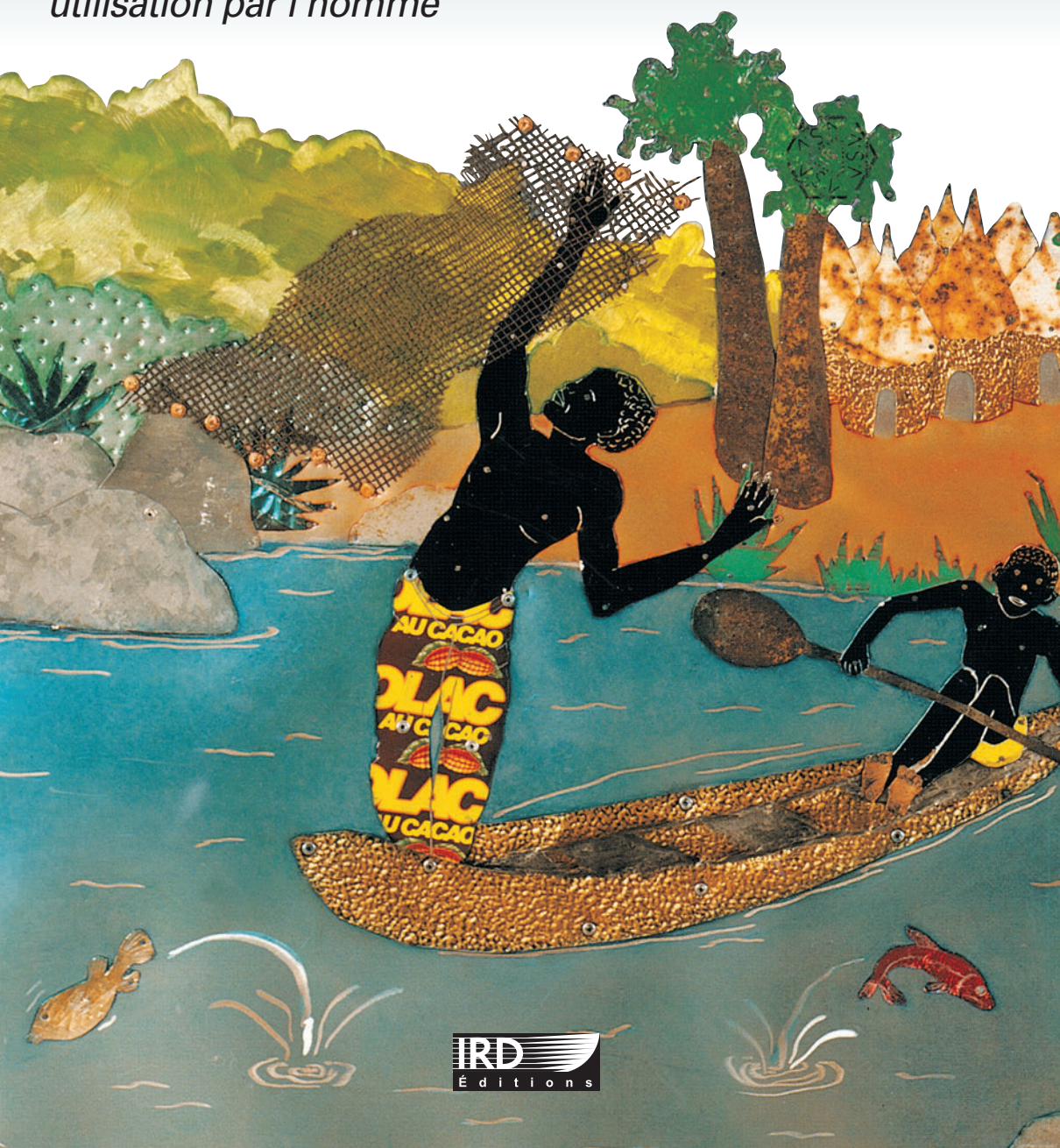


ÉDITEURS SCIENTIFIQUES : CHRISTIAN LÉVÊQUE ET DIDIER PAUGY

Les poissons des eaux continentales africaines

*Diversité,
écologie,
utilisation par l'homme*



Les poissons des eaux continentales africaines

*Diversité,
écologie,
utilisation par l'homme*

ÉDITEURS SCIENTIFIQUES : CHRISTIAN LÉVÉQUE ET DIDIER PAUGY

Les poissons des eaux continentales africaines

*Diversité,
écologie,
utilisation par l'homme*

IRD Éditions

INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DÉVELOPPEMENT

Paris, 2006

Maquettes intérieur et couverture

Pierre Lopez

Mise en page

Marie-Odile Schnepf, Renée Lecouffe

Corrections, fabrication

Marie-Odile Charvet Richter

Photo de couverture

Peinture sur tôle de Études Minichetti (détail). Photo Moschini.

La loi du 1^{er} juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple ou d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article L. 122-4). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

© IRD, 1999, 2006

ISBN 1^{re} édition : 2-7099-1432-8

ISBN 2^e édition : 2-7099-1589-8

Sommaire

7 – Avant-propos

11 – JACQUES LEMOALLE

La diversité des milieux aquatiques

31 – CHRISTIAN LÉVÊQUE

Variabilité du climat et des régimes hydrologiques

45 – CHRISTIAN LÉVÊQUE ET DIDIER PAUGY

Caractéristiques générales de la faune ichtyologique

59 – CHRISTIAN LÉVÊQUE ET DIDIER PAUGY

Distribution géographique et affinités des poissons d'eau douce africains

75 – CHRISTIAN LÉVÊQUE

Biogéographie et mise en place des faunes ichtyologiques actuelles

89 – CHRISTIAN LÉVÊQUE ET JEAN-FRANÇOIS AGNÈSE

La diversité des poissons africains : l'héritage de l'évolution

105 – DIDIER PAUGY ET CHRISTIAN LÉVÊQUE

Taxinomie et systématique

135 – DIDIER PAUGY, CHRISTIAN LÉVÊQUE ET FABRICE DUPONCHELLE

Les stratégies démographiques

147 – CHRISTIAN LÉVÊQUE, DIDIER PAUGY ET FABRICE DUPONCHELLE

La reproduction

177 – CHRISTIAN LÉVÊQUE

Croissance et ontogénie

191 – DIDIER PAUGY ET CHRISTIAN LÉVÊQUE

Régimes alimentaires et réseaux trophiques

217 – CHRISTIAN LÉVÊQUE

Réponses aux conditions extrêmes

225 – YVES FERMON ET RÉMY BIGORNE

L'éthologie

253 – CHRISTIAN LÉVÊQUE ET DIDIER PAUGY

L'échantillonnage des peuplements de poissons

263 – BERNARD HUGUENY ET CHRISTIAN LÉVÊQUE

Richesse en espèces des peuplements de poissons

277 – CHRISTIAN LÉVÊQUE

L'habitat des poissons

297 – CHRISTIAN LÉVÊQUE

Le rôle fonctionnel des poissons

309 – CHRISTIAN LÉVÊQUE ET DIDIER PAUGY

Peuplements des cours d'eau et des biotopes associés

321 – CHRISTIAN LÉVÊQUE, YVES FERMON ET FABRICE DUPONCHELLE

Communautés des lacs profonds

341 – CHRISTIAN LÉVÊQUE

Les peuplements des lacs peu profonds

355 – JEAN-JACQUES ALBARET

Les peuplements des estuaires et des lagunes

381 – CHRISTIAN LÉVÊQUE

Les introductions d'espèces dans les milieux naturels et leurs conséquences

395 – CHRISTIAN LÉVÊQUE ET DIDIER PAUGY

Impacts des activités humaines

415 – RAYMOND LAË ET CHRISTIAN LÉVÊQUE

La pêche

457 – MARC LEGENDRE ET CHRISTIAN LÉVÊQUE

L'aquaculture

471 – *Références bibliographiques*

533 – *Index des noms de poissons*

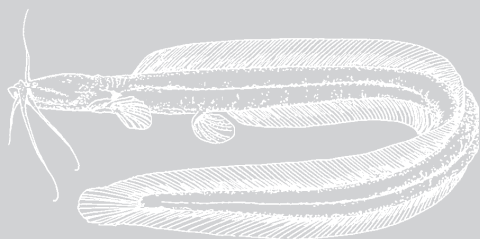
503 – *Index géographique*

508 – *Index thématique*

510 – *Table des encadrés*

511 – *Table des matières*

Avant propos :
*un modèle biologique
pour les recherches
sur la biodiversité*



Depuis quelques années, avec la signature par la plupart des pays de la Convention sur la diversité biologique, une attention nouvelle est apportée à la conservation des espèces et des milieux naturels. On a beaucoup parlé de la diversité biologique des forêts tropicales et des écosystèmes terrestres, ainsi que des conséquences, souvent négatives, des activités humaines sur l'évolution à long terme de ces milieux. La situation des eaux continentales est tout autant préoccupante mais elle n'a pas connu la même audience médiatique. Pourtant, la biodiversité aquatique continentale présente des caractéristiques intéressantes :

- un taux d'endémicité relativement important, notamment dans les lacs et rivières qui sont restés isolés durant des millions d'années, comme les grands lacs d'Afrique de l'Est, les lacs Baïkal, Biwa, Titicaca, ainsi que les bassins de l'Amazonie et du Congo, par exemple ;
- une grande variabilité génétique entre les populations d'espèces à vaste répartition mais occupant des systèmes isolés depuis des périodes plus ou moins longues ;
- l'existence d'une quantité de vertébrés hors de proportion avec la superficie que ces eaux occupent (0,01 % des eaux de la planète, pour une surface qui avoisine 1 à 2 % des terres émergées).

On estime en effet qu'il existe au moins 10 500 espèces de poissons d'eau douce, ce qui représente environ un quart des vertébrés connus. Si l'on prend en compte l'ensemble des autres vertébrés (batraciens, reptiles, oiseaux et mammifères) qui dépendent étroitement des eaux continentales pour accomplir leur cycle biologique, on estime qu'au moins un tiers des vertébrés sont présents dans les hydrosystèmes ou en sont très dépendants.

Les remarques ci-dessus s'appliquent parfaitement au continent africain dont les eaux intérieures hébergent environ 3 000 espèces de poissons et beaucoup de familles d'origine ancienne.

La biodiversité suppose que l'on s'intéresse, dans un système hiérarchique, aux différents niveaux de l'organisation biologique : les gènes, les espèces, les peuplements et les écosystèmes. La biodiversité s'inscrit dans un système d'échelles spatiales (stations, écosystèmes, régions) et temporelles (de l'actuel aux centaines de millions d'années passées). Autrement dit, la diversité actuellement observée est l'héritage de la longue histoire évolutive des espèces, dans un contexte climatique et géomorphologique qui a lui aussi évolué. Les études sur les paléoenvironnements et les recherches sur la phy-

logénie des espèces nous aident à reconstituer la dynamique de l'évolution et de la répartition des espèces, ce qui permet d'interpréter et d'expliquer la composition actuelle des faunes locales et régionales.

Mais la diversité biologique, c'est aussi la connaissance de la diversité génétique des espèces, notamment pour les populations fragmentées et isolées les unes des autres, comme c'est le cas pour beaucoup d'espèces à vaste répartition pour lesquelles les bassins hydrographiques correspondent en réalité à des îles. Ce domaine qui n'est abordé que depuis les années 1980, avec le développement des outils de la biologie moléculaire, est un champ de recherche qui reste encore à défricher.

On se pose également la question de la diversité des traits biologiques qui sont, pour certains, des réponses adaptatives aux conditions de l'environnement, dans la limite cependant des contraintes imposées par les caractéristiques phylogéniques. On s'interroge en outre sur le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes : toutes les espèces sont-elles utiles au fonctionnement des écosystèmes ? Quelles sont les conséquences de la disparition ou au contraire de l'introduction de certaines espèces ? Quels sont le rôle et l'importance des espèces clés et des espèces rares ?

Toutes ces questions sur la diversité biologique sont, en elles-mêmes, l'objet de recherches passionnantes. Elles s'inscrivent néanmoins dans une vision souvent pessimiste, qui part du constat que cet héritage biologique est fréquemment compromis par les conséquences des activités humaines :

- aménagement et gestion des eaux (barrages, digues, chenalisation...) ;
- pollutions industrielles, urbaines ou diffuses ;
- surexploitation des stocks existants ;
- introductions d'espèces exotiques.

La conservation de la biodiversité aquatique nécessite des mesures d'urgence un peu partout dans le monde, y compris en Afrique, où la faune des grands lacs d'Afrique de l'Est, par exemple, est actuellement fortement menacée par les activités humaines. Pour certains, la biodiversité est tout simplement une ouverture vers la biologie de la conservation.

Les poissons constituent en réalité un excellent modèle biologique pour aborder les questions posées par la biodiversité sous tous ses aspects :

- c'est un patrimoine biologique, parfois de valeur internationale, héritage d'une longue histoire évolutive ; il existe en Afrique en particulier un grand nombre d'espèces endémiques et de nombreuses familles dites « archaïques » ;
- il existe une grande diversité de modèles biologiques et écologiques, par la variété des stratégies vitales, d'occupation de l'espace et d'exploitation des ressources, des adaptations physiologiques et morphologiques ;
- c'est un groupe fortement menacé par les activités humaines, soit par la pêche et les introductions d'espèces étrangères, soit par les modifications physiques (aménagements) et chimiques (pollutions) affectant les milieux aquatiques ;
- dans une perspective de biologie de la conservation, la protection des poissons pose des questions spécifiques en matière d'aires protégées ;

► le poisson est une ressource économique de première importance, que ce soit par la pêche et l'aquaculture (parfois l'unique source d'apport protéique de certains pays en développement), ou par les activités qu'il engendre dans le domaine de la pêche sportive, de l'aquariologie ;

► le poisson est un élément de la diversité culturelle, objet de mythes et de traditions.

Dans ce contexte, le poisson constitue une bannière derrière laquelle on peut mobiliser, autour d'objectifs cognitifs et finalisés, un ensemble d'activités de recherche sur les milieux aquatiques.

Cet ouvrage sur les poissons africains s'inscrit dans la thématique « biodiversité » et entend apporter un certain nombre d'informations sur les diverses questions évoquées ci-dessus. Il a pour objectif de présenter sous une forme synthétique, accessible à des lecteurs pas toujours spécialisés, les informations actuellement disponibles sur la diversité des milieux (p. 11 à p. 43), l'origine et l'évolution (p. 45 à p. 133), la biologie et l'écologie (p. 135 à p. 252), la richesse et la structure des peuplements (p. 253 à p. 379), ainsi que sur les impacts des activités humaines sur les espèces et les peuplements (p. 381 à p. 413) des poissons des eaux continentales africaines. On ne peut oublier que les poissons sont également une ressource naturelle particulièrement importante en Afrique, et une rubrique sur les usages (pêche et pisciculture) vient compléter l'ouvrage (p. 415 à p. 470).

En ce qui concerne la biologie, l'écologie et les communautés des poissons des eaux continentales africaines, cet ouvrage est le complément et la suite logique des deux tomes faisant le point sur l'état des connaissances taxinomiques et faunistiques, que nous avons précédemment édités en 1990 et 1992, et qui étaient une contribution initiale au thème de la biodiversité de l'ichtyofaune des eaux continentales d'Afrique.

Didier PAUGY et Christian LÉVÊQUE

La diversité des milieux aquatiques

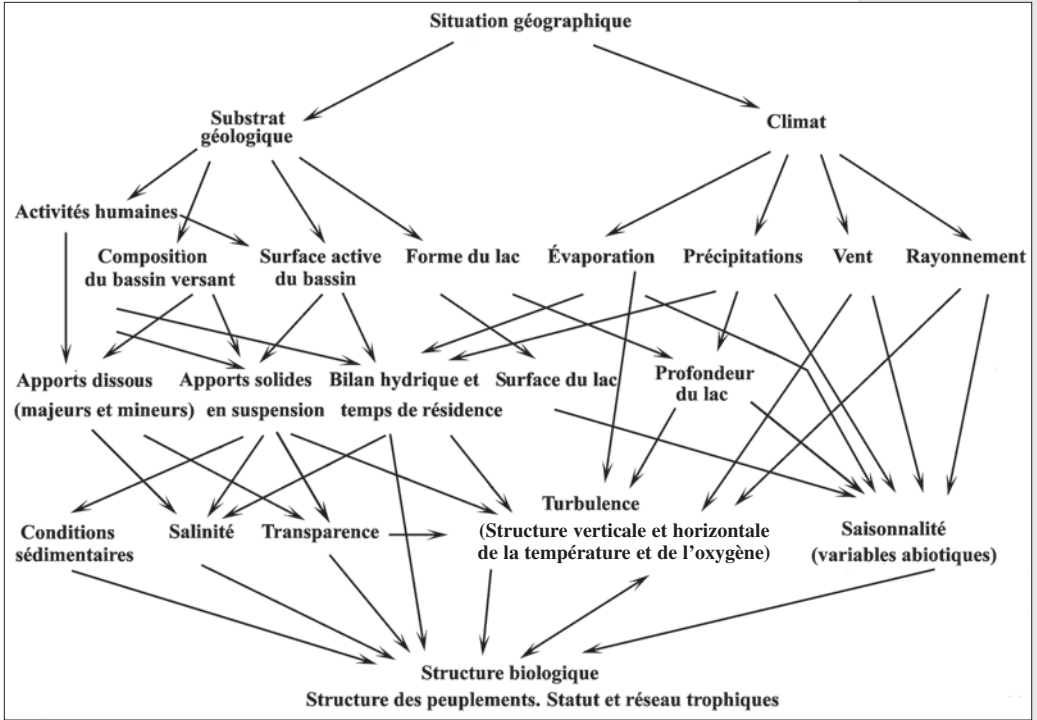


Une espèce de poisson se maintient à long terme dans un hydrosystème dans la mesure où elle y trouve un ensemble de conditions qui lui permettent, entre autres, de croître et de se reproduire. Ces conditions se répartissent schématiquement en deux ensembles :

- ▶ l'environnement physico-chimique (ou abiotique), constitué par les contextes géologique et climatique et le paysage aquatique tel qu'il est perçu par le poisson ;
- ▶ l'environnement trophique (biotique), qui peut être défini par les interactions entre espèces et notamment les relations proie-prédateur au cours des stades successifs du développement.

L'ensemble de ces contraintes caractérise l'habitat et doit être considéré dans une dynamique spatiale et temporelle : de la synchronisation entre les besoins d'une écophase et les caractéristiques du milieu dépend la survie d'une cohorte ou de la population (LÉVÊQUE, 1995 a).

Qu'il s'agisse d'eau courante ou stagnante, la situation géographique d'un système gouverne, indirectement mais assez exactement, la qualité physico-chimique du milieu, par un ensemble complexe d'interrelations entre les différentes variables qui décrivent l'environnement (fig. 1). Les conditions abiotiques du milieu qui influent directement sur les communautés de poissons (saisonnalité et distribution de la turbulence, de l'oxygène et de la température, de la salinité et de la transparence) dépendent de deux contraintes : la géologie et les caractéristiques climatiques locales. Plus généralement, un système aquatique peut être perçu comme un élément du paysage, qui lui-même dépend des deux mêmes contraintes. C'est dans ce contexte d'interactions entre paysages terrestres et qualité de l'environnement aquatique que nous discuterons rapidement de la diversité des milieux africains, en considérant d'abord une division de l'Afrique en deux grandes régions, puis en passant en revue les principales caractéristiques des quelques types de milieu que l'on peut y rencontrer.



Rôle des variables physico-chimiques : température et salinité

Dans les rivières ou dans les lacs peu profonds, la température de l'eau est en général peu différente de celle de l'air. Dans les lacs profonds, sa distribution dans la masse d'eau est moins homogène : les variations diurnes et saisonnières de l'ensoleillement ne se traduisent pas par des variations synchrones de la température en surface ou en profondeur. Il en résulte des cycles plus ou moins réguliers de stratification et de mélange.

La latitude et l'altitude sont les deux facteurs principaux qui déterminent la température des eaux, avec une influence locale de la circulation atmosphérique. C'est cette dernière qui explique que le climat est souvent plus variable qu'on ne pourrait s'y attendre dans les régions équatoriales de l'Afrique où la saisonnalité devrait être minimale. Ainsi, les températures observées dans différents milieux africains peu profonds montrent que la saisonnalité augmente avec la latitude (fig. 2). Dans toute l'Afrique intertropicale, les températures moyennes sont élevées, le plus souvent supérieures à 20 °C, ce qui favorise la vitesse des réactions chimiques et biologiques dans les différents niveaux trophiques comme, par exemple, les décompositions bactériennes mais aussi la photosynthèse (LEMOALLE, 1981) ou les réactions métaboliques.

L'exemple de l'influence de l'altitude sur la température d'une série de lacs tropicaux peu profonds (fig. 3) peut également s'appliquer aux cours d'eau :

FIGURE 1

Un exemple de réseau des caractéristiques de l'environnement abiotique qui déterminent la qualité de l'environnement d'un système lacustre. Les variables proximales (ligne du bas de la figure) ont une action plus directe sur la composition des peuplements.

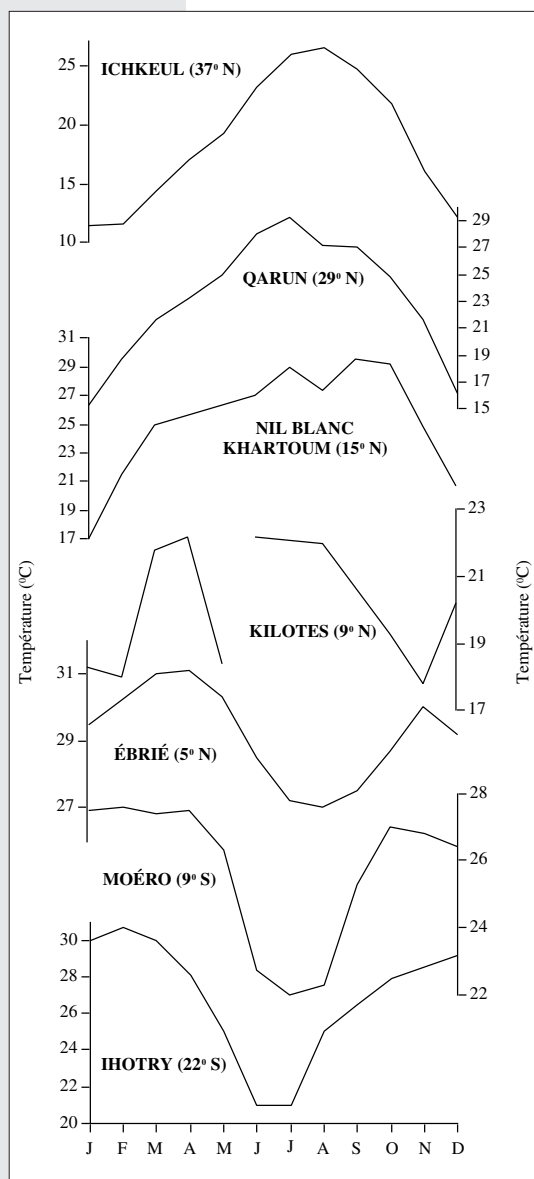


FIGURE 2

Variations annuelles de la température de surface de quelques lacs africains peu profonds (d'après TALLING, 1992).

l'altitude, par son influence sur la température, est un facteur de zonation biologique qui mérite d'être pris en compte dans les régions intertropicales.

Du point de vue de la physico-chimie des eaux, les lacs peu profonds offrent une grande variété de situations du fait de l'importance relative de l'évaporation par rapport à l'épaisseur de la couche d'eau. La salinité des eaux va de celle de l'eau de pluie (avec une conductivité de l'ordre de 10 $\mu\text{S}/\text{cm}$), en milieu très arrosé sur roches du socle, jusqu'à des valeurs supérieures à celle de l'eau de mer (175 g/l ou 100 000 $\mu\text{S}/\text{cm}$) pour le lac de Latir au Tchad, en milieu à fort déficit hydrique. De nombreux lacs salés sont connus en Afrique : lacs Magadi, Nakuru, Natron au Kenya, lacs du Kanem au Tchad, lac Rose au Sénégal, etc. (BURGIS et SYMOENS, 1987). Indépendamment de l'aspect quantitatif, la composition chimique des eaux est, elle aussi, variable, avec des proportions relatives plus ou moins importantes en anions et cations majeurs (fig. 5, tabl. I). En zone tropicale, des processus spécifiques de formation des sols se manifestent, avec en particulier production de latérite. Dans cette séquence, il se produit une libération, en concentrations particulièrement élevées, de cations caractéristiques des eaux tropicales, notamment de sodium, de bicarbonate et de silicate.

En ce qui concerne les poissons, les proportions relatives des concentrations en ions majeurs semblent sans influence particulière sur les peuplements. Si une salinité élevée peut être à l'évidence une contrainte limitant la diversité des poissons dans un

milieu, cela n'est pas le cas pour les très faibles salinités pour lesquelles un éventuel effet sélectif n'est pas encore démontré.

L'Afrique des fleuves et l'Afrique des lacs

L'Afrique est constituée d'un bouclier ancien, avec un socle continental consolidé pour l'essentiel depuis au moins 600 millions d'années. Ce socle, composé de gneiss, schistes et granites, s'est gondolé suivant des directions

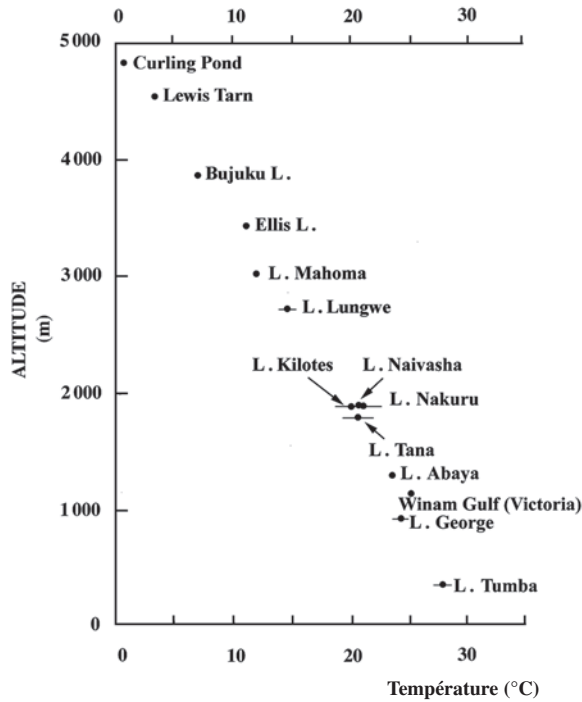


FIGURE 3

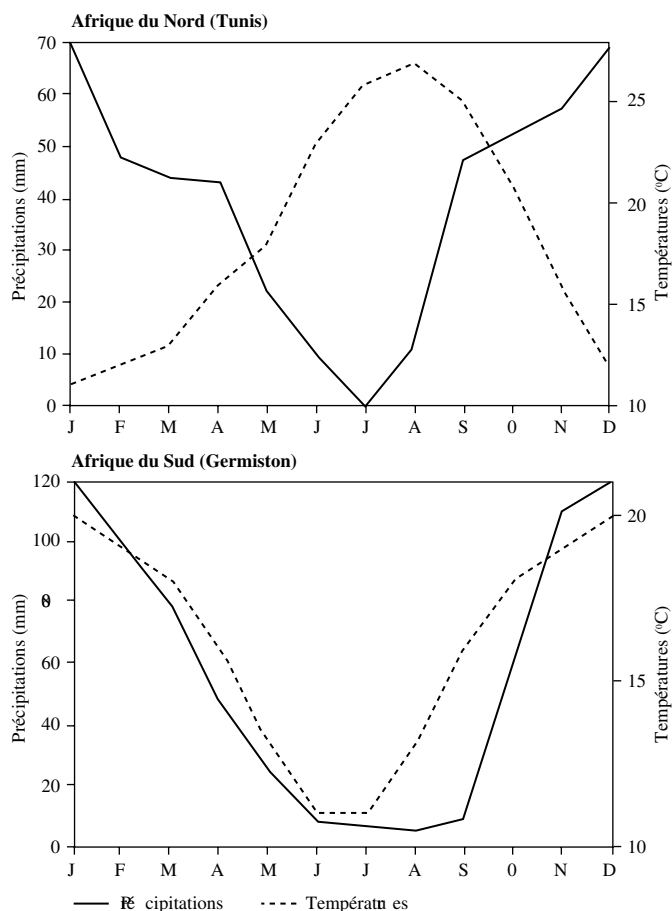
Diminution en fonction de l'altitude de la température des eaux du fond de quelques lacs africains peu profonds (d'après TALLING, 1992).

entrecroisées, avec pour résultat des cuvettes dont les bordures relevées (moles) constituent autant de surfaces d'aplanissement par érosion. À l'exception de l'Atlas, au nord, et des monts du Cap, au sud, ce relief général n'a pas été sensiblement modifié par les plissements qui ont créé les grands ensembles montagneux du reste du monde.

Cinq grands bassins occupent le centre du continent (fig. 6). Le cheminement de la plupart des fleuves vers l'océan se fait à travers des gorges et par des cataractes qui ont une influence primordiale sur la distribution des espèces aquatiques dans les bassins du Congo, du Zambèze, du Nil et du Niger (LÉVÊQUE, 1997 a). Certains bassins sont sans exutoire vers la mer (bassins endoréiques). C'est le cas de la cuvette tchadienne qui abritait durant le Pléistocène une mer intérieure plus grande qu'aucun des lacs actuels. Bien que les eaux du Kalahari et de l'Okavango soient en partie drainées par le Zambèze, la majeure partie de leurs eaux reste piégée dans les marais de l'Okavango et du Makarikari. Enfin, au nord du continent, les cours d'eau issus des versants sud de l'Atlas se terminent presque tous dans les chotts, mares temporaires en climat subdésertique.

Cette ancienne répartition des principaux bassins, d'âge prémiocène, a été altérée dans l'Est du continent par le soulèvement d'une large bande de 500 à 800 km de largeur, orientée nord-sud de l'Érythrée au Zambèze. Lié à la tectonique des plaques, ce fossé d'effondrement de l'ordre de 1 000 m est apparu il y a environ 20 millions d'années. Il est à l'origine de la création des profondes dépressions des vallées du Rift, d'orientation nord-est-sud-ouest, dans lesquelles se sont formés la plupart des grands lacs africains. Le lac Victoria, dont la super-

PLUIE OU TEMPÉRATURE ?



Le déclenchement de certaines phases du cycle biologique de nombreux organismes est souvent lié à des variables climatiques. Parfois, le facteur est bien identifié : crue liée aux pluies, par exemple. Dans d'autres cas, il correspond à un changement de saison, sans qu'il soit possible d'extraire clairement la principale variable responsable, puisque plusieurs éléments du climat varient en même temps. Ainsi, en Afrique du Nord, la saison des pluies débute en automne, lorsque la température diminue. Quel est, de la température ou de la pluie, le facteur déclenchant les migrations génésiques ? Il peut alors être utile de comparer l'Afrique du Nord et l'Afrique du Sud où les saisons chaudes correspondent respectivement à la saison sèche au nord et à la saison humide au sud.

FIGURE 4

Évolution moyenne, au cours de l'année, des précipitations et de la température de l'eau dans les hémisphères nord et sud.

Opposition des climats : en Afrique du Nord (Tunis), les pluies ont lieu en saison froide (hiver boréal), alors qu'en Afrique du Sud (Germiston), elles ont lieu en saison chaude (été austral)

(d'après GRIFFITHS, 1972).

ficie actuelle est d'environ 65 000 km², occupe un affaissement au centre de cette bande, entre les deux branches de la vallée du Rift. À l'activité volcanique associée à ces différentes failles correspond la création de centaines de lacs de cratère, en particulier le long du Rift occidental.

Le continent africain se trouve donc schématiquement divisé en deux grandes régions :

► à l'est, l'Afrique des hautes terres, d'une altitude généralement supérieure à 1 000 m, avec les vallées du Rift et les grands lacs ;

TABLEAU I

Caractéristiques physico-chimiques de quelques lacs et rivières d'Afrique.

Na, K, Ca, Mg, HCO₃, Cl, SO₄ exprimés en mg/l ; conductivité exprimée en µS/cm ;

P. moy. : profondeur moyenne.

* HCO₃ + CO₃ ; ** méq/l.

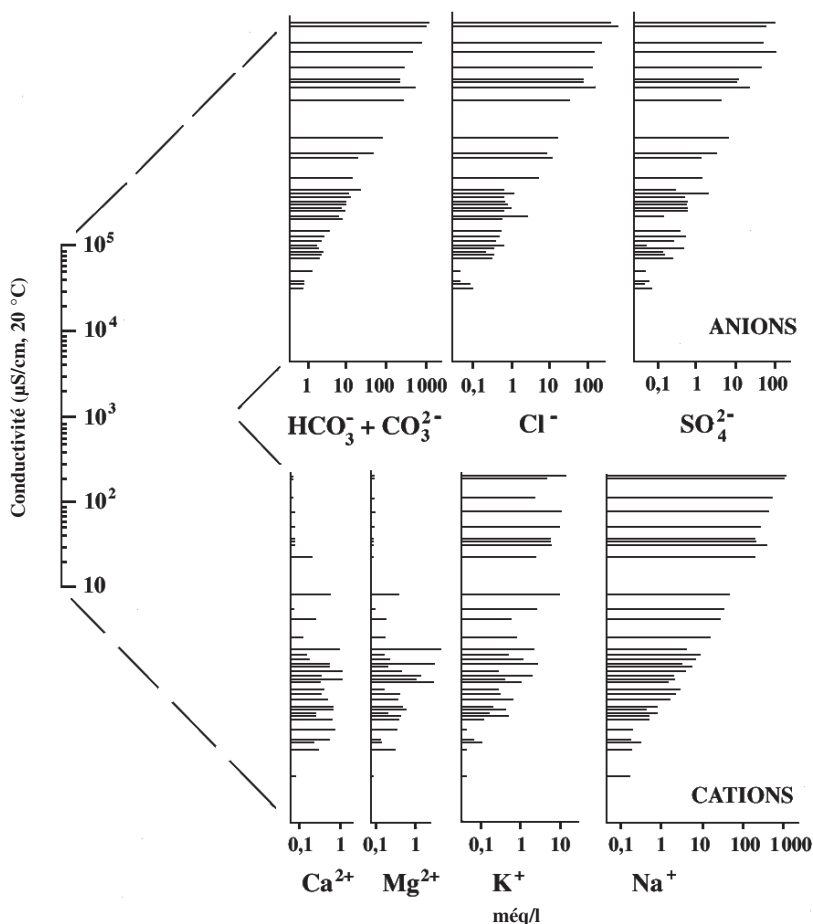
B et S, 1987 : BURGIS et SYMOENS, 1987 ; H et H, 1992 : HUGHES et HUGHES, 1992 ;

VB et B, 1990 : VAN DEN BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; W, 1972 : WELCOMME, 1972 a.

	Na	K	Ca	Mg	HCO ₃	Cl	SO ₄	Cond.	Sources
Lac Bangwéolo	1,7	0,5	1,8	0,1	9,8	0,8	2,3	14	W, 1972 a
P. moy. : 4,14 m	5,1	2,2	3,1	2	17,1	2		52	VB et B, 1990
Lac Baringo	95	13	11,5	2	341,6*		19	416	VB et B, 1990
P. moy. : 5,6 m	126	15	22	3,15	347,7*		40		
Lac Chilwa	19	10,5	10,8	6,3		18		80	VB et B, 1990
P. moy. : 2 m	70	23,1	13,4	8		515		2 500	
Lac Édouard	110	9	12,4	47,3	600*	36	31	900	VB et B, 1990
P. moy. : 34 m								925	
Lac Ihema	3,9	1	2,46	3,9	42,7*	7,8		103	VB et B, 1990
P. moy. : 4,8 m	5,9	1,9	6,92	5,4		8		110	
Lac Kivu	129	8	5	8	915*	31	15	1 240	VB et B, 1990
P. moy. : 40 m	130	100	21,2	100	1 000,4*	35	30	1 294	H et H, 1992
Lac Magadi	38 000	537	< 10	< 30	7 98*	22 600	900	160 000	VB et B, 1990
P. moy. : < 1 m									
Lac Malawi	21	6,4	15,1	4,7	144	4,3	5	220	VB et B, 1990
P. moy. : 426 m			20,2	6,9			5,5		
Lac Albert	91	65	9,8	31,5	445,3*	31	25	675	B et S 1987
P. moy. : 25 m	97	66		32,1	475,8		32	730	
Lac Moéro	4,06	1,25	7,1	4,3	46,2	3,5	2	49	VB et B, 1990
P. moy. : 310 m	5,6	2,05	13,1	6	488	19,1	3,1	125	B et S 198
Lac Naivasha	41	21,6	15,2	6,9	190,9*	14,4	2	318	VB et B, 1990
P. moy. : 11 m	45	22,6	21,9	7,7	209,2	16		400	
Lac Nakuru	3 300	237		0,9		1 020	62	9 500	VB et B, 1990
P. moy. : 2 m								165 000	
Lac Natron		3 000			158 600*	65 000	3 100		VB et B, 1990
P. moy. : < 1 m									
Lac Rukwa	149,4	19,4	1	1	7,09*	25,8	2,9	354	VB et B, 1990
P. moy. : < 5 m	1 140	8	12,2	4,6	53,5*	38	130	5 120	
Lac Tanganyika	57	35	9,3	43,3	409,3*	26,5	5	520	VB et B, 1990
P. moy. : 700 m								610	
Lac Turkana	770	21	5	3	1 323,7*	429	56	2 80	VB et B, 1990
P. moy. : 29,7 m	80	23	5,7	4	1 494,5*	475	64	3 300	
Lac Victoria	10,4	3,7	5	2,3	54,9*	3,9	0,8	91	VB et B, 1990
P. moy. : 40 m	13,5	4,2	7	3,5	67,1*			98	
Bandama	3,2	2,3	4,6	2	36	0	1,7	90	VB et B, 1990
	6	4	5,5	2,5	45,7	0,8	10,1	200	
Corubal	96,8	3,2	21,4	5	24,4	193,7	56,2		VB et B, 1990
Niger									
(delta central)	2,99	1,96	4,01			1,07		31	VB et B, 1990
Sénégal	2,5	2,4	10	1		3	11	72	VB et B, 1990
Volta Noire	3,9	0,25		11,8		17,5		41	VB et B, 1990
								124	
Congo	1,7	1,1	2,4	1,25	11,2	2,8	2,95		VB et B, 1990
Zambèze	1,7	0,8	4,93	1,47				50	VB et B, 1990
	3,26			3,8				96	

FIGURE 5

Concentrations
en anions et cations
majeurs,
et en fonction
de la conductivité,
pour une série
de lacs d'Afrique
de l'Est et d'Afrique
centrale
(d'après TALLING
et TALLING, 1965).



► à l'ouest, l'Afrique des grands bassins sédimentaires, dont l'altitude moyenne est inférieure à 500 m, ceinturés de plateaux érodés qui les isolent les uns des autres ainsi que de la mer (fig. 6).

C'est dans ce contexte géomorphologique que se sont progressivement développés les milieux aquatiques actuels et leurs biocénoses.

Les principaux types de milieux aquatiques

Les eaux courantes

En dépit de vastes zones actuellement désertiques, le réseau hydrographique africain est particulièrement bien développé (fig. 7, tabl. II). Certaines zones arides sont néanmoins traversées par des cours d'eau qui prennent naissance dans des massifs plus arrosés. C'est ainsi qu'une partie du cours du fleuve Sénégal, du Niger, et surtout du Nil, peut paraître en contradiction avec la sécheresse des paysages qui les entourent.

On peut distinguer les grands bassins fluviaux (Congo, Nil, Niger, Volta, Sénégal, Chari, Zambèze), dont le régime résulte d'une diversité climatique sur le bassin et qui abritent eux-mêmes une variété de paysages ou de biotopes, et un grand nombre de plus petits fleuves côtiers, hydrologiquement isolés les uns des autres mais situés dans des zones climatiques homogènes. Ces petits fleuves ont un régime plus directement en phase avec le climat local et sont donc susceptibles de variations plus brutales.

Dans la plupart des cours d'eau, de la source à l'estuaire, on observe un changement progressif de l'altitude, de la pente, de la vitesse du courant et de la section (largeur et profondeur) de la rivière. Ces conditions de milieu déterminent des biotopes successifs, depuis le petit torrent sur substrat rocheux jusqu'au large fleuve aux méandres envasés, auxquels correspondent des peuplements également bien différenciés.

La plupart des principaux bassins fluviaux ont fait l'objet d'études monographiques : le Nil (RZÓSKA, 1976) et le canal de Jonglei (HOWELL *et al.*, 1988), le Niger (GROVE, 1985), le Bandama (LÉVÊQUE *et al.*, 1983), la Volta (PETR, 1986) et le Zambèze (DAVIES, 1986).

Les plaines d'inondation et les marécages

L'influence la plus remarquable de la saisonnalité des pluies et du régime des cours d'eau concerne les plaines d'inondation, les bras morts et les mares temporaires. Ce sont, comme les lacs peu profonds, des systèmes aquatiques qui se rencontrent surtout dans des paysages de plaine ou de faible relief.

On regroupe sous l'appellation de mares temporaires des bas-fonds qui ne sont pas toujours reliés à un réseau hydrographique. Leur mise en eau se fait par ruissellement local et par les pluies qui tombent directement sur leur surface (le terme anglais de *rainpool* est plus explicite). En zone de savane, elles

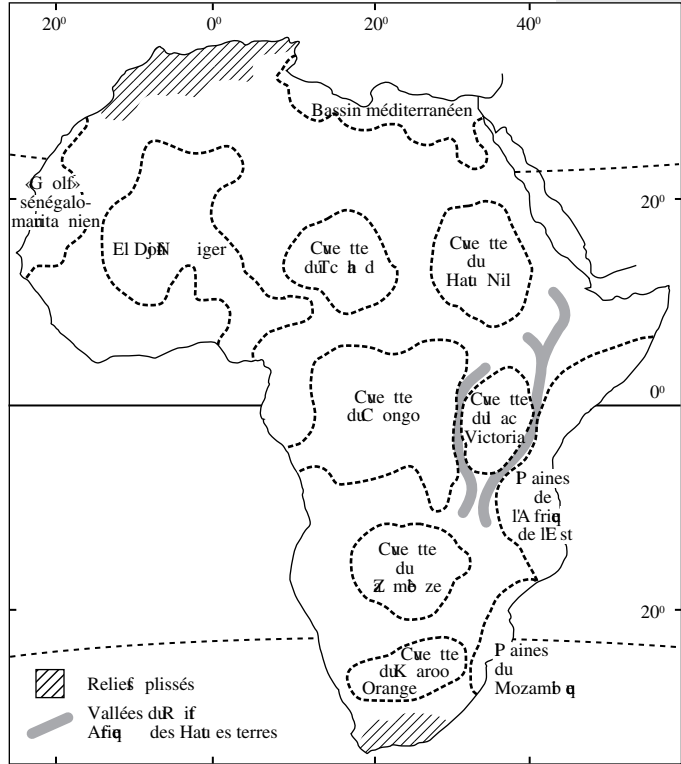


FIGURE 6

Topographie générale de l'Afrique montrant les principaux bassins hydrographiques, les zones d'altitude supérieure à 1 000 m et la division approximative entre l'Afrique « basse » et l'Afrique « haute » (redessiné d'après BEADLE, 1981).

FIGURE 7

Distribution
des systèmes
fluviaux
en Afrique.



sont totalement asséchées une partie de l'année, mais remises en eau chaque année. En zone désertique, leur inondation est plus aléatoire. Leur principale caractéristique concerne les peuplements aquatiques végétaux et animaux qu'elles abritent : ce sont soit des organismes adaptés à une période de repos métabolique prononcé (estivation) à un stade de leur vie, soit des organismes migrants, actifs ou passifs (transportés par d'autres animaux). En ce qui concerne les poissons, le genre *Protopterus* offre deux modes complémentaires d'adaptation à ces milieux dont la surface totale en zone de savane est trop souvent sous-estimée. Ces milieux abritent également des Cyprinodontiformes comme les *Nothobranchius* qui accomplissent leur cycle biologique en quelques mois.

Les plaines alluviales d'inondation comprennent souvent des dépressions, y compris des bras morts, qui sont des plans d'eau permanents dont le régime saisonnier est lié à celui du fleuve et qui forment une zone de transition active, chimique et biologique, entre milieu terrestre et milieu aquatique. Diverses classifications de ces milieux d'interface ont été proposées, en fonction de l'importance et de la chronologie de leur liaison avec le fleuve, certaines n'étant mises en eau que tardivement et par l'intermédiaire de mares ou dépressions

TABLEAU II

Caractéristiques physiques des principaux fleuves africains.

Rivières	Longueur (km)	Surface bassin versant (km ²)	Débit moyen annuel (m ³ .s ⁻¹)
Congo	4 700	3 457 000	40 48
Nil	6 695	3 349 000	2 640
Zambèze	2 574	1 300 000	7 070
Niger	4 200	1 125 000	6 100
Orange	2 300	650 000	
Chari	950	600 000	1 100
Sénégal	1 640	441 000	68
Volta	1 270	398 371	1 260
Ogôoué	920	205 000	4 758
Rufiji	300	177 000	1 133
Ruvuma	640	165 760	
Sanaga	80	135 000	2 060
Malagarasi	470	131 572	
Cuanza	960	121 470	58
Okavango	2 560	115 000	254
Bandama	1 050	97 000	392
Ruaha (Great)	750	8 000	103
Comoé	1 160	78 000	206
Gambie	1 120	77 000	170
Cross	48	75 000	569
Sassandra	80	75 000	513
Logone	550	73 700	1 500
Kouilou	605	60 000	700
Ouémé	700	50 000	220
Tana	80	42 217	151
Ntem	460	31 000	348
Cavally	700	28 80	38
Nyong	690	27 80	443
Corubal	600	23 200	
Pra	445	22 710	238
Mono	360	22 000	104
Moa	425	17 900	
Tano	625	16 000	129
Sewa	38	14 200	
Kaba	28	12 900	
Rokel	28	10 600	
Bia	300	9 500	8
Oshun	267	9 014	
Geba	255	8 000	
Awash	85	7 700	40
Ŋng	249	7 500	
Bengo	300	7 370	47

plus directement alimentées par le fleuve (JUNK, 1982). Dans les plaines d'inondation, la proportion des surfaces en eau permanentes par rapport à la surface inondable totale est aussi une variable d'importance écologique. D'un côté, le Sudd (bassin du Nil) et l'Okavango (Botswana) présentent un rapport permanent/saisonnier de 1 : 1,7. Ce sont essentiellement de vastes marécages, de surface variable au cours de l'année, mais qui dépendent peu des populations fluviales pour le renouvellement de leur peuplement en poissons. Un rapport de 1 : 6 a été proposé pour les plaines d'inondation du Niger (delta central, au

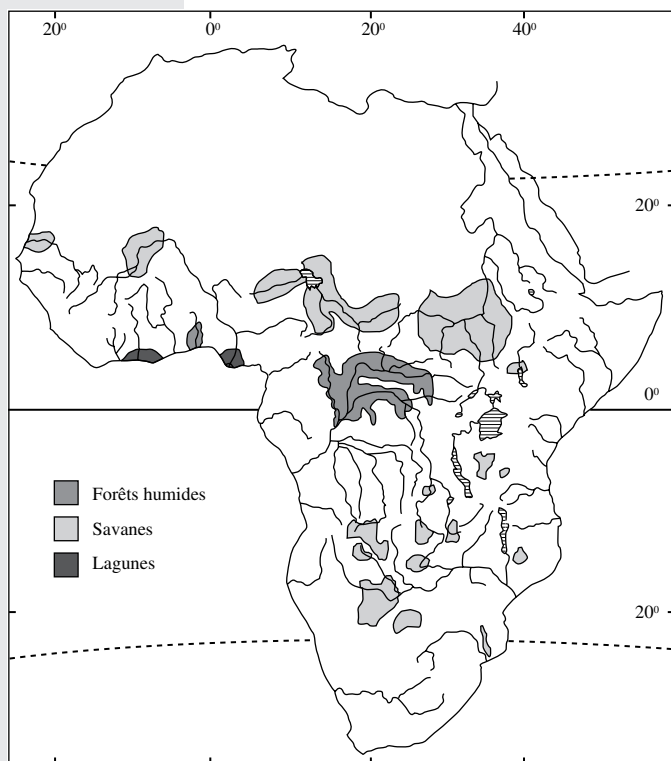


FIGURE 8

Situation des principales zones humides africaines (modifié d'après WHITE, 1983 et DENNY, 1993).

(Mali) ou du Sénégal avant la construction des barrages. Des valeurs bien supérieures de ce rapport (de 1 : 20 à 1 : 100) s'appliquent aux plaines d'inondation du Chari et du Logone (Tchad et Cameroun) et en particulier au Grand Yaéré au Nord-Cameroun (fig. 8). Dans ce cas, ce sont les juvéniles issus de la reproduction des poissons du fleuve, en début de crue, qui constituent la majeure partie du peuplement de la zone inondée. Dans les régions éloignées de l'équateur, la mise en eau d'une plaine d'inondation commence généralement avec l'apport direct des pluies, le débordement des fleuves n'intervenant que plus tard. Ces milieux sont essentiellement colonisés par les formations herbacées. Mais, en région équatoriale, la pluie excède presque constamment l'évaporation et le niveau des fleuves est peu variable. Les plaines alluviales sont alors couvertes en permanence d'une forêt inondée. En milieu continental, c'est le cas de la grande forêt de la cuvette centrale du Congo (environ 200 000 km²). En milieu alluvial côtier, un gradient eau douce-eau salée en zone intertidale donne lieu à l'établissement de mangroves, comme sur la côte du golfe de Guinée. Dans les deux cas, les feuilles tombées des arbres constituent la principale source de matière organique pour le réseau trophique aquatique.

Les marécages permanents (Sudd, Okavango, annexes peu profondes des lacs de l'Afrique centrale ou bordures des lacs Tchad, Chilwa, Bangweulu ou Kyoga) sont couverts d'un peuplement dense à *Cyperus papyrus*, *Phragmites* spp., *Vossia cuspidata*, *Typha* et parfois *Echinochloa pyramidalis* qui modifient sensiblement l'oxygénation et la composition chimique de l'eau par les nutriments qu'ils assimilent (DENNY, 1985). Certaines plantes, comme la légumineuse *Aeschynomene elaphroxylon* qui peut atteindre 8 à 10 m de hauteur, sont indicatrices d'une période d'assèchement puisque leurs graines ne germent que dans un sédiment exondé. Si la durée de vie d'une plante n'est que de l'ordre de quatre à six ans, une forêt peut subsister une vingtaine d'années par repousses latérales (HOWARD-WILLIAMS, 1975, 1979). La salure de l'eau ou du sédiment peut également sélectionner les espèces : *C. papyrus* est limité aux eaux douces (400 µS/cm était la limite supérieure sur le lac Tchad), *Phragmites*, *Typha* et *Cyperus laevigatus* tolé-

rant des salinités importantes (jusqu'à 20 $\mu\text{S}/\text{cm}$ dans les mares du Kanem) (ILTIS et LEMOALLE, 1983).

Dans les plaines d'inondation à graminées, qui sont une extension du fleuve, il existe le plus souvent un courant qui favorise l'oxygénation de l'eau. De plus, la densité des herbes est assez faible pour permettre la pénétration de la lumière dans la masse d'eau : les tiges servent de support à une production de végétation épiphytique (avec production nette d'oxygène) et à un peuplement d'épibiontes dont se nourrissent certains poissons, dont une majorité de juvéniles. Enfin, la biomasse des herbes ne se décompose qu'après la décrue, ce qui est un facteur favorable pour l'oxygénation du milieu aquatique, tout en favorisant ultérieurement la fertilité locale du sol.

Dans un marécage couvert d'une végétation dense, permanente, une grande partie de la production primaire se fait dans les parties aériennes mais l'essentiel de la décomposition a lieu dans l'eau. Peu de lumière pénètre dans cette dernière et les échanges d'oxygène à l'interface eau-atmosphère sont limités. Il en résulte un bilan négatif d'oxygène dans l'eau. Dans ce cas, les poissons doivent venir chercher l'oxygène dissous près de la surface, ou dans les zones les moins profondes. Certains peuvent cependant disposer d'un organe de respiration accessoire qui leur permet d'utiliser directement l'oxygène de l'air.

Alors que, dans la plaine inondée à graminées, le premier maillon de la chaîne trophique est constitué de micro-épiphytes autochtones, la base de la nourriture dans le marécage provient des débris plus ou moins décomposés des parties aériennes de la végétation, avec la faune bactérienne associée (chaîne détritique). Le premier milieu, temporaire, ne concerne le plus souvent qu'une écophase de diverses espèces fluviatiles ou lacustres, le second peut abriter des espèces adaptées sur tout leur cycle vital, avec une prédominance de juvéniles dans les zones de bordure.

Le rôle des eaux souterraines

L'hydrosystème fluvial inclut une composante souterraine essentielle, la nappe phréatique, qui constitue un réservoir aquifère primordial. Entre la rivière et les nappes souterraines se produisent en permanence des échanges d'eau et on estime que, pour une rivière qui coule sur des roches perméables, l'eau de surface est accompagnée d'un volume au moins aussi important qui s'écoule dans ses alluvions. En période de crue, la nappe phréatique est alimentée par le réseau superficiel et emmagasine l'eau. Inversement, lors de l'étiage, les eaux souterraines sont libérées dans le réseau superficiel et assurent, en partie, le maintien en eau des hydrosystèmes. D'une manière générale, le réseau phréatique présente une plus grande pérennité, voire une meilleure stabilité, que le domaine superficiel, car les temps de transfert sont nettement plus longs et les événements hydrologiques de surface s'y traduisent généralement de façon atténuée.

Dans le contexte pluviométrique déficitaire de l'Afrique intertropicale, l'hydraulicité des fleuves sahélo-soudaniens a beaucoup diminué ces trente dernières années. L'incidence du cumul des faibles précipitations s'est traduite avec un retard de plusieurs années et, aujourd'hui, l'hydraulicité des fleuves de la zone continue de

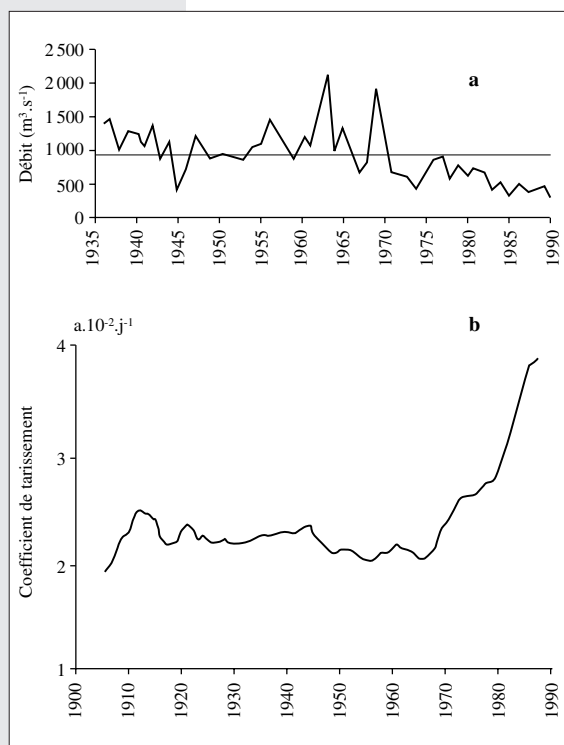


FIGURE 9

a : Variations des débits mensuels d'étiage (Oubangui).

b : Évolution du coefficient de tarissement (Afrique sahélo-soudanienne)

(d'après OLIVRY *et al.*, 1993).

$a \cdot 10^{-2} \cdot j^{-1}$:

a : pente de la loi exponentielle, j : jour.

baissé dans des proportions importantes. Alors que le déficit des apports n'atteignait que 7 % pour la décennie soixante-dix, il a atteint 16 % pour la décennie quatre-vingt, tandis que la pluviosité réaugmentait (OLIVRY *et al.*, 1993). Ce déficit s'accompagne en plus d'étiages exceptionnels répétés et de tarissements accélérés (fig. 9). Avec un temps de latence de l'ordre de la décennie, l'amenuisement des réserves souterraines entraîne, en surface, un appauvrissement durable des ressources hydriques, indépendamment, pour un temps, d'éventuelles améliorations climatiques.

Les lacs peu profonds

Par opposition aux marécages, les lacs peu profonds sont des milieux dont l'essentiel de la surface n'est pas colonisé par la végétation. Mais, associés à un faible relief, ils sont souvent bordés d'une ceinture constituée des mêmes espèces. En Afrique, les lacs peu profonds sont nombreux et de taille très différente, depuis ceux qui ont la dimension d'une

mare jusqu'au lac Tchad qui occupait dans les années 1960 près de 18 000 km² (tabl. III). Certains comme les lacs Tchad et Chilwa, sont des lacs endoréiques, c'est-à-dire sans exutoire de surface, toute l'eau apportée par les pluies et les affluents étant compensée par l'évaporation et l'infiltration.

Ce sont des lacs polymictiques, c'est-à-dire que la colonne d'eau est homogène presque tous les matins après le refroidissement nocturne. Suivant la saison et le régime des vents, ils sont susceptibles de se stratifier au cours de la journée. Cette fréquence élevée du cycle thermique assure en général une bonne oxygénation de toute la colonne d'eau ainsi qu'une régénération continue des nutriments, et donc un peuplement phytoplanctonique souvent abondant : beaucoup de ces lacs sont eutrophes (plus de 25 mg/m³ de chlorophylle en moyenne) et sensibles aux accidents climatiques. Que la stratification dure plusieurs jours par manque de vent et de refroidissement nocturne, et l'anoxie se répand dans la masse d'eau, avec des mortalités massives de poissons. À l'inverse, de fortes tempêtes peuvent remettre en suspension des quantités inhabituelles de sédiment organique et provoquer une anoxie équivalente.

Beaucoup de lacs africains de grande taille ont fait l'objet d'études monographiques : lac Tchad (CARMOUZE *et al.*, 1983), lac Turkana au Kenya (HOPSON, 1982), lac Bangweulu en Zambie (TOEWS, 1975). Des lacs plus petits ont été également bien étudiés : lac George en Ouganda (BURGIS *et al.*, 1973 ; GANF et VINER, 1973 ; TALLING, 1992), lac Chilwa au Malawi (KALK *et al.*, 1979), lac

TABLEAU III

Principaux lacs
peu profonds
de l'Afrique
intertropicale
(source : VAN DEN
BOSSCHE et
BERNACSEK, 1990).

Lacs	Pays	Superficie (km ²)	Profondeur moyenne (m)
Chilwa	Malawi, Mozambique	750-1 000	2
Guïers	Sénégal	170300	2,5
Naivasha	Kenya	115-150	11
Bam	Burkina Faso	12-20	0,8
Tchad « normal »	Cameroun, Niger, Nigeria, Tchad	18 000	3,9
Moëro	RDC, Zambie	4 650	3-10
Tana	Éthiopie	3 500	8
Rukwa	Tanzanie	2 300	< 6
Maji Ndombe	RDC	2 300	5
Jōga	Ouganda	1 82	2,3
Bangwéolo	Zambie	1 721	4,1
Natron	Kenya	900	0,5
Tumba	RDC	765	2,4
Upemba	RDC	530	1,7
Malombe	Malawi	390	4
George	Ouganda	250	2,4
Ngami	Botswana	200	1
Chiuta	Malawi, Mozambique	200	5
Baringo	Kenya	130	5,6
Awasa	Éthiopie	130	10,7
Magadi	Kenya	108	0,6
Ihéma	Ruanda	86	4,8
Nakuru	Kenya	52	0,5-4,5
Léré	Tchad	40,5	4,5
Nabugabo	Ouganda	30	< 5
Dilolo	Angola	18,9	

de Guïers au Sénégal (COGELS, 1984), lac Naivasha (LITTERICK *et al.*, 1979) et lac Nakuru au Kenya (VARESCI, 1978, 1979). On trouvera de plus amples informations sur ces milieux dans SERRUYA et POLLINGER (1983) et BURGIS et SYMOENS (1987).

Les lacs profonds

Les grands lacs de l'Afrique de l'Est sont caractérisés par des dimensions hors du commun en termes de volume (Tanganyika, 18 900 km³), de surface (Victoria, 68 800 km² ; Tanganyika, 32 900 km² ; Malawi, 30 800 km²) ou de profondeur (Tanganyika, 1 435 m maximum ; Malawi, 758 m maximum) (tabl. IV). Les lacs de la vallée du Rift sont des lacs dans lesquels les processus pélagiques dominant, du fait de la faible importance relative de la zone littorale et de leur grande profondeur, liées au fort relief local. Une synthèse de leurs caractéristiques peut être consultée dans JOHNSON et ODADA (1996).

Les lacs profonds, grands ou modestes, sont généralement caractérisés par une stratification au moins saisonnière et parfois permanente. Les eaux de la couche supérieure sont plus chaudes et moins denses que celles de la couche profonde. Le lac est ainsi constitué de deux couches superposées qui se mélangent peu ou pas du tout. Schématiquement, la couche supérieure est bien éclairée et bien oxygénée. À l'inverse, la zone profonde, généralement le siège de processus de décomposition, est dépourvue d'oxygène. Ce caractère peut se retrouver dans des lacs de faible surface mais abrités du vent, comme les lacs de cratère ou de petits plans d'eau forestiers, tel le lac

DU LAC AU MARÉCAGE :
LE CAS DU LAC TCHAD

Au cours de la période 1950-1970, la surface en eau du lac Tchad était d'environ 20 000 km² pour un volume de 50 km³, soit une profondeur moyenne de 2,5 m. Du fait de la turbidité et de l'agitation de l'eau par le vent, l'extension des bordures de macrophytes le long des rivages était limitée. L'aspect lacustre dominait, avec de vastes surfaces d'eau libres, et les peuplements de poissons rendaient bien compte de cette situation (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). Comme résultante du changement climatique qui s'est manifesté au début des années 1970, une grande partie du lac s'est asséchée entre 1973 et 1975 (LEMOALLE, 1991), permettant la germination

de graines et le développement de nombreuses plantes (dont *Cyperus papyrus*, *Aeschynomene elaphroxylon*) qui se sont maintenues lors de la remise en eau partielle du lac qui a suivi. Dans la cuvette sud du lac, pour un même niveau de l'eau de 280,5 m au-dessus du niveau de la mer, la surface en eau libre était d'environ 6 000 km² avant 1972 et elle n'est plus que de 1 700 km² depuis. Un vaste marécage s'est installé sur les trois quarts de la cuvette, obligeant les pêcheurs à modifier leurs techniques de pêche du fait d'un environnement nouveau, mais aussi en raison de la modification des communautés de poissons (NEILAND et VERINUMBE, 1991).

Opi au Nigeria (HARE et CARTER, 1984).

Plusieurs centaines de lacs profonds de cratère sont connus dans les régions volcaniques d'Afrique, notamment au Cameroun et en Afrique orientale. Citons par exemple le lac Bunyoni (Ouganda), les lacs Nyos (avec une profondeur maximale de 208 m pour une surface de 1,58 km²) ou Tizong (48 m pour 0,08 km²) au Cameroun (KLING, 1988). Ce sont en général des lacs de petite taille, dont la faune indigène est assez pauvre. Certains, comme le Barombi Mbo au Cameroun, hébergent cependant plusieurs espèces de poissons endémiques (TREWAVAS *et al.*, 1972). Le lac Kivu a été

formé par une éruption volcanique qui a bloqué le cours d'une rivière ; il est stratifié en permanence, avec une zone profonde anoxique saturée en méthane.

Dans un lac stratifié, les poissons vivent essentiellement dans la couche superficielle. S'ils peuvent éventuellement faire de courtes incursions dans la couche profonde, les fonds correspondants ne leur sont accessibles ni pour se nourrir, ni pour y déposer leurs œufs. D'où l'importance de la zone de rivage pour les espèces qui ne sont pas strictement pélagiques.

Dans la plupart des autres lacs profonds d'Afrique, l'accumulation de substances dans les eaux profondes est moins rapide, et concerne plus rarement des gaz susceptibles d'accélérer un début de déstratification (une exception notable étant le lac Kivu avec le méthane). Des variations climatiques, refroidi-

TABEAU IV
Principaux grands lacs profonds de l'Afrique intertropicale
(source : VAN DEN BOSSCHE et BERNACSEK, 1990).

Lacs	Pays	Superficie (km ²)	Profondeur moyenne (m)	Profondeur maximale (m)
Victoria	Kenya, Tanzanie, Ouganda	68 800	40	84
Tanganyika	Burundi, Tanzanie, RDC, Zambie	32 900	700	1 435
Malawi	Malawi, Mozambique, Tanzanie	30 800	426	758
Turkana	Éthiopie, Kenya	7 570	29,7	73
Albert	Oga nda, RDC	5 270	25	58
Kivu	Ru nda, RDC	2 370	240	49
Édouard	Oga nda, RDC	2 300	34	117

LE LAC VICTORIA : UN EXEMPLE D'ÉVOLUTION ACCÉLÉRÉE

Des mesures effectuées au centre du lac Victoria en 1990-1991 ont été comparées avec les résultats obtenus en 1960-1961 (HECKY *et al.*, 1994). La zone profonde, peu oxygénée, du lac est maintenant sensiblement plus importante : elle apparaît dès la profondeur de 40 m contre plus de 50 m en 1960. En outre, le déficit en oxygène y est plus prononcé. C'est là un signe manifeste d'eutrophisation qui a plusieurs causes. Un léger réchauffement climatique dans la région depuis 1960 peut y avoir contribué (DIAZ et GRAHAM, 1996). Mais surtout, les activités humaines sur le bassin versant contribuent à augmenter les apports au lac en substances nutritives, ce qui favorise

une modification du phytoplancton et donc de la répartition de l'oxygène. Dans le même temps, on a constaté la raréfaction des petits cichlidés endémiques, pélagiques ou démersaux, qui résulte en partie des introductions de nouvelles espèces de poissons comme le *Lates*, mais aussi de la nouvelle distribution de l'oxygène qui a considérablement réduit l'extension de leur biotope. Au total, le réseau trophique du lac a subi en trente ans une profonde modification. Il est probable que celle-ci est en cours d'accélération, et que les modifications de l'environnement aquatique se traduiront par de nouveaux changements des peuplements de poissons (voir p. 295).

dissement ou vent, peuvent parfois causer un début de mélange dans la zone de transition entre eaux superficielles et eaux profondes. Ces mélanges permettent l'enrichissement des eaux de surface en éléments nutritifs. Ils sont évidemment moins fréquents que ceux que l'on observe dans les lacs peu profonds, polymictiques, où cet enrichissement est quotidien.

NYOS, UN EXEMPLE EXTRÊME

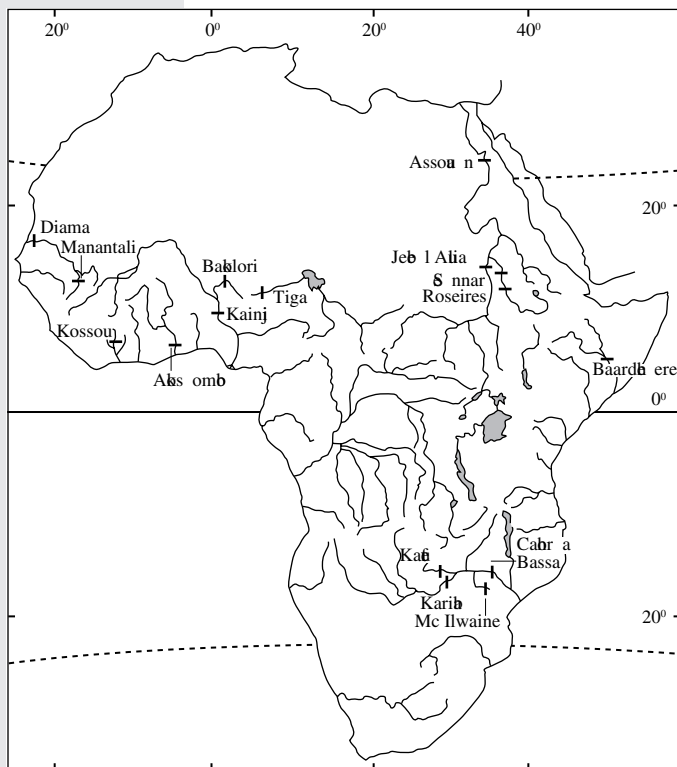
Le 21 août 1986, 1 700 habitants d'un village proche du lac Nyos, au Cameroun, étaient asphyxiés pendant leur sommeil par un nuage de gaz carbonique émis par le lac. Dans ce lac, comme dans quelques autres lacs de cratère de la région, le CO₂ s'accumule dans les eaux profondes. Il provient en partie de la décomposition de la matière organique produite et sédimentée dans le lac, mais surtout de sources d'eau profonde et saturée en CO₂ résultant de l'activité tellurique. La pression qui règne dans la zone profonde du lac (jusqu'à 208 m) permet à de grandes quantités de gaz de s'accumuler. Les eaux profondes contiennent 10 à 20 fois plus de CO₂ qu'elles ne pourraient en contenir si elles étaient en surface. Protégé du vent par les parois du cratère, et soumis à un climat peu variable, le lac Nyos est stratifié en quasi-permanence, comme beaucoup de grands lacs

profonds africains. Les facteurs qui ont provoqué un début de circulation (déstratification) du lac en août 1986 ne sont pas déterminés avec certitude. Certains mettent en avant un refroidissement atmosphérique plus prononcé et plus rapide qu'à l'ordinaire (KLING, 1987 ; KLING *et al.*, 1989) ; d'autres estiment qu'une secousse tellurique est à l'origine de la déstabilisation (POURCHET *et al.*, 1988). Le mécanisme engendré et ses effets sont sans ambiguïté : une première masse d'eau profonde a été déplacée vers le haut, le CO₂ dissous s'est alors trouvé en sursaturation par rapport à une pression (profondeur) moins forte et s'est dégagé sous forme de bulles. Le courant vertical ainsi amorcé a amplifié la circulation verticale initiale, comme si on avait décapsulé une gigantesque bouteille de soda.

Les lacs de barrage

FIGURE 10

Situation des principaux lacs de barrage en Afrique.



Au cours des dernières décennies, de nombreux barrages ont été construits sur les fleuves africains, le plus souvent à des fins hydroélectriques, parfois aussi pour l'irrigation ou pour la consommation urbaine.

Les plus importants et les plus connus sont le lac Nasser sur le Nil (barrage d'Assouan), le lac Volta sur la Volta, le lac Kariba et le lac Cahora Bassa sur le Zambèze (BALON et COCHE, 1974), le lac Kainji sur le Niger, le lac de Kossou sur le Bandama (fig. 10, tabl. V).

Ces réservoirs ont créé de nouveaux milieux aquatiques favorables au développement d'espèces adaptées aux eaux dormantes, autochtones ou introduites, mais également perturbé le cycle des espèces les plus dépendantes du régime saisonnier du fleuve¹.

La mise en eau des grands barrages se fait généralement sans éliminer au préalable la végétation en place. La décomposition de cette matière organique consomme de l'oxygène mais libère des nutriments. Il en résulte une phase de forte production phytoplanctonique, favorable aux phytophages, qui dure quelques années avant une stabilisation à des niveaux de production plus bas. La

consommation de l'oxygène est plus durable et peut faire sentir ses effets sur plus de vingt ans (lac Volta et lac Mc Ilwaine, par exemple).

En ce qui concerne les poissons, deux variables de l'environnement sont à prendre en compte pour un lac de barrage : le temps de séjour de l'eau et les fluctuations du niveau de l'eau (marnage) au cours de l'année. De forts et rapides changements de niveau empêchent, en effet, tout développement d'une communauté littorale, généralement nécessaire au développement des juvéniles (c'est le cas du lac Nasser) ; la stratification du lac et l'anoxie correspondante des zones profondes sont étroitement dépendantes de la circulation horizontale des masses d'eau, qui peut être évaluée par le temps de séjour.

En aval des barrages, le régime du cours d'eau est souvent modifié, avec des crues moins prononcées et parfois à contre-saison, d'où une moindre extension des plaines d'inondation et un changement des conditions de milieu pour la reproduction.

NOTE 1

Il n'est fait mention ici que de l'impact sur les communautés piscicoles. Mais il est évident que de très nombreuses autres perturbations résultent de la création de telles retenues.

Nom	Bassin	Pays	Fermeture	Superficie (km ²)	Profondeur max. (m)
Volta	Volta	Ghana	1964	8 270	74
Nasser/Nubia	Nil	Égypte, Soudan	05/1964	6 850	110-130
Kariba	Zambèze	Zambie, Zimbabwe	1958	5 364	120
Kafue Gorge	Kafue	Zambie	1972	1 600-4 340	2*
Cahora Bassa	Zambèze	Mozambique	1975	2 665	156
Kossou	Bandama	Côte-d'Ivoire	02/1971	1 600	60
Gebel Aulia	Nil Blanc	Soudan	1937	600-1 500	12
Kainji	Niger	Nigeria	1968	1 270	60
Buyo	Sassandra	Côte-d'Ivoire	1980	900	32
Lagdo	Bénoué	Cameroun	1982	700	11*
Manantali	Sénégal	Mali	1987	500	20
Mwadingusha	Lufira	RDC	1938	446	14
Sélingué	Niger	Mali	07/1980	409	20
Roseires	Nil Bleu	Soudan	1966	290	68
Nzilo	Lualaba	RDC		280	8,3*
Koka	Awash	Éthiopie	1960	255	14
Ayamé	Bia	Côte-d'Ivoire	1959	197	20
Nyumba Ya Mugu	Ngani	Tanzanie	12/1965	18	41
Nangb to	Mono	Togo	198	18	8
Sennar	Nil Bleu	Soudan	1925	140-160	26
Mc Ilwaine	Hunyani	Zimbabwe	1952	26,3	27,4

TABLEAU V

Principaux réservoirs de l'Afrique intertropicale (source : VAN DEN BOSSCHE et BERNACSEK, 1990) (* Profondeur moyenne).

Dans les réservoirs créés en périphérie de zones urbaines ou fortement anthropisées, des apports trop élevés en azote et en phosphore induisent une prolifération de phytoplancton dans les couches superficielles, ce qui provoque après dégradation une anoxie des couches profondes. Lorsque ces retenues sont destinées à l'approvisionnement en eau potable des villes, cette eutrophisation a des conséquences sur le coût du traitement de l'eau avant sa distribution pour la filtration et l'élimination du goût produit par certaines algues, comme dans le lac Mc Ilwaine au Zimbabwe (THORNTON, 1982). L'introduction de poissons phytophages, en l'occurrence *Hypophthalmichthys molitrix*, a été employée pour lutter contre la prolifération du phytoplancton dans le lac Sidi Mohamed Ben Abdallah, qui fournit en eau le tiers de la population urbaine du Maroc (BOULOU, 1982).

Des centaines de petits barrages ont été également construits sur de nombreux cours d'eau temporaires africains, notamment dans les zones arides, afin de constituer des réserves d'eau pour l'élevage, l'agriculture et les besoins domestiques. La pêche est un moyen complémentaire de leur valorisation, ce qui explique les nombreuses expériences d'empoisonnement auxquelles ils donnent lieu (BAIJOT *et al.*, 1994).

Conclusion

Les caractéristiques qui définissent un système aquatique sont multiples et de plusieurs ordres. Il en résulte une grande diversité des milieux que l'on peut observer en Afrique comme ailleurs. À l'intérieur même de chaque système existe toute une variété de biotopes qui ne peuvent être définis de façon simple que si l'on privilégie une approche comparative.

Celle-ci peut porter sur la qualité de l'eau et sa relation avec le métabolisme des poissons. La salinité ou la température sont à ce titre des variables de milieu sélectives : pas d'*Oreochromis* en dessous de 10 °C, pas de Mormyridae dans des eaux de conductivité supérieure à 500 µS/cm. Peu d'espèces sont par ailleurs susceptibles de se maintenir dans une eau contenant moins de 2 mg/l d'oxygène, valeur fixée comme seuil de dépendance respiratoire pour les espèces à respiration strictement aquatique (BÉNECH et LEK, 1981).

On peut ensuite considérer les relations trophiques ; bien que la plupart des poissons soient très opportunistes, il est nécessaire pour la survie des individus que chaque écophase puisse trouver la nourriture qui lui est nécessaire au moment où elle en a besoin. Interviennent ici l'importance relative des productions allochtone ou autochtone, benthique ou pélagique, la position de l'espèce dans le réseau trophique, la compétition pour les ressources et les relations de prédation.

Enfin, on peut se poser la question d'un environnement dans lequel le cycle biologique puisse être réalisé. L'échelle est différente pour les espèces migratrices, mais, dans tous les cas, il faut que les œufs et les stades larvaires bénéficient de conditions de milieu convenables, tout en étant suffisamment à l'abri d'une prédation excessive. La diversité des milieux, et celle des biotopes dans un système donné, est une des conditions de la diversité des espèces.

Variabilité du climat et des régimes hydrologiques



Le rôle de l'hydrologie comme facteur structurant de l'écologie aquatique est maintenant reconnu (STATZNER et HIGHLER, 1986; JUNK *et al.*, 1989; LOWE-McCONNELL, 1987). On sait également qu'il est nécessaire de connaître l'histoire des milieux aquatiques pour interpréter correctement la composition actuelle des peuplements (LÉVÊQUE, 1997 a). Pour toutes ces raisons, les ichtyologistes accordent beaucoup d'attention aux conditions hydrologiques des milieux dans lesquels vivent les poissons. La variabilité hydrologique qui résulte de la répartition saisonnière des pluies ou la variabilité interannuelle des précipitations ont, en effet, des conséquences importantes sur la biologie des espèces et sur la dynamique des peuplements de poissons.

Les pluies sont inégalement réparties sur le continent africain (fig. 11a). Schématiquement, la pluviosité annuelle est plus importante au niveau de l'équateur, et diminue vers les tropiques, avec cependant des variations locales qui peuvent être liées au relief ou à d'autres facteurs morphologiques.

L'existence et l'étendue des milieux aquatiques dépendent étroitement des conditions climatiques et notamment des bilans entre les apports et les pertes en eau, que ce soit au cours d'un cycle saisonnier ou dans une perspective à long terme à l'échelle géologique. Il en résulte une distribution très contrastée des milieux aquatiques, avec de vastes zones (40 à 50 % du continent) dans lesquelles le réseau hydrographique permanent superficiel est extrêmement réduit ou absent (fig. 11b, voir aussi chapitre précédent).

Variations saisonnières du climat et du débit des fleuves

Les caractéristiques du climat sont sous la dépendance de la circulation de masses d'air dont le moteur est le bilan d'énergie du système terre-atmosphère. L'équateur est une zone d'ascendance des masses d'air qui se refroidissent en s'élevant et retombent au niveau d'anticyclones subtropicaux pour converger ensuite de nouveau vers l'équateur, formant ainsi les alizés. L'équateur météorologique, ou zone de convergence des alizés, ne coïncide pas tout à fait avec l'équateur géographique, et se situe vers 5°N durant l'hiver boréal et vers 10°N durant l'été boréal.

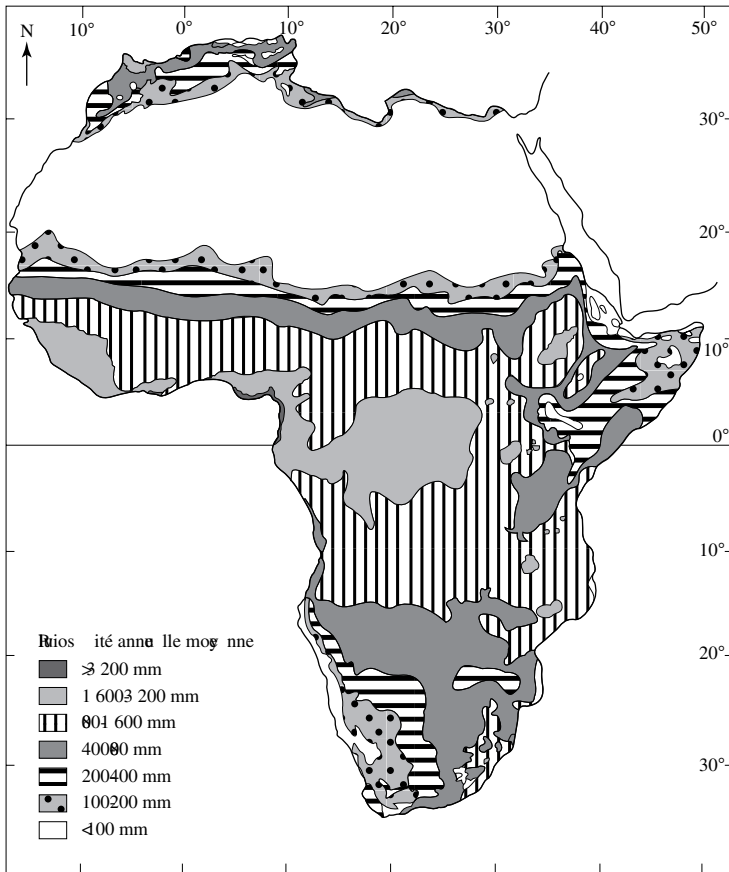


FIGURE 11a

Répartition de la moyenne annuelle des pluies (d'après BALEK, 1977).

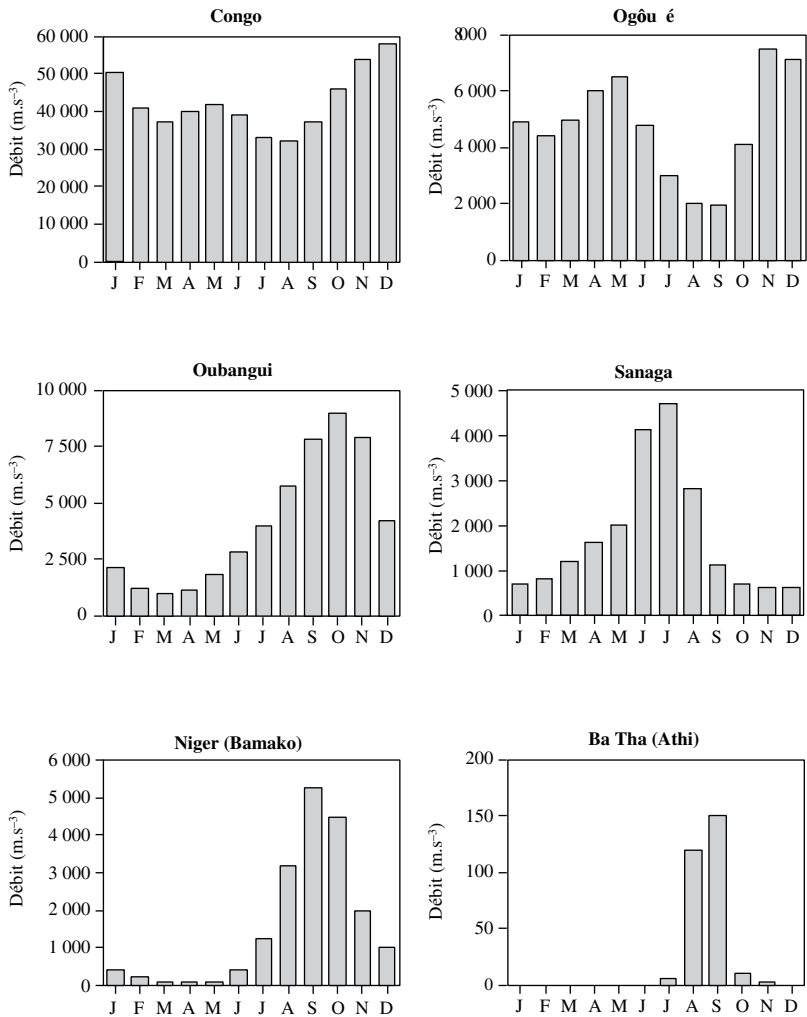


FIGURE 11b

Comparaison entre la distribution géographique actuelle des systèmes fluviaux et lacustres avec la distribution maximale théorique que ces systèmes ont pu avoir au cours de périodes plus humides en Afrique (d'après DÜRR, 2003).

FIGURE 12

Comparaison du régime hydrologique de quelques rivières africaines (débits en $m.s^{-3}$).
Type sahélien: Ba Tha à Athi (Tchad) (données Orstom).
Type tropical: Niger à Bamako (Mali) (données Orstom); Sénégal (moyenne 1903-1968, données Orstom).
Type tropical de transition: Sanaga à Édéa, Cameroun (d'après OLIVRY, 1986); Oubangui à Bangui, Centrafrique (données Orstom).
Type équatorial: Ogooué à Lambaréné, Gabon (données Orstom); Congo à Brazzaville (données Orstom).



Les pluies sont inégalement réparties au cours de l'année en fonction de la latitude. Au niveau de l'équateur, la pluie tombe toute l'année avec deux maximums, l'un en avril, l'autre en novembre. Au nord et au sud de l'équateur, le mode de distribution des pluies devient beaucoup plus saisonnier et on tend vers une saison des pluies unique. Au niveau des tropiques, la saison des pluies devient relativement courte, culminant en juillet-août dans l'hémisphère nord et en janvier-février dans l'hémisphère sud.

D'autre part, l'humidité relative de l'air diminue, alors que l'évaporation augmente considérablement lorsqu'on s'éloigne de l'équateur vers les tropiques. Le débit des rivières varie considérablement en fonction de la distribution saisonnière des pluies et deux grands types de régime hydrologique, reconnus, reflètent étroitement le régime des pluies :

- le régime équatorial, caractérisé par un débit soutenu toute l'année, avec deux périodes de crue (fig. 12) ;
- le régime tropical, avec une seule période de crue plus ou moins étalée sur l'année.

Au sein de ce dernier, on distingue :

- le régime tropical de transition (intermédiaire entre le régime tropical et le régime équatorial), avec une période de hautes eaux plus importante que la période d'étiage (cas de la Sanaga au Cameroun ; fig. 12) ;
- le régime de type tropical, avec une période d'étiage un peu plus importante que la période de crue (cas du Niger, par exemple ; fig. 12) ;
- le régime de type sahélien, dans lequel la période de crue est limitée à quelques mois dans l'année, alors que le débit est interrompu durant plusieurs mois (cas du Ba Tha à Athi, Tchad ; fig. 12). La situation extrême est celle de rivières en zone désertique qui ne coulent que de manière très occasionnelle, à la suite d'orages par exemple.

Si l'allure de la courbe des débits moyens des fleuves et des grandes rivières, qui cumulent les débits de plusieurs cours d'eau, est assez régulière au cours de l'année, les petites rivières au contraire sont caractérisées par des fluctuations importantes du niveau de l'eau au cours de la saison des pluies, fluctuations qui reflètent d'une certaine manière la distribution irrégulière des pluies.

Certaines rivières ont également des étiages plus ou moins prononcés, avec parfois des périodes durant lesquelles l'écoulement est interrompu. Ces rivières intermittentes, comme la Volta Rouge au Burkina ou le Baoulé au Mali, n'offrent pas les mêmes conditions écologiques pour la faune aquatique que les rivières pérennes.

Variabilité climatique et hydrologique à l'échelle de la décennie et du siècle

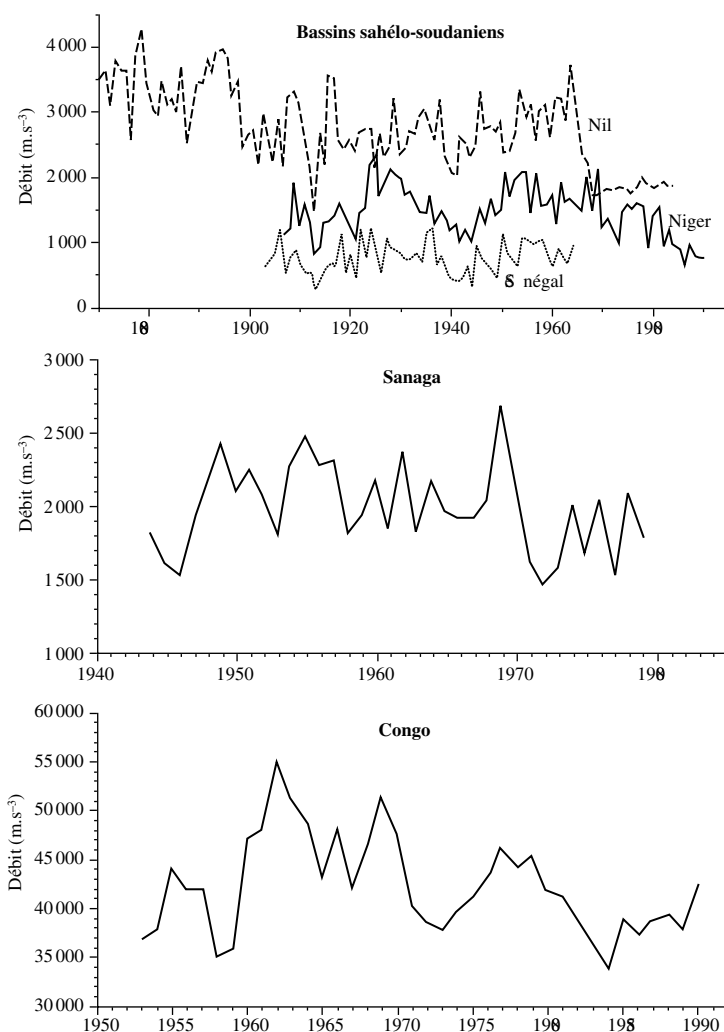
La forte variabilité interannuelle de l'importance et de la distribution des pluies, ainsi que ses conséquences sur le débit des fleuves, ont fait l'objet de nombreuses recherches, à la suite notamment de la sécheresse du Sahel qui s'est manifestée au début des années 1970. Les hauteurs annuelles de précipitations dans les régions soudano-guinéennes montrent une tendance à la baisse particulièrement accusée dès 1968.

Cette raréfaction paraît se poursuivre sur une vingtaine d'années. Au cours des années 1980, l'extension de la sécheresse en Afrique centrale devient plus marquée et les grands fleuves de l'Afrique humide des zones tropicales et équatoriales sont à leur tour sérieusement affectés par des écoulements déficitaires. Si une amélioration récente a été constatée, elle reste encore très relative puisque les précipitations annuelles sont toujours déficitaires (OLIVRY *et al.*, 1995).

