticus*) in Lake Victoria, conducted by HEST/TAFIRI : 35-74. In : *Report of the fifth session of the sub-committee for the development and management of the fisheries in Lake Victoria, Mwanza, Tanzania*. 12-14 September 1989, CIFA, FAO Fisheries Report 430, 102 p.
- Lowe-McConnell R., 2006. *The tilapia trail – the life history of a fish biologist*. MPM Publishing Ascot, Great Britain, 296 p.
- Moreau J., 1982. *Exposé synoptique des données biologiques sur la perche du Nil*. FAO, FIR/S132, 44 p.
- Paugy D., Zaiss R. & Troubat J.J., 2013. *Faunafri : un observatoire de la biodiversité dédié aux espèces de poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique*. [http ://www.poissons-afrique.ird.fr/faunafri/](http://www.poissons-afrique.ird.fr/faunafri/)
- Pringle R.M., 2005. The origins of the Nile perch in Lake Victoria. *BioScience*, 55, 9 : 780-787.

Chapitre 10

Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ?

Malgré leur diversité, leur abondance et la variabilité de leurs traits de vie, les peuplements d'haplochromines du lac Victoria sont fragiles et peuvent être, dans certaines conditions, très menacés par les modifications de leur environnement. La raison du déclin du nombre d'espèces à partir des années 1970-1980 a longtemps été attribuée à la prédation par la perche du Nil. C'est en partie vrai, mais plusieurs autres facteurs semblent, également, avoir contribué à ce phénomène dont la pression de pêche et l'eutrophisation. Heureusement, ces petits poissons semblent avoir de bonnes facultés d'adaptation car un certain nombre d'espèces semble maintenant réapparaître. Comme le conclut Tijs Goldschmidt dans la dernière phrase de son livre consacré aux haplochromines du lac Victoria « furu come back ».

★

Les petits cichlidés endémiques du lac Victoria constituent un groupe très diversifié d'environ 500 espèces (voir chapitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichthyologique associée »). Ces petits poissons occupent presque toutes les zones du lac, exhibant une grande diversité dans leurs comportements et leurs régimes alimentaires. Selon les lieux, 10-15 types de régimes différents ont été répertoriés (Witte & Van Oijen, 1995). Au début des années 1980, les travaux du HEST (voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria ») ont montré que la plupart des haplochromines ont des distributions bien spécifiques, notamment en fonction de la profondeur, et que beaucoup d'espèces ont une distribution géographique assez limitée dans le lac lui-même.

La perche du Nil, introduite dans le lac au début 1960, a commencé à prospérer au début des années 1980 pour devenir l'espèce largement dominante dans les captures (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi les espèces introduites ont-elles proliféré ? »). Simultanément, pêcheurs et scientifiques notèrent une diminution substantielle des captures d'haplochromines. Mais, selon les groupes trophiques, l'impact n'a pas été le même. Ainsi, les espèces de plus grandes

tailles comprenant les piscivores, les molluscivores et les insectivores ont décliné plus rapidement que les petites espèces essentiellement détritivores ou zooplanctonophages (Witte *et al.*, 2007b) (tableau 1). De même, on a pu constater que les espèces peuplant les zones rocheuses et littorales semblaient moins affectées que celles du milieu sublittoral (Witte *et al.*, 2007a et b) (figure 1).

Différentes hypothèses ont été émises pour expliquer l'effondrement des populations des petits cichlidés endémiques. Pour certains, il est dû à la surexploitation des stocks (Witte & Goudswaard, 1985), alors que pour d'autres c'est la voracité de la perche du Nil qui est en cause (Barel *et al.*, 1991 ; Witte *et al.*, 1992). Pour quelques autres l'altération de l'environnement lacustre (l'eutrophisation) a été également responsable de l'érosion du nombre d'espèces (Wanink *et al.*, 2001 ; Witte *et al.*, 2005). Toutes ces hypothèses sont plausibles, et l'importance de ces différents facteurs dépend, à des degrés divers, des espèces et des types de milieux.

Tableau 1 - Prises moyennes et composition des traits de chalut de fond (cul de chalut de maille 20 mm) effectués dans la partie nord du Golfe de Mwanza, Tanzanie (7-15 m de profondeur) (d'après Witte *et al.*, 2007b)

Année	1978	1987	1997
Nombre de traits de chalut	7	69	1
Prises (kg par heure)	1 156	214	199
% des prises totales (poids)			
Perche du Nil	0,1	97	76,2
Haplochromines	92,3	0,2	21,3
Autres espèces	7,6	2,8	2,4
% du nombre total d'haplochromines			
Détritivores	61,1	3,6	14,9
Zooplanctonophages	29,6	96,4	83,9
Insectivores	3,5	0	0
Molluscivores	0,3	0	0,2
Piscivores	1,1	0	0
Autres espèces	4,4	0	1

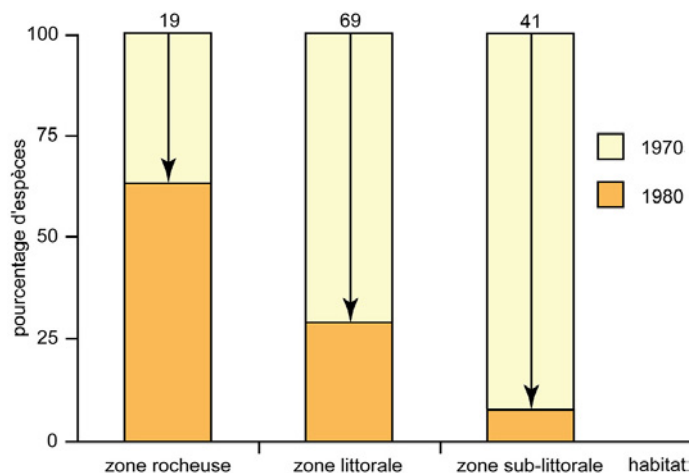


FIGURE 1 – Déclin (en pourcentage) du nombre d'espèces d'haplochromines capturées dans différents habitats (zone littorale : < 6 m ; zone sub-littorale : 6-20 m). Partie nord du Golfe de Mwanza, Tanzanie. Le nombre total d'espèces capturées avant le déclin est précisé au-dessus de chaque diagramme (redessiné d'après Witte *et al.*, 2007b)

1 Un coupable tout désigné : la perche du Nil

La baisse des stocks d'haplochromines a été à la fois qualitative et quantitative. Lors des captures expérimentales effectuées par l'HEST, l'ensemble des haplochromines décline dramatiquement à partir des années 1980-1982. Dans le détail, ce sont d'abord les haplochromines piscivores qui disparaissent les premiers puisque leurs effectifs diminuent dès le début des années 1980. À partir de 1984, c'est le tour d'autres groupes trophiques et, en 1987-1988, il ne subsiste plus que quelques espèces phytoplanctonophages et zooplanctonophages (Witte *et al.*, 1992). C'est l'époque où chacun, scientifique ou journaliste, a fait de la surenchère (voir chapitre 11, « Du vivier au cauchemar : polémiques, controverses et réalités »). Certains avancent des chiffres non validés selon lesquels, parmi les 300 espèces identifiées dans le lac, 200 espèces ont d'ores et déjà disparu ou sont en voie rapide d'extinction (Witte *et al.*, 1992).

Au début des années 1990 dans le Golfe de Mwanza, 80 des 123 espèces d'haplochromines répertoriés avaient disparu après 1986 (Witte *et al.*, 1992). Si les populations de cichlidés littoraux étaient encore présentes, celles des zones plus profondes avaient pratiquement disparu. On fit dès lors un lien entre la densité des *Lates* et celle des proies puisque le prédateur fréquentait de préférence les eaux profondes plutôt que les biotopes littoraux. Sans que l'on ait mis en évidence pour autant un rapport de causalité, l'ogre perche du Nil devint pour beaucoup la seule et unique cause de la disparition des espèces endémiques d'haplochromines (figure 2).

Selon les chercheurs du HEST, la perche du Nil a notablement contribué à la diminution des haplochromines, puisque l'analyse des contenus stomacaux du prédateur montre que tant que ces petits cichlidés ont été abondants, ils ont constitué sa proie favorite (Mkumbo & Ligtoet, 1992 ; Witte & de Winter, 1995) (figure 3).

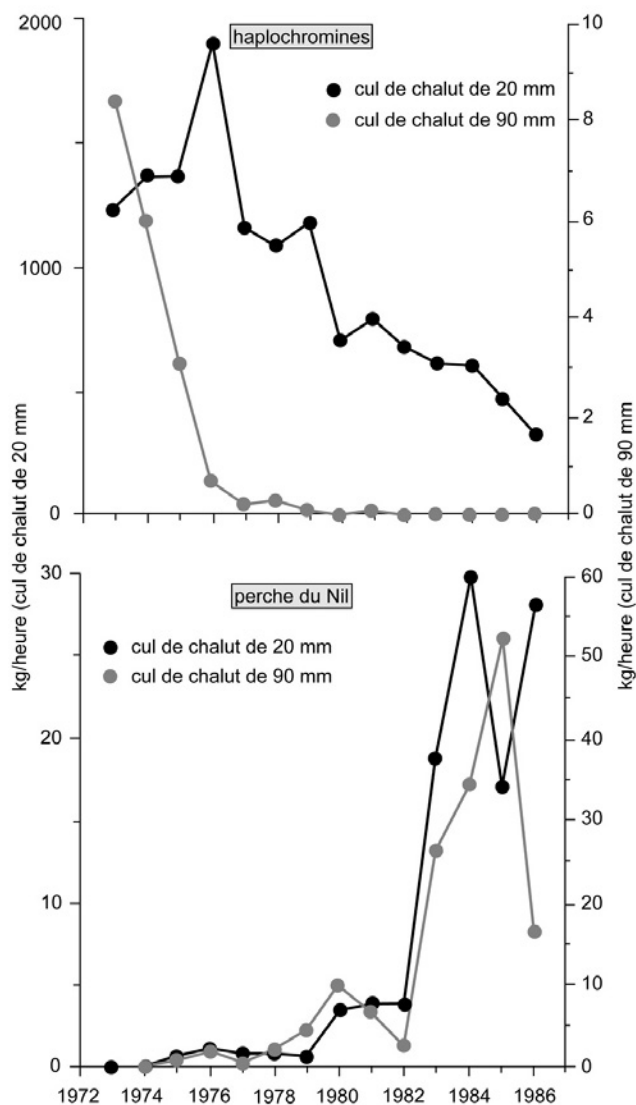


FIGURE 2 – Captures moyennes d'haplochromines et de perches du Nil enregistrées à l'aide de deux types de chalut de fond. En ce qui concerne les chaluts de mailles 90 mm, seuls les individus de taille supérieure à 170 mm LS sont retenus. Golfe de Mwanza, Tanzanie (redessiné d'après Witte *et al.*, 1992)

Si certains auteurs avaient initialement suggéré d'introduire la perche du Nil afin de limiter les population de petits cichlidés de faible valeur commerciale et de les « transformer » en chair de *Lates*, dont la saveur et la valeur économique sont nettement plus intéressantes (Marshall & Mkumbo, 2011), on doit admettre que la perche du Nil a bien fait son travail !

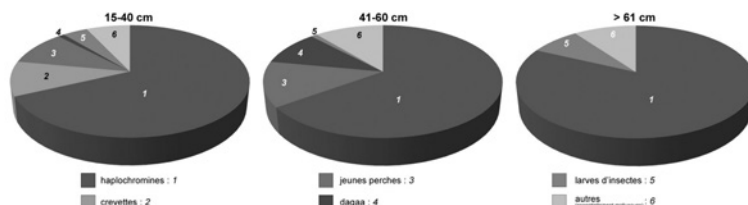


FIGURE 3 – Régime alimentaire de *Lates niloticus* avant la raréfaction des haplochromines (proportion des différentes proies en fonction de la taille du prédateur, en pourcentage d'occurrence). Jusqu'en 1986, quelle que soit leur taille, les perches du Nil se nourrissent essentiellement d'haplochromines (adapté d'après Mkumbo & Ligtvoet, 1992)

2 Surexploitation des stocks d'haplochromines

Cependant, plusieurs auteurs se sont élevés contre les conclusions des travaux qui attribuaient à la seule prédation par le *Lates*, la quasi disparition des petits Cichlidae endémiques. En effet, pour ces auteurs, les captures d'haplochromines avaient atteint des niveaux alarmants dès les années 1970, donc avant le boom de *Lates* (Kudhongania & Chitamwebwa, 1995).

Ainsi, Acere (1988) fut certainement un des premiers à remettre en cause la conclusion selon laquelle *Lates niloticus* avait non seulement porté préjudice mais surtout détruit les pêcheries d'haplochromines (Barel *et al.*, 1985). Il constate que certaines espèces comme *Oreochromis esculentus* avaient déjà disparu et que les populations d'autres espèces autochtones, dont celles des haplochromines, présentaient déjà des signes de surexploitation avant l'introduction de la perche du Nil.

En corollaire, une vaste campagne de chalutage réalisée en 1969 (Kudhongania & Cordone, 1974) a montré que la biomasse estimée des *Haplochromis*, qui représentent 80 % des poissons démersaux, était d'environ 600 000 tonnes. Ce même travail suggérait que l'on pouvait exploiter, sans problème, 200 000 tonnes par an de ces petits poissons. Cette proposition connut un certain écho et les autorités y virent une possibilité d'apport en protéines très intéressant. Ainsi, en Tanzanie, on a développé dès 1976 un vaste programme d'exploitation des cichlidés et une usine a armé quelques chalutiers pour commercialiser ces petits poissons. Cette usine de Mwanza traitait 10-15 tonnes par jour d'haplochromines pour les transformer en farine pour l'alimentation animale (Witte *et al.*, 2007a). À ce rythme bien évidemment les populations de *furu*¹ furent rapidement affectées (figure 4) et des signes locaux de surexploitation sont apparus (Witte & Goudswaard, 1985).

Hormis l'exploitation des poissons, les traits de chalut ont également eu un impact sur les fonds. Or, ces cichlidés territoriaux ont tendance à se regrouper, à proximité du fond, autour de sites de ponte, un comportement qui accroît leur vulnérabilité vis-à-vis de la pêche au chalut (figure 5).

1. Nom local, en Tanzanie, des haplochromines.

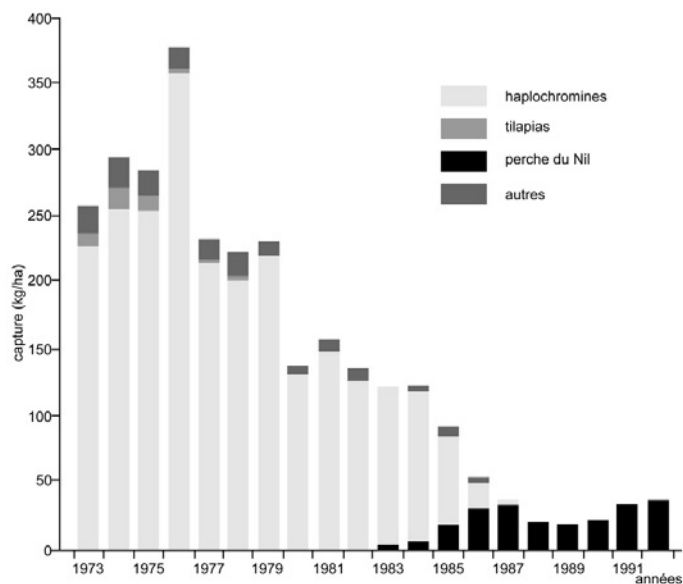


FIGURE 4 – Modifications des captures démersales au cours des années 1970 et 1980 dans la partie tanzanienne du lac Victoria (golfe de Mwanza). Les captures ont été calculées à partir des chalutages de fond. Le déclin des haplochromines est principalement dû à la surexploitation des stocks à partir du chalutage de fond. La cause supplémentaire causée par la recrudescence de la perche du Nil n'est intervenue que plus tard (redessiné d'après Witte *et al.*, 2009)

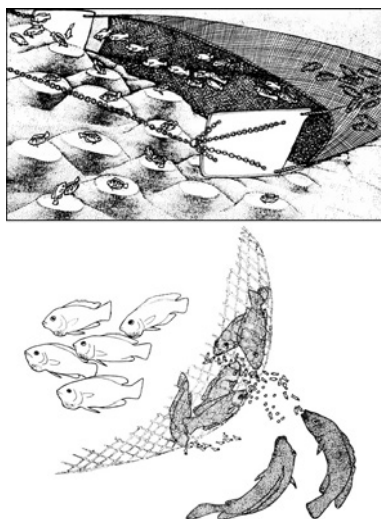


FIGURE 5 – Un chalut de fond traverse une aire de ponte d'haplochromines (en haut). Il détruit le site et capture les adultes qui se reproduisent. De plus, lorsqu'un chalut capture un banc de poissons qui incubent leurs œufs dans leur bouche (en bas), ce qui est le cas des haplochromines du lac Victoria, ils libèrent leurs alevins qui sont souvent dévorés par les prédateurs proches (d'après Ribbink, 1987)

En résumé, pour Acere (1985) les haplochromines malgré leur abondance, n'ont probablement pas été capables de supporter les effets conjugués d'une forte pression de pêche industrielle et de la prédation exercée par la perche du Nil.

3 Les conséquences de l'eutrophisation du lac

Il existe une étroite relation entre l'eutrophisation, la stratification thermique d'un lac et l'oxygénation des eaux dans la mesure où, pour les eaux profondes la décomposition de la matière organique qui s'accumule sur le fond consomme de l'oxygène (voir chapitre 8, « Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ? »). Or, à partir des années 1980, les volumes et les surfaces affectées par le manque d'oxygène, autrefois confiné au fond du lac, apparaissent dès 30 mètres de profondeur et occupent la moitié du volume, réduisant d'autant la zone habitable pour les espèces d'haplochromines inféodés aux eaux profondes (Witte *et al.*, 2007b).

Plusieurs espèces se reproduisent en effet dans les eaux profondes ou sur le fond du lac, soit en pondant directement sur le substrat, soit en construisant des nids. Même si certaines espèces semblent relativement tolérantes aux faibles concentrations en oxygène, l'extension des zones anoxiques suite à l'eutrophisation, a été un handicap supplémentaire limitant le succès de la reproduction (Witte *et al.*, 2005). Plusieurs études laissent d'ailleurs entendre que l'extension des conditions hypoxiques aurait eu un impact plus sévère que ce que certains auteurs avaient prédit (Witte *et al.*, 2013).

Avec l'eutrophisation, la limpidité des eaux du lac a également fortement diminué. Or pour se reproduire, les haplochromines utilisent des signaux visuels pour se reconnaître (voir chapitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée »). Lorsque les eaux deviennent troubles, non seulement, mâles et femelles risquent de ne plus se rencontrer, mais ils peuvent aussi se méprendre sur l'identité du partenaire. Dans ce cas les risques d'hybridation entre espèces proches ont tendance à augmenter (Seehausen, 1997). Ces deux effets combinés peuvent contribuer, même à la marge, à une érosion de la diversité spécifique.

On peut également ajouter que pour s'alimenter, les cichlidés, en général, reconnaissent visuellement leur nourriture. L'augmentation de la turbidité rend donc plus difficile la détection des ressources alimentaires.

Enfin, compte tenu de la démographie croissante et de l'utilisation de plus en plus importante des terres bordant le lac (déforestation et culture), il se produit de plus en plus de lessivage des sols entraînant des dépôts de matières minérales en bordure du lac. Ces dépôts peuvent contribuer à l'envasement des frayères littorales de certaines espèces qui pondent directement sur le substrat, et à l'ensevelissement des pontes ou des nids.

4 Conclusions

La prédation de la perche du Nil sur les populations de cichlidés n'est pas contestable, mais ce n'est ni la seule ni peut-être même la principale explication à l'effondrement de leurs populations, puisque la surexploitation des stocks et l'eutrophisation ont également joué un rôle (Bundy & Pitcher, 1995). Plus généralement, Witte *et al.*

(2007b) estiment que si la pêche peut avoir localement un rôle, la dynamique des populations d'haplochromines est essentiellement contrôlée par la prédation et par l'eutrophisation sans qu'il soit possible de dire lequel de ces deux facteurs est le plus important.

Toutefois, il convient de faire une distinction entre la diminution de l'abondance des individus et le déclin de la richesse spécifique. Dans ce contexte, la prédation par la perche du Nil a eu un impact à la fois sur l'abondance et la richesse en espèces tandis que l'eutrophisation agit surtout sur la richesse en espèces. En effet, après que la biomasse de *Lates* ait commencé à diminuer, les haplochromines zooplanctivores sont revenus à des niveaux d'abondance presque équivalents à ceux des années 1970 mais seules trois espèces sur les douze qui existaient autrefois sont réapparues du fait du maintien des conditions eutrophes (Goudswaard, 2006). Actuellement, la très rapide et très forte augmentation des prises d'haplochromines dans les pêches au lamparo, laisse penser que la pression de pêche va de nouveau interférer avec la prédation et l'eutrophisation.

Références

- Acere T.O., 1988. *Recent trends in the fisheries of Lake Victoria (Uganda, Northern part)* : 72-85. In CIFA, *Report of the fourth Session of the Sub-Committee for the Development and Management of the Fisheries of Lake Victoria*, 6-10 April 1987, Kisumu. FAO Fisheries Report, 388.
- Barel, C.D.N., Dorit R., Greenwood P.H., Fryer G., Hughes N., Jackson P.B.N., Kawanabe H., Lowe-McConnell R.H., Nagoshi M., Ribbink A.J., Trewavas E., Witte F. & Yamaoka K., 1985. Destruction of fisheries in Africa's lakes. *Nature*, 315 :19-20.
- Barel C.D.N., Ligtvoet W., Goldschmidt T., Witte F. & Goudswaard K.P.C., 1991. The haplochromine cichlids of Lake Victoria : an assessment of biological and fisheries interest : 258-279. In Keenleyside M.H.A. (ed.), *Cichlid fishes : behaviour, ecology, and evolution*. Chapman & Hall, Cambridge University Press, Great Britain, Fish and Fisheries Series 2, 378 p.
- Bundy A. & Pitcher T.J., 1995. An analysis of species changes in Lake Victoria : did the Nile perch act alone ? : 111-133. In Pitcher T.J. & Hart P.J.B. (eds), *The impact of species changes in African lakes*. Chapman & Hall, Cambridge University Press, Great Britain, Fish and Fisheries Series 18, 601 p.
- Goudswaard K.P.C., 2006. *Causes and effects of the Lake Victoria ecological revolution*. Thesis, University of Leiden, The Netherlands, 177 p.
- Kudhongania A.W. & Chitamwebwa D.B.R., 1995. Impact of environmental change, species introductions and ecological interactions on the fish stocks of Lake Victoria : 19-32. In Pitcher T.J. & Hart P.J.B. (eds), *The impact of species changes in African lakes*. Chapman & Hall, Cambridge University Press, Great Britain, Fish and Fisheries Series 18, 601 p.
- Kudhongania A.W. & Cordone A.J., 1974. Past trends, present and possible future state of the fisheries of the Tanzanian part of the Lake Victoria. *African Journal of Tropical Hydrobiology and fisheries*, 3 : 167-181.
- Marshall B.E. & Mkumbo O.C., 2011. Les pêcheries du lac Victoria : passé, présent et future. *Nature et Faune*, 26, 1 : 8-15.
- Mkumbo O.C. & Ligtvoet W., 1992. Changes in the diet of Nile perch, *Lates niloticus* (L), in the Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 232 : 79-83.
- Ribbink A.J., 1987. African lakes and their fishes : conservation scenarios and suggestions. *Environmental Biology of Fishes*, 19, 1 : 3-26.
- Seehausen O., 1997. Distribution of and reproductive isolation among color morphs of a rock-dwelling Lake Victoria cichlid (*Haplochromis nyererei*). *Ecology of Freshwater Fish*, 6, 1 : 59-66.
- Wanink J.H., Kashindye J.J., Goudswaard K.P.C. & Witte F., 2001. Dwelling at the oxyline : does increased stratification provide a predation refugium for the Lake Victoria sardine *Rastrineobola argentea* ? *Freshwater Biology*, 46 : 75-85.

Witte F., Goldschmidt T., Wanink J., Van Oijen M.J.P., Goudswaard K.P.C., Witte-Mas E. & Bouton N., 1992. The destruction of an endemic species flock : quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of the Lake Victoria. *Environmental Biology of Fishes*, 34 : 1-28.

Witte F., de Graaf M., Mkumbo O.C., El-Moghraby A.I. & Sibbing F.A., 2009. Fisheries in the Nile system : 723-747. In Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use*. Springer, Monographiae Biologicae, 89, 818 p.

Witte F. & de Winter W., 1995. Biology of the major fish species of Lake Victoria : 301-320. In Witte F. & Van Densen W.L.T. (eds), *Fish stocks and fisheries of Lake Victoria. A hand book for field observations*. Samara Publishing Limited, Cardigan, Greta Britain, 404 p.

Witte F. & Goudswaard K.P.C., 1985. Aspects of the haplochromine fishery in southern Lake Victoria. In CIFA, *Report of the third session of the Sub-Committee for the development and management of the Fisheries of Lake Victoria*, 4-5 October 1984, Jinja, Uganda. *FAO Fisheries Report*, 335 : 81-88. (<http://www.fao.org/docrep/008/ad864e/ad864e00.htm>)

Witte F. & Van Oijen M.J.P., 1995. Biology of haplochromine trophic groups : 321-335. In Witte F. & van Densen W.L.T. (eds), *Fish stocks and fisheries of Lake Victoria. A handbook for field observations*. Samara Published Ltd, Cardigan, Great Britain, 404 p.

Witte F., Wanink J.H. & Kische-Machumu, 2007a. Species distinction and the biodiversity crisis in Lake Victoria. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136 : 1146-1159.

Witte F., Wanink J.H., Kische-Machumu, Mkumbo O.C., Goudswaard K.P.C. & Seehausen O., 2007b. Differential decline and recovery of haplochromine trophic groups in the Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 416-433.

Witte F., Wanink J.H., Rutjes H.A., Van der Meer H.J. & Van de Thillart G.E.E.J.M., 2005. Eutrophication and its influences on the fish fauna of Lake Victoria : 291-328. In Vikram Reddy M. (ed.), *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes*. Science Publishers, Inc. Enfield (N.H.), USA, 534 p.

Chapitre 11

Du vivier au cauchemar : polémiques, controverses et réalités

L'introduction de la perche du Nil s'est faite contre l'avis des scientifiques travaillant sur l'écologie des poissons du lac Victoria. Mais une fois celle-ci réalisée, le Lates s'est bien acclimaté et s'est mis à proliférer aux dépens des populations de poissons autochtones, notamment les petits cichlidés endémiques.

Devant la disparition de ces derniers, d'autres scientifiques n'ont pas hésité à évoquer un désastre écologique, stigmatisant la perche du Nil à qui ils ont attribué l'entière responsabilité de cette situation. C'était une aubaine pour les médias qui ont bien évidemment relayé ces informations dramatiques venant du monde scientifique. Quelques militants d'ONG ou de mouvements conservationnistes ont également profité de la situation pour asseoir leurs discours, contre les introductions d'espèces. Certains sont même allés jusqu'à appeler au boycott de la perche du Nil sans s'interroger, semble-t-il, sur le bien-fondé et les conséquences d'une telle mesure. Une fiction cinématographique, Le Cauchemar de Darwin, a également été produite. Encensé dans un premier temps par les médias, le film a par la suite été sévèrement critiqué, après que les scientifiques et les experts aient démontré son côté partisan et manipulateur.

★

Dès les années 1950-1960, l'introduction de la perche du Nil a été fortement critiquée par les scientifiques mais leurs avis n'ont pas été écoutés. Un véritable échec qui, en réaction, conduisit d'autres scientifiques à se mobiliser, parfois exagérément, contre le *Lates*. Sans nier que ce prédateur a eu un impact sur la faune autochtone, nous avons vu qu'il était réducteur de n'accuser que ce prédateur (voir chapitre 10, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »).

En fait, les plus farouches critiques vont provenir de militants des thèses altermondialistes et conservationnistes. Avec la dramatisation de la situation, ressurgissent les syndromes de la culpabilité du colonisateur, et du nécessaire repentir, que Pascal Bruckner décrit assez bien dans son essai *Le sanglot de l'homme blanc* (1983). Dans

l'exemple du lac Victoria, on ira jusqu'à pétitionner : « Si vous boycottez la perche du Nil, vous soulagerez les Tanzaniens. » Est-ce si sûr ? Des ressortissants des pays concernés ont d'ailleurs interpellé l'auteur du film *Le Cauchemar de Darwin* sur certaines contre-vérités colportées par son documentaire, comme en témoigne le courrier envoyé le 8 décembre 2005 à H. Sauper cosigné par le Secrétaire Exécutif du LVFO (Jinja, Ouganda) et la Directrice Régionale de l'UICN (Nairobi, Kenya) (Molony *et al.*, 2007).

1 Quelques scientifiques s'émeuvent

Dans les années 1980, certains articles scientifiques parlaient d'un lac Victoria au bord de l'agonie à cause de l'introduction de la perche du Nil. Par exemple l'article de Les Kaufman intitulé « Changement catastrophique dans les écosystèmes d'eau douce riches en espèces. Les leçons du lac Victoria¹ » qui retrace la manière dont les perceptions concernant l'introduction du *Lates* ont évolué. Cet article en partie polémique, analyse les faits avec un regard militant.

Dès l'introduction le ton est donné : « Le témoignage le plus démonstratif dans le monde d'une radiation adaptative chez les vertébrés fait désormais l'objet de la première extinction massive que des scientifiques ont eu l'occasion d'observer [...]. Les poissons d'eau douce qui constituaient la plus importante consommation de protéines en Afrique de l'Est ont déjà pratiquement disparu. Ils auront bientôt totalement disparu de la planète. La pêche qui auparavant était composée de plusieurs centaines espèces, la plupart endémiques, ne repose plus désormais que sur trois espèces, dont deux introduites ».

Quelques pages plus loin, l'auteur admet cependant que le *Lates* n'est pas l'unique cause des maux du lac : « La surexploitation a été la première cause de changement dans la composition des peuplements de poissons. L'utilisation de filets maillants et d'autres techniques modernes apportées par les Britanniques au début du siècle ont contribué à un déclin rapide des *ngege* et des espèces migratrices qui remontaient les affluents du lac pour se reproduire ». On retrouve ici une critique implicite du colonisateur. Or, l'utilisation du filet maillant en nylon s'est généralisée en Afrique comme ailleurs dès qu'il a été possible d'en acheter.

Et le texte monte encore d'un cran dans la dramatisation en comparant la perche à une sorte de *Terminator* indestructible qui s'adapte à toutes les situations : « Puis, comme les réserves de poissons fourrage se réduisent, la perche du Nil fait un virage écologique étonnant. Pour l'essentiel, il se transforme en une baleine, qui se gave de minuscules crevettes, *Caridina nilotica*. La perche du Nil devient également cannibale et la consommation de ses propres jeunes représente, après les crevettes, le plus important apport alimentaire ». L'image de la baleine se nourrissant du krill local est emblématique et par la plume de l'auteur s'exprime toute la voracité de ce prédateur qui, horreur suprême, va jusqu'à consommer ses propres jeunes pour assouvir sa

1. Nous donnons ici la version traduite de l'article. Pour accéder à l'article original de Les Kaufman, voir les références.

faim². On est finalement tenté de penser que son cannibalisme est un bienfait sinon n'irait-il pas jusqu'à se nourrir de petits enfants jouant dans les eaux du lac ? Une telle croyance n'est d'ailleurs pas qu'une utopie puisque certains journaux n'ont pas hésité à le suggérer à défaut de l'évoquer (figure 1).

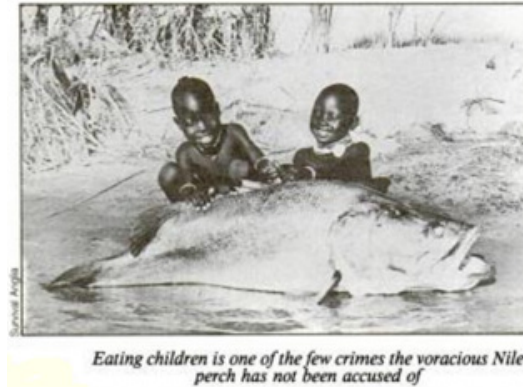


FIGURE 1 – Certains journaux n'hésitent pas à utiliser des titres sensationnels pour vendre³. Ici on sous-entend que la perche du Nil est capable de tous les crimes, même si elle n'a pas encore dévoré d'enfants (document non référencé repris par le *New Scientist* du 21 juillet 1988)

L'auteur explique néanmoins que tout ce qu'il vient de relater n'est que le reflet de l'histoire telle qu'elle a été racontée par la presse étrangère ou certains scientifiques qui ne se sont pas donnés la peine de rester suffisamment longtemps sur place pour appréhender l'ensemble du problème. Il précise ensuite qu'à la fin des années 1980, la situation s'inverse totalement lorsque des investisseurs, pour la plupart étrangers, apportent des camions frigorifiques et installent des usines de transformation sur les rives du lac. Tout d'un coup, le poisson tant décrié devient populaire, figure sur la carte des restaurants locaux et fait l'objet d'un lucratif commerce vers l'Europe.

De toute évidence, certaines publications scientifiques n'ont pas été lues dans leur totalité, et certains médias se sont peut-être contentés de raccourcis pour privilégier le sensationnel. C'est ainsi que de fil en aiguille, l'inflation médiatique aidant, l'ogre du lac Victoria s'est vu affubler de dimensions et de poids extraordinaire. Ainsi, des individus de 200 kg voire 250 kg auraient été régulièrement capturés, des chiffres tout à fait fantaisistes (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi ont-elles proliféré ? »).

D'autres exagérations sont fréquentes à propos du titre. Un titre racoleur accroche toujours beaucoup mieux qu'une manchette neutre. Ainsi, Cees Barel, ancien coordinateur du HEST (voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria »),

2. Cette tendance au cannibalisme n'a rien d'extraordinaire chez les prédateurs et, en Europe, le sandre ou le brochet présentent régulièrement un tel comportement. C'est d'ailleurs pour cette raison, entre autres, que ces espèces ne peuvent être élevées en pisciculture.

3. La légende du journal est : « Manger des enfants est l'un des crimes dont la vorace perche du Nil n'a pas été accusé. » (Texte original : « *Eating children is one of the few crimes the voracious Nile perch has not been accused of* »).

Et l'on s'en donne à cœur joie. On attribue à la perche du Nil quelques épithètes qu'aucun scientifique n'a vraisemblablement jamais écrit : « le fléau du lac Victoria », « l'éléphant d'eau », « l'aspirateur », « le piranha africain » « le monstre » (ces qualificatifs sont cités par Reynolds & Greboval, 1988). Concernant sa voracité, on n'est pas non plus en reste, si l'on considère ces quelques titres : « La perche du Nil dévore les plus petites espèces jusqu'à la dernière », « Le poisson qui considère le lac comme un restaurant », « Le goinfre du lac Victoria », « La perche du Nil provoque mort et dépérissement dans le lac Victoria ».

Pour enfoncer le clou, au cas où les lecteurs ne seraient pas encore sensibilisés par le drame écologique, la presse s'inquiète de la vie des sociétés locales qui va être perturbée, voire ruinée. Pour cela, l'image de l'enfant africain, au gros ventre, harcelé de mouches qui pullulent autour de ses yeux chassieux, fait toujours recette. Alors, on affirme que les populations locales répugnent à consommer cette nouvelle espèce. Ou encore qu'elles doivent les fumer pour les conserver, ce qui entraîne une consommation considérable de bois et contribue donc à l'accélération de la déforestation⁴. Enfin, pour vendre le produit de leur pêche, les pêcheurs vont devoir faire face à de nouveaux problèmes de distribution et de commercialisation, en quelque sorte une marginalisation des opérateurs de la pêche artisanale.

Ces griefs ne peuvent évidemment pas être balayés d'un revers de main. Une mutation des traditions locales va s'opérer. Certains drames ont dû se jouer, mais pourquoi n'insister que sur les effets pervers ? Pourquoi ne jamais titrer sur les aspects positifs ?

Comme l'écrit Pascal Bruckner dans son livre *Le fanatisme de l'Apocalypse* (2011), « les films militants ne sont généralement que des réquisitoires contre la méchanceté des hommes » (voir les productions de Al Gore ou de Yann Arthus-Bertrand par exemple). À méchanceté, on pourrait ajouter inconséquence, inconscience et même, pour certains, appât du gain. C'est à cette corde sensible que s'est attaqué le réalisateur Hubert Sauper dans son film *Le Cauchemar de Darwin*, sorti dans les salles de France en mars 2005.

3 Polémique autour du film *Le Cauchemar de Darwin*

Dans son film, une allégorie militante, le cinéaste, Hubert Sauper, veut montrer les effets de la substitution d'une économie locale vers une économie mondialisée. Il apporte son point de vue sur des faits observés qui invitent à s'interroger sur la durabilité du système, sur son coût social et environnemental. Selon sa démonstration, les effets négatifs de la commercialisation de la perche du Nil l'emportent largement : destruction d'emplois (un emploi en usine détruirait huit emplois traditionnels) et accentuation de la malnutrition (carence en protéines, les prix trop élevés interdisant aux plus démunis l'achat de poisson). Ainsi, le cinéaste exploite le dénuement des communautés villageoises riveraines du lac, survivant par la consommation des déchets des usines de conditionnement du poisson. Les profits vont à l'État, aux acteurs privés à capitaux européens ou asiatiques, aux transporteurs aériens et aux filières de la distribution européenne, débouché essentiel des filets de poisson. Parallèlement, le film est truffé

4. Ce n'est, en principe, pas faux, sauf que la quasi-totalité des perches est traitée par les usines pour l'exportation et que les poissons fumés représentent peu de chose.

de clichés. Ainsi, toujours prisonnière d'un schéma néocolonial, l'Afrique se cantonne au rôle de fournisseur de matière première, ici alimentaire (figure 3). Enfin, aux modifications économiques, liées directement à la pêche, s'ajoutent les effets des trafics divers (le trafic d'armes est suggéré mais jamais prouvé), une généralisation du sida dans les communautés de la périphérie du lac favorisée par le développement de la prostitution. H. Sauper ne cache d'ailleurs pas ses intentions puisqu'il affirme lors d'une interview : « On ne trouverait pas de perche du Nil dans nos supermarchés s'il n'y avait pas de guerres en Afrique ⁵. »



FIGURE 3 – Circuit résumé de la commercialisation de la perche du Nil. Flèches rouges : exportation des filets vers les pays du nord, principalement l'Union européenne; flèches bleues : commercialisation locale qui touche à la fois les jeunes non travaillés par les usines et les restes reconditionnés (têtes fumées, peaux roulées et fumées, extraction d'huile après cuisson des viscères...) après que celles-ci aient levé les filets

Alors le lac Victoria est-il réellement malade de la perche du Nil comme le prétend le cinéaste. À y regarder de plus près, l'aspect écologique est juste survolé et les commentaires sont souvent erronés. Ainsi, on affirme que la perche du Nil est la cause de l'eutrophisation du lac alors que le phénomène est antérieur à l'introduction du prédateur (voir chapitre 8, « Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé? Quelles en ont été les conséquences? »). L'approche économique est, elle aussi, caricaturale et elle ne peut se limiter à dénoncer le seul intérêt du Nord en laissant de côté les retombées de l'essor de

5. Propos cités (p. 8-9) dans le dossier préparé par Françoise et Jean-Paul Eckstein, à l'occasion des « Rencontres cinématographiques d'Alsace » de novembre 2005, où le film fut présenté.

la pêche sur le pouvoir d'achat des communautés riveraines. La malnutrition dans le secteur de Mwanza, dont parle également le documentariste, n'est pas démontrée (voir dans ce chapitre, § 4, « Exportation de poissons et alimentation des communautés riveraines »). Enfin, le fil rouge de ce film est le trafic d'armes. Mais H. Sauper ne fait que suggérer ce négoce. S'il en avait eu des preuves, il ne se serait certainement pas privé de les montrer, et plusieurs contre-enquêtes n'ont pas réussi à prouver qu'un tel trafic couvre le transport des filets de poisson. Qui plus est, lorsque H. Sauper attaquera F. Garçon en diffamation, le tribunal rejettera la thèse du troc armes contre poisson.

Pour étayer son discours, le réalisateur ne prend en compte que des articles, la plupart anciens, où sont dénoncés les « ravages » des *Lates* sur la faune des poissons endémiques. Parmi ces scientifiques, un certain nombre sont d'ailleurs revenus sur leurs affirmations initiales. Le biologiste américain Les Kaufmann a une solide réputation concernant le lac Victoria, mais la lecture de la contre-enquête de F. Garçon (2006) révèle une certaine manipulation. Il semble, selon lui, que, dans le dossier de presse, ne figure qu'une traduction réduite, parfois approximative, du texte original de l'Américain. Même si L. Kaufmann apporte globalement son appui au film, la version française, ainsi amputée, cache le constat selon lequel l'industrialisation de la pêche a largement profité, même inégalement, aux riverains du lac. Le scientifique écrit même : « Ce dont je peux témoigner, c'est que les projets initiaux de l'Union européenne et de la Banque mondiale, à propos du lac Victoria, sont plutôt bons » (cité par Garçon, 2006). Néanmoins, comme solution aux besoins alimentaires du pays, L. Kaufmann reste un fervent défenseur d'une intervention publique massive, que la Tanzanie a déjà connue sous Julius Nyerere, et stigmatise l'intervention privée⁶.

Eirik G. Jansen est la deuxième caution scientifique de H. Sauper. Pour cet économiste norvégien, la consommation de poisson a décliné autour du lac en raison, notamment, de la priorité accordée à l'exportation des filets de perche (Jansen *et al.*, 1999). Pire, constate-t-il : « Les études montrent également que dans de nombreuses communautés autour du lac, près de la moitié des enfants souffrent de malnutrition ». Or, lorsqu'elle existe, nous savons que la malnutrition a toujours existé dans la région et qu'il n'est pas démontré qu'elle ait été accentuée depuis que l'économie s'est essentiellement tournée vers l'exportation de la perche d'autant que la pêche des tilapias et surtout des *dagaa* a notablement augmenté. Or ces deux espèces sont consommées avant tout localement. Un autre argument fort d'E.G. Jansen concerne le déséquilibre constaté sur le marché du travail, entre hommes et femmes. Auparavant, les femmes servaient d'intermédiaires entre les pêcheurs et le marché. Désormais, le quasi captage des captures par l'industrie de filetage les prive de leur activité et inverse ainsi le marché au profit des pêcheurs qui traitent directement avec les usines. N'oublions pas cependant que la majorité des emplois fournis par les usines de filetage est dévolue aux femmes. Est-ce une reconversion ou une véritable perte d'activité ? Jansen ne dit rien à ce

6. Concernant l'intervention publique, Jacques Giri (africaniste reconnu, spécialiste des questions de développement) estime tout au contraire qu'en Tanzanie la prospérité a déserté le pays le jour où Julius Nyerere a obligé ses paysans à se regrouper en *ujamaa villages* et à cultiver collectivement les terres de l'*ujamaa*. Il considère que les résultats de cette collectivisation à la Mao, unique en Afrique, ne se sont pas fait attendre et que le revenu par tête a été divisé par deux en dix ans et qu'il a fallu importer de la nourriture. À sa mort, cette politique a été abandonnée et depuis une vingtaine d'années la Tanzanie a retrouvé le chemin de la croissance, même si celle-ci est encore lente (Giri, 2006).

propos. Mais d'autres ont leur opinion et pensent que le secteur informel, préconisé par E.G. Jansen, n'est bien souvent qu'un débouché forcé et involontaire (Trani, 2006). En conclusion, cet « avocat des petits boulots » comme le qualifie F. Garçon (2006) émet des hypothèses qui se révèlent peu fiables. Il n'est qu'à circuler dans les différents débarcadères pour voir que le traitement et le commerce des *dagaa* est actuellement une activité importante qui constitue une source d'alimentation et de rémunération non négligeable.

On voit mal pourquoi l'exploitation de la perche du Nil est seule responsable de la misère des populations. Quoi qu'il en soit, la critique de la mondialisation en décrivant un environnement de pauvreté et de misère est diablement efficace... et beaucoup se sont fait prendre. De plus, jamais à court de combat, mettant en avant leur courageuse prise de position bien-pensante, quelques militants ont également trouvé là l'occasion de montrer leur solidarité en lançant un ordre de boycott. Mais solidarité envers qui ? C'est là que le bât blesse ! Il s'est, en définitive, trouvé peu d'Africains pour leur emboîter le pas. Après tout, pour aider les populations locales, faut-il prôner le boycott d'un produit qui les fait vivre ? C'est la bataille des grands donneurs de leçons qui décident pour les pauvres. C'est montrer bien du mépris en laissant croire que les Africains ne peuvent décider pour eux-mêmes.

En définitive, si elle fut longue à se dessiner, la supercherie sous-jacente au film a, néanmoins, fini par être dénoncée. Dans son article « Contre-enquête sur un cauchemar », Jean-Philippe Rémy (*Le Monde*, 4 mars 2006) dresse un réquisitoire sans appel et affirme que Mwanza profite très largement du succès de la perche. D'ailleurs, à propos de l'idée que les pays riches puissent cesser d'acheter de la perche, l'avocat James Njelwa (défenseur des pêcheurs contre les industriels de la pêche) n'hésite pas à se prononcer : « Mais ils sont fous ! Ils veulent nous condamner à la pauvreté ? ». C'est une réponse catégorique à ceux qui ont appelé à un boycott de la perche sans s'interroger sur le bien-fondé et les conséquences d'une telle mesure, si ce n'est, encore et toujours, pour se donner bonne conscience.

Certainement vexés de s'être ainsi « fait berner », plusieurs journalistes ont également mené une contre-enquête, pour arriver à la même conclusion ou du moins mitiger leurs précédents éloges. S'en est alors suivie la règle des « 3 L », énoncée par le journaliste Jean-François Kahn : « Je Lèche, je Lâche, je Lynche. » Quelle transition dans les titres. Après les éloges on peut ainsi lire quelques titres évocateurs dans la presse française : « Polémique sur le cauchemar de Darwin » (Didier Péron, *Libération*, 18/02/2006), « C'est Darwin qu'on assassine » (Sylvie Briet & Laure Noualhat, *Libération*, 01/03/2006), « Le cauchemar de Darwin, une supercherie » (Jean-Philippe Rémy, *Le Monde*, 04/03/2006), « Le bobard de Darwin » (Antonio Fischetti, *Charlie Hebdo*, 15/03/2006), « Darwin ou le malentendu documentaire » (Michel Guérin & Jacques Mandelbaum, *Le Monde*, 28/03/2006), « Voyage au bout du cauchemar de Darwin : reportage en Tanzanie » (Antonio Fischetti, *Charlie Hebdo*, 17/05/2006), « Le cauchemar de Darwin : info ou intox ? » (Anne Crignon, *Le Nouvel Observateur*, 07/06/2006), « Darwin, un documenteur » (Sylvie Briet, *Libération*, 26/11/2006)⁷.

7. Une liste, sinon exhaustive, du moins très complète pourra être trouvée dans le livre fort bien documenté de F. Garçon (2006).

Cette polémique a depuis fait long feu. Plus personne ne songe actuellement à la perche du Nil. Le film et le débat qu'il a suscité auront néanmoins eu le mérite de faire connaître au moins une espèce africaine de poisson et de montrer qu'il fallait souvent avoir un regard critique à l'égard des informations qui nous sont fournies et dont l'authenticité dépend largement de ceux qui nous les livrent.

Comme moralité, nous pouvons faire nôtre les propos de Christine Deslaurier qui, à propos du film, conclut : « Finalement, de ce juste plaidoyer contre les travers de la globalisation on peut retenir que pas plus les images que les discours ne se suffisent à eux-mêmes pour dire la complexité du monde. Montrer n'est pas expliquer et, *a fortiori*, voir n'est pas forcément comprendre » (Deslaurier, 2006).

Il faut, néanmoins, se demander si l'exportation de filets de perches et la mutation constatée de la perche artisanale n'ont pas eu un impact sur l'alimentation des communautés locales et n'ont pas accéléré les phénomènes de malnutrition.

4 Exportation de poissons et alimentation des communautés riveraines

En matière de pêche, scientifiques et gestionnaires ont mis l'accent sur l'optimisation du volume des captures et de la commercialisation. Mais, on s'intéresse assez peu à une question pourtant essentielle : comment améliorer les conditions de vie des communautés de pêcheurs par un meilleur partage des profits ?

Économiquement, la perche du Nil semble être le poisson le plus intéressant pour les pêcheurs. Geheb *et al.* (2008) relatent que dans leurs enquêtes, les pêcheurs considèrent que les usines de filetage ont un impact positif sur leurs activités. Elles proposent un meilleur prix que le marché local, garantissent une vente rapide, paient cash, et absorbent plus de poissons que le marché local ne pourrait le faire. De fait, les usines privilégient les *Lates* de grande taille alors que le marché local absorbe les *Lates* de plus petite taille, les tilapias et les *dagaa*.

L'accroissement des activités de pêche a également suscité le développement d'une abondante sous-traitance, en matière de filets, de construction de bateaux, de réparation de moteurs, de fourniture d'appâts, de restaurants et de bars, etc.

Cependant, la question selon laquelle le poisson exporté serait responsable de la malnutrition constatée dans les populations riveraines a suscité beaucoup de débats. Ainsi, des mouvements altermondialistes ont dénoncé l'exportation de perche du Nil et ont affirmé que ce commerce entraînait une famine ou une malnutrition des populations riveraines.

Dans la région, Kirema-Mukasa & Reynolds (1991) furent les premiers à développer l'idée que l'exportation de poissons contribuait à l'insécurité alimentaire. Une idée reprise par la suite sur le mode dramatique pour dénoncer les exportations de perche du Nil vers l'Europe (Abila, 2003). En l'absence d'informations documentées sur l'état des populations, de telles assertions sont évidemment largement spéculatives. Si, de toute évidence, on rencontre des signes de malnutrition autour du lac Victoria, il n'est en rien démontré qu'il existe une relation directe avec l'exportation de poissons (Geheb

et al., 2008). Selon eux, cette malnutrition toucherait surtout les enfants (40 % en moyenne, 27 % au Kenya et jusqu'à 55 % en Tanzanie). Leur enquête met également le doigt sur le fait que, si la malnutrition des enfants est effectivement inacceptable, elle n'est pas tant liée à la présence ou l'absence de poissons, mais au fait que les pêcheurs sont enclins ou non à partager les produits de leur pêche du jour avec leur famille.

On peut donc discuter l'intérêt d'exporter la perche du Nil et sur le retour économique de ce business pour les pêcheurs, mais le fait est que depuis quelques décades, les captures totales en poissons se sont largement accrues. Vers le milieu des années 2000, rappelons-le, on pêchait de l'ordre d'un million de tonnes, toutes espèces confondues, soit environ 10 fois plus qu'avant la prolifération des *Lates*. Un quart de cette pêche concerne les tilapias, consommés sur place. Quant aux perches, celles de petite taille alimentent aussi le marché local. Si on ajoute les crevettes et les *dagaa*, il est clair que la disponibilité en poissons est là. La question tient alors probablement plus aux capacités économiques des familles de l'acheter que de sa disponibilité.

On peut estimer que le progrès économique n'a souvent touché qu'une petite proportion des acteurs de la pêche, notamment les commerçants capables d'accéder aux marchés de l'exportation vers l'Europe, l'Asie ou les USA. Il semble néanmoins que, d'une manière générale, les conditions de vie se sont améliorées pour les populations vivant au bord du lac (Njiru *et al.*, 2005). Seulement, ce progrès s'est accompagné d'un profond remaniement des métiers puisque la pêche artisanale est, désormais, consacrée presque exclusivement à l'approvisionnement des usines, qu'il s'agisse de production de filets (*Lates*) ou de farine de poissons (carcasses de *Lates*, *dagaa*).

Prétendre que l'introduction du *Lates* n'a eu aucun impact sur la faune locale et sur le fonctionnement du lac serait un mensonge, mais cautionner son rôle d'exterminateur et surtout de vecteur de la misère environnante est tout aussi inexact.

Références

- Abila, R.O., 2003. Fish trade and food security : are they reconcilable in Lake Victoria ? : 128–153. In : *FAO, Report of the Expert Consultation on International Fish Trade and Food Security*. Casablanca, Morocco, 27–30 January, 2003. FAO Fisheries Report No. 708, Food and Agricultural Organization, Rome, Italy.
- Bruckner P., 1983. *Le sanglot de l'homme blanc*. Édition de Poche, 309 p.
- Bruckner P., 2011. *Le fanatisme de l'Apocalypse. Sauver la Terre, punir l'Homme*. Grasset, Paris, 280 p.
- Deslaurier C., 2006. Le cauchemar de Darwin, note critique. *Politique Africaine*, 98 : 206–208.
- Garçon F., 2006. *Enquête sur Le Cauchemar de Darwin*. Flammarion, Paris, 266 p.
- Geheb K, Kalloch S., Medard M., Nyapendi A.-T., Lwenya C. & Kyangwa M., 2008. Nile perch and the hungry of Lake Victoria : Gender, status and food in an East African fishery. *Food Policy*, 33 : 85–98.
- Giri J., 2005. Le cauchemar de Darwin. *Afrique Contemporaine*, 3, 215 : 243–246.
- Kaufman L., 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems. The lessons of Lake Victoria. *BioScience*, 42, 11 : 846–858.
- Kirema-Mukasa C.T. & Reynolds J.E., 1991. *Marketing and consumption of fish in Uganda*. FISHIN Notes and Records : Occasional Papers No. 4. FISHIN ; FAO/UNDP Project UGA/87/007 ; Republic of Uganda ; United Nations Development Programme ; Food and Agricultural Organisation of the United Nations, 1991.

Molony T., Richey L.A. & Ponte S., 2007. 'Darwin's Nightmare' : A Critical Assessment. *Review of African Political Economy*, 34, 113 : 598-608.

Njiru M., Waithaka E., Muchiri M., van Knaap M. & Cowx I.G., 2005. Exotic introductions to the fishery of Lake Victoria : What are the management options ? *Lakes & Reservoirs : Research and Management*, 10 : 147-155.

Reynolds J.E. & Greboval D.F., 1988. *Socio-economic effects of the evolution of Nile perch fisheries in Lake Victoria : a review*. FAO, CIFA Technical Paper, 17, 148 p.

Trani, J.-F., 2006. L'économie informelle est la voie pour un développement à l'africaine : 370-375. In Courade, G. (Ed.), *L'Afrique des idées reçues*. Belin, Collection Mappemonde, Paris, 400 p.

Chapitre 12

Les méthodes de pêche : un siècle d'évolution

Les méthodes de pêche traditionnelles souvent consommatrices de main d'œuvre, permettaient des captures suffisantes pour nourrir les populations riveraines souvent peu nombreuses. Chaque technique était adaptée aux espèces de poissons recherchées. Au début du XX^e siècle, l'expansion démographique ainsi qu'une immigration multi-ethnique, pour la mise en valeur du bassin du lac Victoria, modifièrent profondément la demande en poisson et les pratiques de pêche. La transformation du système d'exploitation va être rendue possible par l'arrivée sur le marché de filets en fibres synthétiques, plus efficaces et nettement plus solides. On ignorait alors que s'amorçait un processus de transformation du système lacustre qui allait se poursuivre jusqu'à nos jours, avec l'apparition de nouvelles techniques supplantant progressivement les pratiques anciennes.

★

Les archives concernant les communautés de pêcheurs et les méthodes de pêches employées autour du lac Victoria sont assez rares. Les témoignages sont plus abondants dès le début du XX^e siècle. Les premiers explorateurs, à l'image de Speke, ont en effet donné quelques descriptions sommaires dans leurs carnets de voyage, des engins de pêche utilisés. Ces méthodes traditionnelles ont désormais presque toutes disparu, mais nous en avons de bonnes descriptions dans les écrits de Roscoe (1911), de Graham (1929) ou de Worthington & Worthington (1933).

1 Les pirogues traditionnelles

Jusqu'au début du XX^e siècle, il existait deux formes d'embarcation construites avec des planches ajustées et cousues rehaussant une quille monoxyle généralement débitée dans un « iroko » (*Milicia excelsa*, dénommé *muwule* en langue locale ; voir également encadré « Pirogues, croyances et rituels chez les *baganda* »). L'avantage de ce bois est d'être relativement malléable après l'abattage, puis de durcir au contact de l'eau.

La plus grande pirogue, que les *baganda* appelaient « pirogue Ouganda » (figure 1), servait essentiellement au commerce à longue distance et, selon les coutumes d'alors, à la guerre !



FIGURE 1 – Grande « pirogue Ouganda » utilisée pour le commerce à longue distance (© E.B. Worthington)

La coque d'une telle pirogue est creusée dans un tronc pouvant atteindre jusqu'à 18 mètres de long. À l'avant, une projection de bois d'un peu plus d'un mètre fait fonction de béliet en cas d'utilisation guerrière (figure 2). Roscoe précise que cette proue est ordinairement décorée de plumes de queue de perroquet et de cornes d'antilope. Les côtés sont peints à l'aide d'une argile rouge qui mélangée à de l'huile ou de la bière devient très dure et indélébile. Cette argile sert de plus à étanchéifier les raccords entre les différentes parties de l'embarcation. Celle-ci, propulsée par 25 à 30 payeurs selon la taille de la pirogue, peut transporter plus de 500 kg de fret en plus de l'équipage.



FIGURE 2 – Gravure (colorisée) parue dans le livre d'Henry Morton Stanley (1841-1904), *Through the Dark Continent*, édité à Londres en 1878, représentant une bataille navale livrée en 1875 sur le lac Victoria entre les *baganda* et les *vovuma*

La seconde pirogue, « pirogue commune » (figure 3), de plus petite taille, est essentiellement utilisée par les pêcheurs pour les trajets courts lorsque les eaux sont peu profondes. On se sert également de ce type d'embarcation dans les rivières. Ces pi-

rogues mesurent environ six mètres de long et un mètre de large. Leur fond est plat pour permettre un éventuel transport du bétail.



FIGURE 3 – « Pirogue commune » employée pour le commerce à courte distance et pour la pêche (© E.B. Worthington)

Pirogues, croyances et rituels chez les *baganda*

Résumé de textes publiés par John Roscoe (1911) et Claude Mercier (2002)

L'abattage des arbres réclame la réalisation d'un rituel. Dans chaque arbre réside un *esprit*, qui peut être celui d'un héros valeureux ou d'ancêtres vénérés. Chaque arbre porte le nom de l'*esprit* qu'il héberge qui est le nom qu'il portait du temps de son vivant. Ce nom sera également celui que portera la pirogue. Un spécialiste religieux^a était consulté afin de connaître le moment propice pour abattre l'arbre, puis des sacrifices étaient offerts à l'esprit de l'arbre : une chèvre ou une volaille, de la bière de banane et quelques cauris^b. Les charpentiers de marine devaient s'abstenir de toute relation sexuelle tant que le débitage complet de l'arbre et le façonnage des bordages n'étaient pas complètement terminés. Une fois l'arbre abattu, la construction commence par le façonnage de la quille. Vient ensuite le travail de taille des bordages et bancs de nage effectués à l'herminette. Des trous distants de 2,5 centimètres sont percés sur le pourtour des bordages et sur la partie de la quille qui les reçoit, à l'aide d'un poinçon chauffé au rouge. Ces trous servent à coudre avec une fibre végétale, les bordages entre eux puis les bordés et la quille. Cette fibre est mouillée pour l'assouplir et se rétracte en séchant, resserrant d'autant les coutures. L'avant dernier bordage, fixé à la proue, est recourbé dans sa partie extérieure (de chaque côté de la pirogue) comme des cornes taurines, vers l'arrière de l'embarcation. Ces excroissances serviront à tirer la pirogue à terre. Aucun clou ni aucune cheville n'entre dans la fabrication de ces pirogues.

Le fond de la pirogue est parfois revêtu d'un plancher fait de lames de bois. Les pagaies sont taillées dans un bois différent du reste de la construction et léger. La pelle de la pagaie est très profilée et mesure 25 centimètres de long sur la

moitié de large avec un manche d'environ 80 centimètres. L'homme de poupe gouverne à l'aide d'une même pagaie et donne également le rythme. Les « gens du lac » du royaume du Buganda n'ont jamais adopté la propulsion à la voile et peuvent pagayer durant huit à dix heures d'affilée. Ils ont toujours navigué à vue des côtes, et la partie centrale du lac leur était inconnue.

La réalisation d'une grande « pirogue baganda » peut demander jusqu'à six mois de travail. Une cérémonie rituelle est alors effectuée lors de la mise à l'eau. Ce cérémoniel, très développé, commence avec la construction d'un temple dédié à l'*esprit* de la pirogue. Des sacrifices d'animaux, des offrandes de sang, de bière et de banane sont dédiés à l'*esprit*, puis un voyage au temple de *Mukasa* (dieu du lac) sur l'île Bubembe de l'archipel Ssese^c était effectué pour lui rendre grâce et demander sa protection. Ce rituel est très simplifié pour les pirogues ordinaires. Si cette pirogue est destinée à la pêche, le propriétaire de la pirogue tue un poisson à l'intérieur de celle-ci et l'arrose du sang de l'animal, avant même qu'elle n'ait été mise à l'eau. Un bateau ne doit jamais être tiré au sec là où il a été mis à l'eau, sous peine de risquer de mal pêcher et surtout de couler.

a. Roscoe : 385. Roscoe était ecclésiastique : il joue, ici, le rôle d'intercesseur entre l'homme et l'esprit comme « l'homme médecine local ».

b. Le cauri (*Cypraea moneta*) est une variété d'un coquillage tropical des océans indien et pacifique. Utilisé comme monnaie, il continue aujourd'hui à être utilisé comme décoration et objet de divination. Ce coquillage a été utilisé au cours des âges comme instrument de circulation pré-monnaire. Répandu par les marins arabes et européens dès le X^e siècle, ce coquillage était utilisé comme monnaie dans une grande partie de l'Afrique.

c. Archipel ougandais, constitué d'une quarantaine d'îles, situé au nord-ouest du lac Victoria. Dans les temps anciens, ces îles constituaient l'un des plus importants centres spirituels de la région.

2 La pêche et les engins de pêche traditionnels avant 1930

Le poisson constituait la nourriture de base des populations les plus pauvres, mais n'était pour autant un aliment dévalorisé puisqu'il figurait en bonne place dans les repas du *kabaka*¹ et des différents chefs traditionnels et administratifs. Aucun interdit ne pèse apparemment sur la consommation du poisson, hormis celui inhérent à l'appartenance totémique de tel ou tel consommateur. Le respect de cet interdit n'est exercé toutefois que de façon ponctuelle et sporadique :

« Chez le *muganda*, une loi primitive stricte, [...] dans son énoncé du moins, est venue accentuer la séparation entre les tribus et faire de la tribu une chose sacrée : le *muziro* (totem) ne se mange pas, et ce, sous peine de mort. Quiconque le mange tombe dans une maladie de langueur caractérisée par la desquamation de la peau et un tremblement nerveux » (Gorju, 1920 : p. 269-270).

Plusieurs rites ou cérémonies, liés à la pêche, sont dédiés au dieu du lac, *Mukasa*, auquel on attribue la réussite ou non de la pêche (voir encadré « *Mukasa*, le dieu du lac »).

1. Le nom de *kabaka* est donné aux rois du Buganda depuis le XV^e siècle.

Mukasa, le dieu du lac

Résumé de textes publiés par John Roscoe (1911) et Claude Mercier (2002)

Dans la communauté des pêcheurs, il existe des rites profondément ancrés qui mettent en scène les esprits de l'eau dont il faut gagner les faveurs afin de réaliser de bonnes prises et de se prémunir des dangers. S'ils négligeaient ce rite, les pêcheurs seraient châtiés la fois suivante par de mauvaises prises.

Mukasa^a est le dieu du lac. Il est donc, à ce titre, le dieu des pêcheurs, mais également le plus important dieu du panthéon des *baganda*. Il est celui qui contrôle les tempêtes et la pluie, la croissance et fertilité des poissons du lac, guide les piroguiers vers les routes les plus sûres et il est même lié à l'heureux augure de la naissance de jumeaux. Les pêcheurs et leurs familles sont tenus de respecter certains rites. Par exemple, les familles de pêcheurs ne doivent se laver que dans le lac et les pêcheurs doivent vivre séparés de leurs femmes tant que les engins de pêche sont en construction ou immergés. En outre, il n'est pas permis de dire que l'on va pêcher ou que l'on a mangé du poisson.

Avant de partir, les pêcheurs se procurent des herbes auprès des prêtres de *Mukasa*. Celles-ci sont conservées dans un récipient embarqué sur chaque pirogue : le *kiongo*. Si la pêche n'est pas bonne, on suspecte qu'une infraction a été commise par l'un des pêcheurs. On offre alors une partie de ces herbes à *Mukasa* en les répandant dans les eaux du lac et en prononçant des phrases rituelles telles que : « Ô *Mukasa* ! nous ne t'offenserons plus jamais, le fautif a été trouvé, donne ! », ou : « Seigneur, pardonnez-moi, j'ignorais que cette faute avait été commise ». Après toute bonne pêche, le propriétaire de la pirogue fait une offrande à l'esprit de celle-ci.

a. Dans le sud-ouest du lac (chez les Kimwani), il est également rendu hommage, selon des rites à peu près similaires, à un esprit d'un nom très proche, *Mugasha* (Sutton, 2009).

Suivant les espèces et les quantités de poissons recherchées, ou selon les saisons, la pêche se pratique de façon individuelle ou collective. Dans un cas comme dans l'autre, les techniques et engins utilisés sont différents (figure 4).

2.1 Les pêches collectives

Traditionnellement, lors des pêches collectives, les riverains utilisaient des sennes, des nasses, des pièges voire même des ichtyotoxiques. Ces engins, généralement de grande taille, étaient fabriqués avec des fibres de papyrus pour les mailles ou avec d'autres végétaux pour les ralingues.

Deux types de sennes étaient utilisés lors de ces pêches collectives :

- **Senne de plage (*kilagala*)**, longue au minimum de 300 mètres. Les mailles sont nouées en tiges de papyrus (*Cyperus papyrus*) tressées. Sa mise en oeuvre nécessite l'emploi d'une pirogue et d'au moins deux hommes. La senne est normalement la propriété d'un seul pêcheur. La répartition des poissons se



FIGURE 4 – Pêches traditionnelles sur le lac Victoria. De gauche a droite et de bas en haut. Barrage et déversoirs permettant de recueillir les poissons avec des nasses (© C.F. Hickling); paniers à poisson et pièges utilisés dans les déversoirs (© C.F. Hickling); *obalala*, barrage de bambous (voir texte § « 2.1.2 Pièges clos passifs ») (© M. Graham); filets maillants, démaillage des poissons au débarcadère (© M. Graham)

fait de façon égalitaire entre les participants de la pêche, mais une part est néanmoins réservée au chef.

- **Senne tournante (*nindwe* ou *kabugu* pour les plus grandes)**, constituée de plusieurs petits filets raboutés les uns aux autres (en principe une douzaine). La partie centrale correspond à la plus grande chute, les quatre filets situés de chaque côté allant en s'affinant progressivement. Les mailles sont nouées en tiges de papyrus tressés. Cette pratique nécessite l'emploi d'au moins deux pirogues, chacune décrivant un demi-cercle pour dévider le filet en partant de la partie centrale, avant de se rejoindre. La senne est remontée progressivement à bord, en tirant sur ses bras et ralingues. La répartition du poisson se fait de façon identique à celle évoquée précédemment.

2.1.1 Nasses

Lorsqu'il s'agit d'une pratique collective, les nasses utilisées sont de grande dimension et diffèrent selon qu'elles sont utilisées au large ou au bord du lac :

- ***mwezi wa magala*** : nasse de grande dimension utilisée au large (figure 5), de forme conique, haute de 1,5 à 2 m. Cette nasse est divisée en deux parties ajustées l'une dans l'autre. La partie la plus grande, de forme conique resserrée, est celle qui sert de réceptacle aux poissons. La seconde partie, de la forme d'un entonnoir, s'emboîte dans la partie précédente. Ces nasses sont placées, ouverture vers l'amont, face au courant. Le poisson est poussé à l'intérieur de la nasse, *via* l'entonnoir, dans la partie qui sert de réceptacle et ne peut retrouver

le chemin de sortie. Les nasses sont reliées en chapelet par un cordage, chacune d'entre elles étant lestée par des pierres placées à l'intérieur. Les pêcheurs les laissent immergées tant qu'il n'est pas utile de les réparer, mais les visitent journellement. La durée de vie des nasses est de quatre à six mois pour les nasses végétales. Une variante est le *kongola*, grande nasse en vannerie utilisée dans la région de Mwanza (Tanzanie).

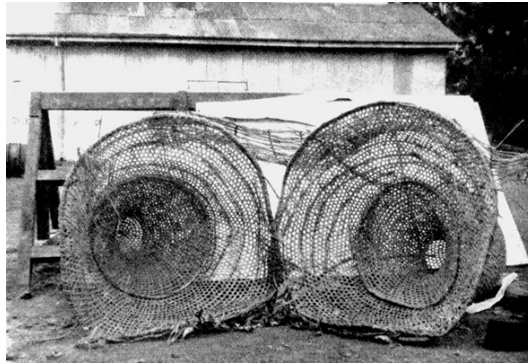


FIGURE 5 – *mwezi wa magala* ou *usambo* de la côte est du lac (Budu Coast) (©M. Graham, 1929 : 98)

- **Ntumba** : nasse utilisée dans des eaux peu profondes littorales dont les caractéristiques sont identiques à celles indiquées pour les *mwezi wa magala*. Leur corps est cependant plus allongé. Ces nasses sont immergées le long des berges dans la zone de papyrus et de roseaux, et sont placées dans les chenaux qu'emprunte le poisson. Elles visent particulièrement les gros poissons venus frayer. Le partage de la pêche est fait de façon égalitaire entre pêcheurs, mais une part est réservée au *mutaka* (le chef du village). Une variante est le *ngono*, petite nasse utilisée dans la région de Mwanza (Tanzanie).

2.1.2 Pièges clos passifs

Une troisième technique de pêche, pratiquée en eau côtière, est celle du piège clos passif ou abri artificiel, exploitant l'instinct de protection des espèces. Ce piège est appelé *ngogo* (Hickling, 1961). Ce piège est confectionné avec des tiges de papyrus tressées pour constituer une enceinte flottante de grande surface (figure 6). Cet enclos est posé pour former un cercle que les pêcheurs replient progressivement sur lui-même de manière à concentrer les poissons emprisonnés au milieu. Lorsque l'espace est suffisamment petit, les poissons sont récupérés à l'aide d'un panier. Comme il s'agit d'un engin flottant, les poissons capturés sont généralement de petite taille comme les *Haplochromis* sp., ou les sardines du lac (*Rastrineobola argentea*). Les poissons se concentrent autour de ces amas de papyrus car ils constituent à la fois un abri contre les prédateurs et attirent nombre d'invertébrés dont sont friands les petits poissons.

Une autre technique consiste à utiliser les barrages fixes nommés *kek* ou *obalala* (figure 4). Les *kek* (figure 7) sont constitués de branchages, peu serrés les uns aux autres, qui laissent passer les poissons les moins gros. Pour les intercepter, les pêcheurs installent



FIGURE 6 – Petit *ngogo* employé près du bord dans un espace libre de papyrus et de roseaux. Cet engin flotte sur l'eau. Les pêcheurs le replient sur lui-même afin que les poissons soient conduits dans un cercle de plus en plus petit où ils sont capturés avec les paniers que tiennent les pêcheurs (carte postale, collection C. Lévêque)

des nasses à intervalles réguliers. Les *obalala* sont basés sur le même principe, mais ici le barrage est constitué de bambous étroitement serrés les uns contre les autres afin de former une barrière infranchissable, ou presque, pour les poissons. La forme des *obalala* dessine des séries de chambres avec des entrées étroites dans lesquels les poissons pénètrent et ne peuvent ressortir. Les poissons ainsi piégés sont récupérés grâce à des haveneaux de grande taille nommés *oluera*.



FIGURE 7 – *kek* en pêche sur la rivière Miriu, affluent du lac Victoria, 1927-28. Le cliché a été pris lorsque les villageois de la rive la plus proche, auxquels la moitié du barrage appartient, récoltent les poissons dans les nasses situées à gauche du *kek*. Ils en profitent pour effectuer quelques réparations à la structure (© E.B. Worthington)

2.1.3 Ichtyotoxique

Les pêcheurs utilisent une herbe qu'ils appellent *mukulu* (non identifiée). Le principe de cette pêche consiste à introduire le végétal *mukulu* préparé par broyage (d'autres préparations peuvent être à base de décoctions) et conditionné sous forme de boulettes mélangées à de la terre. Ces boulettes sont ensuite jetées dans les trous d'eau et mares résiduelles, isolés du lac lorsque celui-ci est très bas. Selon les plantes utilisées, les poissons paralysés ou asphyxiés remontent à la surface et sont facilement récupérés.

Cette méthode traditionnelle est la même que celle que l'on observe de nos jours dans la plupart des pays africains.



FIGURE 8 – Une euphorbe candélabre (*Euphorbia candelabrum*) dont les feuilles sont parfois utilisées pour empoisonner certaines parties de rivière lors de pêches traditionnelles. Région de Kasese, Ouganda (© IRD / D. Paugy)

M. Graham a personnellement observé cette pratique dans les rivières de la région de Kimwani (nord-ouest du lac, Kenya) en utilisant des feuilles d'un *Euphorbia* en forme de candélabre (figure 8).

2.2 Les pêches individuelles

Plusieurs techniques de pêche individuelle étaient employées :

- **Ligne simple, palangrotte (*mulobi*)**, faite en fibres végétales d'aloès, avec de nombreux hameçons de faible taille appâtés avec des insectes ou des larves d'insectes. Le poisson mordant à l'hameçon transmet une secousse d'intensité variable à la ligne que le pêcheur tient à la main.
- **Palangre (*mugonja*)**, faite en fibres d'aloès ou de papyrus, appâtée avec des morceaux de poissons. La palangre est utilisée dans les eaux de faible profondeur (figure 15).
- **Nasses de petite dimension**. Parmi les nasses laissées en permanence dans l'eau, il en existe, en forme de poire, qui sont placées dans les marigots pour capturer des poissons de petite taille tels que les *Barbus* (figure 9). Un autre type de panier est également employé en eau peu profonde. Les pêcheurs marchent doucement dans l'eau et lorsqu'ils sentent un poisson sur le fond, il le coiffe rapidement avec ce panier puis l'attrape par l'ouverture pratiquée sur le haut

(figure 9). Cette technique est employée un peu partout en Afrique lors des pêches de décrue.

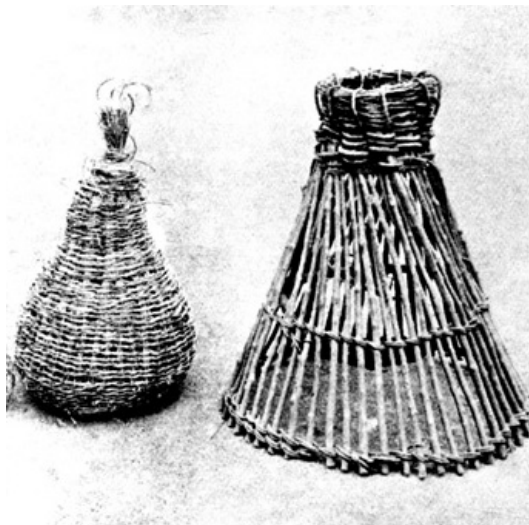


FIGURE 9 – Petite nasse en forme de poire pour attraper les petites espèces comme les *Barbus* (à gauche) et panier permettant de coiffer les poissons repérés dans le fond, puis de les récupérer par l'ouverture pratiquée sur le sommet (à droite) (© E.B. Worthington)

- **Harpons.** Armés de leur harpon, les pêcheurs parcourent les zones à papyrus et les plaines inondées. Les *Labeo* sont les plus recherchés. Cette pêche peut être pratiquée seule, mais les captures sont améliorées si elle est pratiquée par plusieurs pêcheurs.

2.3 La fin des pratiques traditionnelles

Parmi toutes les méthodes évoquées plus haut, dont la plupart sont mentionnées par Roscoe (1911), un certain nombre n'ont pas été observées par Graham (1929). Il se peut donc que certaines d'entre elles aient déjà disparu à la fin des années 20, époque à laquelle les filets maillants avaient déjà fait leur apparition, mais il est surtout probable que les deux auteurs n'ont pas fréquenté les mêmes lieux géographiques, ce qui pourrait expliquer en grande partie cette différence.

La plupart des techniques et engins employés se retrouvent dans de nombreuses autres contrées africaines, à quelques variantes près. Sous des contraintes d'exploitation plus ou moins similaires, les pêcheurs ont adopté des techniques congruentes. La pratique de la pêche ne relève pas du hasard et les engins sont conçus de façon appropriée et employés aux bons endroits, aux bons moments, pour les bonnes espèces. Cela nécessite une connaissance approfondie des mœurs et habitudes de la ressource. Cette faculté n'est pas spécifique aux *baganda* du lac Victoria, car elle est partagée avec tous les peuples pêcheurs dont l'économie dépend de l'exploitation des ressources aquatiques.

Selon les récits anciens qui semblent s'accorder sur ce point, les pêches, qu'elles soient collectives ou individuelles, ont toujours lieu dans une zone proche du village. On ignore pourquoi les pêcheurs ne s'éloignaient guère du village pour pêcher, puisqu'il n'existait pas de problèmes liés au droit sur l'eau, ou à une méconnaissance géographique. On sait en effet que les villageois pouvaient naviguer sur de très longues distances pour d'autres activités ce qui prouve qu'ils n'avaient pas peur de se perdre en s'éloignant.

Suite à l'explosion démographique que commence à connaître la région du lac Victoria au début du XX^e siècle, l'artisanat de la pêche subit une profonde mutation. De nouvelles pratiques de pêche vont être introduites et rapidement remplacer, puis détrôner les techniques anciennes. De nouveaux engins, tels que les filets maillants en lin tressé et de nouvelles embarcations à voile renforcent et complètent progressivement l'utilisation des engins et pirogues traditionnels qui, à terme, vont disparaître. Cette mutation est une réussite et les captures vont croître à un point tel que dès les années 1920, les premiers signes de surexploitation vont inquiéter les autorités locales.

3 Après 1930 : nouvelles pratiques et nouveaux engins de pêche

3.1 La propulsion par le vent

À l'origine, la propulsion vélique a été introduite au Buganda par les marchands arabes. Mais cette initiative est restée sans suite. La seconde expérience de construction d'un dhow propulsé par une voile, est tentée avec succès par Rafaeli Semaganda, un notable de l'île de Kome dans l'archipel Ssesse en 1902. Mais elle resta également sans suite.

Pourquoi une société ayant la connaissance et l'expérience du domaine aquatique, n'a-t-elle pas immédiatement saisi une telle opportunité ? Une des explications est qu'une technique, pour être adoptée, doit s'inscrire dans le processus coutumier de la société. Or, parmi les pratiques des baganda, l'exploitation de la force du vent, autrement dit la gestion de l'invisible, de l'impalpable, a toujours manqué (Mercier, 2002). Le voilier demandait, qui plus est, de repenser complètement la construction navale. La pirogue baganda, étroite et à fond plat, permet d'accoster un peu partout. Le dhow est de conception diamétralement opposée car il est équipé d'une quille assez haute et il est beaucoup moins effilé.