On dispose de données recueillies depuis le début du ^{xx}e siècle sur les débits de quelques grands fleuves sahélo-soudaniens comme le Sénégal, le Niger, le Nil (fig. 13), ainsi que de quelques séries portant sur plusieurs décennies pour d'autres fleuves.

FIGURE 13

Évolution du débit moyen de quelques grands fleuves africains au cours du xx^e siècle (données Orstom).



Ces observations permettent de constater que la récente sécheresse observée dans le Sahel n'est pas un phénomène unique, mais que des situations similaires ont existé au cours du xx^e siècle, en particulier au cours des années 1910 et des années 1940. Pour la période 1950-1990, la période la plus humide dans la région sahélienne a été observée entre 1951 et 1970, avec un maximum en 1962-1963 (MAHÉ, 1993 ; MAHÉ *et al.*, 1990). Les années les plus sèches ont été enregistrées durant la période 1980-1990, avec un minimum en 1983.

La sécheresse du Sahel observée depuis 1970, se poursuit encore au début du xxi^e siècle malgré deux années humides en 1994 et 1999 qui ont fait espérer une rémission de la sécheresse. Cette sécheresse paraît marquer une rupture dans les séries temporelles de pluviométrie recueillies depuis la fin du xix^e siècle (L'HÔTE *et al.*, 2002). La baisse des précipitations observée avant et après cas-

TARISSEMENT DES FLEUVES SAHÉLO-SOUDANIENS (d'après OLIVRY *et al.*, 1995)

Les fleuves de la région sahélo-soudanienne présentent, après la crue annuelle et une décrue liée à la fin de la saison des pluies, une période de décroissement des débits correspondant à la vidange des nappes du bassin qu'on appelle tarissement. Ce dernier se traduit par une loi exponentielle : $Q_i = Q_0 e^{-a(t_i - t_0)}$, où Q_0 est le débit au temps t , Q_i le débit au temps t_i , et a un coefficient exprimé en jours^{-1} , qui est fonction des caractéristiques physiques et géométriques des aquifères. Sur le fleuve Sénégal, le coefficient de tarissement a été relativement stable depuis le début du siècle, avec des valeurs extrêmes oscillant entre $0,022 \text{ j}^{-1}$ et $0,016 \text{ j}^{-1}$. Depuis 1975, avec l'installation de la sécheresse, le coefficient de tarissement atteint des valeurs de $0,04 \text{ j}^{-1}$ en 1985. Une évolution similaire est

observée sur le Niger ainsi que sur le Chari dont le coefficient de tarissement passe de $0,019 \text{ j}^{-1}$ en moyenne pour la période 1933-1975 à $0,045 \text{ j}^{-1}$ en période de sécheresse. À la sécheresse climatique, qui se traduit par des débits annuels moins élevés, se surimpose donc une « sécheresse phréatique » résultant d'un appauvrissement des nappes phréatiques, lequel se traduit par une modification importante du régime de tarissement. Si la sécheresse persiste, les réserves en eaux souterraines s'épuiseront et certains fleuves cesseront d'être pérennes. À la limite, ce schéma conduit au régime hydrologique des fleuves sahéliens et subdésertiques dont l'écoulement est intermittent et, à terme, aux réseaux hydrographiques fossiles du Sahara.

sure varie suivant les zones entre 15 à 30%. L'une des premières conséquences de cette baisse des précipitations est la diminution des écoulements au sein des principaux cours d'eau de la région qui a été évaluée entre 30 et 60% suivant le cours d'eau (OLIVRY *et al.*, 1998) Cela traduit la baisse des ressources en eau de surface qui a des conséquences sur le couvert végétal et accélère la désertification.

En ce qui concerne la zone équatoriale, le module interannuel du fleuve Congo est de $41\,000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$ pour une période d'observation de 86 ans, avec des modules extrêmes allant de $55\,200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$ en 1962 à $33\,300 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$ en 1984. Le fleuve a été relativement régulier sur toute la période antérieure à 1960, alors que la période 1960-1970 est marquée par des crues exceptionnelles en 1961, 1962 et 1969.

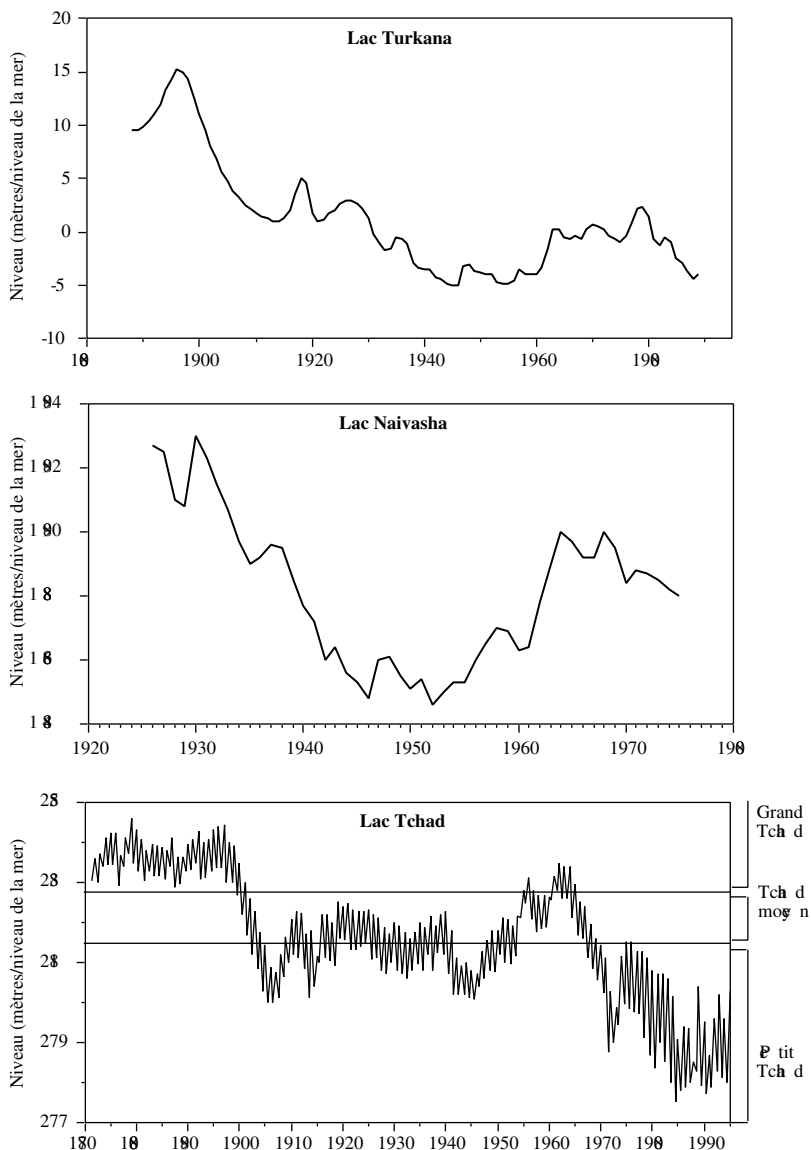
Les années 1970 sont proches de la normale avec cependant une période largement déficitaire, centrée sur 1972-1973, qui correspond chronologiquement au début de la sécheresse sahélienne. La période 1980-1990 connaît un appauvrissement général des écoulements, notamment en 1984 (OLIVRY *et al.*, 1995).

L'influence de la sécheresse sur le débit des fleuves africains ne se manifeste pas seulement par une diminution des débits de crue, mais également par une diminution des débits d'étiage, résultant d'une baisse des nappes phréatiques qui ne sont plus alimentées de manière aussi abondante que par le passé. La dégradation de l'écoulement de certaines rivières tropicales, avec l'interruption plus fréquente et plus longue de l'écoulement en période d'étiage, a bien entendu des effets sur les peuplements de poissons.

Les variations à moyen terme des pluies et des apports des fleuves ont des conséquences importantes sur l'évolution de certains écosystèmes aquatiques continentaux comme le lac Tchad, et de manière générale pour les lacs endoréiques sans émissaires dont le bilan hydrologique dépend principalement des

FIGURE 14

Changements
dans le niveau
du lac Turkana
(KOLDING, 1989),
du lac Naivasha
(LITTERICK *et al.*, 1979)
et du lac Tchad.



apports par ruissellement et de l'évaporation. Des changements spectaculaires de l'environnement aquatique ont ainsi été observés dans le lac Tchad durant la période 1965-1978, avec des conséquences importantes sur la biologie des espèces et la composition des peuplements ichthyologiques (CARMOUZE *et al.*, 1983 ; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). La superficie du lac, d'environ 25 000 km² en 1965, n'était plus que de 5 000 km² au milieu des années 1970, avec une diminution du niveau moyen de près de 3 m et le passage d'un système à

dominante lacustre à un système de type marécageux. Une situation comparable a été observée pour le lac Chilwa qui s'est asséché en 1968, puis s'est remis en eau de 1969 à 1972 (KALK *et al.*, 1979). Le lac Naivasha (Kenya) a connu une période de bas niveaux entre 1945 et 1955 (fig. 14).

Des changements importants dans les niveaux lacustres ont également été observés pour d'autres lacs d'Afrique de l'Est. Ainsi, le niveau du lac Turkana a baissé de près de 15 m en un siècle (fig. 14). En revanche, le lac Victoria a connu de très hauts niveaux au milieu des années soixante. Le lac Malawi déborde chaque année dans le Zambèze *via* la rivière Shire, mais cette communication a été interrompue entre 1915 et 1935 alors que les pluies étaient à un niveau en dessous de la normale.

Changements climatiques et hydrologiques à long terme

L'histoire à long terme de la pluviométrie et de l'évolution des milieux aquatiques peut être reconstituée de diverses manières (étude des sédiments, étude de diatomées fossiles, etc.) ou déduite à partir des fluctuations climatiques anciennes (paléoclimats) mises en évidence par les changements de la végétation terrestre. En particulier, les variations d'extension des forêts tropicales denses humides qui occupent des régions recevant au moins 100 mm de pluie chaque mois, et présentant une température moyenne annuelle de 24 °C sans gel, servent de traceur pour l'étude des changements climatiques à l'échelle géologique.

Changements climatiques à l'échelle des millénaires

Le niveau de la mer a commencé à remonter il y a 140 000 ans pour atteindre un maximum il y a 125 000 ans. Ce phénomène s'est accompagné d'une augmentation des températures et de la pluviosité, qui s'est traduite notamment par une phase humide majeure en plein cœur du Sahara (PETIT-MAIRE, 1994 ; LEROUX, 1994).

Après 115000 BP¹, on observe une détérioration progressive du climat, avec des périodes de dégradation puis de régénération de l'environnement terrestre qui varient beaucoup selon la latitude. On connaît peu de chose sur la période comprise entre 100000 et 50000 BP. Une phase aride a été observée au Niger entre 50000 et 40000 BP, suivie jusqu'à 20000 BP par deux épisodes humides. En Afrique, durant la période 25000 à 22000 BP, le climat a été chaud et humide, avec une température et une pluviosité légèrement supérieures à celles que nous connaissons actuellement.

Le dernier maximum glaciaire s'étend en Afrique de 18 000 à -15 000 ans. La situation est caractérisée par une baisse d'ensemble de la température moyenne, estimée à 8 °C par rapport à l'actuelle pour toute l'Afrique septentrionale (FRENZEL *et al.*, 1992), et un froid plus accentué sur les marges nord et sud de l'Afrique. Le niveau de l'océan est à 130 m sous le niveau actuel. Au

NOTE 1

BP : « *Before Present* » : nombre d'années avant la période actuelle.

UNE FAUNE RELICTE DANS LE SAHARA

Depuis le début du siècle, de nombreux voyageurs ont ramené des poissons capturés dans les petites collections d'eau du Sahara (gueltas, oueds). Une quinzaine d'espèces ont ainsi été identifiées (LÉVÊQUE, 1990), comprenant plusieurs *Barbus* (*B. apleurogramma*, *B. bynni occidentalis*, *B. deserti*, *B. macrops*, *B. pobeguini*), deux espèces de *Labeo* (*L. niloticus* et *L. parvus*), *Raiamas senegalensis*, deux espèces de *Clarias* (*C. anguillaris*, *C. gariepinus*), un Cyprinodontiforme (*Epiplatys spilargyreus*) et trois Cichlidae (*Hemichromis bimaculatus*, *Sarotherodon galilaeus*, *Tilapia zillii*). C'est dans la région Ennedi-Tibesti qu'a été collecté le plus grand nombre d'espèces, mais des poissons vivants ont été capturés dans l'Adrar de Mauritanie, le Hoggar, le Tassili N'Ajjer.

Presque toutes les espèces, à l'exception de *B. apleurogramma* et *B. deserti*, sont présentes dans les bassins nilo-soudaniens situés plus au sud. Il est maintenant bien établi que ces espèces sont des relictés d'une époque pluvieuse durant laquelle les bassins du Tchad et du Niger s'étendaient beaucoup plus au nord (SERVANT, 1973 ; TALBOT, 1980). Les populations actuelles ont été isolées il y a environ 5 000 à 6 000 ans.

B. apleurogramma n'est connu actuellement que du lac Victoria et de ses affluents. Il s'agit probablement d'une espèce relictée d'une faune plus ancienne qui s'étendait plus au nord et qui aurait en partie disparu à la suite des nombreux changements climatiques qui ont affecté cette région depuis plus de 2 millions d'années. *B. deserti* quant à lui a été trouvé sur les versants du Tassili et en Libye.

Sahara, les hauts reliefs des massifs centraux, Hoggar et Tibesti, reçoivent des précipitations relativement élevées. En revanche, les zones de basse altitude s'assèchent, ainsi que les zones subsahariennes. La diminution générale de la pluviosité s'accompagne d'une baisse des lacs et le Tchad disparaît aux environs de 15000 BP. Les systèmes fluviaux sont désorganisés. Ainsi, le Niger est arrêté par les dunes dans son delta intérieur et celles-ci envahissent également la basse vallée du Nil après 17000 BP.

En Afrique de l'Est, le lac Tanganyika connaît une phase de régression de 17000 à 12500 BP, avec une exondation quasi totale de la partie sud et une baisse du niveau de près de 300 m par rapport au niveau actuel (TIERCELIN *et al.*, 1988). Le lac Victoria a connu peu avant 40000 BP des conditions similaires à celles que nous connaissons actuellement. Son niveau le plus bas (75 m sous le niveau actuel) se situerait entre 14700 et 13700 BP (STAGER *et al.*, 1986). Il est alors salé et sans exutoire, et n'occupe plus qu'une petite surface. JOHNSON *et al.* (1996) estiment même que le lac Victoria était asséché il y a 17 000 ans, ce qui rend quelque peu perplexes les ichthyologistes qui s'intéressent aux centaines d'espèces de Cichlidae endémiques du lac et à leurs origines. S'il en était ainsi, les centaines d'espèces endémiques auraient évolué depuis 12 400 ans, date de la remise en eau du lac Victoria qui se déverse de nouveau dans le Nil vers 12000 BP.

De manière générale, durant la dernière période glaciaire, la végétation s'est fortement dégradée sur le continent africain, avec une quasi-disparition de la forêt dense qui ne subsiste que sur certains sites abrités, au bénéfice des formations de savane et de steppe, et une extension considérable des édifices dunaires, surtout dans le Sahara. Autour du lac Barombi-Mbo (Cameroun), la forêt a subsisté sous forme d'îlots dans un environnement semi-aride (GIRESSE *et al.*, 1994), mais de manière générale le milieu forestier dense est remplacé par des prairies de montagne qui s'installent à des altitudes plus basses de 800 à 1 000 m, sur les plateaux Bamiléké (MALEY, 1987), ce qui correspond à une baisse de température d'environ 5 à 6 °C. Dans le bassin du Congo, les savanes

LES SÉDIMENTS DES LACS ENREGISTRENT L'HISTOIRE CLIMATIQUE

L'étude des sédiments lacustres permet de recueillir des informations relatives aux caractéristiques des écosystèmes aquatiques à différentes périodes historiques et d'en déduire des informations sur la variabilité des conditions climatiques.

Dans une carotte réalisée dans les sédiments du lac Tritrivakely à Madagascar, GASSE *et al.* (1994) et SIFEDDINE *et al.* (1995) ont mis en évidence une succession de milieux très différents.

Il y a 36 000 ans, le climat est humide, le lac est rempli d'eau et la sédimentation organique est due principalement au phytoplancton.

Entre 36000 et 20000 BP, il y a aridification progressive des conditions climatiques et colonisation du fond du lac par une végétation de tourbière qui traduit une baisse importante du niveau.

Il y a environ 20 000 ans, durant le dernier maximum glaciaire, la production biologique est très faible, avec une quasi-absence de diatomées et de plantes aquatiques dans les sédiments, ce qui suggère des périodes partielles d'assèchement.

Les conditions favorables à la vie aquatique s'installent de nouveau vers 14500 BP avec la présence d'une matière organique dérivée du phytoplancton en grande abondance. Le climat redevient humide avec un maximum entre 9000 et 6000 BP.

La période de 6000 BP à l'époque actuelle débute par l'existence d'une tourbière, ce qui suppose une période d'assèchement. Celle-ci est suivie par une période humide qui se manifeste par une sédimentation de type lacustre, pour se terminer par la tourbière actuelle qui paraît liée au comblement progressif du lac.

progressent au détriment des forêts denses humides qui ne subsistent que dans quelques refuges (hautes terres, bordure des cours d'eau) (COLYN, 1987). Ces changements des conditions climatiques et de l'environnement terrestre (fig. 15) ont eu sans aucun doute une influence sur les systèmes aquatiques et les peuplements de poissons, mais nous manquons malheureusement d'informations précises sur ce point.

L'humidité a de nouveau augmenté il y a environ 12 000 ans. L'optimum climatique holocène, qui s'étend schématiquement de 9000 à 6000 BP, est caractérisé par un réchauffement général. La forêt réapparaît brusquement au Ghana vers 9000 BP, en même temps que régresse l'élément montagnard.

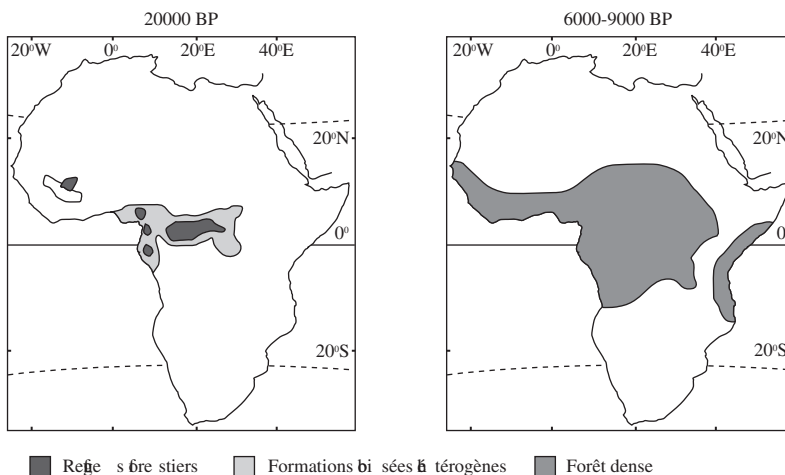


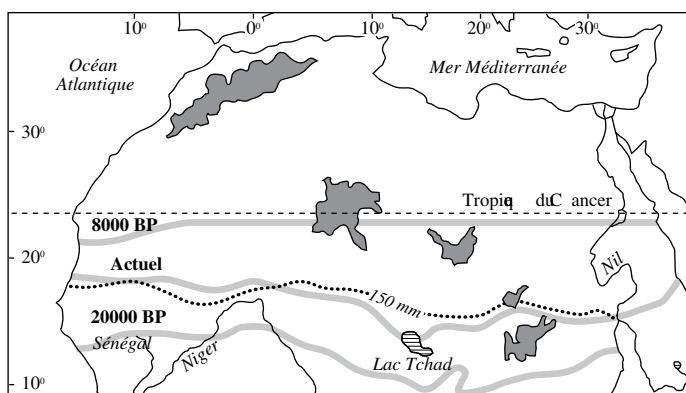
FIGURE 15

Variations de l'extension de la forêt tropicale humide au cours du dernier cycle glaciaire (d'après LEROUX, 1994).

Les poissons des eaux continentales africaines

FIGURE 16

Déplacements
de la limite Sahara-
Sahel au cours
des 20 000 dernières
années (d'après
PETIT-MAIRE, 1994).



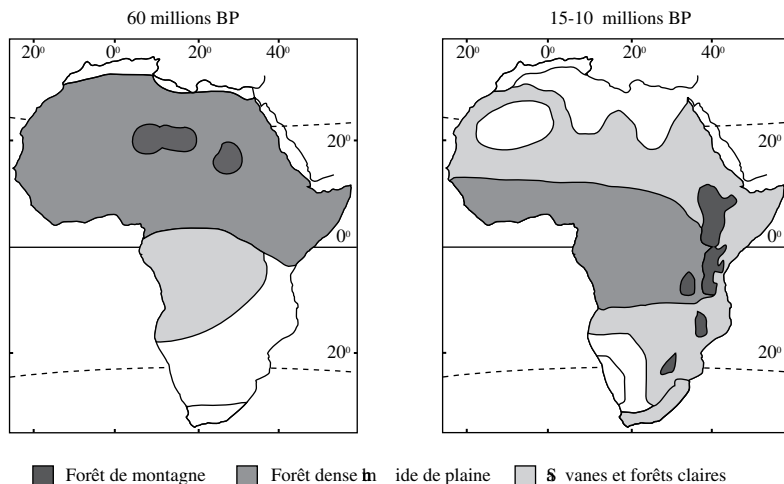
La reconquête par la forêt de l'Afrique occidentale et du bassin du Congo se serait réalisée à partir des refuges en moins d'un millénaire (fig. 15). Il y a une augmentation de la pluviosité et une hausse consécutive du niveau des lacs. Le Sahara est particulièrement bien arrosé et parsemé de lacs et de marécages très nombreux (PETIT-MAIRE, 1991 ; PETIT-MAIRE *et al.*, 1994). Le lac Taoudeni, au nord du Mali, connaît son maximum d'expansion vers 8000 BP, et le Niger étend son delta intérieur au nord de Tombouctou. Les tributaires sahéliens du Niger, du Sénégal et du Tchad ont un écoulement quasi permanent (TALBOT, 1980) et le Nil a un débit trois fois plus élevé que l'actuel. Les lacs Ziway, Langano, Abiyata et Shala, dans le Rift éthiopien, ne forment qu'un seul lac et le lac Ahbé, dans la dépression Dankali, est à 160 m au-dessus de son niveau actuel (GASSE *et al.*, 1980). En Afrique australe, la période de 10000 à 8000 BP semble également avoir été un optimum climatique.

Après la phase humide, la pluviosité diminue sur le Sahara mais le climat reste relativement humide jusque vers -4 500 ans, qui marque un nouveau changement climatique en Afrique, avec une aridification au niveau du Sahara et un déclin des conditions hydrologiques. Il semble que l'évolution du climat tende actuellement vers un scénario froid, avec une baisse de la température globale d'environ 0,01 °C par siècle.

Au cours des derniers 20 000 ans, la position de la limite Sahara-Sahel a donc connu des fluctuations importantes liées aux variations climatiques (fig. 16).

FIGURE 17

Répartition
des grands
ensembles végétaux
à l'ère tertiaire
(d'après BONNEFILLE,
1993).



Changements climatiques à l'échelle du million d'années

À l'échelle du continent africain, la répartition géographique des grands ensembles végétaux, telle que nous l'observons actuellement, date d'environ 14 millions d'années, c'est-à-dire de l'époque de la mise en place du continent africain dans sa position géographique actuelle. Auparavant, l'Afrique était située plus au sud, de telle sorte que l'équateur passait au niveau du Sahara actuel, et, il y a 60 millions d'années, la forêt dense humide occupait tout le nord de l'Afrique jusqu'aux côtes de la Méditerranée (fig. 17).

Il y a environ 6 millions d'années, le climat de la terre a subi des modifications importantes connues sous le nom de crise « messinienne », liée à l'extension de la glaciation antarctique. La première des grandes périodes arides, marquée en Afrique par l'extension des savanes, date de 2,5 millions d'années. À la même époque, on enregistre les signes d'un refroidissement important qui accompagne la mise en place d'une calotte glaciaire dans l'hémisphère nord.

À partir de cette période, le climat global connaît une répétition des cycles glaciaires/interglaciaires, avec une périodicité d'environ 40 000 ans entre 2,5 et 0,7 million d'années et de 100 000 ans pour la dernière période de 700 000 ans. Les périodes glaciaires coïncident avec le développement d'un climat aride en Afrique, et la plus récente a connu son apogée il y a 20 000 ans au moment de l'extension majeure de la calotte polaire. On a pu montrer que ces périodes glaciaires avaient duré en moyenne dix fois plus longtemps que les périodes interglaciaires. Il en résulte que les périodes de sécheresse tropicale ont, dans le passé, duré dix fois plus longtemps que les périodes humides.

L'histoire paléoclimatique au cours des trois derniers millions d'années témoigne ainsi d'une alternance de périodes sèches et humides qui a remanié en permanence les écosystèmes aquatiques (BONNEFILLE, 1993). La récente sécheresse du Sahel n'a donc rien d'exceptionnel, et s'inscrit dans cette variabilité du climat, sans que l'on sache encore s'il s'agit d'événements de longue ou de courte durée.

Caractéristiques générales de la faune ichtyologique



NOTE 1

Parmi ces familles, un certain nombre ont été introduites soit d'Europe, soit d'Amérique du Nord. Ces introductions concernent généralement les espèces destinées à la pêche sportive (Salmonidae, Esocidae, Centrarchidae...).

La faune ichtyologique africaine comprend plus de 3 200 espèces appartenant à 94 familles¹, parmi près de 11 000 espèces de poissons peuplant les eaux douces (NELSON, 1994 ; FROESE et PAULY, 2000). Ces espèces ont été inventoriées dans le Catalogue des poissons d'eau douce d'Afrique ou Cloffa (DAGET *et al.*, 1984, 1986a et b, 1991), mais depuis sa publication plusieurs espèces ont été décrites ou mises en synonymie à la suite de révisions taxinomiques. Ces révisions ont également concerné les entités supérieures. Ainsi, de nombreuses familles ont été démantelées en une ou plusieurs autres. Par exemple l'ex-famille des Bagridae a récemment été subdivisée en trois nouvelles familles, les Bagridae, les Claroteidae et les Austroglanididae (MO, 1991). À l'inverse, certaines familles qui conservaient encore un statut incertain peuvent être désormais regroupées. C'est le cas des Cromeriidae et Grasseichthyidae dont de très récentes études confirment la monophylie avec les Kneriidae au sein des Gonorhynchiformes (LAVOUÉ *et al.*, 2005).

La découverte et la description de nouvelles espèces de poissons constituent encore une activité scientifique importante en Afrique. Les riches faunes de Cichlidae endémiques des grands lacs d'Afrique de l'Est n'ont pas encore livré tous leurs secrets, et des zones encore mal explorées comme l'Angola, et dans une certaine mesure certaines régions du bassin du Congo, devraient nous révéler encore de nombreuses autres espèces. Même dans des régions où l'ichtyofaune est considérée comme relativement bien connue, l'introduction de nouvelles techniques de pêche (pêche électrique, par exemple) peut permettre de découvrir des espèces qui n'étaient pas capturées jusque-là avec les techniques traditionnelles. De même, l'utilisation de nouveaux outils taxinomiques (techniques moléculaires, marqueurs parasitaires spécifiques, signaux électriques, comportement) a facilité la révision de certains groupes taxinomiques basés auparavant sur l'unique approche morphologique. On peut citer ici, l'exemple frappant d'un essaim d'espèces de *Brienomyrus* (Mormyridae) du bassin de l'Ogôoué au Gabon (SULLIVAN *et al.*, 2002 ; SULLIVAN *et al.*, 2004). Au moins, 41 formes différentes ont pu être identifiées, alors que seules cinq espèces sont décrites (fig. 18). Néanmoins, le statut spécifique de certaines de ces formes demeure incertain. Ainsi, il n'a pas été possible de distinguer à partir de caractères morphologiques ou génétiques deux groupes présentant des formes de décharges électriques différentes (ARNEGARD *et al.*, 2005) (fig. 19).

FIGURE 18

Le clade des *Brienomyrus* du Gabon (d'après SULLIVAN *et al.*, 2002).

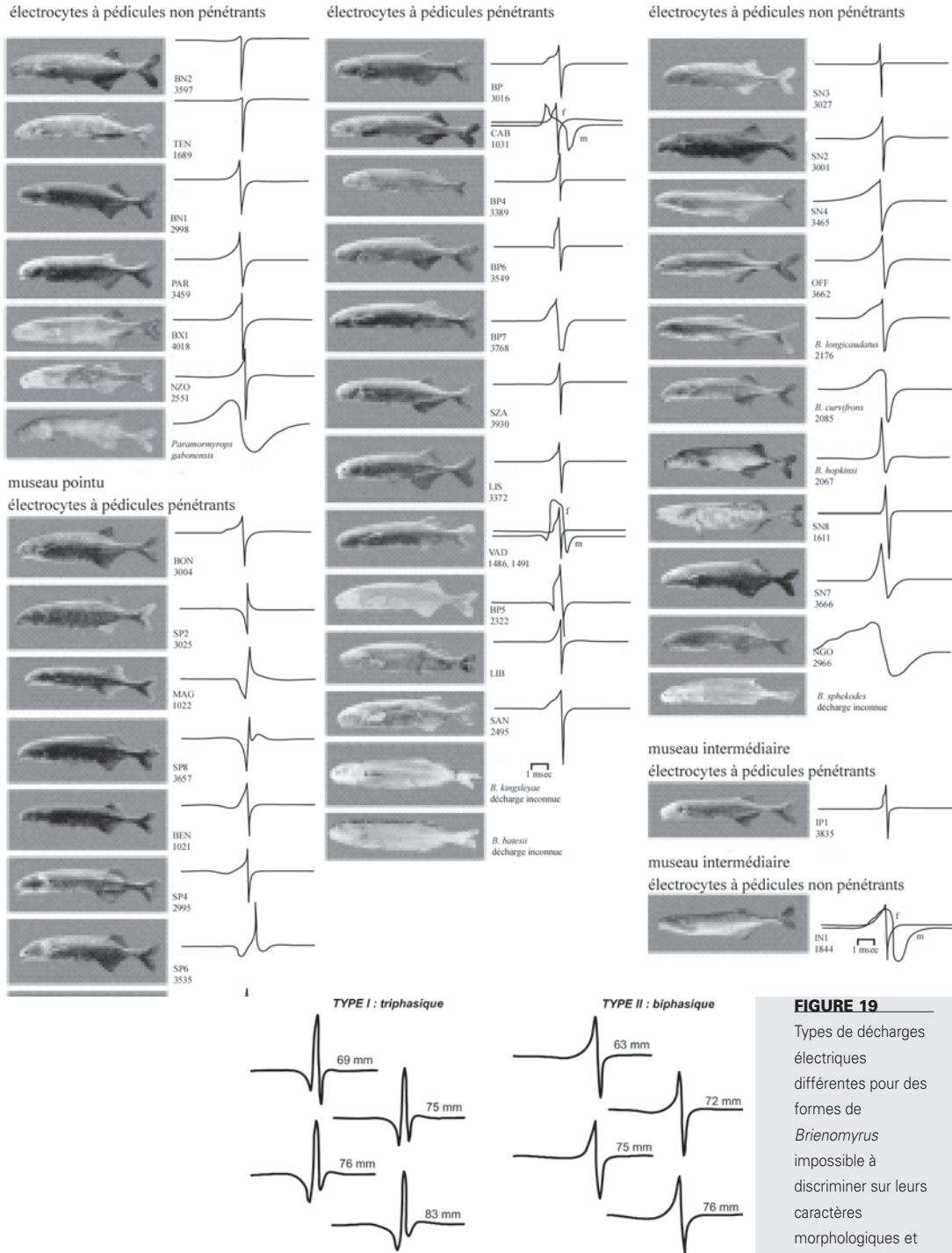


FIGURE 19
Types de décharges
électriques
différentes pour des
formes de
Brienomyrus
impossible à
discriminer sur leurs
caractères
morphologiques et
génétiques.

Composition de la faune ichthyologique africaine

Les Mormyridae, les Cyprinidae, les Alestidae, les Cyprinodontiformes et quelques familles de Siluriformes constituent l'essentiel de la faune ichthyologique (tabl. VI). Les Cichlidae sont de loin les plus abondants, avec près de 900 espèces et 143 genres qui, pour la plupart, sont endémiques des grands lacs d'Afrique de l'Est où beaucoup d'espèces sont certainement encore à décrire.

Selon leur origine et le fait que les poissons soient plus ou moins inféodés aux eaux douces, les ichthyologues distinguent habituellement trois grandes catégories (MYERS, 1951) :

- le groupe des poissons dits « primaires », strictement intolérants à l'eau salée et ainsi exclusivement limités aux eaux douces où ils sont établis depuis plus longtemps que les autres groupes ; c'est le cas de l'ensemble des Mormyridae ;
- le groupe des poissons dits « secondaires » comprenant des espèces présentes dans les eaux douces mais qui peuvent à l'occasion passer quelque temps en eau salée ; c'est le cas par exemple pour certains Cichlidae et Cyprinodontidae ;
- le groupe des poissons dits « périphériques » comprenant des représentants de familles marines qui ont colonisé les eaux continentales ; c'est le cas des Centropomidae dont, hormis les genres *Lates* et *Luciolates* qui vivent en eau douce, tous les représentants sont strictement marins. Ce groupe inclut les poissons amphihalins qui sont peu représentés dans les eaux douces africaines, contrairement à ce que l'on observe en Europe.

28 des 94 familles indigènes (six familles ont été introduites) répertoriées appartiennent au groupe « primaire » et représentent environ 55 % des espèces recensées. Les trois familles du groupe « secondaire » représentent 32 % des espèces, dont 30 % de Cichlidae. Enfin, 12 % des espèces appartiennent aux 57 familles du groupe « périphérique » (tabl. VI).

L'une des caractéristiques principales de la faune ichthyologique africaine est l'existence d'une forte proportion de familles endémiques au continent africain (15 des 28 familles appartenant au groupe primaire) (fig. 20). Ce sont vraisemblablement les familles les plus anciennes, sachant que le continent africain est resté au moins partiellement exondé depuis le Précambrien, soit plus de 600 millions d'années. Cette longue période d'exondation peut expliquer l'existence d'une faune plus diversifiée du point de vue phylogénétique que celle d'Amérique du Sud, ainsi que d'un grand nombre de familles archaïques, telles que les Protopteridae et les Osteoglossidae, dont la distribution s'étend bien au-delà de l'Afrique, en Australie, en Asie, en Amérique du Sud, mais qui y sont probablement présentes depuis très longtemps.

Les eaux continentales africaines hébergent également des éléments d'origine marine qui se sont adaptés aux eaux douces ou qui effectuent saisonnièrement ou sporadiquement des migrations entre la mer et les eaux continentales : Perciformes, Pleuronectiformes, Tetraodontidae, etc.

Le nombre d'espèces de poissons d'eau douce en Afrique est équivalent à celui estimé pour le continent sud-américain. Par rapport à la faune africaine, la faune sud-américaine n'a pas de Cyprinidae, mais elle est constituée pour l'essentiel de Siluridae et de Characiformes (tabl. VII). En Asie, en revanche, les Cyprinidae sont dominants, les Siluridae (ou Siluriformes) abondants, et les espèces d'origine marine nombreuses (tabl. VII).

Caractéristiques de la faune ichthyologique

CHRISTIAN LÉVÊQUE ET DIDIER PAUGY

TABLEAU VI

Familles de poissons ayant des représentants dans les eaux continentales africaines

Hiérarchie		Divisions	Nombre d'espèces au moins périphériques	Nombre de genres en Afrique	Nombre d'espèces en Afrique	Distribution hors Afrique
Classe	Cephalaspidomorphi					
Ordre	Petromyzontiformes		41			
Famille	01 Petromyzontidae	périphérique		1	1	Marine, rempérée
Classe	Elasmobranchii					
Ordre	Carcharhiniformes		8			
Famille	02 Carcharhinidae	périphérique		2	2	Très répandue
Ordre	Pristiformes		5			
Famille	03 Pristidae	périphérique		2	5	Très répandue, tropicale
Ordre	Rajiformes		27			
Famille	04 Dasyatidae	périphérique		4	4	Très répandue, tropicale
Classe	Sarcopterygii					
Ordre	Lepidosireniformes		5			
Famille	05 Protopteridae	primaire		1	5	Amérique du Sud
Classe	Actinopterygii					
Ordre	Polypteriformes		10			
Famille	06 Polypteridae	primaire		2	10	Fossiles en Amérique du Sud
Ordre	Acipenseriformes		26			
Famille	07 Acipenseridae			1	1	Hémisphère Nord, tempéré
Ordre	Osteoglossiformes		217			
Familles	08 Osteoglossidae	primaire		1	1	Asie, Australie, Amérique du Sud
	09 Pantodontidae	primaire		1	1	Endémique en Afrique
	10 Notopteridae	primaire		2	3	Asie
	11 Mormyridae	primaire		19	203	Endémique en Afrique
	12 Gymnarchidae	primaire		1	1	Endémique en Afrique
Ordre	Elopiformes		7			
Familles	13 Elopidae	périphérique		1	1	Très répandue
	14 Megalopidae	périphérique		1	2	Très répandue, tropicale
Ordre	Albuliformes		1			
Famille	15 Albulidae			1	1	
Ordre	Anguilliformes		26			
Familles	16 Anguillidae	périphérique		1	7	Très répandue
	17 Muraenidae	périphérique		1	1	Très répandue
	18 Ophichthyidae	périphérique		3	5	Très répandue
	19 Muraenesocidae	périphérique		1	1	Très répandue, tropicale
Ordre	Clupeiformes		0			
Familles	20 Denticipitidae	périphérique		1	1	Endémique en Afrique de l'Ouest
	21 Clupeidae	périphérique		20	32	Très répandue
	22 Pristigasteridae	périphérique		1	1	Très répandue, tropicale
	23 Engraulidae	périphérique		2	2	Très répandue
Ordre	Gonorhynchiformes		32			
Familles	24 Chanidae	périphérique		1	1	Océan Indien, Pacifique ouest
	25 Kneriidae	primaire		4	30	Endémique en Afrique
	26 Phractolaemidae	primaire		1	1	Endémique en Afrique
Ordre	Cypriniformes		2 662			
Familles	27 Cyprinidae	primaire		41	526	Eurasie
	28 Cobitidae	primaire		1	1	Eurasie
	29 Balitoridae (= Homalopteridae)	primaire		1	1	Eurasie
Ordre	Characiformes		1 343			
Familles	30 Hepsetidae	primaire		1	1	Endémique en Afrique
	31 Alestidae	primaire		13	106	Endémique en Afrique
	32 Citharinidae	primaire		3	10	Endémique en Afrique
	33 Distichodontidae	primaire		17	92	Endémique en Afrique
Ordre	Siluriformes		2 28			
Familles	34 Ictaluridae	primaire		1	1	Amérique du Nord
	35 Siluridae	primaire		1	1	Eurasie
	36 Bagridae	secondaire		1	10	Asie
	37 Austroglanididae	primaire		1	76	Endémique en Afrique
	38 Claroteidae	primaire		16	92	Endémique en Afrique
	39 Schilbeidae	primaire		5	32	Asie
	40 Amphiliidae	primaire		7	45	Endémique en Afrique

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU VI (fin)

Hiérarchie		Divisions	Nombre d'espèces au moins périphériques	Nombre de genres en Afrique	Nombre d'espèces en Afrique	Distribution hors Afrique
Ordre	41	Clariidae	10	13	3	Asie
	42	Malapteruridae		1	11	Tropicale
	43	Ariidae		3	12	Océan Indien, Pacifique ouest
	44	Plotosidae		1	2	Endémique en Afrique
	45	Mochokidae		8	189	Endémique en Afrique
Ordre	<i>Esociformes</i>					
Famille	46	Esocidae		1	1	Hémisphère Nord, tempéré
Ordre	<i>Osmériformes</i>		71			
Famille	47	Galaxiidae		1	1	Tempéré
Ordre	<i>Salmoniformes</i>		66			
	48	Salmonidae		4	6	Hémisphère Nord, tempéré
Ordre	<i>Atheriniformes</i>		171			
Familles	49	Bedotiidae		2	11	Endémique Madagascar
	50	Atherinidae		2	4	Pacifique et Méditerranée
Ordre	<i>Cyprinodontiformes</i>		85			
Familles	51	Apocheilidae		11	221	Asie du Sud, Amérique Sud et Ctre
	52	Poeciliidae		14	83	Amérique du Nord et du Sud
	53	Cyprinodontidae		2	6	Amérique Nord, centrale, Anatolie.
Ordre	<i>Beloniformes</i>		56			
Famille	54	Hemiramphidae		3	4	Très répandue
Ordre	<i>Gasterosteiformes</i>		24			
Famille	55	Gasterosteidae		1	1	Europe
Ordre	<i>Syngnathiforme</i>		35			
Famille	56	Syngnathidae		4	13	Très répandue
Ordre	<i>Synbranchiformes</i>		8			
Familles	57	Synbranchidae		2	2	Très répandue
	58	Mastacembelidae		2	50	Asie
Ordre	<i>Perciformes</i>		218			
Familles	59	Centropomidae		1	7	Très répandue
	60	Ambassidae (Chandidae)		1	7	Indo-Pacifique est
	61	Moronidae		2	2	Amérique du Nord, Europe
	62	Teraponidae		2	4	Indo-Pacifique, côte est
	63	Kuhliidae		1	2	Indo-Pacifique, côte est
	64	Centrarchidae		2	7	Amérique du Nord
	65	Percidae		2	2	Hémisphère nord, tempéré
	66	Apogonidae		2	3	Très répandue
	67	Carangidae		2	3	Très répandue, tropicale
	68	Leiognathidae		2	2	Indo-Pacifique est
	69	Lutjanidae		1	6	Très répandue
	70	Gerreidae		2	3	Très répandue
	71	Haemulidae		2	3	Très répandue, tropicale
	72	Sparidae		2	3	Très répandue
	73	Sciaenidae		4	4	Très répandue
	74	Polynemidae		1	1	Très répandue, tropicale
	75	Monodactylidae		1	3	Indo-Pacifique est
	76	Nandidae		2	2	Asie, Amérique du Sud
	77	Mugilidae		6	21	Très répandue
	78	Cichlidae		154	1 047	Asie, Amérique du Sud et centrale
	79	Pomacentridae		1	1	Très répandue, tropicale
	80	Clinidae		1	1	Très répandue
	81	Blenniidae		3	5	Très répandue
	82	Eleotridae		11	32	Très répandue
	83	Gobiidae		31	59	Très répandue
	84	Kraemeriidae		1	1	Indo-Pacifique, côte est
	85	Microdesmidae		1	1	Très répandue, tropicale
	86	Scatophagidae		1	1	Indo-Pacifique est
	87	Anabantidae		3	34	Asie
	88	Osphronemidae		3	3	Asie
	89	Channidae		2	5	Asie du Sud
Ordre	<i>Pleuronectiformes</i>		20			
Familles	90	Paralichthyidae		1	1	Très répandue
	91	Pleuronectidae		1	1	Très répandue
	92	Soleidae		4	4	Très répandue
	93	Cynoglossidae		1	1	Très répandue, tropicale
Ordre	<i>Tetraodontiformes</i>		12			
Famille	94	Tetraodontidae		2	7	Très répandue

Les familles apparaissant en grisé sont des familles introduites.

Principales sources d'informations taxinomiques

La connaissance scientifique de l'ichtyofaune africaine est assez récente et constitue encore un domaine insuffisamment exploré. En effet, dans la dixième édition du *Systema naturae* de Linné, publié en 1758, seules 13 espèces de poissons d'eau douce africains sont citées. Il s'agit de celles rapportées d'Égypte par Hasselquist lors de son voyage au Levant de 1749 à 1752.

Le véritable fondateur de l'ichtyologie africaine moderne est le Français Michel Adanson (1727-1806), qui séjourna au Sénégal de 1749 à 1753. Bien qu'il n'ait rien publié de son vivant sur les poissons, il a réuni une importante collection préparée en « herbier », dont une partie fut donnée au Cabinet du Roi en 1756. Une autre partie fut déposée au Muséum de Paris, et l'ensemble fut utilisé par Cuvier et Valenciennes pour leur *Histoire naturelle des poissons* dont les 22 volumes parurent entre 1828 et 1849. Environ 130 à 140 espèces de poissons africains d'eau douce et d'eau saumâtre y sont citées. Une troisième partie de la collection d'Adanson, conservée dans le château familial, ne fut retrouvée qu'au début du xx^e siècle et cédée au Muséum de Paris en 1939. Les notes manuscrites et les dessins réalisés sur le terrain ont en partie été utilisés pour la rédaction du *Cours d'Histoire naturelle*, publié en 1844-1845 après la mort d'Adanson (DAGET, 1994).

TABLEAU VII

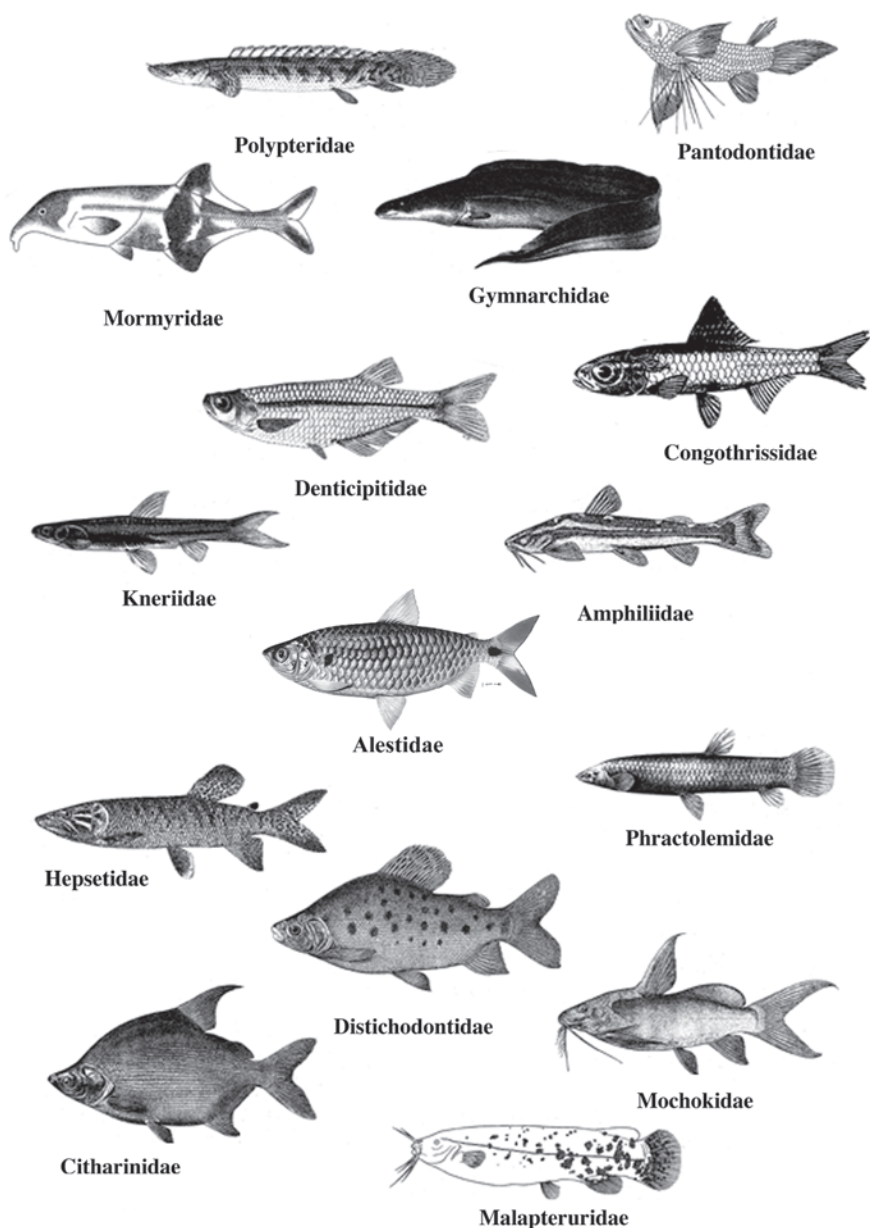
Comparaison de la faune ichthyologique du Niger à celle de quelques grands bassins fluviaux d'autres continents (données pour le Mékong d'après KOTTELAT, 1989 et, pour le Mamoré, d'après LAUZANNE *et al.*, 1991 ; POUILLY *et al.*, 2004).

	Mamoré Amérique du Sud	Mékong Asie	Mississippi Amérique du Nord	Niger Afrique
Surface bassin versant (km ²)	159 000	783 000	3 200 000	1 125 000
Longueur (km)	1 050	4 200	3 70	4 18
Agnathes			7	
Elasmobranches	4	2		1
Dipnoi	1			1
Chondrostei			6	4
Semionotiformes			4	
Amiiformes			1	
Osteoglossiformes		3	2	32
Anguilliformes			1	
Clupeiformes	4	2	4	6
Gonorhynchiformes				1
Characiformes	128			35
Cypriniformes		168	81	35
Siluriformes	146	65		65
Gymnnotiformes	20			
Esociformes			2	
Atheriniformes	4		2	
Percopsiformes			1	
Cyprinodontiformes		1	1	23
Perciformes	18	17	63	33
dont <i>Cichlidae</i>	15			17
Gasterosteiformes		1		
Synbranchiformes	1	7		3
Scorpeniformes			2	
Pleuronectiformes	1	5		2
Tetraodontiformes		7		1
TOTAL	342	278	177	259

FIGURE 20

Représentants des
familles endémiques
de l'Afrique.

Les poissons des eaux continentales africaines



À l'échelle du continent

Pour l'Afrique dans son ensemble, le « Catalogue des poissons » de Boulenger (1909-1916) a longtemps constitué la référence indispensable bien qu'il soit devenu très incomplet avec le temps. La publication du Cloffa (*Catalogue des poissons d'eau douce d'Afrique*) par DAGET *et al.* (1984, 1986 a, 1991) a largement remédié à cette situation, et nous permet de disposer dorénavant d'une liste révisée des espèces avec leurs synonymies, leur distribution, leurs principales caractéristiques biologiques et une bibliographie complète. Le Cloffa est devenu une source incontournable d'informations pour les ichthyologues travaillant en Afrique.

À l'échelle régionale

Pendant plusieurs décennies, les ichthyologistes se sont attachés à inventorier la faune des eaux continentales africaines, ce qui a donné lieu à de nombreuses descriptions de nouvelles espèces. Dans certains cas, ces recherches ont abouti à la publication d'inventaires et de faunes de portée locale ou régionale. Dans d'autres cas, les synthèses taxinomiques régionales restent encore à faire. On trouvera dans les volumes 3 et 4 du Cloffa (DAGET *et al.*, 1986 b, 1991) une bibliographie exhaustive des travaux taxinomiques concernant les poissons africains.

Maghreb

Pour le Maghreb, le travail de PELLEGRIN (1921) constitue toujours une référence importante. D'autres travaux portant sur la systématique et la phylogénie de divers groupes, notamment les Cyprinidae, ont été publiés depuis, mais une synthèse de ces travaux serait nécessaire (DOADRIO, 1994).

Afrique de l'Ouest

Les inventaires ichthyologiques en Afrique de l'Ouest ont débuté à la fin du XIX^e siècle. L'Autrichien F. STEINDACHNER (1870, 1895) ainsi que le Britannique A. Günther, puis les Français H.-E. Sauvage et J. Pellegrin ainsi que le Britannique d'origine belge G.A. Boulenger vont décrire de nombreuses espèces en fonction des collections qui leur seront rapportées par les voyageurs. PELLEGRIN (1923) a fait la synthèse des connaissances de l'époque en publiant une faune des poissons des eaux douces de l'Afrique occidentale. Par la suite, surtout après la Seconde Guerre mondiale, les inventaires concernèrent des bassins entiers ou des régions. On mentionnera quelques monographies par bassin ou par pays : Gambie (SVENSSON, 1933 ; JOHNELS, 1954), Ghana (IRVINE, 1947), Niger supérieur (DAGET, 1954), bassin tchadien (BLACHE *et al.*, 1964), Côte-d'Ivoire (DAGET et ILTIS, 1965), Volta (ROMAN, 1966), rivières côtières de Côte-d'Ivoire, du Ghana, de Guinée, de Sierra Leone, du Liberia et du Togo (SCHÜLTZ, 1942 ; DAGET, 1962 b ; TEUGELS *et al.*, 1988 ; LÉVÊQUE *et al.*, 1989, 1991 ; PAUGY *et al.*, 1989, 1994 ; PAUGY et BÉNECH, 1989). Les nombreux inventaires réalisés ultérieurement, notamment par les équipes de l'Orstom (puis de l'IRD) et le Muséum de Tervuren en Belgique, ont permis de publier une faune actualisée des eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest (LÉVÊQUE *et al.*, 1990, 1992 ; PAUGY *et al.*, 2003 a, 2003 b) qui fait le bilan des connaissances sur la taxinomie et la distribution des espèces.

Vallée du Nil

Les poissons du Nil furent étudiés dès la fin du XVIII^e siècle par les ichthyologistes européens. En 1789, Gmelin cite 17 espèces du Nil d'après les récoltes de Hasselquist (1722-1752) et de Forskål (1736-1765). En 1799, Geoffroy Saint-Hilaire accompagna le général Bonaparte dans son expédition d'Égypte et réalisa d'importantes collections déposées au Muséum national d'histoire naturelle de Paris. Il publia la description du Polyptère en 1802, puis d'autres espèces en 1809. Le premier ouvrage de synthèse sur les poissons du Nil fut publié en 1907 par Boulenger, et il reste encore une référence utile.

Le lac Tana a fait l'objet de travaux récents qui ont montré l'existence d'une foule d'espèces de grands *Barbus* (NAGELKERKE et SIBBING, 2000).

Basse Guinée

Les premières collections provenant du Cameroun furent récoltées par l'Allemand R. Buchholz dans la région de Douala et déposées au Zoologisches Museum der Humboldt Universität à Berlin où elles furent étudiées par W.C.H. Peters. Par la suite, le Suédois Lönnberg publia les résultats de récoltes réalisées dans la région du mont Cameroun. Entre 1903 et 1913, G.A. Boulenger fit la synthèse des récoltes de l'Américain G.L. Bates déposées au British Museum. Le professeur autrichien K. Haberer réalisa également d'importantes collections sur la Sanaga entre 1907 et 1909, déposées au Naturhistorisches Museum de Vienne, mais qui ne furent décrites que vingt années plus tard par Holly, lequel publia en 1930 un synopsis des poissons d'eau douce du Cameroun. Plus tardivement, E. Trewavas (1962) examina dans les collections du British Museum

TABLEAU VIII
Sélection d'ouvrages
de portée régionale
ou continentale
sur l'inventaire
et la distribution des
poissons africains.

Dates	Auteurs	Ouvrages
1901	BOULENGER	Les poissons du bassin du Congo
1907	BOULENGER	The Fishes of the Nile
1914	PELLEGRIN	Les poissons du bassin du Tchad
1909-1916	BOULENGER	Catalogue of the freshwater fishes of Africa
1917	GILCHRIST et THOMSON	The freshwater fishes of South Africa
1923	PELLEGRIN	Les poissons des eaux douces d'Afrique occidentale
1930	HOLLY	Synopsis der Süßwasserfische Kameruns
1933	SVENSSON	Freshwater fishes of the Gambia River
1942	SCHÜLTZ	The freshwater fishes of Liberia
1943	BARNARD	Revision of the indigenous freshwater fishes of the S.W. Cape Region
1947	IRVINE	The fish and fisheries of the Gold Coast
1954	DAGET	Les poissons du Niger supérieur
1954	JOHNELS	Notes on fish from Gambia river
1955-57	GREENWOOD	Fish of Uganda
1961	JACKSON	The Fishes of northern Rhodesia
1962	DAGET	Poissons du Fouta Djallon et de la basse Guinée
1962	TREWAVAS	Fishes of the crater lakes of the northwestern Cameroon
1964	BLACHE <i>et al.</i>	Les poissons du bassin du Tchad
1964	MATHES	Les poissons du lac Tumba et de la région d'Ikela
1965	DAGET et ILTIS	Poissons de Côte-d'Ivoire
1966	ROMAN	Les poissons des hauts-bassins de la Volta
1967	JUBB	Freshwater fishes of Southern Africa
1967	POLL	Contribution à la faune ichtyologique de l'Angola
1967	THYS v. d. AUDENAERDE	The freshwater fishes of Fernando Poo
1971	ROMAN	Peces de Rio Muni, Guinea Ecuatorial
1976	BELL-CROSS	The Fishes of Rhodesia
1981, 1986, 1991	DAGET <i>et al.</i>	Check-list of the freshwater fishes of Africa
1990-92	LÉVÊQUE, PAUGY et TEUGELS	Faune des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest
1992	ECCLES	The freshwater fishes of Tanzania
1992	TEUGELS, McGEHEE et KING	Fishes of the Cross River Basin
1993	SKELTON	A complete guide to the freshwater fishes of Southern Africa
1993	MAMONEKENE et TEUGELS	Faune des poissons d'eaux douces de la réserve de la biosphère de Dimonika (Mayombé, Congo)

les poissons des lacs de cratère du sud-ouest du pays, récoltés en 1948 par le Britannique P.I.R. Maclaren.

Les premiers échantillons de l'Ogôoué, récoltés par R.B.N. Walker en 1866, ont été étudiés par le Britannique A. Günther du British Museum. Par la suite, ce fleuve fut exploré par Savorgnan de Brazza, en 1874, qui déposa d'importantes collections au Muséum d'histoire naturelle de Paris où elles furent étudiées par Sauvage, lequel publia le premier inventaire ichthyologique de l'Ogôoué (SAUVAGE, 1880). Enfin, n'oublions pas M. Kingsley qui en 1895 arriva sur les bords de l'Ogôoué pour étudier les civilisations du Gabon, mais qui fit également la collecte de 65 espèces de poissons (46 n'étaient alors pas connues). J. Pellegrin poursuivit ce travail. Sur les bassins côtiers du Congo, les premières récoltes furent réalisées en 1929 par le Français Baudon et déposées au Muséum de Paris où elles furent également examinées par J. Pellegrin.

Pour la basse Guinée (Cameroun, Gabon, Congo), on ne dispose pas encore d'une révision complète de la faune mais diverses contributions partielles et récentes sont disponibles : AMIET *et al.*, 1987 ; DAGET, 1978, 1979 ; DAGET et DEPIERRE, 1980 ; ROMAN, 1971 ; MBEGA et TEUGELS, 2003, THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1966, 1967 ; TEUGELS *et al.*, 1992 ; TEUGELS et GUÉGAN, 1994 ; MAMONEKE et TEUGELS, 1993. Un inventaire de la faune du N'Tem a été néanmoins publié (KANDEM TOHAM, 1998) et une faune actualisée des eaux douces et saumâtres de basse Guinée est actuellement sous presse (TEUGELS G.G., STIASSNY M.L.J., HOPKINS C.D. (eds.) : *Guide to the Fishes of west-Central Africa*. Paris, IRCD Éditions).

Congo

La situation est beaucoup moins favorable pour le Congo, pour lequel Boulenger (1901) proposa un premier inventaire. Les contributions importantes au cours de la première moitié du xx^e siècle furent celles de NICHOLS et GRISCOM (1917), FOWLER (1936) et POLL (1938). Elles furent suivies après la Seconde Guerre mondiale d'importantes contributions régionales, comme celles de BANISTER et BAILEY (1979), DE KIMPE (1964), GOSSE (1963, 1966, 1968), MATTHES (1964), POLL (1967, 1976), POLL et GOSSE (1963). On dispose de nombreuses collections pour le bassin du Congo et il est urgent de synthétiser et d'actualiser l'information disponible (TEUGELS et GUÉGAN, 1994) car ce travail n'a pas été fait pour ce bassin le plus important d'Afrique.

Angola

L'Angola, malgré le travail de POLL (1967), est une zone encore mal connue dans laquelle de nombreuses découvertes restent à faire.

Afrique de l'Est

La faune des grands lacs d'Afrique de l'Est est en grande partie constituée d'espèces endémiques (LOWE-McCONNELL *et al.*, 1994). Pour le lac Victoria, on trouvera des informations taxinomiques dans BAREL *et al.* (1977), GREENWOOD (1980, 1981), OIJEN (1991, 1996), OIJEN et WITTE (1996), WITTE et OIJEN (1990). Pour le lac Tanganyika, les principales sources sont BRICHARD (1989), COULTER (1991), DE VOS et SNOEKS (1994) et POLL (1986). Pour le lac Malawi, on consultera KÖNINGS (1990), ECCLES et TREWAVAS (1989), DUPONCHELLE et RIBBINK (2000), pour le lac Kivu, SNOEKS (1994) et, pour le lac Rukwa, SEEGER (1996).

Zambèze

La faune du Zambèze est relativement pauvre et assez bien connue avec les travaux de JUBB (1965, 1967), BELL-CROSS (1972, 1976), GAIGHER et POTT (1972), BRUTON et KOK (1980), SKELTON *et al.* (1985), JACKSON (1986) et SKELTON (1994).

Côte orientale de l'Afrique

Pour la côte orientale de l'Afrique, ECCLES (1992) a publié une synthèse des connaissances actuelles et un inventaire raisonné a été proposé par SKELTON (1994).

Afrique du Sud

En Afrique du Sud, c'est avec l'expédition de Burchell (1811-1812), dont les résultats furent publiés en 1822, que débute l'inventaire des poissons d'eau douce. A. Smith, responsable du musée de Cape Town construit dans les années 1820, effectue des missions à l'intérieur du pays entre 1834 et 1836, et publie entre 1840 et 1845 les résultats de ses récoltes qui comprennent plusieurs espèces de poissons. Durant cette période, l'Allemand Wilhelm Peters effectue une expédition dans ce qui est actuellement le Mozambique et décrit de nombreuses espèces. En 1861, le consul de France au Cap, F. Castelnau, décrit 21 espèces de poissons dont certaines provenant de l'Okavango. Plusieurs autres scientifiques européens, dont l'Autrichien F. Steindachner, le Hollandais M. Weber, les Britanniques A. Günther et G. Boulenger, font également d'importantes contributions à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle. G.D.F. Gilchrist et W.W. Thompson, du South African Museum, furent les premiers scientifiques résidents qui travaillèrent sur les poissons d'eau douce et produisirent un premier catalogue entre 1913 et 1917. Leurs successeurs, K. BARNARD (1943), puis R. Jubb, après la Seconde Guerre mondiale, poursuivirent l'inventaire des espèces avec la publication par JUBB en 1967 de l'ouvrage *Freshwater Fishes of Southern Africa*. L'ouvrage de SKELTON (1993) est une synthèse actualisée des connaissances sur cette faune assez pauvre où dominent les Cyprinidae.

Madagascar

La faune malgache est surtout constituée d'espèces d'origine marine (PELLEGRIN, 1933; ARNOULT, 1959; KIENER, 1963; STIASSNY et RAMINOSOA, 1994). Si l'on exclut les espèces qui ne pénètrent qu'épisodiquement en eau douce, le nombre d'espèces connues est de l'ordre d'une soixantaine (DE RAHM, 1996; SPARKS et STIASSNY, 2003).

Révisions par groupes taxinomiques

Un certain nombre de groupes taxinomiques ont fait l'objet de révisions à l'échelle du continent africain. On mentionnera parmi les principaux travaux :

- Mormyridae : phylogénie de la famille (LAVOUÉ, 2001) ;
- Alestidae : *Alestes* et *Brycinus* (PAUGY, 1986), *Hydrocynus* (PAUGY et GUÉGAN, 1989 ; HUBERT *et al.*, 2005) ;
- Cyprinidae : Neobolines (HOWES, 1984), *Labeo* (REID, 1985) ;
- Claroteidae : *Chrysichthys* (RISCH, 1986), *Auchenoglanis* et *Parauchenoglanis* (TEUGELS *et al.*, 1991), Bagridae (MO, 1991) ;
- Schilbeidae : *Schilbe* (DE VOS, 1984 ; 1995) ;

DES POISSONS SUR SITES

Généralistes faune et flore

ITIS : Integrated taxonomic information system
<http://www.itis.usda.gov/>

The goal is to create an easily accessible database with reliable information on species names and their hierarchical classification.

ToL: Tree of life <http://tolweb.org/tree/>

The goal is to provide a uniform and linked framework in which to publish electronically information about the evolutionary history and characteristics of all groups of organisms

Species 2000 <http://www.sp2000.org/>

Species 2000 is a "Federation" of database organisations working closely with users, taxonomists and sponsoring agencies. Its thrust of the Species 2000 plan is to create an array of participant global species databases covering each of the major groups of organisms.

Plus spécifiquement pour les poissons

FishBase <http://www.fishbase.org>

Pour la France accès direct <http://ichthonb1.mnhn.fr>

FishBase is a relational database which provides a global information system with all you ever wanted to know about fishes.

Catalog of Fish

<http://www.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/>

Treated in the "Catalog of Fishes" are about 56,000 described species and subspecies (= species) of fishes, about 10,600 genera and subgenera (= genera) of fishes, and about 21,700 references.

Cloffa

NHM Fish Group Electronic Register

<http://internet.nhm.ac.uk/cgi-bin/perth/fish/>

A database of over 128,000 records of fishes in the Collection of the Natural History Museum (BMNH). This database is a work in progress.

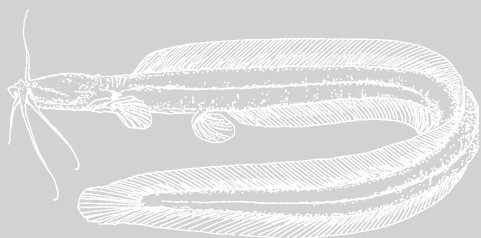
Catalogue des poissons (MNHN)

<http://www.mnhn.fr/museum/office/science/science/ColEtBd/bdCollections/bdCollections/catalogue.xsp?SIGLE=ichthyologie&idx=0&nav=liste>

- Mochokidae : *Synodontis* (POLL, 1971), *Microsynodontis* (NG, 2004) ;
- Clariidae : *Clarias* (TEUGELS, 1986) et *Heterobranchus* (TEUGELS *et al.*, 1990) ;
- Malapteruridae : *Malapterurus* description de 11 espèces nouvelles et *Paradoxoglanis* d'un genre nouveau et de 3 espèces nouvelles (NORRIS, 2002)
- Cichlidae : *Oreochromis* et *Sarotherodon* (TREWAVAS, 1983), *Tylochromis* (STIASSNY, 1989) ;
- Cyprinodontiformes : Poeciliidae (GHEDOTTI, 2000), Aplocheilidae (HUBER, 1999) ;
- Mastacembelidae : *Aethiomastacembelus*, *Caecomastacembelus* (VREVEN, 2001) ;
- Channidae : *Parachanna* (BONOU et TEUGELS, 1985).

Désormais, il est possible de suivre « en direct », l'évolution de la connaissance des faunes en consultant des sites spécialisés et fiables. Nous en donnons ci-dessus les principaux.

D*istribution
géographique
et affinités des poissons
d'eau douce africains*



L'étude de la distribution géographique des poissons africains (ou zoogéographie) a suscité de nombreux travaux depuis le début du siècle et les idées ont beaucoup évolué en fonction des progrès réalisés dans les inventaires régionaux et la connaissance taxinomique (voir p. 45). On s'est également interrogé sur les conditions de mise en place de ces faunes (biogéographie), ainsi que sur leurs affinités avec les ichtyofaunes présentes sur d'autres continents. Si de nombreuses interrogations subsistent, nos connaissances, qui ont néanmoins beaucoup progressé au cours de ces dernières années, permettent d'expliquer, en grande partie, les situations observées.

Les provinces ichtyologiques

La faune ichtyologique n'est pas répartie de manière homogène sur l'ensemble du continent africain. La distribution actuelle est le résultat de divers facteurs :

- l'histoire climatique et les événements géologiques qui ont modelé le réseau hydrographique actuel et qui ont rendu possibles dans le passé des interconnexions entre bassins ou, au contraire, l'isolement temporaire ou définitif de certains systèmes aquatiques ;
- les phénomènes de spéciation qui dépendent de la durée de l'isolement hydrographique et du potentiel évolutif des espèces ;
- la taille du bassin hydrographique ;
- la diversité des habitats aquatiques disponibles pour les poissons, qui va déterminer la composition des peuplements observés.

Sur la base de la distribution des différentes familles et espèces de poissons (tabl. IX), les ichthyologues reconnaissent actuellement l'existence de dix grandes provinces ichtyologiques, hébergeant des peuplements caractéristiques (LÉVÊQUE, 1997 a) (fig. 21) :

- le Maghreb a une faune très pauvre, ayant peu d'affinités avec la faune tropicale et composée essentiellement des Cyprinidae (DOADRIO, 1994) ;
- la province nilo-soudanienne s'étend de la côte atlantique jusqu'à celle de l'océan Indien et couvre les grands bassins fluviaux du Nil, du Tchad, du Niger,

Époque										
Période								Trias	Jurassique	Crétacé
Ère	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)	
10 ^e années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

TABEAU IX

Présence/absence des familles de poissons appartenant aux groupes « primaire » et « secondaire » dans les provinces ichtyologiques africaines (définies sur la figure 21).
Abréviations pour les provinces : Maghreb (Mag) ; nilo-soudanienne (Nilo-Soudan) comprenant les secteurs éburnéo-ghanéen (EG), nilotique (Nilo), abyssinien (Aby) ; haute Guinée (HG) ; basse Guinée (BG) ; Congo (Co) ; Zambèze (Zz) ; Angola (Ang) ; côte orientale (Ori) ; Cap (Cap) ; Madagascar (Mad).
?: incertitude.

	Nilo-Soudan											
	Mag	EG	Nilo	Aby	HG	BG	Co	Zz	Ang	Ori	Cap	Mad
Protopteridae												
Polypteridae												
Denticipidae												
Osteoglossidae												
Pantodontidae												
Notopteridae												
Mormyridae												
Gymnarchidae												
Kneriidae												
Phractolemidae												
Hepsetidae												
Alestidae												
Distichodontidae												
Citharinidae												
Cobitidae												
Bagridae												
Claroteidae												
Schilbeidae												
Amphiliidae												
Clariidae												
Malapteruridae												
Mochokidae												
Cyprinodontiformes												
Channidae												
Synbranchidae					?							
Nandidae					?							
Cichlidae												
Anabantidae												
Mastacembelidae												
Nombre de familles	4	21	24	5	20	27	24	17	14	16	3	2

Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque
		Tertiaire			Quaternaire		Période
		Cénozoïque					Ère
→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		10 ⁶ années

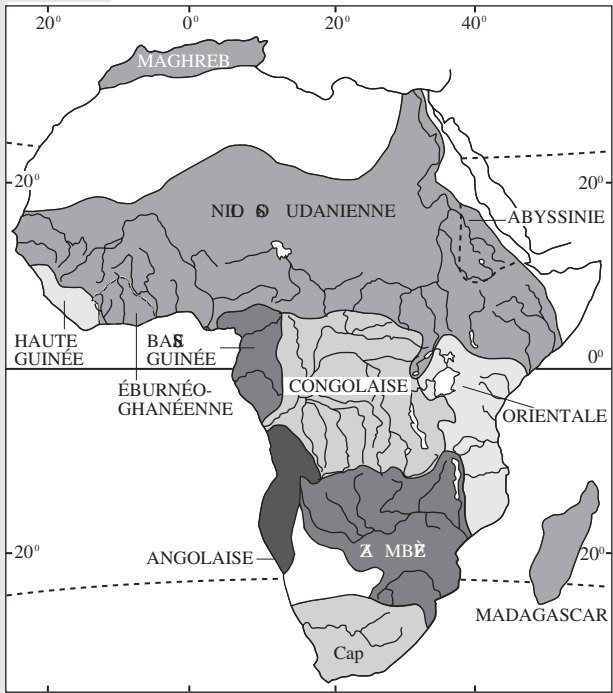


FIGURE 21
Les grandes provinces
ichthyologiques en Afrique
(d'après LÉVÊQUE, 1997 a).

de la Volta, du Sénégal, de la Gambie, ainsi que la rivière Cross au sud-ouest (LÉVÊQUE *et al.*, 1991 ; PAUGY *et al.*, 1994) ; historiquement, le lac Victoria appartient également à cette province caractérisée par la présence d'un grand nombre de familles, à l'intérieur de laquelle on peut distinguer une sous-province éburnéo-ghanéenne à l'ouest, caractérisée par quelques espèces

endémiques (TEUGELS *et al.*, 1988), et une sous-province abyssinienne à l'est qui est appauvrie par rapport aux autres (HUGUENY et LÉVÊQUE, 1994) ;

■ la haute Guinée comprend l'ensemble des bassins côtiers depuis la rivière Kogon, en Guinée, jusqu'à la rivière Nipoué à la frontière de la Côte-d'Ivoire et du Liberia ; dans l'ensemble, les familles de poissons représentées sont sensiblement les mêmes que celles de la zone nilo-soudanienne, mais la composition spécifique de la faune est très différente et se rapproche en partie de celle de la basse Guinée et du Congo (LÉVÊQUE *et al.*, 1989 ; PAUGY *et al.*, 1989, 1994) ;

■ la basse Guinée, qui couvre les rivières côtières du Cameroun et du Gabon, jusqu'à l'embouchure du Congo, a également une faune riche et variée (TEUGELS *et al.*, 1992 ; MAMONEKE et TEUGELS, 1993) ;

■ la province congolaise comprend l'ensemble du bassin du fleuve Congo, y compris les lacs Kivu et Tanganyika ; sa faune est la plus riche du continent, mais est encore assez mal connue aussi bien en ce qui concerne la systématique que la distribution des espèces ;

■ la province angolaise comprend les rivières côtières de l'Angola et héberge une ichthyofaune caractéristique (POLL, 1967) qui est vraisemblablement aussi la plus mal connue du continent ;

■ la province du Zambèze, qui inclut les bassins du Zambèze et de l'Okavango, a une faune ichthyologique modérément riche (JACKSON, 1986 ; SKELTON, 1994) ;

Époque										
Période								Trias	Jurassique	Crétacé
Ère	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)						Mésozoïque (ex-Secondaire)		
10 ⁶ années	380 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

TABLEAU X

Composition de la faune ichtyologique dans des rivières représentatives des grandes provinces ichtyologiques. Nil, Chari et lac Tchad (Tcha), Niger et Volta d'après LÉVÊQUE *et al.*, 1991 ; Konkouré (Konk) d'après LÉVÊQUE *et al.*, 1989 ; Jong d'après PAUGY *et al.*, 1989 ; Sassandra (Sass) et Bandama (Band) d'après TEUGELS *et al.*, 1988 ; estimations pour la Sanaga (Sana) et l'Ogôoué (Ogou) et le Congo d'après le Cloffa (DAGET *et al.*, 1984, 1986 a, 1991) ; Ruaha d'après ECCLES, 1992 ; Zambèze (Zamb) d'après JACKSON, 1986 ; Orange-Vaal (Oran) d'après SKELTON, 1986. Provinces : NS : nilo-soudanienne ; HG : haute Guinée ; EG : province éburnéo-ghanéenne ; BG : basse Guinée ; PO : orientale ; Co : congolaise ; Zz : Zambèze. int : introduite ; * non vérifié donc incertitude.

Bassins Provinces	Nil NS	Tcha NS	Niger NS	Volt NS	Konk HG	Jong HG	Sass EG	Band EG	Sana BG	Ogo BG	Ruaha PO	Congo Co	Zamb Zz	Oran Cap
Familles														
Dasyatidae			1									1		
Protopteridae	2	1	1	1				1		1		3	1	
Polypteridae	3	3	4	3	1		1	1	1	1		9		
Anguillidae	1										1		4	1
Denticipidae			1											
Clupeidae	1		5	3			1	1	*			13	3	
Osteoglossidae	1	1	1	1				int				1		
Pantodontidae			1							*		1		
Notopteridae	1	1	2		1	2		1	1	1		2		
Mormyridae	15	14	27	16	10	13	8	10	15	22	6	109	10	
Gymnarchidae	1	1	1	1										
Cromeridae	1		1	1										
Kneriidae										1		15	4	
Phractolemidae			1									1		
Hepsetidae		1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	
Alestidae	8	11	16	15	4	7	7	8	12	14	6	55	8	
Distichodontidae	7	10	14	8	1	4	3	4	3	14	3	48	2	
Citharinidae	2	3	4	3			1	1			1	3	4	
Cyprinidae	25	23	35	24	16	13	17	18	26	22	16	128	45	8
Cobitidae	1													
Bagridae	6	5	10	7	4	5	3	3	11	8	2	45	3	1
Schilbeidae	5	5	5	6	2	2	2	3	5	5	3	13	3	
Amphiliidae	1	1	5	3	4	2	1	1	1	8	1	25	1	
Clariidae	7	8	14	7	4	5	3	7	9	8	1	28	8	
Malapteruridae	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1		2	1	
Mochokidae	15	12	26	13	8	5	5	3	5	6	6	8	10	
Ariidae			3	1										
Cyprinodontidae	7	8	23	9	8	8	6	10	15	41	5	59	8	
Channidae	1	1	2	1		1	1	1	1	1		2		
Centropomidae	2	1	1	1	1	1	1	1	1			1		
Synbranchidae														
Nandidae			1							1				
Gobiidae			3	?		1	1	3			1	3	2	
Eleotridae	1	1	5	1	3	3	1	1		1	1	4		
Cichlidae	10	10	17	9	15	16	8	9	7	17	3	90	28	
Anabantidae	2	4	4	1	1	1	1	1	3	4		15	2	
Mastacembelidae		1	3	1	1	3	1	1	6	6	1	23	2	
Tetraodontidae	1	1	1	1								4	?	
Cynoglossidae			1									1		
Soleidae			1											
Nombre de familles	27	25	36	27	19	20	22	24	20	23	16	31	21	3
Nombre d'espèces	127	128	243	139	85	94	76	90	124	185	60	787	149	10

Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque
		Tertiaire				Quaternaire	Période
			Cénozoïque				Ère
→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		10 ⁶ années

- ▀ la province de la côte orientale englobe les bassins côtiers allant du fleuve Juba au nord jusqu’au Zambèze au sud (ECCLES, 1992 ; SKELTON, 1994) ;
- ▀ la province du Cap possède une faune assez pauvre à dominance de Cyprinidae (SKELTON, 1994) ;
- ▀ la province malgache a également une faune ichtyologique assez pauvre et fortement endémique (KIENER, 1963 ; STIASSNY et RAMINOSOA, 1994).

En termes de diversité et de richesse spécifique, la composition de l’ichtyofaune de bassins hydrographiques appartenant aux différentes ichtyoprovinces (tabl. X) montre que quelques familles ont une vaste répartition et une plus grande importance relative : Mormyridae, Cyprinidae, Mochokidae, Cichlidae. Chacun des grands lacs d’Afrique de l’Est (Victoria, Tanganyika, Malawi, Kivu, et dans une moindre mesure d’autres lacs de la vallée du Rift) héberge un ensemble d’espèces qui lui est propre. Le terme « essaim d’espèces » (*species flocks*) est parfois utilisé pour ces groupes monophylétiques d’espèces voisines coexistant dans un même milieu. Ces grands lacs sont des sites uniques et privilégiés, que l’on a pu comparer à des laboratoires naturels pour l’étude de la spéciation. Il n’y a pas de situation comparable en Amérique du Sud où la famille des Cichlidae est également représentée.

Les grands lacs hébergent en outre une faune ichtyologique plus ou moins diversifiée (tabl. XI) dont l’origine dépend des réseaux hydrographiques avec lesquels ils sont ou ont été en connexion : Nil pour le lac Victoria, Congo pour le Tanganyika, Zambèze pour le Malawi. Dans le lac Tanganyika en particulier, des essaims d’espèces existent également pour d’autres groupes que les Cichlidae : Mastacembelidae, Clariidae (*Chrysichthys*) et Mochokidae (*Synodontis*) (DE VOS et SNOEKS, 1994).

Affinités intercontinentales des poissons africains

La faune ichtyologique africaine comprend des éléments qui sont communs avec l’Amérique du Sud (Alestidae, Cyprinodontiformes) ou l’Asie du Sud-Est (Notopteridae, Bagridae, Clariidae, Schilbeidae, Channidae). Pourquoi certaines familles ont-elles une vaste répartition mondiale et peuplent-elles en particulier des continents dorénavant très éloignés les uns des autres ? L’explication de ce type de distribution géographique est à rechercher à la fois dans l’histoire géologique de la Terre et dans l’histoire de l’évolution des poissons.

En effet, à la fin du Trias, il y a environ 200 millions d’années, tous les continents qui existent aujourd’hui étaient réunis les uns aux autres et ne formaient qu’un seul « supercontinent », la Pangée, le sud s’appelait le Gondwana et le nord la Laurasie (fig. 22). Au milieu du Jurassique (il y a environ 150-160 millions d’années), le Gondwana commence à se séparer en deux parties : une partie orientale (Madagascar, Indes, Australie) et une partie occidentale (Afrique,

Époque											
Période	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé	
Ère	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)		
10 ^e années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65	

TABLEAU XI

Composition de la faune ichthyologique des grands lacs d'Afrique de l'Est.
Les données pour les Cichlidae sont tirées du Cloffa IV (DAGET *et al.*, 1991).
Pour les autres espèces : COULTER, 1991 a (lac Tanganyika) ;
RIBBINK et ECCLES, 1988 (lacs Malawi et Victoria) ; LÉVÊQUE *et al.*, 1991 (lac Turkana).
int = introduite.

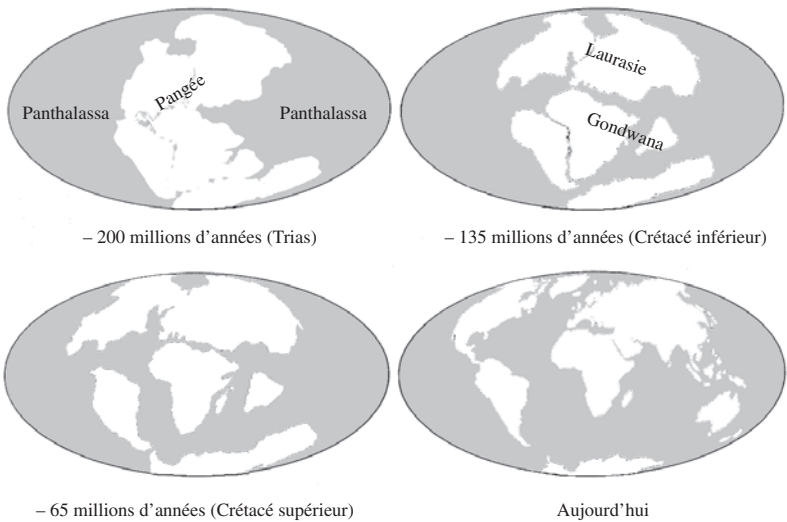
Familles	Lacs	Tanganyika		Malawi		Victoria		Kivu		Turkana	
		Nbre esp.	Nbre gen.	Nbre esp.	Nbre gen.	Nbre esp.	Nbre gen.	Nbre esp.	Nbre gen.	Nbre esp.	Nbre gen.
Protopteridae		1	1			1	1				
Polypteridae		2	1							2	1
Anguillidae				1	1						
Clupeidae		2	2					1 int			
Osteoglossidae										1	1
Mormyridae		6	6	5		7				2	2
Gymnarchidae										1	1
Kneriidae		1	1								
Alestidae		7	5	1	1	2	1			9	4
Distichodontidae		3	1							1	1
Citharinidae		1	1							1	1
Cyprinidae		35	8	10		12		3	2	10	6
Bagridae/Claroteidae		17	7	1	1	2				4	3
Schilbeidae		2	1			1	1			1	1
Amphiliidae		2	1							1	1
Clariidae		6	4	13		6		2	1	2	2
Malapteruridae		1	1							1	1
Mochokidae		9	2	1		2				3	2
Cyprinodontiformes		2	2	1 ?		3				2	1
Centropomidae		4	1			1 int				2	1
Cichlidae		176 +	54	28 +	53	124	8	14	3	7	5
Anabantidae		1	1			1					
Mastacembelidae		12	2	1		1	1				
Tetraodontidae		1	1							1	1
TOTAL		291 +	103	322 +	56	162	11	20	6	51	35

Amérique du Sud). Cette séparation s'achèvera vers le milieu du Crétacé (environ 100 millions d'années). C'est également au début du Crétacé (125 millions d'années) que l'Amérique du Sud commence à se séparer de l'Afrique, et cette séparation est achevée vers la fin du Crétacé (90-80 millions d'années). Au début de l'Éocène, il y a 40 millions d'années, l'Afrique qui est encore réunie à l'Arabie devient une île. L'Inde vient s'ancrer au continent asiatique durant l'Éocène, provoquant la surrection de l'Himalaya. Enfin, au Miocène, il y a environ 17 millions d'années, l'Afrique et l'Arabie entrent en contact avec le continent asiatique au niveau de la Turquie et de l'Iran.

Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque
		Tertiaire				Quaternaire	Période
			Cénozoïque				Ère
→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		10 ⁶ années

FIGURE 22

Reconstitution
des emplacements
des masses
continentales depuis
l'ère secondaire
(d'après CLOUD,
1978).

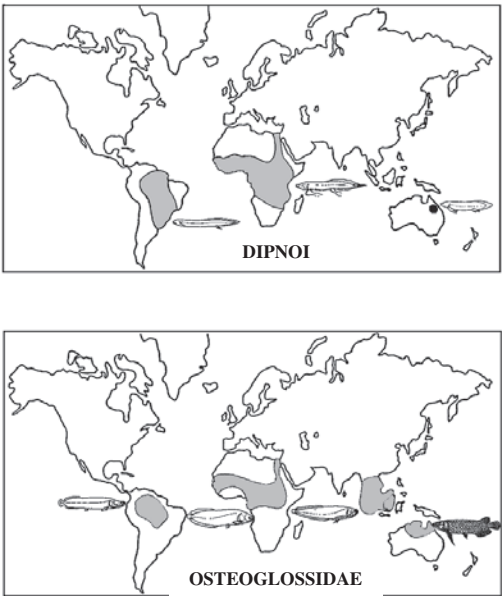


Les spécialistes considèrent que la majorité des grands groupes de taxons (de rangs ordinal et familial) qui composent les faunes ichtyologiques continentales actuelles, sont en place à la fin du Crétacé quels que soient les continents considérés. De ce point de vue, Amérique du Sud et Afrique se ressemblent tout en montrant des histoires quelque peu différentes (Maisey, 2000). L'étude des fos-

siles a montré qu'une partie de la faune ichtyologique africaine était déjà différenciée au milieu du Jurassique c'est-à-dire au début de la fragmentation du Gondwana. Des représentants de certaines familles de poissons qui peuplaient les divers continents qui se sont par la suite isolés les uns des autres, ont pu ainsi subsister et évoluer de manière indépendante. C'est ainsi que l'on explique l'existence de familles ayant une large répartition au niveau mondial. D'autres comme les

FIGURE 23

Distribution mondiale
des Dipnoi
et des
Osteoglossidae.



Époque	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé
Période	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)		
Ère	Précambrien									
10 ⁶ années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

Polypteridae et les Lepisosteidae ont suivi des histoires différentes (voir encadré « Les Polyptères »).

L'exemple de la famille des Osteoglossidae est un des mieux connus (fig. 23). Elle comprend à l'heure actuelle une espèce africaine (*Heterotis niloticus*), trois espèces sud-américaines (*Arapaima gigas*, *Osteoglossum bicirrhosum* et *O. ferreirai*) ainsi qu'un genre (*Scleropages*) que l'on trouve en Australie (*S. jardinii* et *S. leichardti*) et en Asie du Sud-Est (*S. formosus*). Des fossiles appartenant à cette famille ont également été découverts en Asie et en Amérique du Nord (GAYET et MEUNIER, 1998).

Chez les Dipnoi (fig. 23), la famille des Protopteriidae est également représentée en Afrique par quatre espèces vivantes de *Protopterus*, et la famille voisine des Lepidosirenidae par une espèce sud-américaine (*Lepidosiren*). À ce groupe, on peut rattacher la famille des Ceratodidae représentée par une espèce vivant en Australie, et de nombreux fossiles de Protoptères ont été identifiés dans différentes parties du monde, tout particulièrement en Amérique du Sud et en Afrique.

La distribution de la famille des Cichlidae (fig. 24) est également tout à fait conforme à une origine gondwanienne : Afrique, Madagascar, Inde, Amérique du Sud et centrale. Des restes fossiles sont également connus en Europe. L'ordre des Characiformes est généralement considéré comme le plus primitif parmi les Ostariophysiens. Quatre familles sont connues en Afrique et

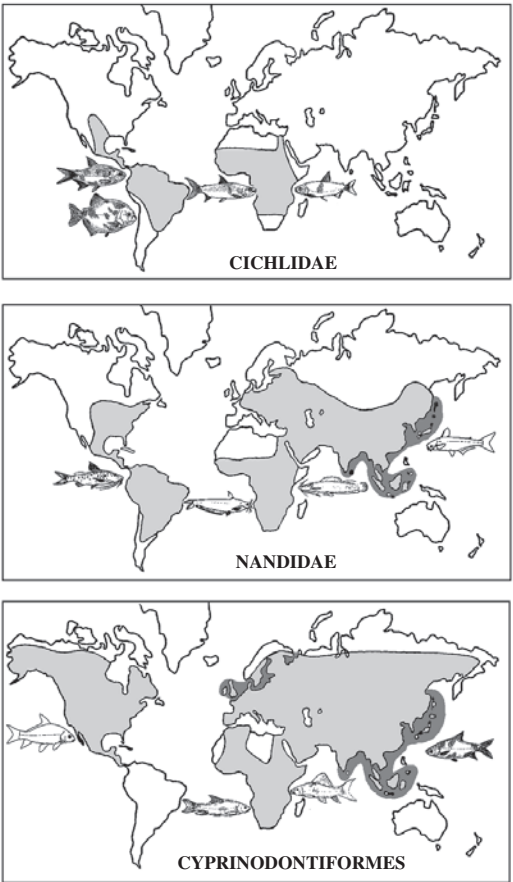
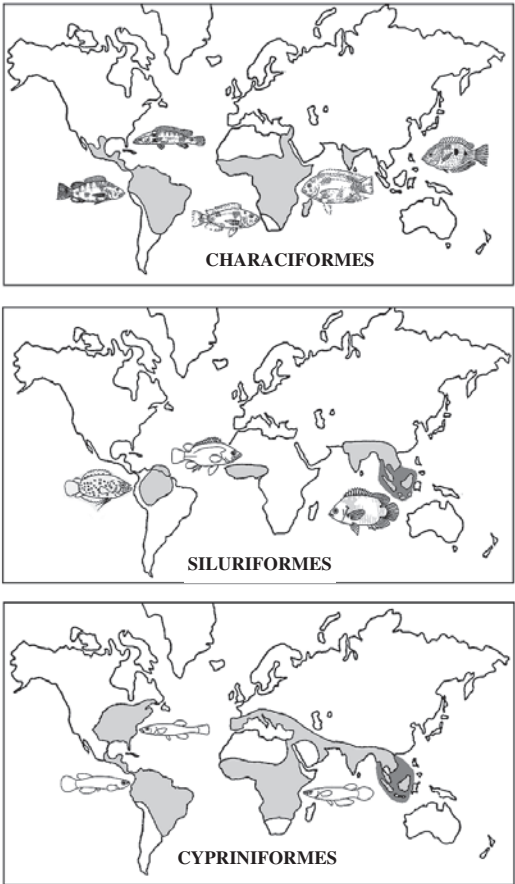


FIGURE 24
Distribution mondiale des Cichlidae, des Nandidae
et des Cyprinodontiformes.

	Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque Période Ère
	Tertiaire					Quaternaire		
	Cénozoïque							
	→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		10 ⁶ années

FIGURE 25

Distribution mondiale
des Characiformes,
des Siluriformes
et des
Cypriniformes.



quinze en Amérique du Sud, mais une seule, la famille des Alestidae, est commune aux deux continents (fig. 25). Des Characiformes fossiles sont connus d'Europe (Serrasalminae), mais on ne sait pas pour quelles raisons ils n'ont pas survécu et ne se sont pas répandus en Asie ou en Amérique du Nord.

Les Siluriformes (fig. 25) sont présents sur les différents continents, mais alors que trois familles (Bagridae, Clariidae, Schilbeidae) (fig. 26) sont communes à l'Afrique et l'Asie, il n'y a pas de familles communes entre l'Afrique et l'Asie d'une part et l'Amérique du Sud d'autre part. Leur origine, ainsi que celle des Cypriniformes (fig. 25), est encore sujette à discussion.

La dérive des continents explique que la faune ichthyologique du sous-continent indien soit très proche de celle de l'Afrique et qu'il y ait pour certains groupes de fortes ressemblances morphologiques. On observe en particulier que la famille des Notopteridae (fig. 26) est représentée en Afrique par deux espèces à large distribution : *Xenomystus nigri* et *Papyrocranus afer*, cette dernière ressemblant superficiellement au genre asiatique *Notopterus* représenté par quatre espèces en Asie du Sud.

D'autres familles ont une distribution limitée à l'Afrique et à l'Inde : des familles appartenant à l'ordre des Siluriformes (Bagridae, Schilbeidae, Clariidae), mais également les Mastacembeloidei (fig. 26) ou poissons serpents, certains groupes de Cyprinidae, des familles appartenant à l'ordre des Perciformes (les Channidae avec le genre *Parachanna* en Afrique et les genres *Channa*, *Micro-*

Époque	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé
Période	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)		
Ère	Précambrien									
10 ^e années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

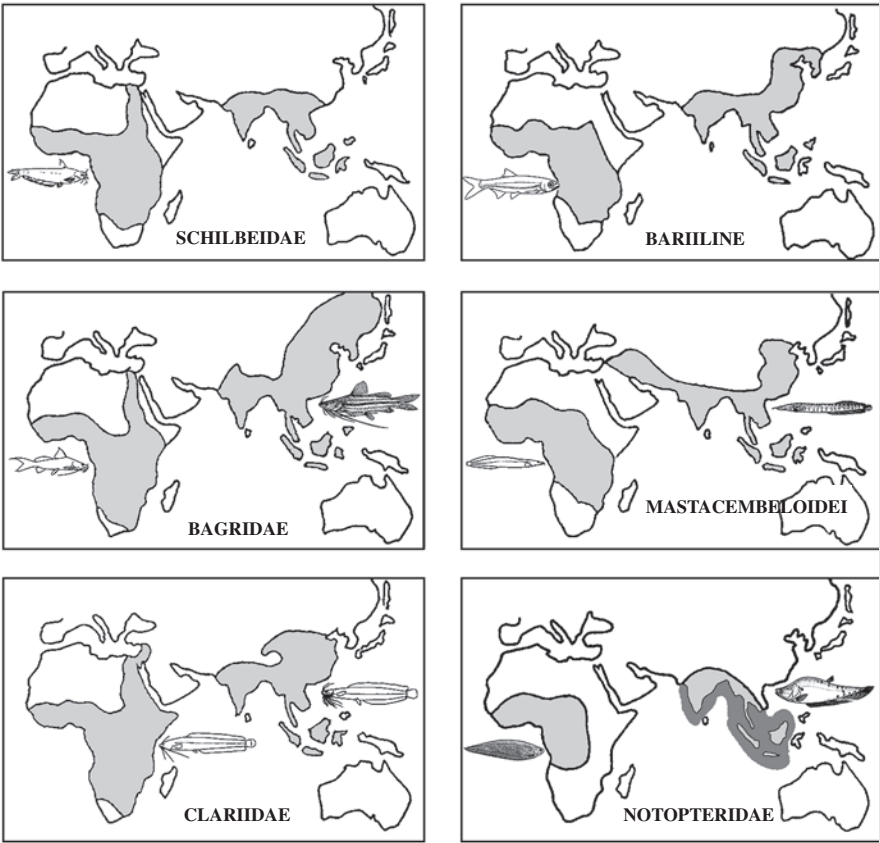


FIGURE 26
Distribution mondiale
des Schilbeidae,
des Bagridae,
des Clariidae,
des Bariiline,
des Mastacembeloidei
et des Notopteridae.

pletés et *Ophicephalus* en Asie méridionale), les Anabantidae, avec les genres africains *Ctenopoma* et *Sandelia* et les espèces asiatiques de la famille des Belontiidae.

Reconstruire le passé à partir des fossiles

Les restes fossiles de poissons africains sont peu nombreux et inégalement répartis géographiquement (beaucoup d'informations proviennent de la vallée du Nil). Toutefois, un certain nombre de gisements fossilifères assez riches et relativement anciens (Crétacé) permet de jalonner quelque peu l'histoire ichtyologique continentale de l'Afrique (Égypte, Soudan, Niger, Maroc) ; mais l'Afrique de l'Ouest et l'Afrique du Sud restent très pauvres en fossiles. L'information que l'on peut en tirer pour l'étude de l'évolution et de la distribution des espèces est donc réduite, d'autant que l'identification des restes fossiles ne dépasse pas en général le niveau du genre.

Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque
		Tertiaire				Quaternaire	Période
		Cénozoïque					Ère
→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		10 ⁶ années

LES POLYPTÈRES (par François MEUNIER)

Des Polyptères américains !

D'origine incertaine (probablement proches des Palaeonisciformes), les Polyptères ont longtemps été considérés comme des poissons typiquement africains. En effet, les espèces actuelles sont affiliées aux régions tropicales du continent et les fossiles, limités à des restes épars non connectés (écailles, vertèbres et rayons de pinnules, fragments crâniens), se répartissaient, jusqu'à la fin des années 1980, uniquement dans divers gisements d'âge tertiaire et crétacé moyen (GREENWOOD, 1972, 1984), recouvrant leur zone de distribution géographique actuelle ; une seule mention, en Tunisie (GREENWOOD, 1974), est nettement à l'extérieur. Le seul Polyptère fossile complet connu en Afrique a été trouvé au Tchad, il y a très peu de temps, dans un gisement fossilifère récent âgé de 7 millions d'années (OTERO *et al.*, 2005). Le point d'interrogation que représentait, d'une part, l'origine de ce groupe de poissons et, d'autre part, son histoire géologique, a donc été très longtemps le résultat de cette pauvreté de la documentation fossile. En fait, des études récentes, basées essentiellement sur les techniques paléohistologiques et de microscopie électronique à balayage ont quelque peu révolutionné ces conceptions classiques (bien établies). Tout d'abord, en 1986, des écailles, des vertèbres et des rayons de pinnules étaient décrits dans un gisement du Niger à In Becetem, d'âge sénonien, soit il y a environ 75 millions d'années, ce qui repoussait donc de façon substantielle leur ancienneté (la plupart des restes fossiles étaient de la fin du Tertiaire). Le grande surprise fut la découverte, en 1991, dans plusieurs gisements fossilifères boliviens (Amérique du Sud) datant de la fin du Crétacé-début Tertiaire, de restes incontestables de Polypteridae (GAYET et MEUNIER, 1991). Il s'agit d'écailles dont la structure est en tous points comparable à celle d'écailles de Polyptères actuels ou des fossiles africains, avec, notamment, la présence entre la dentine et la plaque basale osseuse d'un contreplaqué orthogonal caractéristique. De plus, ces écailles

sont accompagnées de rayons de pinnules et de vertèbres dont la morphologie et les caractéristiques histologiques sont typiques des Polypteridae. Ces gisements étant situés dans les zones ouest du bouclier brésilien, il restait un énorme hiatus entre ces sites et les provinces africaines. Il a été supprimé en 2001 avec la découverte d'écailles, de pinnules et de vertèbres de Polypteridae (DUTRA et MALABARBA, 2001), à l'est du Brésil, plus précisément dans un gisement paléontologique albien-cénomarien (100 millions d'années) de l'état du Maranhão (à l'est de l'embouchure de l'Amazonie).

Une origine américaine ou africaine ?

Les Polyptères étant des espèces typiquement dulçaquicoles et les restes boliviens étant localisés dans des sédiments continentaux, cette découverte implique que l'origine de cette famille d'Ostéichthyens est antérieure à l'ouverture de l'océan Atlantique sud, quand Amérique du Sud et Afrique étaient encore en connexion, soit il y a plus de 110 millions d'années (fig. 20). En outre, à cette époque, les Polypteridae américains avaient probablement une morphologie proche de celle des Polyptères actuels puisque les espèces boliviennes avaient aussi des pinnules. Malheureusement, aucun des fossiles américains, comme la plupart des fossiles africains, ne possède d'éléments squelettiques en connexion et les os du crâne, trop rares et (ou) incomplets, ne permettent pas d'effectuer une reconstitution des animaux. Malgré tout, on pouvait imaginer que, peut-être, les ancêtres de la famille des Polypteridae étaient « américains » ! Toutefois, tout récemment plusieurs fossiles assez bien conservés (SERENO *et al.*, 1996) et constitués des éléments squelettiques en connexion ont été trouvés dans un gisement fossilifère du Maroc (âgé de 93 millions d'années),. Un premier fossile, nommé *Serenoichthys kemkemensis* (DUTHEIL, 1999), dont on ne connaît pas la tête, ainsi qu'une deuxième espèce, en cours de description, aux corps beaucoup plus courts que les Polyptères actuels, permettent de reconsidérer la région d'origine de ces animaux ; l'Afrique reprend ainsi

Époque	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé
Période	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)		
Ère	Précambrien									
10 ⁶ années	380 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

l'avantage et cela d'autant plus que la famille des Polypteridae semble s'y être nettement plus diversifiée qu'en Amérique, tout au moins d'après les connaissances paléontologiques actuelles

De curieux Polyptères !

Effectivement, deux gisements fossilifères africains de la fin du Crétacé, respectivement 87 millions d'années pour In Becetem au Niger (GAYET et MEUNIER, 1996) et 95 millions d'années pour Wadi Milk au Soudan (WERNER et GAYET, 1997), livrent beaucoup d'ossements déconnectés de Polyptères et notamment des écailles et surtout des rayons épineux de pinnules. L'étude de ces rayons montre, pour certains d'entre eux, des morphologies assez proches des espèces actuelles et pour d'autres, au contraire, des formes très différentes. Certains de ces rayons sont nettement dissymétriques ce qui implique qu'ils ne se mouvaient pas dans le plan de symétrie de l'animal. Ils devaient plutôt s'écarter de ce plan comme c'est le cas, aujourd'hui, pour le « poisson ananas », une espèce marine du Pacifique. Malheureusement, comme aucun fossile complet (avec ses ossements en connexion) n'a été trouvé, il est difficile de faire le « portrait » précis de cet

animal si ce n'est une hypothétique vue de face (GAYET *et al.*, 1997). Quoi qu'il en soit, la présence de ces rayons aux morphologies très variées laisse entendre qu'à la fin de l'ère secondaire les Polyptères présentaient une importante diversification en Afrique, nettement supérieure à ce que l'on observe aujourd'hui.

Histoires parallèles

À la fin du Crétacé, Amérique du Sud et Afrique déjà nettement séparées, abritent alors dans leurs fleuves un deuxième groupe de poissons « primitifs » à écailles épaisses, les Lépisostées. Ces derniers sont sans doute d'origine un peu plus récente que les Polyptères. Curieusement, les Lépisostées ont totalement disparu d'Afrique alors qu'ils sont toujours présents en Amérique du Nord et en Amérique centrale. En revanche, les Polyptères, comme nous l'avons vu plus haut, se sont maintenus seulement en Afrique et ont disparu d'Amérique latine. Quels sont les événements biogéographiques qui sont responsables de ces deux histoires depuis le début du Tertiaire (GAYET *et al.*, 2002) ? La découverte de nouveaux fossiles permettra peut-être de répondre à cette question.

En fait, les poissons fossiles d'un gisement sont souvent signalés à l'occasion de travaux sur les reptiles ou les mammifères et se trouvent ainsi maintenus dans un certain anonymat, notamment pour l'Afrique et l'Asie. Ainsi, le matériel, souvent fragmenté et incomplet, reste insuffisamment étudié alors qu'il mériterait d'être revu à la lumière des nouveaux modes d'approche de la paléoichthyologie, ce qui permettrait sans doute de jeter un regard nouveau au moins sur la paléobiogéographie des taxons de haut niveau hiérarchique. Il faut noter que les restes fossiles pléistocènes apparaissent très nombreux en Afrique, relativement à d'autres continents ; cela est à relier aux nombreuses recherches qui y sont effectuées pour reconstruire l'histoire des Primates.

L'une des difficultés des paléoichthyologues, pour décrypter le matériel fossilisé, provient du fait que les fossiles sont le plus souvent désarticulés dans les gisements d'origine continentale (après leur mort, les animaux sont transportés, roulés et, après la destruction des tissus non minéralisés, les ossements sont dispersés et se retrouvent dans les accumulations détritiques). Il est alors souvent difficile d'attribuer un os isolé, voire un fragment, à une espèce précise, un genre, voire une famille. Ainsi, les musées possèdent-ils un abondant matériel disparate non étudié qui dort dans les tiroirs. Toutefois, dans un

	Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque Période Ère 10 ⁶ années
	Tertiaire					Quaternaire		
	Cénozoïque							
	→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		

TABLEAU XII

Restes fossilisés de poissons africains qui ont été observés à diverses époques géologiques (résultats résumés de LÉVÊQUE, 1997 ; MURRAY, 2000 et STEWART, 2001). Ma : millions d'années.

Ères géologiques	Éocène 54-36 Ma	Oligocène 36-23 Ma	Miocène 23-6 Ma	Pliocène 6-1,8 Ma	Pléistocène 1,8-0,01 Ma	Holocène
Familles						
Alestidae	●	●	●	●		
Bagridae					●	
Cichlidae		●	●	●	●	
Clariidae			●	●	●	
Cyprinidae		●				
Cyprinodontiformes		?				
Mochokidae			●			
Mormyridae					●	
Genres / espèces						
<i>Alestes deserti</i>				●		
<i>Alestes junneri</i>					●	
<i>Alestes</i> sp.		?	●	●	●	●
<i>Anguilla anguilla</i>			●			
<i>Arius</i> sp.					●	●
<i>Auchenoglanis</i> sp.			●	●	●	
<i>Bagrus docmak</i>				●		
<i>Bagrus</i> sp.			●	●		●
<i>Barbus altianalis</i>					●	
<i>Barbus bynni</i>					●	
<i>Barbus</i> sp.			●	●	●	●
<i>Bunocharax</i> sp.				●	●	
<i>Chrysichthys macrotis</i>				●	?	
<i>Chrysichthys</i> sp.		●	●			
<i>Citharinus</i> sp.					●	
<i>Clarias gariepinus</i>					●	
<i>Clarias lazera</i>					●	
<i>Clarias mossambicus</i>					●	
<i>Clarias</i> sp.			●	●	●	●
<i>Clarotes laticeps</i>				●	●	
<i>Clarotes</i> sp.			●	●	●	
<i>Dasyatis africana</i>				●	●	
<i>Distichodus</i> sp.			●	●	●	
<i>Eaglesomia eaglesomei</i>	●					
<i>Gymnarchus niloticus</i>				●	●	
<i>Gymnarchus</i> sp.			●	●	●	
<i>Heterobranchus</i> sp.			●	●	●	●
<i>Heterobranchus bidorsalis</i>				●		
<i>Heterotis</i> sp.			●		●	
<i>Hydrocynus</i> sp.				●	●	
<i>Hyperopisus</i> sp.				●	●	
<i>Kalyptochromis hamulodentis</i>			●			
<i>Labeo</i> sp.			●	●	●	

Époque Période Ère										
		Cambrien	Ordovicien	Silurien	Dévonien	Carbonifère	Permien	Trias	Jurassique	Crétacé
	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)						Mésozoïque (ex-Secondaire)		
10 ⁶ années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

Ères géologiques	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène
	54-36 Ma	36-23 Ma	23-6 Ma	6-1,8 Ma	1,8-0,01 Ma	
Genres / espèces						
<i>Lates karungae</i>			●			
<i>Lates niloticus</i>			●	●	●	
<i>Lates rhachirhincus</i>			●	●	●	
<i>Lates</i> sp.			●	●	●	●
<i>Lepidosiren paradoxa</i>				●		
<i>Macfadyena dabanensis</i>		●				
<i>Nderechromis cichloides</i>			●			
<i>Nkondobagrus longirostris</i>				●		
<i>Oreochromis harrisae</i>				●		
<i>Palaeochromis roussetti</i>			●			
<i>Palaeochromis darestei</i>			●			
<i>Palaeodenticeps tanganyikae</i>	●					
<i>Palaeofulu kuluensis</i>			●			
<i>Parachanna</i> sp.				●	?	
<i>Polypterus bichir ornatus</i>			●			
<i>Polypterus</i> sp.	●		●	●	●	
<i>Protopterus aethiopicus</i>					●	
<i>Protopterus polli</i>			●			
<i>Protopterus</i> sp.	●	●	●	●	●	●
<i>Sarotherodon martyni</i>			●			
<i>Sarotherodon</i> sp.					●	
<i>Semlikiichthys rhachirhincus</i>			●	●		
<i>Schilbe</i> sp.			●			
<i>Sindacharax deserti</i>				●	?	
<i>Sindacharax greenwoodi</i>				●	●	
<i>Sindacharax howesi</i>				●		
<i>Sindacharax lepersonnei</i>			●	●		
<i>Sindacharax lothagamensis</i>			●	●		
<i>Sindacharax mutetii</i>				●		
<i>Sindacharax</i> sp.			●	●	●	
<i>Singida jacksonoides</i>	●					
<i>Synodontis frontosus</i>					●	
<i>Synodontis schall</i>					●	
<i>Synodontis</i> sp.			●	●	●	●
<i>Tetraodon</i> sp. nov.				●		
<i>Tetraodon</i> sp.				●		
<i>Tilapia crassispina</i>					●	
<i>Tilapia fossilis</i>					●	
<i>Tilapia melanopleura</i>					●	
<i>Tilapia nigra</i>					●	
<i>Tilapia</i> sp.			●	●	●	●

certain nombre de cas, les ossements sont suffisamment caractéristiques pour un positionnement systématique assez précis soit par leur morphologie (mâchoire de dipneuste, pinnule de Polyptère...), soit par leur histologie (écaille de Polyptère).

Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque
		Tertiaire			Quaternaire		Période
Cénozoïque							Ère
→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		10 ⁶ années

Quelques résultats importants méritent cependant d’être soulignés. En particulier, les plus anciens fossiles trouvés (tabl. XII) appartiennent aux genres *Protopterus* et *Polypterus* considérés comme très anciens (début du Crétacé pour le premier, milieu du Crétacé pour le second). D’autre part, il est intéressant de noter également que des restes fossiles de *Lates* ont été trouvés dans des sédiments appartenant aux bassins des lacs Victoria et Edouard, où l’espèce n’était plus présente jusqu’à sa réintroduction récente.

Des restes d’Osteoglossidae, comme de Mormyridae, sont rares et d’âge Miocène tardif. Les Cyprinidae avec les genres *Labeo* et *Barbus* ne remontent pas avant le milieu du Miocène. Les Characiformes fossiles sont représentés par plusieurs genres et trois familles ; celle des Alestidae, avec 6 genres, (*Alestes* et *Brycinus* étant toujours présents alors que trois ont totalement disparu aujourd’hui, notamment *Sindacharax* et *Bunocharax*), est avérée dès le Miocène inférieur.

Parmi les Perciformes, la famille des Latidae occupe une place importante dans la faune continentale africaine. Les premiers Latidae reconnus sont du début du Miocène, dans la région des grands lacs, en Libye et à proximité du delta du Nil. La famille des Cichlidae, actuellement très importante, est connue en Afrique par deux sous-familles (Tilapinae et Haplochrominae). Les Cichlidae fossiles sont difficiles à rapprocher des formes actuelles et les premières espèces ont été trouvées dans le Miocène inférieur en Ouganda et au Kenya. Un autre groupe de poissons osseux très spécialisé, les Tetraodontidae (poissons coffres) a été décrit du Pliocène inférieur de la région des grands lacs. Enfin, il faut mentionner que l’on a trouvé dans des dépôts de la fin du Miocène en Tunisie, une faune d’eau douce diversifiée présentant de fortes affinités avec celle de l’Afrique nord-tropicale (GREENWOOD et HOWES, 1975). Des restes fossiles des genres *Lates*, *Clarias*, *Heterobranchus* et *Polypterus* ont également été identifiés dans des sédiments du début de l’Éocène du versant sud de l’Atlas algérien (MAHBOUDI *et al.* , 1984). Ces observations indiquent donc qu’à une certaine époque l’ichtyofaune tropicale atteignait les rives de la Méditerranée, alors que cette faune est très pauvre à l’heure actuelle dans le Maghreb. En fait, on a pu montrer l’existence d’une forêt dense ainsi que de mangroves le long des côtes septentrionales de l’Afrique au début de l’Eocène, il y a 60 millions d’années, époque à laquelle l’équateur était par ailleurs situé 10° à 15° plus au nord qu’à l’heure actuelle. Des restes de Cichlidae proches de certaines espèces connues actuellement d’Afrique de l’Ouest et centrale et datant de la fin du Miocène (5 à 10 millions d’années) ont également été découverts en Algérie (VAN COUVERING, 1982), ce qui tend à prouver que la faune tropicale s’est maintenue longtemps en Afrique du Nord.

Époque	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé
Période	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)	
Ère										
10 ⁶ années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

Biogéographie
*et mise en place des
faunes ichtyologiques
actuelles*



Les faunes ichthyologiques se sont mises en place et ont évolué en fonction de l'histoire des systèmes aquatiques qu'elles occupent. À diverses échelles de temps, certains bassins ont pu être colonisés à partir d'autres bassins, et ces colonisations ont parfois été suivies d'extinctions sélectives résultant des événements climatiques et (ou) géologiques. En effet, l'existence et la pérennité des habitats aquatiques dépendent de deux facteurs principaux : leur morphologie qui peut être modifiée sur le long terme par l'érosion ou la tectonique ; leur budget hydrologique qui dépend des précipitations, de l'évaporation et de l'infiltration, et pour lequel de légères modifications peuvent mener, à court ou moyen terme, à l'assèchement ou au contraire à l'expansion du milieu aquatique considéré, selon la forme du bassin. Simultanément, certaines espèces ont pu donner naissance à d'autres espèces, et ces phénomènes de spéciation expliquent souvent la présence de foyers d'endémisme.

La biogéographie est la discipline qui cherche à expliquer la répartition des organismes et les relations entre les aires de distribution des différentes espèces, en essayant de reconstituer la séquence des événements qui ont conduit à la situation actuelle. Il s'agit d'établir des relations entre la mise en place des faunes et l'histoire spatio-temporelle des milieux. Les scientifiques ont besoin pour cela d'établir des inventaires, les plus exhaustifs possible, dans différentes régions.

Comment les poissons se dispersent-ils ?

Étant donné que la grande majorité des poissons ne supporte pas l'exondation, c'est grâce à l'existence de communications entre bassins que la colonisation de nouveaux habitats pourra se faire. Même si les réseaux hydrographiques sont actuellement isolés, ces communications ont pu exister dans le passé, permettant les échanges faunistiques.

Époque	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé
Période	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)		
Ère	Précambrien									
10 ^e années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

Les communications entre bassins

La grande similitude entre les faunes du Nil et du bassin du Tchad est sans aucun doute le résultat de relations qui ont existé entre ces deux bassins lors d'une période humide que l'on a des difficultés à dater (LÉVÊQUE, 1997 a). En revanche, une connexion entre le bassin du Tchad et celui du Niger existe encore à l'heure actuelle : en période de crue, une partie des eaux du Logone, affluent du Chari, se déverse vers l'ouest dans la dépression du mayo Kebbi qui franchit les chutes Gauthiot et se jette dans la Bénoué, affluent du Niger.

L'érosion régressive qui a entraîné la capture de certains cours d'eau fut probablement le moyen d'échange interbassin le plus important pour les poissons du groupe « primaire ». Il y a effectivement un certain nombre d'exemples connus de captures de rivières en Afrique mais ce phénomène, qui n'a pas toujours laissé de traces identifiables, a dû être assez fréquent. La boucle du Baoulé, affluent du Sénégal au Mali, résulte ainsi d'une capture du Baoulé, qui était autrefois un affluent du Niger, par un petit affluent du Bakoye, lui-même tributaire du Sénégal (MICHEL, 1973). L'histoire du Zambèze est particulièrement complexe, marquée par de nombreuses modifications du cours ainsi que par des captures qui sont à l'origine du bassin actuel (SKELTON, 1994 ; THOMAS et SHAW, 1988).

Certaines espèces de poissons ont eu également la possibilité de coloniser d'autres bassins par les connexions qui peuvent s'établir au niveau des estuaires. Comme le note SYDENHAM (1977), la rivière Ogun est reliée au Niger par un réseau ténu de lagunes qui s'étend du Bénin au delta du Niger. Lorsque plusieurs rivières se jettent dans des lagunes fermées, comme c'est le cas sur la côte ouest-africaine, la forte dessalure temporaire en période de crue permet des échanges d'espèces par ailleurs intolérantes à l'eau de mer.

Autres modes de dispersion

La distribution de quelques espèces peut aussi s'expliquer par les variations du niveau de la mer qui ont entraîné des modifications des zones côtières. L'île Bioko (ex-île Fernando Poo), maintenant séparée du continent par un bras de mer de 60 m de profondeur, abrite par exemple une faune identique, bien qu'appauvrie, à celle du continent qui lui fait face. Il y a 18 000 ans, lorsque le niveau de la mer était à 110 m en dessous du niveau actuel, il y avait vraisemblablement communication des réseaux hydrologiques, et la faune actuelle a été isolée lors de la remontée du niveau (THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1967).

Il a été suggéré à diverses reprises que les oiseaux et les mammifères pouvaient transporter des poissons d'un point à un autre, sans que cela soit réellement prouvé. Néanmoins, les œufs de résistance de certains Cyprinodontiformes habitant les mares temporaires peuvent probablement être transportés par différents animaux (oiseaux, mammifères), accrochés aux pattes, au pelage ou au plumage. De même, certains cas de transport de poissons ont été constatés lors de tornades ; c'est ce que l'on appelle les « pluies de poissons ».

	Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque Période Ère 10 ⁶ années
	Tertiaire					Quaternaire		
	Cénozoïque							
	→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		

Le rôle des chutes comme barrière à la colonisation

Selon leur importance, les chutes d’eau peuvent constituer des barrières infranchissables pour les poissons, de telle sorte que des populations isolées en amont restent à l’abri d’éventuels compétiteurs. Cette situation peut expliquer l’existence d’espèces endémiques dans les hauts cours, comme l’a montré DAGET (1962) pour certains cours d’eau de Guinée. Les chutes permettent le passage des espèces dans le sens amont-aval, mais pas en sens inverse (tabl. XIII). Un autre exemple est celui des chutes Gauthiot sur le mayo Kebbi, qui relie le bassin du Tchad au bassin du Niger. Dans ce cas, toutes les espèces du Logone sont présentes dans la Bénoué et il n’existe aucune espèce endémique dans le bassin du Tchad. En revanche, des espèces du Niger (*Cromeria nilotica*, *Arius gigas*, *Synodontis ocellifer*, *Citharidium ansorgii*, etc.) qui sont présentes dans la Bénoué n’ont jamais été observées dans le bassin du Tchad car elles n’ont pu franchir les chutes Gauthiot (DAGET, 1988 a). Une situation comparable s’observe avec les rapides de Murchinson sur la rivière Shire, reliant le lac Malawi au Zambèze, qui empêchent les espèces du cours inférieur du Zambèze de remonter dans le lac Malawi (BANISTER et CLARKE, 1980).

TABEAU XIII

Nombre d’espèces présentes en amont et en aval des chutes dans les hauts bassins du Niger (Tinkisso) et du Sénégal (Bafing) dans le Fouta Djalon en Guinée (d’après DAGET, 1962 b).

	Tinkisso aval	Tinkisso amont	Bafing aval	Bafing amont
Mormyridae	1	0	1	0
Alestidae	1	0		
Distichodontidae	3	0		
Cyprinidae	6	3	11	10
Claroteidae	1	0		
Schilbeidae	1	0		
Amphiliidae	0	1	2	1
Clariidae	0	0	2	0
Mochokidae	2	2	2	0
Cyprinodontiformes	2	1	3	2
Cichlidae	2	1	3	1
Eleotridae			2	2
Total	19	8	26	16

Époque	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé
Période										
Ère	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)	
10 ⁶ années	380 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

Que nous apprennent les fossiles ?

Les restes fossiles de poissons africains sont peu nombreux et inégalement répartis géographiquement (beaucoup de renseignements proviennent de la vallée du Nil). L'information que l'on peut en tirer pour l'étude de l'évolution et de la distribution des espèces est donc réduite, d'autant que l'identification des restes fossiles ne dépasse pas en général le niveau du genre.

Quelques résultats importants méritent cependant d'être soulignés. En particulier, les plus anciens fossiles trouvés appartiennent aux genres *Protopterus* et *Polypterus* considérés comme très anciens. D'autre part, des restes fossiles de *Lates* ont été trouvés dans des sédiments appartenant aux bassins des lacs Victoria et Édouard, où l'espèce n'était plus présente jusqu'à sa réintroduction récente.

Les Alestidae africains ont également fourni quelques fossiles dont la plupart ont été retrouvés dans les étages de la fin du Tertiaire (Miocène, Pliocène) ou du début du Quaternaire (Pléistocène supérieur) (WHITE, 1937 ; GREENWOOD, 1972 ; GREENWOOD et HOWES, 1975). Mais on a retrouvé en France, dans des gisements du Tertiaire ancien (Éocène) du bassin de Paris et du Languedoc, quelques dents anciennes rapportées au genre *Alestes* s. lat. (CAPETTA et al., 1972), ce qui laisse donc supposer qu'une faune tropicale a pu exister sous cette latitude à cette époque. En ce qui concerne le groupe des Alestidae, on peut estimer, bien qu'il n'y ait pas de restes fossiles, qu'au Mézosoïque existaient deux sous-familles, les Alestinae (*Alestes junneri*) et les Sarrasalminae (*Sindacharax deserti*, *S. lepersonnei*). Ces derniers se sont éteints assez rapidement alors que les Alestinae ont continué d'évoluer pour donner, entre autres, les genres actuels, *Alestes* et *Brycinus* (PAUGY, 1986) (voir également p. 59).

Scénario biogéographique pour l'Afrique nord-tropicale

Au début du Miocène, il y a environ 20 millions d'années, les barrières géographiques entre les systèmes aquatiques étaient moins importantes qu'aujourd'hui et une ichtyofaune assez uniforme occupait l'Afrique tropicale et subtropicale. Le climat était probablement humide et les forêts s'étendaient du golfe de Guinée jusqu'à l'emplacement de la Méditerranée actuelle. Quelques taxons largement distribués en Afrique tropicale sont probablement des témoins de cette période où les interconnexions entre bassins hydrographiques étaient sans doute plus importantes : *Schilbe mystus*, *Clarias gariepinus*, *Hydrocynus vittatus*, *Brycinus macrolepidotus*, *Hepsetus odoe*, *Tilapia zillii*, *Sarotherodon galilaeus*. Les événements tectoniques de la période miocène et les grandes fluctuations climatiques du Pléistocène ont profondément altéré les bassins hydrographiques du début du Miocène. L'un des événements majeurs fut la formation des deux vallées du Rift il y a environ 15 millions d'années, qui a provoqué

	Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque Période Ère 10 ⁶ années
	Tertiaire					Quaternaire		
	Cénozoïque							
	→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		

LA THÉORIE DES ZONES REFUGES

Cette théorie a été développée initialement pour les milieux forestiers (HAFFER, 1982), puis appliquée à des organismes comme les oiseaux ou les poissons. Elle part du constat que la distribution des organismes n'est pas seulement le résultat des conditions écologiques actuelles, mais s'explique également par les changements climatiques de l'époque quaternaire, caractérisés par des alternances de périodes sèches et humides. La conséquence fut une série d'extensions et de récessions de la forêt qui, pendant les périodes arides, a été confinée dans des zones restreintes où les espèces forestières ont pu survivre. Ces zones refuges ont fonctionné comme des centres de spéciation allopatrique, à partir desquels les espèces ont pu recoloniser de nouveaux espaces

lorsque les conditions sont redevenues plus favorables. La vitesse de dispersion est variable selon les espèces et, si la dernière phase de régression n'est pas trop ancienne, une partie des espèces reste encore confinée à la zone refuge ou à son voisinage, ces zones étant alors caractérisées par un fort degré d'endémicité. Par analogie, cette théorie peut être appliquée aux organismes aquatiques, sachant que les zones refuges forestières étaient vraisemblablement des zones suffisamment humides pour que subsistent des biotopes aquatiques où les poissons pouvaient survivre. Cela n'exclut pas bien entendu que d'autres zones refuges, comme des lacs, aient pu exister en période de sécheresse pour les poissons.

l'élévation de chaînes montagneuses et l'isolement de bassins hydrographiques susceptibles de communiquer auparavant. C'est également au Miocène que des mouvements tectoniques ont entraîné la surrection du Fouta Djallon et de la dorsale guinéenne. En outre, le Quaternaire a été une période de grande instabilité climatique marquée par de nombreux cycles de glaciation (21 cycles durant les 2,3 derniers millions d'années selon HAMILTON, 1988), qui se manifestaient par des périodes arides en Afrique, alors que les interglaciaires étaient plus humides. Le résultat fut une succession d'expansions et de régressions des systèmes aquatiques, accompagnée de phénomènes de colonisation ou d'extinction des populations de poissons (voir encadré « La théorie des zones refuges »).

Les inventaires ichtyologiques de ces populations réalisés en Afrique nord-tropicale (LÉVÊQUE *et al.*, 1989, 1991 ; PAUGY *et al.*, 1989, 1994 ; TEUGELS *et al.*, 1988, 1992) et la recherche de provinces ichtyologiques (HUGUENY et LÉVÊQUE, 1994) ont permis d'identifier trois provinces (provinces nilo-soudanienne, de haute Guinée, de basse Guinée) ainsi que deux grands ensembles de poissons (LÉVÊQUE, 1997 a) :

- les espèces qui colonisent la plupart des bassins nilo-soudaniens et qui dans leur grande majorité sont absentes du bassin du Congo ;
- les espèces qui sont essentiellement représentées dans les bassins côtiers de haute et de basse Guinée et qui présentent à de nombreux égards des affinités avec la faune du Congo.

Époque	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé
Période	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)	
Ère										
10 ⁶ années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

La faune nilo-soudanienne actuelle trouve probablement son origine dans la faune panafricaine qui existait avant que le bassin du Congo ne s'isole du bassin du Tchad au cours du Pliocène (entre 2 et 5 millions d'années). Cette faune, par de nombreux aspects, est d'ailleurs assez proche de la faune congolaise. Des échanges ont eu lieu, à une période qu'il est encore difficile de préciser, entre le Nil et le bassin tchadien dont la faune est très proche. Par ailleurs, le bassin tchadien est toujours en communication avec le Niger *via* le mayo Kebbi. Le Niger, quant à lui, fut probablement une zone refuge qui a servi de réservoir pour la recolonisation des bassins du Sénégal, de la Gambie, du Bandama, du Sassandra et de la Comoé, de la Volta, de l'Ouémé, après de longues périodes d'aridité durant lesquelles ces fleuves étaient partiellement asséchés. Les progrès de la phylogénie moléculaire, et plus particulièrement l'analyse du polymorphisme de l'ADN mitochondrial, devraient permettre de retracer l'histoire des colonisations. Ainsi, des études sur la variabilité génétique des populations d'*Oreochromis niloticus* suggèrent que cette espèce est originaire du bassin du Nil à partir duquel elle s'est répandue en Afrique de l'Est et de l'Ouest (POUYAUD et AGNÈSE, 1995).

Les espèces des provinces de basse et de haute Guinée ont en partie une origine différente. Il est vraisemblable que les bassins côtiers de haute Guinée ont été isolés des bassins nilo-soudaniens lors de la surrection de la dorsale guinéenne et du Fouta Djalon au cours du Miocène, et que certaines espèces sont des formes vicariantes d'espèces soudanienues. Mais il apparaît également qu'à une époque plus ou moins lointaine, il y a eu migration vers le nord d'espèces de poissons originaires du bassin du Congo, le long de la côte ouest-africaine où existait une frange continue de forêt humide (fig. 27). Cette colonisation des bassins côtiers qui s'est faite de proche en proche a pu avoir lieu par vagues successives, avec des périodes d'interruption ou de régression, voire d'extinction d'espèces. En particulier en période aride, la forêt a été fragmentée par des avancées de la savane, comme on peut le voir actuellement, par exemple, au niveau du Togo et du Bénin (le Dahomey Gap). La présence d'espèces communes ou très proches entre les provinces de haute et de basse Guinée, ayant des affinités avec la faune congolaise, atteste de cette origine commune. Ainsi, *Ichthyborus quadrilineatus* de haute Guinée est proche d'*I. monodi* de basse Guinée et d'*I. ornatus* du Congo. *Sarotherodon melanotheoron* quant à lui a une distribution continue le long de la côte, de la RDC au Sénégal. D'autres espèces comme *Mormyrus tapirus*, *Marcusenius mento*, *Brienomyrus brachyistius*, *Mormyrops caballus* sont présentes dans les provinces de haute et de basse Guinée, et plusieurs autres espèces s'observent de manière plus ou moins sporadique sur la côte ouest-africaine (LÉVÊQUE, 1997 a).

D'après les données palynologiques (MALEY, 1989), une partie des provinces de haute Guinée et de basse Guinée ont été des zones refuges forestières au cours des dernières périodes arides (fig. 28). Elles ont pu également constituer

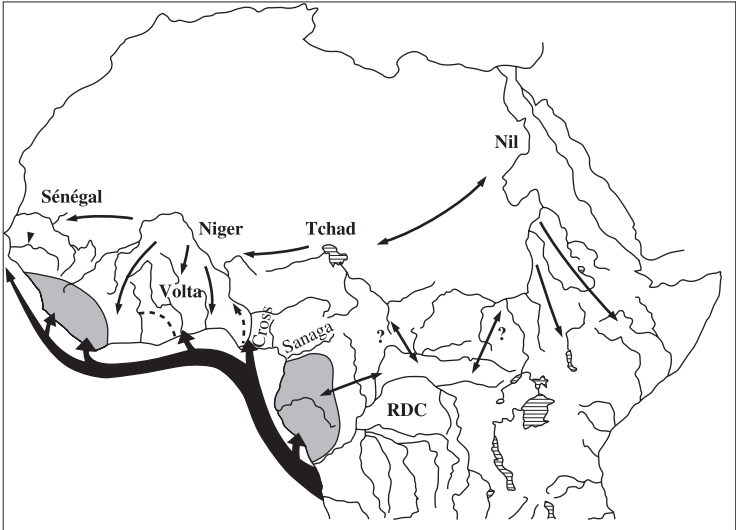
Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque
		Tertiaire			Quaternaire		Période
Cénozoïque							Ère
→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		10 ⁶ années

LES POISSONS DU SAHARA :
TÉMOINS D'UN PASSÉ HUMIDE

Plusieurs espèces de poissons tropicaux ont été récoltées dans des mares du Sahara central (LÉVÊQUE, 1990). C'est dans la région du Borkou-Ennedi-Tibesti que l'on rencontre la faune la plus variée, similaire à celle des bassins du Tchad et du Nil (*Barbus bynni occidentalis*, *Barbus macrops*, *Labeo niloticus*, *Labeo parvus*, *Raiamas senegalensis*, *Clarias gariepinus*, *Hemichromis bimaculatus*, *Sarotherodon galilaeus*, *Tilapia zillii*). Il est maintenant démontré que, durant la dernière période humide de l'Holocène, le bassin du Tchad s'étendait au pied de l'Ennedi-Tibesti dont les réseaux hydrographiques, alors fonctionnels, se jetaient dans le Tchad (TALBOT, 1980). La faune de cette région est donc un vestige de l'ichtyofaune du bassin tchadien qui s'est maintenue dans des conditions précaires, après que la situation climatique se fut dégradée. Les populations ont dû s'isoler il y a 5 000 à 6 000 ans, ce qui n'a pas été suffisant pour qu'elles se différencient.

La faune du Hoggar, beaucoup plus pauvre, serait le vestige de la faune du Niger, sachant que cette partie du Sahara était fortement irriguée à l'Holocène par un réseau dense de rivières maintenant asséchées. Au début de l'Holocène, il y avait même de grands lacs tropicaux dans le Sahara central (RISER et PETIT-MAIRE, 1986) et l'on a retrouvé de nombreux restes fossiles de poissons (DAGET, 1959, 1961 b ; GAYET, 1983). Il est vraisemblable que la pauvreté de la faune ichtyologique actuelle est la conséquence du manque d'habitats aquatiques suffisamment pérennes pour jouer dans une certaine mesure le rôle de zone refuge. La présence de *Barbus apleurogramma* dans l'Ennedi est surprenante car cette espèce n'est connue aujourd'hui que du lac Victoria et de ses affluents. Il est possible que ce soit le vestige d'une faune plus ancienne dont certains représentants auraient ensuite disparu des rivières nilo-soudaniennes.

FIGURE 27
Scénario
biogéographique
possible concernant
l'époque post-
miocène
pour la faune
ichtyologique
de l'Afrique nord-
tropicale
(d'après LÉVÊQUE,
1997 a).



Époque Période Ère										
		Cambrien	Ordovicien	Silurien	Dévonien	Carbonifère	Permien	Trias	Jurassique	Crétacé
	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)						Mésozoïque (ex-Secondaire)		
10 ⁶ années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

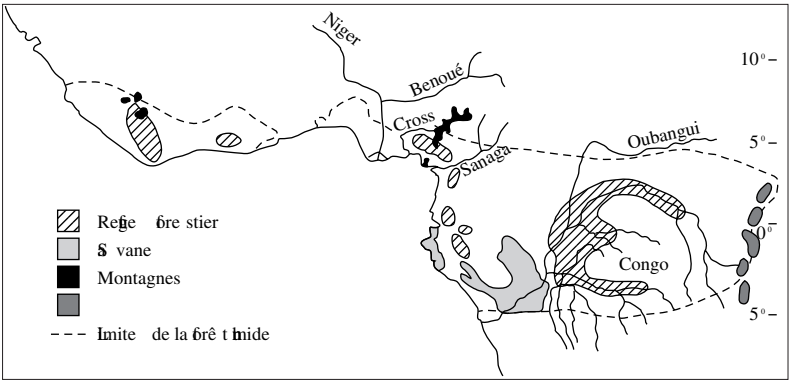


FIGURE 28
Distribution des principales zones refuges forestières en Afrique équatoriale durant le maximum de la dernière phase aride, soit environ 18000 BP (d'après MALEY, 1989).

des zones refuges pour les poissons, ce qui pourrait expliquer la grande richesse et la grande endémicité de ces zones. Certaines observations laissent penser également qu'une zone refuge a pu exister pour les poissons à la frontière sud du Ghana et de la Côte d'Ivoire.

TABLEAU XIV
Présence d'espèces de poissons dans différentes régions du Sahara (d'après LÉVÊQUE, 1990).
1 : Adrar (Mauritanie) ; 2 : Tunisie et Sud algérien ; 3 : Aïr ; 4 : Hoggar ; 5 : Tassili N'Ajjer ; 6 : Ghat ; 7 : Tibesti ; 8 : Ennedi ; 9 : Borkou.

Espèces	Régions								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cyprinidae									
<i>Barbus apleurogramma</i>								●	
<i>Barbus occidentalis</i>							●		
<i>Barbus deserti</i>					●	●			
<i>Barbus macrops</i>	●			●			●	●	
<i>Barbus pobeguini</i>	●								
<i>Labeo niloticus</i>							●		
<i>Labeo parvus</i>							●	●	
<i>Raïamas senegalensis</i>							●		
Clariidae									
<i>Clarias anguillaris</i>	●								
<i>Clarias gariepinus</i>									
Cyprinodontiformes					●		●	●	
<i>Epiplatys spilargyreus</i>									●
Cichlidae									
<i>Hemichromis bimaculatus</i>		●			●			●	●
<i>Sarotherodon g. galilaeus</i>	●								
<i>Sarotherodon g. borkuanus</i>							●	●	●
<i>Tilapia zillii</i>		●		●	●		●	●	

	Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque Période Ère 10 ⁶ années
	Tertiaire					Quaternaire		
	Cénozoïque							
	→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		

À une époque plus récente, la présence d’une faune de poissons à affinité tropicale dans le Sahara (voir encadré) trouve son origine dans les fluctuations climatiques du Quaternaire récent (tabl. XIV). Ici encore, la présence de cette faune s’explique par l’existence de connexions physiques avec les bassins méridionaux.

Mise en place des faunes ichthyologiques en Afrique du Nord

La province du Maghreb, située entre les plaques tectoniques africaine et européenne, héberge des familles à distribution tropicale (Cichlidae, Clariidae) et d’autres d’origine holarctique (Salmonidae, Cobitidae). Selon DOADRIO (1994), on distingue en Afrique du Nord trois zones biogéographiques (fig. 29) :

- ▶ la zone atlantique au nord-ouest, caractérisée par la présence de Cyprinidae, tels *Labeobarbus* et *Varicorhinus*, et de Cobitidae ;
- ▶ la zone méditerranéenne, caractérisée par les Cyprinidae *Pseudophoxinus* et *Barbus s. s.* au sens de HOWES (1987), qui est absent du reste de l’Afrique ;

▶ la zone tropicale à l’est, y compris les puits artésiens du Sahara, où l’on rencontre des Cichlidae (*Haplochromis*, *Hemichromis*, tilapias) et des Clariidae (*Clarias*).

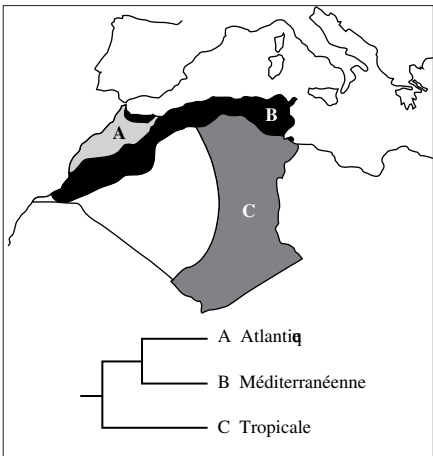
Selon DOADRIO (1994), la région nord-africaine aurait eu des connexions avec les faunes asiatiques et avec la péninsule Ibérique au cours du Cénozoïque. La faune ichthyologique est différente de celle de l’Europe, et la présence de taxa africains proches de formes asiatiques, tels *Pseudophoxinus* et *Barbus s. s.* (*Barbus callensis*, par exemple), pourrait suggérer une connexion asiatique au cours de

la période de l’Oligocène et (ou) du Miocène inférieur. Les relations avec la péninsule Ibérique seraient plus récentes et pourraient dater du Miocène supérieur, lorsque la Méditerranée s’est asséchée. Certaines espèces de la péninsule Ibérique et de la Grèce sont d’ailleurs plus proches, sur le plan phylogénétique, des espèces nord-africaines (*Barbus callensis*) et asiatiques que des *Barbus* européens (DOADRIO, 1990).

L’existence en Afrique du Nord de quatre espèces endémiques du genre *Labeobarbus*, proches des grands *Barbus* d’Afrique de l’Ouest, paraît militer en faveur d’une origine ancienne de ce genre qui aurait des racines africaines.

FIGURE 29

Zones
biogéographiques
dans le nord de
l’Afrique.



Époque Période Ère		Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien						Trias	Jurassique	Crétacé
	Précambrien	Paléozoïque (ex-Primaire)						Mésozoïque (ex-Secondaire)		
10 ⁶ années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

L'Afrique centrale

Le bassin du Congo, qui couvre environ 4 millions de kilomètres carrés, paraît avoir eu une existence continue bien avant le Pléistocène. Il se compose d'une région centrale sans relief. Au cours du Mésozoïque, elle a été envahie à diverses reprises par les eaux marines qui ont laissé des sédiments et des fossiles. Au cours de la fin du Miocène-début du Pliocène, le bassin du Congo était de type endoréique et un grand lac occupait la cuvette centrale. Avant le début du Pléistocène, ce bassin fut ensuite capturé par un fleuve côtier se jetant dans l'Atlantique, qui devint le bas Congo. Le point de capture fut probablement entre Brazzaville et Kinshasa. Les zones marécageuses de la moitié ouest du bassin où se trouvent les lacs Tumba et Maji Ndombe pourraient être des restes de ce grand lac (BEADLE, 1981).

Il y a eu, à des époques variées, des connexions entre le bassin du Congo et des bassins adjacents. Ainsi, un affluent du Nyong aurait été capturé par le Dja, un tributaire de la rivière Sangha (bassin du Congo). Il y aurait eu également des connexions temporaires et difficiles à dater avec d'autres fleuves côtiers de la province de basse Guinée, comme l'Ogôoué, ainsi qu'avec les rivières angolaises (Cuanza, Cunene) par la rivière Kasai. De même, l'Ivindo affluent principal de la rive gauche de l'Ogôoué a vraisemblablement été en contact avec le Ntem avant d'être capturé par l'Ogôoué.

Des échanges avec le bassin du Tchad auraient eu lieu pendant des périodes très humides. Des espèces telles que *Tilapia zillii* et *Sarotherodon galilaeus* (THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1963), ou *Clarias albopunctatus* (TEUGELS, 1986), auraient ainsi pu coloniser les biefs supérieurs du bassin tchadien via les tributaires de l'Oubangui.

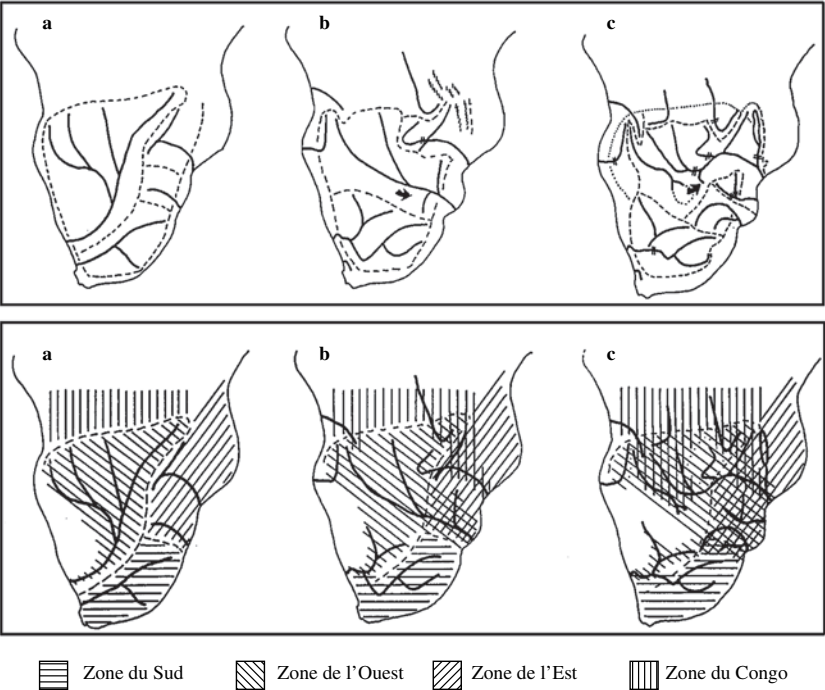
Scénario biogéographique pour le sud de l'Afrique

SKELTON (1994) a également proposé un scénario biogéographique pour l'Afrique du Sud (fig. 30) sur la base des types de distribution actuels des espèces. Au début du Tertiaire (stade I), il existait trois grands ensembles hydrographiques. Le bassin occidental correspondait au cours supérieur du Zambèze, de la Cunene, de la Kafue, et au bassin de l'Okavango, qui étaient les tributaires d'un fleuve qui coulait vers le sud et dont l'exutoire, sur la côte occidentale d'Afrique, correspondait à l'embouchure actuelle de la rivière Orange. Le bassin méridional correspondait au cours supérieur actuel de la rivière Orange. Le bassin oriental, qui comprenait le cours moyen et inférieur du Zambèze, le Limpopo et la rivière Shiré, était en communication avec le Congo jusqu'à la formation des lacs de la vallée du Rift. Les faunes des bassins occidentaux, méridionaux et orientaux ont évolué indépendamment pendant plusieurs millions d'années et se sont différenciées (fig. 30).

Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque Période Ère 10 ⁶ années
Tertiaire					Quaternaire		
Cénozoïque							
→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		

FIGURE 30

Modèle biogéographique pour les poissons d'eau douce du sud de l'Afrique.
a : début du Tertiaire (stade I) ; b : milieu du Tertiaire (stade II) ; c : fin du Tertiaire (stade III).
En haut, évolution des réseaux hydrographiques ; les flèches indiquent les principales diversions de l'ensemble Okavango-haut Zambèze.
En bas, évolution dans la distribution des faunes ichtyologiques en fonction des modifications du réseau hydrographique (d'après SKELTON, 1994).



Puis, vers le milieu du Tertiaire (stade II), à la suite de captures de rivières et de mouvements tectoniques, le secteur occidental s'est fragmenté et il y a eu diversion vers la côte est du bassin supérieur qui s'est trouvé rattaché, ainsi que sa faune, au bassin actuel du Limpopo. Au sud, le réseau hydrographique de la rivière Orange s'est constitué en annexant au secteur méridional le cours inférieur du précédent bassin occidental, entraînant un mélange des faunes. Des connexions se sont également établies entre le bassin du Congo et le nord du bassin oriental.

À la fin du Tertiaire (stade III), les intrusions d'espèces congolaises se sont accentuées, y compris dans le secteur occidental. La capture du haut Zambèze par le moyen Zambèze, au cours du plio-Pléistocène, a entraîné une extension vers l'est de la faune ichthyologique occidentale et isolé le bassin de l'Okavango qui est maintenant de type endoréique. Les bassins du Limpopo et de la Save se sont individualisés dans le secteur oriental, et leur faune ichthyologique est actuellement un mélange d'éléments occidentaux et orientaux.

Époque	Cambrien Ordovicien Silurien Dévonien Carbonifère Permien							Trias	Jurassique	Crétacé
Période	Paléozoïque (ex-Primaire)							Mésozoïque (ex-Secondaire)		
Ère	Précambrien									
10 ⁶ années	38 0 → 570	→ 500	→ 440	→ 410	→ 365	→ 290	→ 245	→ 210	→ 140	→ 65

Madagascar

La faune de poissons d’eau douce de Madagascar est pauvre tant au niveau spécifique (une soixantaine d’espèces) que par les familles représentées. En particulier, il y a peu d’ostariophysaires et, par comparaison avec celle du continent africain, la faune est dépourvue de Cypriniformes et de la plupart des Siluriformes, ainsi que de familles afro-asiatiques importantes telles que les Notopteridae, les Anabantidae et les Channidae, ou de groupes anciens comme les Polyptères, les Protoptères et les Osteoglossidae (DE RAHM, 1996). Presque tous les poissons d’eau douce appartiennent à des familles périphériques ou secondaires, ce qui semble indiquer que le peuplement actuel de Madagascar s’est fait depuis la mer, bien que les lignées des espèces de familles secondaires, comme les Cichlidae, étaient très probablement déjà sur place avant que Madagascar ne soit complètement séparée du bloc indien (STIASSNY et RAMINOSOA, 1994). Cette situation est surprenante pour une île considérée par ailleurs comme un refuge de formes archaïques.

Le manque de groupes importants, aujourd’hui dominants sur les continents africain ou indien, est un phénomène général pour la faune de vertébrés malgaches. On l’attribue parfois à un isolement précoce du bloc indo-malgache du continent africain (plus de 160 millions d’années), mais cette hypothèse n’est pas entièrement convaincante. En effet, Madagascar serait restée longtemps en relation avec le continent indien, où l’on trouve notamment des Anabantidae, des Notopteridae, des Mastacembelidae, des Clariidae et des Schilbeidae, autant de familles qui sont présentes également sur le continent africain. Certains ont suggéré également que l’absence des groupes présents sur le continent africain résulterait d’extinctions massives après l’isolement du continent indien (STIASSNY et RAMINOSOA, 1994). De fait, la presque totalité des espèces strictement d’eau douce est endémique à l’île. Pour plusieurs familles, les espèces malgaches constituent des éléments particulièrement importants pour les études de phylogénie et d’évolution, en raison de leurs caractères archaïques (STIASSNY et RAMINOSOA, 1994). C’est le cas chez les Cichlidae, par exemple, pour le genre *Ptychochromis* qui est considéré comme le groupe frère de l’ensemble des autres Cichlidae africains (STIASSNY, 1991).

Paléocène	Éocène	Oligocène	Miocène	Pliocène	Pléistocène	Holocène	Époque
		Tertiaire			Quaternaire		Période
Cénozoïque							Ère
→ 55	→ 38	→ 25	→ 5	→ 2	→ 0,01		10 ⁶ années

La diversité
des poissons africains :
l'héritage
de l'évolution



La faune ichtyologique africaine, telle que nous l'observons aujourd'hui, s'est constituée au fil du temps. Ce patrimoine biologique est un héritage du passé, le produit d'une longue histoire de l'évolution jalonnée de périodes durant lesquelles la vie s'est diversifiée, mais aussi de drames, de grandes « catastrophes » qui ont entraîné la disparition de nombreuses espèces.

Les connaissances sur les processus de spéciation des poissons africains ont beaucoup progressé au cours de ces dernières années, grâce notamment aux progrès de la biologie moléculaire, ainsi qu'à l'intérêt porté sur le plan international aux grands lacs d'Afrique de l'Est qui sont de véritables laboratoires de l'évolution (LOWE-Mc CONNELL, 1987), et dans lesquels des centaines d'espèces de Cichlidae endémiques sont menacées d'extinction alors qu'elles représentent un modèle unique pour l'étude de la spéciation.

Rappel des théories de l'évolution

Du créationnisme au transformisme

Au début du XVIII^e siècle, les scientifiques avaient une conception fixiste du monde vivant. On estimait, d'après les textes sacrés judéo-chrétiens, que le peuplement de la terre avait été créé quelque 6 000 ans auparavant, et que les êtres vivants actuels étaient la réplique fidèle de ceux que Dieu avait façonnés.

Par la suite, le progrès des connaissances montra rapidement que l'âge de la terre était largement sous-estimé, et que la faune et la flore avaient considérablement varié au cours du temps. On vit alors apparaître des théories dites créationnistes, respectant la notion de fixité de l'espèce, qui admettaient que chaque espèce avait une date de création et une date d'extinction, ces dates étant différentes selon les espèces. Mais c'est Lamarck qui, au début du XIX^e siècle, remit en cause le dogme de la fixité des espèces et proposa une conception nouvelle du monde vivant, constitué de lignées susceptibles de se modifier lentement et de se ramifier au cours du temps. La reconnaissance de cette conception transformiste, qui bouleversait les idées de l'époque, fut difficile. En effet, Lamarck admettait que tous les caractères d'un individu sont transmissibles à sa descendance, y compris ceux qu'il a lui-même acquis au cours de sa vie. Cette hypothèse explicative, basée sur le postulat de la transmission des caractères acquis, fut largement discutée et remise en cause, d'ailleurs avec juste raison. C'est un demi-siècle plus tard que Darwin proposa

une autre théorie transformiste reconnaissant l'existence d'une variabilité intraspécifique, en opposition avec le concept typologique de l'espèce, et faisant de la sélection naturelle le moteur de l'évolution : dans une population vivant dans des conditions de milieu données, seuls les individus les plus aptes à la vie dans ce milieu participent effectivement à la reproduction. On admet aussi qu'une population est susceptible de s'adapter aux nouvelles conditions qui lui sont offertes lorsque le milieu varie.

Plus tard, au début du xx^e siècle, on découvrit l'existence des mutations et une nouvelle théorie (le mutationnisme) se développa, selon laquelle les mutations seraient le seul moteur de l'évolution, indépendamment de l'environnement. Si cette théorie fut rapidement abandonnée, la prise en compte des mutations reste toutefois un événement majeur de l'histoire des idées sur l'évolution.

La théorie synthétique de l'évolution

La prise en compte simultanée des mutations créatrices de variabilité et de la sélection naturelle assurant le tri à chaque génération des génotypes les plus aptes à vivre et à se reproduire dans des conditions de milieu données est à la base de la théorie synthétique de l'évolution, qui est en quelque sorte une synthèse des théories darwinistes et mutationnistes. Dans un environnement qui se modifie en permanence, les êtres vivants sont amenés à s'adapter en trouvant des solutions physiologiques ou morphologiques aux problèmes posés par les changements du milieu dans lequel ils vivent, sinon ils risquent de disparaître. Les modifications de certains facteurs du milieu, telles la température ou la salinité, peuvent être à l'origine de ces innovations. Mais celles-ci peuvent également résulter de l'apparition de nouveaux habitats, de nouvelles niches écologiques que les organismes vont pouvoir coloniser et dans lesquels ils vont évoluer et se diversifier pour exploiter au mieux les ressources alimentaires disponibles.

Les mécanismes de la spéciation

Les espèces n'apparaissent pas spontanément, comme certains créationnistes ont pu le penser. La spéciation est le phénomène selon lequel une espèce donne naissance à deux ou plusieurs espèces distinctes appelées espèces sœurs. Ce processus est également appelé cladogenèse. La spéciation engendre non seulement de nouvelles espèces, mais également de nouveaux groupes, et toute l'histoire de l'évolution et de l'apparition des différents phylums est le résultat de cette spéciation.

Le mécanisme de spéciation implique deux étapes essentielles qu'il convient de bien distinguer :

- l'apparition et la diffusion d'une mutation au sein d'une population, d'une part ;
- l'apparition d'un isolement génétique, dû à cette mutation, entre la population qui la possède et les autres populations, d'autre part.

Les mutations génétiques, ou les recombinaisons chromosomiques qui se produisent fréquemment, créent une diversité génétique qui permettra éventuellement aux espèces de s'adapter aux modifications de l'environnement. Beaucoup de ces mutations sont létales ou défavorables pour les individus et

seront éliminées par la sélection naturelle. D'autres sont neutres et se fixeront ou seront éliminées au hasard. Seule une petite fraction aura un effet favorable et parmi celles-ci certaines donneront naissance à une nouvelle espèce.

Les mutations, moteur de l'évolution

La vie commence au niveau moléculaire, et c'est à ce niveau de la variabilité intraspécifique qu'il faut rechercher les origines de la diversité du monde vivant et du potentiel adaptatif des espèces. Chacun des individus, appartenant à une espèce ou une sous-espèce, est en effet légèrement différent des autres sur le plan génétique et cette diversité génétique est la condition nécessaire pour créer la diversité biologique qui permettra aux espèces de mettre en œuvre des stratégies alternatives qui sont leurs réponses adaptatives aux changements de l'environnement. La variabilité intraspécifique ne se limite pas en effet à la composante génétique, mais se traduit par une gamme de phénotypes différents.

Les mutations au niveau moléculaire

C'est sur le plan génétique que se produit une mutation, c'est-à-dire un changement dans la structure des molécules d'ADN qui constituent les gènes, et qui sont le principal support de l'hérédité. Chez la plupart des êtres vivants, l'information génétique est localisée dans les chromosomes qui présentent une longue chaîne d'acide désoxyribonucléique (ADN) composée de secteurs, les gènes. Ces derniers sont porteurs des caractères héréditaires et de l'information biologique nécessaire au fonctionnement des cellules, des tissus et des organes. Les différentes variantes d'un gène sont appelées allèles. L'ensemble des gènes constitue le génotype d'un individu, son capital initial en quelque sorte, qu'il va pouvoir exploiter différemment selon les conditions qu'il rencontre dans le milieu qu'il habite.

La multiplication cellulaire ou mitose permet d'obtenir deux cellules filles semblables à la cellule mère. Les chromosomes et les gènes se reproduisent en principe à l'identique, mais des « erreurs » peuvent se produire dans l'ordre des séquences d'acides nucléiques lors de la duplication de l'ADN. Ces mutations génétiques spontanées créent de nouveaux allèles. La base de la diversité génétique au sein d'une espèce est constituée par ces variantes des gènes, les allèles.

Si un gène contrôle la production d'une certaine substance chimique, il pourra éventuellement produire une molécule différente. Ces mutations génétiques peuvent être létales, auquel cas il n'y a pas de suite. En revanche, si l'individu est viable et fertile, les mutations sont transmises aux descendants de l'individu chez lequel elles sont apparues et peuvent se traduire par des transformations évolutives comme une modification morphologique. Mais elles peuvent également ne pas être détectables à ce niveau et (ou) affecter des processus physiologiques, biochimiques ou comportementaux.

Compte tenu du nombre élevé de gènes, les mutations ne sont pas rares, mais beaucoup de ces mutants ne sont pas viables, ou ne s'expriment pas de manière visible dans le phénotype (on dit alors qu'elles sont neutres). Ce n'est qu'après une véritable course d'obstacles, à l'issue de laquelle beaucoup disparaîtront, que les survivants auront une chance de donner naissance à une population suffisamment importante pour qu'elle puisse s'établir et se pérenniser. Pour une espèce dont la reproduction est sexuée, c'est-à-dire 95 % du

monde vivant, il y a au moment de la reproduction un brassage des gènes au niveau de la population, des génotypes nouveaux apparaissent alors que d'autres disparaissent.

Le polymorphisme des protéines révélé par les techniques d'électrophorèse, était encore il y a une dizaine d'années le moyen le plus utilisé pour mettre en évidence les différences alléliques d'un gène et évaluer ainsi la diversité génétique. Il est désormais possible d'analyser la structure des gènes, et le polymorphisme de l'ADN peut être mis en évidence grâce aux techniques de plus en plus performantes de la biologie moléculaire. Comme le génome humain, plusieurs génomes de poissons ont été séquencés ou sont en cours de l'être (Fugu, Danio, Carpe)...

Les recombinaisons chromosomiques

Des mutations peuvent également intervenir lors de la mitose par modification de la structure des chromosomes. Le nombre de chromosomes est fixe pour une espèce donnée, mais des cassures, ou au contraire des fusions de chromosomes ou de parties de chromosomes, peuvent se produire, modifiant la composition chromosomique ou caryotype. Cela peut aller de simples inversions de certains bras (fig. 31) jusqu'à la réduction du nombre de chromosomes.

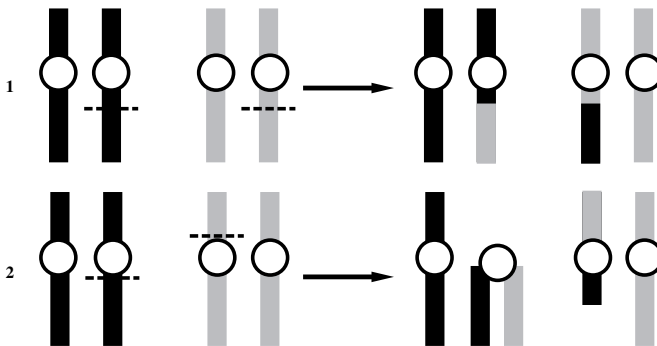


FIGURE 31

Évolution de la forme du chromosome par des changements dans sa structure.

1 : translocation ;

2 : fusion centrique.

Chez les poissons, cette évolution du nombre et de la forme des chromosomes est particulièrement spectaculaire dans l'ordre des Cyprinodontiformes pour laquelle on a pu montrer l'existence de nombreuses espèces très proches morphologiquement, alors que les caryotypes sont différents et qu'elles ne peuvent donc s'hybrider (voir les travaux de SCHEEL, 1968). Chez les *Aphyosemion*, le nombre haploïde varie entre $n = 24$ (nombre de base selon Scheel) chez *A. recto-ogoense* et $n = 9$ chez *A. chrystyi*. Il existe un exemple particulièrement intéressant de spéciation avec réduction du nombre de chromosomes de 15 à 13, 11, 10 et 9 paires, respectivement, dans la série *Aphyosemion melanopteron-cognatum-schoutedeni-elegans-chrystyi*. Les phénotypes de ces espèces sont très semblables et elles ne peuvent être identifiées par la seule utilisation de caractères métriques ou méristiques. Elles se distinguent seulement par des détails de coloration de la livrée des mâles adultes. Ces différences avaient d'abord été attribuées à du polymorphisme intraspécifique, jusqu'à ce que l'étude des caryotypes et des expériences d'hybridation aient montré qu'il s'agissait d'espèces isolées sur le plan reproducteur.

La polyplœdie, qui se manifeste par un accroissement important du nombre de chromosomes, n'est pas rare chez les poissons, en comparaison avec les autres vertébrés. Ce phénomène paraît en particulier jouer un rôle majeur dans l'évolution des caryotypes de la famille des Cyprinidae et l'on a pu montrer récemment que certaines espèces de grands *Barbus* africains étaient hexaploïdes et possédaient 148-150 chromosomes (voir plus loin, tableau XV). Il est également possible d'induire expérimentalement la polyplœidisation chez certaines espèces de poissons.

Spéciation et variabilité de l'environnement : la sélection naturelle

Une population est une collection d'individus interféconds possédant des propriétés génétiques communes. L'espèce peut être constituée par une seule population, ou par plusieurs populations plus ou moins isolées géographiquement (on parle alors de métapopulation).

Le principe de la sélection naturelle implique deux processus complémentaires : l'existence d'une variabilité génétique héréditaire et un phénomène de sélection des individus les plus performants sur le plan reproducteur dans un type d'environnement donné. En effet, chaque espèce est en principe adaptée à un type d'environnement, mais tous les individus d'une population ne sont pas strictement identiques entre eux sur le plan génétique et phénotypique. Grâce au polymorphisme génétique, les individus constituant la population peuvent répondre de manière un peu différente aux contraintes de cet environnement. Lorsque les conditions se modifient, les génotypes qui produisent les phénotypes les plus aptes à répondre aux nouvelles contraintes ont un avantage adaptatif et sont sélectionnés au cours des générations successives. De manière générale, la sélection naturelle avantage les caractères favorables aux organismes en question.

Si les mutations génétiques favorisent l'apparition de nouveaux phénotypes au niveau individuel, c'est la sélection naturelle qui permettra ou non que les gènes mutants contrôlant ces innovations se répandent dans la population, à condition que ces mutants aient des aptitudes supérieures à la survie et à la reproduction. Dans le cas contraire, la mutation a peu de chances de se répandre, et peut même disparaître complètement si les conditions environnementales ne se modifient pas.

La sélection naturelle est donc un processus qui s'exerce sur des individus constituant une population. Elle implique :

- l'existence dans cette population d'une variabilité entre les individus qui la composent en termes de performances ou de caractéristiques phénotypiques (coloration, taux de croissance, résistance à l'anoxie, vitesse de nage) ;
- que ces caractères soient héréditairement transmissibles ;
- qu'ils aient une influence notable sur le taux de reproduction ou de survie.

La sélection affecte essentiellement la fréquence des gènes : tout gène contrôlant des adaptations qui renforcent les chances de succès de la reproduction sera avantage, et sa fréquence peut alors s'accroître au cours des générations.

Les écosystèmes actuels ont subi beaucoup de modifications dans le passé, sous l'influence des changements climatiques et de l'histoire géologique (voir page 31). C'est grâce à la diversité génétique que les espèces ont pu mettre en œuvre de nouvelles stratégies qui constituent leurs réponses adaptatives aux changements de l'environnement. Dans certains cas, notamment lorsque des populations d'une même espèce ont été isolées géographiquement, cette recherche d'un ajustement avec les caractéristiques du milieu a pu conduire à l'apparition de nouvelles espèces : la spéciation peut alors être considérée comme la conséquence fortuite de l'adaptation d'une population à son environnement.

Modes de spéciation : comment les espèces naissent-elles ?

Toutes les espèces ayant évolué à partir d'un ancêtre commun, les espèces ancestrales ont donné naissance à de nombreuses reprises à deux ou plusieurs espèces filles. Dans quelles circonstances a lieu ce processus de subdivision qu'est la spéciation ? Deux théories ont suscité bien des débats : la théorie allopatrique (spéciation en un « autre lieu ») qui stipule qu'il doit y avoir isolement géographique pour que la spéciation ait lieu, et la théorie sympatrique (spéciation en un « même lieu ») qui estime que l'isolement n'est pas indispensable (fig. 32).

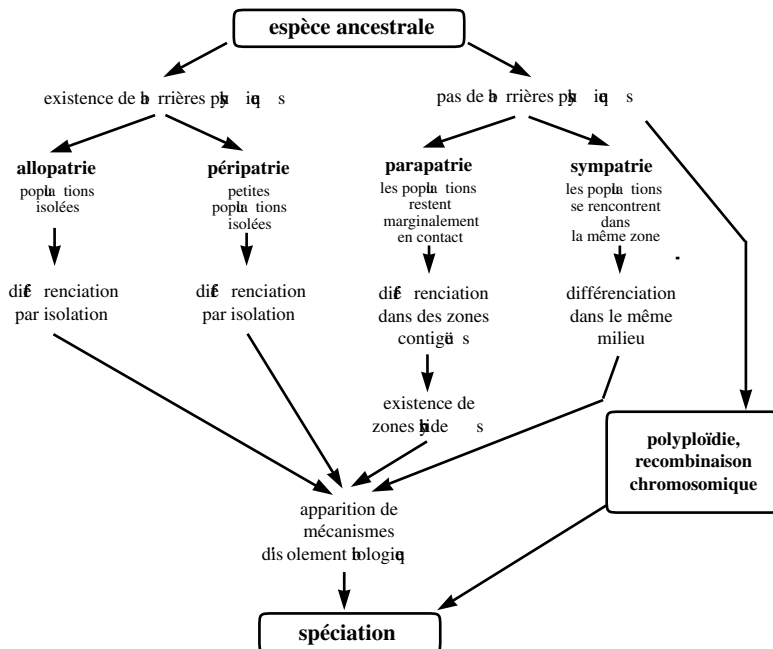


FIGURE 32

Les différents modes de spéciation pour les poissons africains.

DIFFÉRENTIATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE *SAROTHERODON MELANOTHERON*

Sarotherodon melanotheron est un tilapia qui habite les eaux saumâtres des lagunes et des estuaires de la bande côtière du Sénégal au Congo. D'après les caractères génétiques, cette espèce classée jusqu'ici dans le genre *Sarotherodon* est cependant plus proche du genre *Oreochromis* et pourrait même constituer un genre distinct car elle présente des différences assez marquées par rapport aux autres espèces de *Tilapia s. l.* (POUYAUD et AGNÈSE, 1995). Il faut d'ailleurs noter que c'est le seul incubateur paternel connu dans ce groupe.

L'étude du polymorphisme enzymatique de différentes populations de *S. melanotheron* de la côte ouest-africaine (POUYAUD et AGNÈSE, 1995) a également permis de confirmer l'existence de différences génétiques entre trois sous-espèces décrites par TREWAVAS (1983) sur la base de caractères morphologiques :

- ▶ *S. m. heudeloti* du Sénégal jusqu'en Guinée ;
- ▶ *S. m. melanotheron* de la Côte d'Ivoire jusqu'au Cameroun ;
- ▶ *S. m. nigripinis* du Rio Muni jusqu'au Congo.

Une autre sous-espèce, *S. m. leonensis*, est également mentionnée par Trewavas de la Sierra Leone jusqu'au Liberia.

La spéciation allopatrique

Le modèle classique de spéciation est celui de la *spéciation allopatrique* : des populations d'une même espèce ancestrale, ayant une distribution continue, deviennent isolées géographiquement du reste de l'espèce. En l'absence d'échanges de gènes entre ces populations, elles évoluent indépendamment et donnent naissance à de nouvelles espèces ne pouvant se reproduire entre elles. C'est de toute évidence la situation la plus courante, qui fait suite à des événements géologiques ou climatiques qui ont favorisé la fragmentation puis l'isolement de populations d'une même espèce. La plupart des bassins hydrographiques étant actuellement isolés les uns des autres, ils constituent, en quelque sorte, des îles dans lesquelles les populations d'une même espèce peuvent évoluer indépendamment les unes des autres. Si l'isolement est suffisamment long, les populations peuvent diverger au point de devenir des espèces différentes.

Un cas limite de la spéciation allopatrique est celui de la *spéciation péripatrique*. Il s'agit en termes simples de la spéciation intervenant dans des petites populations le plus souvent isolées à la marge d'une aire de répartition d'une espèce. Un exemple de spéciation péripatrique est celui d'espèces proches de *Brycinus imberi*. Trois espèces endémiques sont connues de zones limitées en marge de la zone de distribution de *B. imberi* : *B. abeli* (Oubangui), *B. carolinae* (Niger supérieur), *B. nigricauda* (Nipoué, Côte d'Ivoire) (voir p. 105). Ces trois espèces ressemblent beaucoup à *B. imberi* sur le plan morphologique et s'en différencient essentiellement par la coloration (PAUGY, 1986).

On parle également de *spéciation parapatrique* lorsque la spéciation intervient dans un milieu où les échanges de gènes peuvent exister mais sont fortement limités en raison, par exemple, de l'existence d'un cline géographique ou d'une ségrégation écologique. Un exemple connu est celui de *Sarotherodon melanotheron* qui est distribué le long de la côte ouest-africaine et pour lequel

on distingue trois sous-espèces assez bien identifiées géographiquement, mais qui peuvent se trouver en contact aux limites de leurs aires de répartition.

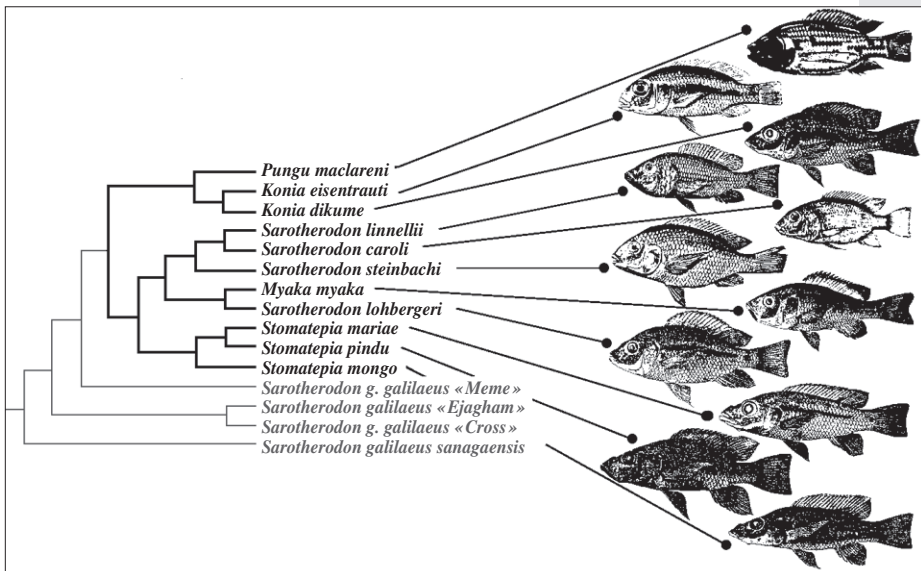
La spéciation sympatrique

La spéciation sympatrique intervient dans une population occupant la même aire géographique et dans laquelle les échanges de gènes sont théoriquement possibles. Ce mode de spéciation a été très controversé et même contesté par certains scientifiques. Partant du principe que le concept d'espèce biologique implique que chaque espèce soit constituée de populations interfécondes, on estimait en effet que le flux de gènes et son brassage continu à l'intérieur d'une population étaient un obstacle à l'apparition de nouvelles espèces. Selon MAYR (1988), la théorie sympatrique conduit au paradoxe suivant : la coexistence de deux formes n'est pas possible sans isolement reproductif. Or cet isolement ne peut apparaître, à moins que les deux formes ne coexistent de façon stable. Cependant, un certain nombre de faits tendent à montrer que des mécanismes d'isolement peuvent apparaître dans des conditions sympatriques sous l'effet de la sélection naturelle, et le principe de la spéciation sympatrique s'est progressivement imposé (GIBBONS, 1996). On pourrait schématiser ainsi les processus impliqués : tout d'abord, à l'intérieur de l'aire de répartition continue d'une espèce, la sélection naturelle favorise l'apparition de deux formes qui peuvent avoir des comportements éthologiques différents (préférences alimentaires, préférences d'habitat, saison de reproduction décalée, etc.). Si la pression de sélection est suffisante et si le processus se poursuit assez longtemps, ces deux formes pourront diverger ensuite suffisamment pour donner naissance à deux espèces distinctes.

Un exemple de spéciation sympatrique a été proposé par SCHLIEWEN *et al.* (1994) pour des Cichlidae des lacs de cratère (lacs Barombi Mbo et Bermin) au Cameroun (fig. 33). Ils ont montré, sur la base de l'analyse de l'ADN mito-

FIGURE 33

Spéciation sympatrique des Cichlidae du lac Barombi Mbo au Cameroun (redessiné d'après SCHLIEWEN *et al.*, 1994 et TREWAVAS *et al.*, 1972).



LES ESSAIMS D'ESPÈCES

On utilise également les termes « essaim d'espèces » ou « foule d'espèces » (traduction approximative du terme anglais *species flocks*) pour désigner des groupes monophylétiques ou d'espèces très proches issues d'un ancêtre commun et endémiques dans un même milieu (GREENWOOD, 1984).

Ces essaims d'espèces comprennent un nombre anormalement élevé d'espèces voisines, qui sont le produit d'une spéciation particulièrement rapide (on parle parfois de spéciation explosive). Celle-ci correspondrait à la réponse évolutive d'une faune qui après avoir colonisé un nouveau milieu, se différencie en se spécialisant dans l'exploitation des différentes ressources offertes par ce milieu.

Si de nombreux genres de Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est correspondent effectivement à la définition d'une foule d'espèces, il faut savoir néanmoins que ce phénomène est observé pour d'autres groupes, comme les poissons-chats du genre *Dinopterus* (dix espèces) du lac Malawi, les *Chrysichthys* (six espèces), les *Caecomastacembelus* (huit espèces), les *Lates* (quatre espèces) du lac Tanganyika, les grands *Barbus* du lac Tana (treize espèces), les *Brienomyrus* du Gabon (six espèces).

chondrial, que les neuf espèces du lac Bermin et les onze du lac Barombi Mbo constituent des ensembles monophylétiques qui ont évolué chacun dans le lac lui-même à partir d'une seule espèce colonisatrice. Compte tenu de la taille et de la forme du lac, il est peu probable que des microbarrières géographiques aient favorisé une spéciation micro-allopatrique. Les auteurs suggèrent plutôt que la diversification des comportements trophiques (et du comportement écologique qui en découle) a été le facteur principal de la spéciation sympatrique dans chacun de ces lacs.

Les grands *Barbus* du lac Tana (Éthiopie) présentent également une remarquable diversité morphologique. Ils ont d'abord été décrits comme des espèces, puis comme des morphotypes d'une même espèce (BANISTER, 1973). NAGELKERKE *et al.* (1994), à la suite d'une étude détaillée, ont distingué treize morphotypes et constaté des différences dans les habitudes alimentaires des morphotypes. Ils ont alors émis l'hypothèse qu'il existait plusieurs espèces se différenciant par leur niche alimentaire et leurs préférences en termes d'habitat. Ils ajoutent qu'il s'agit probablement d'un phénomène de spéciation sympatrique. Cependant, MINA *et al.* (1996) ont montré que la diversification mor-

phologique n'intervenait qu'à un stade avancé de la croissance. Tout en soutenant l'hypothèse d'une spéciation sympatrique, ils estiment donc que le processus est en cours mais n'est pas encore achevé.

Compte tenu des observations précédentes, il est fort possible que le processus connu sous le nom de *radiation adaptative*, c'est-à-dire la colonisation de plusieurs niches d'un même système écologique par des populations ou des espèces descendant d'un ancêtre commun, soit une illustration de la spéciation sympatrique. Ce phénomène favorise en effet la spéciation car les colonisateurs développent des adaptations morphologiques et comportementales particulières à leur nouveau mode de vie.

Un exemple célèbre de radiation adaptative chez les poissons est celui des Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est. Ainsi, les Cichlidae du lac Victoria paraissent descendre d'une seule espèce d'origine fluviale qui aurait colonisé le lac et donné naissance aux quelque 300 espèces vivantes qui occupent toutes les principales niches écologiques disponibles pour les poissons d'eau douce. Pour certaines fonctions adaptatives en liaison avec le régime alimentaire, on peut observer différentes étapes de la spécialisation, depuis les premiers stades de la modification morphologique jusqu'aux formes corporelles les plus extrêmes. Par exemple, chez les poissons malacophages, certaines

espèces sont dotées seulement de quelques dents pharyngiennes élargies servant à écraser les coquilles, alors que d'autres espèces ont un très grand nombre de dents, certaines possédant même des os pharyngiens mêlés aux dents (voir p. 177).

La spécialisation du comportement est probablement un élément important du succès de la radiation adaptative. Au-delà de la spécialisation trophique, il y a celle du comportement reproducteur, y compris les parades, les colorations sexuelles et spécifiques, le comportement territorial et parental. On réunit donc ainsi toutes les conditions favorables à une spéciation sympatrique.

La spéciation des Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est: quels processus sont en jeu?

Les grands lacs africains, où coexistent plusieurs centaines d'espèces de Cichlidae endémiques, sont de véritables laboratoires pour l'étude de la spéciation. De nombreux scientifiques se sont interrogés sur l'origine de cette grande diversité d'espèces et du mode de spéciation (allopatrique ou sympatrique?) qui aurait permis d'y parvenir. Fortement marqués par l'idée que la spéciation allopatrique était le modèle dominant, ils se sont interrogés sur les conditions dans lesquelles celle-ci aurait pu se produire alors que les poissons peuvent, en principe, se déplacer sur l'ensemble du lac et maintenir ainsi un flux génique entre populations. Pour quelles raisons la spéciation des Cichlidae n'a-t-elle pas connu un tel succès dans les rivières et les fleuves?

Pour expliquer qu'une telle spéciation allopatrique ait pu se produire dans ces lacs, des mécanismes différents, mais complémentaires, ont été suggérés (MARTENS *et al.*, 1994).

La fragmentation du système lacustre en plusieurs lacs de taille plus petite

Il y a maintenant des preuves que le niveau des grands lacs africains n'a pas été stable mais a beaucoup varié, même dans un passé récent. Ainsi, il y a 15 000 ans, le niveau du lac Victoria était d'au moins 75 m en dessous de son niveau actuel. Les fluctuations du niveau du lac Malawi ont pu atteindre 250 à 300 m au cours des derniers 25 000 ans (OWEN *et al.*, 1990).

Quant au lac Tanganyika, on a pu montrer que son niveau était inférieur de 600 m par rapport au niveau actuel il y a 25 000 ans (TIERCELIN *et al.*, 1989). Au cours du Pléistocène, le lac Tanganyika a été fragmenté en deux ou trois bassins séparés et en de nombreux petits lacs occupant le fossé d'effondrement. Cela a créé des conditions favorables à une spéciation allopatrique (MARTENS *et al.*, 1994). Les faunes se seraient mélangées de nouveau lors de la remontée des eaux, mais les espèces sexuellement isolées se seraient maintenues. Un tel mécanisme se répétant plusieurs fois à l'échelle géologique pourrait expliquer la grande richesse en espèces des grands lacs d'Afrique de l'Est.

MÉCANISMES IMPLIQUÉS DANS LA SPÉCIATION DES CICHLIDAE DES GRANDS LACS D'AFRIQUE DE L'EST

Ce qui surprend lorsqu'on observe les essais d'espèces de Cichlidae dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, c'est bien sûr l'extrême richesse des formes et des couleurs de ces poissons mais aussi la grande ressemblance des formes d'un lac à l'autre. Cette ressemblance a fait penser que ces essais d'espèces avaient une origine commune. MEYER *et al.*, 1990 ont clairement montré qu'il n'en était rien et que chaque lac avait développé son propre essaim d'espèces. On peut alors se demander pourquoi, dans des lacs aussi différents les uns des autres, l'évolution a abouti à des formes si ressemblantes. En effet, quoi de commun entre le lac Tanganyika très profond (1 470 m) et très ancien (20 millions d'années) et le lac Victoria qui ne fait qu'une quarantaine de mètres de profondeur et qui se serait asséché, au moins partiellement, il y a 14 000 ans environ ? Pourquoi des phénomènes identiques se répètent-ils à chaque fois et indépendamment dans ces lacs.

Pour le comprendre, il faut d'abord noter que dans chaque lac, chacun de ces essais d'espèces a pour origine une espèce fluviale qui colonisa le milieu lacustre. Il semble ensuite que l'évolution ait joué sur deux leviers à la fois : la forme du crâne et particulièrement de la mâchoire d'une part, et la couleur d'autre part.