Un autre facteur important semble lié à la pratique nautique guerrière, constante au Buganda. En effet, la projection de la proue en forme de béliet des grandes pirogues, lieu d'expression identitaire du clan et du religieux, servant une stratégie nautique d'abordage, était incompatible avec les dhows.

Néanmoins, pendant la colonisation britannique, à partir de 1925, et sous l'impulsion d'une nouvelle population de pêcheurs, le nombre de dhows augmenta légèrement. En 1937, cent dhows étaient en service régulier sur tout le pourtour du lac Victoria, employant deux milles personnes. Mais survint alors la concurrence du rail et le développement du transport routier, ainsi que et l'introduction du moteur hors-bord.

Jusqu'au début des années 1950, l'usage de la voile est donc demeuré limité. Par la suite, cependant, on a commencé à utiliser de plus en plus de bateaux avançant à la voile, notamment lorsque les propriétaires ne sont pas assez riches pour posséder un moteur. Ces pirogues ne pratiquent pas une pêche spécialisée et restent localisées près des côtes.



FIGURE 10 – Dhow, sans quille, adapté à la navigation sur le lac Victoria. On reconnaît bien la voile latine triangulaire caractéristique, région de Kisumu, Kenya (© S. Magdalinski)

À l'heure actuelle, des artisans spécialisés produisent toujours, selon certaines traditions, de remarquables dhows adaptés aux conditions de navigation du lac Victoria. En moyenne, ces bateaux mesurent 11-12 mètres de long et 2,5-3 mètres de large. Ils possèdent une voile latine selon l'ancien style des boutres arabiques (figures 10 et 11). Mais contrairement à ces derniers, ils ne possèdent pas de quille pour pouvoir se déplacer dans les eaux côtières peu profondes et accoster dans les points de débarquement qui ne sont pas de véritables ports mais des zones abritées de faible profondeur.



FIGURE 11 – Les pêcheurs les moins riches n'ont souvent pas les moyens de s'acheter une voile manufacturée. Pour y remédier, ils fabriquent des voiles de fortune en cousant entre eux des sacs en plastique de récupération. À gauche (© IRD / D. Paugy), à droite (© C. Faudemay)

3.2 Les embarcations en planche

Dès le début du XX^e siècle, les entreprises guerrières ou les manifestations de prestige, nécessitant une flotte imposante, avaient perdu toute signification. L'administration britannique entreprit de saborder systématiquement la flotte de guerre, notamment pour empêcher le retour des populations vers les îles infectées par la trypanosomiasse. Seule subsistera la pirogue commune dont la construction sera quelque peu modifiée. Le secteur de la construction navale est repensé et les charpentiers utilisent désormais les planches, les clous et l'étoupe goudronnée pour l'étanchéité (figure 12). Les planches sont importées principalement de la République Démocratique du Congo, car les grands arbres droits qui bordaient les rives du lac ont été abattus pour la construction navale ou le fumage du poisson sans être replantés.



FIGURE 12 – Actuellement, l'ensemble des bateaux est construits avec des planches clouées ensemble. L'étanchéité est assurée par des baguettes de métal recouvrant l'étoupe goudronnée insérée en force entre les planches. À gauche, Speke Bay Lodge, Tanzanie (© IRD / D. Paugy), à droite, région d'Entebbe, Ouganda (© IRD / C. Lévêque)

À partir des années 1950 et de l'introduction du moteur hors-bord (figure 13), les embarcations peuvent être classées en deux grands groupes correspondant à deux formes de pêche : la forme « classique » de la pirogue du Buganda, et les bateaux à moteur. Les embarcations non motorisées étaient communément maniées à la pagaie, la propulsion vélique n'étant qu'exceptionnelle au début des années 1950.

3.3 Techniques et engins de pêche

La colonisation britannique et le progrès technique ont également provoqué une évolution des techniques de pêche dont certaines sont venues progressivement remplacer, puis détrôner, les techniques anciennes.

3.3.1 Les filets maillants

Les pêcheurs utilisent, au large, des filets maillants calés sur le fond, ou positionnés entre deux eaux. Ces filets, désormais fabriqués en fibres synthétiques, présumées plus pêchantes et plus solides, sont généralement assemblés les uns aux autres. Ainsi associés, ils peuvent atteindre une longueur 1 200 mètres. La taille des mailles employées a diminué au fil des années, et les captures se sont raréfiées.



FIGURE 13 – Le moteur hors-bord, apparu au début des années 1950, permet de propulser de grandes pirogues qui servent aussi bien au transport qu'à la pêche (© IRD / D. Paugy)

Le *tycoonning* (battre l'eau) est une technique qui consiste à taper l'eau à l'aide d'un morceau de bois, depuis une embarcation, aux abords de filets maillants. Effrayés, les poissons fuient en tous sens et ont toute chance d'être pris dans les filets. C'est une technique qui est désormais théoriquement interdite par l'Organisation des Pêches sur le lac Victoria (LVFO)², mais elle fait toujours partie des traditions halieutiques locales (figure 14).



FIGURE 14 – Le *tycoonning* consiste à frapper l'eau à l'aide d'un morceau de bois afin d'effrayer les poissons qui en fuyant se jettent dans les filets maillants situés aux alentours. À gauche dessin didactique à l'usage des petits producteurs agricoles (source FAO/TECA, 2011). À droite, bien qu'illicite, cette pratique est toujours pratiquée comme on peut le constater sur ce cliché pris dans la région de Jinja, Ouganda, en novembre 2011 (© IRD / C. Lévêque)

3.3.2 La senne de plage sans poche

Cet engin de pêche, de réalisation mécanique, remplace, dès 1920, l'ancienne senne de plage utilisée par les baganda. La pratique de pêche reste la même, la différence résidant dans la composition des fibres du filet et sa plus grande simplicité par rapport

2. Selon la réglementation définie par le LVFO, certains engins et modes de pêches sont interdits dans le lac Victoria : chalutage, sennes de plage, filets en monofilaments, éperviers, filets dérivants, *tycoonning*, usage de produits chimiques et d'explosifs.

à l'ancienne senne. Leur longueur est en moyenne de 250 mètres, la taille des mailles de 2,5 centimètres. Cet engin, non sélectif, ramasse tous les poissons qui se trouvent encerclés par le filet, y compris des bancs entiers allant jusqu'à 4 000 *Haplochromis* en un seul trait (Hickling, 1961). En raison de la trop forte pression que faisait peser ce type de filet sur la capture des juvéniles, le LVFO (Lake Victoria Fisheries Organization) a désormais interdit son utilisation dans les trois états riverains.

3.3.3 La palangre

Depuis l'introduction des filets manufacturés, la palangre est employée en complément de ceux-ci. Elle est le fait de professionnels de la pêche qui multiplient ainsi leur chance de prises d'autant qu'il s'agit d'un engin financièrement plus abordable que les filets. La seule différence avec les techniques de pêche anciennes est la présence d'ardillons sur les hameçons et de fil de nylon pour les lignes (figure 15). Une fois appâtées, les palangres sont essentiellement utilisées pour capturer des protoptères, des silures ou des perches (figure 16).



FIGURE 15 – Palangre soigneusement enroulée prête à l'emploi. Il ne reste plus qu'à piquer un appât sur chaque hameçon. Ce type de palangre est utilisé pour capturer des protoptères, des poissons-chats, voire des *Lates* (© IRD / D. Paugy)



FIGURE 16 – Des petits *Clarias* peuvent être utilisés pour appâter les palangres destinées à pêcher des *Lates* de taille moyenne, Jinja, Ouganda (© IRD / D. Paugy)

D'autres engins sont également toujours utilisés de manière très artisanale comme l'épervier ou les nasses. Mais cela ne constitue plus une activité de pêche digne de ce nom.

4 Le chalutage et ses conséquences

Le chalutage commercial a commencé dans les années 1960 dans la partie kenyenne du lac, pour récolter principalement des haplochromines. Mais à partir des années 1980, la perche du Nil est devenue la principale espèce recherchée. Les chalutiers sont principalement armés pour fournir du poisson pour les usines de transformation pour l'exportation. À bord, il existe des installations frigorifiques, permettant de conserver le poisson dans de bonnes conditions. Un chalutier bien équipé peut capturer plus d'une tonne de poissons par jour, ce qui est d'un bon rapport pour son propriétaire.

Le chalutage peut être considéré comme la méthode de pêche la mieux appropriée dans les parties profondes du lac où les courants sont importants. Toutefois, en pratique, les chalutiers restreignent rarement leurs activités aux eaux libres, préférant opérer dans les zones de pêche moins profondes mais plus riches et traditionnellement exploitées par les pêcheurs artisanaux, suscitant ainsi des conflits entre les deux parties.

Sur le plan écologique, le chalutage de fond perturbe le substrat et la colonne d'eau, ainsi que les lieux de ponte et de reproduction, principalement pour les tilapias et certains *Haplochromis*. Il peut aussi détruire les larves et les œufs de poissons, de même que les invertébrés benthiques. Enfin, en utilisant un maillage de filets trop petit, le chalutage peut capturer beaucoup de juvéniles ce qui met en danger la pérennité des stocks.

Beaucoup d'économistes, majoritairement altermondialistes, estiment que le chalutage a globalement des conséquences négatives sur l'emploi local, la sécurité alimentaire et la durabilité des ressources. L'épuisement de la ressource et l'impact sur l'environnement justifient certainement son interdiction. Lorsqu'elle a été mise en œuvre, en Tanzanie, l'interdiction de la pêche au chalut, a affecté l'emploi local et les activités des entreprises. En retour, il semble néanmoins qu'elle ait provoqué une augmentation des captures des pêcheurs artisanaux. Toutefois, dans les zones profondes où existe un fort courant et où toutes les autres techniques de pêche sont impossibles, un chalutage raisonné pourrait être envisagé.

5 La pêche au lamparo

L'utilisation d'une source de lumière pour attirer les poissons est relativement récente dans le lac Victoria. Auparavant, avant qu'ils ne deviennent si abondants, les *dagaa*³ étaient surtout pêchés à la senne de plage. Depuis, la pêche au lamparo s'est beaucoup développée. Les pêcheurs utilisent des lampes à pétrole sous pression qu'ils font flotter en surface pour attirer les poissons. Lorsque ceux-ci sont assez nombreux, une petite

3. Les petits cyprinidés pélagiques du lac Victoria, *Rastrineobola argentea*, possèdent différents noms selon les langues locales : *dagaa* en Swahili (Kenya et Tanzanie), *mukene* en Luganda (Ouganda) et *omena* en Luo (Kenya et Tanzanie).

senne tournante / encerclante permet de les capturer en grand nombre (figures 17 et 18).



FIGURE 17 – La pêche des *dagaa* est très spécialisée et se pratique le plus souvent en utilisant des lamparos dont la lumière attire les petits poissons. Dans ces clichés, les poissons fraîchement pêchés de la nuit sont étalés sur des claies en grillage (à gauche © IRD / C. Lévêque) ou sur des filets (à droite © IRD / D. Paugy) pour être séchés au soleil. Village de Kikondo, région de Jinja, Ouganda

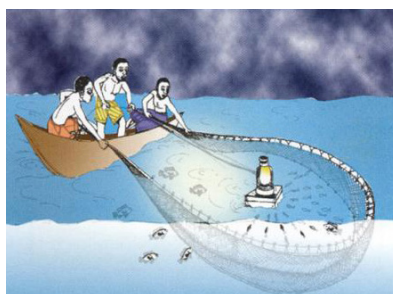


FIGURE 18 – Pêche au lamparo : un fois encerclés dans le filet, les bancs de *dagaa* attirés par la lumière sont remontés à bord. Dessin didactique à l'usage des petits producteurs agricoles (source FAO / TECA, 2011)

Références

- Gorju J., 1920. *Entre le Victoria, l'Albert et l'Edouard : ethnographie de la partie anglaise du vicariat de l'Ouganda, origines, histoires, religions, coutumes*. Éditions Oberthur, Rennes, 372 p.
- Graham M., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928, and appendices*. Crown Agents for the Colonies, London, 255 p.
- Hickling C.F., 1961. *Tropical inland fisheries*. Longmans, London, 287 p.
- Mercier C., 2002. *Processus de changement social : l'exemple des « gens du lac » du Buganda, aux pêcheurs de l'Ouganda des rives victoriennes*. Mémoire Diplôme de Maîtrise, Université Paris X Nanterre, 189 p.
- Roscoe J., 1911. *The Baganda. An account of their native customs and beliefs*. MacMillan and Co, Limited, London, 547 p.
- Sutton, J.E.G., 2009. Anciennes sociétés de pêcheurs dans l'Afrique « médiane » et dans le Rift : 317-331. In Hirsch B. & Roussel B. (eds), *Le Rift est-africain. Une singularité plurielle*. IRD, Marseille, Publications Scientifiques du Muséum Paris, 442 p.
- Worthington S. & Worthington E.B., 1933. *Inland waters of Africa : the result of two expeditions to the great lakes of Kenya and Uganda, with accounts of their biology, native tribes and Development*. Macmillan and co., London, First Edition, 259 p.

Chapitre 13

La pêche : une activité de prédation opportuniste

Évolution des captures depuis un siècle...

La pêche en milieu continental est un processus complexe qui met en jeu des pêcheurs avec leurs stratégies (engins et pratiques de pêche, existence d'un marché, considérations économiques, etc.), des poissons avec leurs exigences écologiques et biologiques, ainsi que l'environnement climatique et écologique dans lequel ils évoluent (saisonnalité et ampleur des crues, qualité des eaux et du milieu aquatique, etc.). C'est pourquoi on parle le plus souvent du « système pêche ».

L'expérience a montré que la grande variabilité saisonnière et interannuelle des milieux aquatiques continentaux sur le plan hydrologique, rendait illusoire toute velléité d'appliquer des modèles à l'équilibre en matière de gestion des pêches comme on a pu le suggérer à certaines époques. On sait également que lorsqu'une ressource est disponible, elle devient la cible privilégiée des pêcheurs, et s'épuise assez rapidement. Les tentatives de régulation des pêches, basées essentiellement sur des interdictions d'engins ou des restrictions de maille, sont presque toujours contournées par des pratiques illégales souvent incontrôlables. À cela s'ajoute, dans le cas du lac Victoria, les introductions d'espèces, pratique courante dans toute l'Afrique pour relancer des pêcheries suite à la surexploitation des stocks indigènes, et dont les conséquences ne sont pas toujours prévisibles.

★

La pêche en milieu continental est une activité opportuniste dans la mesure où elle dépend des stocks disponibles et de l'existence d'un marché... Le lac Victoria en offre une belle illustration puisque sur une période de plus d'un siècle, l'histoire de la pêche a été marquée par une succession d'exploitations des stocks disponibles, conduisant à leur surexploitation, à l'utilisation d'engins plus performants, sous la pression d'une demande croissante, ainsi qu'à l'introduction d'espèces allochtones pour soutenir les stocks natifs en voie de disparition. C'est ce que nous allons retracer brièvement.

1 Les premières recherches sur les poissons et la pêche

On dispose de peu d'informations quantitatives sur la pêche avant le début du XX^e siècle. Jusque vers les années 1920, les golfes peu profonds du lac Victoria foisonnaient de tilapia *ngege* et les méthodes de pêche à cette époque n'étaient pas très efficaces (Worthington & Lowe-McConnell, 1994).

Un norvégien nommé Aarup (Dobbs, 1927), installé à Kisumu (Kenya), introduisit les premiers filets maillants pour la capture de deux espèces de tilapias endémiques du lac Victoria, *Oreochromis esculentus* et *O. variabilis* (respectivement *ngege* et *mbiru* en langue locale) qui étaient particulièrement appréciés par les populations locales (figure 1). Ces filets industriels ont un coût, mais ils sont plus efficaces et libèrent le pêcheur des tâches ingrates et consommatrices de temps pour la fabrication et la réparation.



FIGURE 1 – Deux espèces d'*Oreochromis* étaient autrefois très abondantes et constituaient la base de l'apport protéinique des populations riveraines locales. De gauche à droite : *Oreochromis esculentus* (© M.L.J. Stiassny) et *Oreochromis variabilis* (© F.M. Greco)

Toujours est-il que l'usage des filets maillants s'est répandu comme un feu de brousse étant donné sa grande efficacité. Ainsi, on relate des captures de plus de cent poissons, pesant chacun environ une livre, dans un filet de 60 yards (environ 55 mètres) de long... de quoi donner l'espoir de faire rapidement fortune! Mais, de manière prévisible, les captures ont par la suite fortement chuté. Elles sont d'abord tombées à 10-20 poissons par filet dans les années 1930s, puis elles devinrent si faibles que beaucoup de pêcheurs abandonnèrent le métier.

Au début des années 1920, on vit également apparaître les premières sennes de plages. Et, dès 1925 les autorités locales des trois pays riverains, constatant une forte baisse du nombre de poissons capturés par filet (figure 2) demandèrent au gouvernement britannique d'organiser une surveillance des pêcheries. Jusque-là, en effet, les *ngege* (*O. esculentus*) étaient consommés en abondance sans que l'on sache quoi que ce soit de la biologie de cette espèce.

C'est ainsi, qu'en 1927, Michael Graham fut envoyé en Ouganda afin d'y mettre en œuvre un programme de gestion des pêches. Graham était un spécialiste des pêcheries marines qui travaillait au laboratoire de Lowerstoft, en Angleterre. Il partit à Jinja en compagnie d'un jeune étudiant de Cambridge, âgé de 20 ans, Edgar Barton Worthington. Si leur mission était initialement dédiée à la pêche et à sa réglementation, les deux scientifiques s'intéressèrent rapidement à la connaissance et à l'écologie générale du lac Victoria qui était quasi-inconnu à cette époque. Ce fut donc la première

véritable étude exploratoire d'un grand lac africain (voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria »).

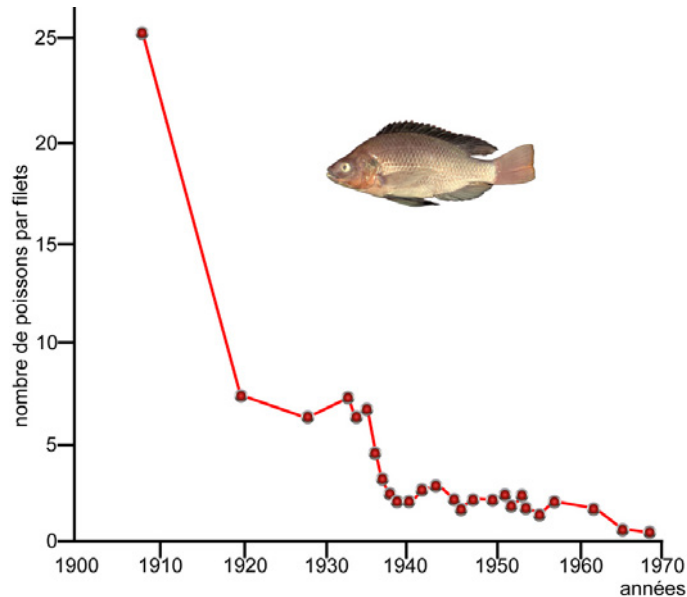


FIGURE 2 – Captures moyennes au filet maillant de *ngege* (*Oreochromis esculentus*). On note la forte décroissance des captures dans les années 1920-30. Depuis les captures n'ont cessé de diminuer. Actuellement, on peut considérer que l'espèce a quasiment disparu des captures dans le lac proprement dit (redessiné d'après Ogutu-Ohwayo, 1990)

2 La mission Graham (1927) et une première velléité de mieux gérer les pêches

Graham produisit un rapport publié en 1929 sous sa seule signature : *The Victoria Nyanza and Its Fisheries : A Report on the Fishing Survey of Lake Victoria, 1927-1928*. On y trouve les premiers renseignements concernant la biologie des principales espèces, notamment celles ayant une taille suffisante pour être consommées par les populations locales.

Lors de son enquête en 1927, Graham reconnaît que les populations de tilapia diminuent, mais il conclut que l'espèce n'est en aucune façon en danger et qu'elle n'est pas menacée de disparition. Toutefois, pour reconstituer les stocks et les exploiter de façon rationnelle, il préconise quelques mesures conservatoires, dont la principale est de limiter l'utilisation de filets maillants à ceux ayant au minimum 5 pouces¹ de vide de maille, pour éviter de capturer les jeunes individus avant qu'ils n'atteignent la taille de se reproduire. Des recommandations, somme toute, assez classiques en matière halieutique.

1. 5 pouces équivalent à environ 12,7 cm. Ici, il faut comprendre qu'il s'agit de 12,7 cm maille étirée, ce qui revient à environ 6,5 cm de côté de maille.

En ce qui concerne, les nombreuses espèces d'haplochromines, Graham constate que certaines populations locales les consomment, mais que les autorités, locales et coloniales y prêtent peu d'attention, les qualifiant même de « *trash fish*² ».

« Ce genre, qui est inclus dans la même famille que le *ngege*, est représenté dans le lac par 58 espèces. Le nombre d'individus est presque incroyable. J'ai pris, presque partout, des captures relativement importantes de ces poissons avec un petit chalut, sauf dans les régions très profondes du lac. Leur nombre est si considérable que j'ai envisagé de suggérer leur chalutage, afin qu'ils puissent être utilisés comme engrais dans la colonie du Kenya. Je crois que le stock pourrait résister à une industrie composée de 200 chalutiers; mais compte tenu du peu de temps à ma disposition (car je me suis principalement intéressé au *ngege*) je n'ai pu approfondir cette proposition malgré l'attention qu'elle mérite » (Graham, 1929 : 22).

Le scientifique voit donc un intérêt potentiel à exploiter ces espèces, mais en vue de transformer les captures... en engrais. Qui plus est, dans la même page, Graham parle d'« introduction d'espèces plus utiles ». Il signale en particulier qu'on lui a souvent suggéré d'introduire dans le lac Victoria quelques espèces intéressantes comme la perche du Nil³ (*Lates niloticus*) ou le poisson tigre⁴ (*Hydrocynus sp.*). Au moment où il rédige son rapport, ces suggestions lui paraissent certainement prématurées, mais il ne les exclut pas pour l'avenir, sous réserve que l'on étudie au préalable l'impact d'une telle opération.

« Dans le lac Victoria, les *ngege* sont très appréciés et font l'objet d'une pêche très bien implantée. L'introduction d'un gros prédateurs provenant d'ailleurs pourrait constituer un très grand danger, sans qu'elle soit précédée d'une recherche approfondie sur les effets probables et indésirables d'une telle opération. D'un autre côté, on doit regretter que l'énorme quantité d'*Haplochromis*, ne soit pas utilisée, d'autant qu'il n'y a aucun gros poisson facilement exploitable qui s'alimente de ces petites espèces » (Graham, 1929 : 22).

Quoi qu'il en soit, Graham considère que les haplochromines présentent peu d'intérêt pour la pêche. Il est vrai qu'à cette époque, on n'avait pas encore mis en évidence l'intérêt scientifique des *Haplochromis*, en tant que modèle biologique pour la spéciation et l'évolution. Ce n'est que quelques années plus tard, sous l'impulsion de Humphrey Greenwood que les haplochromines ont commencé à être appréciés, non pas pour leur « valeur gustative », mais comme patrimoine de la diversité biologique.

Si Graham a surtout porté son attention sur le *ngege*, il a cependant pris quelques notes concernant certaines espèces qu'il considère de moindre valeur économique. En effet, une bonne dizaine d'autres espèces de poissons de bonne taille étaient également

2. *Trash fish* = poisson poubelle.

3. La « perche du Nil » est la traduction française de « *Nile Perch* ». En Afrique francophone, cette espèce est généralement dénommée « capitaine ».

4. Le « poisson tigre » est la traduction française de « *tiger fish* ». En Afrique francophone, cette espèce est généralement dénommée « poisson chien ».

consommées par les populations locales de l'époque. Parmi celles-ci, il cite principalement les *mbiru* (*Oreochromis variabilis*), *mamba* (*Protopterus aethiopicus*), *hongwe* (*Bagrus docmac*) et *mumi* (*Clarias gariepinus*). Il écrit également quelques lignes sur des espèces qu'il considère comme très marginales, même s'il admet qu'elles ne sont pas sans un certain intérêt économique : *Mormyrus kannume*, *Labeobarbus altianalis*⁵, *Rastrineobola argentea*⁶, *Labeo victorianus*, *Schilbe intermedius*⁷, *Synodontis victoriae* et *S. afrofisheri*.

Enfin, dans son rapport, M. Graham recommande qu'un centre permanent de recherches sur les pêcheries soit mis en place afin d'effectuer des recherches et une surveillance continue sur le lac (voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria »). Après ce bref intermède africain, il retourne au laboratoire de Lowestoft, dont il devient directeur des pêches de 1945 à 1958.

3 Les années 1950 : la pêche se dégrade...

Si des signes précurseurs de surexploitation étaient déjà apparus dans les années 1920-30, c'est véritablement à partir des années 1950-60 que la situation devient alarmante. L'espèce la plus appréciée, *O. esculentus*, se fait de plus en plus rare dans les captures (figure 2). On pêchait également des prédateurs comme les *Bagrus* et les *Clarias* avec des longues lignes. Mais ces poissons sans écailles étaient peu appréciés des européens. Quant aux haplochromines, seuls les tanzaniens semblaient les apprécier.

Garrod (1960) signale qu'après la seconde guerre mondiale, l'effort de pêche s'est accru dans certaines régions du lac Victoria. Les filets maillants en maille synthétique, encore plus pêchant, furent introduits en 1952, et les moteurs hors-bords en 1953. Cet accroissement de la pression de pêche a bien évidemment entraîné une augmentation des captures totales qui fut rapidement suivie par une diminution des cpue⁸, entraînant une chute du profit pour les pêcheurs. En définitive, malgré un effort de pêche qui aurait doublé à cette époque, le volume des captures ne croît que très légèrement.

Dans ce contexte, les pêcheurs ont commencé à utiliser illégalement des filets de mailles inférieures à 5 pouces qui ont permis la capture de poissons de plus petite taille. L'un des avantages était que ces filets capturaient aussi l'autre tilapia, *O. variabilis*, dont les adultes n'atteignent pas une taille suffisante pour être capturés avec des mailles de 5 pouces. Mais ils capturaient aussi les jeunes *O. esculentus*, compromettant le renouvellement du stock.

La situation était incontrôlable et la législation devint très vite inapplicable. Elle fut donc abandonnée en 1956 dans les eaux ougandaises et tanzaniennes, mais néanmoins maintenue dans les eaux kenyanes. En Ouganda, le nombre des captures débarquées augmentèrent de 500 %, mais beaucoup de poissons étaient naturellement de plus petite taille. Dès 1957, les prises ont de nouveau décliné et, en 1959, elles étaient du même ordre qu'avant la levée des mesures de restriction des mailles (Garrod, 1960). Au

5. *Barbus radcliffi* pour Graham.

6. *Engraulicypris argenteus* pour Graham.

7. *Schilbe mystus* pour Graham.

8. cpue : captures par unité d'effort. C'est-à-dire le nombre ou le poids de poissons capturés pour un effort de pêche donné. Par exemple nombre de poissons capturés en une nuit pour 100 m² de filets.

Kenya, en dépit du maintien des mesures de restriction, des filets de mailles illégales furent introduits, avec un accroissement temporaire du nombre des captures suivi également d'un déclin des cpue.

Un exemple symptomatique est celui de *Labeo victorianus*, l'espèce commerciale la plus importante dans les affluents du lac. Avec l'utilisation d'engins plus performants, et de mailles plus petites, la pêche se détériore (figure 3) en raison notamment de la capture de femelles gravides sur leur lieu de migration. Dans le lac, la part des *Labeo* tombe de 10 % des captures totales en 1958 à moins de 1 % en 1970.

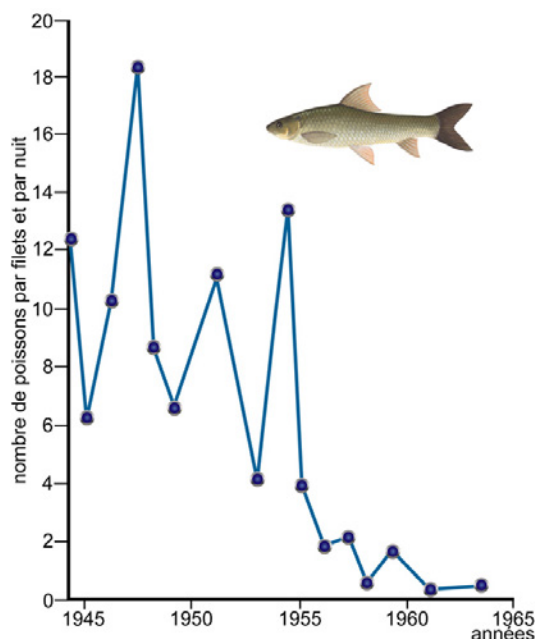


FIGURE 3 – Captures moyennes au filet maillant de *Labeo victorianus*. Cette espèce est plus abondante dans les affluents que dans le lac proprement dit (redessiné d'après Ogutu-Ohwayo, 1990)

La tendance à la surpêche pour de nombreuses espèces résulte ainsi de la décroissance parallèle de la taille des mailles, de l'accroissement du nombre d'engins (filets maillants, sennes de plage) et de la non application des mesures de gestion. Il n'y a pas eu non plus de limitation du nombre de pêcheurs ou de bateaux. Exemple classique de déclin des captures résultant d'une pêche excessive, diront les spécialistes. Mais était-il possible de faire autrement ? Il y a souvent un décalage, dans le domaine des pêches, entre les discours qui se veulent rationnels, et la réalité de terrain...

En ce qui concerne les haplochromines au sens large, Greenwood (1958) recense environ 70 espèces dont 90 % sont endémiques⁹. Selon lui, pour la plupart des ethnies voisines du lac, il s'agit d'espèces de peu d'intérêt économique. En revanche, il souligne

9. On a coutume de dire que l'ensemble des espèces d'haplochromines du lac Victoria est endémique. En réalité, il existe quelques espèces communes dans les lacs satellites (lacs Kyoga et Nabugabo par exemple) ou dans les lacs George et Edouard.

leur importance écologique car elles constituent la nourriture de base de plusieurs prédateurs et contribuent, pour une large part, au recyclage des éléments minéraux et organiques du lac.

4 Les introductions d'espèces de tilapias allochtones

Tableau 1 - Proportions (en %) des différentes espèces observées dans les captures effectuées à l'aide de filets maillants en 1957. À cette époque, on constate que les espèces introduites n'ont encore aucune incidence dans les prises (source LVFS repris dans Balirwa *et al.*, 2003). Les noms d'espèces ont été actualisés en fonction des révisions taxinomiques récentes

Espèce	Nom vernaculaire	Kenya	Ouganda	Tanzanie
<i>Oreochromis esculentus</i>	ngege	46,7	52,5	18,0
<i>Oreochromis variabilis</i>	mbiru	14,9	20,2	3,9
Haplochromines spp.	nkeje	2,6	1,9	12,7
<i>Labeo victorians</i>	ningu	14,7	2,4	31,9
<i>Bagrus docmak</i>	hongwe	8,0	9,0	15,9
<i>Labeobarbus altianalis</i>	kuyu	1,5	1,3	0,5
<i>Mormyrus</i> spp.	domo-domo	6,0	3,7	3,3
<i>Clarias gariepinus</i>	mumi ou kambale	1,5	1,8	0,9
<i>Schilbe intermedius</i>		2,4	0,2	4,7
<i>Brycinus jacksonii</i>	nsoga	1,1	5,8	2,6
<i>Synodontis</i> spp.*		0,1	0,2	4,8
<i>Protopterus aethiopicus</i>	mamba	0,5	1,0	0,5
Autres		0,0	0,0	0,2

**S. victorians* (gogogo), *S. afrofisheri* (ngere)

Pour pallier la dégradation des pêches, les autorités estimèrent indispensable d'introduire des espèces étrangères et, dans un premier temps, quelques espèces de tilapias allochtones (*Oreochromis niloticus*, *O. leucostictus* et *Coptodon zillii*) furent introduits dans les années 1950 (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi ont-elles proliféré ? »). Mais leur implantation a pris quelques années puisque en 1958, Greenwood signalait que les prises d'*O. niloticus* étaient très rares, tout comme celles de *C. zillii* et d'*O. leucostictus* qui étaient quasi inexistantes.

Par ailleurs, il considère qu'à cette époque, *O. esculentus* et *O. variabilis*, les tilapias autochtones, constituent toujours l'essentiel des captures (tableau 1).

Puis, par la suite, les espèces introduites vont commencer à se développer au point de supplanter les espèces locales. On peut discuter l'opportunité des introductions, mais il est un fait que c'est l'espèce introduite, *O. niloticus*, qui constitue actuellement la presque totalité de la pêche de tilapias (figure 4). Il n'a jamais été clairement démontré que cette espèce avait éliminé les espèces autochtones du fait de la concurrence entre espèces. En effet, les conditions écologiques du lac ont beaucoup changé, et l'on sait que les modifications de l'environnement sont une des explications possibles de l'implantation d'espèces exotiques : les modifications de l'environnement en fragilisant les espèces autochtones, laissent en effet le champ libre aux espèces introduites qui ont la capacité de s'adapter à ce nouvel environnement (Beisel & Lévêque, 2010).

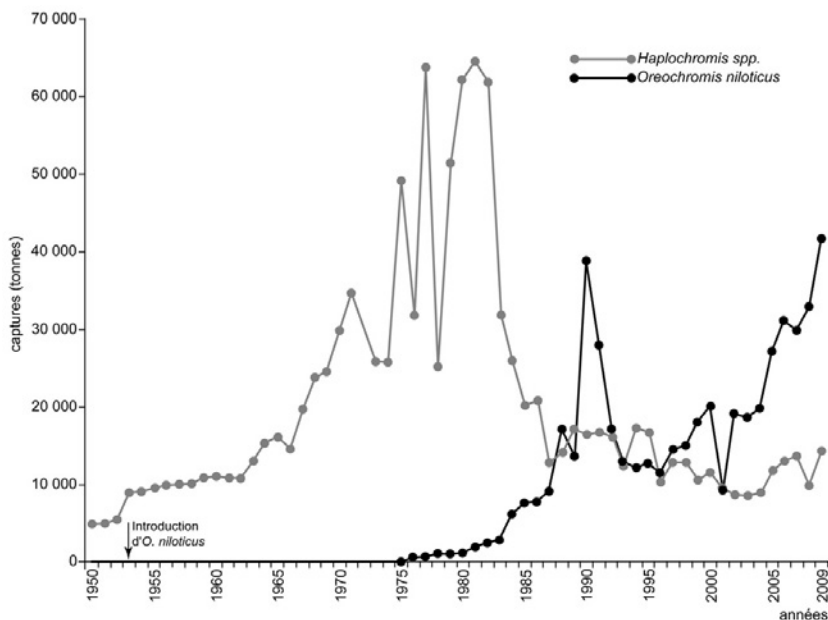


FIGURE 4 – Plus de vingt ans après son introduction, le tilapia du Nil (*Oreochromis niloticus*) devient l'espèce prédominante parmi les captures de cichlidés dans l'ensemble du lac Victoria (source : « *FishStat.J* »)

5 L'essor de la pêche aux sardines pélagiques (*Rastrineobola argentea*)

Jusque dans les années 1960, le cyprinidé *Rastrineobola argentea*, la sardine du lac, qui est pêché à l'aide de sennes de plage de petites mailles n'apparaît pas dans les captures. C'est au début des années 1970, en Tanzanie, que les pêcheurs commencent à pratiquer la pêche au lamparo (Ikiara, 1998). Dans la région, l'attraction des poissons par une source lumineuse n'était pas inconnue puisqu'elle était pratiquée dès 1950 pour

capturer des sardines (*Stolothrissa tanganyicae* et *Limnothrissa miodon*) dans le lac Tanganyika (Munyandorero, 2002).

Cette nouvelle pratique de pêche, vraisemblablement encouragée par la prolifération de ce petit pélagique zooplantophage, a permis une augmentation constante des captures. Au début des années 1980, les *dagaa* représentent déjà une partie significative des pêches commerciales. À partir des années 1990, ils passent au deuxième rang des captures, puis au premier au cours des années 2000 avec un pic aux environs de 600 000 tonnes en 2006-2007 (figure 5).

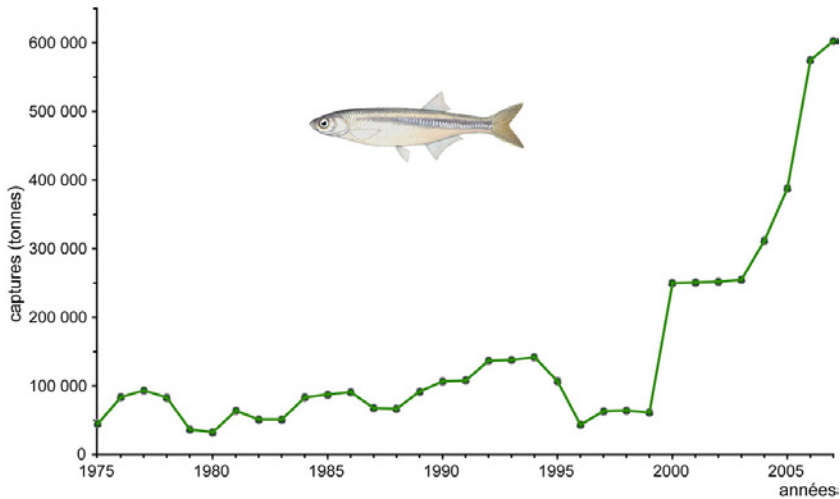


FIGURE 5 – Captures totales de *Rastrineobola argentea*. Cette espèce, abondante depuis le milieu des années 1970 a vu ses captures considérablement augmenter au début des années 2000. Actuellement les *dagaa* constituent, en poids, plus de la moitié des captures (redessiné d'après Witte *et al.*, 2009, complété par « Lake Victoria Basin Aquatic Biodiversity Meta-Database »)

Le *dagaa* doit certainement son essor à sa capacité d'adaptation (voir chapitre 8, « Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé? Quelles en ont été les conséquences? »). Mais, son explosion actuelle est certainement également liée à la diminution de la prédation par les *Lates* dont les stocks diminuent depuis le début des années 2000 (voir plus loin dans ce chapitre § 7, « La surexploitation des *Lates* »).

6 Le « boom » du *Lates* et ses conséquences sur les pêches

L'introduction du *Lates* a été justifiée, comme pour les tilapias, par la nécessité de relancer une pêcherie en déclin suite à la surexploitation des stocks de poissons autochtones (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces? Et pourquoi ont-elles proliféré? »). Néanmoins les pêcheurs locaux continuaient de capturer d'autres espèces autochtones dont des silures (clariidés et bagridés), des cyprinidés (*Labeo*) et des proptères, mais le volume des captures restait faible (figure 6).

Dans les années 1960 les captures de *Lates* sont restées anecdotiques, mais au début des années 1980, l'espèce se met à proliférer et constitue une part importante

des captures. Rapidement, ces dernières sont presque uniquement constituées de trois espèces, *Lates niloticus*, *Oreochromis niloticus* et *Rastrineobola argentea* (figure 7). Mais de manière paradoxale, si la diversité des captures a fortement régressé, leur volume s'est, en revanche, nettement accru. Elles sont passées d'environ 100 000 t/an dans les années 1970 à environ 1 000 000 t/an dans les années 2000, soit 10 fois plus.

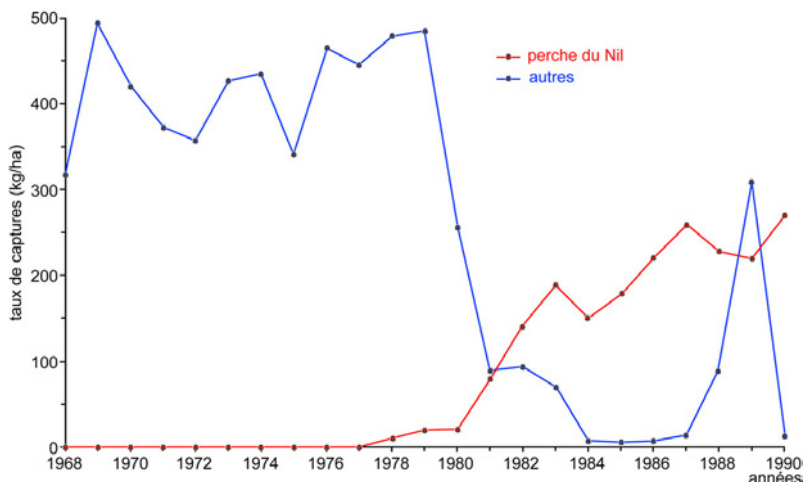


FIGURE 6 – Captures expérimentales effectuées au chalut dans les eaux kenyanes et ougandaises. Les résultats illustrent bien qu'au début des années 1980, il se produit une inversion des prises, les captures traditionnelles (autres : *Bagrus*, *Clarias*, *Haplochromis*, tilapias autochtones...) sont supplantées par celles de *Lates niloticus* (perche du Nil) (source : Bundy & Pitcher, 1995)

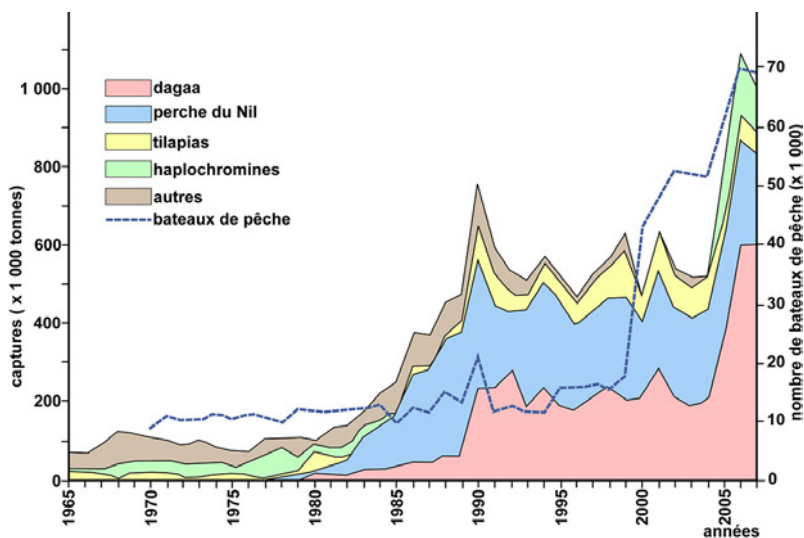


FIGURE 7 – Estimations des captures globales de poissons et effort de pêche (nombre de bateaux de pêche) dans le lac Victoria entre 1965 et 2007 (redessiné d'après Witte *et al.*, 2009)

Les *dagaa*, petites sardines endémiques, constituent aujourd'hui la principale espèce pêchée dans le lac, avec environ 600 000 tonnes/an (50 % des captures). Pourtant, cette espèce ne constitue pas la principale source de revenus des pêcheurs du lac. Les captures de perche du Nil (environ un quart des captures totales), même si elles connaissent un réel déclin, demeurent encore la première source de revenus des pêcheurs (61 % contre 25 % pour les *dagaa*). En effet, un bon tiers des perches capturées est exporté, le reste est séché et/ou salé puis vendu sur les marchés locaux ou régionaux. L'autre quart des captures est composé de tilapias.

L'année 1980 peut servir de repère pour distinguer les années pré- et post-perche du Nil. Il existe une quasi-stagnation des pêches de 1965 à 1980, puis au-delà un accroissement très rapide pour atteindre 4 à 5 fois les captures des années 1960, dès les années 1990. Cette manne providentielle est accompagnée d'un accroissement de l'effort de pêche (nombre de pêcheurs et de bateaux) et des cpue (captures par unité d'effort) (figure 8).

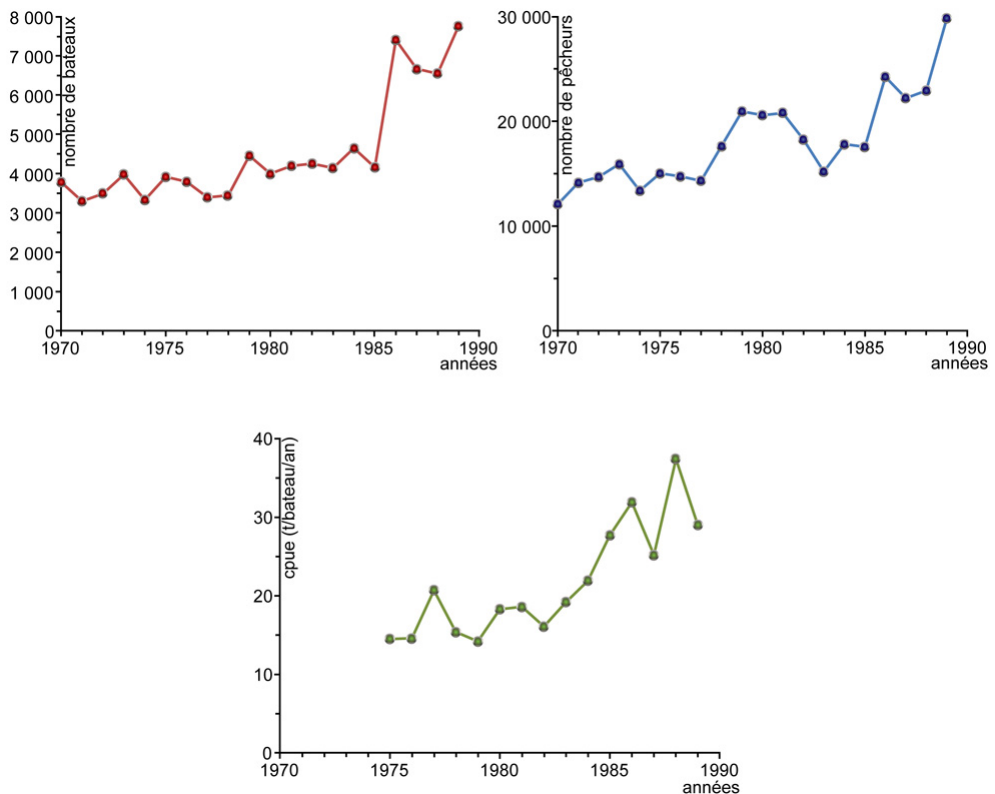


FIGURE 8 – Effort de pêche et captures par unité d'effort (cpue) entre 1970 et 1989 en Tanzanie (source : Reynolds *et al.*, 1995)

7 La surexploitation des *Lates*

À partir des années 1980, quand la perche du Nil est devenue la principale espèce recherchée, des chalutiers ont été principalement armés pour fournir du poisson pour les usines de transformation et l'exportation. À bord, il existe des installations frigorifiques, permettant de conserver le poisson dans de bonnes conditions. Certaines usines, possèdent leurs propres chalutiers, mais d'autres achètent le poisson à des entreprises privées propriétaires des bateaux qui leurs fournissent des poissons.

Actuellement, les chalutiers et les sennes de plage sont officiellement interdits dans toutes les régions du lac. Avant cette interdiction, les chalutiers tanzaniens débarquaient environ 15 tonnes de poissons par jour. Mais, quel que soit le pays l'application des règlements sur la pêche n'est pas toujours respectée. Les raisons le plus souvent invoquées sont : le manque de soutien logistique et la rémunération insuffisante du personnel de terrain ; la mauvaise interprétation de la loi par les agents en charge de l'application et le décalage entre les objectifs de la politique des pêches et les intérêts de certaines communautés locales. Ainsi, lorsqu'elle a été mise en œuvre, en Tanzanie, l'interdiction de la pêche au chalut, a affecté l'emploi local et les activités des entreprises. En retour, il semble cependant qu'elle ait provoqué une amélioration des captures des pêcheurs artisanaux (Mbuga *et al.*, 1998).

Après un accroissement extraordinaire jusque dans les années 1990, les captures de perches du Nil se sont stabilisées durant une quinzaine d'années, puis ont commencé à décliner. Ces dernières années, la tendance à la réduction des prises de *Lates* semble bien réelle, comme le montrent les captures dans l'ensemble des trois pays concernés (figure 9).

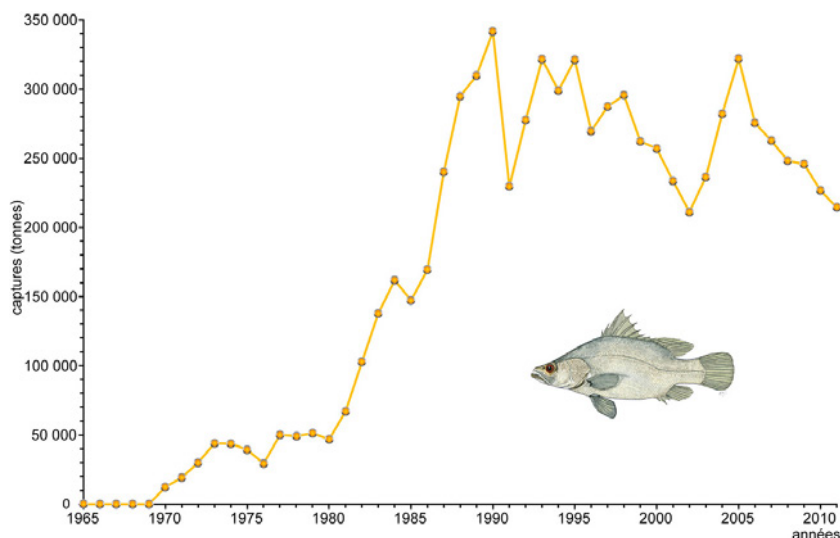


FIGURE 9 – Captures totales de *Lates niloticus*. Après une croissance très rapide au début des années 1980, les captures de cette espèce diminuent significativement depuis le milieu des années 2000. Actuellement les perches du Nil ne constituent plus, en poids, l'essentiel des captures (source : FAO, FishStatJ, 2011)

Cette réduction atteint environ 24 % au cours des 7 dernières années (2005 à 2011). La baisse des captures semble corrélée à la diminution globale de la biomasse constatée depuis 2005 comme le montre les diverses campagnes de surveillance acoustiques réalisées au cours de ces dernières années (Marshall, 2009). Cette chute de biomasse serait due, non pas à un plus faible nombre d'individus, mais à la réduction importante de la taille moyenne des spécimens (figure 10).

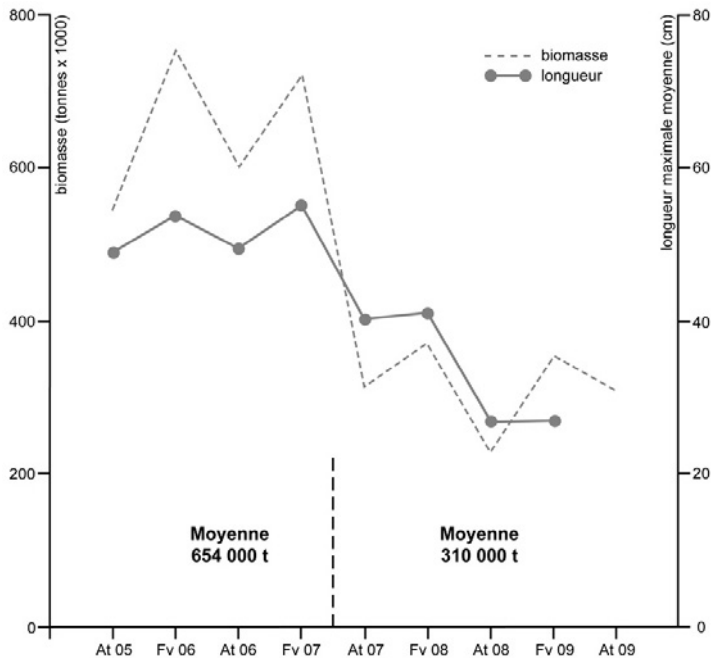


FIGURE 10 – Des campagnes de surveillance acoustique effectuées, entre 2005 et 2009, en août (At) et février (Fv) montre une baisse brutale de la biomasse et de la longueur moyenne des *Lates niloticus* entre février et août 2007. Depuis août 2007, la biomasse moyenne est estimée à 310 000 tonnes. Se pose alors la question : comment un stock d'environ 300 000 tonnes peut-il soutenir une exploitation de 260 000 tonnes ? (Redessiné d'après Marshall, 2009)

Mais, paradoxalement, si les perches sont en diminution, les revenus bruts qu'ils procurent sont en nette hausse, puisque la valeur a doublé entre 2005 et 2011. L'augmentation substantielle du prix de vente de cette espèce est le facteur principal qui incite les pêcheurs à poursuivre leur activité en dépit de pêches de plus en plus décevantes ces dernières années.

8 Trop de pêche illégale !

Lorsqu'au début des années 2000, les captures de perche du Nil ont commencé à diminuer, la plupart des experts ont invoqué la surexploitation des stocks. Quelques-uns sont allés plus loin dans l'analyse et ont estimé que beaucoup trop de pêcheurs capturaient des poissons immatures en utilisant des mailles de filets trop petites (figure 11).

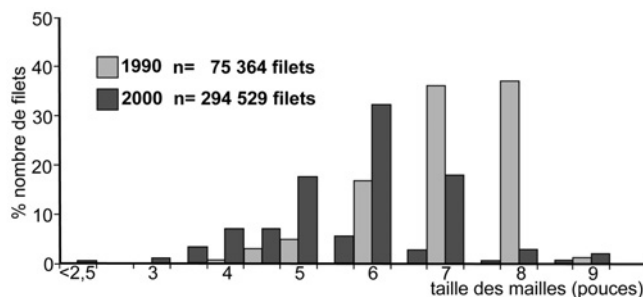


FIGURE 11 – Évolution du nombre de filets maillants et de la taille des mailles dans la partie ougandaise du lac Victoria entre 1990 et 2000. On note clairement que l'effort de pêche s'accroît alors qu'en même temps la taille des mailles utilisées tend à diminuer (source : Cowx *et al.*, 2003). Rappelons que les anglophones expriment la longueur des mailles lorsque celle-ci sont étirées et non noué à noué comme l'expriment les francophones. Pour mémoire un pouce (*inch*) équivaut à 25,4 mm. Donc un filet de mailles de 5" équivaut, en français, à un filet de mailles d'environ 64 mm $[(5 \times 25,4)/2]$

Dans la réalité, on s'est aperçu que non seulement les pêcheurs employaient des mailles de plus en plus petites mais qu'en plus, beaucoup avaient tendance à employer des engins interdits par la législation. Ainsi Cowx et ses collègues (2003) relèvent que 17 % des filets maillants utilisés ont des mailles de moins de 5 pouces (donc en dessous de la taille légale qui est fixée à 5 pouces) et qu'environ 30 000 sennes sont employées autour du lac, alors qu'il s'agit d'un engin dont l'utilisation est théoriquement interdite. Ils notent également qu'à cette époque, une quinzaine de chalutiers continuent leurs activités dans les eaux kényanes alors que cette activité de pêche est, elle aussi, interdite depuis plusieurs années¹⁰.

En ce qui concerne la capture des poissons de petite taille, Cowx *et al.* (*op. cit.*) estiment que la faute en incombe aux usines. En effet, pour répondre à la demande du marché de l'exportation, les usines de filetage exigent des poissons plus petits car ils sont moins gras. C'est pour cela que les manufactures ont tendance à équiper les pêcheurs, qui leur sont attachés, avec des filets de petites mailles. Une partie des petits poissons capturés par ces engins (environ 20 % des prises) échappe à la surveillance et est détournée vers d'autres marchés. Pour assurer le renouvellement des stocks, le LVFO (Lake Victoria Fisheries Organization) a fini par adopter la recommandation, faite en juin 2002, par les scientifiques du LVFRP (Lake Victoria Fisheries Research Project) qui préconisaient d'exploiter la perche du Nil dans une fourchette comprise entre 50 et 85 cm de longueur totale.

Malgré l'action de la LVFO, soutenue par les trois états riverains, la pêche illégale a continué de se développer et s'est même intensifiée à partir de 2007 comme l'a déclaré la Ministre des Pêches ougandaise Ruth Nankabirwa en décembre 2011. Elle estime que, depuis 2007, la perte financière moyenne de l'Ouganda atteint environ 180 millions de US\$ chaque année. Elle ajoute : « Soixante pour cent des poissons

10. Dès 2004, cependant plus aucun chalutier ne sera utilisé sur le lac.

capturés en Ouganda sont immatures ce qui les exclut du marché européen et conduit le pays à un déficit économique¹¹ ».

Depuis 2007, plusieurs tentatives ont été faites pour remédier à cette pratique, avec peu de succès. Les spécialistes locaux, comme le LVFO, ne parviennent pas à convaincre les gouvernements d'appliquer les mesures préconisées afin de lutter contre la pêche illégale et la surexploitation des stocks, bien que le gouvernement tanzanien ait créé en 2005 un ministère dont l'un des objectifs est directement lié à la pêche (Ministère de l'élevage et du développement de la pêche). La question est pourtant vitale pour l'économie locale puisque, en Tanzanie par exemple, la perche du Nil rapporte plus que le commerce du coton ou du café. En effet, les exportations de ce poisson ont atteint 200 millions US\$ en 2005 (le double de celles du coton), soit le troisième apport financier après les mines et le tourisme¹². Dans ce contexte, plusieurs usines de traitement du poisson ont dû fermer (la moitié des douze recensées en Tanzanie), des milliers d'emplois ont été perdus et les recettes du gouvernement ont diminué.

Face à cette situation certains observateurs (source : IPPmedia.com) n'ont pas hésité à considérer le lac Victoria, au moins dans sa partie tanzanienne, comme un véritable *no man's land* où le pillage de la perche se perpétue au nom du marché libre. Les directeurs des usines de filetage, conscients de ce problème, ont presque tous tenté de sensibiliser le gouvernement. Mais la majorité de ces usines fonctionne avec des fonds indiens, une direction et une gestion locales administrées par des Indiens.

Pour l'heure chacun se renvoie la balle, les manufacturiers accusant les autorités de fermer les yeux devant les pratiques illégales, alors que les gouvernants accusent l'industrie d'aider les contrevenants, en leur fournissant du matériel de pêche et en leur avançant de l'argent.

Cette situation, telle qu'elle est brossée en Tanzanie, est certainement alarmiste, mais force est de constater que pêche illégale et surexploitation sont certainement deux fléaux qu'il convient de surveiller. Comme la Tanzanie détient environ 50 % de la surface du lac, l'immobilisme des autorités gouvernementales pose un certain nombre de problèmes. Il semble que l'Ouganda se sente plus concerné et que les autorités essaient de limiter aussi bien la surpêche que les pratiques illicites (figure 12).

9 Discussion

Le lac Victoria concentre un ensemble de problèmes liés à la pêche, et à la gestion des milieux aquatiques continentaux.

C'est l'histoire de l'utilisation d'engins de pêche de plus en plus performants pour exploiter des stocks de faible résilience, et d'une escalade dans cette exploitation conduisant à l'épuisement des stocks. Ce fut le cas pour les *Oreochromis esculentus*, les *Labeo*, les haplochromines, et dans une certaine mesure maintenant, pour le *Lates*.

11. <http://allafrica.com/stories/201112191747.html> : *The Monitor*, distribué par All Africa Global Media (19 décembre 2011).

12. Source : IPPmedia.com : <http://www.ippmedia.com/frontend/index.php?l=38142> (5 février 2012).



FIGURE 12 – Campagne de lutte contre la pêche illégale dans la région d’Entebbe, débarcadère de Kasenyi, Ouganda (© IRD / D. Paugy)

C’est aussi l’histoire d’une succession d’introduction d’espèces allochtones (tilapias et perche du Nil) en vue de compenser les stocks épuisés, et dont on a fait le pari qu’elles compenseraient les espèces disparues. On notera que des espèces ont été introduites alors que les formes autochtones avaient déjà été fragilisées par une pêche excessive. Et peut-être aussi par les transformations écologiques du milieu lacustre.

C’est enfin l’histoire d’un milieu de plus en plus anthropisé qui devient à la fois de moins en moins propice à la pérennité de certaines espèces autochtones, mais plus favorable au développement d’autres espèces autochtones et/ou à l’accueil d’espèces allochtones. L’eutrophisation du lac a été l’un de ces principaux facteurs d’évolution d’un milieu, peu propice pour les haplochromines, mais finalement favorable, semble-t-il, au développement des *dagaa* et des crevettes.

Le lac Victoria en tant qu’écosystème de plus en plus anthropisé fonctionne toujours activement, et produit des poissons en abondance. Mais il fonctionne évidemment de manière différente qu’autrefois. Rappelons que certains scientifiques (voir chapitre 11, « Du vivier au cauchemar : polémiques, controverses et réalités ») avaient prédit que la situation écologique du lac observée dans les années 1980 n’était pas durable et que la pêche allait s’effondrer. Ces prévisions pessimistes n’ont pas été vérifiées. Le nombre d’espèces contribuant aux captures est relativement faible. Mais le total des captures est largement supérieur à celui des années pré-*Lates* : il a presque décuplé avoisinant le million de tonnes. Certes les *dagaa* représentent près de la moitié des captures, mais les tilapias avec un quart des captures constituent un apport substantiel au marché local. Dans ce contexte on ne peut que s’interroger sur les arguments avancés par certains cassandres, selon lequel la perche aurait entraîné la famine...

Le problème de la qualité des données !

La question récurrente à toutes les pêcheries continentales est la difficulté d'obtenir des statistiques de pêches représentatives sur les quantités de poissons capturés. Les chiffres auxquels on peut avoir accès sont souvent peu fiables et doivent être considérés, le plus souvent, comme des ordres de grandeur. Il y a plusieurs raisons à cela. En premier lieu, les points de débarquements sont très nombreux puisqu'on n'en dénombre pas moins de 1 500 tout autour du lac (Cowx *et al.*, 2003). Cette dispersion ne favorise bien évidemment pas la collecte des données sur la pêche. De plus, quelques études (Cowx *et al.*, 2003) mettent en évidence la pauvre qualité et donc la faible fiabilité des données statistiques fournies notamment par l'Ouganda et la Tanzanie qui se partagent pourtant 94 % de la superficie du lac. Sans compter que les causes d'incertitudes sont nombreuses : administration peu efficace, effort de pêche généralement mal connu voire « estimé », pêche illégale, exportation incontrôlée vers les pays limitrophes, etc.

Dans son logiciel, *FishStatJ*, la FAO fournit des séries chronologiques de données statistiques sur les pêches. Bien que cette organisation s'efforce de rassembler des informations fiables, nous devons conserver à l'esprit que les données recueillies sont dépendantes de la capacité des pays collaborateurs à collecter des informations exactes. Comme ces conditions varient d'un pays à l'autre, ces statistiques doivent être utilisées avec prudence, d'autant que pour un certain nombre de données, il est bien précisé qu'il s'agit d'estimation ou d'extrapolation.

Le lac Victoria n'est en rien un cas particulier. Pour la plupart des systèmes aquatiques continentaux, il est difficile d'obtenir des données réellement représentatives de l'état des stocks halieutiques pour les raisons évoquées plus haut. On doit donc faire avec ce qui existe, mais en se gardant de pousser trop loin l'analyse des données.

Afin d'améliorer la collecte des données et de mieux gérer les ressources halieutiques le LVFO (Lake Victoria Fisheries Organization) a été créé en 1994. En outre, afin d'harmoniser la gestion et la réglementation, 1 090 BMUs (Beach Management Units) ont été créés tout autour du lac (voir site web LVFO : <http://www.lvfo.org>). Mais pour l'heure, l'informatisation des informations figurant dans les cahiers se fait mal, sans parler de l'hétérogénéité des sources, voire de l'absence de ces fiches de terrain.

Références

Balirwa J.S., Chapman C.A., Chapman L.J., Cowx I.G., Geheb K., Kaufman L., Lowe-McConnell R.H., Seehausen O., Wanink J.H., Welcomme R.L. & Witte F., 1993. Biodiversity and fishery sustainability in the lake Victoria basin : an unexpected marriage? *BioScience*, 53, 8 : 703-715.

Beisel J.-N. & Lévêque C., 2010. *Introductions d'espèces dans les systèmes aquatiques. Faut-il avoir peur des invasions biologiques ?*. Éditions QUAE, Versailles, Synthèses, 232 p.

Bundy A. & Pitcher T.J., 1995. An analysis of species changes in Lake Victoria : did the Nile perch act alone? : 111-135. In Pitcher T.J. & Hart P.J.B. (eds), *The impact of species changes in African lakes*. Chapman & Hall, London, UK, Fish and Fisheries Series, 18, 601 p.

- Cowx I.G., van der Knaap M., Muhoozi L.I. & Othina A., 2003. Improving fishery catch statistics for Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 6, 3 : 299-310.
- Dobbs C.M., 1927. Fishing in the Kavirondo Gulf, Lake Victoria. *Journal of the East African Natural History*, 30 : 97-109.
- FishStatJ, 2011. FAO, Département des pêches et de l'aquaculture. Global production statistics 1950-2009. <http://www.fao.org/fishery/statistics/global-production/query/fr>.
- Garrod D.J., 1960. Some effects of changes in mesh size legislation upon the fishing industry of Lake Victoria : 126-130. Troisième colloque sur l'hydrobiologie et les pêches en eau douces. Problèmes des grands lacs, Lusaka, 1960. *Publication n° 63, CCTA (Commissioin de coopération technique en Afrique au sud du Sahara)*.
- Graham M., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928, and appendices*. Crown Agents for the Colonies, London, 255 p.
- Greenwood P.H., 1958. *The fishes of Uganda*. The Uganda Society, Kampala, Uganda, 124 p.
- Ikiara M.M., 1998. *Production technology and natural resource sustainability : the case of Kenya's Lake Victoria fisheries*. World Congress of Environmental and Resource Economists, Venice, Italy, June 25-27, 74 p.
- Marshall B., 2009. *Is Nile perch fishery on Lake Victoria sustainable?* Report LVFO, Jinja, Uganda. http://www.seafoodchoices.org/seafoodsummit/documents/Marshall_B_Summit10.pdf.
- Mbuga J.S., Getabu A., Asila A., Medard M. & Abila R., 1998. *Trawling in Lake Victoria : its history, status and effects*. Report n°3, IUCN Eastern Africa Regional Office, Nairobi 33 p.
- Munyandorero J., 2002. The lake Tanganyika clupeid and latid fishery system : indicators and problems inherent in assessments and management. *African Study Monographs*, 23, 3 : 117-145.
- Ogutu-Ohwayo R., 1990. The decline of the native fishes of lakes Victoria and Kyoga (East Africa) and the impact of introduced species, especially the Nile perch, *Lates niloticus*, and the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Environmental Biology of Fishes*, 27 : 81-96.
- Reynolds J.E., Greboval D.F. & Mannini P., 1995. Thirty years on : the development of the Nile perch fishery in Lake Victoria : 181-214. In Pitcher T.J. & Hart P.J.B. (eds), *The impact of species changes in African lakes*. Chapman & Hall, London, UK, Fish and Fisheries Series, 18, 601 p.
- Witte F., de Graaf M., Mkumbo O.C., El-Moghraby A.I. & Sibbing F.A., 2009. Fisheries in the Nile system : 723-747. In Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use*. Springer, Monographiae Biologicae, 89, 818 p.
- Worthington E.B. & Lowe-MacConnell R., 1994. African lakes reviewed : creation and destruction of biodiversity. *Environmental Conservation*, 21, 3 : 199-213.

Chapitre 14

Les produits de la pêche dans l'économie locale

Environ 30 millions de personnes vivent dans le bassin du lac Victoria et, chaque année, environ un million de tonnes de poissons sont pêchées dans le lac. D'après le LVFO (Lake Victoria Fisheries Organisation = Organisation des pêcheries du lac Victoria), pêcheurs et propriétaires de bateaux auraient gagné 550 millions de dollars en 2011.

Les dagaa, petites sardines endémiques sont aujourd'hui la principale espèce pêchée, avec environ 500 000 tonnes/an. Pourtant, ce sont les captures de perche du Nil, même si elles connaissent un réel déclin, qui demeurent encore la première source de revenus des pêcheries (61 % contre 25 % pour les dagaa). Un bon tiers des perches capturées est exporté, le reste est séché, fumé et/ou salé puis vendu sur les marchés locaux ou régionaux. L'Europe importe de l'ordre de 40 000 à 60 000 t de filets de perche du Nil par an.

★

1 La perche du Nil, un produit d'exportation qui se fait rare ?

La perche du Nil a trouvé, assez rapidement, un marché d'exportation vers les pays européens. Transformés et vendus, parfois illégalement, on estime qu'environ 50 000 tonnes de filets de perche du Nil¹ finissent sur les marchés de l'Union européenne (tableaux 1 et 2).

L'accroissement de l'effort de pêche pour alimenter ces exportations a conduit progressivement à une raréfaction des poissons (voir chapitre 13, « La pêche : une activité de prédation opportuniste. Évolution des captures depuis un siècle. . . ») et à une hausse des prix sur les marchés locaux. « Il y avait une biomasse de 650 000 tonnes de *Lates* dans le lac en 2006 contre 310 000 aujourd'hui, explique Brian Marshall du LVFO,

1. Les filets représentent environ 35 à 40 % du poids total du poisson frais.

Tableau 1 - Exportations annuelles (en tonnes) de perche du Nil de chaque pays riverain du lac Victoria vers l'UE (source GlobeFish : Nile Perch Market Report - August 2009 et <http://www.globefish.org/nile-perch-april-2012.html>)

Pays	2005	2006	2007	2008	2009 (estimation)	2010	2011
Kenya	5 200	4 200	5 100	4 000	3 200	3 600	
Tanzanie	24 000	23 600	27 500	23 300	20 000	16 300	
Ouganda	23 800	21 200	20 200	15 000	12 000	11 800	
Total	53 000	49 000	52 800	42 800	35 200	31 700	32 300

Tableau 2 - Importation totale (en tonnes) par les principaux pays européens de filets de perche du Nil (frais et congelés), avant l'effondrement de la production en 2006 (* : Belgique et Luxembourg) (source : Globefish)

Pays	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Pays Bas	8 184	6 086	2 438	9 111	9 186	11 204	14 509	14 483	11 986	11 106
Belgique	9 988 *	11 183 *	2 868	17 038	25 354	16 890	13 371	13 823	11 990	9 937
France	146	416	31	30	116	44	272	5 280	9 543	9 777
Allemagne	2 629	1 043	812	431	1 329	1 946	4 197	4 619	7 199	8 020
Italie	379	504	76	218	653	1 227	740	1 791	3 498	3 724
Grèce	3 157	3 018	629	1 407	1 533	2 149	2 291	2 530	3 170	2 802
Espagne	394	1 156	1 123	871	705	1 123	1 704	2 646	2 949	2 751
Portugal	201	365	88	432	174	325	676	408	585	655
Suède	32	35	16	16	16	1 137	24	50	76	105
Luxembourg			238	784	1 520	1 066	1 263	743	399	60
Royaume Uni	15	40	9			3	22	13	11	9
Autriche			107			1 628	5 638	8 734	1 563	
Danemark						563	406	700		
Total	25 125	23 846	8 435	30 338	40 586	39 305	45 113	55 820	52 969	48 946

en février 2010. Si on ne met pas un terme à la surexploitation, la perche sera menacée, et ceux qui en tirent leur revenu également ». « Il y a dix ans, un pêcheur qui posait 50 filets prenait au moins 100 kilos de perche du Nil par jour », précise Dirisa Walusimbi Gamweru, responsable de la gestion de la plage de Gaba, en Ouganda. « Aujourd'hui, avec le même nombre de filets, il en attrape seulement 20 à 30 kilos ».

Par exemple l'Ouganda, qui comptait plus de vingt usines de transformation du poisson, exportait environ 20 000 tonnes de perches chaque année (tableau 1), rapportant annuellement, au pays, la coquette somme d'environ 180 millions de dollars (140 millions d'euros) en devises. À cette époque d'abondance, les revenus des exportations de poissons étaient supérieurs à ceux des cultures commerciales comme le café et le coton.

En Ouganda, le nombre d'usines de filetage avait doublé entre 2000 et 2006. Mais toujours selon le LVFO, depuis cette époque, plus de 10 usines ont dû fermer et les 25 qui restent sont en difficulté. « Elles tournent à un tiers ou à la moitié de leur capacité », explique Wilson Mwanja, fonctionnaire au ministère de la Pêche ougandais. Face à cette situation, les usines de la région qui ont survécu se sont fédérées et refusent d'acheter aux pêcheurs toute perche de moins de 50 cm pour tenter de limiter la surpêche des jeunes individus. La diminution des stocks a eu, semble-t-il, un impact direct sur les femmes qui gagnaient leur vie en vendant du poisson dans le port de Gaba ou qui travaillaient dans les usines de filetage. Certaines ont dû se reconvertir dans la vente du charbon de bois et du bois coupé sur les îles. De plus, la pénurie de poisson a pris une dimension régionale en tant que source potentielle de conflit, car faute de poissons, certains pêcheurs n'hésitent plus à venir poser leurs filets dans les eaux territoriales des pays limitrophes.

L'épuisement actuel des stocks fait également monter les prix sur les marchés locaux. À Kampala, la capitale de l'Ouganda, le kilo de perche du Nil est passé de 0,50 (2006) à 3,50 US\$ (2011). En revanche, à l'exportation, le prix des filets de *Lates*, peut-être concurrencé par la production du *panga* asiatique, a vu ses prix chuter de presque la moitié entre 2009 et 2011 (respectivement de 7 à 4,5 € le kilo pour les plus gros individus) (GlobeFish, avril 2012). Actuellement, les prix semblent encore plus bas, puisqu'en Ouganda les poissons étaient vendus, en moyenne, environ 4 US\$/kg (10 000 shillings ougandais : UGX) début 2012, puis 1,2 à 1,6 US\$/kg (3 000-4 000 UGX) au cours du dernier trimestre de la même année.

Situation paradoxale : alors que la situation des pêcheries de perche du Nil semble au plus mal dans le lac Victoria, l'organisation allemande Naturland² a annoncé, en avril 2009, que les perches du Nil provenant de sites spécifiques du lac Victoria sont désormais certifiées comme une ressource durable et les produits porteront à l'avenir l'écolabel de l'organisation (voir encadré « Un label durable pour la perche du Nil pêchée du côté ouest du lac Victoria ! »).

2. Naturland est un label allemand d'agriculture biologique. Il s'agit d'un label privé, individuel et contrôlé. Le label Naturland Wildfish pour la pêche a été créé en 2007, il a la particularité de s'adresser essentiellement aux pays en voie de développement. Il se base sur de nombreux critères non seulement environnementaux (limite de taille, non recours à certaines méthodes de pêche, traitement écologique des produits, préservation du stock de poisson...) mais aussi sociaux (programme d'éducation des adultes, de prévention du sida...) et économiques (micro crédit, prix équitable...). Le label est vérifié par des organismes d'audits accrédités.

Un label durable pour la perche du Nil pêchée du côté ouest du lac Victoria !

Naturland, une association d'agriculture biologique allemande qui regroupe plus de 50 000 membres en Allemagne et dans le monde entier, intervient aussi dans les activités halieutiques : l'aquaculture biologique et la pêche « durable ». La particularité de cette organisation par rapport à d'autres organismes certificateurs, est que Naturland attribue la même importance aux questions sociales qu'aux questions technico-biologiques dans son expertise.

Naturland a annoncé en mai 2009 que la perche du Nil du lac Victoria est certifiée « durable » et que les produits de cette région porteront dorénavant l'écolabel de l'organisation. La certification couvre huit sites de débarquement de la région ouest du lac et concerne environ 1 000 pêcheurs de Tanzanie. Les critères de certification reposent sur une pêche orientée vers l'exportation, une pêche à petite échelle et une industrie de transformation conforme aux standards sanitaires. Le cahier des charges comporte un volet social, garantissant notamment des prix équitables pour les pêcheurs.

Ce label permettra également de répondre à certaines exigences de l'UE et aux exigences du marché telles que l'étiquetage et les mesures sanitaires. Rappelons à cet égard que les pays exportateurs ont beaucoup soufferts dans le passé, de diverses périodes d'interdictions par l'UE.

La certification apposée sur le poisson exporté constitue un label de qualité alimentaire pour le consommateur européen, ce qui favorisera peut-être la reprise des exportations de filets. Pour l'heure, les riverains du lac ne peuvent que se réjouir de cette appellation de qualité et l'avenir dira si cette étiquette sera durable. En effet, des organisations telles que la RFA (Responsible Fishing Alliance, qui regroupe plusieurs distributeurs) se montrent assez sceptiques : « Pour le moment, le système d'exploitation de la perche est tout sauf durable, estime Bruno Corréard (groupe Carrefour). Nous sommes au bord d'une catastrophe humaine, économique et sociale. Je trouve donc Naturland extrêmement optimiste³ ».

2 Tout est bon dans le *Lates* ! Comment valoriser les produits halieutiques de faible valeur commerciale

Pour pallier les baisses de revenus provenant de la perche du Nil, les transformateurs essaient de donner une valeur ajoutée à certains sous-produits (produits halieutiques de faible valeur commerciale) issus des opérations de filetage de la perche du Nil. « Les produits halieutiques de faible valeur commerciale sont les poissons de qualité

3. http://www.novethic.fr/novethic/entreprise/pratiques_commerciales/perche_nil_comment_contrer_cauchemar_darwin/128314.jsp. (Source : *novethic*).

médiocre, de petite taille, ou faisant l'objet d'une relative désaffection du consommateur à leur égard, ainsi que les sous-produits de la transformation du poisson⁴ ».

Beaucoup de gens s'étaient rabattus sur les têtes, les arêtes et les peaux de *Lates* vendues dans les fabriques une fois les filets levés et exportés vers l'Europe. Mais, aujourd'hui, même ces sous-produits, appelés communément *mugongowazi* (un terme qui signifie « dos ouvert » ou « personne sans chair » en swahili), ont quasiment disparu du marché local. Les négociants ont en effet trouvé de nouveaux débouchés en République Démocratique du Congo, en République Centrafricaine et dans le sud du Soudan. Mugisha Kanywani, porte-parole du marché au poisson et du port de Gaba (Ouganda), reconnaît que le commerce des arêtes, des peaux et des têtes de poissons avec les pays avoisinants est prospère et qu'en revanche, les habitants de la région ne peuvent plus se permettre d'acheter ces produits.

La perche du Nil est une source importante de sous-produits, qu'ils soient issus des opérations de filetage ou des perches endommagées, ou dont la longueur est inférieure à la taille légale de 50 cm en dessous de laquelle l'espèce ne peut être vendue aux usines. En moyenne, dans le *Lates*, le filet représente entre 35 % et 40 % du poisson entier. Les sous-produits laissés par les usines comprennent donc les carcasses (40-43 %), les chairs rouges (7,8 %), les peaux (6,8 %), les graisses (2-2,6 %), les vessies (2 %), les parures (0,3 %), les œufs (0,2 %), ainsi que quelques poissons entiers ou filets rejetés du fait de leur moindre qualité.

2.1 Les carcasses

Les carcasses sont composées de la tête, du squelette, des nageoires, de la queue et des viscères qui sont immédiatement enlevées et jetées. Malgré le peu de chair qui reste attachée aux arêtes, ces carcasses sont recherchées pour la cuisine car elles servent à préparer un consommé utilisé dans la préparation de ragoûts.

Sur la rive ougandaise, les carcasses sont toujours utilisées essentiellement pour la consommation humaine. Les carcasses sont frites et consommées en tant que produits à grignoter ou utilisées dans la préparation de soupes ou de sauces. En Tanzanie également, les femmes achètent les carcasses (appelées localement *punkies* ou *pankies*) directement aux usines et les préparent pour la consommation humaine en les fumant et les faisant frire. Cependant, comme les poissons capturés sont de plus en plus petits, les usines demandent à leurs ouvriers de laisser le moins de chair possible sur les carcasses. Les femmes se sont donc mises à fabriquer de la farine en pilant les carcasses.