En effet, une fois dans le milieu lacustre, notre Cichlidae fluviale trouva à sa disposition un grand nombre de biotopes différents à coloniser, avec chacun ses propres ressources alimentaires : des algues à brouter, des mollusques à consommer, des proies pélagiques à capturer... Rapidement, des groupes se spécialisèrent dans un type de régime alimentaire, comme l'ont bien montré ALBERSTON *et al.* (1999) dans le lac Malawi, où très tôt les espèces se sont réparties en deux groupes : celles qui exploitent les habitats rocheux, et celles qui exploitent les fonds sableux. Ce type d'adaptation a été possible grâce à l'extraordinaire plasticité du crâne et de la mâchoire de ces espèces. ALBERSTON *et al.* (2003 a et b) ont montré également que seuls une dizaine

des différences morphologiques observés (entre brouteurs, filtreurs, prédateurs, etc.). Ces gènes sont pour la plupart groupés (on dit « liés ») à l'intérieur du génome et ont souvent des effets multiples. Par exemple, certains gènes peuvent intervenir à la fois sur la hauteur et la longueur d'une mâchoire. ALBERSTON *et al.* (2003 b) ont également mis en évidence que des phénomènes sélectifs sont bien intervenus pour aboutir aux formes que l'on observe aujourd'hui.

Si l'on considère que les espèces fluviales, ayant donné naissance à ces différents essais d'espèces, possédaient les mêmes potentialités génétiques d'évolution de la mâchoire, il n'est pas étonnant dès lors que des pressions sélectives identiques dans des lacs différents aient donné lieu à des phénotypes identiques dans ces mêmes lacs. Autrement dit, dans deux lacs différents, les pressions de sélection qui vont contraindre une espèce à se spécialiser dans le broutage des algues, par exemple, vont conduire à adopter une même solution, quel que soit le lac.

Enfin, les variations de couleur constituent un autre mode de diversification qui fait intervenir la sélection sexuelle particulièrement bien étudiée chez les Cichlidae du lac Victoria. Les mâles sont souvent brillamment colorés alors que les femelles arborent des couleurs plus ternes. La reproduction est souvent sous la dépendance de signaux visuels liés à ces colorations. Généralement la femelle choisit le mâle en fonction de critères de coloration. SEEHAUSEN *et al.* (1997) ont ainsi montré que la turbidité de l'eau (due par exemple à l'eutrophisation) pouvait altérer la perception des couleurs par les poissons et ainsi rompre les barrières éthologiques qui séparent les espèces (et donc aboutir à des hybridations). Si l'on ajoute aussi que les gènes qui contrôlent la morphologie crânienne peuvent être liés à ceux qui contrôlent les choix des partenaires (sélection sexuelle), on peut alors prédire une sélection directionnelle liant morphologie et couleur et comprendre alors pourquoi les essais d'espèces des grands lacs d'Afrique de l'Est se ressemblent tant.

Des régimes alimentaires très variés

Alors que leurs ancêtres d'origine fluviale qui ont peuplé les grands lacs étaient vraisemblablement des généralistes, les Cichlidae, de même que les pinsons de Darwin, ont développé une large gamme de régimes alimentaires en milieu lacustre. Il en est résulté un certain nombre d'adaptations morphologiques au type de nourriture et à sa capture, ainsi que des adaptations écologiques et comportementales comme, par exemple, une fréquentation plus systématique de certains types d'habitat où la nourriture est présente (voir radiation adaptative ci-dessus).

Une spéciation allopatrique dans le lac lui-même

Elle peut avoir lieu, même s'il n'y a pas fragmentation du milieu lacustre. Les recherches menées sur les peuplements de poissons des grands lacs ont montré en effet que beaucoup d'espèces de Cichlidae benthiques ne sont présentes qu'à certaines profondeurs et sur certains types de fond dont elles ne s'éloignent guère au cours de leur vie. Ce comportement sédentaire (on parle également de sténotopie) est associé à un comportement reproducteur impliquant la garde d'un territoire et des soins parentaux, qui ne favorise pas non plus la dispersion.

De nombreuses espèces de *mbuna*, ces Cichlidae endémiques du lac Malawi, ont ainsi des habitats très spécifiques et sont susceptibles de passer leur vie entière, de la fécondation à la mort, dans le seul habitat auquel elles sont inféodées. Il est donc possible, dans des lacs de grande superficie, que l'existence d'îles et (ou) de fonds hétérogènes distribués en taches favorise le maintien de populations isolées qui, en raison de leur sténotopie, entretiennent peu d'échanges entre elles. Cette situation est favorable à la spéciation d'espèces sympatriques, selon un modèle que l'on peut comparer dans une certaine mesure à celui de la spéciation allopatrique, des barrières comportementales et écologiques au sein d'un même système lacustre limitant ou empêchant cette fois le flux génique entre sous-populations. RIBBINK (1994) considère que la sténotopie particulièrement marquée des Haplochromines expliquerait pour une grande part l'extraordinaire diversification observée dans ce groupe (près de 1 000 espèces). Il est admis en effet que les ancêtres des essaims d'espèces de Cichlidae des grands lacs sont des espèces fluviales eurytopes, c'est-à-dire peu sélectifs en termes d'habitat, et que l'histoire de leur évolution va dans le sens d'une spécialisation croissante. Le potentiel évolutif de ces colonisateurs eurytopes était probablement faible, mais serait devenu de plus en plus important au fur et à mesure que certaines lignées se spécialisaient et devenaient sténotopes (RIBBINK, 1994).

L'hypothèse a également été avancée que la variabilité de l'environnement en milieu fluvial sélectionne les espèces eurytopes au détriment des espèces sténotopes qui ne peuvent se maintenir. Ce serait une explication possible au fait qu'il y a plus d'espèces de Cichlidae dans les lacs que dans les fleuves africains. D'ailleurs, les tilapias qui sont eux aussi eurytopes, ne sont représentés que par une dizaine d'espèces dans les grands lacs. Cependant, la sténotopie n'est possible que dans les lacs où les conditions restent relativement stables sur le long terme. Le nombre plus restreint de Cichlidae présents dans le lac

Tanganyika résulterait du fait que les habitats démersaux sont trop instables (remontées d'eaux profondes anoxiques, en particulier) pour permettre l'évolution des spécialisations aboutissant à la sténopie et le développement d'une importante foule d'espèces (ECCLES, 1986).

De même, le faible nombre de Cichlidae (seize espèces d'Haplochromines) observé dans le lac Kivu serait dû à l'instabilité géologique depuis le Pléistocène, qui aurait causé des extinctions importantes d'espèces et inhibé la diversification des espèces survivantes. Ces dernières ont échappé aux périodes d'instabilité en se réfugiant dans les rivières avoisinantes, à partir desquelles elles ont recolonisé le lac lors de périodes plus favorables. Ces espèces, contrairement à la plupart des autres Haplochromines des grands lacs, sont d'ailleurs généralistes et eurytopes, ce qui conforte les conclusions précédentes sur le rôle de la sténopie.

Le rôle de la prédation

Dans la spéciation des poissons africains, et notamment celle des Cichlidae des grands lacs, le rôle de la prédation a fait l'objet de nombreuses discussions. Selon certaines hypothèses, les prédateurs, en patrouillant dans des zones possédant des abris, contribuent à fractionner les populations et à les maintenir sous forme de taches isolées, ce qui favorise la spéciation (LOWE-McCONNELL, 1987). Dans les peuplements pélagiques, la pression de prédation semble au contraire aboutir à l'uniformité et à une réduction de la diversité. Cette hypothèse est confirmée par COULTER (1991 a) pour les poissons du lac Tanganyika, où les *Lates* spp. et le Cichlidae *Boulengerochromis microlepis* exercent une grande influence sur les juvéniles et les petits poissons qui sont obligés de se cacher ou d'adopter des comportements en bancs. Ces prédateurs ont également une forte influence sur les stratégies de reproduction des proies, leur comportement et leur taux de mortalité. Il semble cependant que le rôle des prédateurs ne soit pas aussi important dans les lacs Victoria et Malawi où les nombreux prédateurs sont, eux-mêmes, inféodés à certains types d'habitat. Les conséquences dramatiques de l'introduction du *Lates* dans le lac Victoria montrent *a posteriori* que les nombreuses espèces de Cichlidae qui ont disparu ne possédaient pas, en fait, les mécanismes comportementaux ou les abris adéquats pour échapper à la prédation.

À quelle vitesse se fait la spéciation ?

Il n'y a pas beaucoup de données sur la vitesse de spéciation des poissons africains, mais il est évident que celle-ci est éminemment variable selon les groupes phylogénétiques et les conditions de l'environnement (COULTER, 1994).

Ainsi, dans le lac Nabugabo qui a été isolé du lac Victoria il y a environ 4 000 ans par une bande de sable, il existe actuellement huit espèces d'Haplochromines, dont cinq endémiques. Ces dernières sont apparues depuis l'isolement du lac, à partir de sous-populations d'espèces qui étaient présentes dans le lac Victoria. Dans ce dernier, il est possible qu'un épisode de spéciation ait pu intervenir il y a environ 14 000 ans, période de relative sécheresse durant laquelle le lac était fragmenté en de nombreux petits lagons. On peut d'ailleurs

penser qu'à cette occasion plusieurs espèces existant préalablement ont également disparu.

En ce qui concerne les Haplochromines du lac Malawi, OWEN *et al.* (1990) estiment que la spéciation a pu être très rapide et avancer une durée de 200 ans !

Sur le plan évolutif, VRBA (1980) a avancé l'hypothèse que les différences observées, en ce qui concerne les vitesses de spéciation à l'intérieur d'un « clade », sont la conséquence d'une différenciation eurytope/sténotope : un taux élevé de spéciation ainsi qu'un fort taux d'extinction sont associés à une grande sténopathie. En d'autres termes, lorsque la sténopathie augmente en raison d'une plus grande spécialisation, le taux de spéciation augmente. Cette hypothèse paraît être vérifiée chez les Cichlidae des grands lacs africains : les Haplochromines, qui sont beaucoup plus sténotopes que les tilapias, ont également beaucoup plus d'espèces. En outre, parmi les Haplochromines, ce sont les foules d'espèces dont les membres sont les plus sténotopes qui ont le plus d'espèces (RIBBINK, 1994).

Les convergences évolutives : hasard ou nécessité ?

Il y a convergence lorsqu'il y a apparition, au cours de l'évolution, de caractéristiques similaires chez des espèces différentes appartenant éventuellement à des lignées très éloignées. Ces convergences sont liées le plus souvent au fait que les espèces sont soumises à des contraintes similaires en occupant des niches écologiques comparables dans des systèmes écologiques différents. Des espèces appartenant à des groupes taxinomiques différents peuvent présenter des convergences remarquables sur le plan morphologique. C'est le cas par exemple pour l'espèce africaine *Hepsetus odoe* (Hepsetidae), qui ressemble beaucoup au brochet européen *Esox lucius* et au genre sud-américain *Boulengerella* (Ctenoluciidae).

Les espèces des genres africains *Alestes* et *Brycinus* (Alestidae) ressemblent, respectivement, à l'ablette *Alburnus* et au gardon *Rutilus*, ou au rotengle *Scardinius* (Cyprinidae), par la forme du corps, de la bouche, des nageoires anales et la coloration.

Citharinus (Citharinidae) des bassins nilo-soudaniens ou *Distichodus* (Distichodontidae) sont également proches de la brème *Abramis brama* par la forme du corps et des nageoires (fig. 34, voir planches couleur hors texte).

Enfin, la forme et certaines caractéristiques des Cichlidae rappellent celles de certains Percidae européens et Centrarchidae nord-américains.

Dans le cas des grands lacs d'Afrique de l'Est, on observe également des exemples d'évolution convergente de certains caractères anatomiques ou comportementaux chez les Cichlidae. La spécialisation pour l'utilisation de mêmes ressources s'est produite simultanément dans plusieurs lacs et a donné lieu le plus souvent à des modifications morphologiques comparables chez des espèces n'appartenant pas à la même lignée évolutive. On a pu parler à ce sujet d'espèces « écologiquement équivalentes » (FRYER et ILES, 1972). Ainsi, les genres *Bathybates* et *Rhamphochromis*, endémiques respectivement

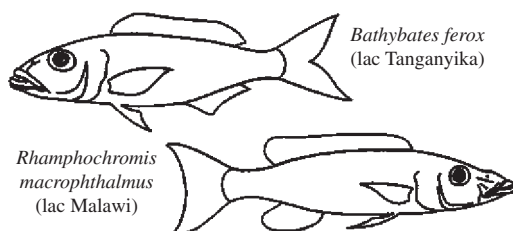
des lacs Tanganyika et Malawi, sont des piscivores de pleine eau partageant des caractères similaires : une tête et un corps allongés, et des dents pointues (STIASSNY, 1981). Ces deux genres ne sont pas phylogénétiquement proches et ont évolué indépendamment dans chacun des lacs (fig. 35).

Chez les Cichlidae qui se nourrissent de mollusques, on a observé le développement d'épaisses meules pharyngiennes pour écraser les coquilles aussi bien chez les *Mylochromis* du lac Victoria que chez des espèces du lac Malawi comme *Maravichromis sphaerodon* ou *Lethrinops mylodon*.

D'autres exemples de convergences morphologiques (certains auteurs préfèrent parler de parallélisme) liées à des habitudes alimentaires ont également été signalés chez les poissons pédonophages ou lépidophages des grands lacs.

FIGURE 35

Exemple d'espèces
endémiques
« écologiquement
équivalentes » et
phylogénétiquement
éloignées
(redessiné d'après
FRYER et LES, 1972).



Taxinomie et systématique



La taxinomie, et non taxonomie (voir encadré), consiste à nommer et décrire les organismes. Il s'agit d'une science très formalisée, dont les règles sont établies et révisées régulièrement par une Commission internationale de nomenclature zoologique créée en 1895. Le Code international de nomenclature zoologique contient toutes les règles de désignation des espèces animales qui sont les mêmes pour tous les groupes zoologiques.

Un des principes de base est que le premier nom donné à une espèce a priorité sur les autres. Il n'est pas rare en effet que des révisions taxinomiques d'un groupe mettent en évidence que certaines espèces ont été décrites sous des noms différents, soit que les auteurs n'aient pas eu accès à toute l'information, soit qu'ils se soient trompés. Dans ces conditions la règle de priorité doit être appliquée, ce qui amène à modifier parfois le nom sous lequel l'espèce était connue jusque-là. Cependant la situation peut même être beaucoup plus complexe comme dans le cas de *Schilbe mystus* (voir encadré « Qui est *Schilbe mystus* ? »).

Un autre cas bien connu est celui de l'holotype empaillé de *Synodontis xiphias*, décrit en 1864 par Günther, qui possède un museau prolongé et pointu à la façon d'un espadon. L'espèce n'a jamais été signalée depuis, et pour cause puisque la radiographie a montré que le museau allongé était un faux nez, dû à une armature métallique, et obtenu lors de l'empaillage (POLL, 1971) (fig. 36). L'holotype de *Synodontis labeo* GÜNTHER (1865) appartient à la même espèce, mais le nom de *S. xiphias* reste valable par application de la loi d'antériorité et malgré la difformité de l'individu retenu comme type.

La systématique, quant à elle, est l'étude de la diversité des organismes et des relations entre ces organismes. Elle a pour objectif de classer les espèces et de rechercher quelles sont les phylogénies, ce qui est différent dans son essence des objectifs de la taxinomie. La classification consiste à reconnaître et à définir des groupes ou taxons (c'est-à-dire un ensemble d'organismes possédant en commun un caractère particulier), que les taxinomistes auront à nommer. Selon la classification hiérarchique proposée par LINNÉ (1758), à chaque rang de la hiérarchie correspond un nom de taxon. Si les idées, en matière de classification surtout, ont bien évolué depuis le XVIII^e siècle, les bases jetées par Linné, en matière de taxinomie, restent encore solides. Ce que l'on appelle actuellement biosystématique est une approche moderne de la taxinomie et de la phylogénie, qui fait appel à des informations de différentes origines : morphologie, génétique, biologie, spécificité parasitaire, comportement et écologie. Ce type de démarche est sans aucun doute appelé à se développer.

TAXINOMIE

Pourquoi écrire Taxinomie plutôt que Taxonomie ? Une réponse circonstanciée à cette question a été publiée en 1962 dans *Mammalia* (p. 285) et reprise en 1970 dans le *Bulletin du Muséum* (p. 301, note infrapaginale).. En résumé, la Taxinomie, du grec *taxis* (arrangement) et *nomos* (loi), est l'étude des lois de la classification.

La Taxionomie, du grec *taxis* (unité) et *onoma* (nom), est l'activité qui aboutit à nommer les groupes d'êtres vivants que l'on appelle souvent des taxons. En composition, le radical grec donne donc taxi-, comme dans taxidermie, et non taxo- (DAGET, 1977)..

Qu'est-ce qu'une espèce ?

Les naturalistes du monde entier utilisent un même système de nomenclature pour désigner et identifier les espèces, le système binomial hérité de LINNÉ (1758). Mais la notion d'espèce est depuis longtemps un sujet de controverses et il n'existe à l'heure actuelle aucune définition entièrement satisfaisante.

Le concept typologique de l'espèce

Jusqu'au milieu du XIX^e siècle, les systématiciens avaient une conception fixiste de l'espèce : elles étaient telles que Dieu les avait créées, immuables et en nombre limité. Le but de la taxinomie était alors d'inventorier toutes les formes de vie existantes et de décrire leurs caractères spécifiques. Selon Linné, « il y a autant d'espèces que l'Être suprême a créé dès le début de formes différentes », et il a formalisé cette conception en matérialisant l'espèce par un individu type (holotype ; voir encadré « Code International de Nomenclature ») auquel est affecté un binom latin afin de l'identifier et de le classer.

Pour des raisons pratiques, la notion d'espèce typologique est encore utilisée de nos jours : l'espèce est un ensemble d'individus identiques entre

QUI EST *SCHILBE MYSTUS* ?

Après l'examen de l'holotype supposé de *Schilbe mystus*, De Vos et Skelton (1990) ont montré que celui-ci, décrit en 1758 par Linné, appartenait en réalité à la même espèce que celle appelée jusque-là *S. (Eutropius) niloticus* décrit seulement en 1829 par Rüppell. Si les deux espèces sont synonymes, et en application du Code international de nomenclature zoologique, le nom le plus ancien *S. mystus* a priorité sur celui de *S. niloticus*. En toute rigueur, tous les poissons identifiés jusque-là *S. niloticus* doivent donc être renommés *S. mystus*.

Mais si l'holotype de *S. mystus* est synonyme de *S. niloticus*, ce n'est pas le cas pour les autres poissons identifiés jusque -à sous le nom de *S. mystus* qui sont différents de *S. niloticus* et du type de *S. mystus*. À quelle espèce appartiennent-ils ? Parmi les espèces qui avaient été mises à tort en synonymie avec le type de *S. mystus*, le nom le plus ancien est celui de *S. intermedius* décrit par Rüppell en 1832 et dont la description correspond bien aux « ex-mystus ». En conséquence, les poissons décrits avant 1990 sous le nom de *S. mystus* doivent être renommés *S. intermedius*. Ainsi, l'application de règles taxinomiques au demeurant tout à fait justifiables, conduit à une situation qui est particulièrement confuse pour l'utilisateur non spécialisé : le nom *S. mystus* est maintenant appliqué à une espèce largement citée dans la littérature sous le nom de *S. niloticus*, et les anciens *S. mystus* prennent le noms de *S. intermedius*. Mais ce changement de nomenclature n'a pas été appliqué partout et par tous avec rigueur, de sorte que l'on se demande souvent si le nom utilisé est celui qui est proposé par la révision, ou si c'est l'ancien nom. La rigueur légendaire du taxinomiste n'a guère tenu compte dans ce cas précis de la confusion qui allait en découler pour les ichtyologues biologistes ou écologistes...

EXTRAIT DU CODE INTERNATIONAL
DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE (troisième édition)

**adopté par la xx^e assemblée générale
de l'Union internationale
des sciences biologiques (février 1985)**

Type, s.m. Terme utilisé seul, ou constituant une partie d'un terme composé, pour dénoter une sorte particulière de spécimen ou de taxon.

Allotype, s.m. Terme non réglementé par le Code, désigne un spécimen de sexe opposé à l'holotype [Rec. 72A].

Écotype, s.m. Terme non réglementé par le Code, utilisé auparavant dans le sens de syntype ou de paratype, mais qui ne devait plus être utilisé en nomenclature zoologique [Rec. 73E].

Génotype, s.m. Terme non réglementé par le Code, utilisé auparavant dans le sens d'espèce type, mais qui ne devait plus être utilisé en nomenclature zoologique [Rec. 67A].

Hapantotype, s.m. Une ou plus d'une préparation d'individus directement en rapport, représentant différents stades dans le cycle évolutif et formant ensemble un type porte-nom d'une espèce actuelle de protozoaires [Art. 72c (iv)].

Un hapantotype est une série qui ne doit pas être restreinte par une sélection de lectotype ; toutefois, s'il est constaté qu'un hapantotype consiste en individus de plus d'une espèce, des composants peuvent être éliminés jusqu'à ce qu'il ne contienne que des individus d'une seule espèce [Art. 72c (iv) (1)].

Holotype, s.m. Spécimen unique désigné comme le type porte-nom d'une espèce ou d'une sous-espèce lorsque celle-ci est établie, ou le spécimen unique sur lequel un tel taxon est fondé lorsque le type n'est pas spécifié [Art. 73A].

Lectotype, s.m. Syntype désigné comme le seul type porte-nom subséquent à l'établissement d'une espèce ou d'une sous-espèce nominale [Art. 74].

Néotype, s.m. Le spécimen unique désigné comme le type porte-nom d'une espèce ou d'une sous-espèce nominale pour laquelle il y a lieu de croire qu'il n'existe plus d'holotype, de lectotype, de syntype ou de néotype antérieur [Art. 75].

Paralectotype, s.m. Chacun des spécimens d'une série type syntypique qui restent après la désignation d'un lectotype [Art. 72a (iii), Rec. 74F].

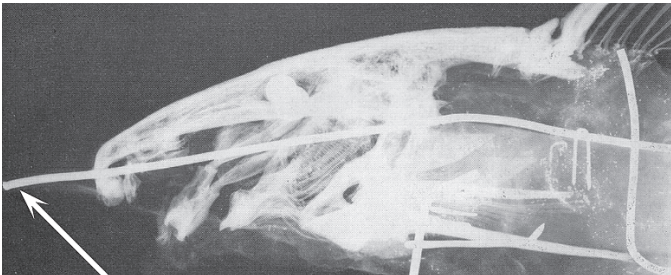
Paratype, s.m. Chacun des spécimens d'une série type autres que l'holotype [Art. 72a (iii), Rec. 73D].

Syntype, s.m. Chacun des spécimens d'une série type lorsque l'holotype et le lectotype n'ont pas été désignés [Arts 72a (ii), 73b, 74].

Topotype, s.m. (topotypique, a.). Terme, non réglementé par le Code, qui désigne un spécimen originaire de la localité type de l'espèce ou de la sous-espèce à laquelle il est censé appartenir, qu'il s'agisse ou non d'un spécimen de la série type.

eux et avec le spécimen « type », c'est-à-dire l'exemplaire ayant servi à décrire et caractériser l'espèce sur le plan morphologique. Ce type est déposé dans un musée où il sert de référence ou en quelque sorte d'étalon pour des comparaisons ou des révisions ultérieures.

FIGURE 36
Radiographie
de la tête de
Synodontis xiphias
(d'après POLL,
1971).



Le concept d'espèce biologique

La conception typologique de l'espèce fit lentement place, au début du ^{xx}e siècle, au concept d'espèce biologique. Cuvier, en 1798, avait déjà utilisé un critère biologique en définissant l'espèce comme « la collection de tous les corps organisés, nés les uns des autres, ou de parents communs, et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux ». La définition qu'en a donné MAYR (1942), un siècle et demi plus tard, n'est pas fondamentalement différente mais insiste sur l'aspect biologique : les espèces sont des groupes de populations dont les membres peuvent se croiser entre eux, et qui sont reproductivement isolés des autres groupes. L'un des critères majeurs pour différencier des espèces voisines est le fait que les hybrides éventuels ne seront pas viables ou seront stériles. « La genèse des espèces consiste donc simplement en l'acquisition, par le jeu de l'évolution, de quelque différence - n'importe laquelle - qui empêche la production d'hybrides féconds entre des populations, dans des conditions naturelles. » (WILSON, 1993)

Sur le plan génétique, le concept d'espèce biologique implique qu'il existe un pool de gènes qui peut se recombinaison à l'intérieur de toute la population lors de la reproduction sexuée, mais que ce pool génique est en quelque sorte « protégé » d'un mélange possible avec d'autres pools par des mécanismes biologiques, physiologiques ou comportementaux.

Si le concept d'espèce biologique n'est pas discutable, il est néanmoins difficile à appliquer chez les poissons dans la mesure où des essais systématiques de croisement entre diverses populations naturelles sont particulièrement difficiles à mettre en œuvre.

Le concept de système spécifique de reconnaissance pour l'accouplement

En réaction au concept d'isolement reproductif qui sous-tend celui d'espèce biologique, PATERSON (1985) estime qu'il n'y a aucune raison apparente pour que des espèces qui évoluent indépendamment dans des aires géographiques isolées aient avantage à développer des mécanismes qui aboutissent à un isolement reproductif.

Le concept de système spécifique de reconnaissance pour l'accouplement part au contraire du principe que les partenaires sexuels conspécifiques doivent partager des caractères spécifiques comme un ensemble co-adapté de signaux et de réponses entre mâles et femelles de la même espèce pendant la parade nuptiale, pour se rencontrer et assurer la fertilisation des gamètes (RIBBINK, 1988). Une espèce est ainsi composée d'individus qui ont un même système de fertilisation, c'est-à-dire l'ensemble des adaptations qui concourent à favoriser et faciliter la rencontre entre les partenaires sexuels pour assurer la reproduction : signaux de reconnaissance visuels, chimiques ou soniques, colorations, parades nuptiales, périodes de reproduction synchrones, préférence pour les mêmes types d'habitat et les mêmes sites de ponte, territorialité...

Ce concept est une alternative intéressante. Ce n'est pas l'existence de barrières à l'hybridation qui constitue un critère important de spéciation, mais l'existence de systèmes de reconnaissance sélectifs entre partenaires conspécifiques.

Espèces jumelles

Ce sont des espèces biologiques qui ont acquis un isolement reproductif mais qui sont encore difficiles à discerner sur la base de leur morphologie. Ces espèces résulteraient le plus souvent d'une spéciation récente.

Nous donnerons deux exemples qui illustrent bien ce que certaines techniques récentes peuvent apporter pour mieux séparer certaines espèces de phénotypes proches, résultant donc vraisemblablement d'une spéciation assez récente.

FIGURE 37

Morphologie générale de trois espèces sympatriques de *Labeo* d'Afrique occidentale (d'après PAUGY *et al.*, 1994).



Labeo du Sénégal et du Niger

Dans le haut cours de ces deux bassins, nous avons trouvé de nombreux spécimens intermédiaires entre *L. senegalensis* et *L. coubie*, que nous pensions, au début, être d'éventuels hybrides. Si cette forme se rapproche par sa morphologie générale de *L. senegalensis*, en revanche, l'anatomie de sa bouche rappelle celle de *L. coubie*. De même, le nombre de branchiospines sur le premier ceratobranchial ne permet pas de trancher et laisse également supposer une forme hybride. L'analyse comparée de la parasitofaune branchiale (Monogènes) des trois formes de *Labeo* permet en revanche de trancher et prouve qu'il ne s'agit pas d'un hybride mais bien d'une espèce valide possédant une parasitofaune spécifique. Également, l'étude génétique par électrophorèse de protéines des trois formes permet, sans ambiguïté, de statuer sur la spécificité réelle de l'hybride supposé. En raison de sa coloration particulière, cette nouvelle espèce a été nommée *L. roseopunctatus* (fig. 37).

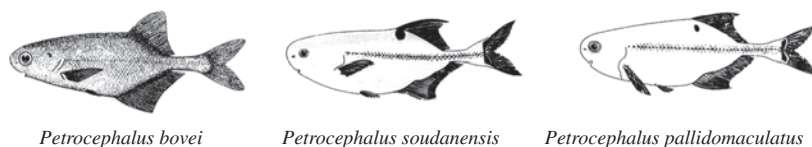
Petrocephalus du Niger

Dans le bassin supérieur du Niger, on rencontre trois formes de *Petrocephalus* aux caractéristiques métriques et méristiques identiques et qui ne diffèrent que par le patron de coloration :

► forme A, livrée uniformément argentée ;

FIGURE 38

Morphologie générale de trois espèces sympatriques de *Petrocephalus* d'Afrique occidentale (d'après PAUGY *et al.*, 1994).



► forme B, premiers rayons de la dorsale fortement marqués de noir, une tache sous-dorsale noire attenante à la nageoire ;

► forme C, une tache grise sous-dorsale isolée de la nageoire.

La forme A, connue depuis longtemps, correspond à *P. bovei*, espèce largement répandue mais dont la morphologie, hormis la coloration, ne diffère pas des deux autres formes. Afin de statuer sur l'éventuelle spécificité de ces trois formes, les caractéristiques de la décharge électrique émise par ces Mormyridae ont été étudiées. Si les formes A et C ne peuvent être différenciées, en revanche, les individus du groupe B montrent des caractéristiques différentes. De même, la forme des décharges ne permet pas de distinguer A et C, mais les séparations génétiques confirment le niveau spécifique de ces trois formes (AGNÈSE et BIGORNE, 1992). Outre *P. bovei* déjà connu, l'aide de nouvelles techniques a permis de reconnaître la validité spécifique des deux autres formes et donc de contribuer à la description de deux nouvelles espèces, *P. soudanensis* et *P. pallidomaculatus* (fig. 38).

Les espèces polytypiques

Le concept d'espèce polytypique se réfère à une espèce qui peut présenter plusieurs formes et (ou) qui est composée de plusieurs sous-espèces pouvant présenter des différences sur le plan morphologique, physiologique, écologique ou comportemental.

Reconnaître une variabilité à l'intérieur d'une population peut conduire à deux attitudes entre lesquelles les ichthyologues ont longtemps hésité : les « variétés » sont des adaptations locales d'une même espèce, ou alors il s'agit réellement d'espèces différentes. Ainsi, pour l'espèce *Brycinus nurse* répandue en zone sahélienne, on connaît deux populations lacustres naines, chacune sympatrique des populations fluviales : *B. nurse dageti* du lac Tchad et *B. nurse nana* du lac Turkana. La première sous-espèce avait initialement été décrite comme une espèce différente, *B. dageti* (PAUGY, 1986). Beaucoup d'exemples d'espèces polytypiques existent également chez les Cyprinidae (LÉVÊQUE, 1989 a et b) et les Mormyridae (BIGORNE, 1987, 1989 ; BIGORNE et PAUGY, 1991). En réalité, étant donné que les bassins hydrographiques constituent actuellement des îles

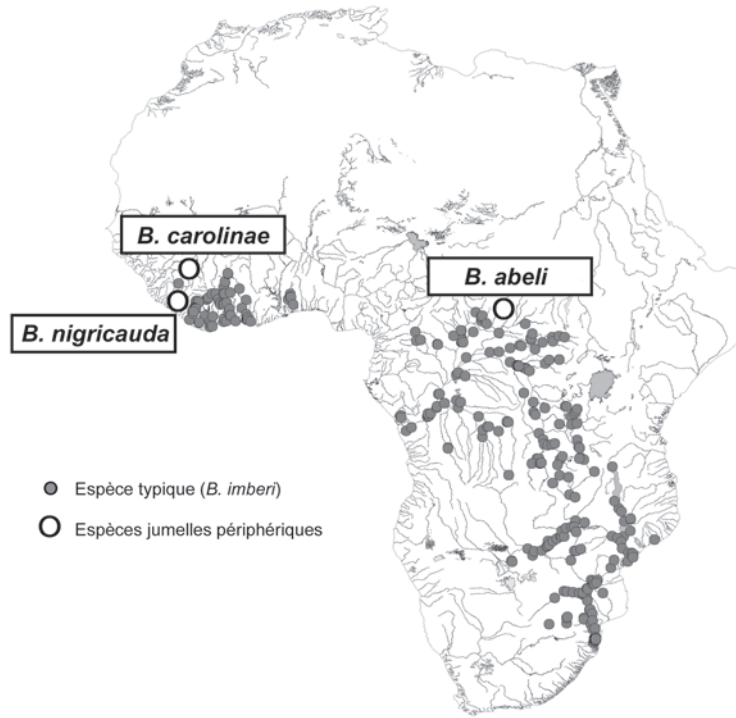


FIGURE 39

Distribution de
B. imberi, *B. abeli*,
B. carolinae et
B. nigricauda.

géographiques, une espèce est le plus souvent scindée en plusieurs populations isolées ayant peu ou pas d'échanges entre elles (fig. 39). Il n'est alors pas surprenant, dans ces conditions, que les populations isolées aient commencé à développer certaines adaptations en fonction des conditions de leur environnement, ce qui expliquerait la variabilité observée.

Les clines géographiques

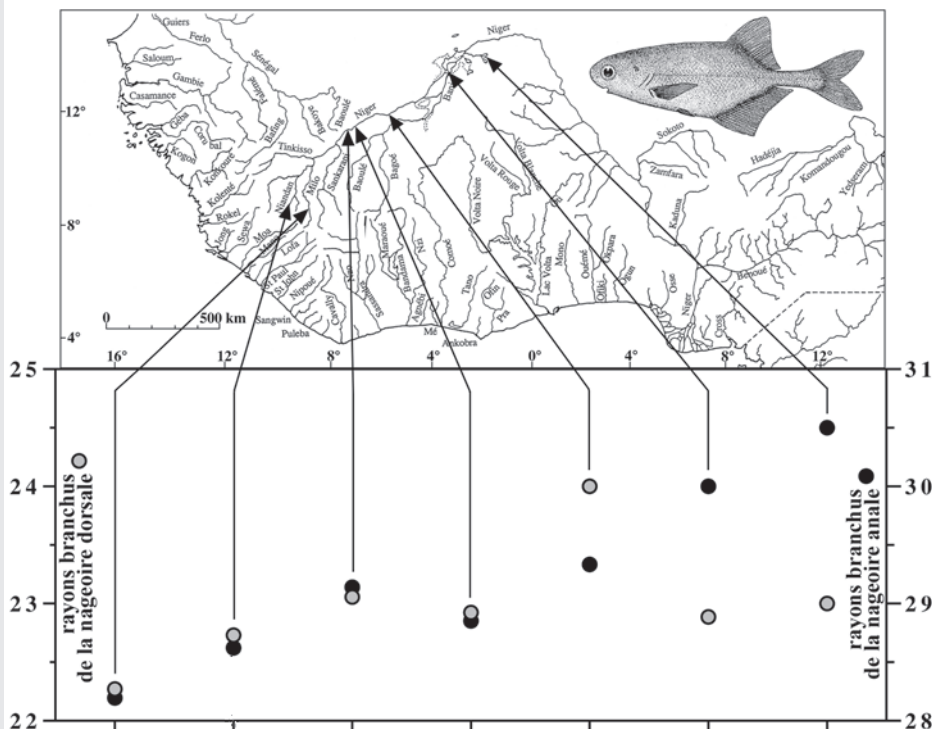
On a observé en milieu terrestre que lorsque les facteurs de l'environnement varient de manière graduelle, il peut exister également des changements progressifs de certaines caractéristiques morphologiques ou morphométriques des populations d'une espèce. Ces variations géographiques résultent de la réponse des organismes aux conditions environnementales et (ou) de la limitation des échanges de gènes entre populations isolées.

ENDLER (1977) donne la définition suivante du cline : « un gradient géographique dans un caractère mesurable ou le gradient dans le gène, le génotype ou la fréquence phénotypique ». Donc, la variabilité phénotypique, ou celle des caractères morphologiques ou méristiques, observée chez une espèce peut être considérée comme un cline.

Échelle régionale

Dans le bassin supérieur du Niger, le nombre de rayons mous des nageoires anale et dorsale de *Petrocephalus bovei* (Bigorne *et al.*, non publié), évolue selon un gradient amont-aval (fig. 40). Il y a une différence moyenne de deux rayons entre populations extrêmes. Aucune explication étayée n'a été donnée à ce phénomène.

FIGURE 40
Petrocephalus bovei: variation clinale de deux caractères méristiques (moyenne) le long d'un gradient amont-aval (Niger supérieur).

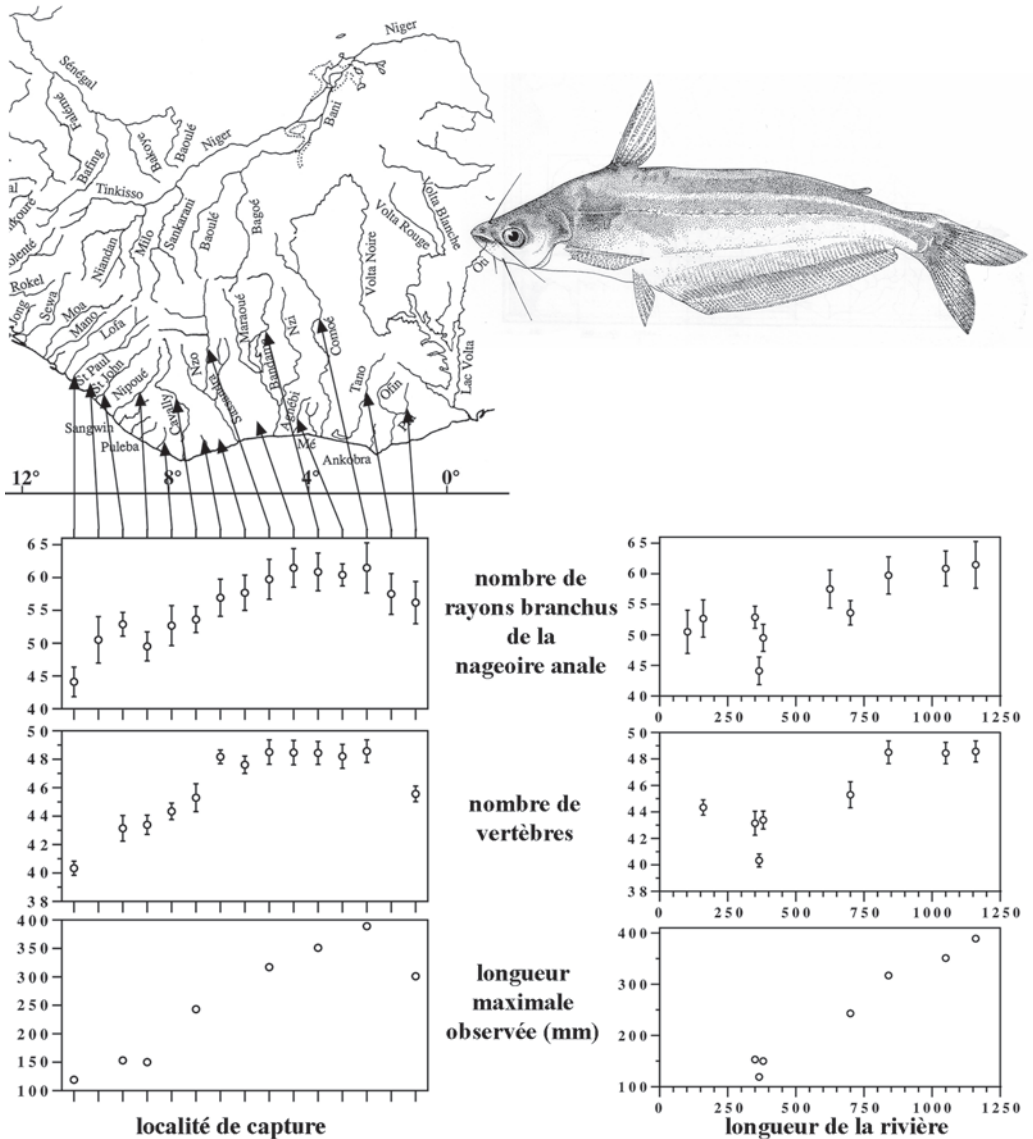


Échelle ouest-africaine

Schilbe mandibularis (Schilbeidae) fréquente les bassins atlantiques de haute Guinée, du Liberia oriental au Ghana occidental (LÉVÊQUE et PAUGY, 1999). Le nombre de rayons de la nageoire anale et de vertèbres de cette espèce augmente d'ouest en est, de même que la taille du corps, la taille à la première maturité et la longueur maximale (fig. 41) (LÉVÊQUE et HERBINET, 1982). Du point de vue écologique le gradient ouest-est correspond au passage de rivières forestières (Nipoué, Cavally) à des rivières de savane (Comoé) avec des situations intermédiaires (Sassandra et Bandama). Dans cet exemple, il existe également une corrélation entre la taille maximale des individus et le nombre de vertèbres.

FIGURE 41

Schilbe mandibularis : variation clinale de deux caractères méristiques (moyenne) et de la longueur maximale observée le long d'un gradient est-ouest dans les rivières de Côte d'Ivoire.

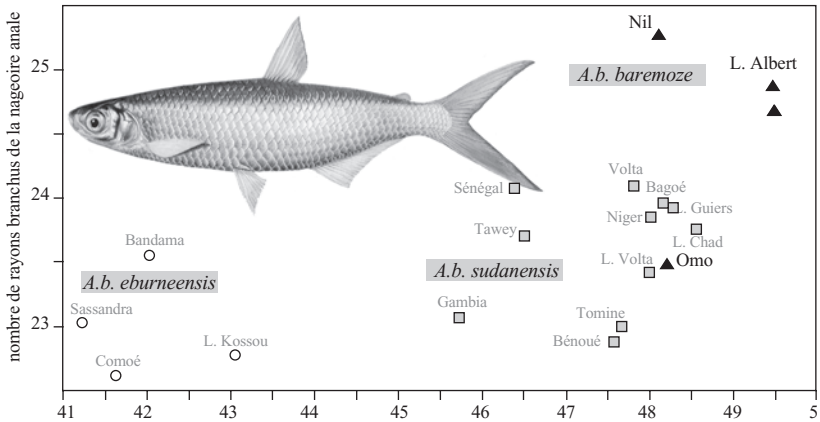


**Échelle subcontinentale : *Alestes baremoze*,
Brycinus macrolepidotus et *Barbus bynni***

Alestes baremoze (Alestidae) peuple tous les bassins de la zone nilo-soudanienne (PAUGY *et al.*, 1994 ; LÉVÊQUE et PAUGY, 1999). En fonction des sous-régions, les populations ne sont pas identiques et il existe des variations géographiques de certains caractères méristiques comme le nombre d'écailles le long de la ligne latérale, le nombre de vertèbres et le nombre de rayons mous de la nageoire anale (fig. 42). Les valeurs de ces trois caractères diminuent le long d'un cline allant du Nil à la Côte d'Ivoire avec des valeurs intermédiaires pour les bassins soudaniens. Trois sous-espèces ont été décrites sur la base des variations de ces caractères méristiques (PAUGY, 1986). Aucune explication argumentée ne peut être fournie pour expliquer cette tendance.

FIGURE 42

Alestes baremoze
variation cline
géographique de
deux caractères
méristiques
(moyenne).



Avant l'étude morphométrique de *B. macrolepidotus* deux espèces avaient été identifiées sur toute son aire de distribution en Afrique nord tropicale : *Brycinus rutilus* dans le secteur forestier et *B. macrolepidotus* en zone de savane. Sur la base de deux caractéristiques morphométriques principales (hauteur de corps et position de la nageoire dorsale par rapport à la nageoire pelvienne), on a pu mettre en évidence l'existence d'un cline géographique (fig. 43), et seul *B. macrolepidotus* est désormais considéré comme espèce valide (PAUGY, 1982). Il existe en fait deux morphes extrêmes et de nombreuses formes intermédiaires. En considérant le gradient forêt-savane, on constate que le corps des individus s'allonge et s'amincit et que la position de la nageoire anale recule par rapport à l'insertion des nageoires pelviennes.

Au sein du complexe *Barbus bynni*, trois espèces allopatriques ont été identifiées : *B. bynni* (bassin du Nil), *B. occidentalis* (zone sahélienne : bassins du Tchad, du Niger, de l'Ouémé, de la Volta et du Sénégal) et *B. waldroni* (bassins côtiers de Côte d'Ivoire et du Ghana). En fait, une étude parasitologique (faune des Monogènes branchiaux) (LÉVÊQUE et GUÉGAN, 1990) a montré que les deux espèces ouest-africaines *B. waldroni* et *B. occidentalis* avaient la même faune de Monogènes que *B. bynni*. La spécificité stricte de ce type de parasites prouve donc que ces trois formes appartiennent à la même espèce et doivent être considérées, chacune, comme une sous-espèce de ce groupe. L'étude parasitologique démontre qu'il n'existait qu'une seule espèce, dont les carac-

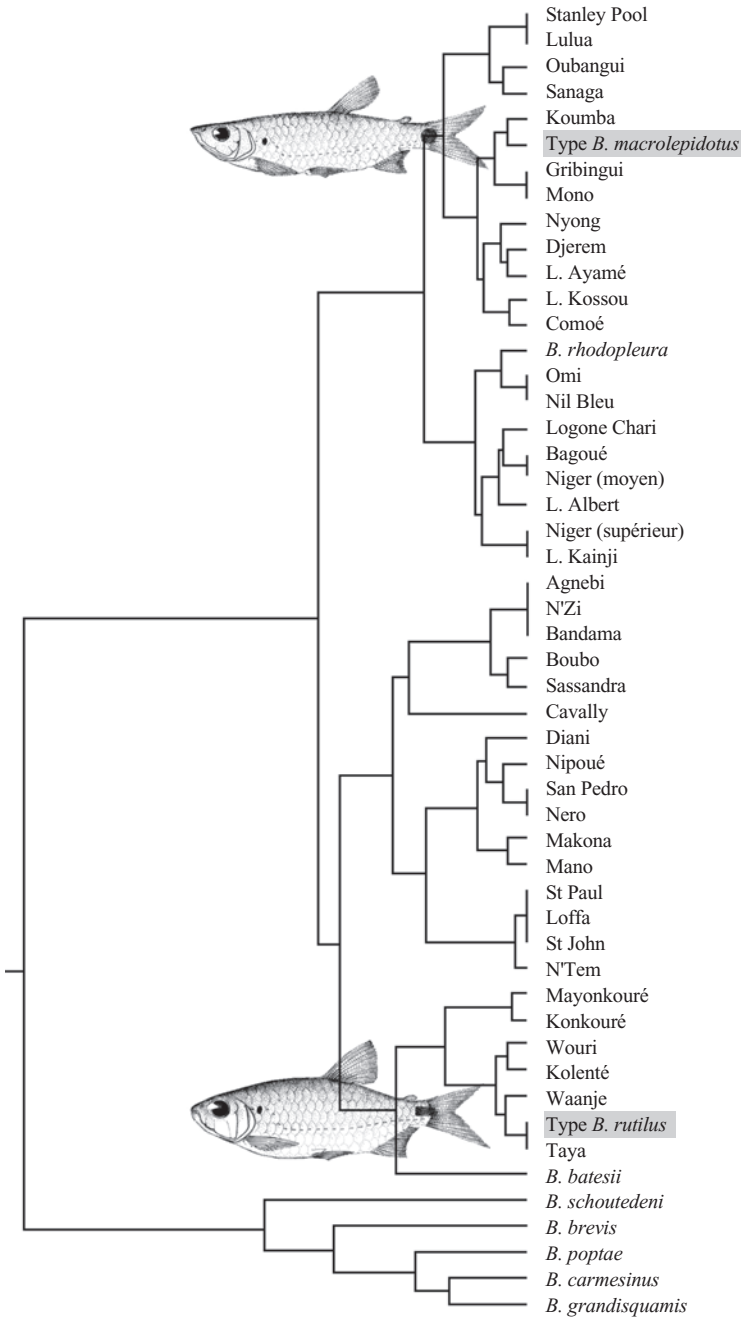


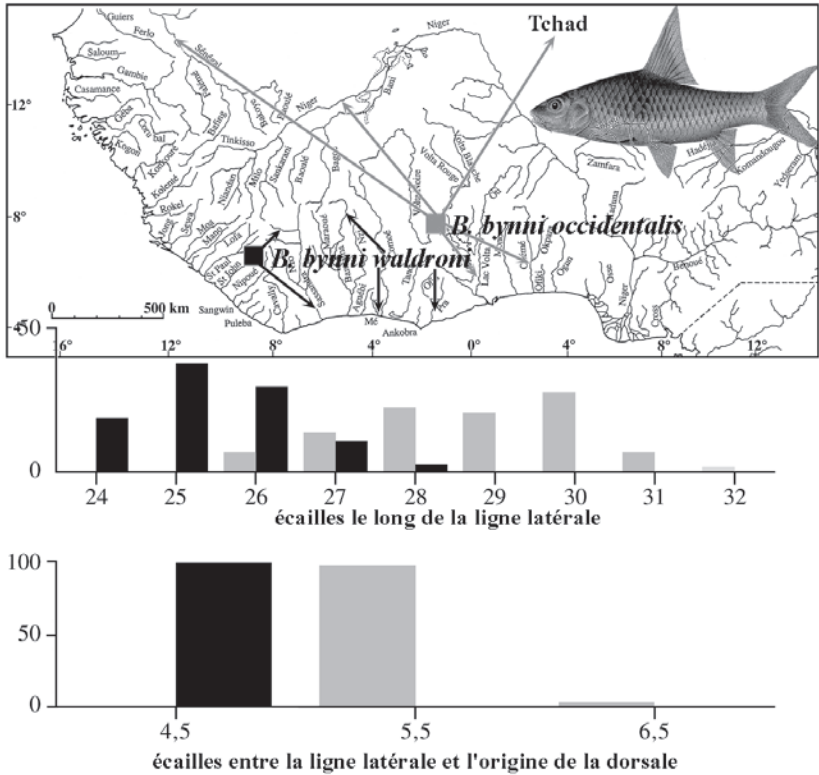
FIGURE 43

Brycinus macrolepidotus : variation clinale de deux caractères morphologiques sur toute l'aire de distribution de l'espèce.

tères méristiques évoluent selon un cline géographique. En Afrique occidentale, les deux sous-espèces (respectivement *B. b. occidentalis* et *B. b. waldroni*) se distinguent principalement sur le nombre d'écailles (fig. 44).

FIGURE 44

Barbus bynni :
variation clinale
géographique de
deux caractères
méristiques.



La question des hybrides

L'hybridation naturelle ou artificielle est un moyen de tester le concept d'espèce biologique.

L'hybridation en milieu naturel a été observée mais reste un phénomène rare, du moins dans la mesure où il n'y a pas eu beaucoup de recherches systématiques, et où les hybrides ne sont pas toujours décelables pour un œil non exercé. DAGET (1963) a ainsi identifié des jeunes spécimens de la Bénoué comme des hybrides de *Citharidium ansorgii* et de *Citharinops distichodoides*. Dans le lac Itasy à Madagascar, des *Oreochromis macrochir* et *O. niloticus* qui avaient été introduits dans les années 1960 se sont hybridés pour donner une forme appelée tilapia 3/4 qui s'est maintenue de nombreuses années avec les espèces parentales (DAGET et MOREAU, 1981). Un phénomène similaire a été observé dans le lac Naivasha, au Kenya, entre les espèces introduites *Oreochromis spirulus niger* et *O. leucostictus* (ELDER et al., 1971).

Plus récemment, l'hybridation en milieu naturel entre *Tilapia zillii* et *Tilapia guineensis* a été observée dans le lac de barrage de Ayamé (Côte d'Ivoire). Ces deux espèces sont habituellement parapatriques, *T. zillii* se rencontrant exclusivement en eau douce et *T. guineensis* en eau saumâtre. Il est probable que, avec la fermeture du barrage en 1958, des populations des deux espèces aient été piégées, ce qui les a obligées à une cohabitation forcée (POUYAUD, 1994). Un autre exemple d'hybridation faisant intervenir trois espèces de Cichlidae (*Tilapia zillii*, *T. guineensis* et *T. dageti*) a également été mis en évidence dans la rivière Comoé en Côte d'Ivoire, et confirmé comme le précédent par l'analyse des protéines (POUYAUD, 1994).

Ces deux derniers cas sont probablement une illustration de ce qui est appelé une zone hybride, c'est-à-dire une zone de contact où des populations parapatriques sont susceptibles de s'hybrider. Il est probable que ce phénomène a été sous-estimé jusqu'ici en raison de la limitation des moyens techniques et d'un manque d'intérêt.

De manière générale, les hybridations en milieu naturel chez les Cichlidae surviennent lorsque des modifications de l'environnement suppriment les barrières qui assurent l'isolement reproductif entre les espèces, ou lorsqu'une espèce colonise ou est introduite dans un milieu où existent déjà des espèces proches.

On peut également citer le cas d'un hybride de Alestidae entre *Alestes baremoze* et un *Brycinus*, qui a été mis en évidence en Côte d'Ivoire à la fermeture du lac de retenue de Kossou. Enfin, on peut rapporter le cas d'une espèce de *Hydrocynus somonorum* du fleuve Niger décrite par DAGET (1954), qui s'est ensuite avérée être un hybride de *H. forskalii* et de *H. brevis*. Dans tous ces cas, on relèvera le caractère assez fugace de l'apparition de la forme hybride.

L'hybridation artificielle a été beaucoup utilisée par les aquariologistes s'occupant des Cyprinodontiformes, pour essayer d'identifier les espèces biologiques parmi des formes nombreuses et parfois très similaires, mais qui possèdent pour certaines des caryotypes différents (SCHEEL, 1968).

Génétique et notion d'espèce

Face à la difficulté de reconnaître l'existence des espèces sur les seules bases morphologiques, les ichtyologues ont pensé utiliser d'autres informations, venant notamment de la génétique (voir encadré « Différenciation génétique des populations de *Sarotherodon melanotheron* », p. 96).

Nombre et forme des chromosomes

Chaque cellule vivante contient plusieurs paires de chromosomes, chacune de ces paires étant constituée d'un chromosome hérité de la mère par l'ovule et d'un chromosome hérité du père par le spermatozoïde. Le nombre de chromosomes est constant au sein d'une espèce, et l'on désigne par $2n$ (n désignant un jeu de chromosomes, paternels ou maternels) le nombre de chromosomes des cellules somatiques qui sont diploïdes. Les cellules sexuelles (ovules, spermatozoïdes) qui ne contiennent qu'un seul jeu de chromosomes (n) sont dites haploïdes. Par fusion lors de la fécondation, elles donneront des cellules diploïdes. Dans certains cas, le nombre de chromosomes est supérieur à $2n$; on parle alors de cellules polyploïdes.

Le nombre de chromosomes ainsi que la forme et la taille des chromosomes varient d'une espèce à une autre. Ces caractères peuvent être utiles pour les recherches taxinomiques ou phylogénétiques, et sont de plus en plus utilisés en raison de l'amélioration des techniques de préparation des caryotypes (OZOUF-COSTAZ ET FORESTI, 1992). On peut en particulier s'attendre à des progrès importants en ce qui concerne les techniques de marquage de chromosomes qui permettraient de mieux les identifier.

Le nombre de chromosomes de plusieurs espèces de poissons africains a pu être déterminé (tabl. XV). Pour beaucoup d'espèces, ce nombre est compris entre $2n = 48$ et $2n = 52$, mais dans certains cas il est différent et les causes peuvent en être diverses.

Chez certaines espèces de Cyprinidae, $2n$ peut atteindre 148-150. Il s'agit dans ce cas d'un nombre hexaploïde résultant d'un phénomène de polyploïdie qui est une mutation aboutissant à un accroissement du nombre de chromosomes au sein d'une population. Ce nombre peut être le double du nombre de chromosomes habituellement observé (individus tétraploïdes) ou le triple (individus hexaploïdes), ou n'importe quel autre multiple. La découverte récente de grands *Barbus* hexaploïdes en Afrique du Sud, de l'Est et de l'Ouest amène à reconsidérer l'origine des Cyprinidae.

Chez les Siluriformes, $2n$ est compris entre 70 et 72 chez les espèces des genres *Clarotes* et *Chrysichthys*. Ce nombre plus élevé par rapport, par exemple, aux genres *Bagrus* et *Auchenoglanis* aurait pour origine des fissions centromériques de certains chromosomes (AGNÈSE, 1989).

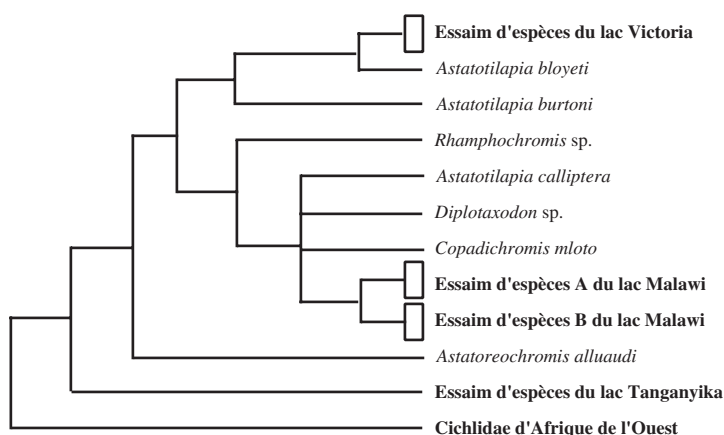
Le caryotype très variable des Cyprinodontiformes ($2n$ compris entre 9 et 24) semble être unique parmi les poissons et même au sein du monde animal. Le mécanisme de réduction du nombre de chromosomes résulterait ici de la fusion centrique de certains chromosomes ancestraux (encore appelée fusion robertsonienne).

Distances génétiques et différences morphologiques : deux phénomènes indépendants

Spéciation et évolution morphologique sont deux phénomènes indépendants. En particulier, il n'y a pas toujours corrélation entre les distances génétiques entre espèces et la divergence morphologique observée. Ainsi, les Cichlidae des grands lacs qui ont évolué rapidement par radiation adaptative sont proches sur le plan génétique, alors que beaucoup d'espèces sont bien différenciées morphologiquement (fig. 45). Pour dix espèces d'*Haplochromis* du lac Victoria,

FIGURE 45

Un exemple de contribution de la génétique à la phylogénie : cas des Cichlidae (d'après MEYER, 1993).



TABEAU XV

Nombre de chromosomes chez quelques espèces de poissons africains.

Familles / Espèces	2n	Auteurs	Familles / Espèces	2n	Auteurs
Protopteridae			Cyprinodontiformes (suite)		
<i>Protopterus annectens</i>	34	WICKBOM, 1945	<i>Aphyosemion camerunense</i>	34	SHEEL, 1972
Polypteridae			<i>Aphyosemion christyi</i>	18	SHEEL, 1968
<i>Calamoichthys calabaricus</i>	36	DENTON et HOWELL, 1973	<i>Aphyosemion exiguum</i>	36	SHEEL, 1968
<i>Polypterus palmas</i>	36	DENTON et HOWELL, 1973	<i>Aphyosemion filamentosum</i>	36	SHEEL, 1968
<i>Polypterus senegalensis</i>	36	URUSHIDO <i>et al.</i> , 1977	<i>Aphyosemion franzwerneri</i>	22	SHEEL, 1972
Phractolaemidae			<i>Aphyosemion gardneri</i>	40	SHEEL, 1968
<i>Phractolaemus ansorgii</i>	28	VERVOORT, 1979	<i>Aphyosemion guineense</i>	38	SHEEL, 1968
Pantodontidae			<i>Aphyosemion gulare</i>	32	SHEEL, 1968
<i>Pantodon buchholzi</i>	48	UYENO, 1973	<i>Aphyosemion labarrei</i>	28	SHEEL, 1972
Notopteridae			<i>Aphyosemion louessense</i>	20	SHEEL, 1972
<i>Notpterus afer</i>	34	UYENO, 1973	<i>Aphyosemion lujae</i>	40	SHEEL, 1968
Cyprinidae			<i>Aphyosemion mirabile</i>	32	SHEEL, 1972
<i>Barbus bynni</i>	150	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Aphyosemion obscurum</i>	34	SHEEL, 1968
<i>Barbus bynni occidentalis</i>	148	GUÉGAN <i>et al.</i> , 1995	<i>Aphyosemion roloffi</i>	42	SHEEL, 1968
<i>Barbus capensis</i>	150	OELLERM. et SKELT., 1990	<i>Aphyosemion scheeli</i>	40	SHEEL, 1972
<i>Barbus ethiopicus</i>	150	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Aphyosemion sjoestedti</i>	40	SHEEL, 1968
<i>Barbus intermedius</i>	150	RAB <i>et al.</i> , 1993	<i>Aphyosemion walkeri</i>	36	SHEEL, 1968
<i>Barbus natalensis</i>	150	OELLERM. et SKELT., 1990	<i>Aplocheilichthys macrophth.</i>	48	SHEEL, 1972
<i>Barbus petitjeani</i>	150	GUÉGAN <i>et al.</i> , 1995	<i>Aplocheilichthys normani</i>	48	SHEEL, 1972
<i>Barbus wurtzi</i>	148	GUÉGAN <i>et al.</i> , 1995	<i>Epiplatys annulatus</i>	50	SHEEL, 1972
<i>Barbus ablades</i>	48	RAB <i>et al.</i> , 1996	<i>Epiplatys barmoiensis</i>	34	SHEEL, 1972
<i>Barbus anema</i>	50	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Epiplatys bifasciatus</i>	40	SHEEL, 1968
<i>Barbus bigornei</i>	50	RAB <i>et al.</i> (1996)	<i>Epiplatys chaperi</i>	50	SHEEL, 1972
<i>Barbus holotaenia</i>	50	RAB, 1988	<i>Epiplatys dageti</i>	50	SHEEL, 1968
<i>Barbus macrops</i>	50	RAB <i>et al.</i> , 1996	<i>Epiplatys duboisi</i>	48	SHEEL, 1968
<i>Garra dembeensis</i>	50	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Epiplatys fasciolatus</i>	38	SHEEL, 1968
<i>Garra quadrimaculata</i>	50	GOLUB. et KRYS., 1993	<i>Epiplatys sexfasciatus</i>	48	SHEEL, 1968
<i>Labeo senegalensis</i>	50	PAUGY <i>et al.</i> , 1990	<i>Epiplatys spilargyreus</i>	34	SHEEL, 1968
<i>Labeo coubie</i>	50	PAUGY <i>et al.</i> , 1990	<i>Nothobranchius guentheri</i>	35	SHEEL, 1988
<i>Labeo roseopunctatus</i>	50	PAUGY <i>et al.</i> , 1990	<i>Nothobranchius guentheri</i>	36	EWULONU <i>et al.</i> , 1988
<i>Raiaamas steindachner</i>	58	RAB <i>et al.</i> , 2000	<i>Nothobranchius kirki</i>	36	SHEEL, 1972
Bagridae/Claroteidae			<i>Nothobranchius melanospilus</i>	36	EWULONU <i>et al.</i> , 1988
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	56	AGNÈSE, 1998	<i>Nothobranchius palmquisti</i>	34	SHEEL, 1968
<i>Bagrus docmak</i>	54	AGNÈSE, 1998	<i>Nothobranchius palmquisti</i>	36	EWULONU <i>et al.</i> , 1988
<i>Chrysichthys auratus</i>	72	AGNÈSE, 1998	<i>Nothobranchius patrizii</i>	36	EWULONU <i>et al.</i> , 1988
<i>Chrysichthys maurus</i>	70	AGNÈSE, 1998	<i>Nothobranchius rachovii</i>	18	SHEEL, 1988
<i>Clarotes laticeps</i>	70	AGNÈSE, 1998	<i>Nothobranchius rachovii</i>	16	EWULONU <i>et al.</i> , 1988
Clariidae			Cichlidae		
<i>Clarias anguillaris</i>	56	AGNÈSE, 1998	<i>Astatotilapia burtoni</i>	40	THOMPSON, 1988
<i>Clarias gariepinus</i>	56	TEUGELS <i>et al.</i> , 1992	<i>Aulonocara kornelia</i>	44	FOERSTER et SCHARTL, 1987
<i>Heterobranchius longifilis</i>	52	TEUGELS <i>et al.</i> , 1992	<i>Aulonocara huesheri</i>	44	FOERSTER et SCHARTL, 1987
hybrid <i>C. gariepinus</i>	54	TEUGELS <i>et al.</i> , 1992	<i>Aulonocara stuartgranti</i>	44	FOERSTER et SCHARTL, 1987
x <i>H. longifilis</i>			<i>Hemichromis bimaculatus</i>	44	ZAHNER, 1977
Mochokidae			<i>Heterotilapia multispinosa</i>	48	ZAHNER, 1977
<i>Hemismynodontis membran.</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Melanochromis auratus</i>	46	THOMPSON, 1988
<i>Synodontis bastiani</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis alcalicus</i>	48	PARK, 1974
<i>Synodontis budgetti</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis aureus</i>	44	KORNFIELD <i>et al.</i> , 1979
<i>Synodontis courteti</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis karongae</i>	38	HARVEY <i>et al.</i> , 2002
<i>Synodontis filamentosus</i>	56	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis macrochir</i>	44	JALABERT <i>et al.</i> , 1971
<i>Synodontis ocellifer</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis mossambicus</i>	44	FUKOKA et MURAM., 1975
<i>Synodontis schall</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Oreochromis niloticus</i>	44	JALABERT <i>et al.</i> , 1971
<i>Synodontis sorex</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Sarotherodon galilaeus</i>	44	KORNFIELD <i>et al.</i> , 1979
<i>Synodontis violaceus</i>	54	AGNÈSE <i>et al.</i> , 1990	<i>Tilapia guineensis</i>	44	VERVOORT, 1988
Cyprinodontiformes			<i>Tilapia macrochir</i>	44	VERVOORT, 1988
<i>Aphyoplatys duboisi</i>	48	SHEEL, 1972	<i>Tilapia mariae</i>	40	VERVOORT, 1988
<i>Aphyosemion ahli</i>	36	SHEEL, 1968	<i>Tilapia rendalli</i>	44	MICHELE et TAKAH., 1977
<i>Aphyosemion arnoldi</i>	38	SHEEL, 1968	<i>Tilapia sparrmanni</i>	42	VERVOORT, 1988
<i>Aphyosemion bivittatum</i>	40	SHEEL, 1968	<i>Tilapia zillii</i>	44	KORNFIELD <i>et al.</i> , 1979
<i>Aphyosemion, bualanum</i>	40	SHEEL, 1968	Channidae		
<i>Aphyosemion calliurum</i>	26	SHEEL, 1972	<i>Parachanna obscura</i>	34	NAYYAR, 1966

par exemple, il y a peu de divergences au plan de l'analyse des protéines, alors que ces espèces présentent de grandes divergences sur le plan anatomique (SAGE *et al.*, 1984).

Inversement, de grandes différences ont été observées, sur le plan génétique, pour des populations du genre *Tropheus*, un groupe de Cichlidae du lac Tanganyika qui date d'environ 1,25 million d'années, alors que ces populations ne se distinguent que par des variations morphologiques mineures et, il est vrai, des différences marquées dans la coloration. Dans le groupe des Mormyridae, les distances génétiques obtenues par polymorphisme enzymatique sont plus importantes entre populations de *Petrocephalus* provenant de différents bassins d'Afrique de l'Ouest qu'entre les genres *Mormyrops*, *Pollimyrus* et *Marcusenius* qui sont morphologiquement très bien différenciés (AGNÈSE et BIGORNE, 1992) (fig. 46). Ce résultat souligne qu'il n'y a pas de corrélation entre distances génétiques et ressemblance morphologique chez les poissons. On connaît également le cas des Cyprinodontiformes chez lesquels des espèces ayant des garnitures chromosomiques très différentes ont néanmoins une apparence similaire.

Les principes de la classification

La classification du monde vivant est hiérarchique, les groupes étant totalement inclus dans des ensembles plus vastes qui ne se recouvrent pas. Mais cette hiérarchie peut s'établir sur des bases différentes. Ainsi, la hiérarchie phénétique est fondée sur la similitude de forme des groupes classés : nombre et position des nageoires, présence ou non de barbillons, nombre de rayons aux nageoires, etc. La hiérarchie phylogénétique est fondée quant à elle sur la parenté évolutive : les groupes sont délimités en fonction de leur degré de parenté et de l'ancienneté de leurs ancêtres communs. Ces deux systèmes de classification, qui ont donné naissance à de véritables écoles, peuvent offrir des résultats concordants mais sont parfois également en désaccord. La classification phénétique est défendue par l'école de la taxinomie numérique, la classification phylogénétique par celle dite cladiste.

Les tenants de la taxinomie numérique estiment que les organismes qui partagent des caractéristiques communes ont une histoire évolutive similaire, mais ne font pas d'hypothèse sur la généalogie. En utilisant un grand nombre de caractères sur un grand nombre d'individus, et en leur donnant un poids égal, les méthodes statistiques sont supposées identifier des ensembles homogènes. Cependant, les convergences morphologiques au cours de l'évolution ont pu conduire à des regroupements artificiels, et des critiques ont été faites sur les biais que peuvent apporter les méthodes statistiques (RIDLEY, 1989). Cette école a connu son apogée au cours des années 1960 mais a perdu beaucoup de son intérêt depuis. Un exemple d'application concernant les poissons africains a été proposé par DAGET (1966) ; il a pu établir un phénogramme des Citharinidae (fig. 47) qui confirmait en réalité la classification empirique utilisée jusque-là.

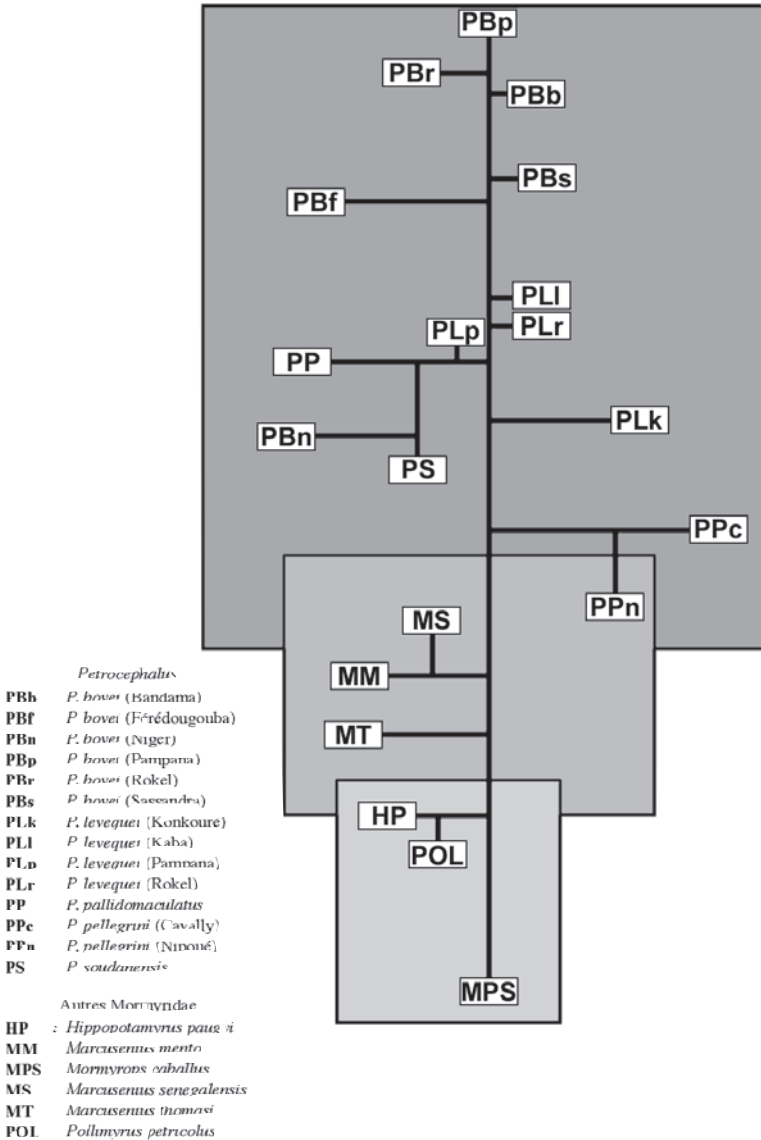
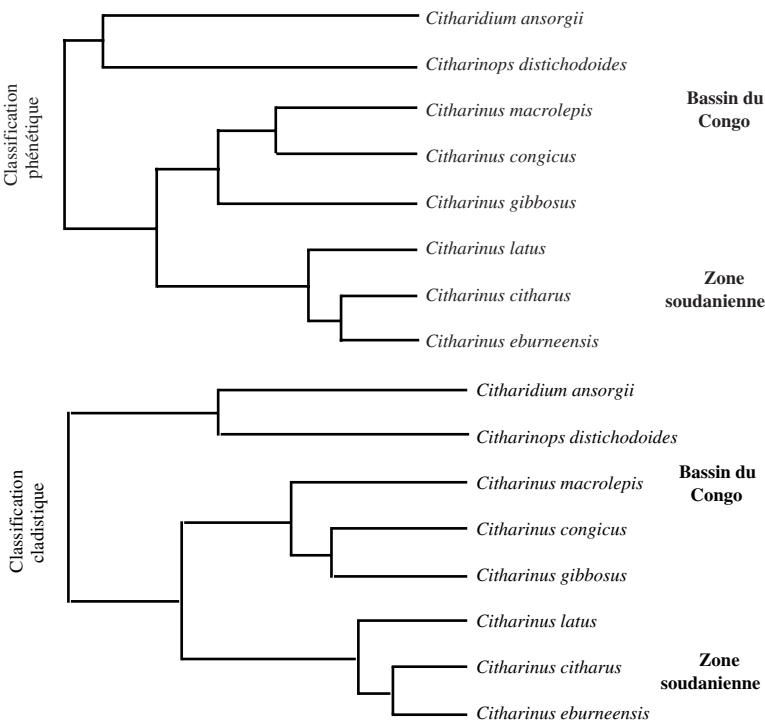


FIGURE 46

Phylogénie
de quelques Mormyridae
d'Afrique occidentale
(d'après AGNÈSE
et BIGORNE, 1992).

La classification cladistique (parfois appelée classification hennigienne) part du principe qu'au cours de l'évolution, une espèce ancestrale donne naissance à deux espèces filles. Pour chaque espèce, il faut donc déterminer avec quelle autre espèce elle a le plus récent ancêtre commun, car c'est avec celle-ci qu'il faut établir le premier regroupement. Un groupe monophylétique dérive d'un

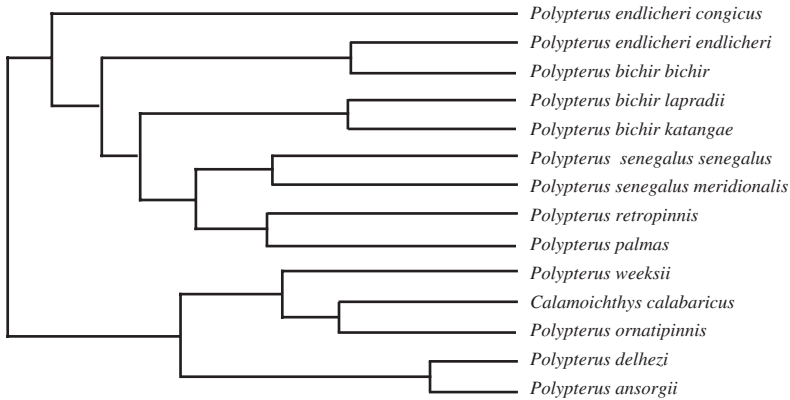
FIGURE 47
Classifications
phénétique et
cladistique
des Citharinidae
(d'après DAGET,
1966, 1980).



seul ancêtre commun, alors qu'un groupe polyphylétique comprend des espèces qui ont des ressemblances mais ne descendent pas en ligne directe d'un ancêtre commun.

Cependant, à la différence des relations phénétiques, les relations phylogénétiques ne peuvent être observées directement. La question est donc de savoir comment les mettre en évidence. La méthode proposée par HENNIG (1950) consiste à rechercher des caractères qui peuvent être qualifiés d'innovations évolutives. On distingue ainsi des caractères dits évolués ou apomorphes par opposition aux caractères ancestraux dits primitifs ou plésiomorphes. Cette méthode, qui fait souvent appel à des comparaisons avec des groupes plus éloignés pour déterminer si les caractères sont primitifs ou évolués, présente également un biais. On considère en effet que l'évolution se fait toujours d'un état plésiomorphe vers un état apomorphe, jamais en sens inverse (DAGET, 1980).

Cette méthode a également été appliquée aux Citharinidae (DAGET, 1980). On constate (fig. 47) qu'il serait possible de réunir les espèces *C. distichodoides* et *C. ansorgii* dans le genre *Citharidium*, groupe frère du genre *Citharinus* composé de six espèces. Une mesure conservatoire est de considérer que l'espèce *C. distichodoides* n'est peut-être pas l'espèce sœur de *C. ansorgii* et de créer un genre *Citharinops*. On a alors affaire à deux genres monotypiques qui sont aussi des groupes frères, cet ensemble étant lui-même un groupe frère du genre *Citharinus*. La proximité phylogénétique entre *Citharidium* et *Citharinops*

**FIGURE 48**

Cladogramme illustrant les relations phylogénétiques entre les différentes espèces de Polypteridae africains (d'après DAGET et DESOUTTER, 1983).

est en accord par la possibilité d'hybridation de ces espèces en milieu naturel, qui a été signalée par DAGET (1963). Parmi les *Citharinus*, le groupe des trois espèces nilotiques est un groupe frère des trois autres espèces congolaises. Les classifications phénétiques et cladistiques aboutissent à des conclusions similaires sur le plan systématique, ce qui signifie que, dans le cas présent, la similitude morphologique reflète bien la parenté phylogénétique. Seule différence par rapport à l'analyse phénétique, *C. congicus* est plus proche de *C. gibbosus* que de *C. macrolepis*.

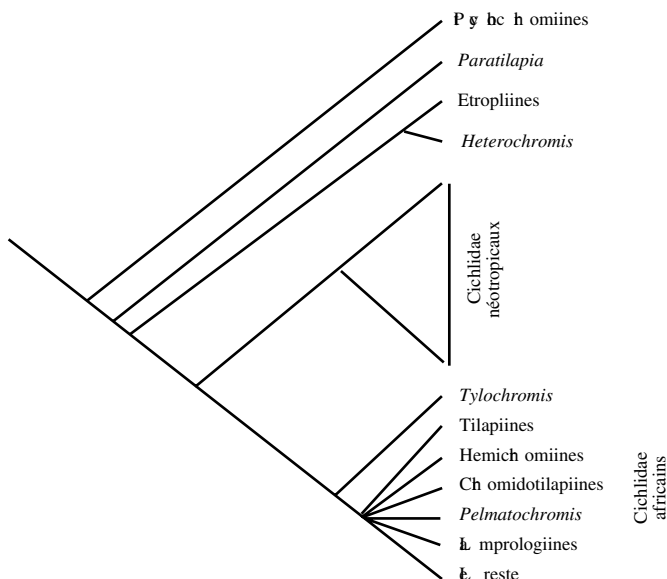
En utilisant quinze caractères anatomiques et morphologiques, DAGET et DESOUTTER (1983) ont également proposé une classification phylogénétique des Polypteridae à partir d'un ancêtre commun. Le groupe *Polypterus bichir-endlicheri* a probablement divergé très tôt, alors que le genre monospécifique *Calamoichthys*, à la morphologie bien caractéristique par rapport aux autres espèces, est curieusement classé avec les autres *Polypterus*, ce qui pourrait indiquer que son origine est récente (fig. 48).

STIASSNY (1991), à partir de ses travaux et de résultats obtenus par d'autres ichthyologues, a proposé un cladogramme faisant l'état actuel des connaissances sur les relations phylogénétiques à l'intérieur de la famille des Cichlidae. En Afrique et en Amérique du Sud, cette famille forme deux groupes frères. Il y a toutefois des indications selon lesquelles le genre *Tylochromis* serait le groupe frère des autres Cichlidae africains, tandis que le genre congolais *Heterochromis*, phylogénétiquement différent des autres espèces africaines, représenterait un groupe frère des Cichlidae asiatiques (Etropliines). Les Cichlidae malgaches (Ptychochromiines) constituent le groupe frère de tous les autres Cichlidae (fig. 49).

Pour beaucoup de scientifiques, la classification phylogénétique paraît actuellement préférable à la classification phénétique, même si les méthodes ne sont pas encore tout à fait au point. Si les études anatomiques ont montré leur intérêt, mais aussi leurs limites, on attend des outils moléculaires, qui sont en cours de développement, des progrès techniques spectaculaires dans les années à venir qui permettront de mieux cerner les relations de parenté entre espèces.

FIGURE 49

Cladogramme synthétique des relations phylogénétiques dans la famille des Cichlidae (STIASSNY, 1991).



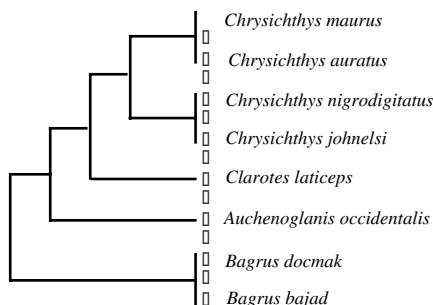
Ainsi, sur la base du polymorphisme enzymatique et de l'étude des chromosomes, une phylogénie des Bagridae et des Claroteidae d'Afrique de l'Ouest a été proposée par AGNÈSE (1989) (fig. 50). Pour les huit espèces étudiées, on distingue deux groupes frères : *Bagrus* d'une part et peut-être *Auchenoglanis* qui possèdent 54 à 56 chromosomes, et *Chrysichthys-Clarotes* d'autre part avec 70-72 chromosomes. À l'intérieur des *Chrysichthys*, on observe également deux groupes frères, les sous-genres *Chrysichthys* (*C. maurus*, *C. auratus*) et *Melanodactylus* (*C. nigrodigitatus* et *C. johnelsi*), ainsi que l'avait proposé RISC (1986) sur la base d'études anatomiques et morphologiques. *Clarotes* est un groupe frère des *Chrysichthys* et ils ont tous deux été séparés, avec *Auchenoglanis*, dans la famille des Claroteidae par Mo (1991).

L'utilisation de marqueurs génétiques comme l'ADN mitochondrial, qui a un pouvoir discriminant plus fort que l'électrophorèse des protéines, commence également à se généraliser. Ainsi, KORNFIELD (1991) a pu proposer une classification phylogénétique des sous-espèces d'*Oreochromis niloticus* en Afrique de

l'Est, et la phylogénie des Cichlidae du Tanganyika du genre *Tropheus* a pu être établie par STURMBAUER et MEYER (1992). Pour d'autres groupes, les techniques de biologie moléculaire ont permis de préciser la phylogénie. Tel est le cas des Mormyridae dont la phylogénie de la famille a été précisée (LAVOUÉ, 2001) et des Alestidae dont la monophylie du groupe a

FIGURE 50

Phylogénie des Bagridae et Claroteidae d'Afrique de l'Ouest (d'après AGNÈSE, 1989).



été mise en évidence, confirmant le statut bien individualisé de cette famille strictement africaine (CALCAGNOTTO *et al.*, 2005 ; HUBERT *et al.*, 2005 a et 2005 b. De même, certaines familles qui avaient un statut incertain ont pu être regroupées. C'est ainsi que qu'au sein des Gonorhynchiformes, il a pu être mis en évidence la monophylie des groupes Cromeriidae, Grasseichthyidae et Kneriidae (LAVOUÉ *et al.*, 2005).

Une étude assez récente concernant la phylogénie des Protoptériformes met en évidence la monophylie des formes africaines du genre *Protopterus* (TOKITA *et al.*, 2005). Au sein de ce genre, trois clades sont mis en évidence, *P. amphibius* (province orientale), *P. dolloi* (provinces congolaise et de basse Guinée) et *P. aethiopicus*/*P. annectens* (*P. aethiopicus* : lacs Victoria, Edouard, Tanganyika et Albert ; *P. annectens* : province nilo-soudanienne). Cependant, la différenciation de chacune de ces trois unités n'est pas fortement soutenue.

On a coutume de considérer que la divergence des trois genres de Protoptériformes est consécutive à la fragmentation du Gondwana (voir p. 59). *Protopterus* et *Lepidosiren* (Amazonie) ont toujours été considérés comme des groupes frères, l'analyse de l'ensemble des espèces dans ce travail le confirme. Quant à l'hypothèse des auteurs concernant le degré de parenté des espèces, elle est fondée sur la présence plus ou moins durable d'un caractère néoténique, les branchies externes. Selon eux, ce caractère n'est pas généré durant l'ontogénie de *Neoceratodus* (Australie), il disparaît très rapidement chez les juvéniles de *P. dolloi* et *P. aethiopicus* mais peut persister plus longtemps chez *P. annectens*, voire durer jusque chez l'adulte de *P. amphibius*. Par ailleurs, la différenciation génétique n'a pas forcément de lien avec la différenciation morphologique comme cela a pu être mis en évidence chez les Clariidae (AGNÈSE et TEUGELS, 2005). Dans ce cas, il a pu être montré que le critère « anguilliforme » de certaines espèces était un caractère indépendant des groupes phylétiques auxquels elles appartiennent. Il s'agit là de toute évidence d'une réponse adaptative qui s'est produite dans différents groupes de manière indépendante (voir encadré « Les Clariidae : un exemple où la différenciation morphologique ne reflète pas forcément l'histoire évolutive »).

La notion de genre

Si la définition de la notion d'espèce est relativement claire, malgré certaines difficultés liées à la mise en application des concepts, qu'en est-il des niveaux taxinomiques supérieurs ? Sont-ils des ensembles conventionnels ou peut-on les définir sur des bases équivalentes à celles utilisées pour distinguer les espèces ?

Selon les principes de la taxinomie, chaque espèce doit appartenir à un genre, qui est une catégorie comprenant au moins une espèce ou, selon les principes de la classification phylogénétique, un groupe monophylétique d'espèces. Bien évidemment, on ne peut appliquer le principe de l'interfécondité pour définir les niveaux taxinomiques plus élevés.

En revanche, on peut distinguer des ensembles morphologiques, avec ce que cela comporte d'incertitudes (biais résultant de convergences, par exemple) quant à l'appartenance à une même lignée évolutive.

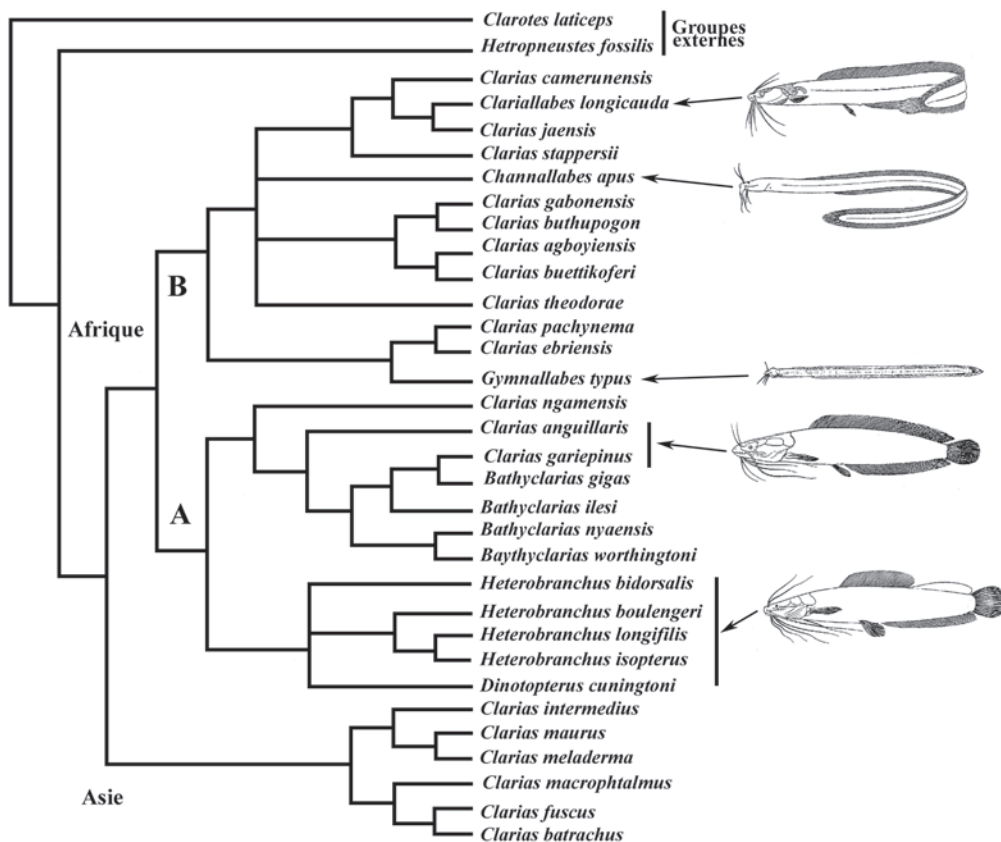
LES CLARIIDAE : UN EXEMPLE OÙ LA DIFFÉRENCIATION MORPHOLOGIQUE NE REFLÈTE PAS FORCÉMENT L'HISTOIRE ÉVOLUTIVE (par Jean-François AGNÈSE)

Le genre *Clarias* Scopoli 1777 peut être considéré comme un exemple intéressant d'un groupe assez bien défini en apparence par un ensemble de critères morphologiques alors qu'il représente en fait une unité évolutive discontinue. GÜNTHER (1864) a défini le genre *Clarias* sur la base d'une dizaine de caractères dont la forme de l'organe accessoire branchial, la présence d'une épine à la nageoire pectorale et l'absence d'une nageoire adipeuse. Bien que TEUGELS (1986) ait reconnu six sous-genres à l'intérieur de *Clarias*, ce genre semblait néanmoins constitué par un ensemble d'espèces proches sur le plan évolutif. Récemment, un certain nombre de reconstitutions phylogénétiques réalisées à l'aide de marqueurs mitochondriaux ont clairement montré que le genre *Clarias* était en réalité extrêmement paraphylétique (AGNÈSE et TEUGELS 2000, 2001, 2005) (fig. 51). Certaines espèces, actuellement classées dans d'autres

genres de la famille des Clariidae (parce que morphologiquement très différenciées), sont en réalité très proches génétiquement des espèces du genre *Clarias*. Au sein des Clariidae, il ne semble donc pas y avoir de lien entre différenciation morphologique et différenciation génétique. En conséquence, les critères morphologiques ne sont pas suffisants pour classer les espèces dans un genre ou un autre et une révision de la famille est devenue nécessaire aujourd'hui en tenant compte des affinités génétiques.