Quels que soient les pays, il semble que la majorité des carcasses frites ou fumées est exportée vers la RDC et le Soudan du Sud, ce qui ne résout pas la question de la sécurité alimentaire des riverains du lac à très faibles revenus. Mais les carcasses ne servent pas qu'à l'alimentation humaine : au Kenya la plupart d'entre elles sont transformées en farine destinée à l'alimentation animale, dont une partie est également exportée.

4. <http://www.fishbytes.org/> (Staples D. & Smith S.F., 2007. Prized commodity : Low value/trash fish. June 28 2008).

2.2 Les têtes

Chez les perches de grande taille, les têtes sont souvent coupées et vendues séparément (figures 1 et 2). Sur les rives ougandaises du lac, elles constituent un met apprécié. Cette préférence pour les têtes de poisson provient essentiellement de la croyance selon laquelle la consommation des têtes (notamment des yeux) améliore les capacités intellectuelles et aide en particulier les élèves à obtenir de bons résultats scolaires (Kabahenda & Hüskén, 2009)⁵. En raison de leur succès, elles sont parmi les plus chers des produits de faible valeur commerciale. Les têtes invendues sont, comme les carcasses, transformées en farine dont une partie est exportée en RDC.



FIGURE 1 – Les têtes de poissons sont achetées dans les usines de filetage du poisson puis sont fumées. Débarcadère de Ggaba, Ouganda (© sarahemcc)



FIGURE 2 – De grands fours sont utilisés pour fumer les têtes de poissons. Une femme surveille le bon déroulement des opérations. Débarcadère de Ggaba, Ouganda (© sarahemcc)

5. Cette croyance n'est pas confirmée par la recherche, cependant il est possible que la consommation des yeux de perche soit un indicateur de l'accès au poisson qui indique un meilleur apport alimentaire en certains acides gras polyinsaturés, notamment le DHA (acide docohexanoïque). Or la recherche montre qu'il existe une relation entre la consommation de DHA et l'amélioration du développement cérébral, de la cognition et du comportement (McCann & Ames, 2005).

2.3 Les peaux

Plus grandes et plus prisées que celle des tilapias, les peaux de *Lates* constituent le plus gros volume de peaux de poisson commercialisées dans la région. Lorsqu'elles sont de bonne qualité, les plus grandes, achetées 2 US\$ les 100 kg, sont tannées et transformées, en une sorte de galuchat utilisé dans la fabrication de chaussures, de sacs et de ceintures. Il s'agit néanmoins d'un artisanat de petite échelle.

Un rapide coup d'œil sur internet permet de voir que certains de ces produits sont commercialisés par des boutiques de luxe. Une fois « européanisés », ces cuirs deviennent de véritables objets d'apparat dont les prix n'ont plus rien à voir avec les 2 US \$/100 kg. Ainsi un porte-monnaie fabriqué dans une seule peau atteint le prix de 199 US\$ et un sac à porter en bandoulière celui de... 2 250 US\$!

En Ouganda, quelques artisans fabriquent des rouleaux de peaux qu'ils font frire pour la consommation humaine (figure 3). Les « tubes » de peau fumés sont aussi couramment utilisés dans la préparation des soupes et des sauces.



FIGURE 3 – Même les déchets de poisson constituent un marché. Les peaux, achetées dans les usines de filetage, sont écaillées, roulées, frites ou fumées puis consommées sur place ou/et expédiées en RDC et au Soudan du Sud où elles sont considérées comme un mets de choix. Débarcadère de Ggaba, Ouganda (© sarahemcc)

2.4 Huile de poisson

Dans la région du lac Victoria, l'huile de poisson est principalement extraite des parois abdominales et viscérales. Une importante quantité de graisse est également située sous la peau, et de l'huile peut en être extraite. En moyenne, 100 g de perche engendrent 750 mg d'huile riche en acides gras oméga-3. Les transformateurs artisanaux (figure 4) font souvent fondre la graisse pour obtenir l'huile qui sert le plus souvent à frire les autres produits de la pêche, car elle est moins chère que les huiles végétales commerciales. En 2007, un jerrican de 20 litres d'huile de perche coûtait 35 US\$ (environ 60 000 shillings ougandais). Les vendeurs des rues utilisent également cette huile pour frire les légumes et féculents qui accompagnent le poisson.



FIGURE 4 – Des transformateurs artisanaux font bouillir les intestins et la graisse abdominale des perches, achetées aux usines de filetage, pour en extraire l'huile. La quantité de graisse varie selon la maturité du poisson. Les perches plus matures donnent de plus grande quantité de graisse. Débarcadère de Ggaba, Ouganda (© sarahemcc)

2.5 Œufs

Les ovaires des femelles mûres pèsent, en moyenne, un peu plus de 500 g. Les gros sacs d'œufs, riches en protéines, sont frits ou fumés et consommés localement. Il ne semble pas que les œufs de perches soient exportés vers les pays voisins.

2.6 Parures de filets

Pour obtenir des filets de qualité les plus blancs possible, il faut les débarrasser de toute chair de couleur rouge ou foncée, généralement très vascularisées. Ces parures ou rognures représentent, en moyenne, 10 g à 200 g par poisson et dépendent largement du marché ciblé pour les filets. Ainsi, l'exportation vers les pays du Nord engendre beaucoup de parures car les marchés européens sont demandeurs de filets totalement dépourvus de déchets.



FIGURE 5 – Des parures de perche du Nil sont séchées au soleil après avoir été salées. Elles sont ensuite vendues sur les marchés locaux. Débarcadère de Ggaba, Ouganda (© sarahemcc)

Lorsqu'elles sont de bonne qualité et de taille suffisante, ces parures sont salées et séchées au soleil (figure 5) pour être vendues sur les marchés régionaux ou exportées

vers la RDC ou le Soudan du Sud. Lorsqu'elles sont de moindre qualité et de petite taille, les rognures sont façonnées en boulettes puis frites pour être ensuite grignotées ou pour servir de base aux soupes et sauces.

2.7 Entrailles

Parmi les entrailles, seule la vessie natatoire a une certaine valeur. Les vessies servent au collage⁶ de la bière ou sont exportées vers l'Extrême-Orient où elles entrent dans la constitution de certains médicaments traditionnels. Il s'agit cependant là d'un débouché assez marginal. Le reste des entrailles est jetée et ne sert même pas à l'alimentation animale.

Si l'on considère souvent que « tout est bon dans le cochon », on voit qu'autour du lac Victoria tout, ou presque, est utilisé dans la perche du Nil.

2.8 Les juvéniles de *Lates*

Bien que la taille légale soit fixée à 20 pouces (environ 50 cm), une importante quantité de juvéniles de longueur inférieure sont capturés et inondent les marchés locaux (figure 6). De nombreux pêcheurs laissent croire que ces juvéniles sont capturés « accidentellement » lors de la pêche des *dagaa*, mais on sait qu'en réalité, la plupart de ces petits *Lates* sont pris soit avec des sennes de plage (dont l'utilisation est pourtant interdite) soit à l'aide de filets maillants de petites mailles. Sur la base de plusieurs observations faites par les fonctionnaires des pêches, on sait que ces pratiques illégales sont stimulées par une importante demande locale car le prix d'achat de ces jeunes *Lates* reste abordable pour les consommateurs.



FIGURE 6 – Bien que la capture des *Lates* de moins de 50 cm soit parfaitement illégale, de nombreux juvéniles inondent les marchés locaux. On voit ici deux très jeunes individus fumés et vendus ouvertement à l'étale d'un marché attenant au débarcadère de Kaseyi près d'Entebbe (Ouganda). Ce débarcadère est géré par les fonctionnaires des pêches ougandais, mais il ne semble pas que les vendeurs de ces juvéniles soient inquiétés malgré l'importante campagne de lutte contre la pêche illégale qui est prônée par les trois pays limitrophes du lac Victoria (© IRD / D. Paugy)

On comprend mieux pourquoi les captures de perche du Nil continuent de diminuer au fil des années car, en plus d'un effort de pêche sans cesse accru, se superpose une

6. Le collage consiste à introduire dans le vin ou la bière une protéine. Cette protéine va flocculer et précipiter avec elle les molécules responsables du trouble.

pression non négligeable sur les jeunes, avant même que ces derniers aient eu le temps de se reproduire.

3 Les *dagaa*, une pêche de substitution ?

Pour augmenter leurs revenus, notamment depuis que les stocks de perche du Nil ont diminué, les pêcheurs artisanaux se tournent de plus en plus vers des poissons de plus faible valeur commerciale comme les petites sardines, *Rastrineobola argentea* (*dagaa*).

Malgré une production de 500 000 tonnes par an, la pêche des *dagaa* demeure toujours une activité artisanale et la transformation des poissons est encore basée sur des méthodes traditionnelles qui sont loin de répondre aux normes d'hygiène internationales. Pourtant, le potentiel de cette pêche est très important et il est certainement sous-exploité.

Les sardines sont pêchées au lamparo, durant les nuits sans lune (voir chapitre 12, « Les méthodes de pêche : un siècle d'évolution »). Le matin, le produit de la pêche est vendu aux femmes qui s'emploient à faire sécher le poisson au soleil. Cela prend en général une journée, mais il faut plus de temps lorsque la météo est défavorable. On estime qu'après la pêche, 40 % de l'ensemble des captures sont perdus, mais cette dégradation peut atteindre 90 % durant la saison des pluies lorsqu'il est plus difficile de faire sécher les poissons (Masette, 2009). En outre, lorsque les *dagaa* sont exposés au soleil pour sécher, il y a des souillures et une importante prédation par les oiseaux, les insectes et quelques animaux domestiques (figure 7).



FIGURE 7 – La plupart du temps, les *dagaa* (*Rastrineobola argentea*) sont mis à sécher sur des filets disposés à même le sol. Outre les oiseaux sauvages qui prélèvent leur dîme, de nombreux animaux domestiques vagabondent sur ces surfaces de séchage. Ici des poules, font non seulement leur repas, mais contaminent également les poissons en déposant de nombreuses fientes. Débarcadère de Kikondo, Ouganda (© IRD / D. Paugy)

Le séchage au soleil est la méthode la plus simple et la plus économique pour conserver le poisson, mais cette technique modifie la qualité protéinique ; la surface du poisson qui durcit rapidement, retient l'humidité dans les chairs favorisant ainsi la dégradation des protéines. Pour restreindre les pertes et améliorer la qualité nutritive des sardines séchées, l'utilisation de claies surélevées semble une excellente technique (figure 8),

car les *dagaa* sèchent plus rapidement et conservent leur éclat argenté, ce qui permet au produit d'être vendu trois fois plus cher.



FIGURE 8 – On voit de plus en plus de séchoirs métalliques permettant d'isoler les *dagaa* du sol lors du séchage. Cette méthode permet d'obtenir des poissons séchés de meilleure qualité et de les vendre ainsi plus cher. Même si elle est de plus en plus utilisée, cette technique de séchage doit encore se confronter aux méthodes traditionnelles qui restent encore très enracinées. Beaucoup de villageois pensent encore, en effet, que c'est la chaleur du sol qui contribue à accélérer le séchage des *dagaa*⁷. Débarcadère de Kikondo, Ouganda (© IRD / C. Lévêque)

Lorsque le séchage est bien fait, la valeur nutritive des *dagaa* est d'une qualité exceptionnelle et le fait que le poisson soit consommé en entier permet de fournir un intéressant apport en oligoéléments et en vitamines. Lorsqu'elles sont vraiment de trop mauvaise qualité, les sardines servent alors de nourriture aux animaux.



FIGURE 9 – Après avoir été séchés au soleil, les *dagaa* sont tassés et stockés dans des sacs avant d'être expédiés chez des grossistes qui se chargeront de leur distribution. Ces sacs, en fibres synthétiques, ne favorise pas l'aération du produit, ce qui conduit à sa dégradation. Débarcadère de Kasenyi, près d'Entebbe, Ouganda (© IRD / D. Paugy)

L'autre problème concernant la valeur nutritive des sardines tient à la manière dont elles sont entreposées. Une fois séchées, les *dagaa* sont emballés et compressés dans

7. Le séchage sur le sol serait également privilégié car le sable se colle au poisson, ce qui augmente, en conséquence, le poids du produit séché !

des sacs qui sont eux-mêmes entassés les uns sur les autres (figure 9). Il en résulte un manque d'aération, qui contribue, à court terme, à la dégradation du produit.

L'utilisation finale des *dagaa* séchés est, soit la consommation humaine, soit l'alimentation animale. Actuellement, cette seconde filière est majoritaire puisque la plupart des rapports mentionnent des proportions de 80 % pour l'alimentation animale et de 20 % pour la consommation humaine. Malgré la qualité généralement médiocre du produit séché, il semble que le poisson arrive sur des marchés de plus en plus lointains dans la région, y compris en Afrique du Sud et au Zimbabwe, par exemple. Des ventes au Cambodge et au Vietnam ont également été signalées.

4 Le tilapia du Nil, une pêche qui rapporte peu ?

Pour reconstituer les stocks qui avaient gravement diminué, on a introduit quatre espèces de tilapias au cours des années 1950 (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi ont-elles proliféré ? »). Parmi celles-ci, une seule d'entre elles, *Oreochromis niloticus*, s'est suffisamment développée pour supporter une pêche commerciale.

Le tilapia du Nil est surtout présent dans les régions côtières du lac, mais l'état du stock est mal connu en raison des difficultés de collecte des données dues à un important marché informel et à de nombreuses pratiques illégales. Cela conduit donc à de fortes incertitudes dans l'évaluation de la pêche. Toutefois, les estimations les plus récentes (2005-2007) suggèrent que les captures sont relativement stables, avec des prises moyennes estimées à 5 400 tonnes par mois (intervalle : 4 700 à 6 900 t/mois) (LVFO, 2008). Désormais, la pêche des tilapias, la troisième espèce commerciale débarquée, constitue 20 % à 25 % des captures totales. Toutefois, cette espèce doit être considérée comme d'importance économique modeste (Odongkara *et al.*, 2006) (tableau 3).

À noter enfin, qu'il existe des différences, quelles que soient les espèces, entre les prix au débarquement et les prix du marché. De même, les prix varient selon la façon dont les poissons sont transformés (Odongkara *et al.*, 2006) (tableau 4).

Les tilapias, pêchés 5-6 jours par semaine, sont le plus souvent capturés à l'aide de filets maillants, même si parfois les pêcheurs utilisent aussi des lignes à hameçon (Odongkara *et al.*, 2006). La plupart sont vendus sur le marché local et l'exportation de cette espèce est faible, bien que des ouvertures se profilent vers les marchés régionaux voisins.

4.1 Le marché local

Il semble que la majorité des prises de tilapias soit vendue au détail aux débarcadères et sur les marchés locaux avoisinants. Le poisson frais est le plus apprécié par les consommateurs dans la région, même s'il ne supplante toujours pas le *ngege* aujourd'hui disparu.

Tableau 3 - Revenus mensuels des différentes catégories de pêcheurs (%). Le tableau donne l'indication de la proportion des personnes appartenant aux différentes tranches de revenus shillings ougandais (UGX) dans les pêcheries. La plupart des personnes appartenant au groupe de 100 000 UGX et en dessous sont susceptibles d'être sous le seuil de pauvreté (source Odongkara *et al.*, 2006). En janvier 2014, 1 euro = 3 389 UGX et 1 US\$ = 2 495 UGX

Tranches de revenus	≤100 000	100 001-200 000	200 001-300 000	> 300 000
Pêcheur moyen	47	20,7	13,1	19,2
Pêcheur de tilapia	63,9	16,4	10,1	9,6
Pêcheur de <i>dagaa</i>	39,4	26,6	14,9	19,1
Pêcheur de perche	33,3	24,6	15	27,2
Pêcheur avec canot motorisé	16	18,5	13,6	51,9
Pêcheur avec canot non motorisé	48,1	21	13,1	18,9
Pêcheur homme	46,5	21,5	13,1	18,9
Pêcheur femme	51,7	13,3	13,3	21,7
Paysan/pêcheur	90,5	7,7	0,8	1

Tableau 4 - Prix moyen au débarcadère et sur le marché selon les espèces et leur mode de conservation (en Shilling ougandais, UGX / kg) (source Odongkara *et al.*, 2006). En janvier 2014, 1 euro = 3389 UGX et 1 US\$ = 2495 UGX

	Qualité du poisson	Prix au débarquement	Prix sur le marché
Perche	Fumé	3 050	3 500
	Salé/séché au soleil	1 775	
	Frais	1 880	2 200
Tilapia	Fumé	2 000	3 000
	Salé/séché au soleil	1 675	
	Frais	1 060	2 000
<i>dagaa</i>	Salé/séché au soleil	1 200	1 600
	Frais	165	2 400

Si la perche du Nil est généralement destinée à l'exportation vers les pays du nord, tilapia et *dagaa* sont réservés à la consommation africaine. Si ces choix n'entrent pas officiellement dans la politique nationale des états riverains, ceux-ci donnent néanmoins expressément priorité pour que les produits de la pêche assurent l'emploi, la sécurité alimentaire et l'apport de revenus et de devises étrangères (LVFO, 2008). La sécurité alimentaire cible donc tilapia et *dagaa*, tandis que la perche du Nil favorise l'arrivée des devises étrangère.

De très nombreuses captures de tilapias concernent des individus de petite taille qui n'entrent bien évidemment pas dans les statistiques officielles puisque la capture des poissons de longueur inférieure à 25 cm est illégale. Les marchés locaux et régionaux des petits poissons sont importants et encouragent, de ce fait, l'exploitation des juvéniles de tilapia ce qui, à terme, peut mettre le stock en danger comme ce fut le cas pour le *ngege*. Les autorités comptent désormais sur la mise en place d'un nouveau plan de gestion des pêches (IFMP2 : Implementation of a Fisheries Management Plan 2, 2009-2014) pour contrôler ce commerce illégal de poissons trop petits (LVFO, 2008).



FIGURE 10 – Le tilapia frais, poisson très apprécié par les consommateurs de la région est souvent acheté directement dans les débarcadères qui jalonnent le pourtour du lac. Ici le débarcadère de Masese près de Jinja, Ouganda (© IRD / D. Paugy)

Bien qu'il y ait désormais une utilisation accrue de glace pour conserver le poisson lors du transport vers les marchés urbains, une importante quantité est encore acheminée par bicyclettes, mobylettes et camionnettes ouvertes. De tels moyens de transport altèrent la qualité de la chair et favorisent sa contamination. C'est pour limiter cette dégradation que beaucoup de prises sont vendues directement dans les débarcadères et n'entrent donc pas, la plupart du temps, dans les statistiques de pêche (figure 10).

4.2 Le marché régional et l'exportation

Le commerce régional du tilapia du Nil est peu développé, mais comme une grande partie du commerce, informel et non réglementé, transite par le lac ou traverse les frontières par des points non officiels et donc non contrôlés, il est difficile de connaître exactement les quantités de poissons exportés vers les pays voisins. Néanmoins, il semble qu'il existe un marché potentiel d'exportation de tilapia frais vers le Rwanda et le Kenya car le prix du marché y est supérieur à ce qui est pratiqué en Ouganda par

exemple (Ponte, 2005). De ce fait, les tilapias apportent tout de même une contribution significative, mais informelle, à l'économie régionale.

Les perspectives commerciales concernant l'exportation vers d'autres continents sont faibles, compte tenu, en particulier, de la forte concurrence de l'aquaculture à grande échelle du tilapia en Asie et en Amérique latine (Ponte, 2005). De ce fait l'exportation des tilapias du lac Victoria vers l'Europe ou l'Extrême-Orient est très limitée d'autant que les poissons naturels ont la réputation d'avoir un « goût de vase » que n'ont pas les poissons d'élevage.

En 1999-2000, le revenu moyen par ménage, en Ouganda, était estimé à 141 000 UGX/mois⁸. Selon cette même enquête nationale, le revenu moyen d'un ménage de pêcheur était selon les espèces ciblées de 279 000 UGX (perche du Nil), 208 000 UGX (*dagaa*) et 129 000 UGX (tilapia) (Ponte, 2005). Ces chiffres confirment que les pêcheurs préfèrent orienter leurs activités vers les captures de *Lates* ou de *Rastrineobola* plutôt que vers le tilapia qui est l'espèce qui rapporte le moins, même si sa consommation potentielle locale est importante. Cela d'autant que localement, commence à poindre la concurrence de l'élevage de cette espèce, comme on peut l'observer dans la région de Jinja en Ouganda.

Références

Kabahenda M.K. & Hüsken S.M.C., 2009. *Une étude des produits halieutiques de faible valeur commercialisés dans la région du lac Victoria*. Fisheries and HIV/AIDS in Africa : investing in sustainable solutions / Les pêches et le VIH/SIDA en Afrique : investir dans des solutions durables. Rapport de projet du WorldFish Center, 28 p.

LVFO, 2008. *The fisheries management plan for Lake Victoria 2009-2014*. LVFO, Jinja, Uganda, 105 p.

Masette M., 2009. The influence of dagaa-based poultry feed quality on chicken egg production within Lake Victoria basin. *FAO Fisheries and Aquaculture Report*, 2009, N° 904 : 125-131.

McCann J.C. & Ames B.N., 2005. Is docosahexaenoic acid, an n-3 long chain polyunsaturated fatty acid, required for normal brain function ? An overview of evidence from cognitive and behavioral tests in humans and animals. *American Journal of Clinical Nutrition*, 82 : 281-295.

Odongkara K., Ntambi B., Godwin K. & Mbilingi B., 2006. *Contribution of Lake Victoria fisheries to economic growth, poverty reduction and development. Literature review and data*. Implementation of a Fisheries Management Plan, Socio-economics Series 3, NAFIRRI, Jinja, Uganda, 42 p.

Ponte S., 2005. *Bans, Tests and Alchemy. Food Safety Standards and the Ugandan Fish Export Industry*. Danish Institute for International Studies, Paper n° 225/19, 85 p.

8. 141 000 UGX correspondent à environ 34,5 euros (1 UGX = $\pm$ 0,00025 EUR, ou 1 EUR = $\pm$ 4 090 UGX).

Chapitre 15

Un écosystème sur trajectoire : changements et adaptations

Le lac Victoria et son bassin ont été soumis à différentes perturbations au cours du siècle dernier : croissance de la population humaine, développement des activités agricoles et industrielles, pollutions agricoles, industrielles et urbaines, pêche intensive, introduction d'espèces exotiques, et variabilité climatique. Ces perturbations se sont manifestées concrètement par l'eutrophisation des eaux, ainsi que par la prolifération des Lates au début des années 1980. La question des relations et des éventuelles synergies entre ces différents phénomènes a suscité de nombreuses spéculations, mais le peu de données disponibles (souvent éparses et fragmentées) rend difficile l'analyse rétrospective et l'élaboration d'hypothèses explicatives étayées.

Une nouvelle donne est intervenue depuis quelques années : après avoir été florissant, le stock de Lates a tendance à diminuer et plusieurs espèces d'haplocromines profitent, apparemment, d'une moindre pression de prédation pour recoloniser les habitats d'où ils avaient disparu. Plusieurs de ces espèces montrent des signes d'adaptation morphologique, en réponse à la prédation et aux nouvelles conditions d'alimentation. Le système écologique évolue donc en permanence en ajustant son fonctionnement mais l'écologie a du mal à fournir des explications étayées aux changements qui sont intervenus, car le fonctionnement du lac reste pour l'essentiel une boîte noire, et les capacités de prédictions restent limitées.

★

Depuis une trentaine d'année, les *Lates* et les autres espèces introduites dans le lac Victoria se sont mis à proliférer tandis que le lac subissait de nombreuses modifications écologiques en raison de l'eutrophisation des eaux. Ces deux processus ont eu un impact considérable sur les espèces de poissons autochtones, et bon nombre d'espèces d'haplochromines endémiques, ont décliné ou disparu. Mais, la pêche de *Lates* a également profondément modifié le système économique local, puisque la pêche, à l'origine artisanale, est en partie devenue industrielle, avec l'exportation de produits transformés vers les pays du Nord (voir chapitre 14, « Les produits de la pêche dans

l'économie locale »). Néanmoins, au début des années 2000, les captures de perche du Nil ont commencé à décliner, alors qu'un certain nombre d'espèces de petits cichlidés, dont les populations avaient disparu ou passablement régressé, sont réapparues dans les captures.

La prolifération du *Lates* a fortement intrigué les écologues. Cette espèce est en effet présente dans tous les milieux aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne où elle cohabite avec les autres espèces, sans pour autant devenir dominante. Pour rechercher les causes de cette prolifération des *Lates*, il faut s'intéresser au fonctionnement du système socio-écologique lui-même. Et là, on se heurte à une difficulté majeure qui est de reconstituer l'histoire du lac et de ses trajectoires passées. En effet, si nous savons que les caractéristiques du système lacustre se sont profondément modifiées au cours des dernières décennies ainsi qu'en témoignent de nombreux paramètres physico-chimiques ou biologiques, les observations sont souvent partielles et éparées, notamment avant les années 1980. Pour reconstituer les trajectoires écologiques, il faut donc rassembler les divers éléments du puzzle, sachant qu'il y a, encore, de nombreuses pièces manquantes. Pour pallier aux déficiences des données, les scientifiques ont émis diverses hypothèses explicatives concernant les changements qui sont survenus, avec parfois des divergences dans l'interprétation des scénarios rétrospectifs. Très souvent, en effet, ces hypothèses sont spéculatives et ne sont basées, au mieux, que sur l'existence de relations apparentes, qui ne signifient pas qu'il y ait des relations de cause à effet.

1 Des théories écologiques spéculatives et incertaines

Sur le plan écologique, il est évident que le lac Victoria n'est pas un système statique, puisque son fonctionnement s'est modifié dans le temps. C'est pourquoi on parle de trajectoire d'éco- (ou d'anthropo-) système, et non plus de système en équilibre (voir dans ce chapitre, encadré « Résilience et stabilité des concepts écologiques périmés ! »).

Un autre point important, à prendre en considération, quand on cherche à reconstituer les trajectoires d'un lac comme le Victoria, est l'hétérogénéité du milieu. Comme nous le faisait remarquer un chercheur ougandais, il n'y a pas un lac Victoria mais une mosaïque de systèmes écologiques, plus ou moins imbriqués, avec leur dynamique propre. Le lac est donc un super-écosystème, et ce qui est vrai en certains endroits ne l'est pas nécessairement dans d'autres. Or, beaucoup d'observations passées ont concerné des zones géographiques restreintes, et la tentation a souvent été grande d'extrapoler et de généraliser ces observations à l'ensemble du lac.

Trois grandes familles d'hypothèses ont été proposées pour expliquer les changements observés dans la structure et le fonctionnement du système lacustre :

- **L'eutrophisation des eaux**, résultant de pollutions liées à l'usage des terres (déforestation, développement de l'agriculture et de l'élevage...), à la croissance urbaine, et aux activités industrielles. L'apport accru en éléments nutritifs au lac, à partir des années 1940, a entraîné classiquement un accroissement de la production végétale, et des situations d'anoxie à certaines périodes et en certains endroits du lac, résultant de la décomposition de cette matière or-

ganique. C'est cette hypothèse qui est le plus souvent retenue pour expliquer l'état trophique actuel.

- Une **modification des chaînes trophiques**, suite à l'introduction de la perche du Nil, qui aurait entraîné une réduction des espèces herbivores et donc une pression de prédation moins importante sur les algues, *via* les cascades trophiques. Mais des analyses de sédiments, ont montré que les changements intervenus dans la composition des peuplements planctoniques avaient débuté bien avant l'introduction de la perche du Nil (voir chapitre 7, « Un système biologique riche et productif »). Ces observations ont quelque peu affaibli la portée de cette hypothèse. Mais on ne peut exclure que la prédation ait joué un rôle, à la marge.
- Des **variations climatiques** qui ont suscité une augmentation de la température, et surtout une plus grande permanence de la stratification des eaux, avec des conséquences en chaîne sur la chimie des eaux et l'écologie du lac. L'hypothèse climatique n'est pas présentée comme une alternative à l'eutrophisation, mais le climat a pu, à certains moments, accélérer et amplifier les effets induits des apports accrus en nutriments.

Résilience et stabilité des concepts écologiques périmés !

À l'origine, le terme de résilience provient des sciences physiques où il a le sens de résistance aux chocs. Plus tard, il a été introduit en écologie pour définir la capacité qu'a un écosystème pour se remettre d'une perturbation. Tel le phénix, l'écosystème serait donc capable de renaître et de retrouver son état antérieur. Pourtant l'histoire nous montre que les systèmes écologiques se sont profondément transformés au cours du temps, tant sur le plan qualitatif que sur l'aspect fonctionnel et qu'ils ont pu perdre ou gagner espèces ou processus, avec ou sans l'intervention de l'homme.

En fait, les concepts de stabilité ou de résilience correspondent à la représentation d'un monde en équilibre qui arrange particulièrement les gestionnaires et surtout les conservationnistes. On retrouve ici « le mythe récurrent du jardin d'Eden » (Lévêque, 2013). Il n'existe certainement pas un état idéal de la nature, et l'écologie, discipline naturaliste, n'a pas vocation de décider de ce qui est bon ou mauvais (Lévêque, 2013), même si « les naturalistes sont très attirés par cette théorie [la résilience] parce qu'elle correspond bien à l'idée intuitive que la nature, qui est complexe, fonctionne harmonieusement » (Colinvaux, 1993).

Il faut se rendre à l'évidence, la réalité montre que les écosystèmes évoluent selon des trajectoires sans jamais retrouver leur structure initiale. En d'autres termes, ils sont capables d'évoluer en intégrant les transformations dont ils font l'objet, de manière à assurer leur pérennité sans revenir obligatoirement à leur état antérieur (Lévêque, 2013).

Avec ces différentes hypothèses, la recherche des causes de l'évolution du système lacustre s'adresse à la fois aux processus *top-down* (contrôle par les poissons et les cascades trophiques) et aux processus *bottom-up* (contrôle par les caractéristiques physico-chimiques du milieu).

Si ces grandes familles d'hypothèses ne sont pas trop discutées, d'autres hypothèses explicatives faisant appel à l'écologie théorique sont, en revanche, beaucoup plus controversées. C'est le cas, en particulier, de la théorie des cascades trophiques (ou théorie des interactions trophiques en cascade) qui a été proposée par Carpenter *et al.* (1985) pour les milieux aquatiques. Schématiquement, elle fait l'hypothèse que dans une communauté bien structurée, une augmentation de la biomasse de poissons piscivores (niveau 4) se répercute en cascade sur les niveaux trophiques inférieurs : diminution de la biomasse du prédateur intermédiaire (niveau 3), et par voie de conséquences augmentation de la biomasse du consommateur primaire (niveau 2) soumis à une pression de prédation moindre, et diminution de la biomasse en phytoplancton (niveau 1) qui est plus consommé. Les effets en cascade ne se limitent pas à l'abondance des populations, puisqu'ils concernent également la structure de taille des populations, et la composition spécifique à chaque niveau trophique.

Ce modèle théorique qui est une régulation de type « *top-down* » (contrôle du haut vers le bas) n'est pourtant pas toujours vérifié sur le terrain. Par exemple, différentes études ont montré que la cascade trophique induite par l'ajout de poissons zooplanctophages conduisait à une augmentation de la biomasse de phytoplancton mais pas nécessairement à une diminution de la biomasse du zooplancton (Danger *et al.*, 2012). Cependant, l'introduction des poissons entraîne des changements dans la composition de la communauté zooplanctonique. Deux hypothèses peuvent expliquer ces observations : (i) la prédation sélective des poissons sur les plus grands individus peut induire une diminution de la taille moyenne au sein de chaque population de zooplancton ; (ii) les différences dans la capacité des espèces de zooplancton d'échapper à la prédation peuvent conduire à une domination de la communauté par les espèces les moins consommées (Danger *et al.*, 2012).

La capacité prédictive des cascades trophiques, souvent invoquée pour tenter d'expliquer les changements observés dans les différents niveaux trophiques est, en réalité, peu adaptée à un système complexe comme celui du lac Victoria. Avant la prolifération des *Lates*, la chaîne trophique piscivores / zooplanctonophages / zooplancton / phytoplancton impliquait en effet de nombreuses espèces à chaque échelon (dont par exemple, une vingtaine d'haplochromines zooplanctonophages), d'où l'existence de nombreux circuits plus ou moins interconnectés. Avec la réduction du stock d'haplochromines zooplanctophages on aurait pu s'attendre, selon la théorie des cascades trophiques, à un accroissement de la biomasse du zooplancton et, par conséquent, à une réduction du phytoplancton. Ce ne fut pas le cas.

On a, par exemple, expliqué l'accroissement de la biomasse de crevettes par un relâchement de la compétition et de la prédation par les haplochromines qui ont disparu (Goudswaard *et al.*, 2006). Des déclin locaux de la crevette ont inversement été attribués à la résurgence des haplochromines (Ngupula & Maponi, 2010). Mais ce petit jeu des causes à effet reste très spéculatif et, en tout état de cause, difficile à démontrer.

Sans compter que dans ce modèle, il n'a jamais été tenu compte de l'eutrophisation des eaux ! Cet aspect est d'autant plus important que les effets cascades sont presque toujours atténués par l'eutrophisation, notamment dans les niveaux inférieurs (McQueen *et al.*, 1986).

2 Le processus d'eutrophisation

Les conséquences de l'eutrophisation des eaux lacustres sont de deux ordres : une augmentation de la biomasse végétale liée à un apport excédentaire en nutriments, et des réductions de la teneur en oxygène des eaux, conséquence de la décomposition de cette matière organique.

Les études paléolimnologiques mettent en évidence que le processus d'eutrophisation du lac est engagé depuis le début du XX^e siècle. Les impacts des activités humaines avant 1950 ont laissé des traces dans les sédiments lacustres, mais il n'y a pas eu, en apparence, de conséquences notables sur le fonctionnement du lac. Les communautés planctoniques avaient cependant commencé à se modifier avant les études réalisées par Talling au début des années 1960, juste avant une période inhabituelle de 3 ans de pluies intensives au cours de laquelle le niveau du lac s'est élevé de près de 2 m (voir chapitre 8, « Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ? »).

La chronologie des changements observés montre que ce processus a précédé les bouleversements observés dans les communautés de poissons. Ceci invalide l'idée, développée par certains auteurs, selon laquelle l'eutrophisation serait le résultat de la disparition des cichlidés phytoplanctonophages et détritivores, dévorés par les *Lates*. En fonction de la théorie des cascades trophiques en effet, la disparition des poissons phytoplanctophages aurait permis au phytoplancton de se développer abondamment. C'est cette même idée qui est reprise dans le film *Le Cauchemar de Darwin* où l'on entend dire que le *Lates* serait responsable de l'eutrophisation du lac, ce qui est évidemment une contre-vérité.

L'une des conséquences principales de l'eutrophisation concerne la concentration en oxygène des eaux. La décomposition de la matière organique, produite en abondance, entraîne une réduction de la teneur en oxygène des eaux. Dans certains cas, cela peut même aller jusqu'à des situations d'anoxie. Hecky indiquait dans les années 1990, que les eaux de surface sont sursaturées en oxygène à midi, alors que les eaux profondes sont anoxiques pendant plusieurs mois (Hecky *et al.*, 1994). En revanche, dans les années 1960, les eaux de surface étaient légèrement désaturées durant presque toute l'année et les situations d'hypoxie des eaux profondes étaient rares (Talling, 1966). Ici encore la paléolimnologie apporte des informations : les restes sédimentaires des communautés de chironomides des eaux profondes (68 m) ont connu des situations d'anoxie dès 1980 et sont alors devenues identiques à celles que l'on connaît aujourd'hui (Verschuren *et al.*, 2002).

3 La variabilité climatique et ses conséquences

Les conséquences de la variabilité climatique et l'effet du réchauffement régional qui ont pu intervenir sur les événements qui se sont produits dans le lac Victoria et les autres grands lacs africains surtout depuis 1980, sont souvent mal évalués (Hecky *et al.*, 2010). Cependant, il a été démontré que le réchauffement augmente la stabilité physique, stabilise la thermocline et atténue le mélange des couches profondes (Hecky *et al.*, 2010). Il contribuerait donc ainsi à favoriser les conditions anoxiques et hypoxiques actuelles dans l'hypolimnion. La faiblesse des vents qui a prévalu entre le milieu des années 1970 et le milieu des années 1990 dans le lac Victoria pourrait également avoir contribué à étendre et à stabiliser les couches anoxiques (Kolding *et al.*, 2008).

Évaluer le rôle possible des interactions complexes qui existent entre le réchauffement climatique, la stratification thermique, et la hausse des concentrations en nutriments qui ont provoqué des grands changements dans l'écosystème du lac Victoria, nécessiterait des enregistrements continus de l'abondance du phytoplancton et de la productivité primaire, afin de les comparer aux changements historiques qui se sont produits dans la communauté de poissons, et pour essayer de rechercher une ou des relations possibles entre les variables observées. Malheureusement, ces registres d'observations continus n'existent pas pour le lac Victoria.

Compte tenu de l'absence de données, le débat sur l'impact que peut avoir le climat sur le fonctionnement global des écosystèmes aquatiques et particulièrement sur leur productivité, reste très spéculatif. En Afrique de l'Est, quelques scientifiques ont suggéré que le réchauffement climatique, non seulement réduisait le mélange vertical des eaux, mais tendait également à diminuer la productivité du lac Tanganyika (O'Reilly *et al.*, 2003; Verburg *et al.*, 2003). Ces auteurs, estiment également que, dans ce cas précis, l'incidence des effets régionaux du climat mondial sur l'écosystème, est supérieure à l'impact des activités anthropiques locales ou de la surpêche. Cette dernière observation est-elle généralisable aux autres écosystèmes régionaux, comme le lac Victoria, qui est situé à proximité du lac Tanganyika ? Dans les deux grands lacs, le changement climatique a provoqué une réduction des vents, une augmentation de la température annuelle moyenne de l'eau, une diminution du mélange vertical de l'eau et une augmentation de la durée de l'anoxie de l'hypolimnion (Hecky, 1993; Hecky *et al.*, 1994). Qui plus est, dans les deux cas, l'accroissement de la démographie a entraîné une augmentation de l'eutrophisation (Hecky, 1993; Cohen *et al.*, 2005). Mais, bien qu'exposés à des contraintes assez similaires, les deux lacs ont réagi de façon très différente. En effet, on observe une augmentation de la productivité dans le lac Victoria (Hecky, 1993; Mugidde, 1993) et, à l'inverse, une diminution dans le lac Tanganyika (O'Reilly *et al.*, 2003; Verburg *et al.*, 2003).

On peut imaginer que ces différentes réactions résultent de la morphométrie très différente de ces deux lacs. Ainsi, dans le lac Victoria, relativement peu profond, les nutriments apportés par le bassin versant se déposent sur le fond mais sont épisodiquement remis en suspension dans la colonne d'eau où ils stimulent une plus grande production de phytoplancton (Azza, 2006). À l'inverse, dans le lac Tanganyika, beaucoup plus profond et encaissé, le mélange saisonnier des eaux est moins prononcé et

affecte uniquement les zones de hauts fonds. De ce fait, la plupart des nutriments entrant dans le lac sédimentent dans les eaux profondes. Dans ce cas, la productivité biologique est donc beaucoup plus sensible à l'efficacité du mélange des eaux puisque la surface (volume) sous influence est assez restreinte. Avec une diminution du régime des vents et la plus forte stratification qui accompagne le changement climatique mondial, le flux de nutriments lié aux sédiments de l'épilimnion du lac Tanganyika a considérablement diminué, produisant le déclin observé de la productivité de ce lac selon l'hypothèse avancée par Azza (2006). Une illustration, s'il en était besoin, que l'écologie lacustre est fortement contingente des caractéristiques locales et que la généralisation ou l'extrapolation des phénomènes d'un système à l'autre reste toujours une entreprise délicate.

4 La pêche, les introductions d'espèces et leurs conséquences sur le fonctionnement du système lacustre

La succession des activités de pêche dans le lac Victoria peut se résumer comme suit :

- Jusque vers les années 1940-1950, les pêcheries étaient essentiellement basées sur les tilapias autochtones (*Oreochromis esculentus* et *O. variabilis*) dont les stocks se sont, par la suite, effondrés.
- Au milieu des années 1960, une petite pêcherie au chalut a ciblé les haplochromines. Cette activité a duré jusque vers le milieu des années 1980, lorsque la faune ichtyologique s'est profondément modifiée avec la prolifération du *Lates*. Une usine basée à Mwanza traitait par exemple 10-15 tonnes d'haplochromines par jour. À ce rythme les populations de *furu* furent rapidement affectées, d'autant que les traits de chalut avaient également un impact sur les fonds, et notamment sur les sites de ponte des *Haplochromis*.
- Depuis le milieu des années 1980, les pêcheries se focalisent sur quatre espèces principales : perche du Nil, tilapia du Nil, *dagaa* et crevettes. Depuis les années 2000, les *dagaa* sont les plus exploités puisqu'ils représentent la moitié des captures totales (Kolding *et al.*, 2008).
- Depuis les années 2000, on voit revenir quelques espèces d'haplochromines dans les pêches, notamment lors des pêches aux *dagaa*.

Le regain de nouvelles ressources a favorisé, surtout à partir de 1988, l'effort de pêche qui se traduit à la fois par une augmentation du nombre de bateaux et de pêcheurs qui se sont respectivement multipliés par 6 et par 4,5 entre 1970 et 2005 (Matsuishi *et al.*, 2006) (figure 1).

Cependant, depuis mi 2000, il semble que la situation se soit stabilisée dans les trois pays limitrophes et que l'effort de pêche reste à peu près constant (Kolding *et al.*, 2008). D'ailleurs, en ce qui concerne les captures de perche du Nil, il semble bien que depuis 1995, pour l'ensemble de la Tanzanie et de l'Ouganda, qui représentent 95 % du partage du lac Victoria, les captures par pêcheur varient entre 2 à 4 tonnes par an, ce qui est comparable à la moyenne de ce que l'on observe dans d'autres lacs africains (Jul-Larsen *et al.*, 2003) (figure 2).

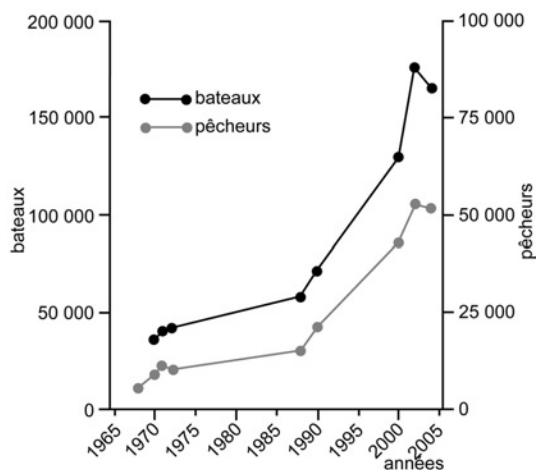


FIGURE 1 – Évolution de l'effort de pêche total en nombre de bateaux et de pêcheurs (redessiné d'après Kolding *et al.*, 2008)

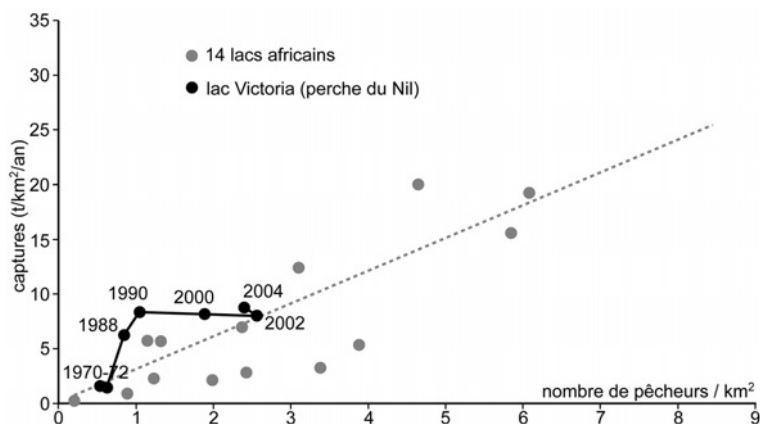


FIGURE 2 – Relation entre les captures et la densité de pêcheurs dans 14 lacs africains (calcul effectué durant la période 1989-1992) (points et courbe en noir). La tendance montre qu'il existe une relation positive d'environ 3 t/pêcheur/an quels que soient les lacs et les pays ($y = 2,8 x$; $r^2 = 0,72$; d'après Jul-Larsen *et al.*, 2003). La superposition des données concernant la perche du Nil récoltées sur le lac Victoria (1970 à 2004) montre que la productivité augmente toujours avec l'accroissement de l'effort de pêche (points et courbe en rouge). Après une hausse initiale de la production à la fin des années 1980 et au début des années 1990, le taux de captures se situe désormais au niveau de la moyenne africaine (redessiné d'après Kolding *et al.*, 2008)

Pendant de nombreuses années, on a eu l'impression qu'il n'y avait pas d'impact sur les stocks exploités malgré une pression de pêche croissante, ce qui est en contradiction avec les prédictions des modèles halieutiques classiques de gestion des stocks. La raison la plus probable c'est qu'il y ait eu un accroissement de la biomasse concomitant à l'augmentation de la pression de pêche. C'est effectivement le cas, *via* une série d'événements :

- Les activités humaines et l'accroissement démographique (urbanisation, industrie, déforestation, agriculture) sont à l'origine de l'eutrophisation du lac, et donc d'un accroissement de la productivité aux différents niveaux trophiques, y compris celui du *Lates*.
- La prolifération du *Lates*, associée à un accroissement de l'eutrophisation au début des années 1980, a eu pour conséquence une simplification importante des chaînes trophiques réduisant les pertes énergétiques entre la production primaire et la production de poisson, d'où une productivité accrue. Cette plus grande productivité a été certainement l'un des moteurs de la prolifération de la perche du Nil.
- Cet accroissement de la biomasse de *Lates* et de la productivité auraient été suffisants jusqu'au milieu des années 2000 pour absorber l'accroissement de la pression de pêche, ce qui ne veut pas dire qu'il n'y ait pas eu localement des problèmes de surpêche.
- Simultanément les pêcheurs ont utilisé des engins très sélectifs et des mailles de plus en plus petites qui ont conduit à une diminution des tailles moyennes des poissons capturés, sans compter qu'ils multiplient aussi les captures de spécimens immatures. Les captures par unité d'effort restent, en moyenne, assez stables sur le lac, mais la taille moyenne des individus diminue.
- Les fluctuations dans les biomasses, et donc dans les captures, pourraient aussi résulter des variations dans le succès du recrutement des espèces en cause qui dépend notamment des fluctuations climatiques.

L'effort de pêche continuera d'augmenter jusqu'à ce que la pêcherie absorbe l'accroissement de la productivité, c'est à dire tant que le revenu des pêcheurs se maintiendra à un niveau acceptable. Mais, pour un même niveau de captures totales, un accroissement du nombre de pêcheurs ne pourra se faire que si le revenu moyen se maintient par une augmentation des prix (comme cela semble se passer), ou si la pêcherie s'intéresse à d'autres cibles. Actuellement l'effort de pêche porte essentiellement sur des espèces productives appartenant à des niveaux trophiques inférieurs, telles que les *Rastrineobola* et les tilapias. On retrouve ici une situation connue par ailleurs en milieu marin et pour lequel Pauly *et al.*, (1998) parlaient de *fishing down the food web* (pêcher les niveaux trophiques inférieurs). Avec l'eutrophisation, une partie de la pêcherie s'est en effet reportée sur les niveaux trophiques inférieurs tels que les espèces à *turn-over* rapide comme les crevettes ou les *dagaa* dont la biomasse est très importante.

La principale conséquence de la prolifération des *Lates* a été la disparition de plusieurs espèces d'haplochromines et, de manière générale, une simplification des chaînes trophiques (voir chapitre 7, « Un système biologique riche et productif »). Actuellement, ces chaînes trophiques s'articulent autour de quatre composantes essentielles. Dans le bas de la chaîne, les crevettes, qui se sont multipliées en raison de l'abondance de la matière organique désormais disponible, constituent l'alimentation de base des jeunes perches. Toujours dans le bas de la chaîne, le cyprinidé pélagique et zooplanctivore *Rastineobola argentea* s'est considérablement développé. Il sert de poisson fourrage aux *Lates* adultes et juvéniles, tout en constituant près de 50 % des captures totales

de la pêche. Encore en bas de chaîne les tilapias, notamment le tilapia introduit *Oreochromis niloticus*, qui vit plutôt dans la zone côtière, est maintenant très abondant aussi. Au sommet de la chaîne, il ne reste qu'un prédateur terminal, le *Lates* qui se nourrit principalement des trois espèces précédentes, et de ses juvéniles car il est cannibale comme tous les grands prédateurs.

En résumé, le lac Victoria a globalement fait preuve pendant la période de prolifération des *Lates* d'une grande capacité d'adaptation puisque la structure trophique s'est profondément modifiée. Néanmoins, le lac a continué de fonctionner de manière de plus en plus efficace en ce qui concerne la production biologique. Il fonctionne de manière différente qu'auparavant, sans être fragilisé pour autant. Ceci contredit notamment l'hypothèse écologique selon laquelle un système diversifié est mieux à même de fonctionner et de résister aux perturbations qu'un système simplifié.

5 Et maintenant... les prises de *Lates* déclinent

Pourtant rien n'est simple en écologie fonctionnelle ! Alors que l'on croyait la situation plus ou moins stabilisée, au début des années 2000, les captures de perche du Nil ont commencé à décliner. Presque simultanément, plusieurs espèces de petits cichlidés, dont les populations avaient disparu ou passablement régressé, ont repris leur place dans les captures. Un modèle bioénergétique, mis au point à la fin des années 1990, avait d'ailleurs plus ou moins prévu que l'accroissement de l'exploitation de la perche du Nil favoriserait le retour des haplochromines, sans qu'il soit précisé quels groupes trophiques et quelles espèces seraient privilégiés (Kaufman & Schwarz, 2002 ; Balirwa *et al.*, 2003).

En réalité, on s'est vite aperçu que si les populations de perches du Nil étaient en expansion, l'accroissement des captures débarquées était essentiellement lié à l'augmentation de l'effort de pêche (figure 3). Ainsi, le nombre de bateaux et de pêcheurs aurait triplé en Tanzanie entre 1990 et 2007 (Witte *et al.*, 2009).

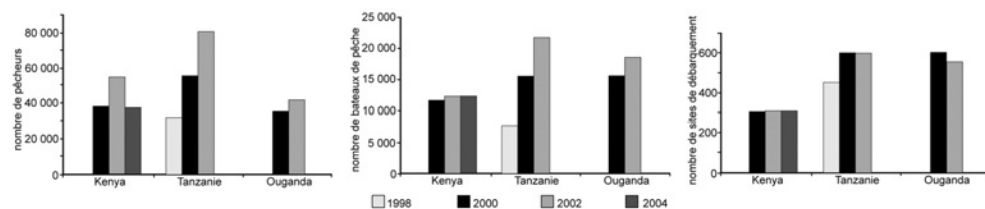


FIGURE 3 – Augmentation du nombre de pêcheurs, de bateaux et de sites de débarquement dans différents secteurs du lac Victoria entre 1998 et 2004. On voit clairement qu'en six années l'effort de pêche s'est multiplié jusqu'à plus du double en Tanzanie (redessiné d'après Mkumbo *et al.*, 2007)

Après avoir constitué la très grosse proportion des prises, les captures de *Lates* ont commencé à diminuer au milieu des années 1990. Au fur et à mesure que les captures s'amenuisaient, la taille des poissons diminuait également ; c'est la spirale, bien connue en halieutique, de la surexploitation d'une espèce.

Des études expérimentales réalisées entre 1999 et 2003 ont montré que jusqu'en 2000 il existait un bon recrutement des juvéniles de perches, jusqu'à ce qu'il commence à décliner en 2003 (Mkumbo *et al.*, 2007). Il semble bien que l'état des stocks de *Lates* est au moins en partie le résultat d'une surexploitation certaine. En effet, plusieurs indices semblent assez révélateurs :

- la taille à la première maturité a, en moyenne, passablement diminué depuis les années 1990 ; de 62 cm LT (longueur totale) à 53 cm LT pour les mâles et de 93 cm LT à 58 cm LT pour les femelles (Mkumbo *et al.*, 2007 ; Marshall, 2009) ;
- la plupart des captures touchent les individus qui, en moyenne, n'ont pas atteint la taille de première maturité (Mkumbo *et al.*, 2007) (figure 4) ;

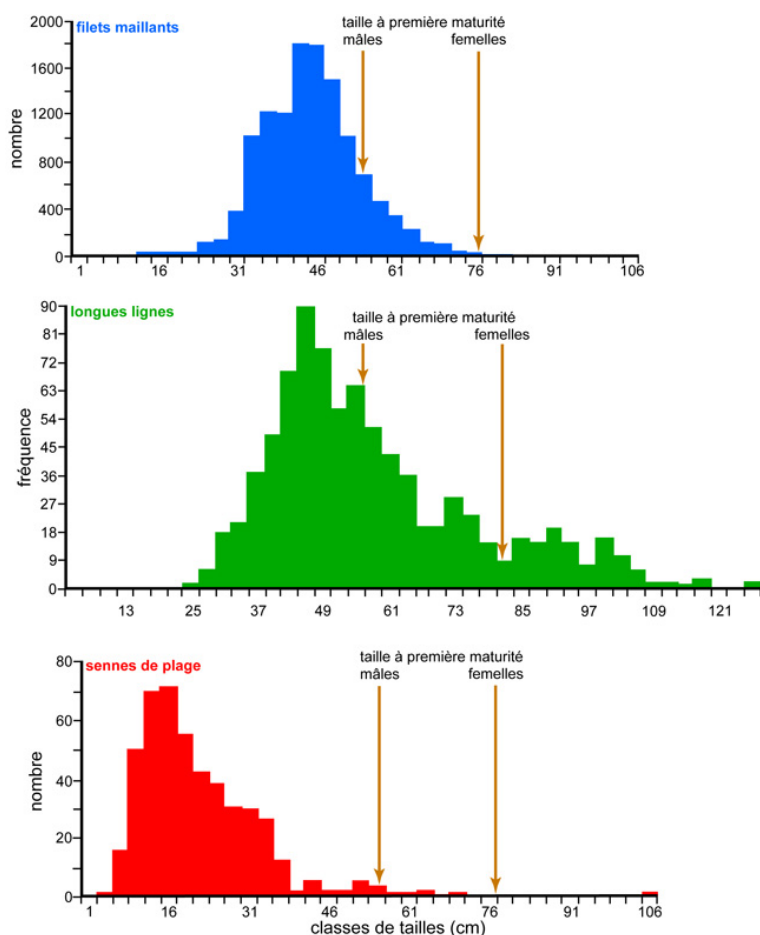


FIGURE 4 – Fréquences des longueurs de perches du Nil capturées à l'aide de différents engins en 2003. On remarque, que, quel que soit l'engin utilisé, l'essentiel des captures n'atteint pas la taille de première reproduction. À noter toutefois, que les sennes de plage ont un impact beaucoup plus sévère que les deux autres techniques (redessiné d'après Mkumbo *et al.*, 2007)

- la taille des individus constituant le stock continue de décroître puisqu'elle est passée, en moyenne, de 50 cm LT à 26 cm LT entre 2007 et 2009 (Marshall, 2009) ;
- la biomasse estimée lors de plusieurs campagnes de surveillance acoustique a montré une chute très importante ; en moyenne de 654 000 tonnes entre 2005 et 2007 à 310 000 tonnes entre 2008 et 2009 (Marshall, 2009). Comment un stock dont la biomasse est estimée à 310 000 tonnes peut-il désormais subir une pression de 260 000 tonnes de captures ? (voir encadré « Le problème de la qualité des données ! » dans le chapitre 13, « La pêche : une activité de prédation opportuniste. Évolution des captures depuis un siècle... »).

Malgré ce constat, certains considèrent toujours que le principal responsable du déclin des *Lates* est l'eutrophisation et non la pêche, malgré l'augmentation de l'effort de pêche (Kolding *et al.*, 2008). Pour étayer leur thèse, les tenants de cette hypothèse affirment que lorsqu'une espèce est surexploitée il y a, à la fois, déclin des tailles moyennes et des tailles maximales des captures, ce qui n'est pas le cas dans l'exemple de la perche du Nil. Certes, la longueur moyenne des prises diminue, mais pas la taille maximale (Downing *et al.*, 2013). Pour cette raison ils privilégient l'autre hypothèse selon laquelle l'eutrophisation, *via* les changements de régime alimentaire et de ressources disponibles qui en résultent, est responsable des modifications constatées tant sur les stocks que sur la dynamique des populations de *Lates* (Downing *et al.*, 2013).

Pour tester cette hypothèse, on a donc essayé de vérifier, lors de campagnes acoustiques, s'il existait une relation entre la distribution spatiale de la perche du Nil et certaines données limnologiques comme la teneur en oxygène (mg/l), la température de l'eau et la concentration en chlorophylle *a* (µg/l). Les résultats n'ont pas permis de mettre en évidence l'existence de relations entre les densités de *Lates* et les caractéristiques limnologiques, car il est impossible de séparer les différentes espèces sur les images d'échosondage. Néanmoins, ils mettent en évidence des relations entre la taille des perches et la concentration en oxygène, et avec la concentration en chlorophylle *a* (Bernardes, 2010). Ainsi, il existe, une corrélation positive entre la teneur en oxygène et la taille des spécimens aussi bien dans les stations côtières que pour les biotopes d'eau profonde. De même, il existe, quelles que soient les stations une corrélation positive entre la longueur des perches et la concentration en chlorophylle *a*. Concernant cette dernière observation, il semble qu'il y ait aussi une relation entre la teneur en oxygène et la taille des haplochromines planctonophages. Ce serait alors la taille des proies disponibles qui influencerait sur la taille des prédateurs (Bernardes, 2010).

La perche du Nil est peu tolérante aux faibles teneurs en oxygène et elle l'est d'autant moins que sa taille augmente car les gros spécimens consomment plus d'oxygène que les petits (Schofield & Chapman, 2000) (figure 5). Ce résultat confirme les observations faites par échosondage, même si l'on sait que l'espèce est capable de survivre à des épisodes hypoxiques en remontant de temps à autre en surface pour ventiler ses branchies dans une eau mieux oxygénée (Schofield & Chapman, 2000).

Puis, les populations du top prédateur régressant, d'autres espèces viennent les supplanter. C'est ainsi que les *dagaa* sont actuellement devenus l'essentiel des captures et qu'ils fournissent le plus gros tonnage de poissons débarqués. Alors, quelle espèce

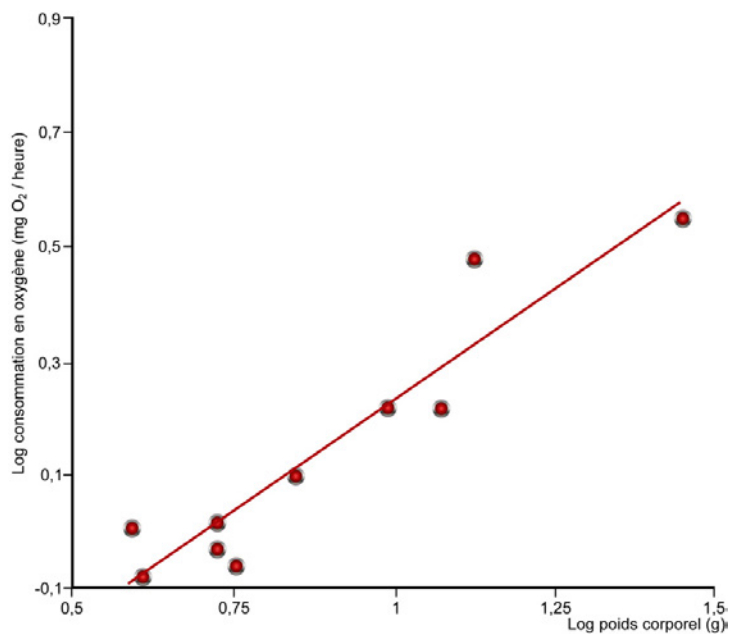


FIGURE 5 – Relation entre la consommation en oxygène et le poids corporel de *Lates niloticus* (20 °C). Plus les individus grossissent, plus ils consomment d'oxygène (redessiné d'après Schofield & Chapman, 2000)

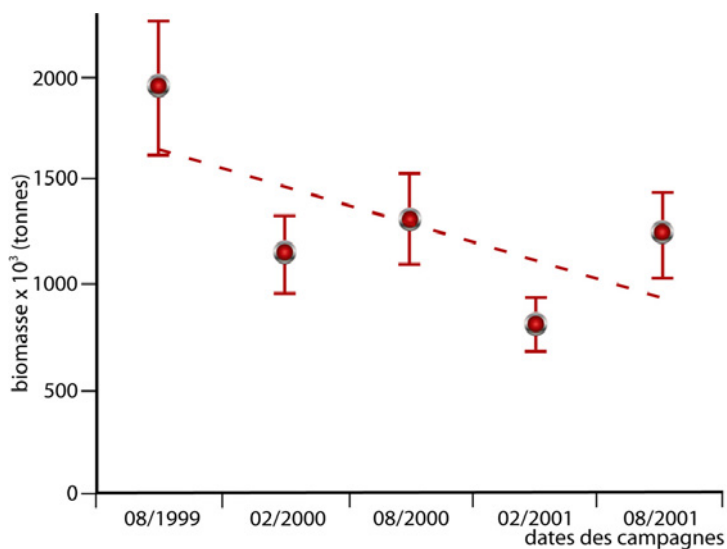


FIGURE 6 – Dans le lac Victoria, la biomasse de *Lates niloticus* décroît depuis les années 2000. Les résultats ont été obtenus lors des campagnes de surveillance acoustique qui se sont déroulées entre 1999 et 2001 (redessiné d'après Getabu *et al.*, 2003)

pour demain ? On ne peut le deviner, mais force est de constater que le milieu n'est pas figé et que les systèmes écologiques sont capables de s'adapter et de continuer de fonctionner mais de façon différente.

En résumé, les captures de perches du Nil débarquées diminuent depuis le début des années 2000 et il semble bien que cette baisse soit liée à une perte globale de biomasse de l'espèce (Getabu *et al.*, 2003) (figure 6).

Tout comme la disparition des haplochromines n'est certainement pas uniquement imputable à la perche du Nil, les changements de structure en taille et le déclin des stocks du prédateur ne peuvent être uniquement attribués à la pression de pêche. On ne peut exclure que de mauvais recrutements aient pu également y contribuer.

En l'état des connaissances, il est difficile de trancher sur le rôle relatif de la surexploitation et de l'eutrophisation, mais, comme bien souvent, il est probable que les causes du déclin des *Lates* sont multiples. La surexploitation joue certainement un rôle, mais l'eutrophisation agit aussi, soit directement (teneur en oxygène par exemple) soit indirectement (disponibilité des ressources alimentaires) à la fois sur les adultes et les juvéniles.

6 Le retour des haplochromines

On sait que les haplochromines constituent la proie préférée de la perche du Nil (Kishe-Machumu *et al.*, 2012). Le déclin des populations de *Lates*, a donc été un facteur favorable au retour de certaines espèces d'haplochromines qui s'étaient réfugiées dans les zones marécageuses inaccessibles au prédateur, notamment en raison des conditions hypoxiques qui règnent dans ces milieux et que les cichlidés supportent mieux que la perche du Nil (voir § 5 dans ce chapitre « Et maintenant... les prises de *Lates* déclinent »). Reste que, comme nous l'avons déjà évoqué, les petits cichlidés endémiques ont été également victimes de la dégradation des conditions environnementales consécutives au développement économique de la région. Et pourtant, plusieurs espèces sont réapparues, dont certaines en abondance, à tel point qu'elles sont capturées en grand nombre lors des pêches nocturnes des *dagaa* au lamparo.

Le retour partiel de certaines espèces dans le golfe de Mwanza pose la question : pourquoi certaines d'entre elles, seulement, sont réapparues avec succès et pas d'autres ? Y a-t-il eu des adaptations aux nouvelles conditions de leur environnement ?

Avant leur disparition, on dénombrait, parmi les haplochromines, cinq principales guildes trophiques parmi lesquelles les détritivores et les zooplanctonophages constituaient, dans la région de Mawanza (Tanzanie), respectivement 60-80 % et 10-30 % du nombre d'individus. Au cours des années 1990, quelques espèces appartenant à ces deux groupes ont commencé à recoloniser la zone sub-littorale du lac et dès 2001, les zooplanctonophages étaient redevenus aussi abondants qu'auparavant, bien que seules trois espèces sur les douze recensées initialement soient de nouveau présentes (Witte *et al.*, 2007). Plusieurs espèces détritivores ont également réapparu, mais elles ne constituent plus désormais que 15 % du nombre d'individus contre 80 % pour les zooplanctonophages. Quantitativement, il y a donc eu inversion des guildes (voir cha-

pitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichthyologique associée »). Pourquoi un tel changement ?

En premier lieu, on peut imaginer que les détritivores, qui vivent plus près du fond, sont plus défavorisés que les autres par le faible taux d'oxygène dissous, la faible transmission lumineuse voire même par la présence du *Lates* qui a tendance à faire des incursions dans les zones profondes. D'un point de vue trophique, les diatomées auparavant dominantes ont été majoritairement remplacées par des cyanobactéries (algues bleues) depuis le milieu des années 1980. La digestibilité et la qualité des résidus consommés par les détritivores sont donc amoindries, ce qui peut avoir des conséquences sur la biologie des espèces de ce groupe trophique. À cela, on peut ajouter une importante augmentation de la concentration en métaux lourds. Leur bioaccumulation est évidemment plus importante chez les détritivores que chez les zooplanctophages, d'autant que l'on connaît bien la synergie qui existe entre hypoxie et contamination par les métaux lourds (méthylation du mercure par exemple) (Witte *et al.*, 2007).

De manière plus concrète des études ciblées sur les habitudes alimentaires des poissons ont mis en évidence que les espèces qui étaient de retour présentaient également des transformations morphologiques qui sont, elles aussi, une réponse adaptative aux changements de l'environnement

6.1 Adaptations morphologiques

Haplochromis pyrrhocephalus (zooplanctophage), qui avait quasiment disparu, a été une des premières espèces à réapparaître au cours des années 1990 (Witte *et al.*, 2000). Mais, les poissons « modernes » ne ressemblaient plus exactement à ceux qui existaient auparavant. En réponse aux modifications environnementales, cette espèce s'est très rapidement adaptée en modifiant, en quelques années, sa morphologie pour subsister dans des conditions écologiques plus contraignantes. Ainsi, la surface branchiale a augmenté de 64 % chez les populations actuelles par rapport à celles qui existaient avant les années 1970. Cette adaptation apparue en une vingtaine d'années est une réponse adaptative au déclin de la concentration en oxygène de l'environnement lacustre. De même, la musculature des mâchoires s'est développée pour s'ajuster à des proies plus grandes et plus coriaces, qui constituent désormais le régime alimentaire de l'espèce (Witte *et al.*, 2008). Chez un autre zooplanctophage, *H. tanaos* qui est lui aussi réapparu, la rétine des nouvelles formes s'est adaptée, pour pallier la diminution de la transparence de l'eau due aux conditions eutrophes (Van der Meer *et al.*, 2012). En fait, parmi les espèces qui sont revenues, on note diverses adaptations permettant aux espèces de faire face aux nouvelles conditions environnementales.

En réponse à ces nouvelles conditions, quelques espèces ont également adapté leur morphologie pour échapper au prédateur. Ainsi, chez trois espèces du golfe de Mwanza, on constate une diminution constante du rapport entre la tête et la région caudale donnant ainsi aux individus une forme plus élancée qui leur permet d'échapper plus facilement aux prédateurs (Van Rijssel & Witte, 2013a) (figure 7).

Chez ces mêmes espèces on a également pu observer une augmentation de la surface des joues et une diminution du diamètre de l'œil. La musculature de la joue est à mettre

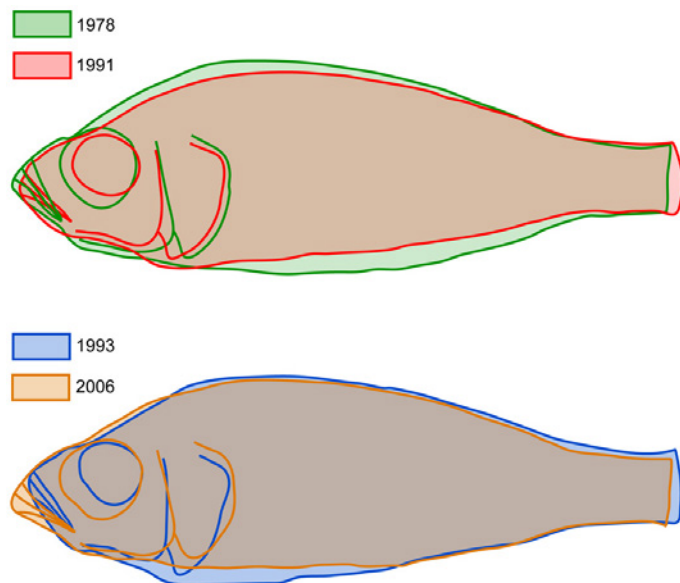


FIGURE 7 – Évolution de la morphologie moyenne de *Haplochromis pyrrhocephalus* au cours des trois dernières décades. On note qu'il existe une diminution constante du rapport entre la tête et la queue, c'est-à-dire, qu'en moyenne l'espèce a tendance à être de plus en plus élancée. Mais, on peut constater que dans un premier temps le diamètre de l'œil diminue (en haut) puis ré-augmente dans un second temps (en bas). Ces adaptations morphologiques sont des réponses rapides aux contraintes de l'environnement. Voir le texte pour les explications (redessiné d'après Van Rijssel & Witte, 2013a)

en relation avec le changement des habitudes alimentaires. Elle serait une adaptation pour ingérer des proies à la fois plus grandes et plus fermes. La diminution du diamètre de l'œil est la résultante d'un phénomène plus complexe. En réalité, la réduction de cet organe est liée à la compression générale de la tête comme nous l'avons vu plus haut. Une telle modification est, *a priori*, paradoxale avec la diminution de la transparence de l'eau qui prévaut désormais. Mais, en même temps, la structure de la rétine des poissons s'est transformée pour devenir plus photosensible (Van der Meer *et al.*, 2012) et donc permettre aux individus d'évoluer aisément dans une eau plus turbide, ce qui est essentiel pour l'alimentation et la reproduction de ces espèces qui se nourrissent à vue et qui ont besoin de se reconnaître entre partenaires pour se reproduire.

Pour broyer plus aisément les proies dont la taille augmentait, le nombre de dents des mâchoires de *H. pyrrhocephalus* a également augmenté au cours des années 1990. Puis, au début des années 2000, lorsque le zooplancton disponible a retrouvé une composition similaire à celle d'avant les années 1980, la couverture dentaire des mâchoires s'est à nouveau réduite (Van Rijssel & Witte, 2013b) (figure 8). La situation n'est donc pas figée et du fait de leur plasticité phénotypique, ces petits cichlidés endémiques ont une faculté de réponses très rapides face aux changements environnementaux.

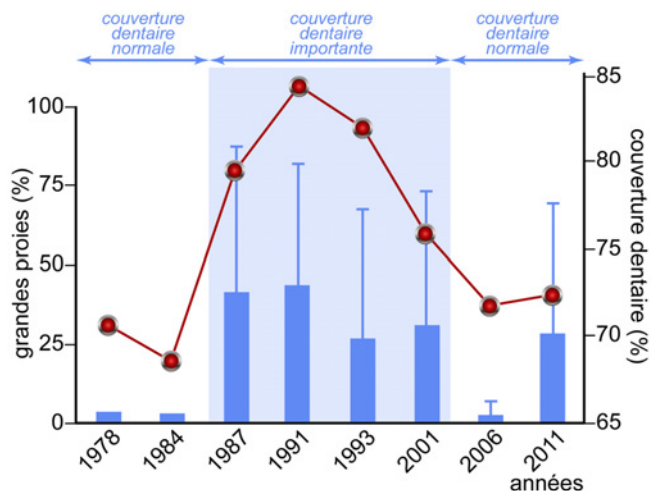


FIGURE 8 – Corrélation entre la taille des proies ingérées et la couverture dentaire chez *Haplochromis pyrrhocephalus*. On observe qu'avec l'augmentation de la taille des proies le nombre de dents de la mâchoire s'accroît. Inversement lorsque la taille des proies régresse, le nombre de dents diminue (redessiné d'après Van Rijssel & Witte, 2013b)

6.2 Adaptations alimentaires

Auparavant les zooplanctophages se nourrissaient essentiellement de zooplancton (copépodes). Aujourd'hui, ils consomment, en plus, des crevettes, des mollusques et des insectes, proies à la fois plus grandes et plus coriaces (Katunzi *et al.*, 2003) (figure 9).

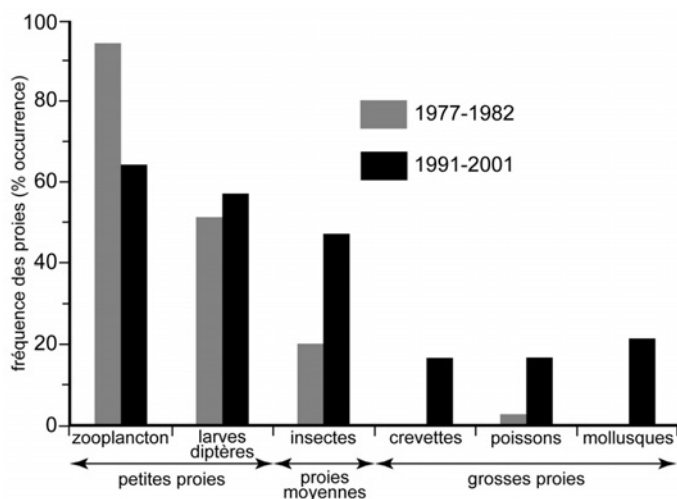


FIGURE 9 – Transformation du régime alimentaire de *Haplochromis pyrrhocephalus* depuis sa réapparition au début des années 1990. Auparavant (1977-1982), l'espèce se nourrissait presque exclusivement de zooplancton et de larves de chironomides ou de chaoborides. Désormais, de plus grandes proies (crevettes, poissons et mollusques) entrent également dans son régime alimentaire (source : Katunzi *et al.*, 2003)

Les détritivores ont également adapté leur alimentation aux proies disponibles et aux nouvelles conditions de milieu. Auparavant, le régime de ces espèces était dominé par les détritus, le phytoplancton, et, de temps à autre, du zooplancton et quelques larves de petits diptères. Désormais, les poissons consomment essentiellement du zooplancton, les larves de diptères, des crevettes et des mollusques. Les détritus et le phytoplancton sont désormais consommés en faible proportion (Kishe-Machumu *et al.*, 2008) (figure 10). Comme l'alimentation est passée d'essentiellement herbivore à principalement carnivore, la longueur relative de l'intestin s'est réduite de manière significative, ce qui semble être aussi une réponse à ce nouveau régime (Kishe-Machumu *et al.*, 2008).

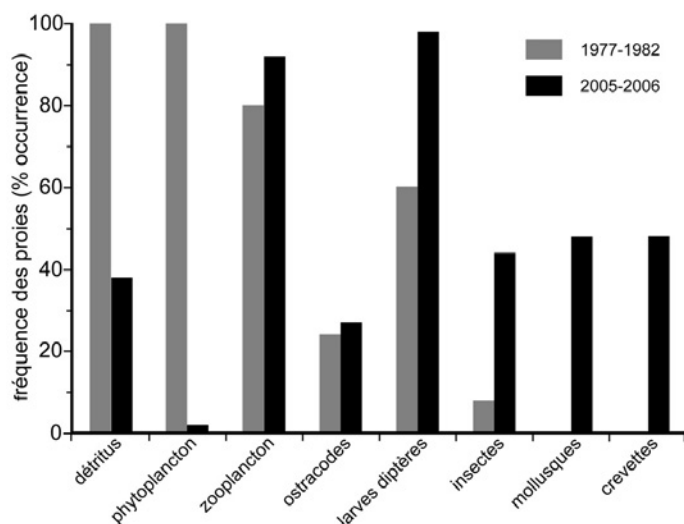


FIGURE 10 – Transformation du régime alimentaire des *Haplochromis* détritivores depuis leur réa-apparition au début des années 1990. Auparavant, les espèces se nourrissaient presque exclusivement de détritus, de phytoplancton et de zooplancton. Désormais, leur régime est devenu plus carnivore tandis que détritus et phytoplancton sont devenus secondaires (source : Kishe-Machumu *et al.*, 2008)

Qu'il s'agisse des zooplanctophages ou des détritivore, ces transformations du régime alimentaire sont un ajustement à la disponibilité des proies actuelles dont la quantité et la diversité se sont profondément modifiées depuis que le milieu est relativement eutrophe.

Il existe ainsi divers ajustements comme l'accroissement de la fécondité, l'extension de l'habitat et l'évolution vers un régime alimentaire plus généraliste, incluant aussi de s'alimenter de proies évoluant désormais dans de mauvaises conditions visuelles (Witte *et al.*, 2007). Les études morphologiques montrent donc que les haplochromines peuvent potentiellement utiliser un plus large éventail de proies disponibles qu'on ne le supposait auparavant quand on considérait qu'ils avaient des comportements alimentaires hautement spécialisés.

Cependant, pour chaque groupe trophique, la richesse en espèce est moindre et beaucoup d'espèces ne sont pas encore réapparues, notamment celles dont le régime alimen-

taire était hautement spécialisé : mangeurs d'écailles, ou mangeurs de parasites, ou mangeurs de crevettes. D'autres groupes trophiques comme les phytoplanctophages, les insectivores, les piscivores... restent encore assez rares (Witte *et al.*, 2013).

6.3 Autres adaptations

Compte-tenu des variations de la ressource alimentaire, certaines espèces d'haplochromines ont changé d'habitat pour trouver en quantité suffisante leurs proies favorites. Les exemples les plus marquants sont ceux du zooplanctophage *Haplochromis tanaos* et du mangeur de mollusques *H. plagiodon* dont la distribution était auparavant restreinte aux littoraux sableux de moins de six mètres dans la baie de Butimba et qui sont maintenant présents sur les fonds vaseux jusqu'à 11 mètres de profondeur (Witte *et al.*, 2013). À l'inverse, *H. pyrrhocephalus*, zooplanctophage, se rencontre dans des zones plus restreintes qu'auparavant, mais comme nous l'avons vu, cette espèce a notoirement modifié ses sources d'alimentation.

Enfin, chez quelques espèces zooplanctophages telles que *H. laparogramma*, *H. pyrrhocephalus* et *H. tanaos*, il a été observé une fécondité accrue par rapport à ce qu'elle était auparavant (Witte *et al.*, 2013).

Les adaptations des haplochromines aux contraintes d'un environnement changeant sont donc multiples. La plasticité de ces espèces n'est pas forcément uniquement phénotypique puisqu'il peut y avoir des adaptations liées à l'écologie des différentes espèces (tableau 1).