FIGURE 51

Relations phylogénétiques chez les Clariidae montrant l'absence de lien entre différenciation morphologique (ici « corps anguilliforme ») et différenciation génétique (d'après AGNÈSE et TEUGELS, 2005).



L'évolution des idées en matière de classification et l'absence de standardisation pour définir les taxons supérieurs à l'espèce ont suscité une certaine anarchie et conduit à de nombreux changements dans la nomenclature au fur et à mesure que la connaissance des relations phylogénétiques progressait. On a récemment suggéré (DUBOIS, 1988) que le genre devait constituer une unité évolutive discontinue qui pourrait être définie par un ensemble de caractères génétiques, phylogénétiques et écologiques.

Un exemple intéressant est celui du genre *Tilapia lato sensu* que TREWAVAS (1983) a scindé en trois genres sur la base du comportement reproducteur :

- ▶ les *Tilapia stricto sensu* qui sont des pondeurs sur substrat ;
- ▶ *Sarotherodon* qui comprend des incubateurs buccaux paternels et biparentaux ;
- ▶ *Oreochromis* qui ne comprend que des incubateurs buccaux maternels.

Cette classification fondée sur des aspects comportementaux se démarquait de l'approche traditionnelle basée sur la morphologie et l'anatomie. Elle suscita des réactions et Thys van den Audenaerde (voir TEUGELS et THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1992) argumenta longtemps qu'il était préférable de ne pas scinder le genre *Tilapia* sur ces critères. Ce débat a suscité l'intérêt des biologistes moléculaires, et les résultats des études génétiques ont montré dans l'ensemble que la division de Trewavas était tout à fait recevable sur le plan phylogénétique, avec quelques exceptions pour des espèces comme *Sarotherodon galilaeus* proche des *Oreochromis* (SODSUK et McANDREW, 1991 ; POUYAUD et AGNÈSE, 1995) et de *S. melanotheron* qui est le seul incubateur paternel chez les *Tilapia* (SEYOUN, 1990 ; POUYAUD, 1994) et dont la position est incertaine.

Grands traits de la classification des poissons africains

L'origine et l'évolution des poissons ont pu être reconstituées par l'étude des fossiles. Comme tous les travaux de paléontologie, les conclusions qui sont tirées de ces études sont susceptibles d'être remises en cause en fonction de la découverte de nouveaux gisements et de nouveaux fossiles. Il faut donc considérer que les hypothèses actuelles ne sont pas des faits toujours établis avec certitude, mais simplement des conclusions reposant sur l'état actuel des connaissances.

On a vu également que, pour les poissons actuels, la systématique était loin d'avoir résolu tous les problèmes et que l'introduction de nouvelles techniques moléculaires dans les classifications phylogénétiques entraînera probablement des modifications dans les classifications, établies pour la plupart sur des bases anatomiques et morphologiques. En outre, les ichtyologues ne sont pas toujours d'accord sur les nouvelles phylogénies proposées, ce qui complique la situation. Il existe néanmoins un certain consensus sur les grandes lignes de la classification des poissons que nous présentons ici.

Les restes de poissons les plus anciens datent du Cambrien (il y a plus de 500 millions d'années). Une forme indubitable de lamproie, *Hardistiella montanensis*, a été retrouvée du Carbonifère supérieur du Montana aux États-Unis (- 325 M. A.), mais un fossile peut-être proche des lamproies, *Haikouichthys*

ICHTYOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Le terme de « Poissons » n'est pas scientifique et de toute façon se réfère à un grade, c'est-à-dire un groupe sans histoire propre.

En fait, il n'y a pas plus de relation entre un Téléostéen et un Requin (fig. 52)

qu'il n'y en a entre les oiseaux et les chauves-souris, voire certains reptiles ou poissons volant ou planant. On constate même qu'ils sont en réalité plus éloignés.

Concrètement, les « poissons » constituent un vaste ensemble hétérogène et sont classiquement définis comme

des Crâniates sans pattes. Cette définition convient si, comme NELSON (1994) ou plus récemment LECOINTRE et LE GUYADER (2001)

on admet que cette faune actuelle regroupe :

► les Myxinoïdes (sans vertèbres ni mâchoires) ;

► les Lamproies (sans mâchoires) ;

► les Chondrichthyens (« poissons cartilagineux ») ;

► les Actinoptérygiens (« poissons à nageoires rayonnées ») ;

► le Cœlacanthe et les Dipneustes (Sarcoptérygiens, plus proches des Tétrapodes que des autres « poissons »).

Jusque vers les années 1960, cette « superclasse des poissons » fut considérée comme un taxon valide, par manque de reconnaissance ou d'utilisation de critères phylogénétiques.

Le passage d'une classification strictement utilitaire à une classification phylogénétique ne se fit que plus tard, alors même que la théorie darwinienne de l'évolution (DARWIN, 1859) était déjà de longue date admise.

En fait, il semble que ce ne soit qu'à l'issue de la traduction de la méthode de HENNIG (1966) que les choses évoluèrent véritablement.

La cladistique, puisque c'est d'elle dont il s'agit maintenant, a le mérite « de mettre clairement en évidence la faisabilité - ou la réfutabilité - d'une théorie des relations phylogénétiques » (JANVIER, 1986).

Après les paléontologues, les paléoichtyologues et les ichtyologues utilisèrent très vite la cladistique et acquirent de ce fait une avance certaine sur les autres disciplines concernant les Vertébrés.

Évidemment, la classification des « poissons », en devenant phylogénétique, allait être bouleversée. Ainsi, par rapport aux anciennes classifications (BERTIN et ARAMBOURG, 1958) qui faisaient encore référence il y a peu de temps, les choses ont beaucoup changé et évolué, notamment sous l'impulsion initiale de GREENWOOD *et al.* (1966) qui firent en quelque sorte une classification précladiste,

sans avoir eu connaissance au préalable des travaux de Hennig.

Des cladogrammes récents résument les conceptions actuelles en ce qui concerne la phylogénie des Gnathostomes, voire des Crâniates (LECOINTRE et LE GUYADER, 2001). En résumé, et par rapport à ce qui était habituellement admis, les changements essentiels sont les suivants :

► les Osteichthyens et les Sarcoptérygiens englobent désormais les Tétrapodes pour devenir chacun monophylétiques ;

► un consensus semble s'être établi pour considérer que les Dipneustes sont le groupe frère des Tétrapodes (Choanates) et le Cœlacanthe le groupe frère des Choanates (Sarcoptérygiens) ;

► les « Brachyoptérygiens » disparaissent de la classification et les Polyptères sont dorénavant considérés comme la lignée la plus précoce des Actinoptérygiens ;

► les Actinoptérygiens se partagent dès lors en deux, les Cladistiens (Polyptères, 10 espèces) et les Actinoptères ;

► les Actinoptères se divisent en Chondrostéens (Esturgeons et Spatules, 26 espèces) et en Néoptérygiens ;

► les Néoptérygiens comprennent les Ginglymodes (Lépidostées, 7 espèces) et les Halécostomes ;

► enfin, les Halécostomes englobent les Halécomorphes (Amie, 1 espèce) et les Téléostéens (plus de 23 700 espèces).

Même si les classifications peuvent être contestées, il est, pour l'esprit,

assez commode de ranger les taxons en catégories regroupant les groupes ou les espèces présentant le plus d'affinités.

Ainsi, les notions d'espèce, de genre, de famille, voire d'ordre sont encore généralement admises ou tolérées par l'école cladiste. Pour se fixer les idées, en termes de diversité des Vertébrés, nous avons résumé, suivant le schéma ordres/familles/genres/espèces, les données concernant les formes actuelles.

Le tableau XVI est forcément incomplet, tout n'étant évidemment pas connu,

et n'est certainement le reflet que de l'intérêt particulier qui est porté aux différents taxons.

Ainsi, on a tout lieu de penser que le nombre d'espèces de mammifères et d'oiseaux est proche de la réalité, ce qui n'est certainement pas le cas des amphibiens et des poissons, dont la quantité d'espèces est de toute évidence sous-estimée.

ercaicunensis a été, quant à lui, retrouvé dans des couches du Cambrien inférieur du Yunan en Chine (- 530 M. A.) (LECOINTRE et LEGUYADER, 2001). Les poissons sans mâchoires (Agnathes, représentés encore à l'heure actuelle par les lamproies) et les Placodermes d'abord dominants ont cédé la place aux poissons osseux et cartilagineux à la fin du Dévonien et au Carbonifère (- 400 à - 350 millions d'années) époque à laquelle ils se sont beaucoup diversifiés dans les mers et dans les eaux douces. Puis de nouveaux groupes, les Holostéens, ont effectué une radiation au Trias (- 250 à - 210 millions d'années) et au Jurassique (- 210 à - 150 millions d'années), et les Téléostéens au Jurassique et au Crétacé. Cette radiation des Téléostéens est à l'origine de la plupart des espèces d'eaux douce ou marine que nous connaissons actuellement.

Nous ne ferons que mentionner les Myxinoïdes (Myxines) et les Petromyzontides (Lamproies), deux crâniates sans mâchoire qui n'existent pas dans la zone intertropicale. Les formes susceptibles d'être rencontrées en Afrique appartiennent toutes aux Gnathostomes, autrement dit, les vertébrés à mâchoires.

Les Chondrichthyens regroupent les Crâniates à squelette cartilagineux communément appelés raies ou requins. Sur le plan de la phylogénie, ces « poissons » sont très éloignés des poissons osseux (voir encadré « Ichtyologie systématique » ; fig. 52).

Les Osteichthyens comprennent tous les poissons à squelette osseux et se subdivisent pour les formes d'eau douce en deux classes représentées de manière inégale : les Sarcoptérygiens (poissons à nageoires charnues) et les Actinoptérygiens (ou poissons aux nageoires rayonnées).

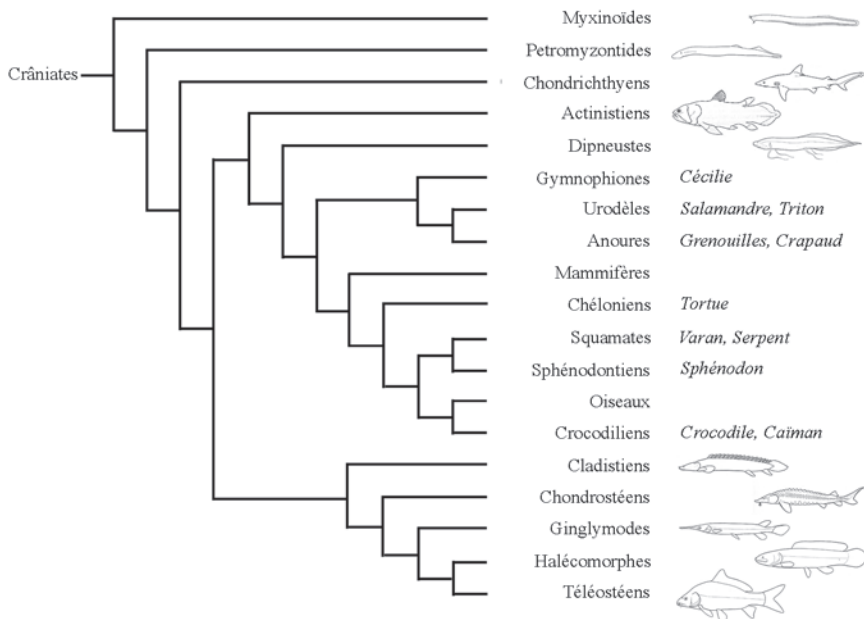
Craniata	Noms communs	Ordres	Familles	Genres	Espèces
Hyperotreti	Myxines	1	1	6	43
Hyperoartia	Lamproies	1	1	10	41
Chondrichthyes	Requins, Raies	13	28	124	846
Aves	Oiseaux	28	163	1 975	9 672
Crocodylia	Crocodiles	1	3	8	23
Squamata	Lézards, Serpents	1	31	821	6 850
Sphenodontida	Pléiuron	1	1	1	1
Testudines	Tortues	1	13	75	290
Synapsida	Mammifères	20	133	1 041	4 496
Amphibia	Tritons, Crapauds	3	34	398	4 975
Dipnoi	Dipneustes	2	3	3	6
Actinistia	Cœlacanthe	1	1	1	1
Cladistia	Polypètes	1	1	2	10
Acipenseroidi	Esturgeons	1	1	4	26
Polyodontoidi	Spatules	1	1	2	2
Ginglymodi	Lépidostées	1	1	2	7
Halecomorpha	Amie	1	1	1	1
Teleostei	Téléostéens	30	411	3 668	23 700
Total		108	88	8 600	50 990

TABLEAU XVI

Nombre de Craniâtes actuellement connus.

FIGURE 52

Cladogramme montrant la phylogénie des principaux groupes de Crâniates actuels, fondé sur l'apparement évolutif (d'après LECOINTRE et LE GUYADER, 2001).



Parmi les Sarcoptérygiens, les Dipneustes constituent, en eau douce, le groupe le plus archaïque de poissons osseux vivants dont l'origine remonte au Dévonien (ROSEN *et al.*, 1981) (voir encadré « Fossiles vivants »). La vessie gazeuse communique avec l'œsophage et peut servir de poumon. Ils furent représentés par de nombreuses formes à l'ère primaire, dont il ne subsiste que quelques espèces dont celles appartenant au genre *Protopterus* en Afrique.

Des études récentes ont montré que l'ADN mitochondrial des Protopteridae est plus proche de l'ADN d'un batracien que de celui du Coelacanth, ce qui tendrait à conforter l'hypothèse que les vertébrés terrestres proviendraient d'une bifurcation à partir d'un lignage qui a conduit aux poissons à poumons (MEYER et WILSON, 1990). Les Dipneustes seraient ainsi le groupe frère des Tétrapodes (fig. 52).

Les Polypteridae sont considérés maintenant comme la lignée la plus précoce des Actinoptérygiens. Ils ont le corps couvert d'écailles osseuses. La vessie gazeuse peut servir d'organe respiratoire accessoire. Les jeunes possèdent des branchies externes arborescentes qui disparaissent à l'âge adulte, et qui sont peut-être des caractéristiques morphologiques des Actinoptérygiens primitifs. Mais avant cela, ce caractère primitif avait poussé les zoologistes, déroutés, à les classer hors des Actinoptérygiens, voire parfois parmi les Sarcoptérygiens.

En Afrique continentale, les Actinoptérygiens comprennent la majorité des autres familles et espèces regroupées chez les Téléostéens dont le plus ancien fossile connu, *Pholidophorus*, remonte au Trias inférieur (- 195 M. A.). Ce groupe extrêmement diversifié représente, en fait, l'écrasante majorité des poissons actuels. On distingue plusieurs grandes subdivisions, dont certaines ont des représentants en Afrique continentale :

DES « FOSSILES VIVANTS »

Certains groupes de poissons archaïques peuplent le continent africain. Le plus connu de tous est certainement le **Cœlacanthe** qui, dans les années 1960, a fait un véritable show médiatique. Nous ne nous étendrons pas sur cette espèce qui demeure océanique et donc éloignée de nos strictes préoccupations continentales. Concernant ce groupe très ancien, apparu au Dévonien (400-350 millions BP) et disparu en même temps que les Dinosaures (vers 70 millions BP), il faut cependant savoir que jadis les Cœlacanthes étaient répartis dans le monde entier et étaient réputés vivre en eau douce.

Le groupe des **Polyptères** est endémique en Afrique. Les uniques fossiles connus ont également été mis à jour en Afrique (135-65 millions BP) dans l'aire de distribution des espèces actuelles. Ces poissons possèdent une vessie natatoire dont la paroi, fortement vascularisée, fait office de poumons, ce qui permet à l'animal de survivre dans une eau pauvre en oxygène. À noter également que les jeunes sont pourvus de branchies externes (voir l'encadré « Les Polyptères », p. 70).

Les **Dipneustes** existent actuellement en Amazonie (*Lepidosiren*), en Australie (*Neoceratodus*) et en Afrique (*Protopterus*). Les *Protopterus* africains peuvent survivre en période de sécheresse en entrant dans un état d'estivation. Ainsi, *P. annectens* construit une galerie dans la vase avant l'assèchement total, dès que le niveau d'eau commence à baisser. Lorsque celle-ci descend en dessous de l'entrée de la galerie, l'animal bouche l'entrée avec de la boue puis se réfugie au fond de la galerie. Il s'enveloppe alors d'une couche de mucus d'origine tégumentaire qui se durcit et forme une sorte de cocon qui conserve l'humidité. Ainsi protégés, les poissons peuvent vivre quatre années de suite dans leur cocon. Ils puisent alors leurs réserves alimentaires en se nourrissant de leurs propres fibres musculaires. Comme leurs cousins sud-américains, les larves des Dipneustes africains sont pourvues de branchies externes dont le degré de développement varie en fonction de la teneur en oxygène de l'eau. À la métamorphose, les branchies externes se résorbent généralement et la respiration devient alors pulmonaire et branchiale.

► les Ostéoglossomorphes (poissons à langue osseuse) qui comprennent les plus primitifs des Téléostéens actuels ; ils sont connus depuis le Jurassique supérieur et actuellement représentés par cinq familles en Afrique (fig. 53) ;

► les Élopomorphes qui comprennent différentes familles et espèces presque exclusivement marines, mais pouvant pénétrer occasionnellement en eau douce ; les anguilles appartiennent à ce groupe ;

► les Clupéomorphes, apparus au Crétacé inférieur, qui comprennent principalement des espèces d'origine marine, dont quelques-unes se sont adaptées aux eaux douces ;

► les Ostariophysii composés de 4 grands groupes monophylétiques :

— l'ordre des Gonorhynchiformes qui comporte cinq familles en Afrique, dont les Kneriidae et deux autres familles représentées par une seule espèce (Phractolemidae et Channidae) ;

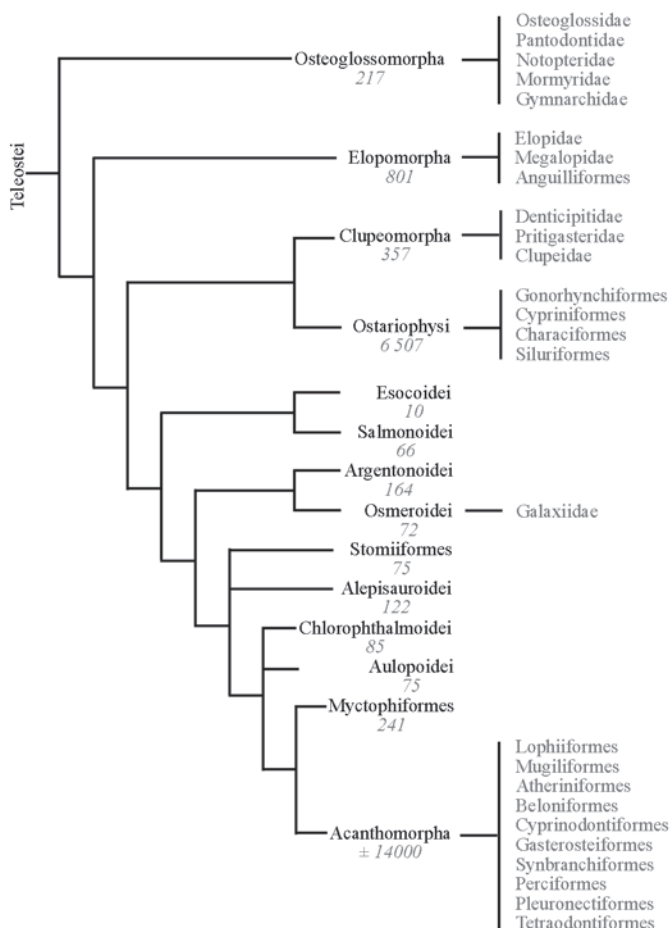
— l'ordre des Cypriniformes dont l'origine prête à discussions ;

— l'ordre des Characiformes qui est représenté par de très nombreuses espèces. L'origine des Characiformes et des Cypriniformes daterait de la fin du Crétacé ou du Paléocène (CAVENDER, 1991) ;

— l'ordre des Siluriformes (poissons-chats) constitue un groupe de poissons

FIGURE 53

Cladogramme montrant la phylogénie des principaux groupes de Téléostéens actuels fondé sur l'apparement évolutif (d'après LECOINTRE et Le GUYADER, 2001). Colonne de droite : principaux groupes représentés en Afrique continentale. Chiffres : nombre d'espèces évaluées.



bien caractéristiques par leur corps dépourvu d'écailles, et l'existence d'épines ossifiées aux nageoires dorsales et pectorales ;

► les Protacanthomorpha représentés par une seule famille (Galaxiidae) en Afrique ;

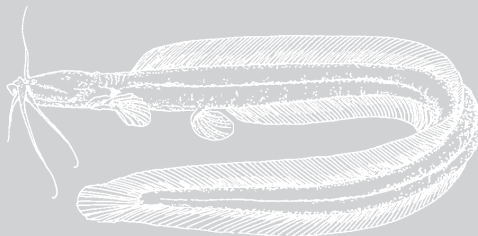
► les Acanthomorpha comprenant la majorité des espèces dont en particulier :
— les Cyprinodontiformes incluant de nombreuses espèces d'eau douce et saumâtre ;

— les Synbranchiformes représenté par deux familles : les Synbranchidae d'origine marine, et les Mastacembelidae (poissons serpents) qui étaient autrefois classés parmi les Perciformes (TRAVERS, 1984) ;

— les Perciformes qui sont mal définis et dont la classification est confuse et problématique, car il ne s'agit probablement pas d'un assemblage monophylétique. Il comprend au total 150 familles surtout marines, dont certaines se sont adaptées aux eaux continentales. C'est le cas en particulier pour les Cichlidae, les Centropomidae, les Nandidae, et les Anabantidae. Les Cichlidae sont probablement apparus très tôt au Crétacé et leur évolution était déjà bien entamée avant la séparation du Gondwana (STIASSNY, 1987 ; 1991).

— les Pleuronectiformes et les Tetraodontiformes comprenant des familles d'origine marine dont certaines espèces sont adaptées aux eaux douces. Les Tetraodontiformes et les Pleuronectiformes sont apparus à l'Éocène inférieur et comprennent surtout des formes marines.

Les stratégies démographiques



Le profil biologique et démographique d'une population se définit par un ensemble de traits biologiques tels que l'âge ou la taille à la première reproduction, le taux de fécondité, la durée de vie, le taux de mortalité de chaque classe d'âge, etc. Ce profil démographique traduit une certaine adaptation de la population à son environnement. La théorie des stratégies adaptatives repose en effet sur l'hypothèse que l'ensemble des traits démographiques, écologiques, éthologiques et physiologiques d'une population sont co-adaptés et modelés par la sélection naturelle.

Comme les milieux changent continuellement, cet état d'adaptation n'est que provisoire, et la pérennité d'une espèce dépend de son aptitude à adapter sa stratégie démographique à de nouvelles conditions de l'environnement, de manière à maintenir des populations suffisamment importantes.

Au cours des quarante dernières années, de nombreuses études ont tenté d'expliquer l'origine de la variabilité de ces caractères chez les êtres vivants. Les diverses modalités de reproduction et leurs degrés de succès dans différents types d'environnements ont ainsi formé une base pour les recherches théoriques et empiriques sous l'étiquette de « *life history* » (les histoires de vie).

Les recherches sur les histoires de vie tentent d'expliquer les contraintes (le « *trade-off* » des anglo-saxons) entre les paramètres reproductifs et démographiques (STEARNS, 1983 A ; REZNICK, 1985 ; PEASE et BULL, 1988) en relation avec différentes conditions environnementales (WHITTAKER et GOODMAN, 1979 ; WINNEMILLER et ROSE, 1992).

Allocation des ressources : contraintes et compromis

L'une des idées essentielles du concept de stratégie démographique est que les différents traits biologiques sont interdépendants. Un point fondamental est de savoir comment et jusqu'où un organisme va investir dans chacune des options biodémographiques pour optimiser l'utilisation des ressources et leur répartition entre ses divers besoins fondamentaux. En d'autres termes, sachant que tout organisme dispose d'un temps et d'une quantité d'énergie limités pour vivre et se reproduire, quel sera le partage idéal des ressources

en temps et en énergie entre les besoins de croissance, de maintenance et de reproduction, afin que l'espèce optimise le succès de sa reproduction, par exemple ?

Les théories actuelles considèrent que l'évolution des traits biologiques est dans une large mesure affaire de compromis. Un accroissement du temps (ou de l'énergie) consacré à une activité ne peut se faire qu'aux dépens d'autres activités. Ainsi, pour une disponibilité identique de ressources, un accroissement de l'investissement dans la production de gamètes se fera au détriment de la croissance et de la formation de réserves, ce qui induit certainement une probabilité de survie plus faible. Inversement, en minimisant l'énergie nécessaire à la recherche et à la capture des proies, le poisson aura plus d'énergie à consacrer à la croissance et au métabolisme (HART, 1986). Cette notion de compromis est particulièrement importante dans les théories actuelles concernant l'évolution des paramètres biologiques. Dans un contexte écologique donné, un organisme aura la possibilité d'effectuer divers compromis. La théorie fait l'hypothèse qu'il choisira la solution optimale, c'est-à-dire celle qui lui conférera la meilleure adaptation possible aux conditions du milieu dans lequel il évolue.

Le principal objectif poursuivi dans l'étude des stratégies biodémographiques est donc de comprendre la valeur adaptative de paramètres biologiques comme la fécondité, l'âge à la première reproduction, les taux de survie et de mortalité, en relation avec les conditions de l'environnement dans lequel vivent ces populations. En d'autres termes, la pression sélective de l'environnement va modeler la structure démographique d'une population, ainsi que les caractéristiques morphologiques et physiologiques des individus, et le pari est d'identifier les facteurs et les mécanismes responsables de la sélection de telle ou telle combinaison de traits biologiques ou démographiques (BARBAULT, 1981).

Cela pose clairement le problème des processus de sélection et des réponses biologiques dans le contexte des relations dynamiques entre populations et environnement. On suppose en effet que les systèmes biologiques contiennent des mécanismes suffisamment flexibles pour répondre aux fluctuations de l'environnement. SLOBODKIN et RAPOPORT (1974) ont illustré de manière imagée le problème d'un organisme confronté à un environnement en cours d'évolution : on peut considérer qu'il joue un jeu contre la nature, et son succès se mesure à la durée de la période durant laquelle il reste en jeu. En d'autres termes, un individu perd le jeu quand il ne peut se reproduire et une population perd le jeu quand elle s'éteint.

Mais dans quelle mesure les caractéristiques biologiques, comme la fécondité, ou le taux de mortalité à différents âges sont-ils susceptibles d'être modifiés par les changements dans l'environnement de l'individu ? La nature de la réponse adaptative dépend bien entendu de l'échelle de temps considérée par rapport au temps de génération. Cependant, il y a des limites à l'intérieur desquelles les adaptations sont possibles car il existe des contraintes que l'organisme ne peut entièrement transcender. Ces exigences peuvent résulter de l'histoire phylogénétique de l'espèce qui limite les options possibles. Elles sont également d'ordre génétique, sachant que toute évolution nécessite un

certain degré de variabilité lié au génome. Elles peuvent être aussi d'ordre physiologique, mécanique ou écologique, de nature comportementale, pour faire face à un changement à court terme, ou de nature physiologique ou biochimique si le changement persiste. De manière générale, les poissons répondent à des changements de l'environnement de deux manières :

- ▶ par une plasticité phénotypique de nature comportementale et (ou) physiologique qui permet de compenser les changements de l'environnement ;
- ▶ à l'échelle de la population, il peut y avoir sélection de génotypes plus compétitifs face aux nouvelles conditions de l'environnement.

Au cours des générations successives, leur descendance va former une proportion plus importante de la population dont le pool génétique sera ainsi modifié par sélection naturelle.

Une priorité : assurer sa descendance

La réponse des individus, dans la manière dont ils modifieront le partage de leur temps et de leurs investissements énergétiques face aux changements de l'environnement, va conditionner, en particulier au travers des effets sur la survie et la reproduction, leur succès reproducteur. Cette recherche de compromis entre différentes exigences biologiques aurait pour objectif d'optimiser la valeur sélective (*fitness*), c'est-à-dire la contribution relative d'un individu aux futures générations. Les individus ayant la plus grande valeur sélective sont ceux qui produisent le plus grand nombre de descendants par rapport aux autres individus de la population, moins bien adaptés. Ces individus qui fournissent la plus grande proportion de descendants ont également la plus grande influence sur les caractéristiques héréditaires de cette population (BEGON *et al.*, 1986). La survie, la fécondité ainsi que la durée de la vie reproductive sont les principales composantes de la « *fitness* » (WINEMILLER et ROSE, 1992).

Les grands types de stratégies démographiques : théorie et empirisme

Les études théoriques et leurs prédictions

La majorité des études théoriques repose sur le postulat de base que la sélection naturelle tend à optimiser l'effort de reproduction de chaque âge de manière à ce que la *fitness* (terme que l'on peut traduire par « valeur sélective ou succès reproducteur et pérennité de la descendance ») des individus et de l'ensemble de la population soit optimisée. Pour cela, la sélection naturelle agirait en ajustant certains paramètres (fécondité, âge et taille de première maturation...) en fonction des conditions écologiques, constituant ainsi une « stratégie vitale ».

Les études théoriques s'appuient sur des traitements mathématiques et analysent les moyens de maximiser la *fitness*. Ces modèles mathématiques utilisent,

pour la plupart, « r », encore appelé « paramètre Malthusien » comme estimateur de la *fitness*, et reposent sur la supposition implicite d'une distribution d'âge stable.

Ce fut COLE (1954), qui prôna l'avantage de l'utilisation des traitements mathématiques dans l'étude de l'évolution des stratégies de vie. Il affirma ainsi l'intérêt d'une procédure démographique usuelle qui consiste à faire varier un paramètre en considérant que les autres sont fixes pour évaluer les conséquences d'une variation de ce paramètre.

Un grand postulat de base partagé par l'ensemble des théoriciens concerne le coût de la reproduction (parmi les plus récents, REZNICK, 1985 ; WINKLER et WALLIN, 1987 ; STEARNS, 1992 ; BLONDEL, 1995).

En effet, chaque organisme dispose d'une quantité d'une ressource limitée qu'il doit répartir entre la reproduction, la croissance et la maintenance. Cette théorie est très importante pour les espèces ayant une croissance indéterminée.

La question est de comprendre quel peut être, selon les organismes, l'investissement optimal dans la reproduction en fonction des conditions environnementales. On peut distinguer deux grands types d'approche dans les travaux concernant la théorie des histoires de vie (STEARNS, 1977) :

► *les modèles déterministes* (COLE, 1954 ; Mc ARTHUR et WILSON, 1967 ; SOUTHWOOD *et al.*, 1974), qui prédisent que des organismes exposés à de fortes mortalités indépendantes de la densité, à de grosses fluctuations dans la densité de population, ou à des épisodes répétés de colonisation évolueront vers une maturation plus précoce, de plus grosses portées, un effort de reproduction plus élevé et une vie plus courte que des organismes exposés à une mortalité densité-dépendante ou à une densité de population constante ;

► *les modèles stochastiques* (MURPHY, 1968 ; SCHAFER, 1974 b) qui prédisent l'évolution de la même combinaison de traits, mais pour des raisons différentes : quand la variabilité environnementale entraîne une mortalité juvénile fortement variable, la combinaison de traits suivante devrait émerger : maturation plus tardive, effort de reproduction plus faible et plus grande longévité.

Fitness et variation de l'effort de reproduction avec l'âge

Un effort de reproduction élevé, à chaque âge, conduit en théorie à une meilleure performance reproductive (GADGIL et BOSSERT, 1970). Mais cet effort conduit également à une diminution de la survie et de la croissance, et ainsi à une diminution conséquente de la contribution à la reproduction aux âges suivants.

De nombreux auteurs (revue par GIESEL, 1976) considèrent toutefois que, hormis pour les animaux à croissance non limitée comme les poissons, l'effort de reproduction augmente jusqu'à un pic puis diminue avec l'âge au-delà de ce pic.

Fitness et investissement parental dans la descendance

Lorsqu'on s'interroge sur la dépense énergétique que les parents investissent pour leur descendance, trois relations semblent intuitivement évidentes :

► quand l'énergie allouée par descendant augmente, le nombre de descendants diminue ;

- ▀ quand l'énergie allouée par descendant augmente, la taille des descendants à la naissance augmente ;
- ▀ quand l'énergie allouée par descendant augmente, la *fitness* individuelle des descendants s'accroît.

Fitness et itéroparité/sémelparité

L'itéroparité consiste à se reproduire plusieurs fois au cours de sa vie. Inversement, la sémelparité consiste en une reproduction unique au cours de sa vie.

L'existence d'organismes pouvant présenter des modalités de reproduction si différentes a excité la curiosité des scientifiques travaillant sur l'évolution des cycles vitaux, dont COLE (1954), qui a tenté de déterminer pourquoi l'itéroparité, qui semble si avantageuse, n'est pas plus largement répandue chez les êtres vivants. Dans un environnement relativement stable, l'itéroparité serait la manière la moins efficace d'augmenter le taux de croissance intrinsèque de la population (donc la *fitness*), mais dans un environnement variable et incertain, quand les probabilités de succès reproducteur sont faibles, l'itéroparité favorise la *fitness*. L'itéroparité est également plus avantageuse pour les espèces qui atteignent leur première maturation sexuelle tardivement et qui produisent de petites portées.

Des structures de mortalité par classe d'âge ont par la suite été incorporées à la théorie. Une mortalité juvénile variable ou élevée générerait une pression évolutive pour une reproduction multiple (itéroparité) alors qu'une mortalité adulte variable ou élevée impliquerait peu de reproductions voire une seule reproduction (semelparité) (MURPHY, 1968).

Fitness et âge de première maturation sexuelle

L'accession à la maturité sexuelle représente une phase critique dans la vie d'un individu. Avant, la ressource et le temps sont uniquement alloués à la survie et à la croissance. Après, ils font l'objet d'une répartition potentiellement conflictuelle entre la reproduction, la croissance et la survie (WOOTTON, 1979).

L'âge de première reproduction est un des traits d'histoire de vie les plus importants dans le sens où il constitue l'un des principaux ajustements évolutifs imposés par la sélection naturelle (COLE, 1954 ; ROFF, 1984). Un abaissement de l'âge de première maturation peut significativement accroître la *fitness* en maximisant le nombre de descendants produits à des âges précoces. En fait, l'âge de première reproduction est le paramètre qui a l'impact le plus important sur la *fitness* (NOAKES et BALON, 1982). Si l'environnement rend la survie juvénile variable, le rendement de la reproduction diminue et la première maturation est retardée. À l'inverse, si la survie adulte est rendue variable, l'effort de reproduction augmente et la première reproduction est plus précoce (SCHAFFER, 1974 b).

Fitness et disponibilité de la ressource

Pour une population limitée par la ressource, une augmentation de cette dernière doit logiquement conduire à une augmentation de l'effort de reproduction à tous les âges pour des organismes itéropares et à une diminution de l'âge de reproduction pour des organismes sémelpares (GADGIL et BOSSERT, 1970).

BOYCE (1979) présente un modèle qui analyse les effets des variations saison-

nières de disponibilité de la ressource sur l'évolution des histoires de vie. Dans un environnement constant, la sélection naturelle favorise la population dont les individus ont un fort taux de croissance (r) si la ressource est abondante, et un faible besoin alimentaire si la ressource est limitée. Dans un environnement saisonnier (donc variable), la population qui possède la meilleure *fitness* est celle qui optimise le rapport entre les gains (croissance) pendant la période favorable et les pertes (décroissance) pendant les conditions défavorables. Le modèle montre que, quel que soit le cycle vital, le taux de croissance de la population (r) et la capacité de charge (K) décroissent quand la variabilité environnementale augmente. Ainsi, lorsque la saisonnalité tend à diminuer les chances de succès reproducteur, la sélection naturelle favorise les individus qui présentent un effort de reproduction faible et qui allouent une partie plus importante de leur ressource vers d'autres fonctions (croissance par exemple) qui augmentent, en contrepartie, les chances de survie pour une reproduction future (SCHAFFER, 1974 a et b ; BOYCE, 1979).

Fitness et fécondité

En ce qui concerne les stratégies de reproduction, la plupart des modèles mathématiques utilisent r comme indice de la *fitness*. Ils reposent ainsi sur l'hypothèse d'une distribution d'âge stable, ce qui n'est presque jamais le cas dans la nature. En considérant les effets de l'interaction entre les distributions d'âge et de fécondité sur la *fitness*, GIESEL (1976) suggère que les populations dont les distributions d'âge et de fécondité coïncident le plus auront le plus grand taux d'accroissement et le plus grand succès reproducteur à long terme. Ainsi, les populations ayant une majorité de vieux individus devraient se reproduire de façon tardive et présenter une fécondité tardive. Inversement celles ayant une distribution d'âge « jeune » devraient avoir une distribution de fécondité précoce.

La plasticité phénotypique dans la théorie des histoires de vie

Bien que très peu de théories en tiennent compte, une majorité d'auteurs s'accorde à penser que la capacité à répondre rapidement (plasticité phénotypique) à la variabilité de l'environnement est un des éléments déterminants des *life histories* et qu'elle contribue à augmenter la *fitness*. Elle permet aux organismes de maximiser la reproduction, que les conditions soient favorables ou non et ainsi de persister face à l'hétérogénéité environnementale.

L'ensemble des phénotypes potentiels qu'un même génotype peut présenter s'il est exposé à des conditions environnementales données constitue sa norme de réaction (STEARNS et KOELLA, 1986 ; BLONDEL, 1995). Bien que les généticiens et les écologistes reconnaissent l'importance jouée par les normes de réactions dans leurs théories, il n'existe que très peu de prédictions sur la forme et la position des normes de réaction. STEARNS et KOELLA (1986) proposent un modèle dans lequel les normes de réaction pour l'âge et la taille de première maturation ont été calculées en faisant varier le taux de croissance et en calculant un âge optimal de première maturation pour chaque taux de croissance (estimateur de la *fitness*). Ce modèle distingue les composantes génétiques et phénotypiques des variations d'âge et de taille à maturité :

► la forme et la position de la courbe dans l'espace taille/âge reflète la réponse évolutive (génétique) à la sélection ;

► la localisation du point (représentant la maturation) sur la courbe reflète la réponse phénotypique d'un individu à une variation de croissance.

Discussion à propos de la sélection « r-K »

Les termes « r » et « K » se réfèrent aux paramètres de la courbe logistique de croissance d'une population, où « r » est la pente (taux de croissance de la population) et « K » l'asymptote supérieure (capacité de charge de l'environnement pour la population).

Les espèces ayant une durée de vie brève et un fort taux de reproduction auraient évolué dans des conditions « densité-indépendantes » qui favoriseraient un fort taux de croissance (r), la sélection « r ». Inversement, les espèces ayant une grande durée de vie et un faible taux de reproduction auraient évolué dans des conditions « densité-dépendantes » qui favoriseraient la capacité à supporter de fortes densités d'individus, la sélection « K ».

► Les caractères associés à la sélection « r » sont : maturation précoce, fort taux de croissance individuel, forte fécondité relative, descendants de petite taille, grand effort de reproduction et durée de vie courte. Ils sont censés évoluer chez des organismes occupant des environnements fluctuants avec une ressource abondante.

► Les caractères associés à la sélection « K » sont : maturation tardive, taux de croissance individuel, fécondité relative et effort de reproduction faibles, descendants de grande taille, grande espérance de vie. Ils sont censés évoluer chez des organismes occupant des environnements dominés par la compétition trophique et spatiale (fig. 54).

Parce qu'elle était simple, pratique et en accord avec une explication populaire de régulation des populations, la théorie des « stratégies démographiques » a rencontré un grand succès initial. Selon SOUTHWOOD *et al.* (1974), l'habitat est

le cadre dans lequel les pressions évolutives façonnent la stratégie écologique d'une espèce. Les « stratèges r », opportunistes de petite taille, ont une capacité d'adaptation énorme et un niveau d'extinction très faible. Ils présentent ainsi un fort potentiel de sélection. Les « stratèges K » au contraire tendent à être extrêmement adaptés à leur habitat, acquièrent de grandes tailles et perdent ainsi leur plasticité pour la sélection. Si leur habitat change en raison de variations environnementales à grande échelle temporelle, leur population est vouée à l'extinction.

FIGURE 54
Réponse
des espèces
aux conditions
globales de milieu :
exemple
des poissons
africains.

ZONE	Éq toriale	Tropicale
VARIATIONS SAISONNIÈRES	Faible s	Bien marq es
RÉG ME M DROLOG Q E	Faible s fu tu tions	Flu tu tions importantes
Ø NE	Plusieurs dans l'année	Une fois par année
FÉCONDIÉ	Faible ou moyenne	Élevée
AL MENT T ON	Souvent spécialisée	Rarement spécialisée
É E CT ON/ R AÉ GIE	Principalement de type « K »	Principalement de type « r »

Cependant, divers auteurs considèrent le continuum r-K de PIANKA (1970), sur lequel est basée une grande partie des théories sur les *life histories*, comme une vision trop étriquée ne pouvant rendre compte de la diversité des histoires de vie (revues par STEARNS, 1992 et BLONDEL, 1995). Dans la majorité des cas, la capacité de charge du milieu (K) et le mode de régulation de la population concernée (limitée par la ressource ou la prédation ?) sont inconnus, ce qui rend les paramètres observés compatibles avec plusieurs hypothèses (WILBUR *et al.*, 1974 ; STEARNS, 1992).

Même quand elle est utilisée comme une simple méthode de classement des histoires de vies, la dichotomie r-K ne parvient pas à expliquer plus de 50 % des cas étudiés (WILBUR *et al.*, 1974 ; STEARNS, 1977 ; STEARNS, 1992). Il est apparu que la focalisation sur les effets de « densité-dépendance » des sélections r et K, a masqué d'autres contraintes biologiques importantes des cycles de vie, comme la variabilité environnementale, les relations prédateur-proie, les facteurs de mortalité par classe d'âge (WILBUR *et al.*, 1974 ; MICHOD, 1979), de même que les aspects de fécondité par classe d'âge (STEARNS, 1983 b). Cependant, bien qu'il soit souvent inadapté à l'étude des *life histories*, le concept de la sélection r-K a permis d'attirer l'attention des chercheurs sur certains aspects des histoires de vie et de formuler leurs considérations en termes d'évolution (NOAKES et BALON, 1982).

Devant l'incapacité reconnue du continuum r-K à faire face à la diversité rencontrée dans l'évolution des histoires de vie, des auteurs ont proposé des axes supplémentaires au modèle de PIANKA (1970), parmi lesquels SOUTHWOOD (1977), WHITTAKER et GOODMAN (1979) et WINNEMILLER (1992).

Plutôt que d'utiliser les stratégies « r » et « K », BALON (1985, 1990) distingue deux grands types de trajectoires ontogéniques. Dans le modèle de développement indirect, les œufs généralement petits et produits en grand nombre, donnent naissance à des jeunes larves incomplètement développées, de petite taille, avec seulement un faible volume de vitellus qui est insuffisant pour produire le phénotype définitif. Dans le modèle de développement direct (« precocial »), les poissons produisent au contraire un nombre restreint d'œufs de grande taille avec un grande quantité de vitellus qui permet le développement de l'embryon jusqu'à un stade avancé.

On a donc affaire ici à deux grands types de stratégies : le développement indirect consiste à produire un grand nombre d'œufs qui seront soumis à une forte mortalité, mais qui libéreront les parents pour d'autres activités dès la ponte, alors que le développement direct consiste à investir dans la survie d'un faible nombre d'individus ce qui demande aux parents un investissement énergétique prolongé.

Les modèles empiriques

La multiplicité des forces sélectives qui agissent sur les histoires de vie et la diversité des réponses mises en œuvres par les organismes font qu'aucun modèle de stratégie démographique ne peut rendre compte de la diversité des *life histories* (SOUTHWOOD, 1988 ; STEARNS, 1992 ; BLONDEL, 1995).

Face à cette difficulté, les scientifiques se sont alors tournés vers des modèles empiriques à une ou plusieurs dimensions. Si l'on s'en tient aux seuls modèles de stratégies de reproduction, celui proposé par WINEMILLER et ROSE (1992) per-

Périodique	Opportuniste	Équilibrée
Optimise la fécondité aux dépens de la survie des jeunes	Optimise le taux de croissance de la population par réduction du temps de génération	Optimise la survie des œufs et des jeunes par la pratique de soins parentaux
Maturation tardive à une taille moyenne ou grande Œufs petits et nombreux Ponte unique saisonnière	Maturation précoce à une taille petite Œufs petits ou moyens Pontes nombreuses	Maturation retardée à une taille petite ou moyenne Grands œufs peu nombreux Plusieurs pontes
Reproduction synchronisée avec les périodes les plus favorables à la survie des jeunes	Poissons vivant dans des milieux peu prévisibles ou espèces pionnières capables de repeupler rapidement après perturbation	Poissons vivant dans des milieux assez stables, soins parentaux très développés
Alestidae (<i>Alestes</i>) Mormyridae (<i>Mormyrus</i>) Siluriformes Cyprinidae	Cyprinodontiformes Petits Alestidae Petits Cichlidae	Cichlidae Mormyridae Anabantidae
Femelles souvent plus grandes que les mâles, sans différences importantes de coloration	Mâles plus colorés que les femelles	Mâles en général plus grands et plus colorés que les femelles

TABEAU XVII

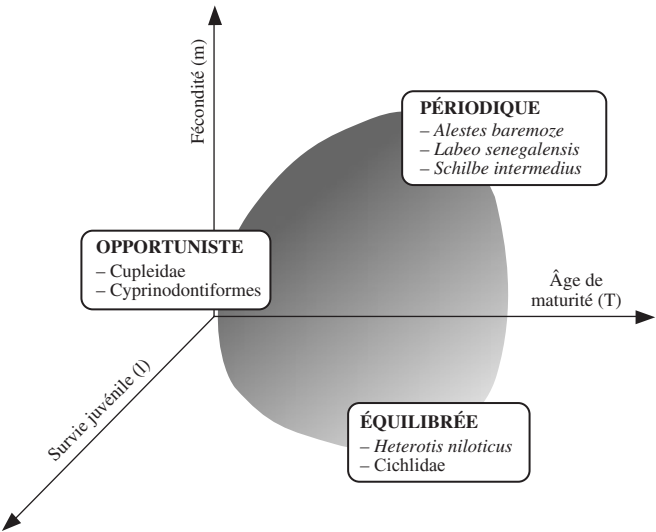
Caractéristiques
biologiques
des espèces
appartenant
aux trois grands
types de stratégies
démographiques
(voir fig. 55).

met d'identifier trois stratégies de reproduction le long d'un continuum tridimensionnel (tabl. XVII). Ces stratégies s'inscrivent dans un continuum triangulaire (fig. 55) dont les extrémités sont caractérisées par l'optimisation d'une composante démographique aux dépens des deux autres.

Les stratégies de type équilibré correspondent dans une large mesure aux stratégies « K » de MacArthur et Wilson. Ces espèces optimisent la survie juvénile par un investissement plus grand au niveau des œufs (vitellus) et la pratique de soins parentaux. Ces stratégies sont souvent développées par des populations sédentaires vivant dans des milieux stables, comme beaucoup de Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est. C'est également le cas pour les Ariidae et les Osteoglossidae.

FIGURE 55

Les grands types
de stratégies
démographiques chez
les poissons (modifié
d'après WINEMILLER et
ROSE, 1992).



Les stratégies de type périodique sont mises en œuvre dans des milieux où la variabilité saisonnière et spatiale est relativement prévisible, et dans lesquels la sélection favorise les individus qui se reproduisent lorsque les conditions de l'environnement sont les plus favorables à la survie des jeunes. Les œufs sont nombreux et de petite taille, et la maturation est différée de telle sorte que la production d'œufs soit la plus abondante possible. La grande taille des adultes leur permet en outre de survivre durant les périodes peu favorables à la reproduction, et de stocker l'énergie nécessaire à la production gonadique. Ce type

LES Aplocheilidae DU BASSIN DE L'IVINDO (GABON)

Huit espèces appartenant à cinq genres paraissent utiliser la même niche. Toutes sont sympatriques et diurnes, occupent le même habitat et se nourrissent principalement de petits insectes tombés des arbres environnants. Beaucoup de ces espèces pondent des œufs qui peuvent résister à l'assèchement¹, ce qui leur permet de coloniser des milieux temporaires. Ces espèces, peu fécondes, ont la particularité d'émettre des phéromones spécifiques qui ont la faculté d'inhiber la reproduction des autres espèces. Ainsi, la première espèce qui colonise un nouveau milieu s'y développe et empêche en même temps l'installation des autres. La coexistence, *a priori* impossible, ne pourra en fait se réaliser que lors de bouleversements balayant le système, remettant à plat la distribution des différentes espèces. Cela se produit par exemple lors d'inondations ou à l'occasion du passage d'une troupe d'éléphants (BROSSET, 1982).

La première espèce qui atteindra une nouvelle collection d'eau occupera l'espace et empêchera d'autres espèces de s'y développer également (fig. 56). Les perturbations sont suffisamment fréquentes pour permettre que chaque espèce, à un moment ou à un autre, ait la faculté de trouver un espace en premier, faute de quoi il y aurait extinction. Cet exemple montre que la dimension temporelle est primordiale, puisque c'est la fréquence importante des perturbations qui garantit la pérennité des espèces et le maintien de la diversité du système.

¹ Cette diapause, plus ou moins longue (une durée de cinq années a été rapportée (MUNRO *et al.*, 1990), peut être occasionnelle et sans conséquence pour la survie des œufs. Mais, pour certaines espèces, la dessiccation des œufs est obligatoire pour permettre le développement ultérieur. Cette particularité de résistance à l'assèchement, bien connue des aquariophiles, permet à ceux-ci d'effectuer des échanges de matériel à sec par courrier.

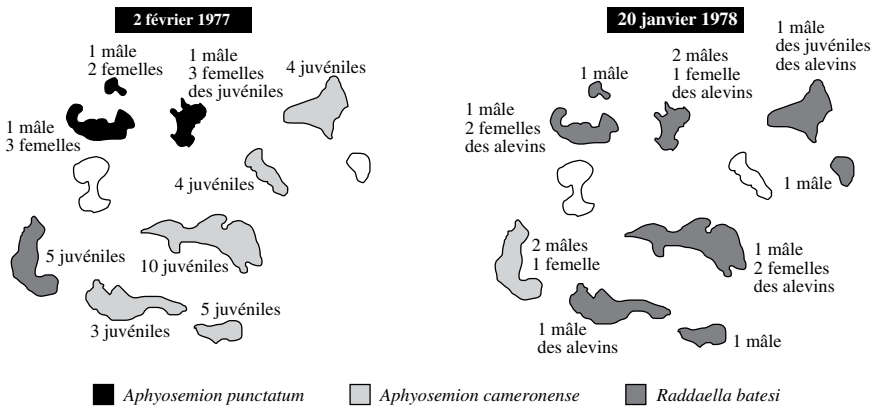


FIGURE 56

Aplocheilidae du Gabon : partage de l'espace par exclusion mutuelle des différentes espèces dans des espaces restreints (empreintes laissées par les éléphants). Redessiné d'après Brosset, 1982.

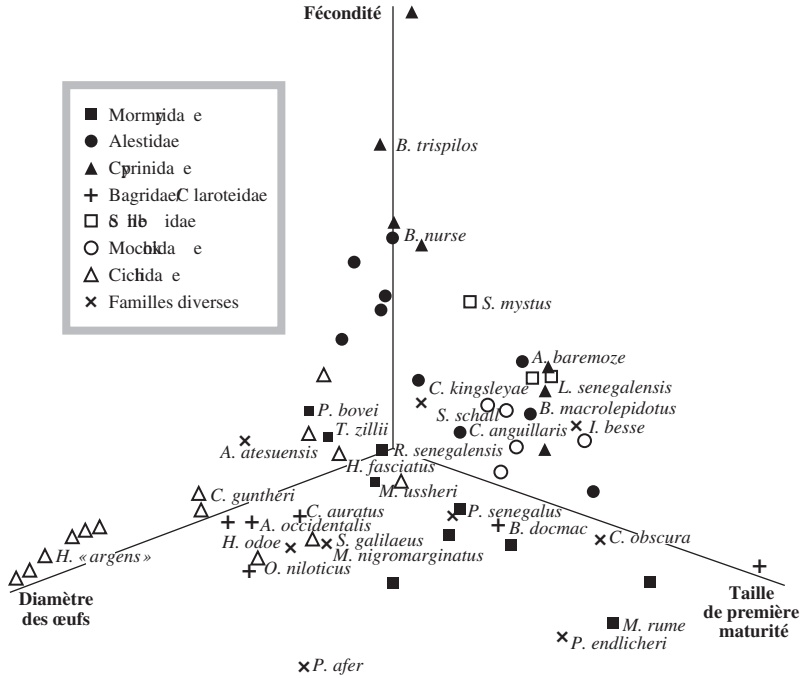
de stratégie est souvent associé à des migrations de reproduction sur de plus ou moins longues distances, pour pondre par exemple dans les zones inondées saisonnièrement. L'Alestidae *Alestes baremoze* a développé ce type de stratégie qui correspond pour partie à la stratégie de type « r ».

Enfin, les stratégies de type opportuniste sont élaborées par des espèces qui favorisent la réduction du temps de génération de manière à pouvoir coloniser plus rapidement les milieux et à maximiser le taux de croissance de la population. La maturation précoce, une petite taille, des pontes de petite taille mais nombreuses qui peuvent en fin de compte correspondre à une fécondité élevée, caractérisent ce type de stratégie. Il s'agit également pour partie des espèces dites de type « r » ou correspondant au mode de développement indirect ci-dessus. Quelques espèces, notamment parmi les Cypriniformes, les petits Alestidae, certains Cyprinidae, présentent des adaptations particulières comme la diapause ou dormance qui permet à un stade de développement particulier de survivre à des conditions hautement défavorables au cours de leur vie (voir encadré « Les Aplocheilidae du bassin de l'Ivindo »).

L'identification de ces trois grands types de stratégies ne signifie pas pour autant que toutes les espèces puissent être classées dans l'une ou l'autre. Beaucoup de poissons ont développé de nombreuses stratégies intermédiaires entre ces extrêmes. Cependant il y a des compromis entre certains traits biologiques qui ne sont pas viables et qui sont éliminés par la sélection naturelle. Ainsi, la combinaison d'une maturation tardive, une faible fécondité, et un faible investissement parental a peu de chance de se réaliser car de telles populations seraient rapidement éliminées en raison de leur faible compétitivité. De même, les contraintes physiques et physiologiques sont telles qu'il n'est pas possible d'envisager que des compromis entre les caractéristiques biologiques aboutissent au « super-poisson » qui se reproduirait de manière précoce, avec une grande fécondité et une longue durée de vie (fig. 57).

FIGURE 57

Stratégies
démographiques
de quelques espèces
de poissons
africains.



L *a reproduction*.....



Le cycle de reproduction d'une espèce implique un ensemble de processus physiologiques et comportementaux, en rapport avec divers facteurs de l'environnement abiotique et biotique. On distingue classiquement la gamétogenèse et la ponte. La gamétogenèse est le processus physiologique qui est à l'origine du développement des gonades et conduit à la formation de gamètes (ovocytes et spermatozoïdes). Dans les régions tropicales, la gamétogenèse est sous le contrôle de changements subtils dans les facteurs de l'environnement, et sa durée varie selon les espèces (MUNRO, 1990). La ponte est le moment critique du cycle reproducteur, qui comprend la séquence d'événements aboutissant à la libération des gamètes (maturation des ovocytes, ovulation, spermiogenèse), sous l'influence de stimuli spécifiques (BILLARD et BRETON, 1978).

La gamétogenèse est le processus le plus long et dure en général plusieurs mois. Mais le succès de la reproduction dépend pour une grande part de la mise en œuvre d'un ensemble d'activités comportementales comme la recherche de partenaires, la pratique de soins parentaux avant et après la ponte, la nécessité ou non d'entreprendre des migrations pour rechercher les sites favorables aux œufs et aux larves, la synchronisation des pontes avec les changements des facteurs de l'environnement, la synchronisation de l'émission des produits génitaux, etc. En liaison avec ces activités, il peut y avoir un ensemble d'adaptations phénologiques, comme le développement de caractères sexuels secondaires au niveau de la morphologie ou de la coloration.

L'étude du cycle de reproduction d'un poisson nécessite donc, en principe, une approche multidisciplinaire qui implique des écologistes, des physiologistes, des éthologistes et des généticiens. La coordination de toutes ces disciplines n'est pas toujours aisée, ce qui explique que l'on dispose le plus souvent d'informations fragmentaires. On aurait pourtant besoin d'études intégrant ces différentes compétences pour essayer de comprendre quelles sont les relations de cause à effet entre les facteurs de l'environnement, les processus physiologiques et le comportement reproducteur des espèces.

Développement des gonades et fécondité

L'effort de reproduction est la fraction de l'énergie assimilée qu'un organisme alloue à ses activités de reproduction. On peut mesurer en partie cet investissement par la quantité de matériel ou d'énergie stockée dans les gonades, sachant qu'il faut y ajouter également toute l'énergie qui est dépensée pour les soins prodigués aux œufs et aux larves, ou pour les parades sexuelles.

Le rapport gonado-somatique

Pour décrire la croissance relative des gonades par rapport à la masse du corps, on utilise fréquemment le *rapport gonado-somatique* (RGS) qui est le rapport du poids des gonades sur le poids du corps, gonades non comprises :

$$\text{RGS} = \frac{\text{PG}}{\text{PT} - \text{PG}}$$

où PG représente le poids des gonades et PT le poids total.

La croissance des ovaires durant le cycle de maturation des gonades traduit la croissance des ovocytes par accumulation de vitellus. Le RGS des femelles matures varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Il peut atteindre 20 à 30 % avant la ponte chez certaines espèces alors que pour d'autres, il n'est que de quelques pourcentages (tabl. XVIII et XIX). Chez beaucoup d'espèces tropicales, les testicules se développent nettement moins que les ovaires et, pour les espèces africaines, le RGS des mâles matures ne dépasse qu'exceptionnellement 2 % (tabl. XVIII). On ignore les raisons de cette différence dans l'investissement gonadique, mais les mâles atteignent généralement la maturité avant les femelles et restent matures plus longtemps.

Le rapport gonado-somatique permet une estimation de l'activité sexuelle qui a l'avantage d'être simple, mais reste néanmoins grossière. Une évaluation plus précise du développement des gonades demande une étude histologique, comme par exemple une distribution de fréquence de la taille des ovocytes, à condition que l'on ait au préalable établi la relation entre la taille de ces ovocytes et l'état physiologique des gonades. Le RGS est un bon outil pour l'estimation des saisons de reproduction des espèces qui ne pon-

Espèces	Femelles	Mâles
<i>Polypterus bichir</i>	23,4	0,2
<i>Hyperopisus bebe</i>	80	0,2
<i>Mormyrus rume</i>	11,8	0,2
<i>Mormyrops anguilloides</i>	7,5	
<i>Marcusenius senegalensis</i>	187	0,5
<i>Petrocephalus bovei</i>	21,4	0,4
<i>Hydrocynus forskalii</i>	9,4	2,1
<i>Alestes baremoze</i>	13,4	1,3
<i>Brycinus nurse</i>	26,1	2,0
<i>Brycinus leuciscus</i>	17,0	1,2
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	19,8	6,7
<i>Labeo senegalensis</i>	17,2	2,0
<i>Labeo coubie</i>	12,0	0,8
<i>Chrysichthys auratus</i>	27,5	0,7
<i>Schilbe intermedius</i>	23,4	1,1
<i>Schilbe mystus</i>	16,2	
<i>Clarias anguillaris</i>	14,4	
<i>Synodontis schall</i>	16,7	2,1
<i>Synodontis ocellifer</i>	26,3	1,5
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	4,8	

TABLEAU XVIII

Rapports gonado-somatiques maximaux des individus matures de plusieurs espèces de poissons du haut Sénégal (d'après PAUGY, 2002).

LE RAPPORT GONADO-SOMATIQUE (RGS)

En zone intertropicale africaine, les testicules pèsent toujours moins lourd que les ovaires (tabl. XVIII). Cela est, la plupart du temps, généralisable en zone tempérée. Ainsi, chez *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae), alors que le RGS de la femelle atteint, voire dépasse, 20 %, celui du mâle, à pleine maturité, est inférieur à 2 % (WOOTTON, 1984). Toutefois, chez certaines espèces d'eau saumâtre, des valeurs plus élevées peuvent être observées. C'est ainsi que, dans des conditions très favorables, le RGS des mâles de *Fundulus heteroclitus* (Cyprinodontiformes) peut atteindre 4,7 % (TAYLOR, 1990). Mais des valeurs beaucoup plus élevées peuvent être enregistrées pour certaines espèces marines. Ainsi, le mâle de la morue arctique, *Boreogadus saida* (Gadidae), peut posséder des testicules qui pèsent 10 à 27 % du poids du corps (CRAIG *et al.*, 1982). La théorie voudrait que la taille, et donc le poids, des testicules soit liée au mode de fertilisation adopté par les espèces. Ainsi, en cas d'« accouplement » des partenaires, la quantité de sperme nécessaire est moindre qu'en cas de dissémination dans le milieu sans réelle rencontre des géniteurs,

comme cela est le cas chez nombre d'espèces marines. Dans ce dernier cas, le facteur hasard de rencontre est accru si la quantité de spermatozoïdes libérés est très importante.

D'autres « solutions » peuvent être trouvées, comme par exemple la variation du sex ratio. Ainsi, lorsqu'une espèce pond tous ses œufs en une seule fois et les abandonne au fond, où ils se fixent sur les supports immergés, les spermatozoïdes doivent être très nombreux pour augmenter les chances de fécondation. Conséquence, pour cette espèce, les testicules sont aussi développés que les ovaires et les mâles doivent être au moins aussi nombreux que les femelles (sex ratio élevé). Dans d'autres cas, au contraire, la ponte est échelonnée et les œufs sont flottants. Les spermatozoïdes entraînés par les mêmes eaux peuvent donc être moins nombreux. Conséquence, les testicules sont moins développés que les ovaires et les mâles peuvent être moins nombreux que les femelles (sex ratio faible). Le comportement de reproduction des espèces tropicales est encore trop peu connu pour vérifier si une telle stratégie est adoptée dans cette zone. Quoi qu'il en soit, l'allocation d'énergie attribuée à la constitution des produits génitaux paraît de toute façon moins importante pour les mâles que pour les femelles.

dent qu'une seule fois par an, ou par saison de reproduction. En revanche, il devient imprécis pour les espèces à pontes multiples, car une faible valeur de RGS (par exemple entre 0,5 et 1,5 % pour *Oreochromis niloticus*) peut caractériser des stades de maturation ovarienne très différents, comme une gonade en début de maturation (stade 2 d'après l'échelle de LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989) ou une gonade post-ponte (stade 6). La perte d'information engendrée peut être préjudiciable, notamment lorsqu'on cherche à corréliser la saison de reproduction avec les facteurs environnementaux impliqués dans la régulation des cycles sexuels, et il est préconisé d'utiliser une échelle de maturation des gonades plutôt que le RGS pour les espèces qui pondent plusieurs fois au cours d'une saison de reproduction (DUPONCHELLE *et al.*, 1999).

Les échelles de maturation permettent, en effet, de caractériser rapidement les différents états présentés par les ovaires et les testicules au cours de leur évolution. Elles tiennent compte en particulier de l'aspect macroscopique des gonades (forme, couleur, vascularisation, transparence) et du RGS. Des échelles ont ainsi été établies pour *Alestes baremoze* (DURAND et LOUBENS, 1970), pour *Schilbe mystus* et *S. uranoscopus* (MOK, 1975) et *Sarotherodon melanoteron*

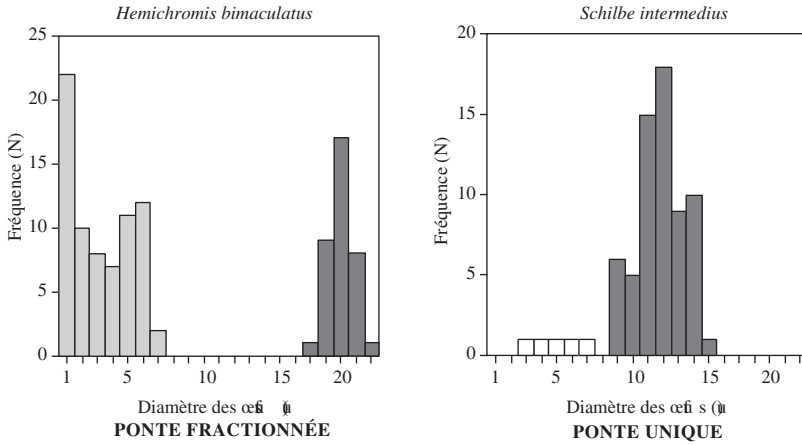


FIGURE 58

Fréquence de distribution de diamètres des ovocytes chez deux espèces de Côte d'Ivoire (d'après ALBARET, 1982).
 $\mu = 0,165$ mm (unité du micromètre oculaire au grossissement 10x)

(LEGENBRE et ÉCOUTIN, 1989). L'échelle de maturation proposée pour cette dernière espèce a été appliquée avec succès à *Oreochromis niloticus* (DUPONCHELLE et PANFILI, 1998, DUPONCHELLE *et al.*, 1998, 1999, 2000 ; DUPONCHELLE et LEGENDRE, 2000, 2001) ou à de nombreuses espèces d'*Haplochromis* (Duponchelle *et al.*, 2000 b). Elle semble convenir à la majorité des Cichlidae.

Fécondité

On peut observer dans les ovaires des ovocytes de différentes tailles correspondant à différents stades de développement. Une distribution unimodale suggère une ponte simple, alors que des structures plurimodales laissent penser que l'on a affaire à des espèces qui ont une reproduction fractionnée (ALBARET, 1982) (fig. 58). Dans tous les cas, néanmoins, la fécondité absolue (F) correspond au nombre d'ovocytes mûrs présents dans l'ovaire immédiatement avant la ponte. Pour les espèces ayant une seule ponte annuelle, F équivaut à la fécondité totale annuelle. Pour les espèces ayant une ponte fractionnée, F correspond au nombre d'ovocytes qui vont être pondus lors de l'acte de ponte suivant (ce sont les ovocytes correspondant au mode de taille le plus élevé), et la fécondité annuelle sera alors la somme des ovocytes émis durant un an au cours des actes de ponte successifs.

BROSSET (1982) a calculé la fécondité annuelle de trois espèces de Cyprinodontiformes vivant dans la rivière Ivindo (Gabon). Le nombre d'œufs pondus annuellement par une femelle est le même, c'est-à-dire 200 à 300, quelle que soit la stratégie adoptée durant la saison de reproduction : 1 œuf par jour chez *Diapteron* sp., 8 à 15 œufs tous les 8-10 jours chez *Aphyosemion hertzogi*, 30 à 75 œufs chaque mois pour *Aphyosemion camerunense* et *A. punctatum*.

Chez le Cyprinodontiformes *Nothobranchius guentheri*, une femelle mature de 1 g produit 20 œufs par jour, ce qui représente un effort reproducteur équivalant à 27 % de son poids en un mois. Dans ce cas, la production cumulée en œufs peut être équivalente au poids de la femelle sur une période de 4-5 mois, ce qui est largement supérieur à l'investissement énergétique habituellement consenti par les espèces à ponte simple (tabl. XIX).

TABLEAU XIX

Taille à la première maturité sexuelle, diamètre moyen des ovocytes mûrs, fécondité relative moyenne (F/kg) et RGS moyen de quelques espèces d'Afrique.

Familles Espèces	Pays Bassins	Taille (mm) 1 ^{re} matur.	Diamètre des œufs	Fécondité relative	RGS %	TMO (mm)	Source
Polypteridae							
<i>Polypterus bichir</i>	Mali/Sénégal				23,4		PAUGY (non publié)
<i>Polypterus endlicheri</i>	Côte d'Ivoire	320	2,45	15 000	9,2	750	ALBARET, 1982
<i>Polypterus senegalus</i>	Côte d'Ivoire	185	1,75	50 000	15	505	ALBARET, 1982
Clupeidae							
<i>Pellonula afzeluizi</i>	L. Kainji	30	0,3-0,5		10,5	75	OTOB, 1978 a
<i>Sierrathrissa leonensis</i>	L. Kainji	19	0,1-0,3		12,5		OTOB, 1978 a
Notopteridae							
<i>Papyrocranus afer</i>	Côte d'Ivoire	431	3,6	531	2	590	ALBARET, 1982
Mormyridae							
<i>Brienomyrus niger</i>	Tchad	110	1,3-1,5	80 000			LEK, 1979
<i>Gnathonemus longibarbis</i>	Lac Ihema				15		PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Hyperopisus bebe</i>	Mali	320	1,8	50 000	9	510	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Hyperopisus bebe</i>	Nil	300	1,72				NAWAR, 1960
<i>Hyperopisus bebe</i>	Mali/Sénégal		1,64		8		PAUGY (non publié)
<i>Hippopotamyrus psittacus</i>	Ogun	166	1,48	15 010		240	ADEBISI, 1987
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Ogun	397	2,4	15 550			ADEBISI, 1987
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Côte d'Ivoire	210	2,65	11 300	11	1 500	ALBARET, 1982
<i>Marcusenius furcidens</i>	Côte d'Ivoire	228	1,8	39 250	14,4	286	ALBARET, 1982
<i>Mormyrus hasselquistii</i>	Côte d'Ivoire	190	1,85	24 300	12	480	ALBARET, 1982
<i>Mormyrus kannume</i>	Lac Victoria	183	2,14			1 000	OKEDI, 1970
<i>Mormyrus rume</i>	Ogun	350	2,16	15 820			ADEBISI, 1987
<i>Mormyrus rume</i>	Mali	330	2,2	20 000	8	870	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Mormyrus rume</i>	Mali/Sénégal		1,57		11,8		PAUGY (non publié)
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Ogun	190	1,35	14 670		321	ADEBISI, 1987
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Mali/Sénégal		1,31		18,7		PAUGY (non publié)
<i>Marcusenius ussheri</i>	Côte d'Ivoire	130	1,75	51 800	15,3	305	ALBARET, 1982
<i>Petrocephalus bane</i>	Tchad	110	1,0-1,2	46 000			LEK, 1979
<i>Petrocephalus bovei</i>	Côte d'Ivoire	67	1,55	91 230	20,4	100	ALBARET, 1982
<i>Petrocephalus bovei</i>	Tchad	70	1,0-1,1	133 000			LEK, 1979
<i>Petrocephalus bovei</i>	Côte d'Ivoire	65		105 900		100	MÉRONA, 1980
<i>Petrocephalus soudanensis</i>	Côte d'Ivoire	83	1,6	76 440	16,3		ALBARET, 1982
Hepsetidae							
<i>Hepsetus odoe</i>	Côte d'Ivoire	140	2,3	18 250	8,4	700	ALBARET, 1982
<i>Hepsetus odoe</i>	Okavango	150	2,7	12 100		279	MERRON <i>et al.</i> , 1990
Alestidae							
<i>Alestes baremoze</i>	Côte d'Ivoire	175	1,1	224 100	11,5	284	ALBARET, 1982
<i>Alestes baremoze</i>	Tchad	205		231 000		326	DURAND, 1978
<i>Alestes baremoze</i>	Côte d'Ivoire	170	1,1	236 000		284	PAUGY, 1978
<i>Brycinus imberi</i>	Côte d'Ivoire	65	1	251 000	14,6		ALBARET, 1982
<i>Brycinus imberi</i>	Zambèze	120		284 000		189	MARSH. et V. d. HEIDEN, 1977
<i>Brycinus imberi</i>	Côte d'Ivoire	65	0,89	191 000			PAUGY, 1980 a
<i>Brycinus leuciscus</i>	Mali	30	0,8	250 000	16		BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Brycinus leuciscus</i>	Mali/Sénégal	65	0,9		18,9		PAUGY (non publié)
<i>Brycinus longipinnis</i>	Côte d'Ivoire	46	1,95	166 000	13,5		ALBARET, 1982
<i>Brycinus longipinnis</i>	Bandama	74		156 000	12,35		PAUGY, 1982 b
<i>Brycinus longipinnis</i>	Cavally	68		97 000	11,6		PAUGY, 1982 b
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Ogun	269	1,26	148 650			ADEBISI, 1987
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Côte d'Ivoire	180	1,2	182 400	13,8		ALBARET, 1982
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Côte d'Ivoire	180	1,33	180 000		330	PAUGY, 1982 a
<i>Brycinus nurse</i>	Côte d'Ivoire	80	1,05	339 000	19,5	218	ALBARET, 1982

TABEAU XIX (suite)

Familles Espèces	Pays Bassins	Taille (mm) 1 ^{re} matur.	Diamètre des œufs	Fécondité relative	RGS %	TMO (mm)	Source
<i>Brycinus nurse</i>	Côte d'Ivoire	80		368 000		218	PAUGY, 1980 b
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Côte d'Ivoire	150	1,05	127 300	6,9	780	ALBARET, 1982
<i>Micralestes acutidens</i>	Tchad	35	0,6	183 000			LEK et LEK, 1977
Distichodontidae							
<i>Ichthyoborus besse</i>	Tchad	183	0,85	111 500		208	LEK et LEK, 1978
Cyprinidae							
<i>Barbus spurelli</i>	Côte d'Ivoire	47	0,85	320 000	11,8	87	ALBARET, 1982
<i>Barbus sublineatus</i>	Côte d'Ivoire	55	0,85	677 000	21,6	100	ALBARET, 1982
<i>Barbus trispilos</i>	Côte d'Ivoire	50	0,9	449 000	20,2	95	ALBARET, 1982
<i>Labeo capensis</i>	Vaal river	310		303 000		500	MULDER, 1973
<i>Labeo coubie</i>	Côte d'Ivoire	200	1,25	122 000	8,6		ALBARET, 1982
<i>Labeo ogunensis</i>	Ogun	185	1,04	233 940		120 ?	ADEBISI, 1987
<i>Labeo parvus</i>	Côte d'Ivoire	100	0,95	347 000	19	350	ALBARET, 1982
<i>Labeo senegalensis</i>	Côte d'Ivoire	175	1	181 500	14,3	550	ALBARET, 1982
<i>Labeo umbratus</i>	Vaal river	300		410 000		420	MULDER, 1973
<i>Raiamas senegalensis</i>	Côte d'Ivoire	100	1,35	47 700	8,3		ALBARET, 1982
Bagridae							
<i>Bagrus bayad</i>	Mali	330	1,1	30 000	2,5	720	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Bagrus docmak</i>	Nil	200	1,2	36 000		1 110	EL SEDFY et EL BOL., 1987
Claroteidae							
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Côte d'Ivoire		2,6	4 150	4		ALBARET, 1982
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Mali	100	2	3 000	2,1	480	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Chrysichthys auratus</i>	Côte d'Ivoire	140	2,2	11 980	13,2	250	ALBARET, 1982
<i>Chrysichthys auratus</i>	Mali/Sénégal	70	2,3	19 000	27,5		PAUGY (non publié)
<i>Chrysichthys maurus</i>	Côte d'Ivoire	140	2,55	19 700	16,7		ALBARET, 1982
<i>Chrysichthys maurus</i>	Lekki Lagoon	100	2,2	19 100		510	IKUSEMIJU, 1976
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	Côte d'Ivoire	195	2,9	16 990	19,5	650	ALBARET, 1982
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	Côte d'Ivoire			24 000			KOUASSI, 1973
Schilbeidae							
<i>Schilbe mandibularis</i>	Côte d'Ivoire (Bandama)	154	0,95	217 000	9,6	450	ALBARET, 1982
<i>Schilbe mandibularis</i>	Bandama	175		175 80		38	LÉVÊQUE et HERBINET, 1982
<i>Schilbe mystus</i>	Ogun	246	0,87	437 190			ADEBISI, 1987
<i>Schilbe mystus</i>	Côte d'Ivoire	100	0,85	253 700	8		ALBARET, 1982
<i>Schilbe mystus</i>	Côte d'Ivoire	110		228 200		267	LÉVÊQUE et HERBINET, 1980
<i>Schilbe mystus</i>	Tchad	120		207 000		330	MOK, 1975
<i>Schilbe mystus</i>	Nil			255 000		340	NAWAR et YOAKIM, 1964
<i>Schilbe niloticus</i>	Mali/Sénégal				16,2		PAUGY (non publié)
<i>Schilbe uranoscopus</i>	Tchad	180		207 000		360	MOK, 1975
Amphiliidae							
<i>Aamphilius atesuensis</i>	Côte d'Ivoire	38	1,7	41 400	11,2	63	ALBARET, 1982
Clariidae							
<i>Clarias anguillaris</i>	Côte d'Ivoire	235	1,3	62 000	9,6		ALBARET, 1982
<i>Clarias anguillaris</i>	Mali	150	1,4	180 000	16	1 500	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Clarias gariepinus</i>	Lake Sibaya	280		36 400		1 500	BRUTON, 1979 a
<i>Clarias gariepinus</i>	Lac Ihema				17		PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Heterobranchius isopetrus</i>	Côte d'Ivoire	255	1,5	122 000	13,8	900	ALBARET, 1982
Mochokidae							
<i>Hemisynod. membranaceus</i>	Mali	210	1,1	150 000	10,5	460	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Synodontis afrofisheri</i>	Lac Ihema				26		PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Synodontis eupterus</i>	Volta Lake			28 000		160	OFORI-DANSON, 1992
<i>Synodontis ocellifer</i>	Volta Lake			126 000		200	OFORI-DANSON, 1992
<i>Synodontis ocellifer</i>	Mali/Sénégal		0,81		26,3		PAUGY (non publié)

Les poissons des eaux continentales africaines

TABEAU XIX (*suite et fin*)

Familles Espèces	Pays Bassins	Taille (mm) 1 ^{re} matur.	Diamètre des œufs	Fécondité relative	RGS %	TMO (mm)	Source
<i>Synodontis schall</i>	Ogun	291	1,12	96 880			ADEBISI, 1987
<i>Synodontis schall</i>	Côte d'Ivoire	150	1,2	156 600	13,6	380	ALBARET, 1982
<i>Synodontis schall</i>	Volta Lake	200	1,1	179 000		400	OFORI-DANSON, 1992
<i>Synodontis velifer</i>	Volta L. (Ghana)			70 300		290	OFORI-DANSON, 1992
Channidae							
<i>Parachanna obscura</i>	Ogun	245	1,33	19 460		400	ADEBISI, 1987
Centropomidae							
<i>Lates niloticus</i>	Tchad	520	0,7	86 000	4,5		LOUBENS, 1974
Cichlidae							
<i>Alticorpus 'geoffreyi'</i>	Lac Malawi	90	2 202	4,3	3,9	165	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Alticorpus macrocleithrum</i>	Lac Malawi	97	3682	5,4	3,6	136	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Alticorpus mentale</i>	Lac Malawi	160	1330	3,7	4,2	246	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Alticorpus pectinatum</i>	Lac Malawi	70	3677	5	3,7	136	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Astatoreochromis alluaudi</i>	Lac Victoria	98	2,9				GOLDSCH. et GOUDSW., 1989
<i>Aulonocara 'blue orange'</i>	Lac Malawi	48	5 48	3,3	3,1	78	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Aulonocara 'cf. macrochir'</i>	Lac Malawi		2285	1,5	3,2	134	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Aulonocara 'minutus'</i>	Lac Malawi	42	7525	3,2	3,1	72	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Aulonocara 'rostratum deep'</i>	Lac Malawi	75	2467			139	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Buccochromis lepturus</i>	Lac Malawi	160	970	2,7	4	327	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Buccochromis nototaenia</i>	Lac Malawi	115	2308	2,5	3,5	300	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	Côte d'Ivoire	60	2,25	8 100	3,4		ALBARET, 1982
<i>Copadichromis quadrimaculatus</i>	Lac Malawi	100	692	3,4	5,2	149	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Copadichromis virginalis</i>	Lac Malawi	75	1343	3,5	3,9	123	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Cynotilapia afra</i>	Lac Malawi	50	2896	5,5	3,8	75	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pub.
<i>Diplotaxodon apogon</i>	Lac Malawi	88	632	3,6	5,4	129	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Diplotaxodon argenteus</i>	Lac Malawi	140	360	4	6,9	206	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Diplotaxodon limnothrissa</i>	Lac Malawi	105	454	3,7	6,3	175	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Diplotaxodon macrops</i>	Lac Malawi	98	498	3,7	6	134	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Genyochromis mento</i>	Lac Malawi		2323	3,8	3,7	97	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pub.
<i>Haplochromis «argens»</i>	Lac Victoria	61	3,4	3 850	4,4	78	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis «reginus»</i>	Lac Victoria			6 500		72	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis astatodon</i>	Lac Kivu	68	3,5	3 400			LOSSEAU-HOEBEKE, 1992
<i>Haplochromis heusinkveldi</i>	Lac Victoria	63	3,6	3 490	5,1	80	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis laparogramma</i>	Lac Victoria	55	3,4	3 230	3,9	79	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis olivaceus</i>	Lac Kivu	67	3,7	3 100			LOSSEAU-HOEBEKE, 1992
<i>Haplochromis paucidens</i>	Lac Kivu	70	3,6	2 500			LOSSEAU-HOEBEKE, 1992
<i>Haplochromis piceatus</i>	Lac Victoria	62	3,2	7 210	5,7	74	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Haplochromis pyrrhocephalus</i>	Lac Victoria	59	3,1	5 290	4,4	76	GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990
<i>Hemichromis bimaculatus</i>	Côte d'Ivoire	45	1,2	111 700	7,1	92	ALBARET, 1982
<i>Hemichromis fasciatus</i>	Ogun	104	1,26	28 740		204	ADEBISI, 1987
<i>Hemichromis fasciatus</i>	Côte d'Ivoire	80	1,65	30 000	4,5	204	ALBARET, 1982
<i>Labeotropheus fuelleborni</i>	Lac Malawi	74	5	1 900			MARSH <i>et al.</i> , 1986
<i>Labeotropheus fuelleborni</i>	Lac Malawi	64	1670	4,5	4,4	100	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pub.
<i>Labeotropheus trewavasae</i>	Lac Malawi		1967	3,4	4	90	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pub.
<i>Lethrinops argenteus</i>	Lac Malawi	108	2162	5	4	166	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops 'deep water albus'</i>	Lac Malawi	82	3642	4,8	3,5	161	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops 'dw altus'</i>	Lac Malawi	60	4086	4,1	3,3	130	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops gossei</i>	Lac Malawi	92	2087	5,2	4,1	170	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops longimanus</i>	Lac Malawi		1839	4,6	3,7	168	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops macrochir</i>	Lac Malawi		3107	4,2	3,5	150	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops 'minutus'</i>	Lac Malawi		5272				DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops 'oliveri'</i>	Lac Malawi	60	4931	4,3	3,3	98	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops polli</i>	Lac Malawi	65	2775	3,9	3,6	120	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Melanochromis auratus</i>	Lac Malawi	62	4	3 900			MARSH <i>et al.</i> , 1986
<i>Melanochromis auratus</i>	Lac Malawi	55	2861	5,3	3,5	76	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pub.
<i>Melanochromis vermivorus</i>	Lac Malawi	55	2774	5,3	3,8	73	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pub.
<i>Mylochromis anaphyrmus</i>	Lac Malawi	105	2430	3,3	3,5	164	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Nyassachromis 'argyrosoma'</i>	Lac Malawi	57	4901	3,9	3,3	97	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Oreochromis alcalicus</i>	Lac Magadi	59	2,8				COE, 1969
<i>Oreochromis niloticus</i>	Côte d'Ivoire	160	2,55	3 720	2,6		ALBARET, 1982
<i>Oreochromis niloticus</i>	Mali	135	2,8	4 000	2,8		BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Ihema	187	2		5,2	530	PLISNIER <i>et al.</i> , 1988
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Kossou,	140	4526	3,3	2,3	252	DUPONCHELLE et PANFILI, 1998;
	Côte d'Ivoire						DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a

<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Ayamé, Côte d'Ivoire	125	4367	3,5	2,5	198	DUPONCHELLE et PANFILI, 1998; DUPONCHELLE et al., 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Buyo,		4806	3,2	2,2	225	DUPONCHELLE, 1997
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Sambakaha, Côte d'Ivoire	106	4738	3,4	2,4	233	DUPONCHELLE et PANFILI, 1998; DUPONCHELLE et al., 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Tine, Côte d'Ivoire	115	4380	3,4	2,3	357	DUPONCHELLE et PANFILI, 1998; DUPONCHELLE et al., 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Lokpoho, Côte d'Ivoire	129	3734	3,4	2,5	250	DUPONCHELLE et PANFILI, 1998; DUPONCHELLE et al., 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Solomougou, Côte d'Ivoire	115	4610	3,8	2,3	255	DUPONCHELLE et PANFILI, 1998; DUPONCHELLE et al., 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Korokara-T, Côte d'Ivoire	105	6324	5	2,3	194	DUPONCHELLE et PANFILI, 1998; DUPONCHELLE et al., 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Korokara-S, Côte d'Ivoire	123	5133	3,8	2,3	252	DUPONCHELLE et PANFILI, 1998; DUPONCHELLE et al., 2000 a
<i>Otopharynx 'productus'</i>	Lac Malawi		2287				DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Otopharynx speciosus</i>	Lac Malawi		853				DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Pallidochromis tokolosh</i>	Lac Malawi	135	489	3,6	6,8	214	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Petrochromis polyodon</i>	Lac Tanganyika	134	7,1				KUWAMURA, 1986
<i>Petrotilapia 'fuscous'</i>	Lac Malawi	80	1867	4,1	4,1	103	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Petrotilapia nigra</i>	Lac Malawi	80	1466	4,1	4,3	104	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Placidochromis 'long'</i>	Lac Malawi		4602	2,4	3,1		DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Placidochromis 'platyrhynchus'</i>	Lac Malawi		2662	4,7	3,6	115	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Protomelas taeniolatus</i>	Lac Malawi	72	3,9	3 000			MARSH et al., 1986
<i>Pseudotropheus 'ag. grey head'</i>	Lac Malawi	55	2914	4,6	3,7	79	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus 'aggressive blue'</i>	Lac Malawi		2213	6,3	4,1	90	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus aurora</i>	Lac Malawi	60	2859	5,5	3,7	80	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus barlowi</i>	Lac Malawi		3162	4,7	3,6	83	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus callainos</i>	Lac Malawi	57	1735	5,3	4,4	83	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus heteropictus</i>	Lac Malawi		2953	4,5	3,6	83	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus livingstonii</i>	Lac Malawi	37	6740	3,9	3,2	63	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Pseudotropheus tr. 'tilac'</i>	Lac Malawi		2099	4,6	3,8	90	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotroph. tr. 'orange chest'</i>	Lac Malawi	65	2264	5,1	3,9	88	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus tr. 'red cheek'</i>	Lac Malawi	65	1677	3,8	3,9	88	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus tropheops 'blue'</i>	Lac Malawi		2264	4,2	3,7	83	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus williamsi</i>	Lac Malawi	65	2619	5,4	3,9	87	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotropheus zebra</i>	Lac Malawi	72	4,2	2 600			MARSH et al., 1986
<i>Pseudotroph. z. 'black dorsal'</i>	Lac Malawi	62	2503	5,4	3,9	86	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotroph. zebra 'red dorsal'</i>	Lac Malawi	52	2926	5	3,6	89	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Pseudotroph. zebra 'yellow throat'</i>	Lac Malawi		2239	5,1	3,9	86	DUPONCHELLE et al., non pub.
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Ogun	284	2,01	3 740			ADEBISI, 1987
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Côte d'Ivoire	145	2,3	3 940	2,1		ALBARET, 1982
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Mali	140	2,6	4 000	4,2	410	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	Lagune Ébrié			1 700	8		LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	Gambie, Sénégal	170	4395	4,9	2,8	220	PANFILI et al., 2004a
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	Saloum, Sénégal	131	5091	8,2	2,8	200	PANFILI et al., 2004a
<i>Sciaenochromis ahli</i>	Lac Malawi		2006	4,2	3,9	124	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Sciaenochromis benthicola</i>	Lac Malawi	100	1271	4,2	4,4	167	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Simochromis diagramma</i>	Lac Tanganyika	75	5,2		5,5		KUWAMURA, 1986
<i>Stigmatochromis 'guttatus'</i>	Lac Malawi	100	1220	3,9	4,5	147	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Taeniolethrinop. praeorbitalis</i>	Lac Malawi	130	1450	4	4,3	200	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Taeniolethrinops furcicauda</i>	Lac Malawi	130	1911	1,9	3,4	178	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Tilapia guineensis</i>	Lagune Ébrié			20 600	11		LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989
<i>TTilapia macrochir</i>	Lac Ihema	185	2		4	402	PLISNIER et al., 1988
<i>Tilapia mariae</i>	Ogun	116	1,41	9 270			ADEBISI, 1987
<i>Tilapia moorei</i>	Lac Tanganyika	70	5,7		4,6		KUWAMURA, 1986
<i>Tilapia nigra</i>	Afrique Est	75	2,4	10 400			CRIDLAND, 1961
<i>Tilapia rendalli</i>	Lac Ihema				6		PLISNIER et al., 1988
<i>Tilapia tholloni</i>				85 000	14		PETERS, 1963
<i>Tilapia zillii</i>	Côte d'Ivoire	70	1,65	38 600	4		ALBARET, 1982
<i>Tilapia zillii</i>	Mali	100	1,5	100 000	6,5	285	BÉNECH et DANSOKO, 1994
<i>Tilapia zillii</i>	Afrique Est	110	1,5	65 500		250	CRIDLAND, 1961
<i>Trematocranus brevisrostris</i>	Lac Malawi	50	4577	3,9	3,3	85	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Trematocranus placodon</i>	Lac Malawi	105	2043	3	3,6	159	DUPONCHELLE et al., 2000 b
<i>Xenotilapia longispinnis</i>	Lac Tanganyika	69	3,2				KUWAMURA, 1986
Anabantidae							
<i>Ctenopoma kingsleyae</i>	Côte d'Ivoire	115	1,05	103 000	8,7	215	ALBARET, 1982
Mastacembelidae							
<i>Aethiomastac. nigromarginatus</i>	Côte d'Ivoire	150	2,35	19 800	12,5	340	ALBARET, 1982

Pour comparer la fécondité de poissons de différentes tailles, ou provenant de divers milieux, on calcule souvent la fécondité relative qui est le nombre d'œufs par unité de poids corporel, exprimé en grammes ou en kilogrammes. Cependant, chez certains poissons comme bon nombre de Cichlidae, une corrélation, généralement négative, demeure entre la fécondité relative et le poids des femelles (*Sarotherodon melanoteron*, LEGENDRE 1992 ; *Oreochromis niloticus*, DUPONCHELLE, 1997 ; DUPONCHELLE *et al.*, 2000) et il faut alors procéder par comparaison des droites de régression entre la fécondité et le poids des femelles.

Il existe une relation inverse entre le nombre d'œufs émis à chaque ponte et la taille des ovocytes. Les espèces très prolifiques, émettant des petits œufs, appartiennent en majorité aux familles des Cyprinidae, des Alestidae et des Schilbeidae. Ce sont pour la plupart des espèces pélagiques, souvent migratrices.

Les espèces émettant des gros œufs peu nombreux appartiennent notamment aux familles des Claroteidae, des Mormyridae (qui ne possèdent que la gonade gauche) et des Cichlidae. Pour ces derniers, les pondeurs sur substrat (*H. bimaculatus*, *H. fasciatus*, *T. zillii*) ont des œufs plus petits et plus nombreux que les espèces pratiquant l'incubation buccale (*S. galilaeus*, *O. niloticus*).

En ce qui concerne les incubateurs buccaux, les œufs sont en général grands et peu nombreux, comme le montrent les résultats obtenus pour diverses espèces de Cichlidae des grands lacs africains (tabl. XIX).

Relations entre la fécondité et la longueur ou le poids des femelles

La fécondité d'une espèce est le plus souvent fonction de la taille des femelles. Plus celles-ci sont de grande taille et plus le nombre d'œufs pondus est important. Il est d'usage de déterminer la relation entre fécondité et taille des femelles, exprimée soit par la longueur (standard le plus souvent), soit par le poids (tabl. XX).

Cette relation est généralement du type $F = a L^b$.

Stratégies de reproduction

Chaque individu possède un ensemble de caractéristiques biologiques, liées à la reproduction, qui sont l'héritage de l'évolution et de la phylogénie. La stratégie de reproduction d'une espèce de poisson, dans un environnement donné, est en effet un ensemble de traits biologiques comme l'âge et la taille à la première reproduction, la fécondité, le développement des gonades et la taille des gamètes, le comportement reproducteur y compris l'existence de soins parentaux, la saison de reproduction, etc.

Mais un individu peut également développer des tactiques, qui sont en réalité des variations par rapport au schéma de reproduction type de l'espèce, de manière à répondre avec succès à des modifications des facteurs de l'environnement. Il s'agit alors d'un comportement adaptatif à des conditions éco-

TABLEAU XX

Relation entre la fécondité (F) et la longueur (L en mm) ou le poids (P en g)
chez quelques espèces africaines.

Familles/Espèces	Féc. - Long. Stand.	Féc. - Poids	Sources
Mormyridae			
<i>Marcusenius ussheri</i>	F = 9 59 742	F = 45 P + 592	ALBARET, 198
<i>Petrocephalus bovei</i>	F = 55 53 335	F = 105 P - 10	ALBARET, 198
Hepsetidae			
<i>Hepsetus odoe</i>	F = 59 P - 14 250	F = 72 54 1 58	ALBARET, 198
<i>Hepsetus odoe</i>	F = 40, 583,0		MERRON <i>et al.</i> , 1990
Alestidae			
<i>Alestes baremoze</i>	F = 657,4 51 17 83,5	F = 323 P - 19 122	DURAND, 1978
<i>Alestes baremoze</i>		F = 28 P - 7 078	PAUGY, 1978
<i>Alestes baremoze</i>	F = 391 51 456	F = 253 P - 1 8	ALBARET, 198
<i>Brycinus imberi</i>	F = 6 994,6 LS - 73 028,3		MARSHALL et V. d. HEIDEN, 1977
<i>Brycinus imberi</i>	F = 76,7 51 1 768	F = 18 P + 140	PAUGY, 198 a
<i>Brycinus imberi</i>	F = 28 24 68	F = 356 P - 2 80	ALBARET, 198
<i>Brycinus longipinnis</i>	F = 19 56 633	F = 224 P - 540	ALBARET, 198
<i>Brycinus longipinnis</i>			
<i>B. andama</i>)	F = 24,3 56 84,6	F = 23 P - 1 295	PAUGY, 198 b
<i>Brycinus longipinnis</i>			
<i>C. avally</i>	F = 70 53 89	F = 40 P - 151	PAUGY, 198 b
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	F = 84 51 37 900	F = 195 P - 1 98	ALBARET, 198
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	F = 82, 81 38 20	F = 18 P - 1 460	PAUGY, 198 a
<i>Brycinus nurse</i>	F = 448 53 4 638	F = 423 P - 2 406	PAUGY, 198 b
<i>Brycinus nurse</i>	F = 491 53 81	F = 450 P - 3 967	ALBARET, 198
<i>Hydrocynus forskalii</i>	F = 325 53 19 08	F = 18 P - 25 065	ALBARET, 198
<i>Micralestes acutidens</i>	F = 19,93 53 9	F = 0,23 P - 70,3	LEK et LEK, 1977
Cyprinidae			
<i>Barbus ablabe</i>	F = 22 55 266	F = 258 P + 413	ALBARET, 198
<i>Barbus kimberleyensis</i>	F = 2,222 5 3 495,2		GAIGHER, 1976
<i>Barbus sublineatus</i>	F = 53 52 7 89	F = 958 P - 1 89	ALBARET, 198
<i>Barbus trispilos</i>	F = 50 56 325	F = 439 P + 8	ALBARET, 198
<i>Labeo capensis</i>	F = 220 53 67 774	F = 518 P - 214 717	MULDER, 1973
<i>Labeo parvus</i>	F = 721 56 9 461	F = 424 P - 5 933	ALBARET, 198
<i>Labeo umbratus</i>	F = 324 53 8 914	F = 625 P - 215 164	MULDER, 1973
Bagridae			
<i>Bagrus docmak</i>	F = 617 LS - 278 389	F = 43 P - 16 827	EL SEDFY et EL BOLOCK, 1987
Schilbeidae			
<i>Schilbe mandibularis</i>	F = 53 54 425	F = 157 P + 5 970	ALBARET, 198
<i>Schilbe mystus</i>	F = 1,5 51 8,1	F = 207 P - 1 292	LÉVÊQUE et HERBINET, 198
<i>Schilbe uranoscopus</i>	F = 528 59 870	F = 250 P - 7 475	MOK, 1975
Amphiliidae			
<i>Amphilius atesuensis</i>	F = 3, 51 04	F = 40 P + 2	ALBARET, 198
Mochokidae			
<i>Synodontis schall</i>		F = 201 P - 7 81	ALBARET, 198
<i>Synodontis schall</i>		F = 74,9 P - 6 78	OFORI-DANSON, 1992
Cichlidae			
<i>Alticorpus 'geoffreyi'</i>	F = 2,4365 51 71,76	F = 1,786 P - 28037	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000b
<i>Alticorpus macrocleithrum</i>	F = 3,6323 52 59,3	F = 3,3229 P - 44,744	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Alticorpus mentale</i>	F = 2,487 52 1 1,7	F = 0,9359 P - 63,1 15	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Alticorpus pectinatum</i>	F = 2,2238 51 14,8	F = 2,395 P - 42,796	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Aulonocara 'blue orange'</i>	F = 1,0608 53 3,755	F = 3,385 P - 0,668	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Aulonocara 'cf. macrochir'</i>	F = 1,5397 53 6,23	F = 1,6714 P - 48	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Aulonocara 'minutus'</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Aulonocara 'rostratum deep'</i>	F = 2,6948 51 191,6	F = 2,382 P - 4,398	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Buccochromis lepturus</i>	F = 4,7556 57 687	F = 0,9143 P - 22,48	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Buccochromis nototaenia</i>	F = 1,9659 51 05,22	F = 0,8 15 P - 06,468	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	F = 2,6 56 4	F = 3,4 P + 25	ALBARET, 198
<i>Copadichromis quadrimaculatus</i>		F = 0,68 P - 0,877	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Copadichromis virginalis</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Cynotilapia afra</i>	F = 0,6252 51 7,179	F = 1,9679 P - 6,3959	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Diplotaxodon apogon</i>		F = 0,6738 P - 1,0371	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Diplotaxodon argenteus</i>	F = 0,306 51 1,86	F = 0,3006 P - 6,186	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Diplotaxodon limnothrissa</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Diplotaxodon macrops</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XX (suite et fin)

Familles/Espèces	Féc. - Long. Stand.	Féc. - Poids	Sources
<i>Genyochromis mento</i>	F = 1,6346 ~~£~~ 94,359	F = 2,203 P - 0,88	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Labeotropheus fuelleborni</i>	F = 0,6331 ~~£~~ 21,18	F = 1,168 P - 7,7613	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Labeotropheus trewavasae</i>		F = 2,87 P - 15,549	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Lethrinops argenteus</i>	F = 2,5193 ~~£~~ 18,09	F = 1,7255 P - 21,72	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops 'deep water albus'</i>	F = 2,8 ~~£~~ 17,91	F = 2,81 1 P + 22,771	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops 'dw altus'</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops gossei</i>	F = 2,251 ~~£~~ 147,31	F = 1,682 P - 19,458	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops longimanus</i>	F = 2,794 ~~£~~ 225,41	F = 2,9578 P - 43,716	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops macrochir</i>	F = 3,683 ~~£~~ 267,1	F = 2,7129 P - 12,68	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops 'oliveri'</i>	F = 1,7657 ~~£~~ 72,58	F = 4,5704 P - 8,0726	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Lethrinops polli</i>	F = 1,5365 ~~£~~ 8,52	F = 2,5654 P - 2,6796	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Melanochromis auratus</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Melanochromis vermicivorus</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Mylochromis anaphyrmus</i>	F = 2,7755 ~~£~~ 194,73	F = 1,978 P - 25,84	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Nyassachromis 'argyrosoma'</i>	F = 0,9259 ~~£~~ 29,05	F = 3,285 P - 10,48	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 1 11,92 ~~£~~ 993,64	F = 2,91 P + 277,7	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 53,507 ~~£~~ 308,5	F = 2,52 P - 164,4	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 129,9 ~~£~~ 1254	F = 3,64 P - 197,1	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 8,82 ~~£~~ 695,1	F = 3,61 P - 103,3	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 16,2 ~~£~~ 1095	F = 2,59 P - 837,2	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 8,81 ~~£~~ 633,54	F = 2,01 P - 686	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 122,43 ~~£~~ 1 156,2	F = 3,14 P + 260,5	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 7,89 ~~£~~ 504,14	F = 3,78 P - 152,5	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Oreochromis niloticus</i>	F = 99,58 ~~£~~ 775,71	F = 2,69 P - 117,8	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 a
<i>Otopharynx 'productus'</i>		F = 2,872 P - 7,869	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Otopharynx speciosus</i>	F = 3,547 ~~£~~ 452,51	F = 1,0452 P - 25,644	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Pallidochromis tokolosh</i>	F = 0,7106 ~~£~~ 781,3	F = 0,5496 P - 4,5233	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Petrotilapia 'fuscous'</i>		F = 2,1274 P - 6,138	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Placidochromis 'long'</i>	F = 1,333 ~~£~~ 57,675	F = 6,845 P - 12,58	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Placidochromis 'platyrhynchus'</i>		F = 1,898 P - 14,8	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Pseudotropheus 'aggressive blue'</i>	F = 1,0151 ~~£~~ 46,016	F = 1,7042 P - 6,5604	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus aurora</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus barlowi</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus callainos</i>		F = 1,1263 P - 5,828	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus heteropictus</i>	F = 0,9346 ~~£~~ 34,87	F = 4,0141 P - 10,079	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus livingstonii</i>	F = 3,1033 ~~£~~ 1288	F = 6,4275 P - 1,2343	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Pseudotropheus tr. 'lilac'</i>	F = 0,7236 ~~£~~ 23,059	F = 1,4092 P - 9,855	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus tr. 'orange chest'</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus tr. 'red cheek'</i>	F = 0,6259 ~~£~~ 22,07	F = 2,0579 P - 4,9336	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus tropheus 'blue'</i>	F = 1,6927 ~~£~~ 8,196	F = 3,596 P - 17,192	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus williamsi</i>	F = 1,937 ~~£~~ 104,3	F = 3,0137 P - 5,88	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus zebra</i>	F = 0,8 12 ~~£~~ 27,739	F = 1,9246 P + 6,68 1	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus zebra 'black dorsal'</i>	F = 1,486 ~~£~~ 74,477	F = 1,7705 P - 0,2223	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus zebra 'red dorsal'</i>	F = 0,9901 ~~£~~ 36,543	F = 2,1674 P - 6,98	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Pseudotropheus zebra 'yellow throat'</i>	F = 1,1536 ~~£~~ 53,84	F = 2,3995 P - 1,98	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , non pb
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	F = 0,0008 LF 2,449	F = 1,72 P - 15,0	LEGENDRE et ECOUTIN, 1989, n. p.
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	F = 2,7238 ~~£~~ 160,01	F = 1,948 P - 19,08	PANFILI <i>et al.</i> , 2004 a
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	F = 2,859 E - 156,76	F = 2,1 11 P - 1281 1	PANFILI <i>et al.</i> , 2004 a
<i>Sciaenochromis ahli</i>	F = 2,4762 ~~£~~ 200,07	F = 4,4172 P - 55,83	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Sciaenochromis benthicola</i>	F = 1,048 ~~£~~ 74,232	F = 1,264 P - 0,3265	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Stigmatochromis 'guttatus'</i>	F = 1,1 159 ~~£~~ 8,92	F = 1,4769 P - 8045	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Taeniolethrinops furcicauda</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Taeniolethrinops praeorbitalis</i>	F = 2,087 ~~£~~ 135,28	F = 0,9672 P - 74,58	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Tilapia guineensis</i>	F = 0,1458 LF 1.9899	F = 18,61 P + 2018,0	LEGENDRE et ECOUTIN, 1989, n. p.
<i>Tilapia zillii</i>	F = 49 ~~£~~ 2 98	F = 28 P + 610	ALBARET, 198
<i>Trematocranus brevivirostris</i>	Pas de corrélation	Pas de corrélation	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
<i>Trematocranus placodon</i>	F = 1,5364 ~~£~~ 62,449	F = 1,2303 P - 60,512	DUPONCHELLE <i>et al.</i> , 2000 b
Mastacembilidae			
<i>Aethiomastac. nigromarginatus</i>	F = 8,4 LS - 1 468	F = 187 P + 67	ALBARET, 1982

logiques particulières, qui a pour objectif d'assurer la survie de l'espèce, comme nous l'avons vu précédemment. C'est le cas par exemple d'*Oreochromis niloticus* dans les retenues artificielles de Côte d'Ivoire, dont les caractéristiques de reproduction (saison de reproduction, taille de première maturité sexuelle, fécondité, taille des œufs...) varient d'une année sur l'autre en fonction des conditions environnementales (DUPONCHELLE et PANFILI, 1998 ; DUPONCHELLE *et al.*, 1998, 1999 et 2000).

Principaux modes de reproduction

La plupart des poissons sont ovipares : les ovocytes et le sperme sont expulsés dans l'eau où la fécondation intervient immédiatement. Mais, il existe également des cas de fécondations intrabuccale, notamment chez les Cichlidae. Suivant les stratégies démographiques mises en œuvre par les poissons et les adaptations écologiques à certains types de milieux, on distingue différents modes ou styles de reproduction, et la classification générale proposée par BALON (1975, 1990), basée sur le degré de soins parentaux (éthologie) et les sites de reproduction (écologie), est généralement acceptée. Cet auteur retient trois grands ensembles à l'intérieur desquels on distingue des sous-ensembles étho-écologiques, éthologiques, quelle que soit l'origine phylétique des espèces (tabl. XXI) :

► les poissons qui ne s'occupent pas de leurs œufs une fois qu'ils ont été pondus, parmi lesquels on peut distinguer ceux qui les déposent simplement sur des substrats ouverts ou ceux qui assurent un minimum de protection en les cachant ; ce sont généralement des poissons qui ont une forte fécondité et un développement de type indirect ;

TABLEAU XXI

Principales guildes de reproduction (d'après BALON, 1975).

PAS DE PROTECTION DES ŒUFS

- Ponte en milieu ouvert
Pondeurs pélagiques : *Stolothrissa*, *Limnothrissa*
Lates, *Ctenopoma muriei*
- Pondeurs sur graviers ou rochers : *Opsaridium microlepis*
- Ponte cachée
Poissons annuels : *Nothobranchius*

GARDIENS

- Espèces utilisant ou aménageant des substrats
Pondeurs sur plantes : *Polypterus*
- Espèces construisant des nids
Nid en écume : *Hepsetus odoe*
Ctenopoma ansorgei
Nombreux Cichlidae
Quelques Mormyridae
- Nid sur le sable : *Tilapia zillii*
- Nid de végétation : *Gymnarchus niloticus*
Heterotis niloticus

PORTEURS

- Porteurs externes
Incubateurs buccaux : *Oreochromis* spp.
Sarotherodon spp
Haplochrominae
- Incubation dans une poche : *Syngnathus*
- Porteurs internes

► les poissons qui gardent leurs œufs soit dans des nids, soit sur des substrats préalablement sélectionnés ou aménagés ; ces espèces ont généralement des œufs peu nombreux mais assez gros, auxquels elles apportent divers soins parentaux ;

► les poissons qui transportent leurs œufs durant au moins une partie de la période embryonnaire ; chez les porteurs externes, les œufs sont portés à la surface du corps ou dans la bouche, ou encore dans des structures s'ouvrant sur l'extérieur ; chez les porteurs internes, les œufs sont fécondés et transportés à l'intérieur du corps.

Chaque section étho-écologique comprend différentes guildes de reproduction dont nous ne donnerons ici que quelques exemples (tabl. XXI). Ces guildes sont basées sur la combinaison de critères morphologiques, comportementaux et écologiques.

Une estimation de la proportion des différentes guildes éco-éthologiques dans les eaux continentales africaines met en évidence un nombre beaucoup plus important de gardiens et de porteurs dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, qui sont caractérisés par des régimes physico-chimiques relativement prévisibles. Au contraire, on trouve un grand pourcentage d'espèces qui ne s'occupent pas de leurs œufs dans les rivières et les zones humides ayant des régimes moins prévisibles (BRUTON et MERRON, 1990).

Pour compléter les guildes de reproduction, il convient de prendre en compte également la fréquence des pontes et la (ou les) période(s) durant laquelle la ponte a lieu. Celle-ci intervient généralement au moment où les conditions environnementales sont en principe les plus favorables à la survie des œufs et des larves, et beaucoup d'espèces ont un cycle saisonnier de reproduction. Il est possible cependant de distinguer plusieurs options dans le comportement de ponte (tabl. XXII).

Un comportement très peu répandu est celui du « big bang » (LOWE-McCONNELL, 1987) qui consiste, comme les anguilles, à se reproduire une seule fois dans sa vie puis à mourir.

Plusieurs espèces, en revanche, ont une seule et courte période de reproduction chaque année. C'est le cas pour beaucoup d'espèces fluviatiles qui effectuent des migrations de reproduction et pondent au début ou pendant la crue, lorsque les conditions sont optimales pour les juvéniles qui peuvent alors trouver abri et nourriture dans les plaines inondées. Cette stratégie de type périodique présente cependant des risques liés à la variabilité climatique et à celle des crues qui rendent difficile une bonne prévision de la période optimale de reproduction. Mais les espèces impliquées pondent le plus souvent un très grand nombre d'œufs et ont une longévité suffisante pour se reproduire plusieurs années de suite, ce qui atténue les conséquences des aléas climatiques sur le recrutement.

Pour d'autres espèces, la saison de reproduction est plus étalée dans l'année. Selon les groupes, les scénarios sont différents. Soit les individus d'une même espèce n'arrivent pas à maturité au même moment, soit les œufs sont pondus par lots à intervalles plus ou moins réguliers. Cette stratégie tend à réduire les risques d'une ponte unique qui interviendrait durant une période peu favorable, et favorise plutôt les espèces à vie courte.

D'autres espèces enfin pondent pratiquement toute l'année. Ces espèces à pontes multiples pratiquent, pour la plupart, des soins parentaux comme les Cichlidae. Si un cycle complet de reproduction ne peut se faire en 24 heures, certaines phases suivent en revanche un cycle journalier. La ponte en particulier peut avoir lieu à certaines heures, ainsi qu'on a pu l'observer chez de nombreux poissons, comme *Brycinus macrolepidotus* qui semble se reproduire à la nuit tombante (PAUGY, 1982 a).

Les Cichlidae appartenant aux genres *Tropheus* et *Simochromis*, qui vivent dans les mêmes habitats du lac Tanganyika (entre les rochers à quelques mètres de profondeur) et se nourrissent des aufwuchs, ne pondent pas à la même heure de la journée. Les premiers pondent tôt le matin, alors que les seconds pondent durant la période d'éclairement (NELISSEN, 1977). Des différences dans les rythmes de l'activité de ponte peuvent contribuer à limiter la compétition interspécifique.

Chez le Cyprinodontiformes *Nothobranchius guentheri*, le comportement reproducteur suit un cycle journalier (HAAS, 1976 b). L'activité reproductrice est faible très tôt le matin mais s'accroît 2,5 heures après l'aube et atteint un maximum 6 heures après l'aube pour décroître ensuite.

On a également mis en évidence l'existence de cycles lunaires dans le comportement reproducteur de certaines espèces de poissons. La proportion de femelles prêtes à pondre est plus importante chez les *Oreochromis niloticus* du lac Victoria durant la pleine lune que durant la nouvelle lune (OKORIE, 1973). Dans la rivière Ethiop au Nigeria, dont les eaux sont particulièrement claires, il y a une nette synchronisation des pontes de *Tilapia mariae* avec le cycle lunaire puisque 85 % des pontes ont lieu durant le dernier quartier du cycle lunaire, c'est-à-dire entre 0 et 6 jours avant chaque pleine lune (fig. 59). La ponte

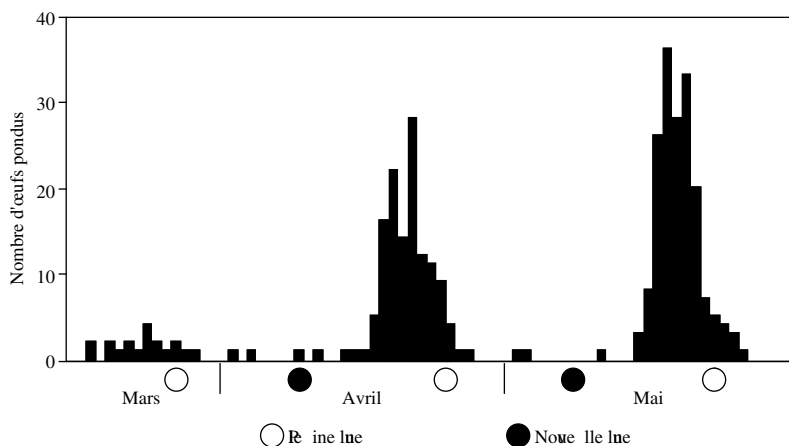
TABLEAU XXII

Principaux types de comportement reproducteur des poissons africains (adapté de LOWE-McCONNELL, 1987).

Type de fécondité	Saisonnalité	Exemples	Comportement migratoire Soins parentaux
« Big-bang »	Une seule fois dans la vie	<i>Anguilla</i>	Très longue migration, pas de soins aux jeunes
Ponte unique	En général au moment de la crue	<i>Alestes</i> <i>Labeo</i> <i>Schilbe</i>	Migration anadrome, ponte en pleine eau, pas de soins aux jeunes
Pontes fractionnées	Durant la crue	Certains <i>Cyprinidae</i> <i>Clarias</i> <i>Protopterus</i> <i>Heterotis</i> <i>Gymnarchus</i> <i>Hepsetus</i> <i>Anabantidae</i>	Nids sur le fond, Garde des œufs Nid flottant de végétation Nid flottant d'écume
Pontes multiples	Parfois toute l'année	<i>Tilapia</i>	Nids et comportements parentaux
	Parfois aux hautes eaux	<i>Sarotherodon</i>	Incubateurs buccaux
	Pendant la mise en eau des mares	<i>Nothobranchius</i>	Espèce annuelle, œufs avec diapause

FIGURE 59

Nombre de pontes journalières en fonction des changements de lune chez *Tilapia mariae* (d'après SCHWANCK, 1987).



avant la pleine lune pourrait contribuer à améliorer la survie des larves du fait d'une meilleure efficacité de la garde des parents durant les nuits de pleine lune (SCHWANCK, 1987).

Synchronisation entre la reproduction et les changements de l'environnement

La reproduction chez les poissons est un phénomène cyclique, synchronisé pour beaucoup d'espèces avec les fluctuations saisonnières de l'environnement qui ont un impact sur la physiologie des poissons, dans la mesure où elles stimulent ou inhibent certains stades de la gamétogenèse ou de la ponte. Celles-ci sont contrôlées par des processus endocriniens qui dépendent de facteurs du milieu tels que la température, la photopériode, les pluies, etc. Chaque espèce ou groupe d'espèces peut réagir de manière différente aux facteurs de l'environnement qui affectent ses rythmes physiologiques.

Cette synchronisation entre le cycle reproducteur et les changements prévisibles de l'environnement est un processus adaptatif : au cours de leur évolution, les poissons ont adapté leur cycle sexuel de manière à se reproduire durant les périodes les plus favorables à la survie des œufs. Comment les poissons font-ils pour programmer leur cycle de reproduction ? Quels sont les facteurs responsables de la maturation des gonades, de telle sorte que les espèces soient prêtes à pondre lorsque les conditions sont favorables à la survie des œufs et des larves, ce qui leur confère un avantage sélectif ? On est encore loin de connaître les réponses à ces questions, même si l'on soupçonne certains facteurs écologiques de jouer un rôle important, car la reproduction est un phénomène complexe dans lequel plusieurs facteurs abiotiques sont concernés. Il est probable que la chronologie du cycle de reproduction soit en réalité un compromis entre des stimuli de différentes origines. Ainsi, le cycle de la gamétogenèse doit démarrer plusieurs mois avant la saison de ponte, quand les conditions ne sont pas encore favorables à la survie des jeunes. Quoi qu'il en soit, la synchronisation du cycle de reproduction avec les changements de l'environnement confère aux espèces un avantage adaptatif.

Espèces à ponte unique

Divers travaux ont essayé de préciser quels facteurs du milieu étaient impliqués dans le déclenchement de la maturation ainsi que dans le déclenchement de la ponte.

Ainsi, BÉNECH et OUATTARA (1990) ont étudié dans le bassin du Niger le rôle de divers facteurs du milieu dans la croissance ovarienne de *Brycinus leuciscus* en comparant le cycle de reproduction sous des conditions naturelles différentes (crue décalée) entre les sites de Mopti et de Niamey. À Mopti, la gamétogenèse débute au cours de la vingtième semaine en même temps que les changements climatiques induits par les déplacements du front intertropical. La même chose se produit à Niamey au cours de la vingt-deuxième semaine. Dans les deux stations, le début du développement des gonades intervient après que la température de l'eau a atteint un maximum (29 °C) au cours de la dix-neuvième semaine et que la conductivité des eaux a cessé d'augmenter en raison de l'apparition des premières pluies. L'indice gonado-somatique atteint un maximum au cours de la trentième semaine à Mopti, et la ponte intervient alors pour se poursuivre jusqu'à la trente-neuvième semaine. À Niamey, en revanche, la croissance ovarienne paraît interrompue dès la vingt-deuxième semaine, puis reprend six à neuf semaines plus tard pour atteindre un maximum durant la trente-cinquième semaine et la ponte s'étend ensuite jusqu'à la quarante-cinquième semaine. Dans les deux stations, le développement des gonades coïncide avec la diminution de la conductivité après une période de réchauffement des eaux et le début de la crue. La ponte intervient lors de la montée des eaux, quelques semaines avant le maximum de crue. Il est cependant difficile d'établir avec précision quel est le facteur responsable du déclenchement des divers processus de la reproduction.

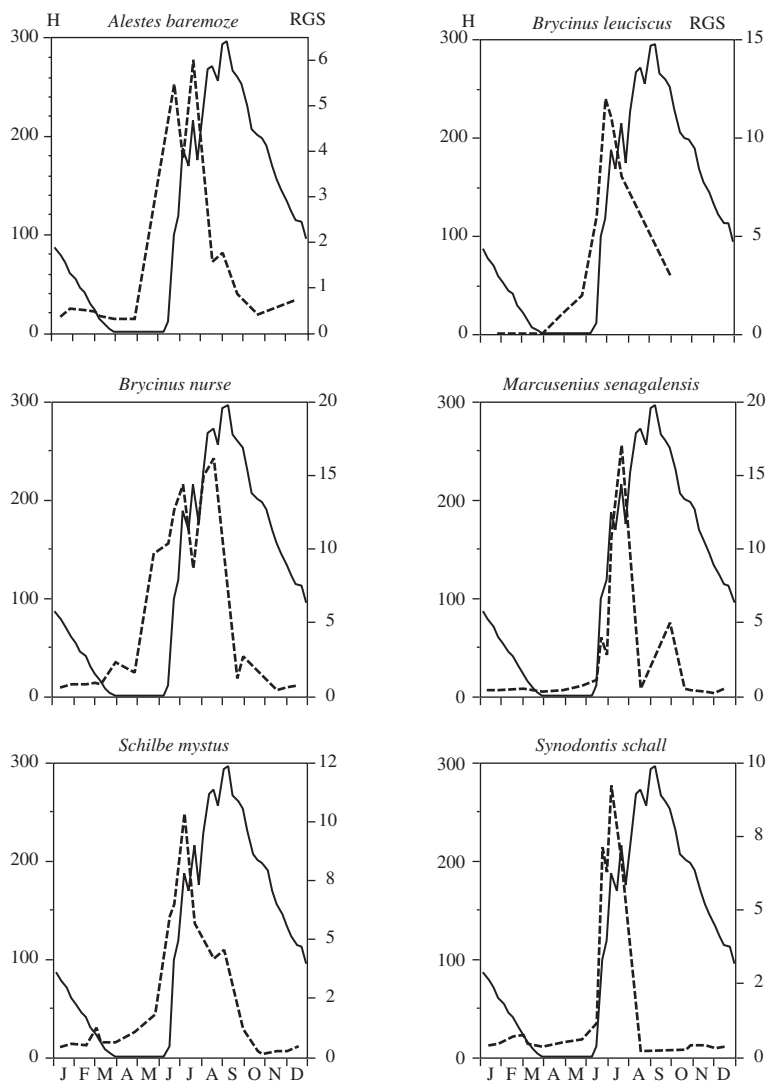
En aquarium, KIRSHBAUM (1984) a provoqué la maturation des gonades de Mormyridae en diminuant la conductivité de l'eau, en simulant la pluie, et en faisant monter le niveau de l'eau, autant de facteurs identiques à ceux qui semblent en cause pour *B. leuciscus*.

Quels sont les stimuli qui provoquent la ponte ? Dans les grands fleuves tropicaux, le régime hydrologique (ou plus exactement l'ensemble des conditions climatiques qui prévalent au début de la crue) paraît constituer le principal régulateur de la reproduction. Pour beaucoup d'espèces, la ponte coïncide avec la crue et peut avoir lieu du début de la crue jusqu'à son maximum, mais plus rarement durant la décrue. Ainsi, la plupart des espèces présentes dans le Baoulé (cours supérieur du Sénégal) se reproduisent avant la crue (fig. 60), ce phénomène ayant été mis en évidence pour de nombreuses espèces dans divers milieux (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1985 ; MUNRO, 1990).

Cependant, il n'y a pas toujours synchronisation de la reproduction avec la crue, ce qui laisse parfois planer un doute sur le rôle réel de ce facteur. Ainsi, dans le delta de l'Okavango, la crue se produit en saison sèche durant les mois d'hiver, car l'onde de crue met un certain temps à se propager depuis le sud de l'Angola via la rivière Okavango. Dans ces conditions, *Hepsetus odoe* pond en été, avec un maximum d'activité quand les eaux sont basses (MERRON *et al.*, 1990), ce qui paraît indiquer que la crue n'est pas le stimulus le plus important pour déclencher la ponte chez cette espèce. Une situation comparable

FIGURE 60

Période de reproduction de quelques espèces du haut Sénégal (Baoulé au Mali) déterminée d'après l'évolution du rapport gonadosomatique (d'après PAUGY (2002).



existe dans le lac Tchad où la crue du lac n'intervient qu'en hiver (décembre-janvier), plusieurs mois après le maximum de crue du Chari (septembre). Pourtant, la reproduction de beaucoup d'espèces a lieu pendant la saison des pluies (juillet-août) qui fait immédiatement suite à la saison chaude (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1985). Des exceptions à cette tendance existent cependant, comme chez les *Brycinus macrolepidotus* et les *Hydrocynus forskalii* des bassins « sahélo-soudaniens » situés sous les mêmes latitudes. Elle est par ailleurs toujours de rigueur chez de nombreuses espèces équatoriales qui présentent individuellement une ponte annuelle unique, mais qui n'ont pas de période précise de frai lorsque l'on considère l'ensemble de la population. *Brycinus imberi* (fig. 61) et *B. longipinnis* des bassins de Côte d'Ivoire montrent un tel mode (PAUGY, 1980 a, 1982 b).

Espèces à pontes multiples

Pour les espèces qui ont une période de reproduction étalée dans le temps (ponte fractionnée ou ponte toute l'année), il est assez difficile de déterminer quels sont les facteurs influant sur le cycle reproducteur (JALABERT et ZOHAR, 1982). C'est le cas en particulier pour les Cichlidae qui ont théoriquement la capacité de se reproduire sans interruption dans les régions équatoriales, avec cependant une tendance à la saisonnalité en fonction de la latitude. Dans la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire), les tilapias lagunaires (*Sarotherodon melanotheron* et *Tilapia guineensis*) se reproduisent toute l'année sans qu'il soit possible de mettre en évidence une variation saisonnière dans l'intensité de l'activité sexuelle (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989). Une forte proportion de poissons en maturation est observée toute l'année. Cependant, dans les populations maintenues en enclos dans la lagune, l'activité sexuelle de *S. melanotheron* diminue significativement durant la saison des pluies, de juin à septembre (voir encadré « Fréquences de ponte chez les Cichlidae »). En revanche, l'activité sexuelle d'*Oreochromis niloticus* montre une saisonnalité marquée dans les retenues artificielles de Côte d'Ivoire, avec une saison plus étalée au centre et au sud du pays que dans les petits barrages agro-pastoraux du nord (DUPONCHELLE *et al.*, 1999). Cependant, au nord comme au sud du pays, la périodicité de la saison de reproduction de cette espèce est régulée par la photopériode (voir encadré « Influence de la photopériode sur les

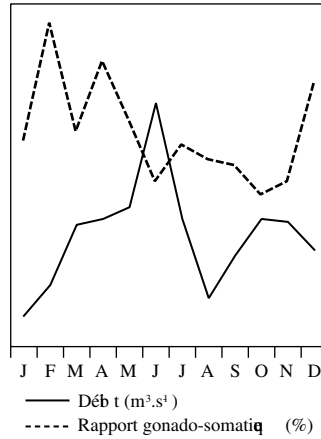


FIGURE 61
Reproduction continue des populations de *Brycinus imberi* de Côte d'Ivoire déterminée d'après l'évolution du rapport gonado-somatique (d'après PAUGY, 1980 a).

FRÉQUENCES DE PONTES CHEZ LES CICHLIDAE

Dans les lagunes de Côte d'Ivoire, où les deux espèces se reproduisent sans interruption toute l'année, l'intervalle entre deux pontes est d'environ deux semaines chez *Sarotherodon melanotheron*, et d'environ trois semaines chez *Tilapia guineensis*. Toutefois, la fréquence de ponte semble être parfois moins régulière chez *T. guineensis* qui peut rester près de quatre mois sans pondre. En ce qui concerne ces deux espèces, les fréquences données sont des moyennes qu'il convient de moduler, car la fréquence relative varie selon les saisons, comme le montre la figure 62, où l'on voit bien qu'un minimum est atteint, chez les deux espèces, durant la saison des pluies, c'est-à-dire en juin-juillet. (D'après LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989)

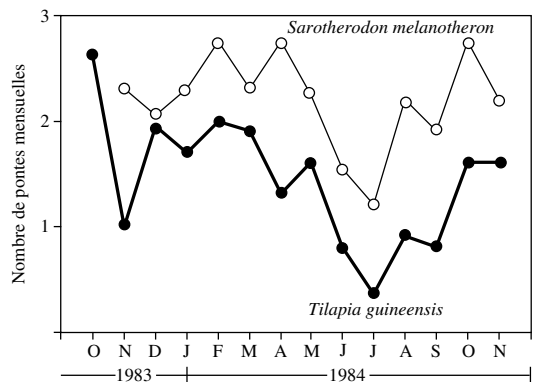


FIGURE 62
Fréquences de ponte : changements saisonniers chez *Sarotherodon melanotheron* et chez *Tilapia guineensis* (redessiné d'après LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989).

INFLUENCE DE LA PHOTOPÉRIODE SUR LES CYCLES SEXUELS DES CICHLIDAE

L'influence de la photopériode sur la régulation des cycles sexuels des poissons est bien connue dans les milieux tempérés, alors qu'elle est souvent négligée dans les environnements tropicaux et sub-équatoriaux, du fait de sa relative constance. Pourtant, dans les retenues artificielles de Côte d'Ivoire, la périodicité de la saison de reproduction d'*Oreochromis niloticus* est fortement corrélée au cycle annuel de la durée du jour (fig. 63). Les analyses ont montré que parmi les divers facteurs environnementaux (précipitations, variations du niveau de l'eau, température de l'eau, concentration en chlorophylle *a*) potentiellement impliqués dans la régulation du cycle sexuel de cette espèce, la photopériode est le seul facteur contribuant significativement au modèle. Elle explique, en effet, entre 66 et 85 % de la variation de la saison de reproduction, selon les retenues (DUPONCHELLE *et al.*, 1999). Une bonne corrélation était aussi observée avec le cycle annuel de la concentration en chlorophylle *a* (utilisée comme indice de la disponibilité trophique), ou avec la température de l'eau. Cependant, en conditions expérimentales, avec une alimentation optimisée et régulière, l'activité sexuelle s'arrête quand la photopériode décroît (BAROILLER *et al.*, 1997 ; DESPREZ et MÉLARD, 1998), même lorsque la température reste optimale. Ces divers résultats, obtenus en

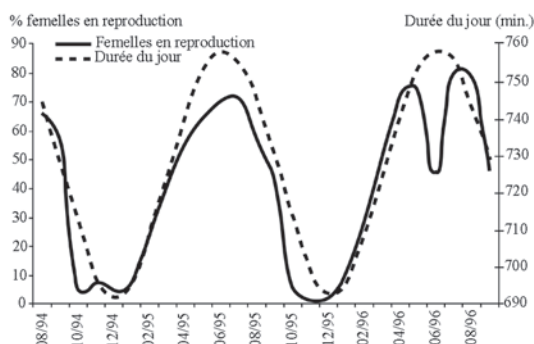


FIGURE 63

Corrélation entre la saisonnalité de la reproduction d'*Oreochromis niloticus* dans les retenues artificielles de Côte d'Ivoire et la photopériode (d'après DUPONCHELLE *et al.*, 1999).

conditions naturelles comme en conditions expérimentales, ont conduit à l'hypothèse suivante. La saison de reproduction chez les tilapias serait contrôlée à deux niveaux. Un niveau élevé, régulé par une constante astronomique (la photopériode) qui détermine la périodicité de la saison de reproduction et un niveau bas, régulé par la conjonction de diverses variables environnementales (température, précipitations, disponibilité de la ressource...), qui module les variations interannuelles de durée et d'intensité de la reproduction (DUPONCHELLE *et al.*, 1999).

cycles sexuels des Cichlidae»). En revanche, chez *O. niloticus*, les taux de fécondité sont positivement corrélés à la disponibilité trophique dans les retenues artificielles de Côte d'Ivoire. Les fécondités les plus élevées sont enregistrées au moment où les concentrations en chlorophylle *a* sont les plus élevées, juste avant la crue (DUPONCHELLE *et al.*, 2000 a).

Il semble qu'un certain nombre d'observations montrent l'existence d'une saisonnalité de la reproduction en liaison avec l'abondance de la nourriture disponible. Chez la plupart des Haplochromines zooplanctophages du lac Victoria, on trouve une petite proportion de femelles matures toute l'année, mais il existe un pic de l'activité reproductrice durant la saison sèche (juin-octobre), alors que la production planctonique est maximale en raison du mélange des eaux (GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990). Cette situation est comparable à celle du lac Malawi où les zooplanctophages *utakas* pondent entre mars et juillet quand les eaux se mélangent (ILES, 1960).

Une étude récente dans le lac Malawi a confirmé la saison de reproduction entre mars et décembre pour ces espèces, mais avec un pic d'activité supplémentaire

en décembre. Ces périodes d'activité sexuelle correspondent aux époques où la production planctonique est la plus élevée (DUPONCHELLE *et al.*, 2000 b). En revanche, pour les 37 autres espèces benthiques ou pélagiques étudiées n'appartenant pas au groupe des *utakas*, aucune correspondance n'a pu être trouvée entre la saison de reproduction et les cycles annuels de température, de photopériode, de concentration en oxygène (pour les espèces d'eau profonde), de conductivité ou d'abondance phytoplanctonique. Certaines espèces sont capables de se reproduire toute l'année, alors que d'autres le font lors de saisons bien marquées, cela indépendamment de la profondeur à laquelle elles vivent. Il semblerait que les modalités de reproduction observées chez ces espèces, qui s'alignent pour la plupart d'invertébrés benthiques, soient probablement influencées par les variations d'abondances de leurs proies de prédilection (DUPONCHELLE *et al.*, 2000 b). Cela semble d'ailleurs être aussi le cas pour les espèces inféodées aux zones rocheuses ou *mbunas* (MARSH *et al.*, 1986). Ces auteurs ont constaté que dix espèces de Cichlidae, sexuellement actifs toute l'année, fréquentant les milieux rocheux, avaient un pic d'activité reproductrice au printemps (août-octobre) et un second au début de l'automne (février-mars), mais étaient moins actifs en période froide (mai-juin). Le pic de printemps coïncide avec un important développement algal, alors que celui de l'automne correspond à une importante biomasse d'algues épilithes.

On a pu mettre en évidence également, chez les Clupeidae pélagiques du lac Tanganyika, *Limnothrissa miodon* et *Stolothrissa tanganyicae*, qui se reproduisent toute l'année, que la principale période de production de juvéniles coïncidait avec la période de développement maximal du plancton (COULTER, 1970). Il semble que la période de ponte maximale varie selon les régions du lac, en liaison avec la production de zooplancton (CHAPMAN et WELL, 1978).

Dans d'autres cas, il est difficile de donner une interprétation fondée sur la disponibilité de la nourriture. Ainsi, pour les trois tilapias endémiques du lac Malawi qui ont une période de reproduction bien définie (LOWE-McCONNELL, 1987), *Oreochromis saka* et *O. lidole* pondent dans les eaux peu profondes avant les pluies (octobre-novembre), à la période la plus chaude de l'année. En revanche, *O. squamipinnis* pond durant la saison des pluies (décembre-février) dans des eaux plus profondes.

Flexibilité de la saison de ponte

La saison de ponte d'une espèce peut changer si les conditions de milieu changent elles aussi. C'est le cas par exemple lorsqu'on construit un barrage sur une rivière. Ainsi, le Clupeidae *Pellonula afzeluisi*, qui se reproduit en saison sèche dans la rivière Volta, pond toute l'année dans le lac Volta. De même, le Schilbeidae *Physalia pellucida*, qui pond après la saison des pluies dans les rivières, se reproduit également toute l'année dans le lac (REYNOLDS, 1974).

D'autres espèces présentent également des stratégies différentes selon les régions géographiques et donc en fonction des zones climatiques. Ainsi, toutes les populations de *Brycinus imberi* (Alestidae) se reproduisent de façon synchrone durant la crue dans le Zambèze (régime tropical) (MARSHAL et VAN DER HEIDEN, 1977), alors que les communautés de Côte d'Ivoire (régime équatorial ou subtropical) se reproduisent toute l'année sans concordance particulière avec le

régime des crues (PAUGY, 1982 b). Qui plus est, les fécondités potentielles sont significativement différentes.

On note ainsi que les individus ivoiriens susceptibles de trouver au cours de l'année davantage de conditions favorables présentent individuellement une fécondité plus faible que les spécimens du Zambèze. Il existe donc une stratégie de reproduction adaptée aux conditions locales du milieu.

Stratégies adaptatives

Chez certaines espèces, on a pu constater que la taille des œufs était fonction de la taille des parents. Pour *Sarotherodon melanotheron*, par exemple, le poids moyen des œufs est de moins de 5 mg pour les femelles pesant 50 g, alors qu'il atteint 20 mg pour des femelles de 200 g (PETERS, 1963). Une relation significative entre taille des femelles et taille des œufs a également été observée chez des Haplochromines du lac Victoria (GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990). En revanche, aucune relation entre la taille des œufs et la taille des femelles n'a été observée chez *Oreochromis niloticus* en Côte d'Ivoire (DUPONCHELLE *et al.*, 2000 a), ni chez 39 espèces d'Haplochromis du lac Malawi (DUPONCHELLE *et al.*, 2000 b).

Chez une même espèce, et pour des individus de taille identique, le nombre et la taille des ovocytes peuvent également varier. PETERS (1963) a montré par

VARIATIONS DE REPRODUCTION INDUITES PAR L'ENVIRONNEMENT CHEZ LES CICHLIDAE

Afin de tester si les différences de reproduction observées entre les populations d'*Oreochromis niloticus* de diverses retenues artificielles de Côte d'Ivoire étaient induites par les conditions environnementales rencontrées ou avaient une base génétique, deux approches ont été adoptées :

► Des poissons de deux des retenues suivies en Côte d'Ivoire, dont les caractéristiques de reproduction étaient parmi les plus tranchées, ont été capturés, marqués et placés dans un environnement commun pendant cinq mois. À l'issue de cette période, ils ont été sacrifiés et leurs caractéristiques de reproduction comparées.

► Parallèlement, la caractérisation génétique de 300 spécimens de chacune des deux populations a été réalisée au moyen de marqueurs microsatellites.

Aucune différence génétique n'a été trouvée entre les deux populations. Après qu'elles aient partagé un même environnement pendant cinq mois, aucune différence n'a été trouvée entre les caractéristiques de reproduction des deux populations. La fécondité et la taille des œufs, qui étaient très significativement différents dans leurs milieux respectifs, étaient identiques dans l'étang commun (fig. 64).

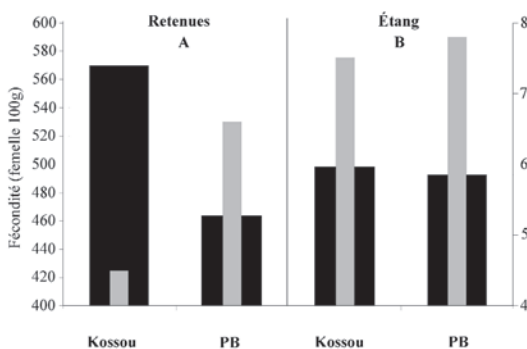


FIGURE 64

Fécondité (en noir) et poids ovocytaire (en mg, grisé) de deux populations d'*Oreochromis niloticus* capturées dans des retenues artificielles de Côte d'Ivoire (A), puis de ces mêmes populations gardées cinq mois dans un étang commun (B).

Il a été conclu que les différences de reproduction observées en milieu naturel entre les deux populations étaient une réponse phénotypique à des environnements différents (DUPONCHELLE *et al.*, 1998).

exemple, en laboratoire, qu'une femelle de *S. melanotheron* peut produire un grand nombre de petits œufs ou un petit nombre de grands œufs. Dans les lagunes de Côte d'Ivoire, on a également constaté, pour des femelles de 180-220 mm, que le poids moyen des ovocytes était de 28 mg en lagune ($F = 329$ œufs par ponte et par femelle), de 15 à 18 mg dans des acadjas enclos ($F =$ environ 500 œufs), et seulement de 12 g dans des enclos en élevage intensif ($F = 726$ œufs) (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989). Cependant, quelle que soit la tactique de ponte, le poids relatif du matériel gonadique par rapport au poids du corps reste le même, ce qui suggère que la quantité de matériel élaborée au cours du cycle de reproduction est une constante spécifique. Toutefois, bien que ce caractère soit également le moins variable chez *Oreochromis niloticus*, quelques différences inter-populations et intra-populations entre années successives ont été rapportées en Côte d'Ivoire (DUPONCHELLE *et al.*, 2000 a).

Au Sénégal, les populations de *S. melanotheron* présentent des caractéristiques de reproduction et de croissance différentes selon les conditions de salinité des estuaires qu'elles fréquentent (PANFILI *et al.*, 2004 a). Dans les milieux les plus salés, la taille de première maturité sexuelle est plus faible, la fécondité relative plus élevée, les ovocytes de plus petite taille et la croissance moins rapide. Les changements les plus marqués sont observés dans les conditions hyperhalines (> 60 psu). Des observations similaires ont été réalisées chez *Ethmalosa fimbriata* (PANFILI *et al.*, 2004 b). Chez cette espèce, l'absence de différenciation génétique entre les populations étudiées suggère que les variations des traits de reproduction et de croissance ne sont pas dues à un isolement génétique mais probablement à des réponses phénotypiques aux fortes fluctuations de salinité (PANFILI *et al.*, 2004 b).

Chez *Oreochromis niloticus*, d'importantes variations de taille de première maturation sexuelle (DUPONCHELLE et PANFILI, 1998), de saison de reproduction (DUPONCHELLE *et al.*, 1999), de fécondité et de taille des œufs (DUPONCHELLE *et al.*, 2000a) ont été observées entre les populations des différentes retenues artificielles de Côte d'Ivoire. Des variations significatives des caractéristiques de reproduction ont également été observées au sein de chaque population entre années successives. Des analyses génétiques et des expériences en milieu contrôlé (voir encadré « Variations de reproduction induites par l'environnement chez les Cichlidae ») ont montré que les différences de reproduction observées dans les retenues étaient des réponses phénotypiques aux variations de conditions environnementales rencontrées (DUPONCHELLE *et al.*, 1998).

La remarquable plasticité de la reproduction de *S. melanotheron* et *O. niloticus* en fonction de conditions de l'environnement sont des illustrations des stratégies adaptatives qui peuvent être développées par les Cichlidae. Bien qu'on ignore encore les mécanismes impliqués dans la régulation de leurs cycles sexuels, certains éléments peuvent néanmoins apporter un début de réponse. La vitellogénèse s'effectue très rapidement chez les Cichlidae. Chez *O. niloticus*, par exemple, un cycle gonadal complet dure en moyenne 27 jours et peut être raccourci à 15 jours pour les femelles non incubantes (TACON, 1995). La rapidité de leur cycle gonadal permet, ainsi aux Cichlidae, d'ajuster très rapidement leurs caractéristiques reproductives pour réagir aux modifications de leur environnement (voir encadré « Réponses phénotypiques rapides des Cichlidae »).

RÉPONSES PHÉNOTYPIQUES RAPIDES DES CICHLIDAE

En Côte d'Ivoire, une des caractéristiques majeures de certaines retenues artificielles est la présence d'une grande quantité de souches et d'arbres morts. Afin de savoir si la structuration spatiale qui en résulte peut influencer sur les caractéristiques de reproduction d'*Oreochromis niloticus*, des poissons, tous issus d'un même couple de parents, ont été placés pendant deux mois dans des bacs en béton avec trois types d'organisation spatiale différents :

- des bacs en béton nus servant de témoins ;
- des bacs avec un fond recouvert de sable ;
- des bacs avec un récif artificiel constitué de parpaings en béton.

À l'issue des deux mois, l'analyse des poissons a montré que les tilapias étaient capables de répondre à l'aménagement de leur espace vital en modifiant leurs trains de vie. En effet, les femelles ont une fécondité plus faible dans les bacs avec récifs que dans les bacs témoins (fig. 65). Une tendance inverse est notée en ce qui concerne la taille des œufs. Ces résultats suggèrent également que l'organisation de l'espace, au travers de la multiplication des refuges et des sites de nidification, exerce une plus grande influence sur la reproduction des tilapias que la qualité intrinsèque du substrat de ponte.

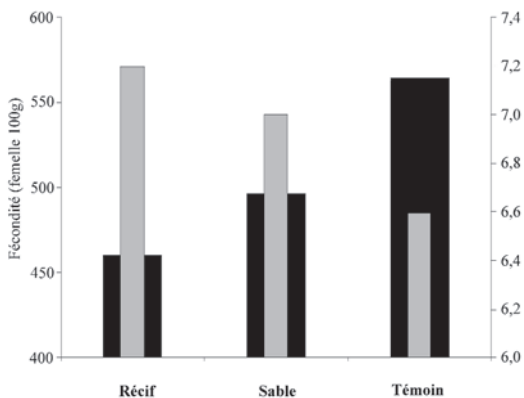


FIGURE 65

Fécondité (en noir) et poids ovocytaire (mg, grisé) d'*Oreochromis niloticus* issus d'un même couple de parents et soumis à différents types d'organisation spatiale pendant deux mois (redessiné d'après DUPONCHELLE et LEGENDRE, 2001).

Mais plus important encore, c'est la première fois qu'une expérience démontre une telle rapidité des réponses adaptatives chez un poisson.

La réponse a eu lieu en un à deux cycles de reproduction, soit environ quatre à six semaines pour cette espèce (DUPONCHELLE et LEGENDRE,

Soins parentaux

On appelle soins parentaux toute aide qui est apportée par les parents et qui a pour but d'assurer une meilleure survie de l'œuf après sa fécondation. Cette aide peut aller de la construction de nids jusqu'à la garde des œufs et des alevins, y compris la ventilation des œufs pour assurer leur oxygénation ou enlever les limons.

NATURE DES SOINS PARENTAUX

Les soins parentaux pratiqués par les poissons sont nombreux et de nature différente :

- la garde des œufs et des larves en chassant les congénères ou les autres espèces prédatrices ;
- la construction d'un nid et son entretien ;
- l'incubation des œufs

et des larves dans la bouche ou la cavité branchiale ;

- le transport des œufs d'un endroit à un autre, généralement avec la bouche ;
- le nettoyage des sites de ponte ;
- la ventilation des œufs à l'aide des nageoires pour assurer une meilleure oxygénation et ôter le sédiment qui se dépose.

On rencontre une forme ou une autre de soins parentaux chez seulement 22 % des familles de Téléostéens (BLUMER, 1982), et surtout chez les familles représentées en eau douce. Les soins sont plus souvent apportés par le mâle (11 % des familles de Téléostéens) que par les femelles (7 % des familles), alors que les soins biparentaux sont observés

INCUBATION CHEZ LES CICHLIDAE

Pondeurs sur substrat

Les œufs adhésifs sont déposés sur une surface dure, fertilisés, et éclosent après quelques jours durant lesquels les deux parents assurent en général une garde vigilante. Les œufs sont plus petits mais relativement plus nombreux que chez les incubateurs buccaux.

Les jeunes larves après l'éclosion sont cachées dans un trou ou dans la végétation. Lorsque ces larves peuvent nager librement, elles restent en groupe près du substrat, sous la surveillance des parents.

Incubateurs buccaux

On distingue trois grandes catégories. L'incubation maternelle est le système le plus fréquent. La ponte a lieu sur un substrat souvent préparé par le mâle, et les œufs non adhésifs, pondus seuls ou par petits groupes, sont pris rapidement en bouche par la femelle. Le mâle dépose son sperme quand la femelle ramasse les œufs ou les fertilise dans la bouche. La femelle va ensuite incubé les œufs jusqu'à ce qu'ils soient entièrement indépendants. Dans certains cas, la femelle les abandonne périodiquement pour se nourrir puis les reprend dans la bouche. Ce type de comportement a été observé chez de nombreux

Cichlidae des lacs d'Afrique de l'Est.

L'incubation paternelle est pratiquée par quelques espèces seulement. C'est le cas pour *Sarotherodon melanotheron*.

L'incubation biparentale, c'est-à-dire l'incubation orale par les deux parents de la ponte jusqu'à l'indépendance des jeunes, est également un cas rare chez les Cichlidae. Elle a été observée chez *Sarotherodon galilaeus*.

Il existe bien entendu de nombreuses variantes pour chacun de ces types d'incubation buccale.

Le nombre d'œufs qui peut être incubé dépend de la taille de la cavité buccale.

Pour *S. melanotheron*, incubateur paternel, le nombre d'œufs qui peut être incubé par rapport au nombre d'œufs pondus dépend de la taille du mâle par rapport à celle de la femelle.

On a montré en effet que le volume de la cavité buccale du mâle augmentait plus vite avec la taille du mâle que la taille de la ponte avec celle de la femelle (LEGENDRE et TRÉBAOL, 1993).

Par conséquent, les petits mâles ne peuvent pas incubé tous les œufs pondus par une femelle de même taille car ils occuperaient 90 % de la cavité buccale. Le succès de l'incubation est donc plus efficace quand les femelles s'apparient avec des mâles qui sont plus grands qu'elles.

dans 4 % des familles (SARGENT et GROSS, 1986). On a suggéré que l'exercice de soins parentaux s'est développé chez les poissons occupant des milieux caractérisés par leur imprédictibilité spatiale et temporelle (WOOTTON, 1990), dans la mesure où ces pratiques contribuent à réduire les dangers résultant de l'imprédictibilité, mais cette théorie mériterait d'être vérifiée par des observations. La fonction principale des soins parentaux est de protéger les jeunes des prédateurs, et une grande variété de comportements existe actuellement chez les pondeurs sur substrat et les incubateurs buccaux.

On distingue en effet les pondeurs sur substrat, qui maintiennent leur ponte sur ou près d'un substrat et assurent la garde des jeunes jusqu'à ce qu'ils deviennent indépendants, et les incubateurs buccaux qui transportent leurs jeunes dans la bouche depuis la ponte jusqu'à ce qu'ils deviennent eux aussi indépendants. Il y a des incubateurs paternels, maternels, ou biparentaux.

Le nombre d'œufs qui peuvent être incubés dans la bouche est variable selon les espèces et la taille des individus. Chez *Oreochromis macrochir*, les femelles de 300-350 mm LS incubent jusqu'à 800 œufs (MARSHALL, 1979). Des valeurs similaires ont été observées chez *S. melanotheron*, incubateur paternel (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989).

La pratique de soins parentaux est assez répandue chez les poissons africains (BLUMER, 1982) et notamment dans la famille des Cichlidae (KEENLEYSIDE, 1991 b). Beaucoup d'espèces de Cichlidae incubateurs sur substrat ont une grande

REPRODUCTION D'UN INCUBATEUR BUCCAL BIPARENTAL

Xenotilapia spiloptera est un Cichlidae endémique du lac Tanganyika qui pratique l'incubation buccale biparentale (KÖNINGS, 1992). L'espèce forme des bancs mais, à l'approche de la saison de reproduction, chaque banc se sépare en plusieurs couples qui gagnent un habitat rocheux. Le couple s'établit par une cour répétée du mâle et de la femelle, et s'installe sur un petit territoire d'environ 30 cm de diamètre qu'il défend contre les congénères. Quelques jours avant la ponte, on peut observer une augmentation notable d'une cour mutuelle et un léger changement dans le patron de coloration. Au moment de la ponte, la femelle nettoie le site et dépose quelques œufs. Le mâle, qui attend habituellement derrière elle à 3 cm au-dessus du substrat, vient alors se mettre sur les œufs et les fertilise. La femelle attend que le mâle s'en aille puis prend les œufs fertilisés en bouche. Après une courte pause durant laquelle le mâle chasse les intrus

du territoire, la femelle descend de nouveau vers le substrat, attend que le mâle prenne position derrière elle et pond une nouvelle série d'œufs. La ponte peut comporter 40 œufs, mais il semble que la quantité dépende de la capacité buccale de la femelle. Les neuf ou douze premiers jours après la ponte, la femelle incube les embryons et s'abstient de manger. Après cette période, les larves sont transférées dans la bouche du mâle qui procède à l'incubation durant dix autres jours. Lorsque l'incubation arrive à terme, le mâle relâche le frai dans le territoire défendu par les deux parents. Les premiers jours, les alevins peuvent trouver refuge dans la bouche du mâle, mais ils restent généralement sur le substrat et se promènent à l'intérieur du territoire. Les alevins mesurent environ 1,5 cm au moment où ils sont relâchés et il faudra deux ans pour qu'ils parviennent à la taille adulte de 10 cm.

distribution dans le nord et l'ouest de l'Afrique, et plusieurs espèces sont également présentes dans le lac Tanganyika, alors que la majorité des espèces de Cichlidae incubateurs buccaux (plus de 70 % des Cichlidae) est limitée aux grands lacs d'Afrique de l'Est.

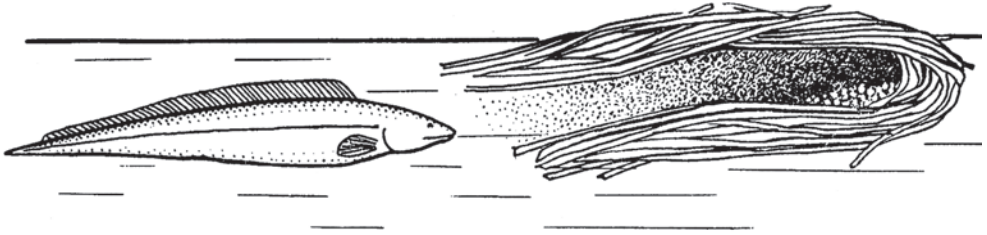
Il y a quelques exceptions comme *Oreochromis* et *Sarotherodon*. L'incubateur buccal paternel *S. melanotheron* est une espèce commune dans toutes les eaux saumâtres de la côte ouest-africaine, alors que l'incubateur buccal biparental *S. galilaeus* est largement distribué dans le nord de l'Afrique tropicale.

Les poissons font leur nid

Une forme de protection des œufs et des larves consiste à les placer dans un nid qui peut être gardé ou non par les parents, et il existe une grande variété de nids chez les poissons. Certains sont des dépressions aménagées (cas d'*Heterotis niloticus*), ou se présentent sous forme de terriers comme le nid de *Protopterus annectens* ; les nids flottants sont une forme assez répandue dans les milieux où existent des risques d'anoxie. C'est le cas pour les nids de *Gymnarchus niloticus* fabriqués à partir de plantes et des nids de Mormyridae construits également en utilisant du matériel végétal. Chez *Pollimyrus petricolus*, espèce endémique du Niger, les mâles gardent activement le nid fabriqué avec des tiges et des racines en décomposition d'*Echinochloa stagnina*, qui permettent le développement de micro-invertébrés servant de nourriture aux jeunes. Des nids flottants en écume sont également construits par *Hepsetus odoe*.

En ce qui concerne les Cichlidae, plusieurs exemples sont donnés plus loin dans le chapitre « Éthologie » (voir en particulier le paragraphe « De la reproduction aux soins parentaux »).

GYMNARCHUS NILOTICUS FAIT SON NID



G*ymnarchus niloticus* ne se rencontre que dans la zone nilo-soudanienne. Il peut atteindre 1,60 m de longueur et ses œufs sphériques et jaune pâle sont très gros (9 à 10 mm de diamètre).

Dans la plaine d'inondation du Niger, au moment de la crue, le gymnarque construit son nid dans les prairies flottantes de graminées, le bourgou (*Echinochloa stagnina*), immergé sous 1,5 à 2 m de fond. Le nid est formé de tiges de bourgou de 2 à 3 m de long, sectionnées à la base et repliées les unes sur les autres, délimitant une cavité d'environ 50 cm de long sur 20 cm de large.

L'ensemble est en quelque sorte un sac flottant

qui mesure environ 150 cm sur 80 cm et flotte à la surface de l'eau.

Les géniteurs accèdent au nid par un tunnel pour y déposer environ un millier d'œufs.

L'éclosion aurait lieu au bout de 5 jours et les jeunes quittent le nid au bout de 18 jours lorsque le sac vitellin est complètement résorbé.

À la sortie de l'œuf, les alevins ont des filaments branchiaux qui dépassent à l'extérieur de la cavité branchiale, mais ils se résorbent assez vite.

Les parents ne s'éloignent jamais beaucoup du nid afin de le protéger contre les autres poissons, notamment les Polyptères qui semblent apprécier les œufs de gymnarque (DAGET, 1952).

Origine et évolution du comportement parental

Les poissons qui n'apportent pas de soins parentaux pondent un grand nombre de petits œufs qui sont dispersés dans le milieu pélagique. C'est le cas pour de nombreuses espèces appartenant aux familles des Clupeidae, des Alestidae, des Cypriniformes, etc. Dans les eaux courantes, ces œufs dérivent vers l'aval et les larves colonisent les annexes fluviales où elles trouvent abri

LE NID D'*HETEROTIS NILOTICUS*

Les nids d'*Heterotis niloticus* sont construits dans la végétation herbacée. Ils sont comparables à de petites cuvettes mesurant environ 1,2 m de diamètre, le centre légèrement excavé étant situé à environ 30 cm de profondeur. Le fond est nu et généralement bien aplati. Les bords compacts ont 20 cm d'épaisseur au sommet et dépassent légèrement de l'eau. Ils sont construits avec les tiges des plantes qui ont été ôtées du centre du nid. Les parents restent à proximité du nid lorsque les œufs sont pondus.

Les œufs sont assez petits (2,5 mm de diamètre) et de couleur orange. Ils éclosent environ deux jours après la ponte. Les alevins ont de longs filaments branchiaux, de couleur rouge foncé, qui se prolongent à l'extérieur de l'opercule. Ils forment rapidement un essaim d'environ 30 cm de diamètre occupant le centre du nid. Le cinquième ou le sixième jour, les alevins quittent le nid, toujours en essaim dense, et sous la protection des parents (SVENSSON, 1933).

et nourriture. Il y a peu de chances que les œufs pélagiques subissent des conditions anoxiques, mais ils sont soumis à une forte prédation. Ce mode de reproduction pourrait représenter les conditions ancestrales : en favorisant la dispersion, on augmente les chances de survie dans un environnement instable.

Le mode de reproduction par dispersion ne favorise pas l'apparition de soins parentaux, et il est possible qu'au cours de l'évolution certaines espèces aient trouvé avantage à reconnaître et à sélectionner des sites favorables pour la ponte. Cela est particulièrement vrai pour les habitats d'eau douce qui présentent une forte hétérogénéité spatiale et temporelle et dont tous les biotopes ne sont pas également favorables au développement des œufs. En réalité, beaucoup d'espèces qui ne pratiquent pas les soins parentaux ne déposent pas leurs œufs au hasard, mais parmi les plantes, dans les graviers, dans des trous, etc.

Une fois l'habitat favorable identifié et régulièrement utilisé, il peut y avoir eu un avantage adaptatif à y séjourner, ce qui est l'étape déterminante vers l'apparition d'un comportement territorial et d'un comportement de préparation et de défense des sites afin de monopoliser ceux qui sont les plus favorables à la reproduction.

L'incubation sur substrat, que l'on rencontre parmi les espèces fluviales et lacustres, est considérée comme un comportement ancestral chez les Cichlidae. Leurs œufs très adhésifs, en comparaison avec les incubateurs buccaux, tendent à conforter l'hypothèse d'une origine plus ancienne sur le plan phylogénétique.

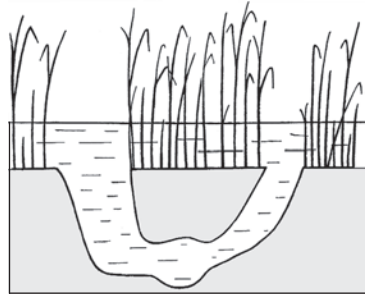
L'incubation buccale, en revanche, est plus spécialisée et d'origine plus récente. Elle dérive probablement d'un comportement ancestral d'incubateur sur substrat chez lequel la prise des œufs dans la bouche, pour les transporter par exemple d'un site à un autre, serait devenue une composante permanente du comportement reproducteur. L'avantage adaptatif est de mettre les embryons à l'abri des prédateurs et de limiter la compétition pour les sites de reproduction. On peut y voir également un moyen de se libérer de la dépendance d'un substrat pour se reproduire, quand l'espace benthique disponible est très recherché (BALON, 1978).

À l'origine, chez les incubateurs sur substrat, les soins parentaux étaient probablement apportés par les deux parents. L'incubation buccale a évolué de manière indépendante dans des groupes éloignés sur le plan phylogénique, comme les Ariidae, divers Anabantidae, des Osteoglossidae, des Cichlidae. Pour la grande majorité des Téléostéens, c'est le mâle qui le plus souvent pratique l'incubation buccale (BLUMER, 1982). Chez les Cichlidae, en revanche, c'est la femelle qui assume les soins, et cet investissement maternel paraît être une innovation de cette famille (STIASSNY et GERSTNER, 1992). Chez certains *Haplochromis* du lac Malawi, on a pu observer que l'incubation buccale pouvait durer jusqu'à ce que les jeunes atteignent 3 cm (TURNER, 1994 ; DUPONCHELLE *et al.*, 2000 b). La longue période de soins parentaux accordée aux jeunes après la ponte, telle qu'elle a été observée chez les Cichlidae, est aussi un phénomène inhabituel chez les poissons téléostéens.

LE NID DE *PROTOPTERUS ANNECTENS*

Le protoptère creuse un nid dans le sol pour se reproduire. Les nids sont en général construits dans des zones peu profondes, couvertes de végétation herbacée. Le type le plus fréquent a la forme d'un tube en « U » avec deux entrées, dont l'une mesure 20 à 30 cm de diamètre et l'autre 10 à 15 cm seulement. Le nid a environ 40 cm de profondeur et le diamètre intérieur est identique à celui de l'ouverture la plus petite. Il comporte une chambre un peu plus large (20-30 cm de diamètre) qui contient les œufs et les larves. Il existe une certaine variabilité dans la forme des nids. Certains peuvent avoir trois ouvertures, alors que d'autres peuvent être creusés dans la berge et n'en comporter qu'une seule. Le mâle assure la garde du nid jusqu'à ce que les alevins le quittent.

Il assure la ventilation de l'eau à l'intérieur du nid. On a observé qu'il pouvait y avoir des œufs de différentes tailles à l'intérieur du nid. Il est donc possible que le nid serve à plus d'une femelle ou, si ce n'est pas le cas, que la femelle ait une ponte fractionnée.



Un cas particulier est celui des espèces dont les parents placent les œufs dans des nids flottants faits de végétation ou de bulles (par exemple *Hepsetus odoe*). Ce comportement peut être interprété comme une adaptation au développement dans des eaux anoxiques (les œufs étant ainsi placés à l'interface eau/air mieux oxygénée) mais peut également être considéré comme une adaptation à un environnement fluctuant.

Croissance et ontogénie



La croissance est l'un des processus les plus complexes de l'organisme. Sur le plan métabolique, une partie de l'énergie consommée va être utilisée pour accroître la masse pondérale, mais cette part d'énergie mobilisée pour fabriquer de la matière vivante dépend de l'âge des individus, de leur état physiologique, des conditions de leur environnement, etc.

Les premiers stades du développement

On connaît encore assez peu de chose sur les premiers stades du développement des poissons africains. Une revue de la bibliographie a montré qu'il y avait des informations disponibles pour seulement 18 des 74 familles recensées (CAMBRAY et TEUGELS, 1988).

BALON (1985, 1990) distingue deux grands types de trajectoires ontogéniques. Dans le modèle dit de développement indirect (*altricial*), les œufs sont généralement petits et produits en grand nombre. Ils donnent naissance à des jeunes larves incomplètement développées, de petite taille, avec seulement un faible volume de vitellus qui est insuffisant pour produire le phénotype définitif. Ces jeunes larves doivent donc se nourrir rapidement sur des particules de petite taille pour achever leur développement et sont très vulnérables durant cette période. Le *Alestidae Alestes baremoze* est un bon exemple de ce type de poisson (DURAND et LOUBENS, 1971) (fig. 66), ainsi que *Clarias gariepinus* (BRUTON, 1979 a) et *Heterobranchus longifilis*.

Dans le modèle de développement direct (*precocial*), les poissons produisent au contraire un nombre restreint d'œufs de grande taille avec une grande quantité de vitellus qui permet le développement de l'embryon jusqu'à un stade avancé. La période larvaire est ainsi réduite ou supprimée, et les juvéniles déjà bien formés, et donc moins vulnérables, lorsqu'ils entament leur recherche de nourriture exogène. *Labeotropheus*, un Cichlidae incubateur buccal du lac Malawi, est un bon exemple de ce type de poisson qui libère un juvénile de grande taille (14 % de celle de l'adulte), 31 jours seulement après la fertilisation (BALON, 1977). *Cyphotilapia frontosa* est l'illustration d'un style encore plus avancé car l'alimentation exogène débute chez les embryons, alors qu'ils sont dans la cavité buccale et qu'ils possèdent encore une réserve vitelline (BALON, 1985).

Il y a bien entendu des modes intermédiaires entre les deux styles principaux discutés ci-dessus. Le cas de *Pollimyrus isidori* (tabl. XXIII) en est une illustration.

Estimation de la croissance

La croissance peut être estimée par les changements en taille ou en biomasse dans un intervalle de temps déterminé. Elle correspond à la part d'énergie assimilée par l'organisme qui n'est pas utilisée pour la maintenance du métabolisme.

Il existe une vaste littérature sur les méthodes d'estimation de la croissance et un consensus selon lequel la détermination de l'âge des poissons tropicaux n'est pas un exercice facile. Les marques sur les structures osseuses sont plus difficiles à lire et à interpréter que chez les poissons tempérés (MÉRONA *et al.*, 1988). Néanmoins, un certain nombre de travaux ont montré que des marques de croissance coïncidaient généralement avec une chute de température, celle-ci se produisant le plus souvent en période d'étiage. Dans certains cas, on a constaté également que les marques de croissance pouvaient être associées à la maturation des gonades qui fait suite généralement à une longue période de disette. La formation des marques sur les structures osseuses est donc le résultat de diverses perturbations physiologiques, et il est nécessaire de déterminer quelles sont les perturbations en cause pour chaque espèce étudiée.

La détermination de la croissance et celle de l'âge ont été considérées pendant longtemps comme des éléments indispensables aux modèles de dynamique des stocks exploités. Le résultat est qu'un grand nombre de courbes de croissance a été calculé pour les poissons africains (MÉRONA *et al.*, 1988), sans toutefois essayer de comprendre dans la plupart des cas quelles étaient les relations entre la croissance et d'autres paramètres biologiques. En conséquence, beaucoup de ces résultats sont d'un usage limité pour la connaissance de la biologie des espèces.

ONTOGÉNIE ET PRINCIPALES ÉTAPES DU DÉVELOPPEMENT

L'ontogénie est le processus de différenciation des différents stades de développement au cours de la vie de l'organisme.

On distingue généralement plusieurs périodes dans la vie d'un poisson (BALON, 1981, 1984, 1986) :

- la période embryonnaire qui commence avec la fertilisation et se caractérise par une nutrition exclusivement endogène à partir du vitellus de l'œuf ;
- la période larvaire qui débute avec le passage graduel mais rapide d'une alimentation endogène à une alimentation exogène ; cette période se caractérise par la présence d'organes larvaires temporaires ;
- la période juvénile qui débute lorsque les nageoires sont bien différenciées et que tous les organes temporaires ont été remplacés par des organes définitifs, et se termine avec la maturation des premiers gamètes ; c'est généralement une période de croissance rapide parfois caractérisée par une coloration spécifique ;
- la période adulte qui débute avec la maturation des premiers gamètes ; elle se caractérise par une diminution du taux de croissance somatique ;
- enfin, on distingue parfois une période de sénescence.

PREMIERS STADES DE DÉVELOPPEMENT DE *LABEOTROPHEUS* (d'après BALON, 1977)

Labeotropheus est un Cichlidae endémique du lac Malawi. Il pratique l'incubation buccale des œufs et des juvéniles.

Juste après la ponte, les œufs de forme ovale (3 mm de diamètre sur 4,4 mm de longueur) et au nombre de 30 à 50 sont immédiatement collectés dans la bouche par les femelles. Ils sont fertilisés dans la cavité buccale de la femelle qui est presque entièrement remplie par la ponte. Les œufs sont incubés pendant 6 jours avant d'éclore. Les alevins qui ont à la naissance un sac vitellin volumineux restent dans la cavité buccale où ils vont se développer et acquérir les principales structures morphologiques (squelette, nageoires, etc.). Le sac vitellin est résorbé 21-22 jours après la fertilisation mais les embryons ne quittent la cavité buccale de la femelle que le trente et unième jour. Ils sont alors bien formés et autonomes, de grande taille (environ 15 mm, soit 14 % de la taille de l'adulte), et ils commencent à rechercher de la nourriture exogène.

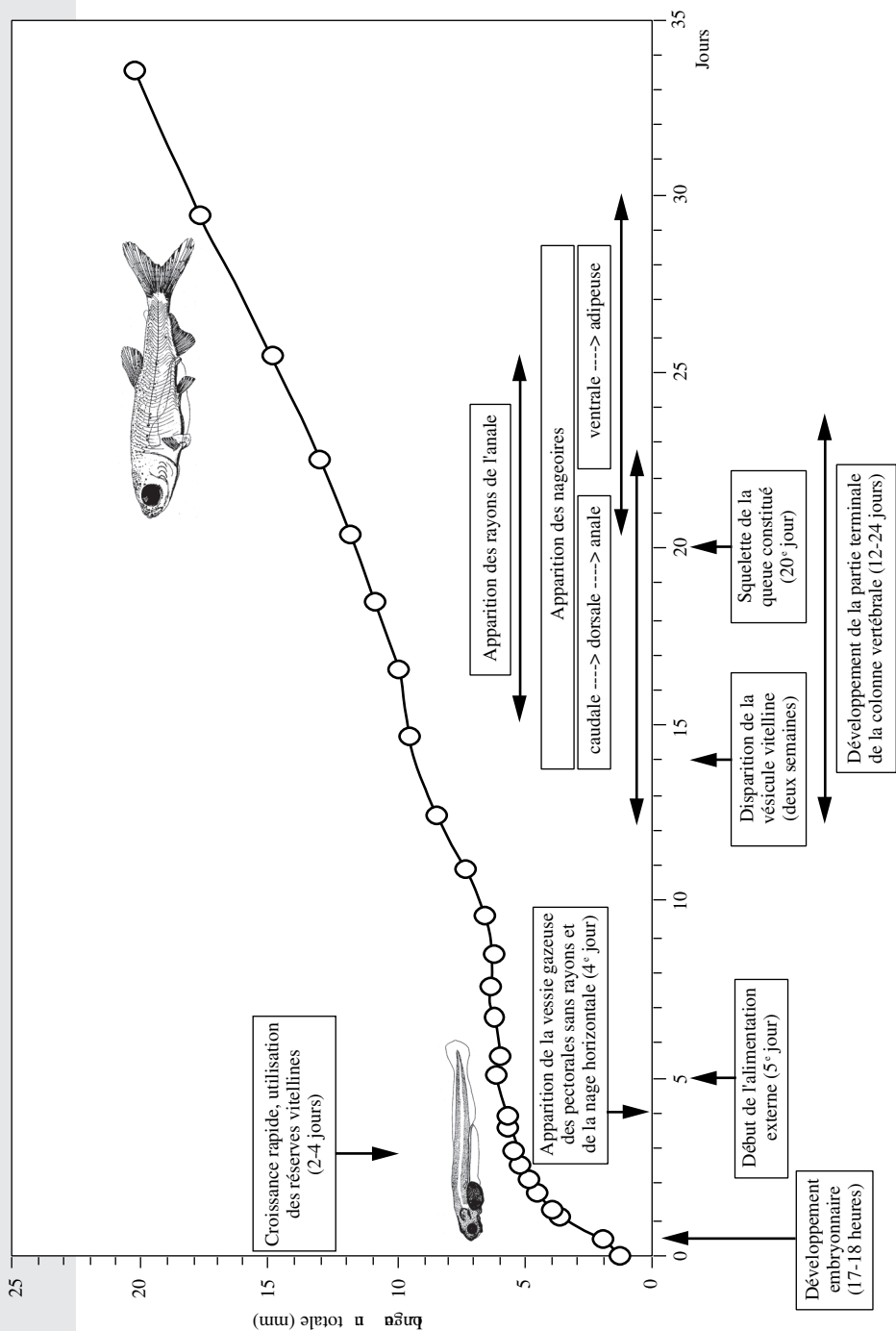


FIGURE 66
Premiers stades de développement d'*Alestes baremoze*
du bassin tchadien (d'après DURAND et LOUBENS, 1970).

TABEAU XXIII

Caractéristiques comparées du développement de quelques espèces de poissons africains.

	Développement indirect				Développement intermédiaire	Développement direct	
	<i>Alestes baremoze</i> DUR. et LOUB., 1971	<i>Barbus trevely.</i> CAMBRAY, 198	<i>Clarias gariep.</i> BRUTON, 1979 a	<i>Heterobr. longifilis</i>	<i>Pollimyrus isidori</i> KIRSHBAUM, 198	<i>Labeotropheus trewavasae</i> BALON, 1977	<i>Cyphotilapia frontosa</i> BALON, 198
Taille des œufs (mm)	1-1,3	1,5	1,64, 9	1,5-1,8	2	3 x 4,3	5,6 x 4,0
Nombre d'œufs	x 10 000		x 10 000	x 100 000	120	30-50	
RGS	9 %		7-10 %	20-23 %			
Protection parentale	Non	Non		Non	Nid protégé (mâle)	Incub. bucc. (fem.)	Incub. bucc. (fem.)
Dvpt embryonnaire	< 1 jour	2,8 jours	1 jour	1 jour	3 à 4 jours	6 jours	5 jours
Nourriture exogène	5 jours	?	3-4 jours	3 jours	15 jours	25-30 jours	14 jours
Taille (mm)	6 mm	7 mm	6,2 mm	10 mm LT	8 mm	15 mm	15 mm
Résorption vés. vitel.	12 jours	11,5	3 jours	3-4 jours	14 jours	21 jours	
Taille (mm)	7 à 8	7,1	6,2		8	13-14	
Fin période larvaire	30 jours	50-60	14 jours ?		40 jours		Alimentation cavité buccale
Taille	17,5 mm	20 mm	12,1 mm		15 mm		
Libération juvénile						31 jours	54 jours
Taille						15 mm	23 mm LT

Modèles de croissance

La croissance annuelle peut être décrite par une courbe asymptotique, et le modèle le plus utilisé est celui de VON BERTALANFFY (1938). Il est fondé sur les principes bioénergétiques, avec l'hypothèse que le taux de croissance est égal à la différence entre le taux d'anabolisme et le taux de catabolisme. Le modèle de von Bertalanffy s'exprime par la relation :

$$L_t = L_{\infty} \{ 1 - e^{-K(t-t_0)} \}$$

où L_{∞} est la taille asymptotique, L_t la taille du poisson à l'âge t , K une constante qui décrit le taux de changement en taille et t_0 le temps hypothétique auquel la taille est nulle.

De manière similaire, le poids d'un poisson au temps t est donné par la relation :

$$W_t = W_{\infty} \{ 1 - e^{-K(t-t_0)} \}.$$

Si le modèle de von Bertalanffy nous fournit une courbe bien lissée de la croissance annuelle, la croissance n'est pas cependant un processus continu. Il y a parfois de longues périodes de l'année durant lesquelles la croissance cesse ou est fortement réduite. En d'autres termes, la croissance peut avoir lieu durant des périodes assez courtes. Ainsi, 75 % de la croissance des jeunes *Oreochromis andersoni* et *O. macrochir* dans la rivière Kafue intervient durant les six semaines du maximum de crue (DUDLEY, 1972). Pendant la saison sèche, la croissance est très ralentie mais ne cesse pas (KAPETSKY, 1974).

WELCOMME et HAGBORG (1977) ont proposé un modèle de croissance pour les poissons fréquentant les zones d'inondation, qui prend en compte une croissance initiale rapide en longueur suivie par une période de croissance ralentie. Dans la formule $L_{t+t'} = L_t + G(e^{t'})$, les valeurs de L_t pour les années successives sont les mêmes que celles fournies par le modèle de von Bertalanffy, mais la croissance au cours de l'année est calculée pour chaque semaine. On obtient ainsi une courbe de croissance qui correspond mieux à la réalité biologique.

Croissance en longueur et croissance en poids ne sont pas toujours corrélées. La croissance en poids inclut en effet la constitution de réserves lipidiques, par exemple, ou la croissance des gonades, phénomènes qui ne se traduisent pas nécessairement par une augmentation de taille (tabl. XXIV).

Relations longueur-poids et coefficient de condition

La relation entre la longueur et le poids des poissons est de la forme :

log P = log a + b log L

où P est le poids, L la longueur, a et b des constantes.

Quand la croissance est isométrique, c'est-à-dire quand la forme du poisson ne change pas avec la croissance, b est égal à 3. Une valeur inférieure à 3 signifie que la croissance en poids est inférieure à la croissance en taille, et inversement si b est supérieur à 3 (tabl. XXV).

TABLEAU XXIV

Quelques données sur la croissance des poissons africains extraites de MÉRONA et al. (1988).

S: sexe (m: mâle, f: femelle, t: sexes confondus);

L: longueur (LS: longueur standard; LF: longueur à la fourche); M: taille à la première maturation;

A: longévité moyenne (ans); TMM: taille maximale moyenne; TMO: taille maximale observée;

L_∞, K et t₀: paramètres de l'équation de von Bertalanffy.

Espèces	Sexe	Localité	L	M	A	TMM	TMO	L _∞	K	t ₀
<i>Mormyrus rume</i>	t	Niger-Benoué	LT	425	6,0	785		2 048	0,071	– 0,483
<i>Petrocephalus bovei</i>	t	Côte d'Ivoire	LS	65	2,5	95	110	99	1,104	– 0,203
<i>Hepsetus odoe</i>	m	Lac Liambezi	LF	200		305	370	307	1,712	– 0,237
<i>Hepsetus odoe</i>	f	Lac Liambezi	LF	250	5,0	413	470			
<i>Hydrocynus vittatus</i>	m	Lac Bangwéolo	LF	390	8,0	605		796	0,266	– 0,337
<i>Hydrocynus vittatus</i>	f	Lac Bangwéolo	LF	390	11,0	689		740	0,229	– 0,145
<i>Alestes baremoze</i>	m	Tch d	S	10	5,0	231	28	252	0,696	– 0,243
<i>Alestes baremoze</i>	f	Tch d	S	205	6,0	263	326	292	0,518	– 0,318
<i>Bagrus meridionalis</i>	m	l. c Malawi	LT	340	11,0	607	00	1 048	0,092	+ 0,017
<i>Bagrus meridionalis</i>	f	l. c Malawi	LT	360	17,0	82	970	1 092	0,091	+ 0,017
<i>Oreochromis niloticus</i>	t	l. c Maritu	LT		5,0	376		426	0,460	+ 0,541
<i>Tilapia zillii</i>	m	Niger	LT	200	6,0	300	320	310	0,531	+ 0,226
<i>Tilapia zillii</i>	f	Niger	LT		6,0	269		274	0,603	+ 0,252
<i>Lates niloticus</i>	f	Tchad	LS	24				953	0,191	– 0,749

TABLEAU XXV

Relations entre longueur et poids chez quelques espèces de poissons africains.

Valeurs des constantes a et b.