Tableau 1 - Changements écologiques et morphologiques observés chez certaines espèces d'*Haplochromis* détritivores, zooplanctonophages et molluscivores. Les chiffres représentent le nombre d'espèces chez lesquelles ces modifications ont été observées (d'après Witte *et al.*, 2013)

Traits biologiques et morphologiques	Détritivores	Zooplanctonophages	Molluscivores
Modification de l'habitat	3	1	1
Fécondité accrue		3	
Alimentation	> 3	3	1
Volume de la tête		1	
Taille de l'œil		2	
Rétine		1	
Muscles masticateurs		1	
Branchies		1	
Surface branchiale		1	

7 Les adaptations chez d'autres espèces de poissons

Des réponses aux changements environnementaux ont été observées chez d'autres espèces de poissons du lac Victoria. Ainsi, les *dagaa* qui étaient essentiellement zooplanctophages autrefois consomment désormais des crevettes, des larves d'insectes voire même de tout petits poissons (Wanink & Witte, 2000). Chez cette petite sardine, on a également observé une modification morphologique de l'appareil branchial. Entre 1983 et 1988, le nombre de filaments branchiaux a significativement augmenté tandis qu'en même temps le nombre de branchiospines diminuait. À cela, deux explications : l'augmentation du nombre de filaments branchiaux permet à l'espèce de plus aisément extraire l'oxygène dissous dont le taux a diminué sous l'effet de l'eutrophisation. En même temps, la diminution du nombre de branchiospines accroît l'efficacité du filtre qui laisse ainsi passer de plus grosses proies (Wanink & Witte, 2000).

En réponse à la surexploitation halieutique et à la prédation par la perche du Nil, la fécondité des femelles de *dagaa* n'a semble-t-il pas significativement augmenté (Wanink, 1998). En revanche, la taille de première maturité a passablement diminué, tant chez les mâles que chez les femelles (Manyala & Ojuok, 2007) (tableau 2).

Tableau 2 - Taille moyenne de maturité sexuelle de *Rastrineobola argentea* en différents lieux et années (source Manyala & Ojuok, 2007)

Mâles (mm LS)	Femelles (mm LS)	Région	Année
55	47	Golfes de Winam et de Mwanza	1973
40-41	43-44	Pilkington bay	1992
34	36	Golfe de Winam	1992
46	33	Golfe de Mwanza	1998

Oreochromis niloticus, espèce introduite, qui est à l'origine un mangeur de détritus et de phytoplancton, se nourrit désormais essentiellement de macroinvertébrés (insectes, mollusques) et éventuellement de poissons (Bwanika *et al.*, 2006 ; Njiru *et al.*, 2007) (figure 11). Il est donc passé d'un régime plutôt phytophage à un régime omnivore opportuniste.

Plus qu'une réponse à la modification de l'abondance des proies disponibles liée aux conditions environnementales, certains auteurs estiment que ce remaniement serait une réponse de l'espèce au déclin des haplochromines (Bwanika *et al.*, 2006). En effet, leur hypothèse repose sur le fait que cette omnivorie n'est constatée que dans les lacs où la perche du Nil a été introduite, en l'occurrence les lacs Victoria et Nabugabo. Dans les autres lacs, soumis à la concurrence des *Haplochromis*, le tilapia du Nil serait resté essentiellement herbivore car ce niveau trophique n'est pas utilisé par les haplochromines.

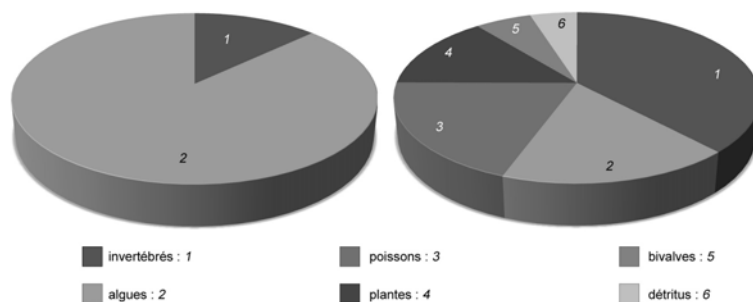


FIGURE 11 – Modification du régime alimentaire d'*Oreochromis niloticus* entre 1980 (gauche) et 1998-2000 (droite). En deux décades de très spécialisé, le régime alimentaire de l'espèce est devenu beaucoup plus diversifié et opportuniste en fonction de l'abondance des proies (redessiné d'après Njiru *et al.*, 2007)

Une autre explication est qu'il y aurait eu exploitation opportuniste des ressources maintenant disponibles. Ainsi, le développement abondant des cyanobactéries a pu être défavorable à certaines espèces qui les digèrent mal, sauf *O. niloticus*. Mais il y a beaucoup plus de détritus organiques de manière générale, ainsi que beaucoup plus d'invertébrés aquatiques dont la valeur énergétique est bien supérieure aux cyanobactéries (Witte *et al.*, 2013). En conclusion, en présence des haplochromines, *O. niloticus*, peu exigeant, se tourne vers les ressources les moins exploitées, en l'occurrence les macrophytes. À l'inverse, en absence de concurrence, *O. niloticus* devient, dans une certaine limite, omnivore si la nourriture disponible est variée.

Dans le golfe de Mwanza, les tilapias du Nil ont également modifié leur stratégie de reproduction. Mais, les études récentes montrent que cette adaptation est une réponse à la surexploitation halieutique et non à la prédation par *Lates niloticus* (Ojuok *et al.*, 2007). Depuis les années 1980, la taille de première maturité sexuelle a significativement diminué, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, et la fécondité individuelle a également notablement augmenté (Ojuok *et al.*, 2007). Selon ces auteurs, l'augmentation de la fécondité des femelles serait un mécanisme destiné à compenser la pression de pêche. Toujours selon ces auteurs, l'espèce présenterait désormais une stratégie de type « r », alors que l'on s'attend généralement chez les cichlidés à une stratégie de type « K »¹. En réalité, on peut considérer que *O. niloticus* obéit toujours à une stratégie de type « K », mais que certains paramètres de la reproduction tendent à les orienter vers une sélection « r ».

Parmi les poissons-chats, le *Bagrus docmak* est un piscivore qui, auparavant, consommait surtout des haplochromines. Depuis leur déclin, son régime alimentaire actuel comprend une proportion importante d'invertébrés et du cyprinidé *Rastrineobola argentea*. Le régime alimentaire de *Schilbe intermedius*, un autre piscivore, consomme maintenant des insectes (Olowo & Chapman, 1999). Enfin, l'Alestidé *Brycinus sadleri*, se nourrissait à l'origine de matériel végétal le jour et d'insectes la nuit. Depuis les

1. Les caractères associés à la sélection « r » sont : maturation précoce, fort taux de croissance, forte fécondité, effort de reproduction faible, descendance de petite taille et durée de vie courte. Les caractères associés à la sélection « K » sont : maturation tardive, fort taux de croissance, forte fécondité, descendants de grande taille et grande espérance de vie.

changements intervenus dans le lac, le régime comprend des larves de chironomides, des larves d'odonates, des crevettes et des poissons (Wanink & Joordens, 2003) (tableau 3).

Tableau 3 - Principaux composants alimentaires de différentes espèces de poissons du Lac Victoria avant et après les modifications écologiques intervenues au cours des années 1980 (d'après Witte *et al.*, 2013)

Taxon	Avant 1980	1990-2006
Haplochromines zooplanct. (3 espèces)	Zooplancton	Macroinvertébrés
Haplochromines détrit. (4 espèces)	Détritus/phytoplancton	Macroinvertébrés
<i>Haplochromis degeni</i>	Détritus + mollusques	Macroinvertébrés + mollusques
<i>Bagrus docmak</i>	Haplochromines	Insectes
<i>Schilbe intermedius</i>	Haplochromines	Insectes
<i>Rastrineobola argentea</i>	Zooplancton	Macroinvertébrés + poissons
<i>Brycinus sadleri</i>	Plantes, insectes	Macroinvertébrés
<i>Oreochromis niloticus</i>	Détritus/phytoplancton,	Macroinvertébrés

Compte tenu des modifications observées chez les communautés ichtyologiques, on peut se poser la question de savoir si d'autres populations animales, dépendantes des poissons, ont su s'adapter aux nouvelles conditions environnementales.

8 Les adaptations chez les oiseaux piscivores

Dans la région du lac Victoria, on recense cinq espèces d'oiseaux d'assez grande taille fréquentant les rives du lac Victoria et consommant essentiellement des poissons (figure 13). Trois d'entre elles, le martin-pêcheur pie (*Ceryle rudis*), le cormoran à gorge blanche (*Phalacrocorax lucidus*) et le cormoran africain (*Microcarbo africanus*) consommaient essentiellement des haplochromines avant que ceux-ci ne se raréfient. Les deux autres espèces, de plus grande taille, le pygargue vocifère² (*Haliaeetus vocifer*) et le pélican gris (*Pelecanus rufescens*) se nourrissent de proies beaucoup plus grosses pouvant dépasser 400 grammes³.

Il existe beaucoup d'autres espèces qui consomment également des poissons de manière plus occasionnelle. On citera par exemple le héron goliath (*Ardea goliath*), l'aigrette garzette (*Egretta garzetta*), la guifette leucoptère (*Chlidonias leucogaster*), l'ombrette africaine (*Scopus umbretta*) et le milan noir (*Milvus migrans*) (figure 12). On comprend que le changement intervenu dans les communautés de poissons a eu moins

2. Le pygargue vocifère est également souvent appelé aigle pêcheur.

3. Source « Oiseaux.net » : www.oiseaux.net.

d'impact sur ces espèces qui peuvent se nourrir d'autres organismes, alors que les oiseaux presque exclusivement piscivores ont certainement dû s'adapter, notamment ceux qui consommaient principalement des haplochromines.



FIGURE 12 – Quelques espèces d'oiseaux piscivores dont les populations sont suffisamment abondantes pour être susceptibles d'avoir un impact sur la faune de poissons du lac Victoria. De gauche à droite et de haut en bas : martin pêcheur pie (© IRD / D. Paugy), cormorans à gorge blanche et pélicans (© IRD / D. Paugy), cormoran africain (© D. Daniels), pygargue vocifère (© IRD / D. Paugy), guifette leucoptère (© F. Vassen), milan noir (© IRD / C. Lévêque), aigrette garzette (© IRD / D. Paugy), héron goliath (© IRD / D. Paugy)

Quelques études ont été effectuées pour évaluer les conséquences de la raréfaction des haplochromines sur les populations de martins-pêcheurs pie et de cormorans (Goudswaard & Wanink, 1993; Wanink *et al.*, 1993; Wanink & Goudswaard, 1994). Il apparaît que les trois espèces ont totalement modifié leur alimentation puisque celles qui consommaient presque exclusivement des haplochromines, consomment désormais les *dagaa* qui sont devenus, pour leur taille, la proie la plus facile et la plus abondante à attraper (Goudswaard & Wanink, 1993; Wanink & Goudswaard, 1994) (figure 13).

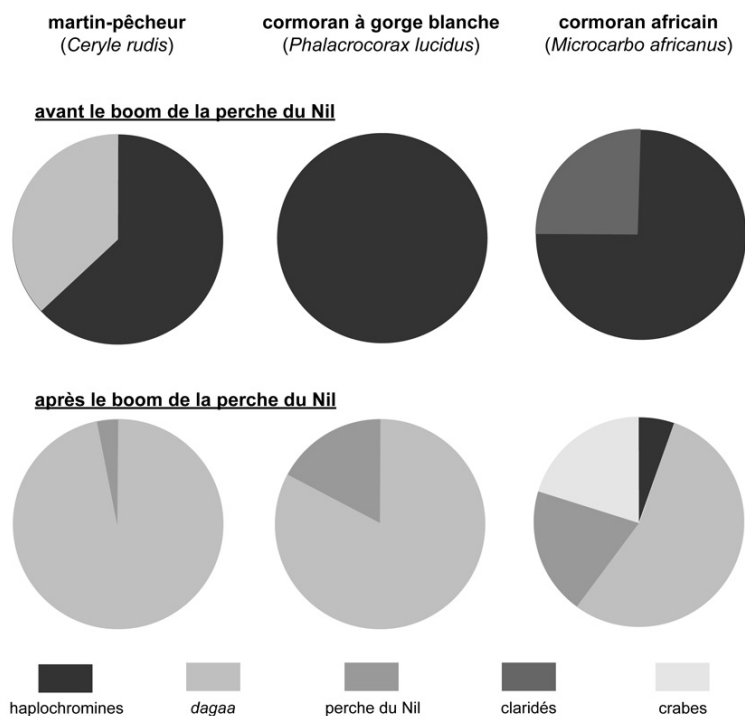


FIGURE 13 – Régime alimentaire de trois espèces d'oiseaux piscivores (% du nombre de proies ingérées) dans le golfe de Mwanza, Tanzanie. On notera la grande mutation qui est intervenu après le boom de la perche du Nil (Goudswaard & Wanink, 1993)

Le cormoran à gorge blanche, qui se nourrit essentiellement au large, semble toujours exploiter aussi bien la zone pélagique (*dagaa*) que les couches plus profondes (perche du Nil). Le cormoran africain qui se nourrit beaucoup plus au bord, consomme désormais des proies beaucoup plus variées que les deux autres espèces. Il est le seul d'ailleurs à consommer encore une petite proportion d'haplochromines. Inversement, les *dagaa* étant moins nombreux en bordure, il en consomme sensiblement moins que l'autre espèce de cormoran.

L'adaptation du martin-pêcheur pie est plus complexe. Contrairement aux cormorans qui nagent en surface puis plongent pour poursuivre leurs proies, cet oiseau traque ses proies au-dessus de la surface. Soit il les épie en volant, soit il les repère depuis un perchoir. Dès qu'il aperçoit une proie potentielle, il plonge la tête en avant, la capture; puis retourne à terre pour l'avaler.

Compte tenu de ses besoins énergétiques, les martins-pêcheurs consommaient auparavant journallement environ six haplochromines et onze *dagaa*. Désormais, il doit manger, en moyenne, deux perches du Nil (juvéniles) et 53 *dagaa* (Wanink & Goudswaard, 1994), soit environ trois fois plus de spécimens. Comme, il doit revenir à terre pour avaler ses proies, on comprend donc qu'il lui est nécessaire de dépenser trois fois plus d'énergie, ce qui constitue un facteur défavorable. Pour y remédier, le martin-pêcheur a donc adapté sa manière de se nourrir en modifiant son comportement alimentaire. L'oiseau a trouvé deux solutions différentes pour s'éviter trop d'allers et retours. Les *dagaa* étant plus fusiformes que les haplochromines et donc plus faciles à ingérer, il peut les avaler en plein vol, sans être obligé de revenir à terre. Dans certains autres cas, il lui arrive de capturer plusieurs individus avant de revenir à terre pour les ingurgiter (Wanink *et al.*, 1993). Cette façon d'agir limite donc son temps de vol et le bilan énergétique est sensiblement identique à ce qu'il était auparavant. Ces trois espèces ont donc su adapter leur comportement alimentaire aux nouvelles conditions et rien ne semble montrer que leurs populations soient en décadence (Goudswaard & Wanink, 1993).

Le pygargue vocifère sélectionne des proies beaucoup plus importantes que les espèces précédentes. Compte tenu de la disparition de ses proies favorites d'antan, comme les tilapias indigène, les protoptères ou les poissons chats, on aurait pu s'attendre à ce qu'il y ait un impact négatif sur les populations de l'aigle. Mais, comme désormais le nombre de tilapia du Nil s'est accru et que cette espèce atteint une taille plus importante que les tilapias d'origine, il n'est pas impossible que les perturbations constatées aient eu une influence positive, au moins en ce qui concerne l'alimentation, pour l'aigle pêcheur (Goudswaard & Wanink, 1993).

Avant les années 1990, l'aigrette garzette (*Egretta garzetta*) n'était pas très abondante le long des rives du lac Victoria. Puis, suite à l'envahissement du lac par la jacinthe d'eau, cet oiseau a commencé à se multiplier, utilisant le tapis de végétation pour capturer les tilapias situés en dessous. Cette conclusion devra certainement être vérifiée et il n'est pas du tout évident que les tilapias trouvent un intérêt particulier à se réfugier sous les jacinthes qui limitent à la fois lumière et oxygène. La relation cause-effet mise en avant doit certainement être modulée. Quoiqu'il en soit, il est vrai que les aigrettes se sont multipliées au début des années 1990. Puis, aux environs des années 1998, la jacinthe d'eau a quasiment disparu (voir chapitre 7, « Un système biologique riche et productif »). Contrairement à ce que l'on aurait pu imaginer, les populations d'aigrettes ne se sont pas effondrées car comme d'autres oiseaux, elles se sont mises à consommer des *dagaa*. Comme, le martin-pêcheur pie, l'aigrette s'est déplacée vers le large pour consommer les petits poissons nageant en surface qu'elle avale en poursuivant son vol (Wanink, 2006).

Enfin, les nouvelles techniques de pêche ont permis à certains oiseaux de s'adapter. Ainsi quelques-uns ont largement profité des rejets des chalutiers. De même, les flotteurs de filets maillants constituent parfois des perchoirs de choix, pour la Guifette leucoptère (*Chlidonias leucoptera*) par exemple, puisqu'ils se situent le plus souvent en pleine eau (Goudswaard & Wanink, 1993). Les usines et les déchets qu'elles re-

jettent constituent également un attrait évident pour quelques piscivores charognards comme le milan noir (*Milvus migrans*).

9 Conclusions

Qu'il s'agisse des poissons ou des oiseaux, les adaptations morphologiques, biologiques ou comportementales mentionnées ici ne sont probablement que la partie émergée d'un iceberg. Elles témoignent simplement, à partir de quelques exemples qui ont fait opportunément l'objet d'études, que les systèmes écologiques sont loin d'être statiques et que les espèces déploient en permanence des stratégies adaptatives pour répondre aux fluctuations de l'environnement. Cette question des mécanismes adaptatifs des systèmes écologiques, n'a pas fait jusqu'ici l'objet de beaucoup de travaux car elle nécessite une recherche très multidisciplinaire. Il est probable que des mécanismes de régulation existent également dans les processus bio-géochimiques. Quoi qu'il en soit l'écologie basée sur les concepts d'équilibre et de résilience n'est plus crédible, car les systèmes écologiques sont dynamiques et se déplacent et évoluent en permanence selon des trajectoires spatio-temporelles.

Ces observations nous éclairent également sur les mécanismes potentiels de spéciation chez les haplochromines dont on a vu qu'ils pouvaient développer des modifications morphologiques et biologiques significatives en peu de temps sous l'influence des facteurs de l'environnement. De nos jours, ces réponses évolutives sont le plus souvent dépendantes d'une influence anthropique et, pour généraliser, on peut considérer que les observations réalisées dans le lac Victoria ont permis d'acquérir une connaissance substantielle par rapport aux nombreuses questions qui résultent du changement planétaire (Carroll *et al.*, 2007). Ainsi, des études récentes concernant des populations naturelles, suggèrent que les changements environnementaux d'origine anthropique, conduisent à des taux potentiels d'évolution supérieurs aux taux déduits des archives fossiles (Carroll *et al.*, 2007).

Le lac Victoria n'est donc pas seulement un laboratoire en vraie grandeur pour étudier l'évolution à l'œuvre, comme cela a été parfois suggéré, c'est aussi un site très intéressant pour essayer de comprendre comment fonctionne un système lacustre, soumis à des contraintes naturelles et anthropiques, sur le long terme. On peut regretter à ce propos le peu d'investissements en matière de recherches à long terme et sur le terrain, concernant les processus écologiques fonctionnels, ce qui aurait permis de mieux interpréter l'évolution historique du système lacustre. Quoi qu'il en soit, les modifications observées dans le lac Victoria illustrent bien la difficulté pour les écologues de faire des prévisions fiables sur les systèmes écologiques, dans la mesure où la compréhension du fonctionnement relève encore trop souvent de la boîte-noire. La situation, rappelons-le, est d'autant plus compliquée que le lac Victoria est en réalité un complexe de milieux très différents qui ne fonctionnent pas de manière identique ! Le recours à des hypothèses théoriques pour expliquer les phénomènes observés a souvent été utilisé mais ne peut constituer qu'un pis-aller. On a pu voir qu'elles étaient souvent très spéculatives, et rarement étayées par des observations précises... En l'absence de données de terrain sur le long terme, l'écologie doit donc rester modeste dans ses conclusions et ses prévisions.

Références

- Azza H., 2006. *The dynamics of shoreline wetlands and sediments of northern Lake Victoria*. Ph.D. Dissertation, University of Leiden, The Netherlands, 170 p.
- Balirwa J.S., Chapman C.A., Chapman L.J., Cowx I.G., Geheb K., Kaufman L., Lowe-McConnell R.H., Seehausen O., Wanink J.H., Welcomme R.L. & Witte F., 2003. Biodiversity and fishery sustainability in the Lake Victoria basin : an unexpected marriage ? *BioScience*, 53 : 703.
- Bernardes I.D., 2010. *Spatial distribution of Nile perch in Lake Victoria using acoustic methods*. Msc Thesis, University of Bergen, Norway, 128 p.
- Bwanika G.N., Chapman L.J., Kizito Y. & Balirwa J., 2006. Cascading effects of introduced Nile Perch (*Lates niloticus*) on the foraging ecology of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Ecology of Freshwater Fish*, 15 : 470-481.
- Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Hodgson J.R., 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. Fish predation and herbivory can regulate lake ecosystems. *BioScience*, 35, 10 : 634-639.
- Carroll S.P., Hendry A.P., Reznick D.N. & Fox C.W., 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21 : 387-393.
- Cohen A.S., Palacios-Fest M.R., Msaky E.S., Alin S.R., McKee B., O'Reilly C.M., Dettman D.L., Nkotagu H. & Lezzar, K.E., 2005. Paleolimnological investigations of anthropogenic environmental change in Lake Tanganyika : IX. Summary of paleorecords of environmental change and catchment deforestation at Lake Tanganyika and impacts on the Lake Tanganyika ecosystem. *Journal of Paleolimnology*, 34 : 125-145.
- Danger M., Allard B., Arnous M., Carrias J.-F., Mériquet J., Ten-Hage L. & Lacroix G., 2012. Effects of food-web structure on the quantity and the elemental quality of sedimenting material in shallow lakes. *Hydrobiologia*, 679 : 251-266.
- Downing A.S., Van Nes E.H., Van de Wolfshaar K.E., Scheffer M. & Mooij W.M., 2013. Effects of resources and mortality on the growth and reproduction of Nile perch in Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 58 : 828-840.
- Getabu A., Tumwebaze R. & MacLennan D.N., 2003. Spatial distribution and temporal changes in the fish populations of Lake Victoria. *Aquatic Living Resources*, 16 : 159-165.
- Goudswaard K.P.C. & Wanink J.H., 1993. Anthropogenic perturbation in Lake Victoria : effects of fish introductions and fisheries on fish eating birds. *Annales Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zoologie)*, 268 : 312-318.
- Goudswaard K.P.C., Witte F. & Wanink J.H., 2006. The shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria (East Africa), before and after the Nile perch increase. *Hydrobiologia*, 563 : 31-44.
- Hecky R.E., Bugenyi F.W.B., Ochumba P.O.B., Talling J.F., Mugidde R., Gophen M. & Kaufman L., 1994. Deoxygenation of the deep water of Lake Victoria, East Africa. *Limnology and Oceanography*, 39, 6 : 1476-1481.
- Hecky R.E., Mugidde R., Ramlal P.S., Talbot M.R. & Kling G.W., 2010. Multiple stressors cause rapid ecosystem change in Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 55 (Supplement 1) : 19-42. <http://www.fao.org/docrep/005/Y4593E/y4593e00.htm#Contents>
- Hecky R.E., 1993. The eutrophication of Lake Victoria. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 25 : 39-48.
- Jul-Larsen E., Kolding J., Nielsen J.R., Overa R. & Van Zwieten P.A.M., 2003. *Management, co-management or no management ? Major dilemmas in southern African freshwater fisheries. Part 1 : Synthesis Report*. FAO Fisheries Technical Paper 426/1. FAO, Rome.
- Katunzi E.F.B., Zoutendijk J., Goldschmidt T., Wanink J.H. & Witte F., 2003. Lost zooplanktivorous cichlid from Lake Victoria reappears with a new trade. *Ecology of Freshwater Fish*, 12 : 237-240.
- Kaufman L. & Schwarz J., 2002. Nile perch population dynamics in Lake Victoria : implications for management and conservation : 257-313. In Ruth M. & Lindholm J. (eds), *Dynamic Modelling for Marine Conservation*, Springer, New York, 469 p.
- Kishe-Machumu M., Witte F. & Wanink J.H., 2008. Dietary shift in benthivorous cichlids after the ecological changes in Lake Victoria. *Animal Biology*, 58 : 401-417.
- Kishe-Machumu M.A., Witte F., Wanink J.H. & Katunzi E.F.B., 2012. The diet of Nile perch, *Lates niloticus* (L.) after resurgence of haplochromine cichlids in the Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 682 : 111-119.

- Kolding J., Van Zwieten P., Mkumbo O., Silsbe G. & Hecky R., 2008. Are the Lake Victoria fisheries threatened by exploitation or eutrophication? Towards an ecosystem-based approach to management : 309-355. In Bianchi G. & Skjoldal H.R. (eds), *The ecosystem approach to fisheries*. CABI and FAO, Rome, Italy, 363 p.
- Marshall B., 2009. *Is Nile perch fishery on Lake Victoria sustainable?* Report LVFO, Jinja, Uganda, 21 p.
- Matsuishi T., Muhoozi L., Mkumbo O.C., Budeba Y., Njiru M., Asila A., Othina A. & Cowx, I.G., 2006. Are the exploitation pressures on the Nile perch fisheries resources of Lake Victoria a cause for concern? *Fisheries Management & Ecology*, 13, 1 : 53-71.
- McQueen D.J., Post J.R. & Mills E.L., 1986. Trophic relationship in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43 : 1571-1581.
- Mkumbo O.C., Nsinda P., Ezekiel C.N., Cowx I.G. & Aeron M., 2007. Towards sustainable exploitation of Nile perch consequential to regulated fisheries in Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 449-457.
- Mugidde R., 1993. The increase in phytoplankton primary productivity and biomass in Lake Victoria (Uganda). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 25 : 846-849.
- Ngupula G.W. & Mlaponi E., 2010. Changes in abundance of Nile shrimp, *Caridina nilotica* (Roux) following the decline of Nile perch and recovery of native haplochromine fishes, Lake Victoria, Tanzanian waters. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 13, 2 : 196-202.
- Njiru M., Okeyo-Owuor J.B., Muchiri M., Cowx I.G. & van der Knaap M., 2007. Changes in population characteristics and diet of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L) from Nyanza Gulf of Lake Victoria, Kenya : what are the management options? *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 434-442.
- O'Reilly C.M., Alin S.R., Plisnier P.-D., Cohen A.S. & McKee B.A., 2003. Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature*, 424 : 766-768.
- Ojuok J.E., Njiru M., Ntiba N.J. & Mavuti K.M., 2007. The effect of overfishing on the life-history strategies of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) in the Nyanza Gulf of Lake Victoria, Kenya. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 443-448.
- Olowo J.P. & Chapman L.J., 1999. Trophic shifts in predatory catfishes following the introduction of Nile perch into Lake Victoria. *African Journal of Ecology*, 37 : 457-470.
- Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. & Torres Jr. F., 1998. Fishing Down Marine Food Webs. *Science*, 279, 5352 : 860-863.
- Schofield P.J. & Chapman L.J., 2000. Hypoxia tolerance of introduced Nile perch : implications for survival of indigenous fishes in the Lake Victoria basin. *African zoology*, 35, 1 : 35-42.
- Talling J.F., 1966. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Internationale Revue der Gesamten HydroBiologie und Hydrogeographie*, 51, 4 : 545-621.
- Van der Meer H.J., Van Rijssel J.C., Wagenaar L.C. & Witte F., 2012. Photopic adaptations to a changing environment in two Lake Victoria cichlids. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106 : 328-341.
- Van Rijssel J.C. & Witte F., 2013a. Adaptive responses in resurgent Lake Victoria cichlids over the past 30 years. *Evolutionary Ecology*, 27 : 253-267.
- Van Rijssel J.C. & Witte F., 2013b. *Adaptive responses under natural conditions in Lake Victoria cichlids*. XIV Congress of the European Society for Evolutionary Biology, Lisbon, Portugal, 19-24 August 2013, Poster.
- Verburg P., Hecky R.E. & Kling H., 2003. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. *Science*, 301, 5632 : 505-507.
- Verschuren D., Johnson T.C., Kling H.J., Edgington D.N., Leavitt P.R., Brown E.T., Talbot M.R. & Hecky R.E., 2002. History and timing of human impact on Lake Victoria, East Africa. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 269 : 289-294.
- Wanink J.H., 1998. *The pelagic cyprinid Rastrineobola argentea as a crucial link in the disrupted ecosystem of Lake Victoria*. Ph.D. Thesis, University of Leiden, The Netherlands, 288 p.
- Wanink J.H., 2006. Flexible foraging behaviour of Little egret (*Egretta garzetta*) following the invasion and collapse of Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Lake Victoria. 5th Limnology and Waterbirds Conference of the International Society of Limnology (SIL), Eger, Hungary, August 26-30, 2006. Poster. <http://home.kpn.nl/wanin079/sil-lwc5-p.pdf>

- Wanink J.H., Berger M.R. & Witte F., 1993. Kingfishers at Fishburger Queens : eating Victorian fast food on the wing. *Annales Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zoologie)*, 268 : 319-326.
- Wanink J.H. & Goudswaard K.P.C., 1994. Effects of Nile perch (*Lates niloticus*) introduction into Lake Victoria, East Africa, on the diet of Pied Kingfishers (*Ceryle rudis*). *Hydrobiologia*, 279/280 : 367-376.
- Wanink J.H. & Joordens J.C.A., 2003. Dietary shifts in *Brycinus sadleri* (Pisces : Characidae) from southern Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10 : 392-397.
- Wanink J.H. & Witte F., 2000. Rapid morphological changes following niche shift in the zooplanktivorous cyprinid *Rastrineobola argentea* from Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 50, 3 : 365-372.
- Witte F., Msuku B.S., Wanink J.H., Seehausen O., Katunzi E.F.B., Goudswaard K.P.C. & Goldschmidt T., 2000. Recovery of cichlid species in Lake Victoria : an examination of factors leading to differential extinction. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10 : 233-241.
- Witte F., Wanink J.H., Kische-Machumu M.A., Mkumbo O.C., Goudswaard K.P.C. & Seehausen O., 2007. Differential decline and recovery of haplochromine trophic groups in the Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 416-433.
- Witte F., Welten M., Heemskerk M. Van der Stap I., Ham L., Rutjes H. & Wanink J.H., 2008. Major morphological changes in a Lake Victoria cichlid fish within two decades. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 : 41-52.
- Witte F., de Graaf M., Mkumbo O.C., El-Moghraby A.I. & Sibbing F.A., 2009. Fisheries in the Nile system : 723-747. In : Dumont H.J. (ed.), *The Nile : Origin, environments, limnology and human use*. Springer, Monographiae Biologicae, 89, Ghent, Belgium, 818 p.
- Witte F., Kische-Machumu M.A., Mkumbo O.C., Wanink J.H., Goudswaard K.P.C., Van Rijssel J.C. & Van Oijen M.P.J., 2013. The fish fauna of Lake Victoria during a century of human induced perturbations : 49-66. In Snoeks J. & Getahun A. (eds), *Proceedings of the Fourth International Conference on African Fish and Fisheries*, Addis Ababa, Ethiopia, 22-26 september 2008, Royal Museum for Central Africa, Zoological Documentation online Series, Tervuren, Belgium, 76 p.

Chapitre 16

Quelles perspectives pour l'anthroposystème Victoria ?

Depuis plusieurs décennies, l'anthroposystème « lac Victoria » est soumis à diverses pressions liées aux activités humaines. L'agriculture a attiré les populations dans le bassin du lac et le long de ses rives (plus de 40 millions d'habitants actuellement), entraînant une déforestation partielle et l'utilisation d'engrais et de phytosanitaires, ainsi que la croissance des centres urbains. Il en est résulté une augmentation des pollutions diffuses, domestiques et industrielles. Ces concentrations de populations ont par ailleurs suscité une demande en poissons de plus en plus importante qui s'est traduite par la surexploitation des stocks disponibles à laquelle on a tenté de répondre par des introductions d'espèces pour disposer de nouvelles ressources. En sus des facteurs anthropiques d'autres paramètres tels que la variabilité climatique, et plus récemment le réchauffement climatique, ont également influencé le fonctionnement et la trajectoire du système écologique. L'ensemble de ces activités, ont favorisé l'eutrophisation du lac, et contribué à une transformation profonde des pêcheries.

L'attention internationale a été attirée sur le lac Victoria au début des années 1980, quand de profonds bouleversements dans la composition et le volume des captures de poissons ont été observés. En particulier, la raréfaction de nombreuses espèces de poissons cichlidés endémiques, considérés comme un patrimoine naturel, a suscité beaucoup d'émotion (Barel *et al.*, 1985). Comme il y a eu concomitance entre la prolifération des populations de *Lates* et le déclin rapide des petits cichlidés haplochromines, on n'a pas manqué de rapprocher ces deux événements et de faire une relation de cause à effet quelque peu métaphorique : le grand prédateur (un monstre !) a dévoré les petits cichlidés sans défense ! Un exemple emblématique pour tous ceux qui clament que les introductions d'espèces sont une des causes principales de l'érosion de la biodiversité. . . Et on a largement colporté ce schéma simpliste mais accrocheur, sans se poser d'autres questions. On ne s'est guère interrogé par exemple, sur les raisons pour lesquelles le *Lates*, largement répandu en zone sahélienne où il cohabite avec les autres espèces, se soit mis à proliférer dans le lac Victoria au point d'éliminer les espèces autochtones. Bref, on a instrumentalisé un événement, certes regrettable, mais sans rechercher l'explication du phénomène. Sans avoir définitivement répondu

à la question du « pourquoi la prolifération de ce prédateur ? » les recherches ont néanmoins permis de mieux comprendre les mécanismes qui ont été à l'œuvre dans l'évolution du système lacustre et de se poser la question de leur rôle et de leur devenir dans un futur plus ou moins proche.

L'exercice consistant à se projeter dans le futur est difficile car les dynamiques de systèmes complexes comme celui-ci, font appel à de multiples paramètres non linéaires interagissant, parfois, les uns sur les autres. Il ne s'agit pas de faire ici un exercice de prospective, qui serait bien artificiel, mais de suggérer quelques tendances fortes de la trajectoire future du système lacustre. Si l'on peut imaginer extrapoler la tendance actuelle de certains de ces paramètres, d'autres, en revanche, ne sont guère prévisibles et peuvent beaucoup influencer, de manière conjoncturelle, la trajectoire du système.

1 Coup d'œil dans le rétroviseur : les prévisions faites antérieurement ont-elles été vérifiées ?

Avant l'introduction du *Lates*, les scientifiques s'étaient essayés à quelques prédictions. Certains pensaient que le prédateur exploiterait les stocks importants de petits haplochromines qui constituaient 80 % de la biomasse démersale¹ et lithophile² de poissons (Anderson, 1961 ; Barel *et al.*, 1991) et que la prédation sur ces petites espèces de peu d'intérêt commercial soulagerait la pression sur les tilapias très appréciés des consommateurs. D'autres arguaient que les haplochromines ne constituaient pas une bonne proie mais pensaient, au contraire, que les tilapias seraient menacés par le prédateur (Fryer 1960).

De fait, les haplochromines se sont révélés être la proie préférée de la perche du Nil. Les tilapias autochtones quant à eux avaient déjà presque disparu avant même l'introduction des *Lates*. À l'inverse, parmi les tilapias introduits, *Oreochromis niloticus*, s'est très bien adapté et constitue une part importante de la pêche comme l'avait pressenti Anderson (1961). On peut néanmoins souligner que les deux espèces ne fréquentent pas le même habitat, ce qui peut expliquer en partie le succès de l'installation de ce tilapia.

Plus tard, d'autres scientifiques ont prédit qu'avec la disparition des haplochromines, les stocks de *Lates* allaient s'effondrer à leur tour (Barel *et al.*, 1985), mais que les *dagaa* et les haplochromines zooplanctonophages (espèces de pleine eau) échapperaient mieux que les autres espèces à la prédation des *Lates*, plutôt démersaux. Ces propos n'ont guère été vérifiés. Le stock du prédateur ne s'est pas effondré contrairement à ce qui avait été prédit (Barel *et al.*, 1985). Il a trouvé en abondance de nouvelles proies avec les crevettes (*Caridina nilotica*), les *dagaa* et ses propres juvéniles. En revanche, la biomasse et la diversité des espèces d'haplochromines ont fortement régressé (voir chapitre 10, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »). Il en est de même pour les autres espèces qui entraient autrefois dans la pêche comme les poissons chats et les grands cyprinidés, comme les *Labeo*.

1. L'épithète démersal s'applique à un organisme vivant près du fond.

2. L'épithète lithophile s'applique à un organisme vivant parmi les roches.

Mais, il n'était pas prévu que la biomasse des *dagaa* s'accroisse de manière aussi spectaculaire et inattendue, et assure désormais à la fois l'essentiel de la pêche (50 % des captures) et l'alimentation des *Lates*. Le succès des sardines tient en partie à leur stratégie de reproduction de type « *r* » : elles produisent beaucoup plus d'œufs que les haplochromines zooplanctivores. En outre la maturation intervient maintenant à une taille inférieure à celle d'avant la prolifération des *Lates*, et la croissance est plus rapide, ce qui entraîne un plus grand *turnover* de la biomasse.

En définitive, peu de prévisions faites par les écologues quant à l'évolution du lac se sont vérifiées par la suite, ce qui doit nous inciter à beaucoup de modestie. De fait, beaucoup de modifications observées ont trouvé des explications *a posteriori* qui n'avaient pas été envisagées dans les années 1970-1980, en partie par manque de connaissances, et en partie parce que la complexité du système ne le permettait pas. Les scientifiques ont été mis en permanence devant le fait accompli de la mise en place d'un nouveau système écologique fonctionnel qu'ils n'avaient pas envisagé. Et ils ont émis de nombreuses hypothèses explicatives qui restent le plus souvent spéculatives.

La prolifération des *Lates* a été une surprise car cette espèce présente dans d'autres lacs en Afrique, ne se multiplie pas ainsi. S'il n'y avait pas eu une telle propagation du prédateur, il est probable que les stocks d'haplochromines ne se seraient pas effondrés, et que le lac Victoria n'aurait pas connu la même évolution. Rappelons qu'il existe quatre espèces de *Lates* dans le lac Tanganyika où ils cohabitent avec des petits cichlidés. Il était donc raisonnable d'envisager, dans le lac Victoria, une situation similaire. D'autre part, l'accroissement de la biomasse des crevettes était difficilement prévisible car peu d'espèces d'haplochromines s'en nourrissent. En fait, les *Caridina* ont très probablement profité de l'abondance accrue en détritiques organiques, une hypothèse qui n'avait pas été prise en compte dans les années 1970 car l'eutrophisation n'était pas le principal sujet de préoccupation à cette époque. On n'avait pas anticipé non plus le retour de certains haplochromines et les adaptations morphologiques, biologiques et comportementales observées depuis ; et *furu come back* (Goldchmidt, 2003) a été, cette fois, une bonne surprise !

2 Le fardeau de la démographie

Une des causes principales des perturbations que connaît le lac provient de la densité de la population qui vit sur le bassin versant et les zones riveraines (figure 1). Plus de 40 millions d'habitants sont présents actuellement, mais à l'échéance de quelques décennies on pourrait s'attendre, selon certaines estimations, à un triplement de la population (Bremmer *et al.*, 2013) (tableau 1) ! Si la tendance ne s'inverse pas en matière de natalité, une telle situation va être délicate à gérer, tant sur le plan humain que sur le plan écologique. Sur le plan humain il va falloir nourrir une population qui souffre déjà en partie de malnutrition avec un revenu très faible et un accès aux soins de santé limité. Sur le plan écologique, l'urbanisation, la nécessité de trouver de nouvelles terres agricoles ou du bois de chauffe, vont accélérer la déforestation, l'érosion et les pollutions. Et la pression sur les stocks de poissons va très probablement s'accroître. Un accroissement de la population, sera donc un handicap majeur à une

bonne gestion du lac et de ses ressources. Or on a encore du mal à envisager la transition démographique...