Familles Espèces	log a	b	Intervalle de taille (mm)	Géographie	Sources
Polypetridae					
<i>Polypterus senegalus</i>	4,556	2,760	375	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
Mormyridae					
<i>Hyperopisus bebe</i>	5,972	3,370	400	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Marcusenius furcicens</i>	4,459	2,785	75-225	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Marcusenius senegalensis</i>	4,951	3,040	75-205	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Marcusenius ussheri</i>	4,342	2,746	20-235	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Mormyrus cashive</i>	5,074	3,010	58	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Mormyrus rume</i>	4,389	2,706	20-430	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Petrocephalus bovei</i>	4,533	2,907	30-120	Côte d'Ivoire	Non publié
Osteoglossidae					
<i>Heterotis niloticus</i>	4,973	3,030	8	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
Hepsetidae					
<i>Hepsetus odoe</i>	5,460	3,258	90-290	Côte d'Ivoire	Non publié
Alestidae					
<i>Hydrocynus forskalii</i>	4,714	2,943	75-275	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Hydrocynus forskalii</i>	4,78	2,930	470	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Alestes baremoze</i>	4,875	2,987	30-250	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Alestes dentex</i>	4,48	2,790	360	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Brycinus nurse</i>	4,492	2,935	30-210	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Brycinus nurse</i>	4,464	2,900	155	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Brycinus imberi</i>	4,616	3,031	28-153	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	4,554	2,940	23-308	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	4,513	2,8	315	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Brycinus longipinnis</i>	4,792	3,115	42-104	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Micralestes acutidens</i>	4,628	2,960	48	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
Citharinidae					
<i>Citharinus citharus</i>	4,357	2,910	310	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Citharinus latus</i>	4,369	2,950	430	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Ichthyborus besse</i>	5,993	3,133	18	Tchad	DURAND <i>et al.</i> , 1973
<i>Ichthyborus besse</i>	5,48	3,270	18	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Nannocharax fasciatus</i>	4,786	2,994	30-52	Côte d'Ivoire	Non publié
Distichodontidae					
<i>Distichodus rostratus</i>	4,576	2,950	670	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
Cyprinidae					
<i>Barbus trispilos</i>	4,238	2,766	27-72	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Labeo coubie</i>	4,178	2,825	60-305	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Labeo niloticus</i>	4,448	2,80	390	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Labeo parvus</i>	4,311	2,888	40-205	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Labeo senegalensis</i>	4,471	2,934	35-275	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Raiamas senegalensis</i>	4,791	2,995	40-150	Côte d'Ivoire	Non publié
Bagridae/Claroteidae					
<i>Bagrus bajad</i>	4,696	2,80	530	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Chrysichthys maurus</i>	4,391	2,862	30-205	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Clarotes laticeps</i>	4,561	2,940	400	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
<i>Auchenoglanis biscutatus</i>	4,573	2,990	375	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
Clariidae					
<i>Clarias gariepinus</i>	4,432	2,750	78	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196
Schilbeidae					
<i>Schilbe mandibularis</i> (m)	4,535	2,804	30-230	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Schilbe mandibularis</i> (f)	4,648	2,869	30-230	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Schilbe intermedius</i>	5,541	3,312	26-305	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Schilbe mystus</i>	5,323	3,150	350	Nil	HICKLEY et BAILEY, 196

TABLEAU XXV (fin)

Familles Espèces	log a	b	Intervalle de taille (mm)	Géographie	Sources
Mochokidae					
<i>Synodontis schall</i> (jeunes)	3,793	2,562	35-105	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Synodontis schall</i> (adultes)	4,969	3,149	105-200	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Synodontis schall</i>	5,021	3,200	330	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
<i>Synodontis bastiani</i>	4,362	2,837	30-205	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Synodontis clarias</i>	5,501	2,420	290	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
<i>Synodontis frontosus</i>	4,543	3,000	28	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
Amphiliidae					
<i>Amphilius atesuensis</i>	4,242	2,703	20-54	Côte d'Ivoire	Non publié
Cyprinodontidae					
<i>Epiplatys marnoi</i>	3,98	2,420	36	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
Centropomidae					
<i>Lates niloticus</i>	4,669	3,018	100-799	Lac Tch d	LOUBENS, 1974
<i>Lates niloticus</i>	4,479	2,945	100-799	Ch ri	LOUBENS, 1974
<i>Lates niloticus</i>	4,474	2,930	1 28	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
Cichlidae					
<i>Hemichromis bimaculatus</i>	4,217	2,885	16-93	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Hemichromis fasciatus</i>	4,601	3,061	32-150	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Hemichromis fasciatus</i>	4,28	2,900	145	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
<i>Hemichromis letoureauxi</i>	4,38	2,960	63	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
<i>Oreochromis niloticus</i>	4,463	3,040	400	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
<i>Oreochromis niloticus</i>	1,055	2,990	Long. totale	Lac Turkana	HARBOTT et OGARI, 198
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	4,366	2,971	29-125	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	4,158	2,906	25-180	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	4,216	2,950	255	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	1,055	3,010	Long. totale	Lac Turkana	HARBOTT et OGARI, 198
<i>Thoracochromis loati</i>	4,295	2,80	70	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
<i>Tilapia zillii</i>	4,205	2,924	20-170	Côte d'Ivoire	Non publié
<i>Tilapia zillii</i>	4,405	3,020	210	Nil	HICKLEY et BAILEY, 198
Mastacembelidae					
<i>Aethiom. nigromarginatus</i>	5,111	2,775	55-175	Côte d'Ivoire	Non publié

On peut calculer un index K, encore appelé coefficient de condition, qui est le rapport entre le poids du corps (P en g) et la longueur (L en cm) :

$$K = \frac{P}{L^3} .$$

Ce coefficient ne change pas avec la longueur si la croissance est isométrique, ce qui est rarement le cas dans la réalité.

Chez beaucoup d'espèces, cependant, il peut y avoir modification de la forme du corps ou variation du poids au cours de la croissance, en fonction par exemple du cycle de reproduction ou de la disponibilité en nourriture. Le coefficient de condition permet alors de suivre l'évolution de l'état d'embonpoint du poisson. On considère que c'est un bon instrument pour comparer l'état physiologique global de populations au cours d'un cycle saisonnier ou entre bassins présentant des conditions écologiques différentes.

Longévité, taille et croissance

Une caractéristique importante des poissons est que la croissance ne cesse jamais au cours de l'existence, mais ralentit seulement avec l'âge ou la taille, à l'inverse de la croissance des mammifères et des oiseaux. On ne peut donc associer une taille moyenne absolue à une espèce, et on parle le plus souvent de taille maximale observée (TMO). Une autre caractéristique est la grande variabilité de la croissance tant sur le plan individuel qu'à l'échelle de populations habitant des milieux aux caractéristiques écologiques différentes (nourriture, espace, température, compétition, etc.).

On peut faire l'hypothèse que plus un poisson sera grand et plus il sera vieux. Si tel est le cas, il devrait y avoir une relation entre des paramètres caractéristiques de la croissance et un paramètre exprimant la taille ou l'âge maximal. C'est effectivement le cas et il existe une relation significative entre la taille maximale observée (TMO) dans les populations sauvages et les longueurs estimées à 1 an (L1) et 2 ans (L2) (LEGENDRE et ALBARET, 1991 ; fig. 67). Les relations étaient respectivement $L1 = 0,205 \text{ TMO} + 45,57$ et $L2 = 0,333 \text{ TMO} + 63,86$, pour 58 couples de valeurs. Ces modèles ont été validés expérimentalement avec 6 espèces élevées en pisciculture.

Ces résultats montrent l'existence d'une forte relation positive entre la TMO et les tailles L1 et L2, ce qui indique que les poissons qui ont une grande TMO ont un taux de croissance plus important que les poissons dont la TMO est plus petite.

Les rapports L1/TMO et L2/TMO indiquent que les poissons africains atteignent environ un tiers et la moitié de leur taille maximale à la fin respectivement de la première et de la deuxième année (LEGENDRE et ALBARET, 1991). Ces observations sont en accord avec les résultats obtenus par de MÉRONA (1983), qui a mis en évidence une relation similaire entre la taille asymptotique, L_{∞} , et le coefficient K de l'équation de von Bertalanffy : $\log K = 2,186 - 1,048 \log L_{\infty}$, qui peut être simplifiée en $K = 153/L_{\infty}$. De manière à pouvoir appliquer cette relation aux données de terrain, de MÉRONA (1983) a également établi une relation empirique entre L_{∞} et la taille moyenne maximale (TMM) de la population qui est la valeur moyenne (ou le mode) du groupe d'individus les plus grands

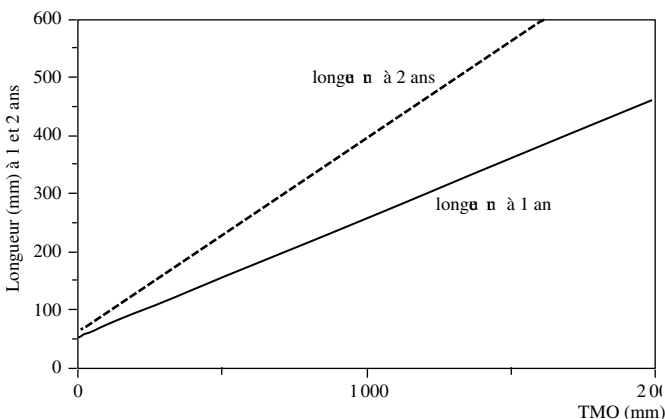


FIGURE 67

Relation entre la taille maximale observée (TMO) et la longueur à 1 et 2 ans pour diverses espèces de poissons africains (données d'après LEGENDRE et ALBARET, 1991).

observés dans la population : $L_{\infty} = 1,248$ TMM. La combinaison de ces deux relations permet une estimation grossière de la courbe de croissance des poissons africains (de MÉRONA *et al.*, 1988), qui est en quelque sorte un modèle d'estimation rapide de la croissance. Les données disponibles pour les poissons africains semblent montrer que les poissons des régions tropicales ne croissent pas plus vite que les poissons des zones tempérées, contrairement à une idée reçue, mais ce point mériterait des recherches plus approfondies.

Si les résultats ci-dessus mettent en évidence des tendances générales, il ne faut cependant pas oublier qu'il existe une forte variabilité interspécifique, ainsi que de grandes différences entre populations de la même espèce habitant divers bassins hydrographiques. Néanmoins, l'utilisation de la TMO est un outil pratique pour une évaluation rapide des taux de croissance en l'absence d'autres données.

Taille et âge à la première maturation

La puberté est un événement important dans la vie d'un animal, qui s'accompagne d'une diminution de la croissance somatique. La maturation sexuelle est un processus coûteux sur le plan énergétique, qui mobilise les réserves accumulées jusque-là pour le développement des gonades, la production de gamètes, le développement de caractères sexuels secondaires, etc.

Il y a par conséquent des conflits potentiels dans l'utilisation de l'énergie entre :

- la poursuite de la croissance de l'individu concerné qui pourra ainsi produire plus d'œufs ;
- la production immédiate de descendants qui correspond à un autre type de stratégie démographique.

L'âge auquel le poisson atteint sa maturité sexuelle a donc une signification sur le plan de l'évolution. Dans les populations stables, on pense que l'âge à la première reproduction a évolué de manière à maximiser le succès reproducteur sur toute la durée de la vie du poisson. On parle souvent de la taille moyenne à la première reproduction, définie comme la classe de taille pour laquelle au moins 50 % des individus appartenant à cette classe sont matures. Cette taille moyenne peut varier selon les types de milieu et n'est pas toujours la même selon les sexes (voir tabl. XXIV).

Est-ce que les poissons atteignent leur maturité sexuelle à une taille donnée ou à un âge donné ? Cette question a suscité de nombreuses discussions, mais ne serait finalement pas très pertinente puisque les poissons deviennent matures dans une gamme d'âge ou de taille qui serait définie par l'influence combinée des gènes et de l'environnement. Ainsi, pour quelques espèces de Cichlidae habitant des milieux différents, la croissance et l'âge ou la taille à la première reproduction, ainsi d'ailleurs que la TMO, peuvent être également très différents (NOAKES et BALON, 1982). Pour *O. niloticus*, la taille à la première maturation peut varier de 140 à 390 mm en milieu naturel, et pour *T. zillii* et *O. mossambicus* cette taille va respectivement de 70 et 45 mm en aquarium à 135 et 300 mm dans un lac ou un réservoir (tabl. XXVI).

Taille et âge à la maturation sont donc influencés par les conditions de l'environnement dans lequel évolue le poisson. Ainsi, la plupart des tilapias sont connus pour leur capacité à se reproduire à une taille plus petite quand ils sont

TABLEAU XXVI

Comparaison de la taille à la maturité sexuelle, de la taille maximale observée et de la longévité pour différents stocks de Cichlidae.

Données d'après NOAKES et BALON (1982) pour *T. zillii* et *O. mossambicus*, d'après TREWAVAS (1983) pour *O. niloticus*.

Espèces	Localité	Taille à la maturation (mm)	Taille maximale (mm)	Longévité (années)
<i>Tilapia zillii</i>	Lac Kinnereth	135	270	7
	Égypte, mares	130	250	
	Lac Naivasha	90		
	Aquarium	70		
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Lac Kariba	300	390	8
	Afrique du Sud		390	11
	Sri Lanka	150	340	
	Égypte		300	7
	HongK ong	165	310	4
	Aquarium	45		
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Turkana	390	640	9
	Lac George	280	400	
	Lac Albert	280	420	
	Lac Edward	250	360	
	Lac Baringo	180	360	
	Égypte	200	330	
	Bia	140	260	
	goon			

dans un environnement qui ne leur convient pas complètement. Pour quatre populations sauvages d'*O. mossambicus* habitant de petites collections d'eau avec divers niveaux de caractéristiques environnementales, l'âge à la première maturité varie de 1 à 3 ans, et la taille à la première maturité est comprise entre 118 et 236 mm pour les femelles (JAMES et BRUTON, 1992) (tabl. XXVII). Pour les Cichlidae, les changements dans la taille à la première maturation (TPM) sont également influencés par la pression de pêche. Dans le lac George, par exemple, on attribue à la pêche intense le fait que la TPM d'*Oreochromis niloticus*, qui était de 27,5 cm LT en 1960, ne soit plus que de 20 cm en 1972 (GWAHABA, 1973). Il en est de même pour le lac Turkana où la TPM d'*O. niloticus* est passée de 39 cm dans les années 1950 à seulement 29,6 cm dans les années 1970 (HARBOTT et OGARI, 1982).

Il y a de nombreux autres exemples de variations de l'âge ou de la taille à la première maturation pour une même espèce. Mais les raisons du passage d'une tactique démographique favorisant la croissance à une autre tactique favorisant la reproduction précoce n'ont pas fait l'objet jusqu'ici d'explications convaincantes.

Des facteurs liés à l'alimentation sont souvent invoqués. En fait, les données de terrain ont montré que les tilapias en mauvaise condition physiologique ont une nette tendance à se reproduire à une taille plus petite que ceux qui sont en meilleure condition. Un tel phénomène a été observé pour *Oreochromis niloticus* dans différents lacs africains (LOWE, 1958) et pour *Sarotherodon melanocheilus* dans les lagunes de Côte d'Ivoire (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1996) (fig. 68).

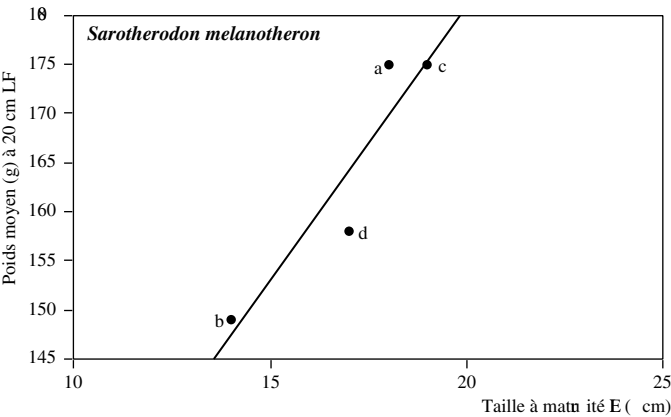
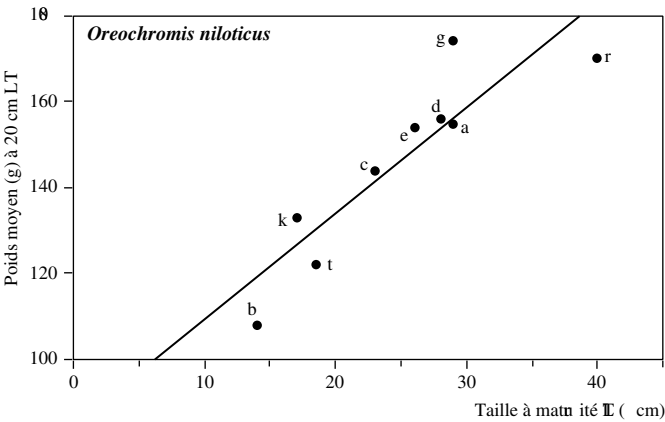
TABLEAU XXVII

Caractéristiques biologiques de quatre populations d’*O. mossambicus* en Afrique du Sud, dans divers types d’habitat (d’après JAMES et BRUTON, 1992).

Habitat	LS 50 % maturité (mm)	LS max (mm)	Poids (g) à LS 50 %	Âge (années)	Taille moy. des pontes (nombre d’œufs)	Long. moy. des œufs	Nombre moy. d’œufs/g ⁻¹
Lagune Kowie							
Mâles	223	289	410	3+			
Femelles	212	262	345	3+	2 662	2,9	4,27
Mare Rufanes							
Mâles	110	281	40	1+			
Femelles	118	250	49		376	2,4	6,92
Lac Bradshaw							
Mâles	168	266	170	2+			
Femelles	186	246	239	2+	1 374	2,8	2,63
Lac Mill Farm							
Mâles	265	356	842	2+			
Femelles	263	359	820	2-3+	3 113	3,5	3,32

FIGURE 68

Relations entre le poids moyen d’un individu à 20 cm LT et la taille à la première maturation (d’après LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1996). Populations d’*Oreochromis niloticus* provenant de divers milieux aquatiques africains. a: lac Mobutu (Albert) ; b: Buhuku lagoon du lac Mobutu (Albert) ; c: lac Chanagwora ; d: lac Katinda ; e: lac Édouard ; g: lac George ; k: lac Kijanebatola ; r: lac Turkana ; t: Tonya lagoon du lac Mobutu (Albert) (données de LOWE, 1958). *Sarotherodon melanotheron* en Côte d’Ivoire. a: lagune Ébrié ; b: enclos ; c: Acadja 1 ; d: Acadja 2. LT: longueur totale ; LF: longueur à la fourche.



Populations naines

L'existence de populations naines qui se reproduisent à une taille beaucoup plus faible que celle habituellement observée n'a pas été mise en évidence seulement chez les Cichlidae.

Dans le lac Tchad, *Brycinus nurse dageti* est une population naine de *Brycinus nurse nurse* et les deux espèces coexistent dans le milieu lacustre (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1985). De même, dans le lac Turkana, *Brycinus nurse nana* est une population naine de *B. nurse* (PAUGY, 1986). On connaît également des populations naines de *Schilbe mystus* dans le lac Tchad (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1985) et d'*Ethmalosa fimbriata* dans certaines baies de la lagune Ébrié en Côte d'Ivoire (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982). Ces phénomènes ne sont pas encore bien expliqués actuellement. Le cline mis en évidence chez *Schilbe mandibularis* (LÉVÊQUE et HERBINET, 1982), qui aboutit au Liberia à des populations naines, reste également inexpliqué.

Un aspect particulier du nanisme est celui de populations « rabougries » : les poissons ne sont pas petits pour leur âge mais vieux pour leur taille (NOAKES et BALON, 1982). Ces populations ont une ontogénie accélérée qui se traduit par une maturation sexuelle très précoce. Ainsi, *Tilapia zillii* qui atteint normalement la maturité sexuelle vers 2 à 3 ans, à une taille de 200-300 mm, peut devenir mature en quelques mois à une taille de moins de 100 mm lorsqu'on l'introduit dans des petits étangs (FRYER et LLES, 1972). Dans une source chaude, HECHT et ZWAY (1984) ont observé une population d'*O. mossambicus* dont le plus grand individu était un mâle de 105 mm LS, et dont la plus petite femelle mature mesurait 35 mm LS à l'âge d'un an. Le phénomène de « rabougrissement » a été observé en milieu naturel lors de l'assèchement de lacs peu profonds ou lors de l'isolement de petites mares de la masse d'eau principale. Dans le lac Turkana, où *O. niloticus* est mature à une taille moyenne de 280 mm LT, on a observé que les populations vivant dans des sources isolées du lac se reproduisaient à 80 mm LT (HARBOTT et OGARI, 1982). Ici également, on ignore quels sont les mécanismes réellement en cause.

Conditions environnementales et caractéristiques du développement

La plupart des espèces ont développé un type de stratégie démographique qui correspond à un type d'habitat qui leur est en principe favorable puisqu'elles y vivent et s'y sont adaptées. Certaines espèces, cependant, lorsqu'elles se trouvent dans des conditions plus difficiles que celles qu'elles rencontrent habituellement, peuvent modifier leur comportement reproducteur dans des limites parfois importantes.

La plasticité phénotypique d'*Oreochromis mossambicus* qui peuple une grande variété d'habitats est bien connue. Le degré d'investissement de cette espèce dans la protection des œufs et des jeunes est variable selon les conditions du milieu. Ainsi, en étudiant quatre populations habitant des milieux très différents sur le plan des caractéristiques abiotiques et biotiques, JAMES et BRUTON (1992) ont montré que l'espèce est capable d'évoluer d'un mode de développement direct, qui est son mode habituel, vers un mode de développement indirect

lorsque les conditions d'habitat deviennent plus drastiques. Les populations de la lagune Kowie et du lac Mill Farm deviennent matures à une longueur qui est d'environ 70 % de leur taille maximale, ce qui est typique des Cichlidae habitant des milieux stables et qui ont un mode de développement indirect. Celle de la mare Rufanes a en revanche une maturation précoce, des œufs plus petits, caractéristiques typiques d'un mode de développement indirect. Les populations de la mare Rufanes et du lac Bradshaw, habitats aux conditions plus difficiles, sont nettement plus fécondes que les autres. De manière générale, compte tenu de l'ensemble des caractéristiques biologiques, il y a évolution d'un style de développement de type direct dans le lac Mill Farm vers un style de type indirect dans la mare Rufanes.

Régimes *alimentaires et réseaux trophiques*.....



Pour tout animal, la nourriture est la source unique d'acquisition d'énergie qu'il utilisera ensuite à des fins diverses. La recherche des aliments est donc une activité essentielle pour le poisson qui y consacre une part importante de son temps, voire même l'essentiel de son activité.

Un problème majeur pour tout poisson est de décider du moment où il va se nourrir, du lieu et de la durée de la période d'alimentation, des proies qui sont les plus adéquates (taille et valeur nutritionnelle), de la manière dont il va rechercher ces proies et les capturer. De ce point de vue, certains considèrent les stratégies alimentaires comme des systèmes de prise de décision (CÉZILLY *et al.*, 1991). Un axiome fondamental est qu'elles ont été façonnées au cours de la sélection naturelle, et que toute décision tend à optimiser certaines variables comme le taux d'assimilation de l'énergie qui est en dernier ressort corrélé au concept de « *fitness* » (PYKE, 1984). Ainsi, face aux différentes options qui leur sont offertes dans le milieu naturel, les animaux ne choisissent pas au hasard mais accomplissent au contraire les activités qui assurent le succès reproducteur le plus élevé (PULLIAM, 1989). Les stratégies de recherche de la nourriture sont, en corollaire, les adaptations qui permettent aux poissons de faire face, le plus efficacement, aux différentes contraintes de l'environnement, telles la compétition, la raréfaction de la nourriture, les variations imprévisibles des ressources.

Un certain nombre de résultats permettent également de penser que les poissons possèdent aussi la faculté d'apprendre et d'utiliser des comportements alternatifs qui les autorisent à être plus efficaces dans la recherche des proies, et donc de vivre plus longtemps (HART, 1986).

Régimes alimentaires et catégories trophiques

La caractérisation du régime alimentaire d'un poisson suppose une description qualitative et quantitative des proies contenues dans les estomacs. La méthode d'évaluation la plus simple est celle de la présence-absence d'un type de proie dans les estomacs, à partir de laquelle on calcule le *pourcentage d'occurrence* qui est le rapport du nombre d'estomacs où la proie est présente par rapport au nombre d'estomacs étudiés.

La méthode numérique consiste à compter le nombre d'individus d'une catégorie de proies pour l'ensemble de l'échantillon, puis à l'exprimer en pourcentage du nombre total de proies.

**AVANTAGES COMPARÉS DES MÉTHODES UTILISÉES
POUR L'ANALYSE DES CONTENUS STOMACaux**

Méthode	Avantages	Défauts
Occurrence	Simple, aisée, rapide	Rudimentaire Ne prend pas en compte le volume et l'abondance relative des proies
Numérique	Simple, rapide	Ne prend pas en compte le volume de chaque proie Proies de faible taille digérées plus rapidement que celles de grande taille Difficulté de dénombrer les proies en cours de digestion
Volumétrique	Permet de connaître le volume respectif de chaque type de proie Donne l'image la plus représentative du bol alimentaire	Difficulté et longueur de mise en œuvre Difficulté pour séparer les taxons après ingestion et (ou) début de digestion
Pondérale Gravimétrique	Permet de connaître ultérieurement la valeur calorique de chaque type de proie	Longue à mettre en œuvre Source possible d'erreurs Surestime la contribution des proies de grande taille
Subjective ▀ dominances ▀ points	Permet d'intégrer rapidement plusieurs paramètres Intègre les méthodes numérique et volumétrique	Trop subjective Difficulté de comparaison selon les utilisateurs et (ou) les « codeurs »

(d'après HYNES, 1950 et HYSLOP, 1980)

Les méthodes volumétrique ou pondérale (gravimétrique) consistent à déterminer l'importance relative en volume ou en poids d'une catégorie de proies par rapport au volume total (ou au poids total) de l'ensemble des proies.

Les méthodes subjectives consistent à attribuer des points à chaque proie en fonction de sa présence ou de sa dominance par rapport à l'ensemble des estomacs examinés.

LAUZANNE (1976) a proposé d'utiliser un indice alimentaire (IA) qui utilise, à la fois, le pourcentage d'occurrence (% OC) et la méthode volumétrique (% V) :

$$IA = \frac{\% OC \times \% V}{100}.$$

Cet indice qui varie de 0 à 100 permet de déterminer les préférences et de comparer l'importance relative de différentes proies dans le régime alimentaire. Il est utile pour comparer les régimes alimentaires d'une même espèce en fonction de la taille, des saisons ou du biotope, et il se prête bien à une représentation graphique très parlante (fig. 69).

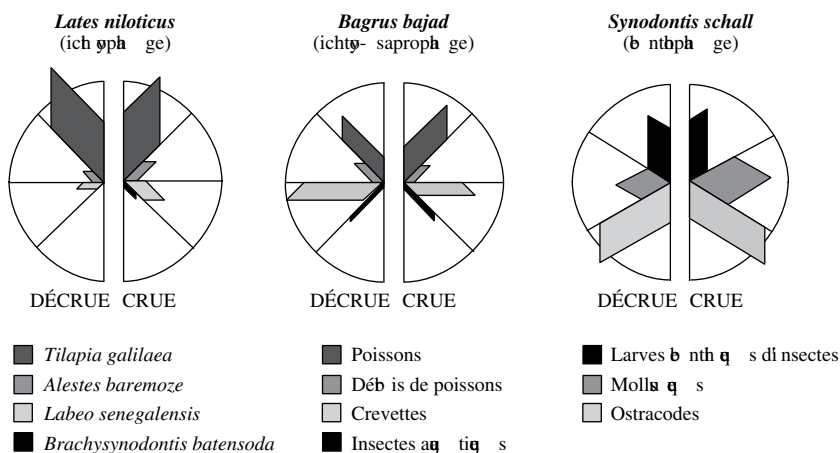
Il y a eu différentes tentatives pour identifier de grandes catégories de régimes alimentaires chez les poissons. La classification proposée pour le lac Tchad par LAUZANNE (1977, 1983) peut dans une large mesure s'appliquer aux peuplements ichtyologiques des cours d'eau africains.

Consommateurs primaires dominants

- ▀ les phytoplanctonivores qui filtrent et consomment les algues phytoplanctoniques ; l'exemple type est *Sarotherodon galilaeus* ;
- ▀ les consommateurs de macrophytes comme *Brycinus macrolepidotus* ;

FIGURE 69

Composition
du bol alimentaire
de *Bagrus bajad*,
Synodontis schall
et *Lates niloticus*
dans le lac Tchad
(d'après
LAUZANNE, 1976).



► les brouteurs qui consomment la couche superficielle du sédiment composée généralement d'algues sédimentées, ou le périphyton poussant sur les substrats rocheux ; *Labeo senegalensis*, *Citharinus citharus*, *Distichodus rostratus* appartiennent à cette catégorie ;

► les détritivores comme certains tilapias.

Consommateurs secondaires dominants

► les zooplanctonivores qui filtrent le zooplancton sur leurs branchies (*Alestes baremoze*, *Brachysynodontis batensoda*, *Hemisynodontis membranaceus*) ;

► les benthivores consommant principalement les invertébrés benthiques (*Synodontis schall*, *S. clarias*, *Heterotis niloticus*) ; quelques espèces comme *Tetraodon lineatus* se nourrissent essentiellement de mollusques ;

► les consommateurs de surface se nourrissant principalement des retombées d'invertébrés terrestres (*Brycinus macrolepidotus*).

Consommateurs terminaux

► strictement piscivores, se nourrissant exclusivement de poissons vivants (*Lates niloticus*, *Hydrocynus brevis*) ;

► partiellement piscivores, consommant également des crevettes ou d'autres invertébrés : *Schilbe mystus*, *Bagrus bajad*, *Hydrocynus forskalii* (jeunes essentiellement).

En réalité les espèces se nourrissent des proies qu'elles trouvent dans le milieu où elles vivent et le régime alimentaire peut changer d'un endroit à l'autre ou d'une saison à l'autre. Il en résulte que la classification ci-dessus n'est valable que dans ses grandes lignes (primaires, secondaires, terminaux). Cette faculté d'adaptation vis-à-vis de la ressource permet, en Afrique occidentale, de ne plus considérer que six grandes catégories trophiques : limivores, micro- et macrophytophages, zooplanctophages, invertivores, omnivores et ichtyophages (PAUGY, 1994).

L'étude du régime alimentaire des espèces de poissons d'Afrique a fait l'objet d'assez nombreux travaux (tabl. XXVIII).

TABLEAU XXVIII

Résumé des principaux résultats concernant les régimes alimentaires dominants des principales espèces de poissons de l'Afrique nord-tropicale.

■ Consommation presque exclusive ■ Consommation importante ■ Consommation régulière mais non dominante

Espèces	Bassins	Références bibliographiques	Phytoplancton	Pellicules superficielles	Végétation	Zooplancton	Insectes terrestres	Insectes aquatiques	Mollusques	Autre benthos	Détritus végétaux	Crevettes	Poissons	Détritus poissons et écailles
Consommateurs primaires														
<i>Citharinus citharus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Citharinus latus</i>	8d	6												
<i>Citharinus latus</i>	Niger	3												
<i>Citharinus citharus</i>	Niger	3												
<i>Citharinus eburneensis</i>	Bandama	3												
<i>Citharidium ansorgii</i>	Niger	3												
<i>Citharinops distichoides</i>	Niger	3												
<i>Distichodus brevipinnis</i>	Kainji	2												
<i>Distichodus engycephalus</i>	Kainji	2												
<i>Distichodus engycephalus</i>	Sénégal	25												
<i>Distichodus rostratus</i>	Kainji	2												
<i>Distichodus rostratus</i>	8d	6												
<i>Distichodus rostratus</i>	Sénégal	25												
<i>Labeo niloticus</i>	8d	6												
<i>Labeo parvus</i>	Bandama	20												
<i>Labeo parvus</i>	Sénégal	25												
<i>Labeo senegalensis</i>	Lac Tchad	13												
<i>Labeo senegalensis</i>	Sénégal	25												
<i>Labeo roseopunctatus</i>	Sénégal	25												
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Turkana	5												
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	8d	6												
<i>Tilapia zillii</i>	8d	6												
Consommateurs secondaires														
<i>Polypterus senegalus</i>	8d	6												
<i>Heterotis niloticus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Heterotis niloticus</i>	8d	6												
<i>Hyperopisus bebe</i>	Lac Tchad	12												
<i>Brienomyrus brachyistius</i>	Mono	26												
<i>Brienomyrus brachyistius</i>	Cross	11												
<i>Brienomyrus niger</i>	Lac Tchad	15												
<i>Brienomyrus niger</i>	Chari	15												
<i>Brienomyrus niger</i>	Nigeria	9												
<i>Hyperopisus bebe</i>	Sénégal	25												
<i>Marcusenius mento</i>	Sénégal	25												
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Sénégal	25												
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Sénégal	25												
<i>Mormyrus rume</i>	Sénégal	25												
<i>Marcusenius brucii</i>	Mono	26												
<i>Marcusenius bruyerei</i>	Bandama	20												
<i>Marcusenius furcidens</i>	Bandama	20												
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Mono	26												
<i>Mormyrus rume</i>	Mono	26												

Références bibliographiques

ADEBISI, 1988	1
ARAWANO, 1988	2
DAGET, 1962 a	3
GHAZAI <i>et al.</i> , 1991	4
HARBOTT, 1988	5
HICKLEY et BAYLEY, 1988 b	6
HOPSON, 1988	7
HOPSON <i>et al.</i> , 1982	8
HYSLOP, 1988	9
IM, 1977	10
KING, 1988	11
LAUZANNE, 1975 a	12
LAUZANNE, 1976	13
LAUZANNE, 1977	14
LEK, 1979	15
LEK et LEK, 1977	16
LEK et LEK, 1978	17
LOCK, 1988	18
MCLEOD, 1988	19
MÉRONA, <i>non pub.</i>	20
MRAJA, 1988	21
NWADIARO et OKODIE, 1988	22
OGARI, 1988	23
PANDARÉ et ROMAND, 1988	24
PAUGY, 1994	25
PAUGY et BÉNECH, 1988	26
ROBINSON et ROBINSON, 1969	27
SAGUA, 1979	28
THIERO YATABARY, 1988	29
TOBOR, 1972	30
VIDY, 1976	31

TABLEAU XXVIII (suite)

Consommation presque exclusive Consommation importante Consommation régulière mais non dominante

Espèces	Bassins	Références bibliographiques	Phytoplancton	Pellicules superfelies	Végétation	Zooplancton	Insectes terrestres	Insectes aquatiques	Mollusques	Autre benthos	Détritus végétaux	Crevettes	Poissons	Débris poissons et écailles
Consommateurs secondaires														
<i>Petrocephalus bane</i>	Lac Tchad	15												
<i>Petrocephalus bovei</i>	Mono	26												
<i>Petrocephalus bovei</i>	Bandama	20												
<i>Petrocephalus bovei</i>	Chari	15												
<i>Petrocephalus bovei</i>	Lac Tchad	15												
<i>Petrocephalus bovei</i>	Nigeria	9												
<i>Petrocephalus bovei</i>	Sénégal	25												
<i>Pollimyrus adspersus</i>	Nigeria	9												
<i>Pollimyrus isidori</i>	Lac Tchad	15												
<i>Pollimyrus isidori</i>	Chari	15												
<i>Alestes baremoze</i>	Lac Tchad	13												
<i>Alestes baremoze</i>	Lac Turkana	7												
<i>Alestes baremoze</i>	Sénégal	25												
<i>Alestes dentex</i>	Lac Tchad	13												
<i>Alestes dentex</i>	8 d	6												
<i>Micralestes acutidens</i>	Chari	16												
<i>Micralestes acutidens</i>	Lac Tchad	27												
<i>Brycinus leuciscus</i>		4												
<i>Brycinus longipinnis</i>	Mono	26												
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Mono	26												
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Sénégal	25												
<i>Brycinus nurse</i>	Mono	26												
<i>Brycinus nurse</i>	Sénégal	25												
<i>Brycinus imberi</i>	Mono	26												
<i>Micraleste acutidens</i>	8d	6												
<i>Nannocharax fasciatus</i>	Sénégal	25												
<i>Barbus ablabe</i>	Mono	26												
<i>Barbus macrops</i>	Sénégal	25												
<i>Barbus chlorotaenia</i>	Mono	26												
<i>Barbus callipterus</i>	Mono	26												
<i>Barbus bynni</i>	Lac Turkana	21												
<i>Barbus sacratus</i>	Sénégal	25												
<i>Leptocypris niloticus</i>	Sénégal	25												
<i>Raiamas senegalensis</i>	Sénégal	25												
<i>Raiamas steindachneri</i>	Sénégal	25												
<i>Chrysichthys auratus</i>	Mono	26												
<i>Chrysichthys auratus</i>	Nigeria	22												
<i>Chrysichthys auratus</i>	Sénégal	25												
<i>Chrysichthys maurus</i>	Bandama	20												
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Sénégal	25												
<i>Clarotes laticeps</i>	8d	6												
<i>Schilbe mystus</i>	Bandama	20												
<i>Schilbe mystus</i>	Mono	26												
<i>Schilbe mandibularis</i>	Bandama	31												
<i>Amphilius atesuensis</i>	Bandama	20												
<i>Amphilius atesuensis</i>	Sénégal	25												

TABLEAU XXVIII (fin).

Espèces	Bassins	Références bibliographiques	Phytoplancton	Pellicules superfielles	Végétation	Zooplancton	Insectes terrestres	Insectes aquatiques	Mollusques	Autre benthos	Détritus végétaux	Crevettes	Poissons	Débris poissons et écailles
Consommateurs secondaires														
<i>Clarias agboyiensis</i>	Mono	26												
<i>Heterobranchius isopterus</i>	Mono	26												
<i>Heterobranchius isopterus</i>	Sénégal	25												
<i>Brachysynodontis batensoda</i>	Lac Tchad	13												
<i>Hemisynodontis membranaceus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Synodontis clarias</i>	Lac Tchad	12												
<i>Synodontis frontosus</i>	8d	6												
<i>Synodontis schall</i>	Lac Tchad	13												
<i>Synodontis schall</i>	Lac Turkana	18												
<i>Synodontis schall</i>	Niger	29												
<i>Synodontis schall</i>	Bandama	20												
<i>Synodontis frontosus</i>	Lac Tchad	10												
<i>Synodontis frontosus</i>	Lac Tchad	30												
<i>Synodontis frontosus</i>	Chari	10												
<i>Synodontis obesus</i>	Mono	26												
<i>Synodontis ocellifer</i>	Sénégal	25												
<i>Synodontis schall</i>	Sénégal	25												
<i>Notobranchius</i>	8d	6												
<i>Aphyosemion geryi</i>	Riv. Guinée	24												
<i>Chromidotilapia guentheri</i>	Bandama	20												
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	Sénégal	25												
<i>Nematogobius maindroni</i>	Sénégal	25												
<i>Ctenopoma petherici</i>	8d	6												
<i>Mastacembelus nigromarginatus</i>	Bandama	20												
<i>Tetraodon lineatus</i>	Lac Tchad	14												
Consommateurs terminaux														
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Ogn R .	1												
<i>Gymnarchus niloticus</i>	Lac Tchad	30												
<i>Hepsetus odoe</i>	Ogn R .	1												
<i>Hydrocynus brevis</i>	Lac Tchad	13												
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Lac Tchad	13												
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Lac Turkana	8												
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Sénégal	25												
<i>Ichthyoborus besse</i>	Lac Tchad	17												
<i>Bagrus bajad</i>	Lac Tchad	13												
<i>Bagrus bajad</i>	Lac Turkana	18												
<i>Bagrus docmac</i>	Lac Turkana	18												
<i>Schilbe niloticus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Schilbe niloticus</i>	R. Mono	26												
<i>Schilbe uranoscopus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Schilbe uranoscopus</i>	Lac Turkana	18												
<i>Schilbe mystus</i>	Sénégal	25												
<i>Malapterurus electricus</i>	Lac Kainji	28												
<i>Parachanna obscura</i>	8d	6												
<i>Parachanna obscura</i>	Sénégal	25												
<i>Lates niloticus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Lates niloticus</i>	Sénégal	25												
<i>Lates longispinis</i>	Lac Turkana	19												
<i>Haplochromis macconneli</i>	Lac Turkana	23												
<i>Hemichromis fasciatus</i>	Ogn R .	1												
<i>Hemichromis fasciatus</i>	Sénégal	25												

Références bibliographiques

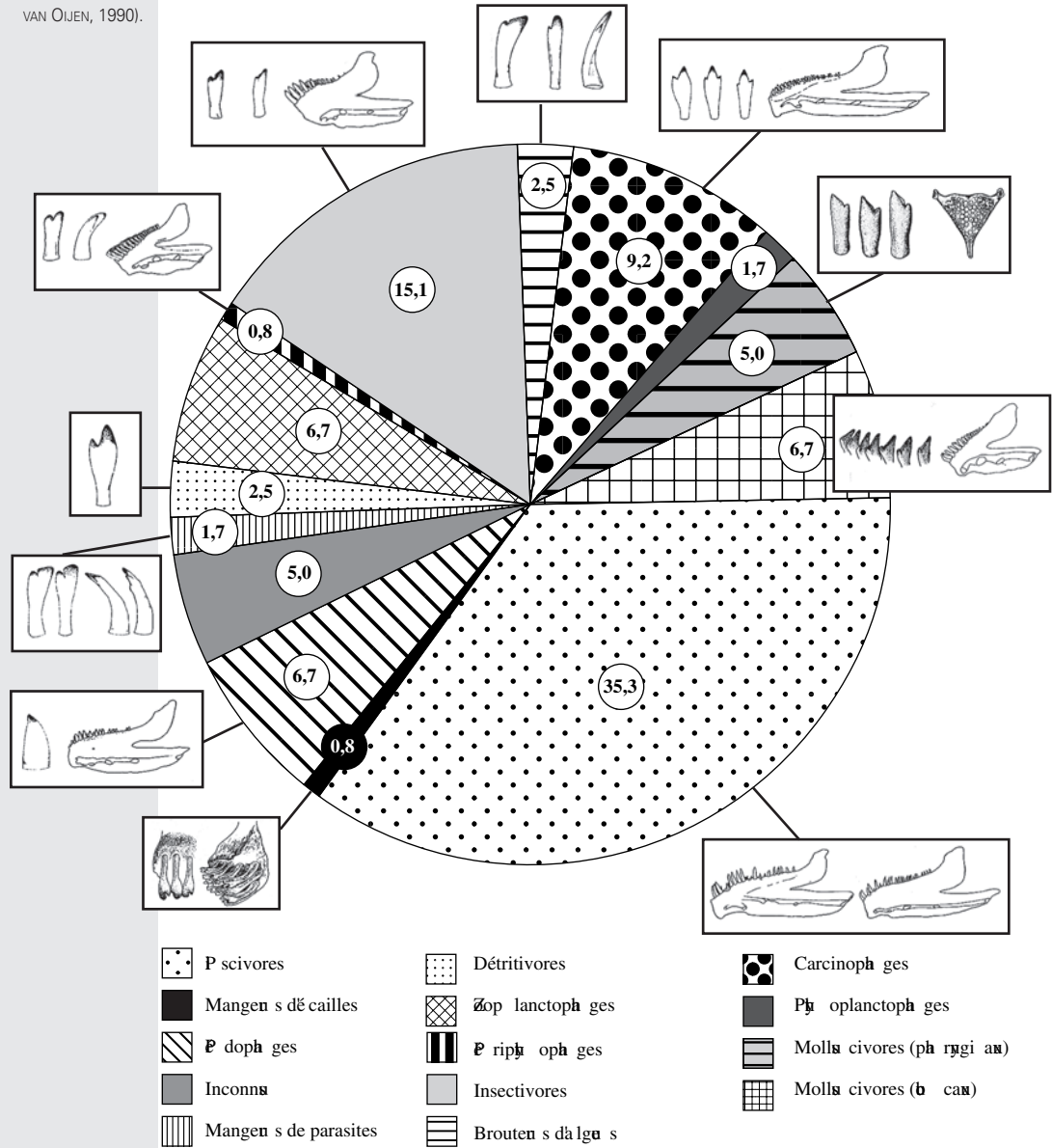
ADEBISI, 1988	1
ARAWANO, 1988	2
DAGET, 1962 a	3
GHAZAÏ <i>et al.</i> , 1991	4
HARBOTT, 1988	5
HICKLEY et BAYLEY, 1988 b	6
HOPSON, 1988	7
HOPSON <i>et al.</i> , 1982	8
HYSLOP, 1988	9
IM, 1977	10
KING, 1988	11
LAUZANNE, 1975 a	12
LAUZANNE, 1976	13
LAUZANNE, 1977	14
LEK, 1979	15
LEK et LEK, 1977	16
LEK et LEK, 1978	17
LOCK, 1988	18
MCLEOD, 1988	19
MÉRONA, <i>non pub.</i>	20
MRAJA, 1988	21
NWADIARO et OKODIE, 1988	22
OGARI, 1988	23
PANDARÉ et ROMAND, 1988	24
PAUGY, 1994	25
PAUGY et BÉNECH, 1988	26
ROBINSON et ROBINSON, 1969	27
SAGUA, 1979	28
THIERO YATABARY, 1988	29
TOBOR, 1972	30
VIDY, 1976	31

FIGURE 70

Proportion des différents groupes trophiques parmi les Haplochrominae du lac Victoria et relations entre les types de régime alimentaire et de dentition (source : WITTE et VAN OIJEN, 1990).

Dans les grands lacs d’Afrique de l’Est, les poissons ont développé de véritables spécialisations trophiques dans le cadre des radiations adaptatives. Il semble que toutes les ressources disponibles soient utilisées par les Cichlidae, certaines étant d’ailleurs utilisées par eux seuls. On est donc amené à distinguer de nombreuses catégories trophiques (WITTE et VAN OIJEN, 1990 ; YAMAOKA, 1991) (fig. 70) :

- ▷ détritivores/phytoplanctonivores consommant des débris benthiques ainsi qu’un mélange d’éléments planctoniques et benthiques ;
- ▷ phytoplanctonivores ;
- ▷ brouteurs d’algues poussant sur les rochers (épilithiques) ou sur les plantes (épiphytiques) ;



- ▶ phytophages consommant les plantes ;
- ▶ molluscivores consommant bivalves et gastéropodes, certains ayant des os pharyngiens extrêmement développés qui leur permettent de broyer les coquilles ;
- ▶ zooplanctonivores ;
- ▶ insectivores ;
- ▶ consommateurs de crevettes et de crabes ;
- ▶ piscivores ;
- ▶ pédophages se nourrissant d'embryons et de larves d'autres espèces ;
- ▶ lépidophages consommant essentiellement les écailles d'autres espèces ;
- ▶ consommateurs de parasites externes...

Adaptations morphologiques aux régimes alimentaires

Si les espèces ont été amenées à occuper des niches écologiques équivalentes dans différents types d'écosystèmes, elles ont théoriquement dû présenter des réponses adaptatives similaires si la pression sélective est identique. En ce qui concerne le régime alimentaire, les scientifiques ont donc émis l'hypothèse qu'il pouvait exister une corrélation entre la morphologie générale des espèces et leur régime alimentaire. En ce qui concerne les poissons africains, les études concernant la relation morphologie et régime alimentaire sont encore peu nombreuses, la plupart ne fournissant jusqu'alors que des descriptions du régime général des taxons étudiés. Toutefois, quelques études montrent qu'il existe effectivement une relation significative entre le régime alimentaire et la morphologie des espèces (WINEMILLER *et al.*, 1995 ; HUGUENY et POUILLY, 1999). Plus précisément, certaines caractéristiques morphologiques semblent être associées à la nature du régime alimentaire. Ce sont par exemple :

- ▶ la grandeur de la bouche et la taille du corps qui caractérisent les piscivores ;
- ▶ la longueur des intestins qui est corrélée au régime détritivore ;
- ▶ l'orientation ou la position de la bouche qui expliquent à la fois les régimes benthique et détritivore.

Des résultats identiques ont été obtenus à partir d'observations effectuées au sein d'une même famille (WINEMILLER *et al.*, 1995) ou au sein d'une communauté composée de différents taxons appartenant à différentes familles (HUGUENY et POUILLY, 1999). Ils semblent donc réfuter l'idée courante selon laquelle les études écomorphologiques ne fournissent des résultats valides que lorsqu'elles sont limitées à des comparaisons entre familles (DOUGLAS et MATTHEWS, 1992).

Plus précisément, nous donnons dans la suite du chapitre des exemples où il existe une corrélation étroite entre le régime alimentaire et différentes caractéristiques morphologiques.

Morphologie de la tête et de la bouche

L'extraordinaire spéciation des Cichlidae des grands lacs africains, unique au monde, est le résultat de comportements et de préférences écologiques spécialisées. La spécialisation morphologique la plus nette concerne les adaptations du crâne pour collecter différentes catégories de proies. C'est au niveau des mâchoires que l'on observe les modifications adaptatives les plus importantes, depuis les mandibules allongées du piscivore *Rhamphochromis* aux robustes mâchoires carrées de *Labeotropheus* qui racle les algues sur les rochers (fig. 71).

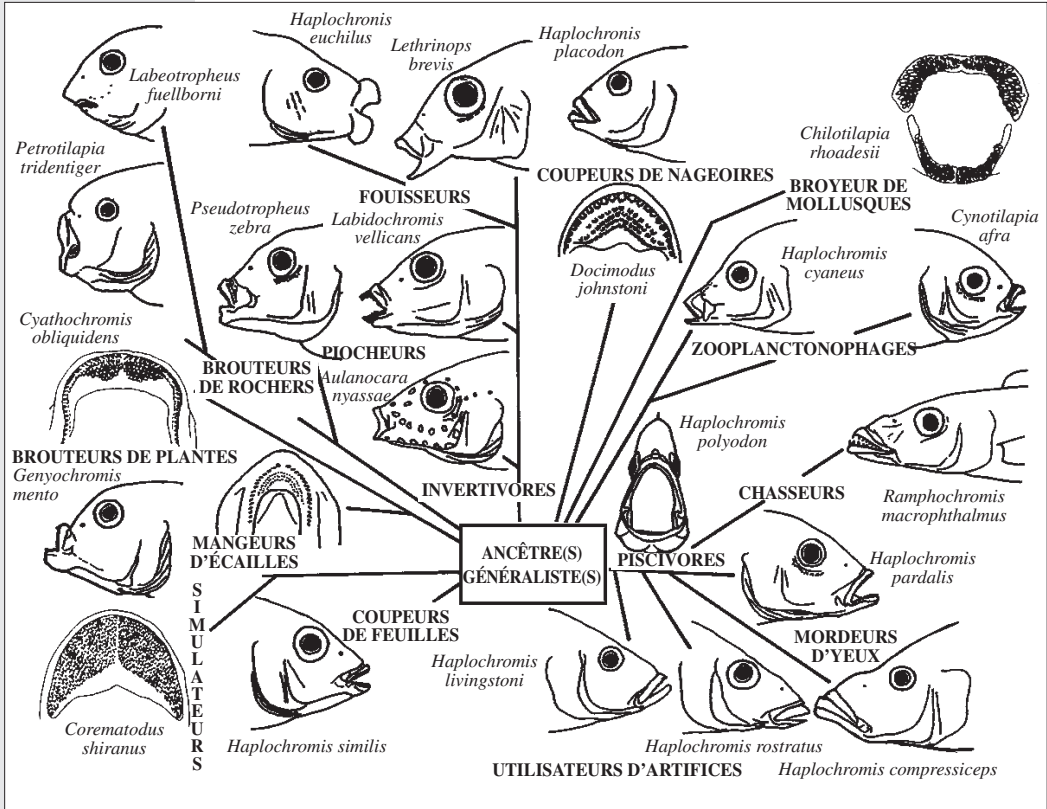


FIGURE 71

Exemple de radiation adaptative (adaptation morphologique de la forme de la bouche) chez quelques Cichlidae du lac Malawi (redessiné d'après FRYER et ILES, 1972).

Chez certaines espèces de Cyprinidae, il y a des adaptations morphologiques au niveau de la bouche. Ainsi, chez *Varicorhinus*, la bouche est infère et les lèvres sont cornées (ou kératinisées) pour racler les algues sur les rochers. Le système buccal complexe des *Labeo* est également une adaptation pour se nourrir d'algues épibenthiques par un mécanisme de succion.

Longueur de l'intestin

Il existe une certaine corrélation entre le type de nourriture et la longueur relative de l'intestin par rapport à la longueur du corps. Les poissons ichtyophages comme *Lates* ou *Hydrocynus* ont en général un estomac large et un intestin court, alors que les poissons limivores et phytophages n'ont pas d'estomac et possèdent des intestins beaucoup plus longs que le corps (tabl. XXIX). Mais, de manière générale, les poissons omnivores, zooplanctonivores ou invertivores ont des intestins assez courts, faisant en général moins de trois fois la longueur du corps, et il ne semble pas y avoir de relations significatives entre ces régimes et la longueur de l'intestin (PAUGY, 1994).

Organes électriques

Il existe des adaptations très particulières comme celles du poisson électrique *Malapterurus electricus*, poisson piscivore, qui utilise son organe électrique afin d'envoyer de fortes décharges (environ 400 volts) qui paralysent les proies qu'il capture. Ce qui explique que ce soit un prédateur très efficace de petits poissons (SAGUA, 1979).

L'ORGANE ÉLECTRIQUE DES *MALAPTERURUS*
(SOURCE : FRESSARD, 1958)

Les *Malapterurus* africains sont capables, comme près de 250 espèces de poissons marins et dulçaquicoles, d'envoyer un courant électrique dans l'espace conducteur environnant. La force de la décharge électrique produite par les *Malapterurus* fait un usage constant et coordonné de sa décharge dans son comportement alimentaire. Ainsi, mis en présence d'une proie, le *Malapterurus* qui n'avait fourni

jusqu'alors aucune décharge en donna 110 en l'espace de deux heures. Dans ces conditions, les petits poissons finissent par être rendus inertes, voire asphyxiés par arrêt de leur respiration. Par la suite, le prédateur vient souvent toucher sa proie avec l'extrémité antérieure de son organe, en même temps qu'il incurve son corps du même côté comme pour former une boucle de courant d'efficacité maximale. Puis, ayant rejeté et rattrapé plusieurs fois sa victime, il l'avale, continuant pendant ce temps d'émettre quelques trains de décharges. Finalement, lorsque l'animal est rassasié, plus aucun stimulus, même provoqué, ne paraît capable de le faire réagir et plus aucune réponse électrique n'est décelable.

Espèce	Nom commun	Habitat	Puissance de la décharge (V)
<i>Raja undulata</i>	Raie	Marin	4
<i>Torpedo marmorata</i>	Torpille	Marin	45
<i>Torpedo californica</i>	Torpille	Marin	50
<i>Uranoscopus scaber</i>		Marin	0,2-0,4
<i>Astroscopus</i> spp.		Estuarien	5-50
<i>Apteronotus albifrons</i>		Continental	0,0003-0,001
<i>Electrophorus electricus</i>	Gymnote	Continental	115 (200 mm)
<i>Electrophorus electricus</i>	Gymnote	Continental	500 (1 000 mm)
<i>Gymnarchus electricus</i>	Gymnarque	Continental	3-7
<i>Malapterurus electricus</i>	Malapterure	Continental	30 (50 mm)
<i>Malapterurus electricus</i>	Malapterure	Continental	350 (500 mm)
Mormyres	Mormyre	Continental	0,1
<i>Mormyrus kannume</i>	Mormyre	Continental	2

(Sources : FRESSARD, 1958 ; KRAMER, 1990 ; MÖLLER, 1995)

Forme du corps et types d'alimentation

Les modes d'alimentation ont une forte influence sur la morphologie, notamment sur la position et la forme de la bouche.

WEBB (1984) a étudié les relations entre la morphologie de la locomotion et la niche alimentaire et a reconnu trois grandes catégories de mécanismes locomoteurs (fig. 72).

► Ceux qui tirent parti d'une nourriture dispersée dans l'espace et qui doivent se mouvoir rapidement pour exploiter le plus grand volume au moindre coût. Ce sont des macrophages et des filtreurs qui possèdent, en particulier, un corps fusiforme, un pédoncule caudal étroit, une queue généralement très échancrée. L'exemple type pour les poissons africains est *Alestes baremoze* qui filtre le zooplancton en milieu lacustre (LAUZANNE, 1970) et est un excellent nageur capable d'effectuer des migrations sur de longues distances.

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XXIX

Longueur relative de l'intestin et régime alimentaire dominant
chez quelques espèces de poissons africains (d'après PAUGY, 1994).
LI ; longueur de l'intestin ; LS : longueur standard.

Espèces	Guildes	LI/LS	Espèces	Guildes	LI/LS
Notopteridae			<i>Garra dembensis</i>	Micro/macrophyt.	4,50
<i>Papyrocranus afer</i>	Omnivore	0,18	<i>Labeo horie</i>	Limivore	16,75
Mormyridae			<i>Labeo lineatus</i>	Limivore	16,10
<i>Brienomyrus brachyistius</i>	Invertivore	0,45	<i>Labeo niloticus</i>	Limivore	16,90
<i>Hyperopisus bebe</i>	Invertivore	0,67	<i>Labeo parvus</i>	Limivore	10,00
<i>Marcusenius mento</i>	Invertivore	0,55	<i>Labeo roseopunctatus</i>	Limivore	13,39
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Invertivore	0,74	<i>Labeo senegalensis</i>	Limivore	13,36
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Invertivore	0,46	<i>Labeo variegatus</i>	Limivore	17,00
<i>Mormyrus rume</i>	Invertivore	0,78	<i>Leptocypris modestus</i>	Invertivore	0,93
<i>Petrocephalus bovei</i>	Invertivore	0,68	<i>Leptocypris niloticus</i>	Invertivore	0,52
Alestidae			<i>Opsaridium chrystyi</i>	Invertivore	0,73
<i>Alestes baremoze</i>	Omnivore	0,89	<i>Raiamas moorei</i>	Invertivore	0,73
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Omnivore	1,16	<i>Raiamas steindachneri</i>	Invertivore	0,32
<i>Brycinus nurse</i>	Omnivore	1,31	Claroteidae		
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Ichtyophage	0,85	<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Invertivore	0,88
<i>Hydrocynus vittatus</i>	Ichtyophage	1,06	<i>Chrysichthys auratus</i>	Invertivore	1,98
Distichodontidae			Schilbeidae		
<i>Distichodus engycephalus</i>	Micro/macrophyt.	4,71	<i>Schilbe mystus</i>	Omnivore	0,86
<i>Distichodus niloticus</i>	Micro/macrophyt.	2,77	Amphiliidae		
<i>Distichodus rostratus</i>	Micro/macrophyt.	2,79	<i>Amphilius atesuensis</i>	Invertivore	0,51
<i>Hemistichodus mesmaekersi</i>	Invertivore	0,42	Clariidae		
<i>Hemistichodus vaillanti</i>	Invertivore	0,37	<i>Clarias anguillaris</i>	Omnivore	0,86
<i>Ichthyoborus besse</i>	Ichtyophage	1,10	<i>Heterobranchius isopterus</i>	Omnivore	1,32
<i>Nannocharax fasciatus</i>	Invertivore	0,43	Mochokidae		
<i>Nannocharax lineomaculatus</i>	Invertivore	0,37	<i>Synodontis ocellifer</i>	Invertivore	2,18
<i>Nannocharax occidentalis</i>	Invertivore	0,34	<i>Synodontis schall</i>	Invertivore	1,96
<i>Nannocharax ansorgii</i>	Invertivore	0,52	Channidae		
<i>Paradistichodus dimidiatus</i>	Micro/macrophyt.	1,83	<i>Parachanna obscura</i>	Ichtyophage	0,55
<i>Xenocharax spilurus</i>	Omnivore	1,83	Centropomidae		
Citharinidae			<i>Lates niloticus</i>	Ichtyophage	0,52
<i>Citharidium ansorgii</i>	Micro/macrophyt.	5,67	Cichlidae		
<i>Citharinops distichoides</i>	Micro/macrophyt.	4,48	<i>Chromidotilapia guntheri</i>	Omnivore	3,01
<i>Citharinus citharus</i>	Micro/macrophyt.	6,13	<i>Haplochromis adolphifrederici</i>	Invertivore	1,68
<i>Citharinus congicus</i>	Micro/macrophyt.	4,40	<i>Haplochromis astatodon</i>	Micro/macrophyt.	2,84
<i>Citharinus eburneensis</i>	Micro/macrophyt.	7,00	<i>Haplochromis gracilor</i>	Omnivore	1,56
<i>Citharinus gibbosus</i>	Micro/macrophyt.	5,29	<i>Haplochromis graueri</i>	Invertivore	1,92
<i>Citharinus latus</i>	Micro/macrophyt.	6,78	<i>Haplochromis kamiranzovu</i>	Micro/macrophyt.	3,05
<i>Citharinus macrolepis</i>	Micro/macrophyt.	4,46	<i>Haplochromis nigroides</i>	Omnivore	1,88
Cyprinidae			<i>Haplochromis olivaceus</i>	Micro/macrophyt.	3,32
<i>Raiamas senegalensis</i>	Invertivore	0,38	<i>Haplochromis paucidens</i>	Invertivore	1,42
<i>Acapoeta tanganicae</i>	Micro/macrophyt.	5,00	<i>Haplochromis scheffersi</i>	Omnivore	1,72
<i>Barbus anoplus</i>	Omnivore	0,80	<i>Hemichromis fasciatus</i>	Ichtyophage	0,78
<i>Barbus macrops</i>	Omnivore	0,82	<i>Oreochromis mossambicus</i>	Micro/macrophyt.	6,80
<i>Barbus sacratus</i>	Omnivore	1,63	<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Micro/macrophyt.	6,54
<i>Chelaethiops elongatus</i>	Zooplancophage	0,75	<i>Tilapia zillii</i>	Micro/macrophyt.	5,03
<i>Chelaethiops minutus</i>	Zooplancophage	0,70	Gobiidae		
<i>Coptostomobarbus wittei</i>	Zooplancophage	0,80	<i>Nematogobius maindroni</i>	Invertivore	0,37
<i>Garra congoensis</i>	Micro/macrophyt.	4,50			

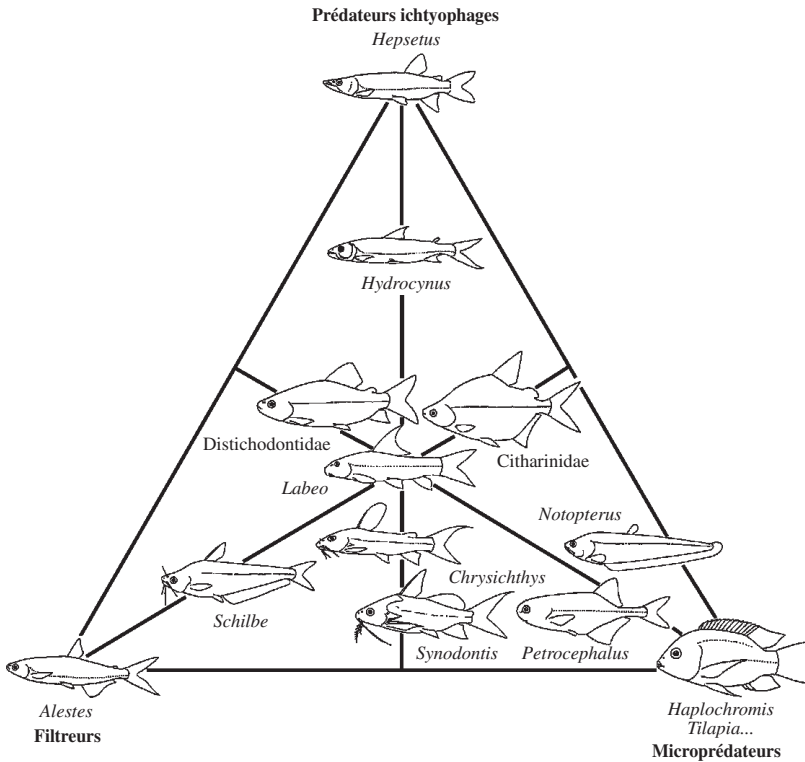


FIGURE 72

Diagramme ternaire « fonction-morphologie » représentant les différents types de nage des poissons. Les sommets du triangle correspondent à trois grands modes d'acquisition de la nourriture ; plus on se rapproche du centre, plus les espèces sont généralistes (adapté d'après WEBB, 1984).

► Ceux qui exploitent une nourriture très vagile. Il faut capturer la proie avant qu'elle ne gagne un abri et donc être capable d'accélération rapide. L'exemple typique est *Hepsetus odoe* dont le corps flexible et la dorsale très reculée lui permettent des déplacements très brefs mais fulgurants. C'est également le cas d'*Hydrocynus forskalii*. Ces espèces sont des prédateurs ichtyophages au stade adulte.

► Ceux qui recherchent les proies cachées dans les anfractuosités ou distribuées sur le fond, et qui ont à manœuvrer dans des espaces réduits. Ce sont les nageoires médianes et les nageoires paires qui assurent la meilleure aptitude à manœuvrer. Beaucoup de Cichlidae présentent ces caractéristiques, ainsi que les Mormyridae qui recherchent les larves d'insectes benthiques, les Notoptéridae...

On ne peut pas combiner chez un poisson toutes les caractéristiques optimales lui permettant d'utiliser, à son gré, les différents types de nage. Ainsi, celle qui assure une meilleure habileté à manœuvrer n'est pas compatible avec celle qui permet une accélération rapide, par exemple. Les poissons qui appartiennent à ces trois types caractéristiques de locomotion spécialisée n'exploitent pas toutes les ressources disponibles et ne représentent qu'une petite partie des espèces.

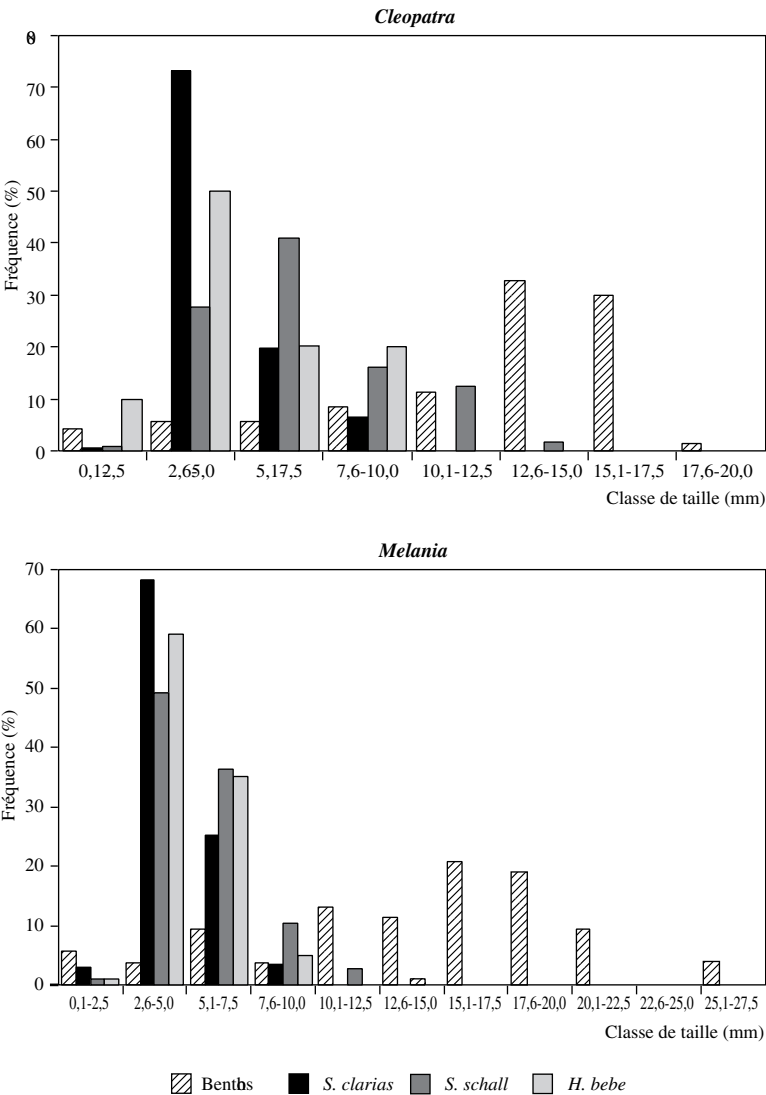
Il existe également une autre catégorie, celle des individus à locomotion généraliste qui utilisent les particules de taille intermédiaire ou petite. Les adaptations locomotrices pour la capture de la nourriture sont moins importantes pour ces généralistes, mais d'autres adaptations, comme la succion ou l'existence de mâchoires protractiles, sont alors plus développées.

La sélection des proies

La meilleure proie pour un prédateur est théoriquement celle qui, dans un contexte donné, lui apporte le maximum d'énergie pour un coût de capture minimal.

Les poissons zooplanctonivores ont deux modes d'alimentation différents (LAZZARO, 1987) :

FIGURE 73
Comparaison
de la distribution
de tailles
de deux espèces
de mollusques
benthiques
du lac Tchad
(*Cleopatra bulimoides* et
Melania tuberculata),
dans le benthos
et dans les contenus
stomacaux de trois
espèces de poissons
malacophages
(*Synodontis clarias*,
S. schall et
Hyperopisus bebe)
(d'après LAUZANNE,
1975 a).



- ▮ les mangeurs de particules attaquent et ingèrent des proies individuelles qui sont sélectionnées visuellement ;
- ▮ les filtreurs ne détectent pas individuellement les proies mais retiennent le plancton sur leurs filtres branchiaux. Ils sélectionnent donc leurs proies de manière passive, et l'efficacité de la filtration dépend, en grande partie, de la structure du filtre branchial et de la taille des particules.

Chez les prédateurs visuels, le problème de la sélection des proies a été assez bien étudié. Pour essayer de mettre en évidence les préférences alimentaires, on a utilisé l'indice d'électivité (E) qui a pour but de comparer le pourcentage (p_i) des proies (i) présentes dans le milieu au pourcentage (n_i) de la même proie retrouvée dans le bol alimentaire. Bien qu'imparfait, car fréquemment biaisé, l'indice d'Ivlev est le plus souvent employé. Il s'exprime par la relation

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$$
, varie de -1 à $+1$, et permet donc de déterminer si une proie est consommée ou non en fonction de son abondance dans le milieu.

Chez les filtreurs comme *Brachysynodontis batensoda*, dans le lac Tchad, la plus petite proie capturée mesure $80 \mu\text{m}$, mais la proportion de rotifères et nauplii retenue par le filtre branchial augmente progressivement en fonction de la taille jusqu'à $260 \mu\text{m}$. La sélection des plus grands crustacés planctoniques dépend essentiellement de leur capacité à échapper au prédateur. À cet égard, le gros cladocère *Moina micrura*, peu mobile, est facilement capturé alors que les diptomides, beaucoup plus vagiles, ne le sont presque pas (GRAS *et al.*, 1981). En revanche, les grands adultes d'*Alestes baremoze* ne retiennent pas les petits nauplii ou rotifères sur leurs filtres branchiaux, mais seulement les particules supérieures à $400 \mu\text{m}$, et au-dessus de $880 \mu\text{m}$ tous les éléments planctoniques sont retenus (LAUZANNE, 1970). Ces deux espèces de poissons zooplanctonivores ont donc des comportements différents et ne consomment pas le même type de proies dans le milieu où ils vivent en sympatrie.

On a pu également montrer que la diminution de la proportion des crevettes *Caridina nilotica* dans les contenus stomacaux des *Lates niloticus* du lac Victoria était en partie la conséquence de l'augmentation de l'espacement entre les branchies au fur et à mesure que le poisson grandit (HUGHES, 1992). En effet, au-delà de 70 cm LT , l'espacement est trop important par rapport à la taille des crevettes pour que ces dernières soient retenues par le filtre branchial.

Les poissons benthiques peuvent également exercer une pression sélective sur les proies. Ainsi, trois espèces benthophages du lac Tchad, *Synodontis clarias*, *S. schall* et *Hyperopisus bebe*, consomment essentiellement des mollusques immatures de petite taille, comme le montre la comparaison des fréquences de taille des mollusques dans le benthos et dans le bol alimentaire des poissons prédateurs (fig. 73) (LAUZANNE, 1975 a).

Toujours dans le lac Tchad, *Tetraodon lineatus* jusqu'à 50 mm LS consomme essentiellement des microcrustacés et des larves d'insectes puis, jusqu'à 125 mm LS , des mollusques pulmonés, de taille plus importante, habitant les herbiers (*Gabbia* sp., *Anisus* sp., *Bulinus* spp.). Au-delà de 200 mm LS , *T. lineatus* ne consomme plus que des mollusques benthiques aux coquilles plus épaisses (*Bellamya unicolor*, *Melania tuberculata*, *Corbicula africana*) (LAUZANNE, 1977) (fig. 74).

NOTE 1

Une valeur 1 indique une forte sélection sur l'espèce proie, c'est-à-dire qu'une proie rare dans le milieu est trouvée en abondance dans l'estomac du poisson.

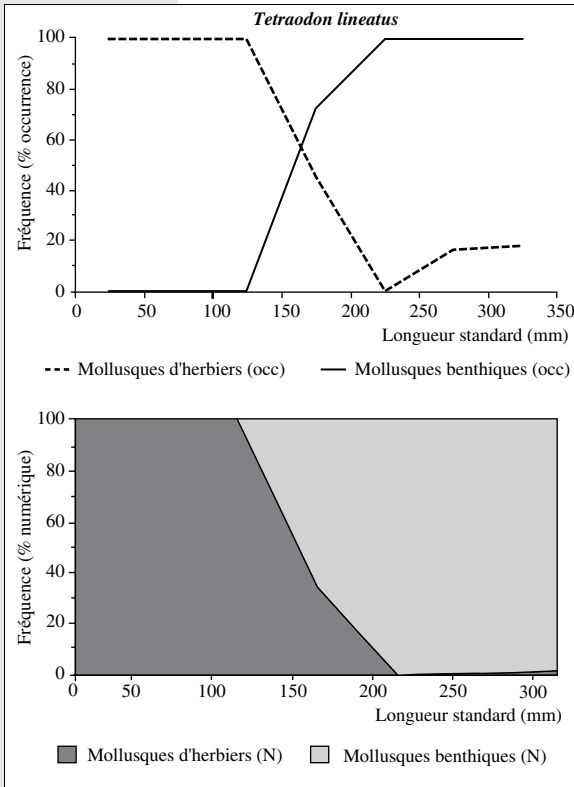


FIGURE 74

Changement de régime alimentaire de *Tetraodon lineatus* en fonction de la taille du poisson (d'après LAUZANNE, 1977).

Un comportement similaire a été observé chez le poisson de lagune *Trachinotus teraia* (TRÉBAOL, 1991). Jusqu'à 125 mm LS, il se nourrit de larves de Clupeidae et de jeunes crevettes, alors que les grands individus consomment essentiellement des bivalves *Corbula trigona* en lagune Ébrié.

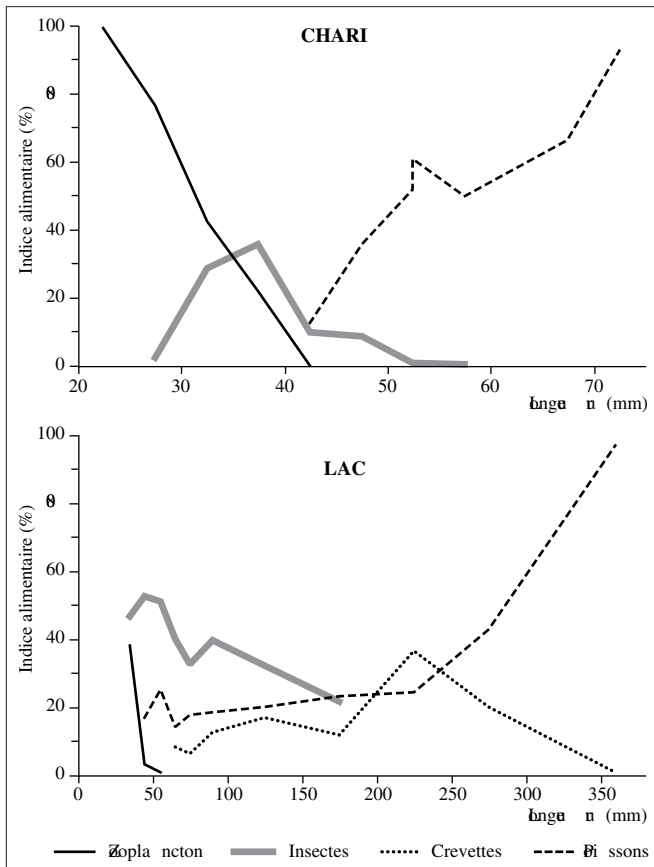
L'impact de la prédation sélective sur la dynamique des populations naturelles planctoniques ou benthiques peut donc être important.

Changements du régime alimentaire au cours du développement

Les poissons changent beaucoup en taille et en poids au cours de leur développement, et leurs besoins nutritionnels ainsi que leur comportement alimentaire varient également. Plusieurs travaux sur les poissons africains ont mis en évidence ces changements ontogéniques. Nous avons déjà parlé du cas de *Tetraodon lineatus*.

Des exemples existent aussi chez les espèces ichthyophages. Ainsi, chez *Hydrocynus forskalii*, dans le Chari, les juvéniles jusqu'à 30 mm de longueur sont strictement zooplanctonivores. Entre 30 et 45 mm, ils consomment à la fois du zooplancton et des insectes. Au-dessus de 50 mm, ils deviennent franchement piscivores. Dans l'archipel sud-est du lac Tchad, cette disposition zooplanctophage, puis insectivore et enfin ichthyophage existe également, mais la transition se fait, semble-t-il, à des tailles supérieures (LAUZANNE, 1975b) (fig. 75).

Des changements dans le régime alimentaire au cours de la croissance ont également été observés chez les Cichlidae. Ainsi, chez *Docimodus evelynae* du lac Malawi, les jeunes individus en dessous de 50 mm LS se nourrissent des champignons qu'ils prélèvent sur les autres Cichlidae. De 50 à 70-80 mm LS,

**FIGURE 75**

Évolution du régime alimentaire (indice alimentaire) d'*Hydrocynus forskalii* en fonction de la taille dans le Chari et le lac Tchad (d'après LAUZANNE, 1975 b).

ils se nourrissent de plancton, d'insectes et d'algues épiphytes. Au-delà de 80 mm, leur dentition change et ils se nourrissent alors d'écailles, de nageoires et de la peau d'autres poissons. En outre, *D. evelynae* migre en profondeur au fur et à mesure de sa croissance, de telle sorte que les Cichlidae qu'ils nettoient de leurs champignons dans les eaux peu profondes ne sont pas les mêmes que ceux qui leur servent de proie une fois adultes (RIBBINK, 1990).

Relation entre taille des prédateurs et taille des proies

Pour beaucoup de poissons, il y a une taille des proies qui réduit le coût de la capture, en fournissant un maximum d'énergie au prédateur. Ce type de relation a été surtout étudié pour des poissons piscivores, qui sont à cet égard les plus éclectiques. On observe généralement que la taille relative des proies (taille des proies rapportée à celle du prédateur) est plus importante chez les prédateurs de petite et de grande taille. La relation se présente donc sous la forme d'une courbe en U.

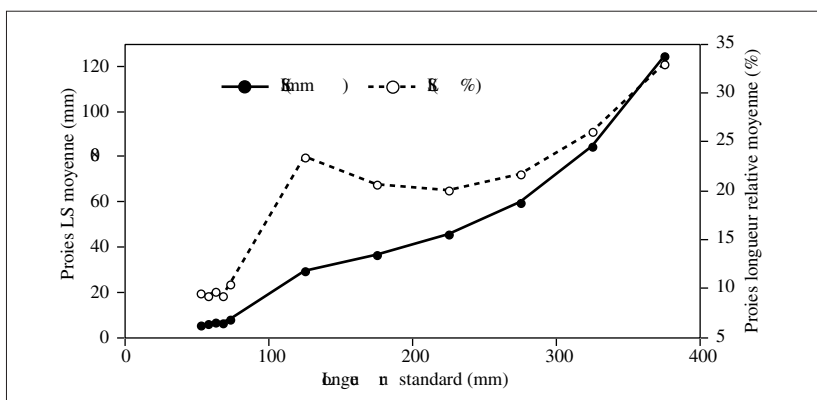
HOPSON (1972) a pu montrer que les jeunes *Lates niloticus* (30-40 mm LT) sont capables de manger des proies qui atteignent approximativement le tiers de leur taille. Pour des tailles plus importantes (30-80 cm LT), la taille relative des

proies ne dépasse pas 6 à 10 %, mais, au-delà de 85 cm LT, crevettes et petits Characidae disparaissent des contenus stomacaux alors que d'autres espèces de poissons apparaissent et que la taille relative des proies augmente pour atteindre environ 20 %.

Chez *Hydrocynus forskalii*, la taille relative des proies est d'un peu plus de 10 % pour les individus de 50-75 mm LS qui mangent des invertébrés. Mais elle varie ensuite d'environ 20 % à près de 33 % pour les individus compris entre 100 et 400 mm LS (LAUZANNE, 1975 b) (fig. 76). Chez *Ichthyborus besse*, un prédateur de dimension plus modeste, la taille relative des proies varie entre 20 et 30 % pour les individus inférieurs à 100 mm LS et de 30 à 40 % pour les individus de taille supérieure, des valeurs de 50 % ayant même été observées (LEK et LEK, 1978).

FIGURE 76

Hydrocynus forskalii:
relations entre
les tailles moyenne
et relative des proies
et celle
des prédateurs
(d'après LAUZANNE,
1975 b)



Variabilité des régimes alimentaires

On a observé que les régimes alimentaires d'une même espèce de poisson pouvaient varier assez considérablement selon la saison ou selon les milieux dans lesquels elle se trouve. Il semblerait en effet que les poissons soient capables d'élargir leurs préférences alimentaires en fonction de la plus ou moins grande disponibilité des proies qu'ils consomment habituellement. Autrement dit, en période de disette, ils sont moins exigeants quant à la qualité de la nourriture.

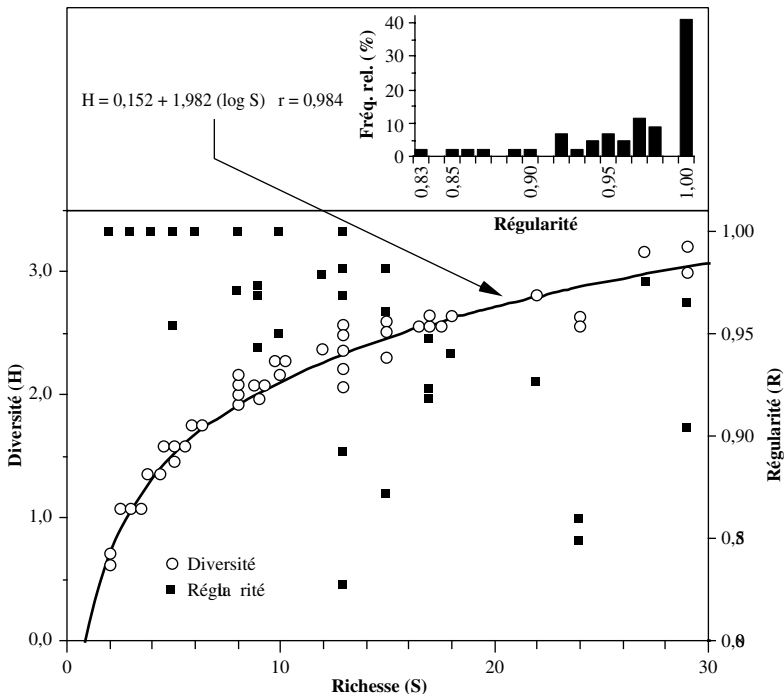
Brachysynodontis batensoda, par exemple, peut modifier ses habitudes alimentaires et son comportement selon les ressources disponibles. Dans le lac Tchad avant la sécheresse, il filtre le zooplancton qu'il consomme (LAUZANNE, 1972 ; TOBOR, 1972), mais il a un régime détritivore dans le Chari (BLACHE *et al.*, 1964) ou le Niger (DAGET, 1954). Quand la nourriture est composée de zooplancton et d'organismes flottants, *B. batensoda* nage sur le dos et filtre l'eau. Au contraire, lorsque la nourriture est principalement à base de détritus benthiques, le poisson nage en position ventrale et filtre le sédiment. Pendant la période d'assèchement du lac Tchad, *B. batensoda* présentait alternativement ces deux modes de comportement (IM, 1977).

Alestes baremoze est également un zooplanctonivore dans les lacs Tchad (LAUZANNE, 1976) et Turkana (HOPSON, 1982). Dans les cours d'eau, le zoo-

plancton est rare. Il devient en partie phytophage dans le Chari ainsi que dans le Niger où il consomme également des larves d'insectes (DAGET, 1952) ; dans les rivières de Côte d'Ivoire, les insectes aquatiques et les invertébrés terrestres constituent l'essentiel de sa nourriture (PAUGY, 1978).

Plus généralement, de nombreuses espèces adaptent leur régime en fonction des contraintes du milieu. Ainsi, pour des échantillons provenant de différentes mares d'un cours d'eau temporaire du Mali, il a été montré que, pour la majorité des espèces, les affinités de régime sont plus importantes à l'intérieur d'un même prélèvement qu'entre espèces identiques provenant d'échantillons différents (PAUGY, 1994). Cela signifie que, pour survivre dans des conditions parfois extrêmes, les espèces adaptent, dans certaines limites, leur régime aux ressources dominantes disponibles. On peut ainsi montrer que face à une faible diversité de la nourriture, liée également à une moindre quantité, les espèces utilisent la ressource la plus abondante, et à l'inverse, lorsque les proies deviennent plus nombreuses, les poissons s'alimentent à partir d'un nombre de taxons proies plus important. Autrement dit, la diversité de l'alimentation tributaire de la richesse des proies ingérées est vraisemblablement dépendante des proies disponibles dans le milieu (fig. 77).

Il existe une abondante littérature sur le degré de spécialisation trophique des Cichlidae endémiques des lacs d'Afrique de l'Est. Il semble que la plupart des espèces ont la capacité de consommer une gamme beaucoup plus étendue de nourriture que ne le laisse supposer, *a priori*, leur spécialisation morphologique.


FIGURE 77

Poissons du Baoulé (haut bassin du Sénégal au Mali) : relation entre la diversité (H : indice de Shannon) ou la régularité de l'alimentation (R : rapport entre la diversité de l'échantillon et la diversité maximale théorique pour le même nombre de taxons ; parfois appelé également *équitabilité*) et la richesse (S : nombre de proies) en proies ingérées (d'après PAUGY, 1994).

TABLEAU XXX

Rythmes d'activité alimentaire pour quelques espèces de poissons africains (d'après LÉVÊQUE, 1997 a).

Espèces	Bassins	Sources	Activité
Alimentation diurne			
<i>Alestes baremoze</i>	L. Tchad	LAUZANNE, 1977	Maximum de remplissage de l'estomac l'après-midi
<i>Alestes baremoze</i>	L. Turkana	HOPSON, 1982	Se nourrit surtout le jour
<i>Brycinus leuciscus</i>	Niger	GHAZAI <i>et al.</i> , 1991	Essentiellement le jour, mais moins lors de la pleine lune
<i>Hydrocynus forskalii</i>	L. Turkana	HOPSON <i>et al.</i> , 1982	Se nourrit de jour, maximum dans l'après-midi
<i>Labeo parvus</i>	Bandama	MÉRONA, non publié	Se nourrit de jour, arrête de se nourrir la nuit et reprend à l'aube
<i>Lates longispinis</i>	L. Turkana	MCLEOD, 1982	Pas d'alimentation entre le crépuscule et minuit, estomac plein l'après-midi
<i>Oreochromis niloticus</i>	L. Turkana	HARBOTT, 1982	Se nourrit de jour, rythme bien marqué
<i>Oreochromis niloticus</i>	L. George	MORIARTY, 1973	Se nourrit de jour, rythme bien marqué
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	L. Tchad	LAUZANNE, 1977	Se nourrit de jour
<i>Trachinotus teraia</i>	Lag. Ébrié	TRÉBAOL, 1991	Se nourrit de jour
Alimentation nocturne			
<i>Bagrus bajad</i>	L. Turkana	LOCK, 1982	Remplissage maximal de l'estomac la nuit mais alimentation aussi le jour
<i>Brachysynod. batensoda</i>	L. Tchad	LAUZANNE, 1977	Activité alimentaire nocturne
<i>Hydrocynus brevis</i>	L. Kivu	LOSSEAU-HOEBEKE, 1992	Se nourrit d'haplochromines la nuit et se cache dans les rochers durant le jour
<i>Malapterurus electricus</i>	R. Niger ?	BELBENOIT <i>et al.</i> , 1979	Période maximale de chasse et d'alimentation entre 4-5 h après le crépuscule
<i>Schilbe uranoscopus</i>	L. Turkana	LOCK, 1982	Remplissage maximal de l'estomac au crépuscule et au début de la nuit
<i>Syndontis schall</i>	L. Turkana	LOCK, 1982	Estomac rempli au maximum à l'aube et le matin, un peu l'après-midi
Alimentation diurne et nocturne			
<i>Aphyosemion geryi</i>	Guinée	PANDARÉ et ROMAND, 1989	Se nourrit de jour comme de nuit

En fait, beaucoup de Cichlidae du Malawi sont capables d'utiliser une ressource ou une autre, selon sa disponibilité, et sont assez opportunistes (RIBBINK, 1990). Des espèces qui broutent habituellement la couverture biologique des rochers peuvent évoluer vers une nourriture planctonique, et même consommer des œufs ou des larves d'autres espèces. Contrairement à un certain nombre d'idées reçues, la spécialisation trophique de ces Cichlidae ne limiterait pas leur spectre alimentaire, mais leur donnerait un avantage compétitif pour exploiter certains types de nourriture, notamment en période de pénurie, sachant qu'ils sont capables à tout moment de revenir à un régime plus généraliste ou opportuniste (WITTE, 1984).

D'autres groupes ont également développé cette faculté de se partager les ressources en « adaptant » leur morphologie. On peut ainsi citer l'essaim d'espèces des *Barbus* (Cyprinidae) du lac Tana où chacune des 14 espèces étudiées a développé une stratégie alimentaire particulière interdisant ainsi la compétition interspécifique. L'étude morphologique effectuée sur ces 14 espèces a d'ailleurs permis de mettre au point un modèle prédictif alimentaire (FFM : *Food-Fish Model*) dont les résultats concordent bien avec la réalité biologique observée à partir des contenus stomacaux des différents *Barbus* (SIBBING et NAGELKERKE, 2001).

Rythmes alimentaires

Beaucoup d'espèces possèdent un rythme journalier d'activité lié à l'alimentation. Elles se nourrissent habituellement le jour ou la nuit, avec parfois une préférence pour l'aube ou le crépuscule (tabl. XXX).

La plupart des activités alimentaires impliquent des mouvements d'un lieu de repos vers des zones d'alimentation, et les rythmes journaliers peuvent être liés aux rythmes des proies elles-mêmes. On a suggéré par exemple que les migrations verticales des Haplochrominae du lac Victoria étaient la conséquence des migrations des larves de *Chaoborus* qui passent la journée sur les fonds vaseux et migrent en surface la nuit pour se nourrir de zooplancton (WITTE, 1984).

De même, dans le lac Kariba, on a pu montrer que les migrations verticales du Clupeidae *Limnothrissa miodon* étaient liées à celles du Cladocère *Bosmina longirostris* dont il se nourrit principalement et qui vient en surface la nuit pour brouter le phytoplancton (BEGG, 1976).

Chez certaines espèces détectant leur proie visuellement, il peut exister une influence de la phase lunaire sur le rythme alimentaire circadien. Ainsi, chez *Brycinus leuciscus* qui se nourrit surtout durant la journée, cette activité tend à se limiter durant les phases de pleine lune, sans que pour cela l'alimentation ait une importance nocturne. En fait, il semble qu'il s'agit d'une diminution de l'activité alimentaire diurne due vraisemblablement au gréganisme préparant la phase migratoire qui suit cette phase lunaire (GHAZĀI *et al.*, 1991)..

Les chaînes et les réseaux trophiques

On peut illustrer les réseaux trophiques par des diagrammes montrant comment les différentes espèces d'une communauté interagissent dans leurs relations trophiques. Ce sont des caricatures de la nature, comme l'indique PIMM (1982), qui décrivent de manière simplifiée qui mange qui. Pour COHEN (1989), si une communauté est comparable à une ville, un réseau trophique est comme un plan de la ville qui montre quelles routes emprunte le trafic et où il peut aller.