Tableau 1 - Évolution possible de la population totale dans le bassin du lac Victoria et accroissement de celle-ci (%) par rapport à 2010 (estimations) (d'après Bremmer *et al.*, 2013)

Bassin du lac Victoria	2010	2020	2030	2050
Population totale (en millions d'individus)	42	61	76	113
Accroissement relatif (%) par rapport à 2010		43	80	167

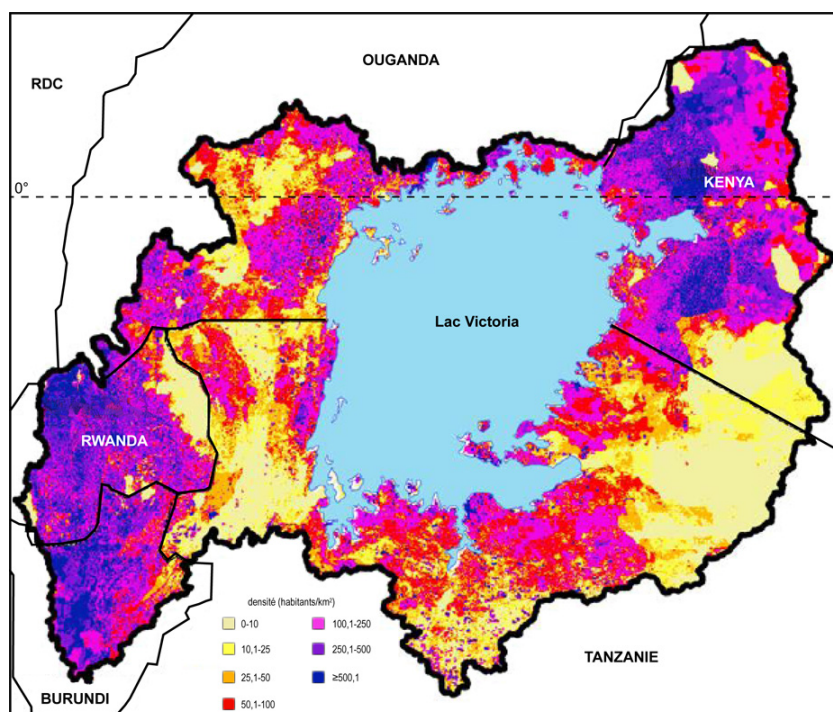


FIGURE 1 – Densité de la population observée en 2010 dans le bassin du lac Victoria (redessiné d'après Bremmer *et al.*, 2013)

3 La pêche : un système incontrôlable... ?

L'histoire des pêcheries du lac Victoria se résume à une succession d'épuisements des stocks. Les captures initialement basées sur les tilapias natifs (*ngege* et *mbiru*), les *Labeo*, les poissons chats et les protoptères se fondent désormais sur deux espèces introduites dans les années 1950 et 1960 (*Oreochromis niloticus*, *Lates niloticus*) et

surtout depuis quelques années sur les sardines autochtones du lac (*Rastrineobola argentea*).

De manière paradoxale, alors que la diversité des espèces capturées s'est considérablement réduite, le volume des captures a été multiplié d'un facteur 10 ! Rappelons que certains scientifiques (Barel *et al.*, 1985) avaient prédit que la situation écologique observée dans les années 1980 n'était pas durable et que la pêche allait s'effondrer. Pourtant, le lac Victoria, en tant qu'écosystème de plus en plus anthropisé, fonctionne toujours activement du point de vue de la production biologique, mais de manière très différente qu'autrefois. Cependant, il n'est pas certain qu'un tel niveau des captures puisse se maintenir si la qualité des eaux continue de se dégrader encore dans la perspective d'une hyper eutrophisation.

On note déjà des signes certains de surexploitation de la perche du Nil puisque les prises sont moins nombreuses et les poissons capturés sont de plus petite taille. De fait, la moitié de la production halieutique, toujours prospère, est maintenant composée de poissons pesant en moyenne 5 grammes, les *dagaa*.

L'histoire de la pêche dans le lac Victoria met en évidence un comportement, somme toute assez répandu chez les pêcheurs, qui consiste à surexploiter en permanence les stocks disponibles. Il n'y a là rien d'original car cette situation s'observe dans la plupart des milieux d'eau douce (FAO, 2012) où la pression démographique s'accompagne presque systématiquement d'une pression excessive sur les ressources naturelles. Cette même situation existe notamment dans le delta central du Niger où sécheresse et surexploitation des stocks ont provoqué une diminution des prises et une baisse de la longueur moyenne des poissons capturés (Laë *et al.*, 2004). La nécessité de survivre ou de capitaliser, conduit à exploiter de plus en plus de poissons ce qui rend quelque peu illusoire les tentatives vertueuses mais inapplicables de gérer rationnellement les stocks ! Si tant est qu'une telle gestion soit possible dans un milieu en cours d'évolution et fortement soumis aux aléas climatiques et où la pêche est fortement dispersée et donc difficilement contrôlable.

En réalité tous les grands projets visant à gérer la pêche de manière rationnelle font fi des conditions de vie des pêcheurs, et du poids des coutumes. Ainsi, sur le lac Victoria, de nombreux engins de pêche sont illégaux et de nombreuses pratiques, en principe interdites, sont toujours présentes. Les réglementations concernant la dimension des mailles en particulier ne sont pas respectées et certains pêcheurs utilisent toujours du filet moustiquaire. Qui plus est, les filets de maille légale de 5 pouces (environ 13 cm)³ captureraient plus de 80 % de perche du Nil immatures (Msuku *et al.*, 2011). Ces auteurs recommandent donc d'utiliser des mailles de 7 pouces (environ 18 cm). Des mesures qui seront difficiles à faire accepter.

Dans ce contexte, il ne faut pas beaucoup espérer des guides de bonnes pratiques ou des recommandations issues des nombreuses expertises halieutiques. Le business florissant de l'expertise internationale en la matière, est bien loin de répondre aux préoccupations du terrain. Le discours officiel dans les pays riverains est bien entendu

3. Rappelons que les anglo-saxons étirent les mailles pour les mesurer (donc tous les deux nœuds). Les francophones mesurent les mailles nœud à nœud, ce qui dans cet exemple correspond à des mailles de 6,5 cm.

de renforcer la législation et les contrôles, mais l'application de mesures envisagées par les États, reste un domaine délicat sur le plan technique et sur le plan humain.

Comme le soulignait diplomatiquement Balirwa (2007), l'accès libre à la pêche et le contrôle de l'effort de pêche restent de vrais défis pour les gestionnaires. Il rappelait également que le lac n'est pas une entité uniforme, mais une mosaïque d'habitats aquatiques qui ont leur propre dynamique et dans lesquels les poissons ne sont pas distribués de manière uniforme. Or les modèles halieutiques ne font pas de détail en général et aborde la pêche sous un angle global.

Tous ceux qui connaissent la réalité du terrain en Afrique savent que l'application de mesures qui mettraient de nombreuses familles en situation de détresse est difficile et se heurte à une stratégie de contournement de la législation. Le « braconnage » devient alors de mise. On peut déclarer la lutte contre les pêches illégales comme le font les pays riverains, et il ne saurait en être autrement, mais il est difficile de croire que les pêcheurs vont s'y résoudre. La tendance lourde est donc que les pêches illégales vont se poursuivre.

Pourtant l'action de la LVFO (voir encadré « La LVFO et la pêche illégale : le problème des pêches INN »), soutenue par les trois états riverains, contre la pêche illégale a continué de se développer et s'est même intensifiée à partir de 2007 comme l'a déclaré la Ministre des Pêches ougandaise Ruth Nankabirwa en décembre 2011. Elle estime que, depuis 2007, la perte financière moyenne de l'Ouganda atteint environ 180 millions de US\$ chaque année. Elle ajoute : « Soixante pour cent des poissons capturés en Ouganda sont immatures ce qui les exclut du marché européen et conduit le pays à un déficit économique⁴ ». Depuis 2013-2014, les autorités semblent enfin conscientes que le secteur de production de la perche du Nil et du tilapia est une ressource vitale pour l'économie locale puisque, en Tanzanie par exemple, la perche du Nil rapporte plus que le commerce du coton ou du café. En effet, les exportations de ce poisson ont atteint 200 millions US\$ en 2005 (le double de celles du coton), soit le troisième apport financier après les mines et le tourisme⁵.

La LVFO et la pêche illégale : le problème des pêches INN ^a

Un atelier de travail commun LFVO/FAO organisé en Tanzanie en 2008 a confirmé le commerce illégal du poisson de petite taille comme le principal moteur des activités illicites autour du lac et il a, en conséquence, identifié un certain nombre d'actions destinées à éradiquer cette activité dommageable au plan régional. Outre les pratiques de pêche illégale, le commerce illégal des poissons trop petits a également été identifié comme un facteur qui encourageait l'augmentation de ces captures.

La stratégie de Suivi, Contrôle et Surveillance (SCS) de la LFVO identifie comme suit les principales menaces provenant des activités illégales :

4. <http://allafrica.com/stories/201112191747.html>. (Source : *The Monitor*, distribué par All Africa Global Media, 19 décembre 2011).

5. <http://www.ippmedia.com/frontend/index.php?l=38142>. (Source : IPPmedia.com, 5 février 2012).

- l'utilisation d'engins de pêche illégaux, tels que les sennes de plage, les filets en monofilament et les filets maillants de mailles trop petites ;
- la capture, le transport et la transformation de poissons immatures ;
- la pêche dans des zones préservées ;
- la pêche sans permis.

Réglementation des pêches

Les principales pêcheries du lac Victoria sont encadrées par un ensemble de mesures réglementaires destinées à maintenir les stocks et les flux de revenus des usagers de la ressource et des autres parties prenantes. Les principales réglementations portent sur les points suivants :

1. La taille des mailles des filets maillants pour la perche du Nil et le tilapia doit être au minimum de 5 pouces (6 en Tanzanie) (soit respectivement 127 et 152 mm maille étirée, c'est-à-dire environ 65 et 75 mm selon les normes françaises).
2. La taille des mailles des filets maillants à *dagaa* doit être au minimum de 10 mm (soit 5 mm selon les normes françaises).
3. La taille de la perche du Nil pour la capture, la transformation et la commercialisation doit être comprise entre 50 et 85 cm (pas de limite supérieure en Ouganda).
4. La taille du tilapia pour la capture, la transformation et la commercialisation doit être au minimum de 25 cm.
5. Les engins et modes de pêche interdits dans le lac Victoria sont : le chalutage, les sennes de plage, les filets en monofilaments, les éperviers, les filets dérivants, le « *tycoonning* », l'usage de produits chimiques et d'explosifs.
6. Le jumelage vertical des filets est illégal.
7. Les filets maillants sont limités verticalement à 26 mailles de chute.

Il existe d'autres exigences et la législation requiert notamment que les pêcheurs soient en possession d'une licence individuelle à jour et d'une licence pour l'embarcation ou d'un permis, mais ceci n'est que très peu mis en œuvre. Enfin, pour pouvoir participer à la pêche le pêcheur doit être membre d'une BMU^b.

Selon que l'on s'adresse au niveau régional, national ou à celui des communautés locales de pêcheurs (les BMUs), la LVFO fait son possible pour sensibiliser les différents acteurs aux problèmes que posent la pêche et le commerce illicites. Petit à petit, les choses commencent à prendre forme et chacun, à son niveau, semble prendre conscience de l'intérêt, à long terme, qu'il y a à protéger la ressource.

a. INN pour « Illégale, Non déclarée et Non réglementée », traduction officielle du terme anglais IUU « Illegal, Unreported and Unregulated ».

b. Les communautés de pêcheurs sont organisées en BMU (Beach Management Unit = Unités de gestion des débarcadères).

Force est de constater que pêche illégale et surexploitation sont certainement deux maux qu'il convient de surveiller et les États paraissent soutenir vraiment la réglementation définie par la LVFO. D'ailleurs, les journaux relatent de plus en plus d'intervention où des engins illégaux sont saisis et détruits et des pêcheurs condamnés.

Malgré cela, la pêche illégale persiste encore car les fonctionnaires des états sont trop peu nombreux au regard du nombre de campements de pêcheurs qui fleurissent tout autour du lac. Sans compter que des milliers de personnes dépendent de la pêche comme principale source de subsistance. Les autorités essaient de sensibiliser les pêcheurs en leur expliquant qu'à terme ils auront plus de gains s'ils pratiquent une pêche durable. Mais quel pêcheur a envie d'écouter un tel discours alors qu'il a déjà beaucoup de mal à survivre. Pour lui le court terme est prioritaire, car vital.

La réalité est encore plus complexe dans la mesure où des usines de filetage utilisent des pêcheurs pour leur approvisionnement et les rendent financièrement dépendants. Le cercle vicieux incite alors à pêcher toujours plus de *Lates* pour que les usines de filetage puissent continuer à faire des devises à l'exportation, et pour que les pêcheurs s'acquittent de leurs dettes.

4 Que se passera-t-il si l'eutrophisation se poursuit ?

L'eutrophisation n'est pas un phénomène récent (Hecky *et al.*, 2010). On en a la preuve dans les sédiments (voir chapitre 7, « Un système biologique riche et productif »). Mais ce phénomène perdure et s'amplifie, et on peut penser qu'il n'y a guère de solution prévisible à moyen terme, en l'absence de mesures coûteuses et adéquates. Compte tenu de la pauvreté des pays riverains du lac, la lutte contre l'eutrophisation et la pollution, n'est certainement pas une priorité pour les états riverains.

Or l'essentiel des efforts concernant la gestion du lac a porté sur la régulation des pêches. Si cette option était recevable au début du siècle, quand les impacts sur l'écosystème étaient encore limités, elle ne l'est plus à l'heure actuelle. Il y a nécessairement de fortes interactions dans les dynamiques écologiques entre les captures et les modifications du milieu dues aux activités anthropiques.

Une réduction des apports en phosphore permettrait, peut-être, de réduire les phénomènes d'eutrophisation du lac, mais cela nécessiterait un effort financier colossal que les pays riverains ne peuvent supporter. L'urgent semble pourtant de prévenir la poursuite de la dégradation de la qualité des eaux par les apports en phosphore diffus qui pourraient tirer le système vers un état d'hyper-eutrophisation (Kolding *et al.*, 2008).

On peut comprendre que certaines ONG ou mouvements militants (voir chapitre 11, « Du vivier au cauchemar : polémiques, controverses et réalités ») préfèrent dénoncer les introductions d'espèces plutôt que les conséquences de l'eutrophisation dont elles paraissent souvent ignorer les causes et les effets. D'autant que la lutte contre les introductions d'espèces est un cheval de batailles des ONG environnementales. Mais il y a peut-être d'autres raisons : lutter contre l'eutrophisation est une entreprise considérable. On se souvient en France des efforts consentis pour enrayer l'eutrophisation du lac d'Annecy avec la construction d'un collecteur autour du lac. Le lac Victoria

a une toute autre dimension. Il n'y a pas (ou si peu) de stations d'épuration autour du lac, pour une population de 40 et bientôt 50 millions d'habitants. Peut-on limiter l'usage d'engrais et de pesticides dans les grandes plantations ou sur les lopins des paysans ? Si nous avons progressé dans la maîtrise des pollutions ponctuelles en Europe, nous avons toujours beaucoup de difficultés à maîtriser les pollutions diffuses. En d'autres termes il existe des moyens techniques mais le coût de la lutte contre la pollution semble actuellement hors de portée des États riverains, et la communauté internationale ne s'est pas engagée dans cette voie.

On peut alors se demander comment la production halieutique évoluera en cas d'hyper-eutrophisation ? Pour Silsbe *et al.* (2006) la concentration idéale en nutriments pour une pêche productive à un niveau acceptable de qualité des eaux aurait été atteinte, voire dépassée. En réalité, tout dépend de la capacité individuelle des espèces à faire face à la dégradation de la qualité des eaux. Celles qui sont sensibles aux conditions anoxiques comme le *Lates* ou les haplochromines seront les plus affectées, alors que les *dagaa*, le tilapia du Nil, les poissons chats et les protoptères continueront de prospérer (Kolding *et al.*, 2008). Il ne faut pas oublier non plus que les espèces ont, dans une certaine mesure, des capacités d'adaptations (voir chapitre 15, « Un écosystème sur trajectoire : changements et adaptations »).

Si l'eutrophisation se poursuit on peut s'attendre à ce que la pêche atteigne un pallier, ou décroisse si la qualité de l'eau continue à se détériorer. La dégradation du milieu se manifeste en particulier dans les baies assez fermées et au bord desquelles se trouvent d'importants centres urbains. Comme exemple, on constate que la perche du Nil a, semble-t-il, presque disparu dans le Golfe de Winam (Kenya) qui est fortement pollué par les déchets urbains (Kolding *et al.*, 2008). De manière générale, si les eaux hypoxiques continuent à s'étendre dans les eaux littorales, la pêche du *Lates* et des tilapias risque d'être compromise. En outre, si l'abondance de la jacinthe est actuellement réduite par rapport aux années 1990, les conditions qui ont permis sa prolifération en tapis importants existent toujours.

Actuellement, il semble que les prises de *Lates* ne progressent plus, et parfois même diminuent. Ce déclin étant généralement attribué à la surexploitation de l'espèce, les efforts de gestion ont cherché à réguler les pêcheries sans se préoccuper des apports de nutriments alors que plusieurs scientifiques estiment que l'eutrophisation est, au moins pour la perche du Nil, le facteur limitant essentiel. Bien qu'argumenté, le fait de considérer l'hyper-eutrophisation (Kolding *et al.*, 2008) comme la menace principale pour les pêcheries paraît tout aussi réducteur que de l'imputer aux seules méthodes de pêche et à la surexploitation des stocks. Mais il n'en reste pas moins qu'en l'absence de mesures pour réduire les apports en nutriments, les efforts dans le domaine de la régulation des pêches risquent fort d'être vains et inutiles...

5 L'aquaculture comme alternative ?

La pêche aura du mal à faire face aux besoins alimentaires d'une population en pleine croissance. Une alternative possible est l'aquaculture et de grands projets sont actuellement en cours, notamment en Ouganda qui, ne pouvant compter sur des ressources côtières, doit développer ce secteur.

En Ouganda, la production aquacole provenant de l'aquaculture est beaucoup plus faible que ne le suggèrent les chiffres officiels. Mais, compte tenu des investissements commerciaux existant, il semble raisonnablement envisageable d'atteindre une production de 10 000 tonnes dans les trois à cinq prochaines années (Dalsgaard *et al.*, 2012). Ce qui est largement supérieur à la production observée jusque dans les années 2010 (tableau 2).

Tableau 2 - Production de l'aquaculture dans les pays voisins du bassin du lac Victoria (en tonnes). Alors que les statistiques officielles indiquent une croissance rapide de l'industrie au cours des cinq dernières années, cela n'est pas apparent sur le terrain. Basé sur l'expérience d'une étude de l'UE sur l'aquaculture commerciale en 2011, il n'y a aucune source fiable de statistiques de production de l'aquaculture en Ouganda et les chiffres officiels n'ont que peu de rapport avec la réalité (Dickson & Macfadyen, 2011 cités par Dalsgaard *et al.*, 2012). L'étude de l'UE a conclu qu'en 2010/2011 il n'existe qu'une seule pisciculture commerciale à grande échelle, peut-être 50-100 petites et moyennes exploitations, dont beaucoup présentent une exploitation bien au-dessous de leurs capacités (source Dalsgaard *et al.*, 2012)

Pays	2000	2005	2009	2010
RDC	2 076	2 965	2 970	2 970
Kenya	512	1 047	4 895	12 154
Rwanda	270	386	488	628
Tanzanie	1 210	3 012	5 722	7 338
<i>Ouganda</i>	<i>820</i>	<i>10 815</i>	<i>76 654</i>	<i>95 000</i>

Mais, il existe un fort potentiel pour que l'Ouganda joue un rôle régional très important car il peut agir comme une plaque tournante pour l'approvisionnement en intrants de l'aquaculture (aliments pour animaux, alevins...) et éventuellement en poissons adultes issus de l'élevage.

Le développement de l'aquaculture est donc à l'ordre du jour de la politique gouvernementale puisque l'Ouganda envisage de développer des parcs aquacoles dans cinq zones classées, y compris les lacs et les rivières dans les régions centrale et occidentale. Malgré cette volonté d'améliorer ce secteur, il semble que la capacité du gouvernement à le dynamiser reste encore faible, ce qui signifie que le secteur privé doit jouer un rôle moteur primordial dans un contexte manifestement favorable (Dalsgaard *et al.*, 2012).

À ce jour, la plupart de l'aide financière pour l'essor de l'aquaculture en Ouganda est le fait de différents partenaires tels que l'USAID (United States Agency for International Development = Agence des États-Unis pour le développement international),

le gouvernement chinois, la Banque africaine de développement, la FAO et le DFID (Department for International Development = Département du Développement International ; Royaume-Uni).

Actuellement, il n'existe qu'une seule ferme d'élevage (SoN : Source of the Nile) privée qui commercialise des poissons à assez grande échelle. SoN, installé à Jinja, produit des tilapias du Nil dans des cages flottantes installés près des rives du lac Victoria (figure 2).



FIGURE 2 – Production en cages de tilapias du Nil (*Oreochromis niloticus*). Ces cages de la société SoN sont disposées à quelques dizaines de mètres du bord du lac Victoria, dans le fond Jinja, Ouganda. Elles sont protégées par un grillage de fines mailles pour éviter la prédation par les nombreux oiseaux qui souhaiteraient bénéficier d'un bon repas comme le montre le cliché. Les longs fûts verticaux sont des réserves de nourriture qui est distribuée à la demande lorsque les poissons actionnent un levier qui plonge jusque dans la cage (© IRD / D. Paugy)

La firme a produit en 2010 et 2011, respectivement 40 et 300 tonnes par an dans des cages de petites dimensions. Mais, dans un proche à venir, elle devrait utiliser des cages plus grandes déposées beaucoup plus au large dans un nouvel environnement. Cette avancée devrait, selon les estimations, permettre de produire 2 500 tonnes dans l'année. En même temps que les cages, SoN possède également de étangs qui servent à produire des alevins qui grossissent ensuite dans les cages (figure 3).



FIGURE 3 – Production d'alevins de tilapias du Nil (*Oreochromis niloticus*) de la société SoN. Ces petits poissons seront ultérieurement mis à grossir, dans le lac Victoria, dans des cages flottantes (© Worlfish / M. Dickson)

L'autre importante exploitation piscicole commerciale est le projet chinois KARDC (KARDC = Kajjansi Aquaculture Research and Development Centre), basé à Kajjansi. Il a été conçu comme une ferme de recherche et d'expérimentation, mais est également géré sur une base commerciale. La phase de construction du projet a été achevée au début de 2011. La ferme est maintenant exploitée et gérée par des techniciens chinois en collaboration avec des scientifiques ougandais. Le centre dispose de ses propres étangs, d'une éclosérie, d'une usine de fabrication d'aliments et de laboratoires. La ferme vend également des aliments pour poisson, fournit des alevins et forme les éleveurs. La société chinoise a l'intention de produire jusqu'à 27 000 tonnes par an au cours d'une troisième phase de développement (2014-2017), qui sera essentiellement basée sur l'élevage en cages. Il semble qu'il y ait d'ores et déjà de bons résultats concernant l'élevage des tilapias, et il est envisagé de tester les performances d'autres espèces, telles que des poissons chats locaux et des carpes chinoises (*Ctenopharyngodon idella* = amour blanc ou carpe amour et *Hypophthalmichthys molitrix* = carpe argentée ou amour argenté). Les chinois ont d'ailleurs demandé des autorisations pour créer plusieurs sites de cages et d'enclos dans le lac Victoria où ils voudraient tester, entre autres, l'utilisation des carpes chinoises. Cette autorisation a, apparemment, été refusée, mais il a été proposé, en remplacement, des sites sur le lac Kyoga qui est Ougandais et n'a pas de statut international. Cette proposition paraît toutefois être en contradiction avec les protocoles internationaux sur les introductions de poissons signées par le gouvernement ougandais (Dalsgaard *et al.*, 2012).

Une autre initiative, soutenue par le gouvernement néerlandais et en partenariat avec l'Université de Stirling, projette de travailler directement avec les petits exploitants : projet « Aquaculture commerciale durable pour une réduction de la pauvreté » (SCAPA = Sustainable Commercial Aquaculture for Poverty Alleviation). L'accent est mis sur l'aquaculture à grande échelle des poissons chats dans la région de Kamuli (nord de Jinja). En 2012, SCAPA prétendait soutenir une coopérative d'environ 80 agriculteurs / pisciculteurs. L'objectif est d'impliquer plusieurs milliers d'agriculteurs actionnaires.

Cependant, le secteur de l'aquaculture géré par des petits exploitants est encore peu dynamique et malgré les attentes, on ne peut pas dire que l'aquaculture des petites et moyennes entreprises ait décollé en Ouganda. Les modèles de production pour le tilapia et le poisson-chat promu actuellement sont trop chers pour les petits exploitants qui ont besoin de modèles alternatifs beaucoup moins chers, par exemple en utilisant des aliments produits localement et en s'appuyant sur la fertilisation naturelle des étangs. De même, l'utilisation de cages plus grandes, de bonne qualité, sont également recommandées.

De plus, en raison des très petites quantités de poissons d'élevage produits, les prix sont essentiellement influencés par les prix de gros relativement faibles des poissons sauvages du lac. Toutefois, lorsque l'on s'en éloigne, le prix de détail des poissons est beaucoup plus élevé. Enfin, il faut tenir compte des espèces préférées (tilapia, poisson-chat...) qu'ont les populations selon les régions et leurs traditions.

Si elle paraît avoir un potentiel certain, l'aquaculture ne peut, à l'heure actuelle, constituer une alternative de substitution à la pêche. La demande n'est certainement

pas un frein au développement des structures aquacoles puisqu'il y a une baisse de la production halieutique. Mais comme on le sait, en de nombreuses régions d'Afrique, la pisciculture n'est pas traditionnelle et elle est jalonnée de nombreux et cuisants échecs. D'ailleurs, rares sont les pays de l'Afrique sub-saharienne qui ont fait des progrès en matière d'aquaculture ces dernières années (FAO, 2012). Parmi ceux-ci l'Ouganda (avec le Nigeria, la Zambie, le Ghana et le Kenya) constitue théoriquement un des bons élèves en progrès qui participe au développement de la production de poissons d'élevage d'eau douce et est désormais le 3^e producteur de continent avec près de 100 000 tonnes⁶ (FAO, 2012) (figure 4). Nous sommes néanmoins très loin des 36,7 millions de tonnes produits par la Chine ! Mais certains optimistes y voient une marge de progression colossale au vu des ressources inexploitées du continent africain⁷.

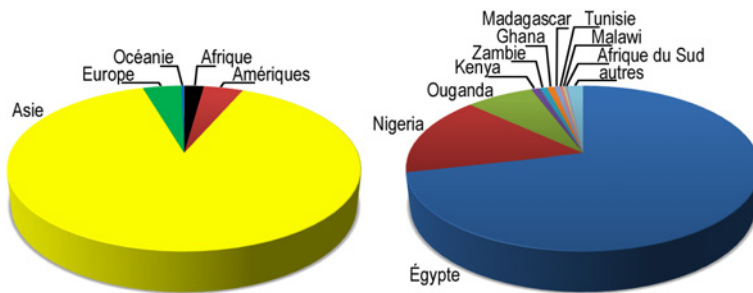


FIGURE 4 – Répartition de la production de la pisciculture dans le monde (à gauche) et dans les plus grands pays producteurs africains (source : FAO, 2012)

6 Conclusion

Dans le contexte actuel, il est difficile d'envisager un avenir radieux pour le lac Victoria. La démographie galopante constitue certainement la préoccupation majeure car c'est elle qui va constituer le principal point de blocage dans un proche futur. En effet, si l'on extrapole les tendances actuelles, la pollution des eaux devrait aller en augmentant, même si certains estiment qu'une réduction des apports en phosphore suffirait à limiter la dégradation de la qualité des eaux et à prévenir d'une hyper eutrophisation (Kolding *et al.*, 2008). Cette hypothèse n'est guère vérifiable et si tant est qu'elle soit vraie, son application semble difficile car une réduction des apports en phosphore nécessiterait un effort financier colossal que les pays riverains ne peuvent supporter. De même, la démographie augmentera la pression de la pêche qui semble avoir atteint son maximum à l'égard de certaines espèces et on a vu que la pisciculture n'est pas encore actuellement une alternative suffisante pour produire assez de poissons pour les populations du bassin du lac Victoria. Le lac a probablement de fortes capacités d'adaptation mais il y a des limites. Or dans le cas de l'eutrophisation comme dans celui de la pêche, on ne voit guère se dessiner les conditions d'une amélioration.

6. Il convient cependant d'être très prudent quant aux chiffres annoncés pour l'Ouganda (voir les commentaires dans la légende du tableau 2).

7. Afrik.com : l'actualité de l'Afrique noire et du Maghreb. <http://www.afrik.com/article1192.html>.

Comment des millions d'habitants pourront-ils se nourrir alors que les ressources halieutiques sont clairement à la baisse et selon la LVFO, un pêcheur sur deux risque de ne plus pouvoir vivre de ses prises, d'ici à quelques années.

Des lois existent et les sites de pêches sont inspectés régulièrement, mais de nombreux pêcheurs ne respectent pas les normes sur la taille des prises et utilisent des engins interdits. Pourtant la LVFO a essayé d'impliquer les communautés de pêcheurs dans la gestion et la conservation des stocks, par le biais des BMU (*Beach Management Units* = Unités de gestion des plages de débarquement). L'idée est noble, à défaut d'être immédiatement efficace, puisqu'elle est censée remplacer la gestion descendante (*top-down*) employée depuis des années. Pour l'heure, l'objectif ne semble pas encore atteint et les trois pays concernés par la lutte contre la pêche illégale ne sont pas tous au même degré d'investissement. Les autorités, assez démunies, sont dépassées par la superficie de la zone à surveiller.

C'est une tautologie de dire que si le poisson se raréfie, il y aura moins de pêcheurs, mais c'est malheureusement le seul système de régulation qui soit réellement envisageable actuellement. Il est difficile de penser qu'une législation de plus en plus contraignante puisse résoudre la question d'autant que les infrastructures locales et la dispersion des points de débarquement ne permettent pas une application efficace des décisions dictées par les autorités des pays limitrophes du lac. Le problème à la base reste la pauvreté des communautés riveraines et leur responsabilisation est étroitement dépendante de cette condition.

Références

- Anderson A.M., 1961. Further observation concerning the proposed introduction of Nile perch into Lake Victoria. *East African Agricultural Journal*, 26, 4 : 195-201.
- Balirwa, J.S., 2007. Ecological, environmental and socioeconomic aspects of the Lake Victoria's introduced Nile perch fishery in relation to the native fisheries and the species culture potential : lessons to learn. *African Journal of Ecology*, 45 : 120-129.
- Barel C.D.N., Ligetvoet W., Goldschmidt, Witte F. & Goudswaard K.P.C., 1991. The haplochromine cichlids in Lake Victoria : an assessment of biological and fisheries interests : 258-279. In Keenleyside M.H.A. (ed.), *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, Cambridge, Great Britain, Fish and Fisheries Series 2, 378 p.
- Barel, C.D.N., Dorit R., Greenwood P.H., Fryer G., Hughes N., Jackson P.B.N., Kawanabe H., Lowe-McConnell R.H., Nagoshi M., Ribbink A.J., Trewavas E., Witte F. & Yamaoka K., 1985. Destruction of fisheries in Africa's lakes. *Nature*, 315 : 19-20.
- Bremner J., Lopez-Carr D., Zvoleff A. & Pricope N., 2013. *Using new methods and data to assess and address population, fertility, and environment links in the Lake Victoria basin*. XXVII IUSSP International Population Conference, Busan, South Korea, August 26-31, 2013, 15 p. http://www.iussp.org/sites/default/files/event_call_for_papers/IUSSP_paper_JBremner_et_al_0.pdf
- Dalsgaard J.P.T., Dickson M., Jagwe J. & Longley C., 2012. *Uganda aquaculture value chains : strategic planning mission report*. Worldfish, CGIAR Research Program 3.7, Livestock & Fish, 4th October 2012, 62 p.
- FAO, 2012. *La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2012*. Département des pêches et de l'aquaculture de la FAO, Rome, Italie, 241 p.
- Fryer G., 1960. Concerning the proposed introduction of Nile perch into Lake Victoria. *East African Agricultural Journal*, 25, 4 : 267-270.
- Hecky R.E., Mugidde R., Ramlal P.S., Talbot M.R. & Kling G.W., 2010. Multiple stressors cause rapid ecosystem change in Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 55 (Supplement 1) : 19-42.

Kolding J., van Zwieten P., Mkumbo O., Silsbe G. & Hecky R., 2008. *Are the Lake Victoria fisheries threatened by exploitation or eutrophication ? Towards an ecosystem-based approach to management* : 309-355. In Bianchi G. & Skjoldal H.R. (eds), *The ecosystem approach to fisheries*. CABI and FAO, Rome, Italy, 363 p.

Laë R., Williams S., Malam Massou A., Morand P. & Mikolasek O., 2004. Review of the present state of the environment, fish stocks and fisheries of the river Niger (West Africa) : 199-227. In Welcomme R.L. & Petr T. (eds), *Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries*. Sustaining Livelihoods and Biodiversity in the New Millenium, 11-14 February 2003, Phnom Penh, Kindom of Cambodia. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand, RAP Publication, Volume I, 358 p.

Msuku B.S., Mrosso H.D.J. & Nsinda P.E., 2011. A critical look at the current gillnet regulations meant to protect the Nile Perch stocks in Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 14, 3 : 252-259.

Silsbe G.M., Hecky R.E., Guildford S.J. & Mugidde R., 2006. Variability of chlorophyll *a* and photosynthetic parameters in a nutrient-saturated tropical great lake. *Limnology and Oceanography*, 51, 5 : 2052-2063.

Table des matières

Avant-propos	i
1 Un anthroposystème dynamique	1
1 De l'écosystème à l'anthroposystème	2
2 L'écosystème lacustre	4
3 Une démographie galopante	5
4 Les activités agricoles	7
5 L'eutrophisation	8
6 Le système pêche	9
7 Les introductions d'espèces	10
8 Les pollutions	10
2 Origine et genèse d'un grand lac tropical	13
1 Quand la tectonique des plaques campe le décor	15
2 Une première période d'assèchements	17
3 Les Rifts se mettent en place	17
4 Un lac sous influence climatique	19
5 La dernière phase d'assèchement, il y a 17 000 ans	20
6 En définitive...	21
3 La vallée du Rift, un haut lieu de l'humanité	23
1 Les premiers humanoïdes	24
2 Le peuple du Baganda... et les autres : une histoire de civilisations	27

4	Un siècle de recherches sur le lac Victoria	41
1	Michael Graham, le précurseur	41
2	Barton Worthington : une volonté de mieux gérer la pêche	43
3	Les premières années de l'EAFRO	45
4	L'Organisation des Pêches du lac Victoria (LVFO)	49
5	Les travaux du HEST sur l'écologie et la systématique des <i>Haplochromis</i>	50
6	Recherches sur la phylogénie et la spéciation des haplochromines	51
7	Autres programmes, projets et symposiums	51
5	Les caractéristiques physiques et chimiques	53
	<i>Jacques Lemoalle</i>	
1	Morphométrie	54
2	Bassin versant et bilan hydrologique	56
3	Évolution de la température du lac	60
4	Distribution de l'oxygène : vers une tendance à l'anoxie ?	63
5	Transparence	65
6	Nutriments, phytoplancton et zooplancton	65
6	Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée	69
1	Contexte géographique et géomorphologique	69
2	Contexte biogéographique	71
3	La faune ichtyologique du Nil et du lac Victoria	73
4	Les espèces non <i>Haplochromis</i> du lac Victoria	73
5	Les Haplochromines du lac Victoria : le vivier de Darwin	75
7	Un système biologique riche et productif	91
1	Les macrophytes	92
2	Le phytoplancton	96
3	Le zooplancton	98
4	La faune benthique	99
5	La crevette, <i>Caridina nilotica</i>	102

6	La jacinthe d'eau : <i>Eichhornia crassipes</i>	105
7	Réorganisation des chaînes trophiques	107
8	Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ?	115
1	Les causes et les sources de l'eutrophisation	116
2	Les conséquences sur l'oxygénation des eaux	118
3	Les conséquences sur la transparence des eaux	121
4	Les peuplements phytoplanctoniques : des diatomées aux cyanobactéries	122
5	La production primaire : retour vers la normale ?	123
6	Les données paléosédimentaires	124
7	Conséquences de l'eutrophisation sur les espèces	125
8	Conclusions	128
9	Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi ont-elles proliféré ?	131
1	Introduction des cichlidés	131
2	Introduction de <i>Lates niloticus</i> : les premières discussions	133
3	Qui est <i>Lates niloticus</i> ?	135
4	Introductions de <i>Lates niloticus</i> : les premiers essais	138
5	Les introductions officielles de <i>Lates niloticus</i> se multiplient	141
6	Les premières captures de perches du Nil	142
7	Pourquoi la perche du Nil a-t-elle envahi le lac Victoria	145
10	Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ?	149
1	Un coupable tout désigné : la perche du Nil	151
2	Surexploitation des stocks d'haplochromines	153
3	Les conséquences de l'eutrophisation du lac	155
4	Conclusions	155
11	Du vivier au cauchemar : polémiques, controverses et réalités	159
1	Quelques scientifiques s'émeuvent	160

2	Les médias emboîtent le pas	162
3	Polémique autour du film <i>Le Cauchemar de Darwin</i>	163
4	Exportation de poissons et alimentation des communautés riveraines	167
12	Les méthodes de pêche : un siècle d'évolution	171
1	Les pirogues traditionnelles	171
2	La pêche et les engins de pêche traditionnels avant 1930	174
3	Après 1930 : nouvelles pratiques et nouveaux engins de pêche	181
4	Le chalutage et ses conséquences	186
5	La pêche au lamparo	186
13	La pêche : une activité de prédation opportuniste. Évolution des captures depuis un siècle...	189
1	Les premières recherches sur les poissons et la pêche	190
2	La mission Graham (1927) et une première velléité de mieux gérer les pêches	191
3	Les années 1950 : la pêche se dégrade...	193
4	Les introductions d'espèces de tilapias allochtones	195
5	L'essor de la pêche aux sardines pélagiques (<i>Rastrineobola argentea</i>)	196
6	Le « boom » du <i>Lates</i> et ses conséquences sur les pêches	197
7	La surexploitation des <i>Lates</i>	200
8	Trop de pêche illégale !	201
9	Discussion	203
14	Les produits de la pêche dans l'économie locale	207
1	La perche du Nil, un produit d'exportation qui se fait rare ?	207
2	Tout est bon dans le <i>Lates</i> ! Comment valoriser les produits halieutiques de faible valeur commerciale	210
3	Les <i>dagaa</i> , une pêche de substitution ?	216
4	Le tilapia du Nil, une pêche qui rapporte peu ?	218

15 Un écosystème sur trajectoire : changements et adaptations	223
1 Des théories écologiques spéculatives et incertaines	224
2 Le processus d'eutrophisation	227
3 La variabilité climatique et ses conséquences	228
4 La pêche, les introductions d'espèces et leurs conséquences sur le fonctionnement du système lacustre	229
5 Et maintenant... les prises de <i>Lates</i> déclinent	232
6 Le retour des haplochromines	236
7 Les adaptations chez d'autres espèces de poissons	242
8 Les adaptations chez les oiseaux piscivores	244
9 Conclusions	248
 16 Quelles perspectives pour l'anthroposystème Victoria ?	 253
1 Coup d'œil dans le rétroviseur : les prévisions faites antérieurement ont-elles été vérifiées ?	254
2 Le fardeau de la démographie	255
3 La pêche : un système incontrôlable... ?	256
4 Que se passera-t-il si l'eutrophisation se poursuit ?	260
5 L'aquaculture comme alternative ?	261
6 Conclusion	265