Une chaîne trophique décrit le transfert d'énergie entre différents niveaux trophiques, qui vont des producteurs (la végétation, par exemple) aux consommateurs terminaux. Les transferts d'énergie sont soumis aux lois de la thermodynamique, c'est-à-dire qu'à chaque niveau trophique une part considérable de l'énergie est dissipée sous forme de chaleur. Les chaînes trophiques sont en général courtes et ne dépassent pas quatre à cinq niveaux trophiques.

Dans les milieux aquatiques, on distingue schématiquement deux grands types de chaîne trophique selon que la source d'énergie principale est représentée par les producteurs primaires ou les détritus :

- chaîne végétale : dans les lacs, par exemple, les chaînes trophiques de la zone pélagique partent de la production du phytoplancton ;
- chaîne détritique : au contraire, dans la zone benthique, les chaînes trophiques tirent leur origine du matériel organique, vivant ou mort, qui sédimente du milieu pélagique ou qui est d'origine allochtone.

Dans les rivières de petite taille, ce sont essentiellement les apports allochtones (retombées de feuilles ou d'insectes terrestres, par exemple) qui constituent la base des chaînes trophiques. Au contraire, dans les grands fleuves au cours plus lent, la production primaire d'origine autochtone est plus importante.

Communautés à dominante phytoplanctonivore

Les chaînes les plus courtes sont bien évidemment constituées par les poissons qui se nourrissent directement de phytoplancton. Cependant, BOWEN (1988) a souligné que la majorité des poissons africains ne consommait pas directement du matériel végétal, mais utilisait de préférence du zooplancton ou des invertébrés benthiques. Les véritables consommateurs primaires appartiennent à quelques genres seulement : *Labeo*, *Citharinus*, *Distichodus*, *Tilapia*, *Oreochromis* et *Sarotherodon*, c'est-à-dire moins de 7 % des espèces.

Dans le lac Magadi, l'espèce endémique *Tilapia grahami* se nourrit de cyanophycées. Cette espèce a été introduite dans les années 1950 dans le lac Nakuru qui était dépourvu de poissons indigènes. Elle s'est abondamment développée en exploitant les grandes biomasses de la cyanophycée *Spirulina platensis* qui constituent 95 % du régime alimentaire.

Dans le lac George où le phytoplancton est également très abondant, deux espèces phytoplanctonivores, *Oreochromis niloticus* et *Haplochromis nigripinnis*, forment l'essentiel de la biomasse en poissons (GWAHABA, 1975).

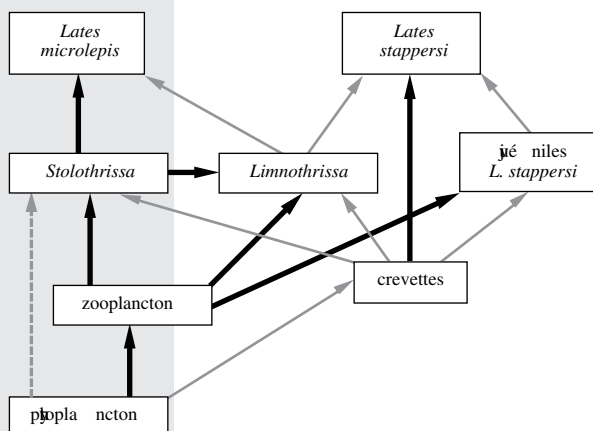
Des réseaux trophiques relativement simples : les communautés pélagiques des grands lacs

Les relations trophiques au sein des communautés pélagiques des grands lacs sont en général relativement simples car peu d'espèces de poissons sont adaptées à la vie en pleine eau en milieu continental. Ainsi, dans le lac Tanganyika, la chaîne trophique s'organise classiquement à partir du phytoplancton, consommé essentiellement par le zooplancton (COULTER, 1991 b). Ce dernier sert de nourriture à deux espèces de Clupeidae, *Stolothrissa tanganicae* et

Limnothrissa miodon, qui, en raison de leur étroite spécialisation à la vie pélagique, sont des espèces clés de la chaîne trophique, reliant les niveaux planctoniques à celui des prédateurs terminaux (fig. 78). Les juvéniles de *Limnothrissa* sont zooplanctonivores mais les adultes consomment également des larves et des adultes de *Stolothrissa*. Les deux Clupeidae, à leur tour, servent de proies aux consommateurs terminaux représentés par deux espèces de *Lates*. Une alternative consiste dans la chaîne phytoplancton-crevettes-poissons (fig. 78).

FIGURE 78

Chaînes trophiques dans la communauté pélagique ichtyologique du lac Tanganyika (d'après COULTER, 1991 b).
En noir : alimentation principale ;
en grisé : alimentation secondaire.



ECOPATH

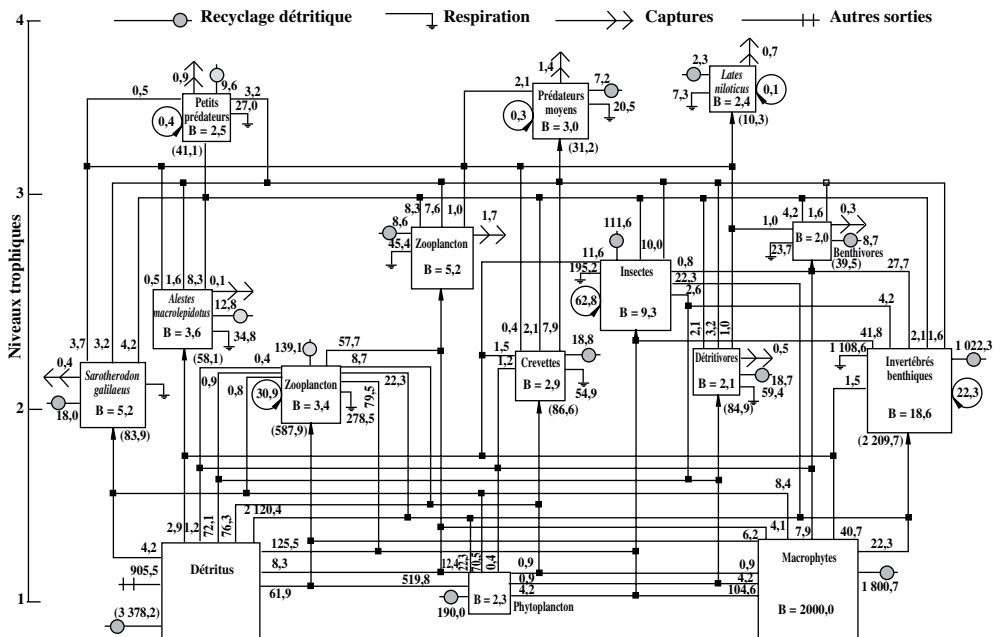
Plutôt que de se limiter à la seule description d'un réseau trophique, il est souvent utile de quantifier les transferts d'énergie qui interviennent, afin d'obtenir un bilan partiel, par niveau, ou global prenant en compte tous les intervenants supposés. Une première tentative de modélisation a abouti à la création du premier programme « Ecopath » (POLOVINA et OW, 1983 ; POLOVINA, 1984, 1985). Reprise et simplifiée, pour n'utiliser que des paramètres d'obtention aisée, caractérisant le plus fidèlement possible la consommation relative des différentes populations de poissons, une nouvelle version du premier canevas a été proposée sous le nom de modèle « Ecopath II »

(CHRISTENSEN et PAULY, 1993 ; PAULY *et al.*, 1993). À titre d'exemple, nous donnons la modélisation d'un réseau relativement complexe : le lac Tchad

(fig. 79 ; PALOMARES *et al.*, 1993). Ce modèle estime la biomasse totale à 26 t/km², chiffre raisonnable si on le compare à la valeur des captures totales qui est estimée à 6,4 t/km². De même, la dominance relative des espèces (*B. macrolepidotus* et zooplanctonivores) reflète assez bien les observations antérieures (DURAND, 1983). Ce modèle ne doit cependant pas être considéré comme universel, car il ne reflète que la phase dite « Tchad normal » de l'évolution du lac. De même, cette modélisation ne peut en aucun cas être étendue à d'autres systèmes de l'écorégion.

FIGURE 79

Ecopath II : modélisation du réseau trophique du lac Tchad durant la période « Tchad normal » (d'après PALOMARES *et al.*, 1993).



Il est intéressant de remarquer que le réseau trophique pélagique du Tanganyika présente une ressemblance avec les chaînes pélagiques marines. Ici, le crustacé planctonique principal est un copépode diaptomide comme dans le milieu marin ; de même que les Clupeidae et les *Lates* (famille des Centropomidae) qui sont eux aussi des groupes d'origine marine (HECKY, 1991).

Dans le lac Kivu, la chaîne pélagique est également simple, constituée par un poisson microphage, *Haplochromis kamiranzovu*, un poisson microprédateur,

Raiamas moorei, qui se nourrit de larves d'insectes et de poissons juvéniles, et du piscivore *Haplochromis vittatus* qui consomme également des invertébrés terrestres allochtones (ULYEL, 1991). Cette chaîne pélagique s'est ensuite enrichie d'un Clupeidae, *Limnothrissa miodon*, introduit à partir du lac Tanganyika.

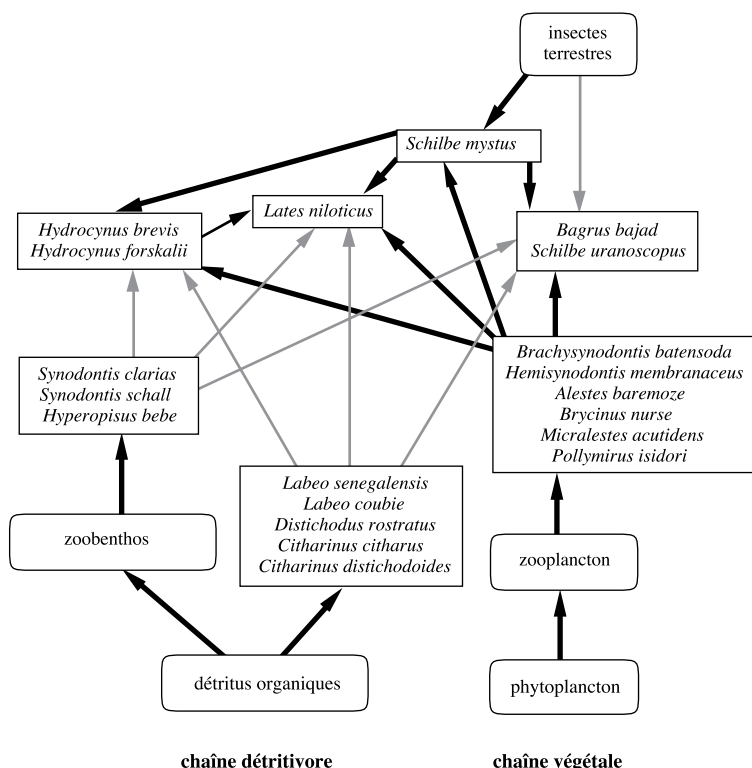
Parfois, sans nécessairement se compliquer, les chaînes trophiques se modifient. Un exemple frappant est à prendre dans le lac Victoria. En effet, dans certaines zones, après l'introduction de *Lates niloticus*, le stock d'*Haplochromis* spp., qui constituait primitivement la nourriture essentielle des prédateurs, a presque totalement disparu (LIGTVOET et WITTE, 1991). Depuis, même si certaines espèces subsistent, elles ne constituent plus les proies majeures, et le prédateur, devenu souvent cannibale, s'alimente presque exclusivement à partir d'une seule espèce de Cyprinidae.

Les réseaux trophiques plus complexes des lacs peu profonds

Dans le lac Tchad, avant la sécheresse du début des années 1960, les chaînes trophiques, y compris dans les eaux libres, étaient beaucoup plus complexes que dans les milieux pélagiques des grands lacs, en raison de la faible profondeur des eaux. LAUZANNE (1976, 1983) a distingué deux chaînes intimement mélangées dans les eaux libres du lac Tchad. La première, planctonique, part du phytoplancton et la seconde, benthique, est en partie d'origine détri-

FIGURE 80

Réseaux trophiques dans les eaux libres du lac Tchad (d'après LAUZANNE, 1983).

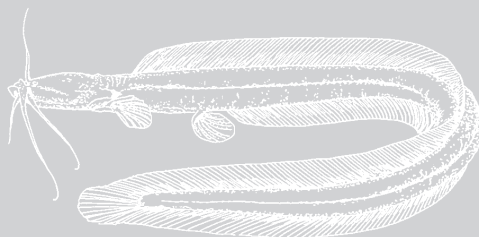


tique. Le réseau planctonique mène à des Alestidae planctonivores (*Micralestes acutidens*, *Brycinus nurse*, *Alestes baremoze*), à des Mochokidae (*Hemisynodontis membranaceus*, *Brachysynodontis batensoda*) et des Mormyridae (*Pollimyrus isidori*). Ces poissons vont servir à leur tour de proies à plusieurs espèces de prédateurs (fig. 80) qui consomment relativement peu les espèces issues de la chaîne détritivore et benthique (voir encadré « Ecopath »). Ce sont donc les poissons zooplanctonivores qui constituent ici, comme dans le lac Tanganyika, la nourriture principale des *Lates* et des *Hydrocynus*. Des observations similaires ont été faites dans le lac Turkana (HOPSON et FERGUSON, 1982).

Il est important de noter que les retombées d'invertébrés terrestres dans les eaux libres du lac Tchad, parfois à des dizaines de kilomètres des côtes, jouent un rôle important dans l'alimentation de quelques espèces comme *Schilbe mystus*, chez lequel on a observé à diverses reprises des estomacs remplis de criquets. Cette constatation a également été faite, dans une moindre mesure, chez *Schilbe uranoscopus* et chez *Bagrus bajad*. Des observations similaires avaient été faites concernant l'alimentation de *Schilbe mystus* dans le lac Albert (WORTHINGTON, 1932). *S. mystus* joue un rôle important dans l'alimentation des autres prédateurs dans le lac Tchad, et constitue d'une certaine manière le maillon principal d'une troisième chaîne trophique, celle qui relie les apports exogènes aux prédateurs terminaux.

Certaines zones de bordure du lac Victoria fournissaient, avant l'introduction de *Lates niloticus*, un exemple de réseau trophique assez complexe.

Réponses aux conditions extrêmes



Les conditions écologiques qui prévalent dans les habitats aquatiques permettent le plus souvent à différentes espèces de poissons de coexister. Cependant, dans certaines conditions, un facteur écologique peut évoluer de telle manière qu'il constitue une contrainte intolérable et conduise à l'élimination de la plupart des espèces. Quelques-unes cependant, dans la mesure où elles ont développé des solutions d'adaptation à ces contraintes, sont susceptibles de supporter des conditions extrêmes, tout au moins dans certaines limites et (ou) durant une période déterminée qui leur permet d'attendre le retour de conditions plus favorables.

Adaptations au manque d'oxygène

À quelques exceptions près, les poissons ont une respiration essentiellement aquatique. Mais, en raison de la faible solubilité de l'oxygène dans l'eau, la quantité dont dispose le poisson est toujours très limitée et peut encore décroître considérablement (on dit alors qu'il y a hypoxie) sous l'effet de divers facteurs : réchauffement de l'eau, pollution, stratification des eaux... En particulier, il n'est pas rare que la teneur en oxygène constitue un facteur limitant dans les eaux stagnantes, notamment lorsqu'elles sont chargées en matière organique dont la dégradation provoque généralement une grande consommation d'oxygène.

Lorsque la disponibilité en oxygène diminue, le poisson augmente son rythme de ventilation branchiale. Il peut alors au choix, ou selon les possibilités, essayer de rejoindre des zones mieux oxygénées, ou mettre en œuvre des adaptations physiologiques, comportementales ou morphologiques pour faire face à cette désoxygénation. Dans le pire des cas, il meurt d'asphyxie.

Adaptations morphologiques et physiologiques

Certains poissons sont capables d'utiliser l'oxygène de l'air lorsque la concentration de ce gaz dans l'eau devient critique. La plupart possèdent des organes adaptés à ces deux modes de respiration. Ainsi, les Protoptères (*Protopterus* spp.) et les Polyptères (*Polypterus* spp.) possèdent un véritable poumon, alors que *Gymnarchus*, *Heterotis*, *Papyrocranus*, *Phractolaemus* ont une vessie natatoire modifiée (vessie gazeuse) qui leur permet, lorsque cela est

**ADAPTATIONS
À LA RESPIRATION AÉRIENNE**

nécessaire, une respiration aérienne. Il existe un organe arborescent dans la cavité branchiale chez les *Clarias* et un organe labyrinthiforme chez *Ctenopoma* (Anabantidae).

La modalité aérienne représente parfois 90 à 95 % de la respiration normale chez *Protopterus aethiopicus*, même dans des eaux bien oxygénées (LENFANT et JOHANSEN, 1968), alors qu'elle n'est qu'un mécanisme compensatoire lorsque la respiration branchiale est insuffisante chez *Clarias gariepinus* et *Polypterus senegalus* (BABIKER, 1979, 1984). Les Protoptères respirent par la bouche, avalant de l'air dans leur cavité buccale pour l'envoyer dans le poumon. Dans l'eau, un Protoptère respire toutes les cinq à sept minutes, alors que dans l'air il respire toute les une à trois minutes.

Les tilapias, de manière générale, sont résistants aux faibles teneurs en oxygène, ce qui explique que certaines espèces puissent vivre et se reproduire dans des marais ou des lacs peu profonds, qui peuvent devenir temporairement anoxiques. D'après BÉNECH et LEK (1981), par exemple, *O. niloticus*, qui a la capacité d'extraire de l'oxygène dans des eaux faiblement oxygénées, est capable de survivre quelques heures dans des conditions très hypoxiques (moins de 0,5 mg/l), mais son comportement est modifié et le poisson devient léthargique. Replacé dans des conditions d'oxygénation favorables, il retrouve rapidement un comportement normal.

**Adaptations comportementales
face à la réduction
de la disponibilité en oxygène**

Certains poissons habitant les milieux pauvres en oxygène ont développé des comportements qui leur permettent de faire face à des périodes d'hypoxie et d'attendre que les conditions s'améliorent.

Ainsi, certaines espèces habitant les milieux marécageux utilisent le film d'eau superficiel qui est comparativement plus riche en oxygène que le reste de la colonne d'eau, à cause des échanges avec l'atmosphère. C'est le cas, semble-t-il, pour *Hemisynodontis membranaceus* et *Brachysynodontis batensoda* (GREEN, 1977), ainsi que pour *Sarotherodon* spp. (BÉNECH et LEK, 1981). L'exploitation de la couche superficielle est certainement facilitée par la forme de la tête et la situation de la bouche (KRAMER, 1983). Ainsi les Cyprinodontiformes qui ont une tête plate et une bouche tournée vers le haut sont-ils également adaptés à ce type de comportement.

D'autres espèces n'utilisent pas seulement la couche d'eau superficielle, mais prennent des bulles d'air dans leur bouche, comme *Hemisynodontis membranaceus* (ROBERTS, 1975) et *Brienomyrus niger* (BÉNECH et LEK, 1981).

Adaptation de la cavité branchiale ou pharyngienne :

- modifications branchiales : Synbranchidae (*Monopterus*) ; Mastacembelidae (*Mastacembelus*) ;
- épithélium vascularisé dans la chambre suprabranchiale : Channidae (*Parachanna*) ;
- organe labyrinthique : Anabantidae (*Ctenopoma*) ;
- organe arborescent : Clariidae (*Clarias*).

Vessie natatoire modifiée :

- Osteoglossidae : *Heterotis niloticus* ;
- Notopteridae : *Papyrocranus afer* ;
- Gymnarchidae : *Gymnarchus niloticus* ;
- Phractolaemidae : *Phractolaemus ansorgii*.

Vrais poumons :

- Polypteridae : *Polypterus senegalus*, *Calamoichthys calabaricus* ;
- Dipnoi : *Protopterus*.

FIGURE 81

Nid d'écume
d'*Hepsetus odoe*,
avec alevins.
Vues de dessus
et en coupe
transversale
(d'après MERRON
et al., 1990).



Une autre adaptation aux milieux hypoxiques consiste à pondre les œufs dans des nids flottants. *Hepsetus odoe* dépose ses œufs à l'interface air-eau, dans un nid flottant formé d'écume, et les jeunes larves sont pourvues de dispositifs qui leur permettent de se maintenir collées au nid (fig. 81) (voir p. 147). *Ctenopoma damesi* pond également dans des nids d'écume flottants gardés par le mâle qui assure l'oxygénation des œufs, alors que *C. muriei* produit des œufs flottants.

Adaptations à la salinité

Beaucoup de poissons vivent en eau douce ou en eau de mer, mais de nombreuses espèces dites amphihalines (ou euryhalines) sont capables de passer de l'eau douce en eau de mer et inversement. Tous les poissons d'eau douce ont des fluides internes plus concentrés que l'eau douce, de telle sorte qu'ils ont une tendance à perdre des ions (Na^+ , Mg^{++} , Cl^- notamment) et à gagner de l'eau par toutes les surfaces perméables comme les branchies ou les muqueuses buccales. Inversement, dans de l'eau de mer, ils auront tendance à gagner des ions et à perdre de l'eau. L'osmorégulation est le phénomène qui permet aux animaux de réguler la concentration du plasma en ions et en eau, et de maintenir constante la pression osmotique de leurs fluides intérieurs face aux variations du milieu ambiant.

L'épithélium branchial, qui est soumis à un flux ininterrompu d'eau, est le site majeur de transfert des sels. Par exemple, chez *O. mossambicus*, le taux d'échange s'accroît de près de 200 fois lorsque l'espèce est transférée directement de l'eau douce à l'eau de mer. Mais on connaît encore mal les mécanismes physiologiques permettant l'adaptation à la salinité (PRUNET et BORNANCIN, 1989). On sait néanmoins que l'adaptation à la salinité peut être modulée par de nombreux facteurs environnementaux. Une exposition aussi précoce que possible à des salinités élevées augmenterait la résistance des adultes à la salinité (WATANABE et al., 1985).

Les poissons susceptibles de vivre dans les milieux salés continentaux sont rares et beaucoup appartiennent à la famille des Cichlidae d'origine marine, ce qui expliquerait leur grande euryhalinité. Plusieurs *Tilapia*s comme *Tilapia guineensis* et *Sarotherodon melanotheron* vivent et se reproduisent dans les eaux côtières d'Afrique de l'Ouest, jusqu'à des salinités de 30 ‰. ALBARET (1987) a même observé en Casamance des populations de *Sarotherodon melanotheron* et de *Tilapia guineensis* dans des eaux d'une salinité de 90 ‰ au cours d'une période de sécheresse. Les espèces est-africaines, comme *Oreochromis mossambicus*, *O. hornorum* et *O. placidus*, ont également une grande tolérance à la salinité. On a même observé que *O. mossambicus* pouvait se reproduire

dans des eaux dont la salinité atteint 69 ‰, soit près de deux fois la salinité de l'eau de mer.

Quelques espèces de tilapias sont bien adaptées aux fortes salinités rencontrées dans certains lacs. C'est le cas pour *Oreochromis amphimelas* qui vit dans le lac Manyara (58 ‰), *O. alcalicus grahami* endémique du lac Magadi (40 ‰) et *O. alcalicus alcalicus* du lac Natron (30 à 40 ‰). *Tilapia zillii*, qui vit habituellement en eau douce, se reproduit dans le lac Quarun en Égypte dont la salinité varie de 10 à 26 ‰, et peut survivre dans des eaux atteignant une salinité de 44 ‰.

Chez les Cyprinodontiformes, *Cyprinodon fasciatus* fréquente des eaux en Afrique du Nord atteignant une salinité de 40 ‰. Les Mormyridae, en revanche, sont des poissons strictement dulçaquicoles qui ne supportent même pas les faibles salinités. Ainsi, dans le lac Tchad, les Mormyridae sont confinés aux eaux dont la conductivité ne dépasse pas 400 µS/cm (BÉNECH *et al.*, 1983). Les Mormyridae sont également absents du lac Turkana dont la conductivité est d'environ 3 500 µS/cm, bien que le reste de l'ichtyofaune soit à forte affinité nilotique (LÉVÊQUE *et al.*, 1991). On pense également (LOWE-McCONNELL, 1987) que l'existence d'une seule espèce de Mormyridae dans le lac Tanganyika pourrait être le résultat d'événements passés, marqués par une augmentation de la salinité des eaux ayant entraîné l'élimination des autres espèces de cette famille.

Adaptations à la sécheresse

Il existe en Afrique de nombreux milieux aquatiques temporaires qui s'assèchent saisonnièrement. En général, il y a un cycle saisonnier lié aux pluies et à l'inondation des fleuves, mais, dans certains cas extrêmes, la mise en eau peut être beaucoup plus épisodique. Inversement, en zone tropicale humide, les petites flaques, comme les empreintes des pieds d'éléphants ou de bétail, peuvent se former et disparaître plusieurs fois dans l'année (voir p. 135).

Un petit nombre d'espèces se sont adaptées pour survivre à la dessiccation complète. Depuis longtemps, on connaît l'aptitude du Protoptère (*Protopterus annectens*) à survivre aux longues périodes de dessiccation de ses habitats (JOHNELS et SVENSSON, 1954).

Les poissons-chats du genre *Clarias* ont également la réputation de survivre dans le sable ou la vase humide, mais pas dans des milieux complètement asséchés (BRUTON, 1979 b). Leur capacité à recoloniser des milieux récemment inondés vient probablement du fait qu'ils sont capables de parcourir quelques centaines de mètres dans des prairies humides.

Les poissons de l'ordre des Cyprinodontiformes sont particulièrement bien adaptés à la vie dans les habitats temporaires, et certaines espèces des genres *Nothobranchius* et *Aphyosemion* habitent les mares temporaires de l'Afrique tropicale. Les adultes ne vivent pas plus de quelques mois, c'est-à-dire la durée de la mise en eau, et le cycle de reproduction doit s'accomplir durant cette période. Les œufs, entourés d'une membrane épaisse, constituent ici la forme

LE PROTOPTÈRE

Lorsque l'eau baisse, le Protoptère (*Protopterus annectens*) creuse un terrier vertical dans la vase molle, ainsi qu'une chambre arrondie dans laquelle il sécrète d'importantes quantités de mucus.

Quand la vase s'assèche, le mucus se déshydrate également, formant un cocon autour du Protoptère qui entre en dormance. Le poisson reste sans bouger, replié sur lui-même, respirant l'air par une petite ouverture au sommet du cocon (fig. 82).

Dans la nature, *Protopterus annectens* peut estiver sept à huit mois, en fonction de la durée de la saison sèche.

Chez *Protopterus aethiopicus* en estivation, le taux de consommation en oxygène se réduit progressivement à 10 % de celui du poisson actif et le rythme du cœur tombe à environ trois battements par minute (BEADLE, 1981).

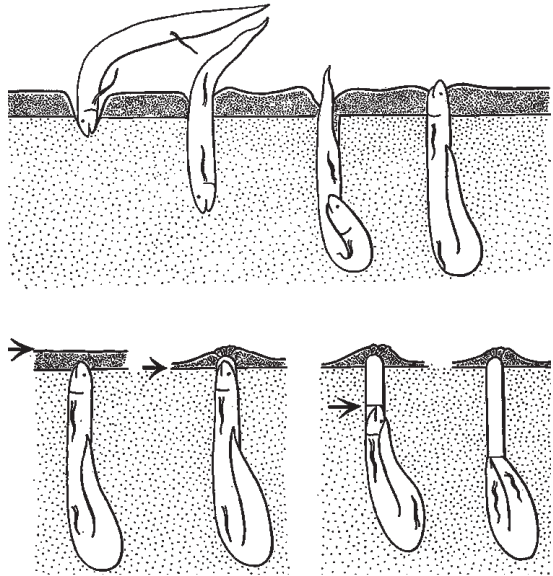


FIGURE 82

Schéma montrant, en coupe, la chambre d'estivation de *Protopterus annectens* (d'après JOHNELS et SVENSSON, 1954).

de résistance à la sécheresse. Enfoncés dans le sol, ils peuvent résister plusieurs années et se développer une fois que le milieu est remis en eau. La croissance après l'éclosion est très rapide et, pour les *Nothobranchius*, la maturité sexuelle peut être atteinte en moins d'un mois (HAAS, 1976 a). *Nothobranchius rachovii* peut ainsi pondre dès l'âge de 4 semaines à une taille de 9 mm (SIMPSON, 1979), alors que *N. guentheri* est mature 7 à 8 semaines après l'éclosion (BAILEY, 1972).

Poissons aveugles

La vie dans des milieux perpétuellement obscurs, comme les grottes souterraines par exemple, peut entraîner une régression ou même la disparition des yeux. On admet généralement que ces organismes dits « troglobiontes » ont évolué à partir d'espèces de surface possédant des yeux et qui, pour des raisons diverses, se sont trouvées piégées dans les milieux souterrains. Il en est résulté la perte de la pigmentation, un métabolisme ralenti et une réduction des yeux d'autant plus importante que la colonisation des grottes est ancienne.

On connaît assez peu d'espèces de poissons aveugles en Afrique (tabl. XXXI). Dans un ensemble important de grottes de la région de Thysville en RDC, appar-

DIAPAUSE CHEZ LES CYPRINODONTIFORMES

Les Cyprinodontiformes vivant dans des milieux temporaires, l'éclosion peut être différée de plusieurs jours, c'est-à-dire que l'alevin reste dans l'œuf au lieu d'éclore. Chez certaines espèces de *Diapteron* et d'*Epiplatys*, cette période n'excède pas quelques jours, alors qu'elle peut atteindre 70 jours chez *Aphyosemion batesii* (BROSSET, 1982). Mais on a également montré que les œufs de cyprinodontes

pouvaient entrer en diapause, c'est-à-dire présenter des arrêts du développement à des stades bien définis (WOURMS, 1972). Une diapause préincubatoire a été mise en évidence chez *Aphyosemion batesii* (BROSSET, 1982) et une diapause chez l'embryon prêt à éclore a été observée chez d'autres espèces annuelles telles que *Aphyosemion arnoldi*, *A. fallax* et *A. walkeri*.

tenant au système du Kouilou, on a découvert *Caecobarbus geertsii*, *Chanallabes apus* et *Dolichallabes microphthalmus* (HEUTS, 1951 ; HEUTS et LELEUP, 1954). *Barbopsis devecchi* et *Uegitglanis zammaranoi* ont été capturés quant à eux dans des puits en Somalie et en Éthiopie (fig. 83). Deux espèces d'Eleotridae cavernicoles entièrement aveugles ont été découvertes à Madagascar dans les formations karstiques du sud-ouest de l'île (KIENER, 1963). On a également découvert des poissons aveugles dans des rapides et l'on a avancé l'hypothèse, qui mériterait d'être vérifiée, que la perte des yeux et de la pigmentation viendrait du fait qu'ils passent leur vie sous les cailloux. C'est le cas pour *Platyallabes tihoni* (fig. 83) et *Caecomastacembelus brichardi*, deux espèces du Stanley Pool vivant sous des roches ou dans des fissures.

Une nouvelle espèce de poisson aveugle (*Glossogobius anakaranensis* BANISTER, 1994) a été découverte dans une rivière souterraine du massif de l'Ankarana au nord de Madagascar. Il s'agit de la troisième espèce de poisson aveugle répertoriée de la Grand Île, les deux autres étant des Eleotrididae découverts dans le sud-ouest de Madagascar.

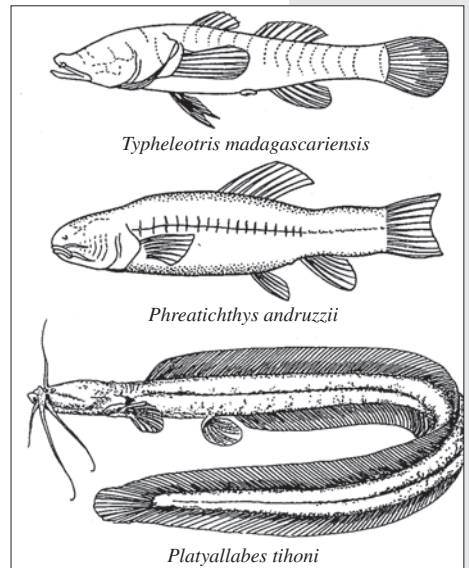
L'électrolocation

Les eaux des rivières africaines sont généralement turbides et les poissons ne peuvent utiliser la vision pour se repérer. Ils ont donc développé des adaptations qui leur permettent de se signaler lors de leurs déplacements.

Chez les poissons électriques, les décharges créent un champ électrique instantané autour du poisson (fig. 84). La présence d'un objet dans l'environnement immédiat du poisson concentre ou écarte les lignes de champ selon que sa conductibilité électrique est supérieure ou non à celle de l'eau. La perturbation du champ due à la présence de l'objet est perçue par le poisson grâce à l'analyse par son cervelet des messages transmis par les électrorécepteurs. Différentes expériences, menées notamment avec les *Gymnarchus*, ont prouvé qu'ils étaient capables d'utiliser ce sys-

FIGURE 83

Quelques espèces de poissons aveugles : *T. madagascariensis* (d'après ANGEL, 1949) ; *P. andruzzii* (d'après PELLEGRIN, 1930) ; *P. tihoni* (d'après POLL, 1957).



TABEAU XXXI

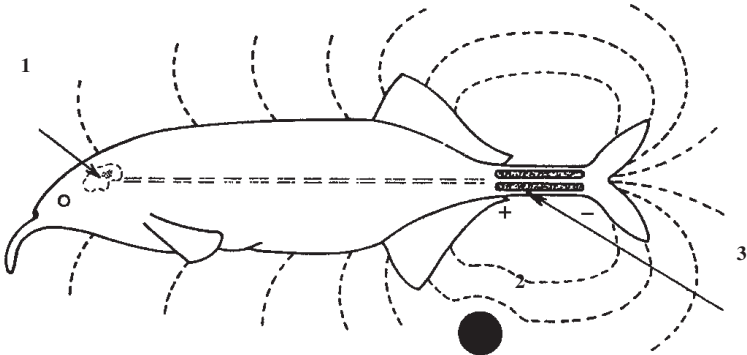
Liste des espèces
de poissons aveugles
actuellement
connues en Afrique.

Familles	Espèces	Connu de
Cyprinidae	<i>Barbopsis devechii</i>	Somalie
	<i>Caecobarbus geertsii</i>	RDC
	<i>Phreatichthys andruzzii</i>	Somalie
Clariidae	<i>Channallabes apus</i>	RDC
	<i>Clarias cavernicola</i>	Namibie
	<i>Dolichallabes microphthalmus</i>	RDC
	<i>Platyallabes tihoni</i>	RDC
	<i>Uegitglanis zammaranoi</i>	Somalie
Eleotridae	<i>Typhleotris madagascariensis</i>	Madagascar
	<i>Typhleotris pauliani</i>	Madagascar
Gobiidae	<i>Glossogobius anakaranensis</i>	Madagascar
Synbranchidae	<i>Monopterus boueti</i>	Liberia
Mastacembelidae	<i>Caecomastacembelus brichardi</i>	RDC

tème de détection pour identifier les obstacles. Mais le rayon d’efficacité de l’électrolocation était limité à une dizaine de centimètres chez les Mormyridae. La valeur adaptative de ce système est évidente pour des poissons qui vivent dans des eaux troubles et, qui plus est, sont le plus souvent nocturnes. Il leur permet de se repérer et de localiser les proies dont ils se nourrissent.

FIGURE 84

Principe de
l’électrolocation.
Le centre nerveux (1)
commande l’organe
électrique (3)
dont chaque
décharge crée
un champ électrique
représenté par
des lignes
pointillées.
Un objet quelconque
(2) déforme
les lignes du champ
électrique et
cette perturbation
est perçue
par le poisson grâce
à son système
électrorécepteur.



L' *éthologie*



L'éthologie utilise un large champ de disciplines, telles la génétique, la physiologie, l'écologie, la biologie du développement, l'évolution... pour converger vers une vision intégrée de l'organisme, de son fonctionnement et de ses interactions avec son milieu. Si, parmi les vertébrés, le comportement des oiseaux et des mammifères est très étudié, celui des poissons est encore assez mal connu à quelques exceptions près, notamment pour les espèces affectionnées par les aquariophiles. La plupart des études concernant les poissons africains portent sur deux familles, les Mormyridae, en raison de leur spécificité dans le domaine de la communication (signaux électriques), et les Cichlidae, en raison de leur importance économique mais également en science évolutive, avec les « foules d'espèces » (species flocks des anglo-saxons) des grands lacs africains (voir p. 89).

Fonctions et structure des comportements

Un comportement est composé d'une série d'actions déterminées, favorables à la pérennité de l'individu ou de l'espèce, en réponse à une information. Ce stimulus peut être externe (fourni par l'environnement : variations des conditions physiques du milieu, présence d'un prédateur ou d'un congénère...) ou interne (fourni ou détenu par l'individu : changement dans la concentration d'une hormone dans le sang...). Pour être efficaces, ces actions doivent être organisées dans le temps et l'espace. Il est donc nécessaire de faire coïncider la réponse avec le stimulant (GUYOMARC'H, 1995). On subdivise généralement les comportements en quatre grands types (GUYOMARC'H, 1995) :

- les comportements dits de maintenance (phases de repos) ;
- les comportements alimentaires (stratégies exploratoires, prise ou capture...) ;
- les comportements dits agonistique, pour écarter les compétiteurs intra- ou interspécifiques d'un territoire où l'animal se nourrit et (ou) se reproduit ;
- les comportements reproducteurs (accouplement, aménagement du site de ponte, construction d'un nid, soins aux jeunes...).

Les fonctions des comportements

D'une part, l'organisme agit directement sur son environnement abiotique ou biotique. Il s'agit alors d'une action directe : fuite devant un prédateur, recherche de la nourriture, formation d'un nid... Ce sont ce que l'on appelle les comportements de premier ordre qui contribuent directement à la survie ou à la reproduction de l'organisme.

HISTOIRE DE L'ÉTHOLOGIE DES POISSONS AFRICAINS

Dès 1950, BAERENDS et BAERENDS VAN ROON sont les précurseurs de l'étude comportementale des Cichlidae. Mais ce sont les chercheurs de l'université de Liège, avec RUWET et VOSS (1966) puis VOSS (1977, 1981), qui ont produit les travaux les plus conséquents sur les tilapias *lato sensu*. Ceux-ci ont permis l'acquisition d'informations sur la systématique et des applications directes dans la mise en place d'élevages de cette « carpe africaine ». Dans le même temps, WICKLER (1962) s'est intéressé au mimétisme chez ces poissons. Dans les années 1980-1990, les études se sont étendues aux poissons des grands lacs : Tanganyika (KAWANABE *et al.*, 1997), Malawi (RIBBINK *et al.*, 1983 b ; HERT, 1989) et Victoria (CRAPON DE CRAPONA, 1982 ; CRAPON DE CRAPONA et FRITZSCH, 1984 ; GOLDSCHMIDT, 1991 ; FERMON, 1997). Cela dans la mesure où le comportement pouvait être une des clés de l'explication

des « foudres d'espèces », comme le supposaient déjà les travaux précurseurs de FRYER et ILES (1972) et de GREENWOOD (1991). Les Mormyridae, quant à eux, ont intéressé les chercheurs par leur particularité de pouvoir produire de l'électricité. Les études effectuées sur ces poissons ont donc été dans un premier temps principalement liées à des problèmes physiologiques et neurologiques pour comprendre la production et l'utilisation de l'électricité par ces poissons. Puis différents travaux ont permis de mettre en évidence que les décharges pouvaient avoir un caractère spécifique, variaient également en fonction du comportement social, de l'état physiologique et du sexe du poisson, de façon comparable aux chants des oiseaux. Pour une bibliographie complète, on pourra consulter les ouvrages suivants : KRAMER, 1990, 1996 ; HOPKINS, 1986 ; MOLLER, 1995.

Mais l'organisme peut aussi établir une relation avec un autre animal et influencer son comportement, ce qui implique, dans ce cas-là, une communication entre les individus en présence. C'est le cas des parades nuptiales ou de la défense de territoire. Ces comportements de deuxième ordre contribuent ainsi :

- à la synchronisation des cycles individuels d'activité ;
- à la sélection des activités des partenaires ;
- à la régulation des distances et des activités des partenaires ;
- à l'ajustement physiologique des individus en interaction ;
- à l'ajustement psychologique et (ou) ontogénétique ; en effet, le mode de circulation et la qualité des informations dans les groupes sociaux induisent une différenciation individuelle des rangs et des styles de comportement qui se révèlent utiles au bon fonctionnement des structures sociales.

Il existe bien sûr des relations entre les deux types d'action et il est parfois difficile de les différencier, d'autant que les organes mis en cause dans ces deux types de comportement sont souvent les mêmes. Par exemple, les signaux électriques permettent aux Mormyridae de se situer dans l'environnement et de détecter un obstacle ou une proie (électrolocalisation) mais sont également des signaux de communication entre individus.

Structure des comportements

Les comportements ont une structure qui possède des caractéristiques et des propriétés bien définies.

Ils s'organisent en systèmes : un comportement est constitué d'un ensemble d'événements qui s'agencent entre eux de façon graduelle ou discontinue. Une espèce dispose, pour un mode de signal donné (couleur, sons...), d'un ou plu-

sieurs systèmes structurés de signaux (« répertoires »). Par exemple, chez *Astatotilapia brownae*, un Cichlidae endémique du lac Victoria, les combats sont ritualisés et, à une posture particulière, une autre va succéder d'une manière relativement constante (fig. 85). Une position en « T » sera la plupart du temps suivie d'une position « carrousel » précédant elle-même le plus souvent la fuite d'un des protagonistes, avec la perte de son patron de coloration agressif (FERMON et VOSS, 1990).

Ils fonctionnent en multimodalité : l'envoi d'un message peut être lié à l'utilisation de différents types de signaux qui se renforcent et (ou) se complètent. Par exemple, chez *Astatotilapia burtoni*, l'agressivité d'un mâle est énoncée par l'association de deux composantes, une locomotrice (position verticale) et une pigmentaire (inclinaison de la barre lacrymale), lors de combats (HEILIGENBERG, 1974).

La structure des comportements est en général très spécifique étant donné le cadre fonctionnel intraspécifique. Lors de confrontations entre congénères chez les Cichlidae, la position latérale est suivie d'un carrousel chez *A. brownae*, alors que chez *Neolamprologus fasciatus* elle est suivie principalement d'une phase « face-à-face » (fig. 85) (FERMON et VOSS, 1990 ; BUSSON, 1996).

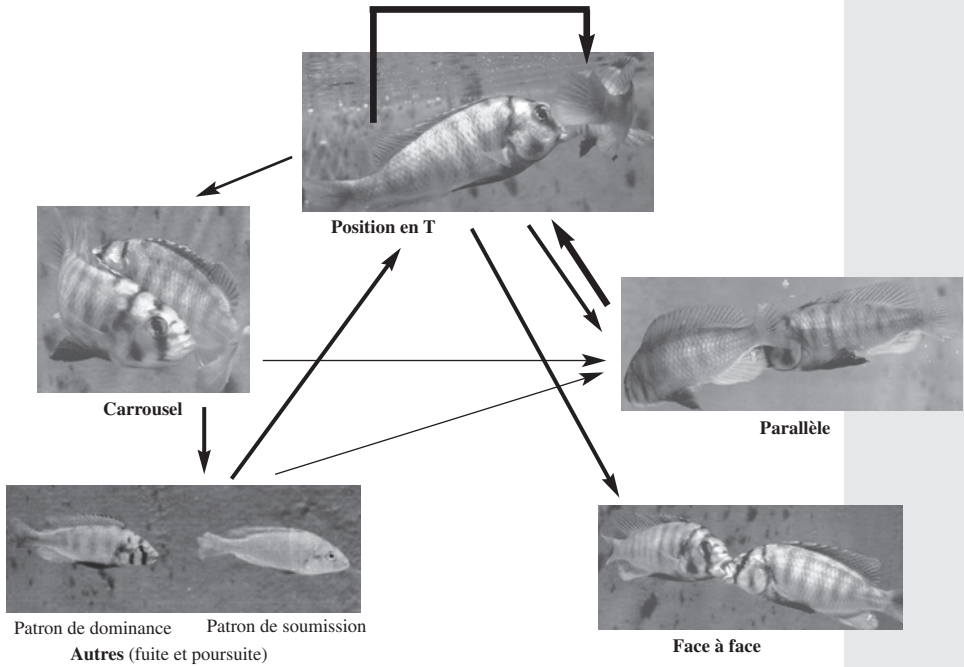
Enfin, les comportements varient de façon graduelle. À l'intérieur d'une même espèce, l'expression générale d'un comportement peut varier d'un individu à l'autre en fonction de l'âge, du sexe mais aussi du rang social ou de l'état physiologique... Par exemple, les femelles *Haplochromis* « velvet black » du lac Victoria prendront le patron d'agressivité des mâles et deviendront territoriales lors de l'incubation (WITTE, *comm. pers.* ; FERMON, *obs. pers.*).

Les différents signaux comportementaux : la communication

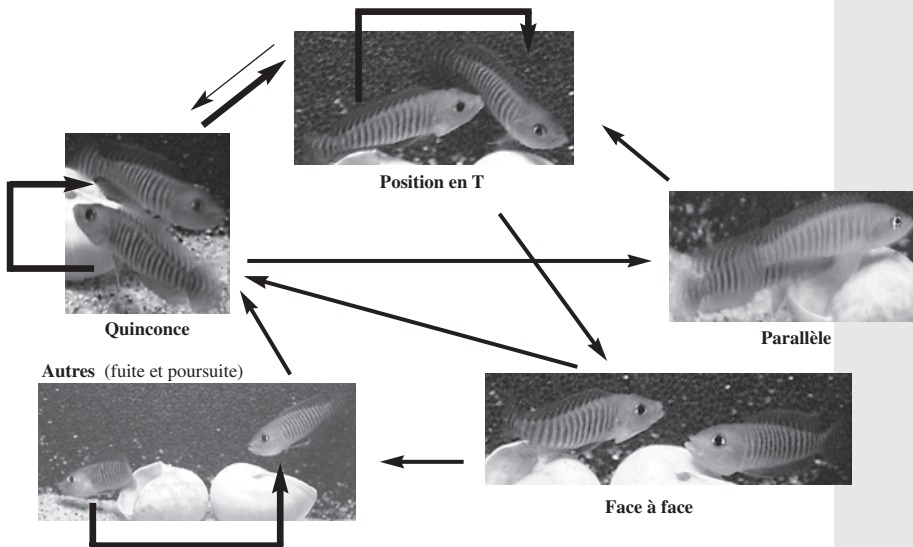
Communiquer, c'est transmettre des signaux et des informations entre un émetteur et un récepteur. Dans le règne animal, la communication emprunte des canaux sensoriels très divers ; on sait maintenant qu'une espèce de poisson peut utiliser divers modes de communication, ce qui correspond à un moyen de réduire les risques de mauvaise interprétation des messages provenant d'un seul canal sensoriel, mais permet également de mieux cibler le destinataire. Dans les milieux aquatiques où cohabitent de nombreuses espèces, il peut être indispensable de se faire reconnaître de ses congénères, ne serait-ce que pour se reproduire. Et, dans la mesure où la vision ne peut rendre que des services limités la nuit, ou dans les eaux turbides ou encombrées de végétation, il y a tout intérêt à développer d'autres modes de communication spécifiques permettant de faire passer des messages précis et rapides. C'est le cas de la perception olfactive ou gustative de messages chimiques, des signaux électriques et des sons.

Signaux visuels

Beaucoup de poissons communiquent visuellement par des mouvements du corps et (ou) des patrons de coloration. Ces signaux visuels sont privilégiés chez certaines familles comme les Cichlidae ou les Cyprinodontiformes.



Haplochromis (Astatotilapia) brownae (lac Victoria) (Photos M. BOCKIAU et Y. FERMON)



Neolamprologus multifasciatus (lac Tanganyika) (Photos F. BUSSON)

FIGURE 85

Attitudes de combat entre mâles chez deux espèces de Cichlidae
(d'après FERMON et VOSS, 1990 ; BUSSON, 1996).

L'attitude du corps est un signal qui est perçu par les autres poissons. Ce mode de communication est surtout utilisé lors de rencontres entre rivaux ou lors de parades nuptiales. BAERENDS et BAERENDS VAN ROON (1950) ont, les premiers, proposé pour les Cichlidae une nomenclature des attitudes. Certaines sont communes à de nombreuses espèces. Par exemple, en position « latérale », un Cichlidae menacé peut sembler plus gros si ses nageoires médianes et pelviennes sont déployées (fig. 85). De même, en position « face-à-face », le poisson menacé tourne sa tête vers l'attaquant en gonflant ses opercules et ses membranes branchiostèges. Inversement, les poissons effrayés se font les plus petits possible en rabattant leurs nageoires sur le corps. Cependant, en établissant pour une même famille le catalogue des postures, leur ordre d'apparition, leur agencement et leur durée respective, on note des différences spécifiques qui peuvent jouer un rôle important, en particulier comme barrière reproductrice lors des parades nuptiales.

NOBLE et CURTIS émirent pour la première fois, en 1939, l'opinion que la parure nuptiale d'*Hemichromis bimaculatus* n'avait pas seulement un but ornemental. Mais c'est au cours des années 1960 que l'on a mis réellement en évidence le rôle des structures colorées dans la communication entre individus. On a en effet démontré que le patron de coloration à un moment donné pouvait jouer un rôle important dans le comportement social et (ou) sexuel. De manière générale, chaque poisson possède une gamme de livrées déterminée et spécifique constituée de diverses structures colorées dont la configuration globale est caractéristique de l'espèce. Cependant, sous l'effet de facteurs internes d'ordre physiologique ou émotionnel (variation du taux d'une hormone dans le sang, par exemple) ou de facteurs externes environnementaux (présence d'un congénère, changement de température...), de nombreuses espèces peuvent changer de patron de coloration (fig. 86). Les pigments sont groupés dans des cellules particulières, les chromatophores, dont l'aspect peut changer au point de modifier l'apparence de l'animal de manière quasi instantanée, en se contractant ou en se dilatant. Les caractères de la pigmentation et le jeu des livrées diffèrent chez les Cichlidae en étroite relation avec le comportement de reproduction et les soins aux jeunes (Voss, 1983). Chez les espèces comme les *Tilapia*, où les deux partenaires restent longtemps ensemble et assurent conjointement la défense du territoire et la protection des œufs, le jeu de livrées est complexe mais reste cependant très comparable chez le mâle et la femelle. Au contraire, chez les Cichlidae où la durée du couple est réduite à la ponte et où un seul des deux partenaires assure les soins aux alevins (*Sarotherodon*, *Haplochromis*, *Labeotropheus*, *Pseudotropheus*...), la gamme des livrées est restreinte mais avec un dimorphisme sexuel important.

Signaux tactiles

Les contacts physiques peuvent aussi être un mode de communication. Lors des parades nuptiales, des contacts s'établissent entre les deux partenaires. Chez *O. mossambicus*, le mâle touche la papille génitale de la femelle et connaît ainsi l'état sexuel de cette dernière. De façon comparable, chez les *Haplochromis* spp., l'attouchement de la nageoire anale des mâles par les femelles est un facteur déterminant de l'éjaculation et de la fertilisation des œufs dans les bouches des femelles (WICKLER, 1962 ; HERT, 1986 ; FERMON, 1997). Chez de nombreux Mormyridae, on peut observer qu'une stimulation manuelle entraîne un mouve-

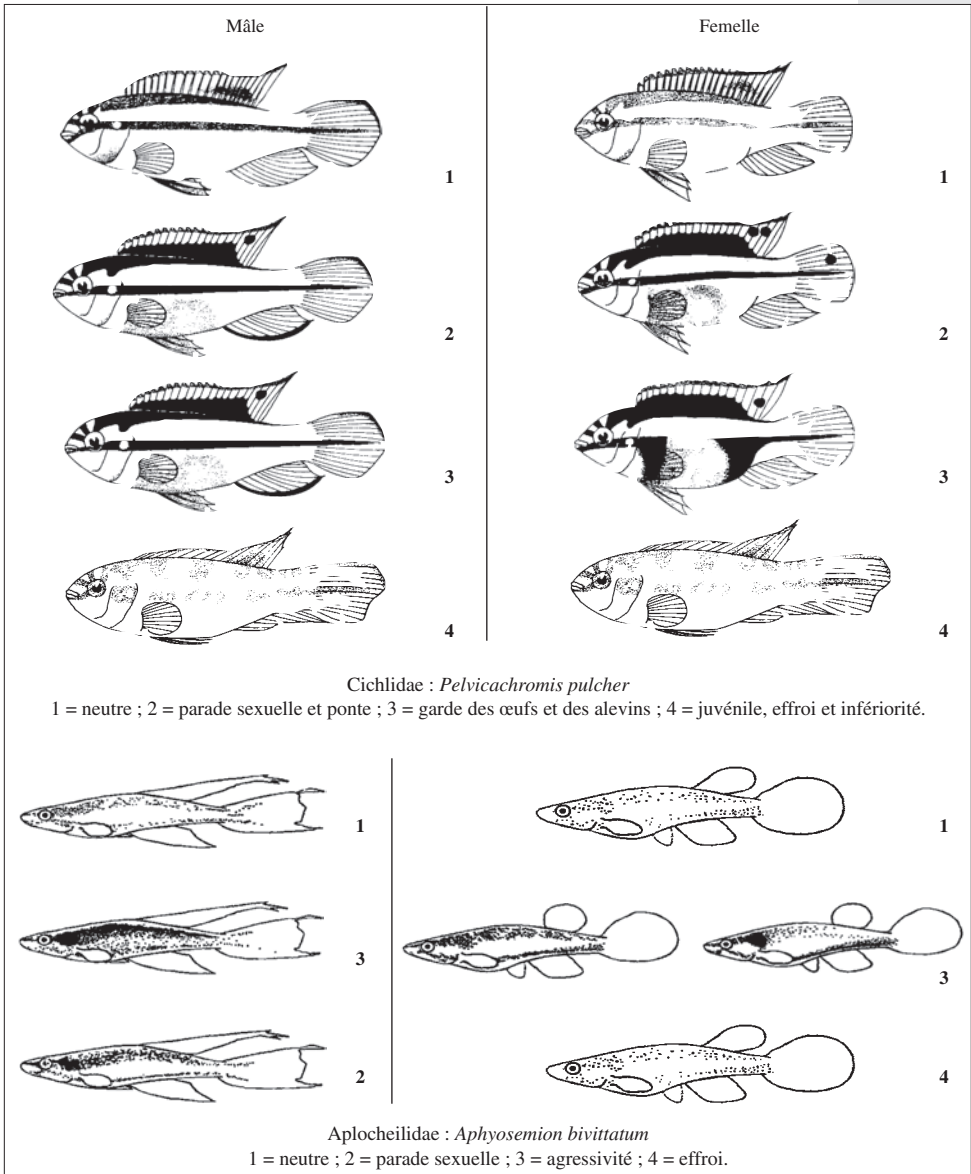


FIGURE 86

Patrons de coloration chez *Pelvicachromis pulcher* (simplifié d'après Voss, 1977) et *Aphyosemion bivittatum* (d'après EWING et EVANS, 1973).

ment de flexion de la nageoire anale (KIRSHBAUM, 1987). Ce réflexe peut faciliter la fertilisation des œufs en formant un canal d'écoulement du sperme.

Cependant, surtout dans les situations agonistiques, la frontière entre action de communication et combat est souvent difficile à établir. Par exemple, lors des postures « bouche à bouche » chez les Cichlidae, les deux individus s'at-tapent par la mâchoire et se repoussent. Dans les positions en « T », un des protagonistes envoie de l'eau par des mouvements de queue vers la tête de l'autre (BAERENDS et BAERENDS VAN ROON, 1950 ; FERMON et VOSS, 1990) (fig. 85).

Signaux hormonaux (chimiques)

La communication chimique joue un rôle particulièrement important en milieu aquatique car l'eau peut transmettre des messages chimiques sur de grandes distances (SAGLIO, 1992). Selon le type de connexion neurologique finale des récepteurs, on distingue deux catégories majeures de communication chimique : l'olfaction et le goût. Les récepteurs olfactifs sont situés dans les cavités nasales. Les récepteurs du goût peuvent être répartis sur tout le corps, mais sont généralement concentrés au niveau des barbillons, des nageoires filamenteuses, de la zone des branchies et de la bouche (NELISSEN, 1991).

Les poissons sont capables de réagir sélectivement à la perception de substances produites par leurs congénères, leurs proies ou leurs prédateurs. On désigne sous le nom de phéromones les substances émises par un animal et perçues par un individu chez lequel elles déclenchent une réaction immédiate. Elles ont généralement une durée d'action éphémère. On distingue les phéromones incitatrices qui induisent une modification immédiate du comportement du récepteur et les phéromones modificatrices qui provoquent un changement de l'état physiologique de l'individu qui les capte. C'est à cette dernière catégorie qu'appartiennent les phéromones sexuelles qui influencent l'apparition et la synchronisation des activités reproductrices des mâles et des femelles. Ainsi, il a été démontré que les femelles du Cichlidae *Haplochromis* (= *Astatotilapia*) *burtoni* prêtes à pondre produisent des signaux chimiques qui stimulent l'activité sexuelle des mâles de leur espèce (CRAPON DE CRAPONA, 1980). En conditions expérimentales, il a été montré que les femelles ovulantes de *Clarias gariepinus* préféraient les eaux des bassins des mâles plutôt que celles des femelles en raison des phéromones qu'ils émettent (RESINK *et al.*, 1989). Ces substances jouent également un rôle important dans les soins parentaux. Expérimentalement, on a mis en évidence que les parents d'*Hemichromis bimaculatus* reconnaissent leurs propres jeunes mais pas ceux d'une portée hétérospécifique. De même, les jeunes sont attirés par les substances chimiques émises par leurs congénères (KÜHME, 1963, 1964).

Les substances chimiques peuvent également jouer un rôle dans la détection des proies ou des congénères. Le poisson électrique *Malapterurus electricus* réagit lorsqu'on le met en contact avec du mucus d'une proie ou d'un conspécifique. Cette réaction disparaît si l'on sectionne les récepteurs gustatifs (BAUER, 1968).

Signaux sonores

Le milieu aquatique est loin d'être le « monde du silence ». Les poissons ne sont pas muets comme on le pense parfois, et de nombreuses espèces produisent des sons. Ceux produits par les poissons-chats du genre *Synodontis* sont bien connus des pêcheurs africains qui leur ont donné le nom de « kon-kon », en référence aux grognements qu'ils émettent lorsqu'on les sort de l'eau.

On distingue trois grandes catégories de signaux sonores :

- les sons stridents émis par la friction des dents (fig. 87) ou des épines des nageoires ;
- les sons résultant des mouvements de nage ;

► les sons provenant de la vessie natatoire qui agit comme une caisse de résonance quand elle est activée par certains muscles.

La communication sonore des poissons africains est encore peu connue, mais il existe un certain nombre de travaux qui tendent à montrer qu'elle joue un rôle important dans les relations sociales. Ainsi, dans la famille des Cichlidae, *Hemichromis bimaculatus* peut émettre et recevoir des signaux sonores (ROWLAND, 1978). NELISSEN (1978) a pu montrer, pour différentes espèces proches de Cichlidae du lac Tanganyika, que l'utilisation de la communication sonore variait selon le mode de vie. *Simochromis diagramma* et *S. babaulti*, poissons diurnes, présentent plusieurs patrons

de coloration, mais des signaux acoustiques peu diversifiés. On constate le phénomène exactement inverse chez *Tropheus moorii*, *T. brichardi* et *T. duboisi* qui sont des espèces nocturnes. Certains Mormyriiformes peuvent également émettre et détecter des signaux sonores dont on connaît encore peu la signification biologique. Il est probable que ces signaux proviennent de la vessie natatoire. On a découvert qu'ils jouaient un rôle important dans le comportement reproducteur de *Pollimyrus isidori* et une nomenclature de ces signaux a pu être établie pour cette espèce (CRAWFORD *et al.*, 1986). Les mâles territoriaux produisent des grognements, des gémissements, des grondements durant leur parade sexuelle, alors que des craquements et des hululements sont produits durant des comportements d'attaque. Les signaux acoustiques des mâles territoriaux pourraient être des signes d'avertissement à l'égard des congénères les informant de la présence des sites de reproduction et leur localisation.

Signaux électriques

De nombreux organismes sont sensibles aux déformations d'un champ électrique (chez les poissons africains, on peut citer *Xenomystus* et *Papyrocranus*), mais peu sont capables de générer eux-mêmes de l'électricité. Dans les eaux douces africaines, certaines familles de poissons ont pourtant développé un système électro-sensoriel suffisamment complexe pour qu'il puisse jouer un rôle comportemental primordial et devenir un moyen privilégié de communication. C'est le cas des poissons dits faiblement électriques qui émettent, pratiquement en permanence, des décharges de quelques dixièmes de volt à un volt. Selon le rythme des décharges, on distingue des espèces émettant de façon pulsatoire (Mormyridae, environ 250 espèces) ou ondulatoire (Gymnarchidae, une seule espèce) (fig. 88). Dans les deux cas, ce sont

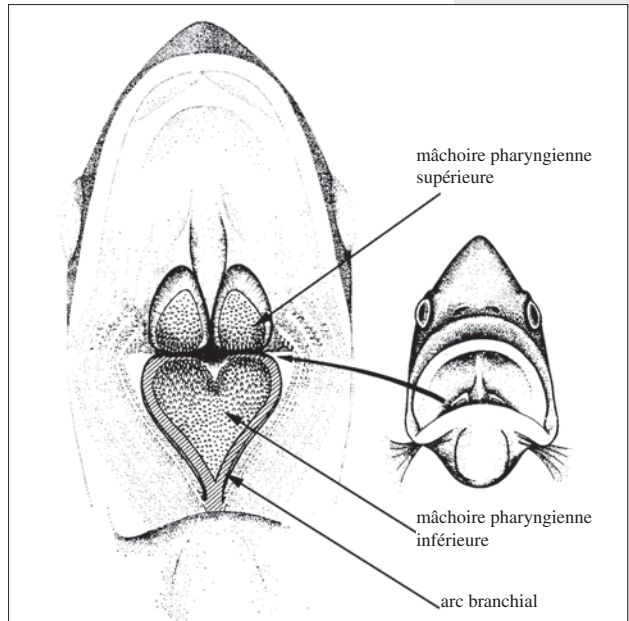


FIGURE 87

Mâchoires pharyngiennes d'*Oreochromis mossambicus* (d'après LANZING, 1974). Le frottement des mâchoires provoque l'émission de son.

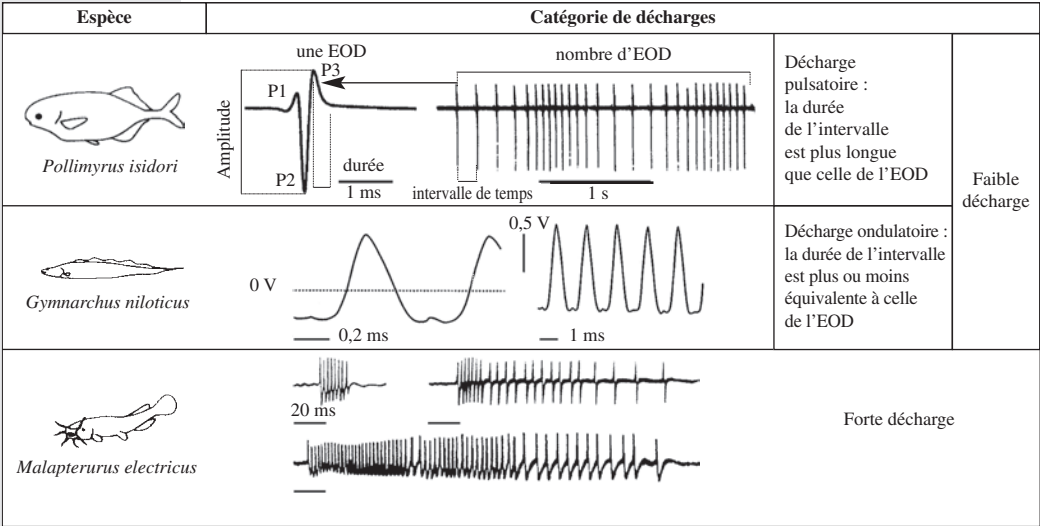


FIGURE 88

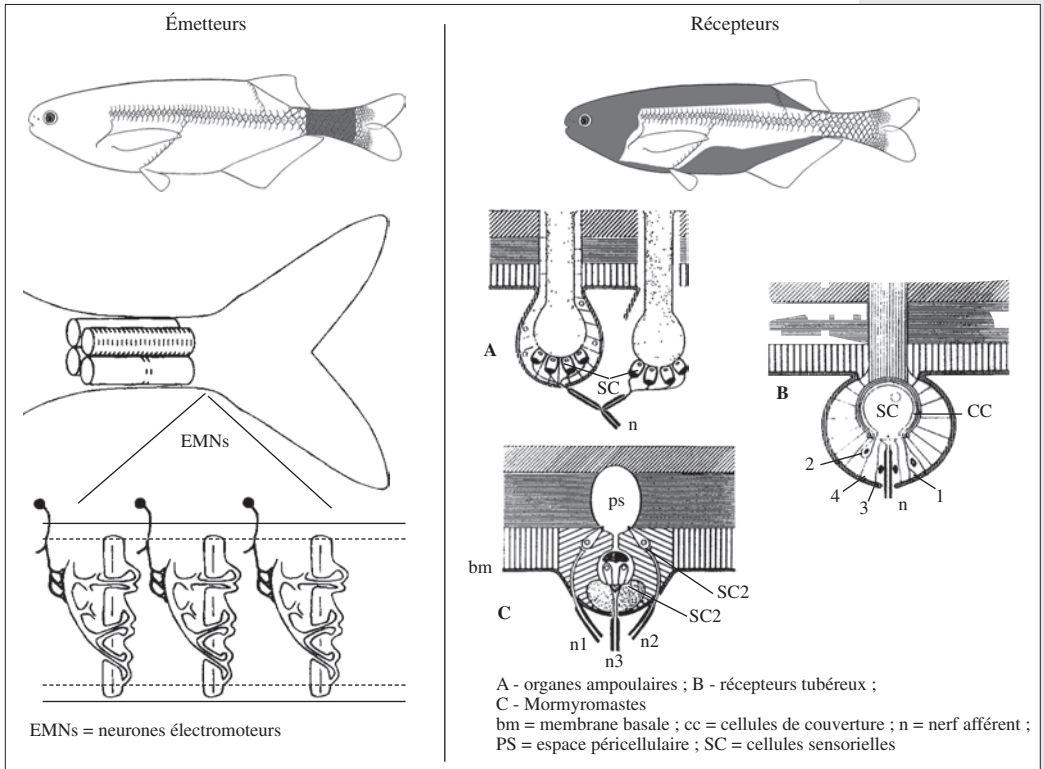
Les grandes catégories de décharges chez les poissons électriques africains (d'après CRAWFORD, 1991 ; BENNET, 1971 ; BELBENOIT *et al.*, 1979).

Pour étudier les signaux électriques, différentes caractéristiques sont prises en compte.

Chez les poissons à faible décharge, il s'agit de la forme, de la durée et du nombre de phases (P) de la décharge isolée (EOD, Electric Organ Discharge), mais aussi de l'organisation temporelle des séries de décharges. Chez *Malapterurus electricus*, on s'intéresse à la structure globale de la salve (durée totale, nombre de séries de décharges, nombre d'EOD par série...).

des cellules musculaires modifiées (électrocytes), situées dans le pédoncule caudal chez les Mormyridae ou rayonnant à partir de ce dernier chez les Gymnarchidae, qui sont responsables de cette production d'électricité (fig. 80). Le champ électrique qui en résulte est dirigé de la queue vers la tête. Les signaux électriques sont reçus et analysés par un système récepteur extrêmement sensible. Ces électrorécepteurs, innervés par des fibres nerveuses issues de la ligne latérale, sont distribués sur les parties périphériques du corps (ventre et dos), mais sont plus nombreux sur la tête (fig. 89).

Une première fonction de ce système électro-sensoriel est de permettre à l'animal de se repérer par rapport à son environnement. Le poisson est prévenu de l'existence d'un obstacle par la déformation du champ électrique que celui-ci induit. Cette fonction d'électrolocalisation peut avantageusement être mise à profit pour la recherche et la détection de proies (VON DER EMDE, 1990). Ce système joue aussi un rôle social important, surtout chez les Mormyridae. Les décharges de ces poissons ne sont pas perceptibles par l'homme, mais elles peuvent être enregistrées et visualisées à l'aide d'un oscilloscope. On s'est ainsi rendu compte de la grande diversité des signaux électriques émis, tant en ce qui concerne leur forme que leur fréquence ou leur rythme. Les caractéristiques de la décharge électrique peuvent constituer une véritable signature spécifique permettant la reconnaissance entre congénères. Celle-ci peut être utilisée en systématique pour différencier des espèces morphologiquement voisines (HOPKINS, 1981 ;

**FIGURE 89**

Émetteurs
et récepteurs
électriques chez
les Mormyridae
(cas de *Brienomyrus
niger*) (d'après
SZABO, 1974 ;
WESTBY, 1984).

CRAWFORD et HOPKINS, 1989 ; voir p. 105). Les caractéristiques des signaux peuvent également varier en fonction du sexe ou de l'état physiologique des individus à l'intérieur d'une même espèce. Les poissons peuvent ainsi transmettre des informations sur leur état d'agressivité ou de maturation sexuelle, ou encore sur leurs rangs hiérarchiques respectifs. Les interruptions du rythme de décharge constituent le plus souvent un signe de soumission. Les accélérations de rythme sont, elles, souvent corrélées à des comportements d'attaque, et les individus dominants émettent en général à des fréquences élevées (KRAMER, 1974, 1978 ; KRAMER et BAUER, 1986). De nombreux Mormyridae vivent, périodiquement ou non, en bancs et échangent continuellement des informations qui assurent la structuration spatiale et sociale du groupe (MOLLER et SERRIER, 1986 ; SQUIRE, 1981 ; GRAFF, 1986, 1989 ; MOLLER *et al.*, 1989). On peut s'imaginer que, lorsque des centaines d'individus appartenant à différentes espèces de poissons électriques cohabitent, il doit se produire une véritable « cacophonie » électrique. Comment dans ces conditions percevoir les messages d'un congénère sans risques de brouillage ? Les électrorécepteurs ont en réalité des capacités de filtrage comparables à celles des récepteurs auditifs. De plus, ils présentent une sensibilité maximale pour les stimulations électriques dont les composantes en fréquences et en phases correspondent précisément à celles de la décharge de l'espèce (fig. 80). On a découvert plus récemment (HAGEDORN *et al.*, 1990 ; BARON *et al.*, 1994) que certains poissons autres que les Mormyridae et les Gymnarchidae étaient capables d'émettre de faibles décharges électriques. C'est le cas de plusieurs poissons-chats

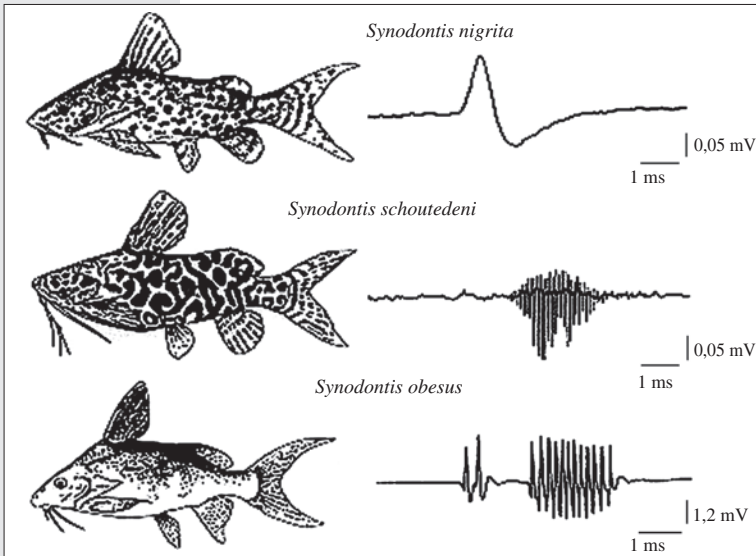


FIGURE 90

Production de signaux électriques chez trois espèces du genre *Synodontis* (d'après HAGEDORN et al., 1990).

des genres *Clarias* ou *Synodontis* (fig. 90). Le champ des découvertes reste certainement encore ouvert dans ce domaine. À côté de ces poissons faiblement électriques, d'autres sont capables de générer des décharges de forte intensité. Ils sont représentés en Afrique par la famille des *Malapteruridae* qui ne comporte qu'un seul genre. Chez les *Malapterurus*, les électrocytes se développent à partir des muscles pectoraux et sont répartis sur pratiquement toute la surface du corps. La production d'électricité est intermittente et se fait par salves (fig. 79) comportant une ou plusieurs séries de décharges. Une salve peut ainsi durer jusqu'à 30 secondes et contenir plus de 1 000 décharges. L'amplitude de ces dernières varie avec la taille du poisson et peut atteindre 350 volts chez un individu de 50 cm de longueur. Il s'agit là d'une arme redoutable, mais le *Malapterurus* semble ne pas limiter l'utilisation de son potentiel électrique à l'attaque des proies ou à sa propre défense. Une typologie des salves de décharges émises par les *Malapterurus* permet de les classer en cinq catégories (MOLLER, 1995). Quatre d'entre elles sont directement liées à des activités de prédation ou de protection. Une cinquième n'est utilisée qu'au cours de confrontations entre congénères (RANKIN et MOLLER, 1992). Mais, dans la mesure où ce type d'émission ne concerne toujours qu'un seul des protagonistes (qu'il soit le dominant ou le dominé), il est difficile de déterminer si celle-ci a une réelle valeur en tant qu'élément de communication ou si elle n'est que le reflet du degré d'excitation de l'individu. Pourtant, des observations en laboratoire (KASTOUN, 1971, 1972 ; RANKIN, 1984 ; RANKIN et MOLLER, 1986, 1992) permettent de supposer que, associées à d'autres systèmes sensitifs (gustatifs, olfactifs et chimiques), les décharges électriques des *Malapterurus* jouent un rôle dans les relations inter- et intraspécifiques.

Écologie et comportement

Les comportements reproducteurs, sociaux et alimentaires reprennent les attitudes actives des poissons et leurs adaptations aux contraintes externes afin d'assurer leur survie et leur propagation.

Comportements reproducteurs

Pour s'assurer le meilleur succès reproducteur possible, les poissons ont des stratégies diverses qui sont génétiquement codées. Celles-ci se traduisent par des comportements sexuels et reproducteurs souvent complexes.

HISTOIRE DES POISSONS ÉLECTRIQUES

Depuis l'Antiquité, les poissons fortement électriques ont fasciné les hommes. On retrouve des représentations de *Malapterurus electricus* peintes sur des tombes égyptiennes à Saqqarah. Il était considéré comme le « protecteur des poissons » et tout pêcheur subissant une décharge de sa part était tenu de libérer l'ensemble de sa pêche. Le nom de « poisson tonnerre » ou « poisson trembleur » lui avait été attribué par les anciens Arabes. Plus près de nous, le jésuite Nicolao GODIGNO raconte avec émerveillement, en 1615, comment des poissons morts sont ramenés à la vie lorsqu'ils sont mis en contact avec un *Malapterurus* fraîchement pêché. On a observé également des Mormyridae (*Petrocephalus*, *Mormyrus* et *Marcusenius*) peints dans des scènes de pêche sur les bas-reliefs de tombes à Giza et Saqqarah. Un véritable culte était même voué aux *Mormyrus*. Mais, s'agissant là d'un poisson émettant des décharges imperceptibles par l'homme, il est difficile d'attribuer cette vénération à ses caractéristiques électriques. Au début des années 1950, H. LISSMANN ouvrait

la voie à l'étude des poissons produisant de faibles décharges électriques. En expédition au Ghana, il s'aperçut que les fleuves fourmillaient d'électricité « vivante » (LISSMANN, 1951). Il suffit pour s'en convaincre de plonger dans l'eau deux fils de cuivre reliés à un amplificateur et d'entendre les crépitements qui sont la manifestation de l'activité électrique des poissons.

FIGURE 91

Mormyrus sp. coiffé de la couronne hathorique (Musée du Louvre - Photo Revue française d'aquariologie).



Choix et compétitions sexuels

Chez beaucoup d'espèces de poissons, il n'existe pas de choix actif du partenaire sexuel. En revanche, quand ce choix existe, il est généralement le fait de la femelle et peut être basé sur la recherche d'un bénéfice immédiat ou d'un bénéfice lié au potentiel génétique du partenaire.

La recherche d'un bénéfice immédiat ou matériel a pour but d'augmenter les chances de dispersion de ses gènes et de leur pérennité. Cela se traduit généralement par une sélection active portant par exemple sur les meilleurs constructeurs ou protecteurs : choix du mâle possédant le plus grand nid, chez *Cyrtocara* (= *Copadichromis*) *eucinostomus* (McKAYE, 1983) ; choix d'un partenaire de grande taille, chez *Sarotherodon* (voir encadré « Petites femelles pour grands mâles »).

Dans la recherche d'un bénéfice lié au potentiel génétique du partenaire (« choix des bons gènes »), les mâles arborent généralement des couleurs brillantes qui sont faites pour attirer les femelles. Les plus colorés ont un succès plus important, comme chez les Cichlidae incubateurs buccaux et en particulier ceux des lacs Malawi et Victoria (McKAYE, 1991). On observe le même dimorphisme chez les *Aphyosemion* (Aplocheilidae) (voir planches couleur hors-texte). Chez les Cichlidae, certains caractères sexuels secondaires jouent un rôle attractif très important lors de la parade. Ce sont des leurres comme les ocelles sur la nageoire anale des Haplochromines, les spots sur les nageoires pelviennes des *Cyathopharynx* et des *Ophthalmotilapia* (fig. 92). Il est possible que les signaux élec-

PETITES FEMELLES POUR GRANDS MÂLES

Chez les incubateurs buccaux, le nombre d'œufs incubés dépend de la taille de la cavité buccale et donc de la taille du parent prodiguant ce type de soins. Chez *S. melanotheron*, incubateur paternel, les mâles de petite taille ne peuvent pas incuber de manière efficace tous les œufs pondus par une femelle de taille comparable car ils occuperaient alors 90 % de leur cavité buccale.

Au cours de la croissance, le volume de la cavité buccale augmente plus rapidement chez le mâle que le volume de ponte chez les femelles. Ce n'est donc qu'à partir d'une taille donnée que le mâle peut s'occuper de la totalité de la ponte d'une femelle, même de petite taille (LEGENDRE et TRÉBAOL, 1996).

Les femelles s'appariant avec des mâles plus grands qu'elles s'assurent ainsi de l'efficacité de l'incubation.

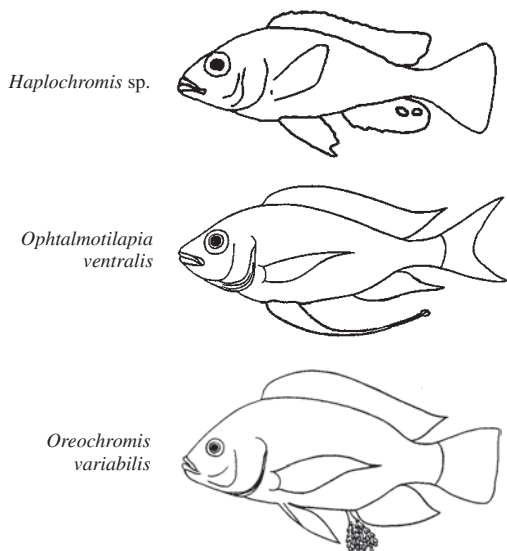
triques chez les Mormyridae jouent un rôle comparable à celui de la coloration.

Au cours de leur choix, les femelles sont soumises à d'autres contraintes comme les risques de jeûne forcé ou pour le moins de compétition alimentaire. Chez *Tropheus moorii*, un Cichlidae endémique du lac Tanganyika, la femelle va se nourrir dans le territoire du mâle quelques jours avant de se reproduire (YANAGISAWA et NISHIDA, 1991). La richesse en ressources du territoire du mâle peut alors devenir un facteur important. Le choix est également limité par l'attitude des membres de l'autre sexe. Un mâle territorial peut passer un certain temps à chasser des intrus et d'autres individus peuvent alors venir féconder les œufs déjà déposés par la femelle présente dans ce territoire, comme c'est le cas chez *Pseudocrenilabrus philander* (RIBBINK et CHAN, 1989). Lorsqu'on a affaire à des structures de harems, un mâle monopolise l'en-

semble des femelles, comme par exemple chez *Ctenochromis horei* dans le lac Tanganyika (OCHI, 1993 a). Le choix des femelles est alors bien réduit et peut entraîner une compétition importante. Dans certaines colonies de poissons conchylicoles, presque toutes les interactions agressives entre femelles sont régulées par le mâle. C'est le cas chez *Neolamprologus ocellatus* dont le mâle polygame garde les coquilles d'escargot qui serviront d'abri et de site de ponte aux femelles (WALTER et TRILLMICH, 1994). La compétition reproductive intraspécifique la plus courante entre mâles met en jeu des conflits liés à la défense d'un territoire (voir plus loin « Vie sociale, conflit et coopération »).

FIGURE 92

Différents types de leurres attractifs pour les femelles chez les Cichlidae (d'après FRYER et ILES, 1972 ; GOLDSCHMIDT, 1991).



LES DIFFÉRENTS SYSTÈMES REPRODUCTIFS

Polygamie

Dans la mesure où les mâles sont capables de produire assez de sperme pour se reproduire plus souvent que les femelles, la polygynie est fréquente. Si les mâles ne prodiguent pas de soins parentaux, on trouve une structure territoriale avec un mâle polygame ; c'est le cas des poissons qui vivent en harem (comme *Neolamprologus brichardi*) (VON SIEMENS, 1990). Lorsque les mâles protègent les œufs, ils peuvent s'occuper de plusieurs portées et peuvent alors se reproduire avec plusieurs femelles. Il semble que ce soit le cas chez le Mormyridae *Pollimyrus isidori*. Chez les Cichlidae incubateurs buccaux maternels, les femelles peuvent incuber en même temps des œufs fécondés par plusieurs partenaires (*Cyrtocara* (= *Copadichromis*) *eucinostomus* du lac Malawi) (McKAYE, 1983).

Monogamie

Les espèces monogames pratiquent généralement des soins aux jeunes biparentaux. Après la ponte, les deux parents restent associés durant toute la durée des soins aux jeunes. Une bonne partie des espèces de Cichlidae, dont les *Tilapia*, les Lamprologini, sont monogames et dans certains cas les couples peuvent même se former à vie. C'est également le cas pour d'autres espèces comme *Bagrus meridionalis* dans le lac Malawi (McKAYE *et al.*, 1994).

Stratégies alternatives des mâles : mâle satellite ou mâle dominant

Selon l'âge de l'individu, la stratégie peut varier : par exemple, un mâle d'une espèce de taille importante pourra se constituer un territoire de reproduction pour y attirer les femelles.

En revanche, un mâle plus petit de la même espèce peut adopter une tactique différente en prenant un patron de femelle et en essayant de fertiliser les œufs lors de la parade nuptiale d'une femelle avec un mâle territorial. Il existe un stade intermédiaire avec des poissons semi-territoriaux qui essaient d'attirer les femelles mais de façon épisodique. Leur territoire se situe alors en dehors du substrat habituel de l'espèce. Cette stratégie a été observée (KUWAMURA, 1987 b ; RIBBINK et CHAN, 1989) chez des espèces de Cichlidae incubateurs buccaux comme *Pseudosimochromis curvifrons* et *Pseudocrenilabrus philander*.

Autres stratégies

On ne connaît que peu d'exemples de *changement de sexe* chez les poissons africains. Des cas d'inversion sexuelle, dans le sens mâle-femelle, ont été observés chez un poisson d'eau saumâtre, *Polydactylus quadrifilis* (LOUBENS, 1966). Le cas inverse peut se produire occasionnellement chez le Cichlidae *Melanochromis auratus* du lac Malawi. Chez certains Cichlidae du lac Victoria, en particulier *Haplochromis* « velvet black », quelques individus, tout en présentant l'ensemble des caractères sexuels externes des mâles, se révèlent en fait *hermaphrodites* (FERMON, *com. pers.*). L'hermaphrodisme simultané (les gonades mâles et femelles sont fonctionnelles de concert), uniquement connu chez les poissons récifaux, et la *reproduction sexuée et asexuée*, connue chez les *Rivulus* et les Poeciliidae, n'ont pas été observés chez les poissons africains.

De la reproduction aux soins parentaux

La plupart des systèmes reproductifs, de la monogamie à la polygamie, se rencontrent chez les poissons d'eau douce africains (voir encadré « Les différents systèmes reproductifs »).

De nombreuses espèces choisissent un site de ponte soit directement sur le substrat, c'est le cas le plus général, soit en pleine eau, sans barrières visibles, pour un certain nombre d'espèces pélagiques. Dans le premier cas, sur les sites de ponte ou à proximité de ceux-ci, certaines espèces aménagent des nids. Ils ont un double rôle : être des attributs attractifs pour les femelles par leur forme, leur taille et leur disposition (fig. 93) et servir de protection pour les œufs et les larves. Ils peuvent être alors gardés par les parents.

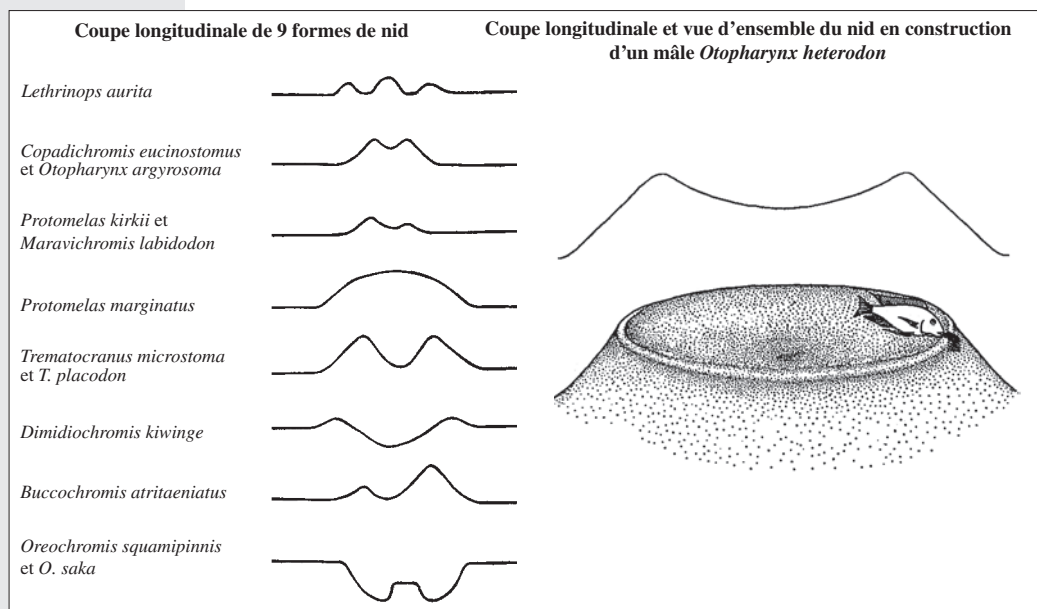


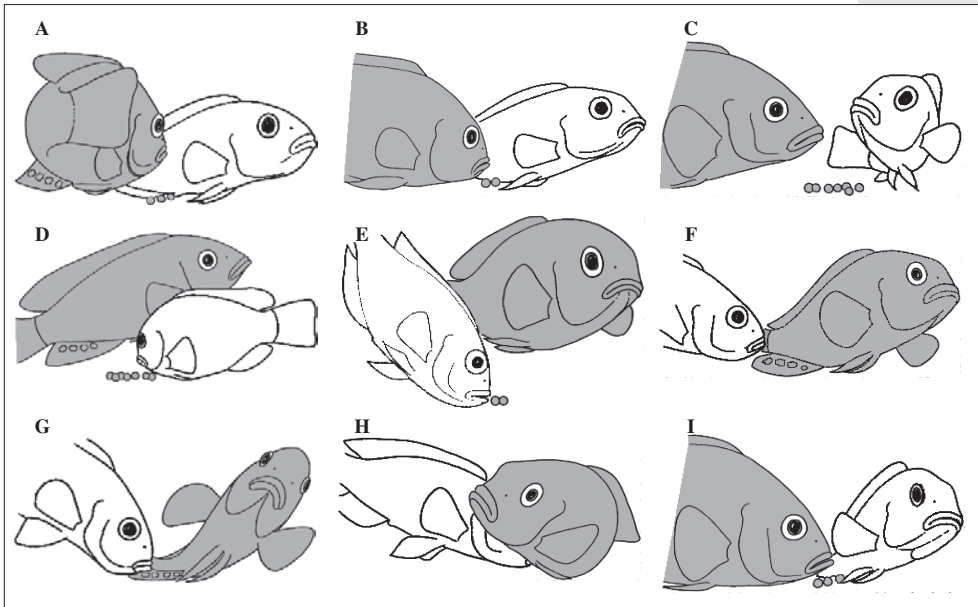
FIGURE 93

Les dix formes principales de nids des Cichlidae du lac Malawi (d'après FRYER et ILES, 1972 ; McKAYE, 1983 ; McKAYE et STAUFFER, 1988).

Il existe une grande variété de nids chez les poissons. Certains sont des dépressions aménagées (*Heterotis niloticus*) ou se présentent sous forme de terriers (*Protopterus annectens*). Les nids flottants sont une forme assez répandue dans les milieux où existent des risques d'anoxie. C'est le cas des nids de *Gymnarchus niloticus* fabriqués à partir de plantes. Les nids de Mormyridae sont également construits en utilisant du matériel végétal. Chez *Pollimyrus petricolus*, espèce endémique du Niger, les mâles gardent activement le nid fabriqué avec des tiges et des racines d'*Echinocloa stagnina* en décomposition, qui permettent le développement de micro-invertébrés servant de nourriture aux jeunes.

Des nids flottants en écume sont également construits par *Hepsetus odoe*. Chez certains Cichlidae, comme *Cyatopharynx furcifer* du lac Tanganyika et *Cyrtocara* (= *Copadichromis*) *eucinostomus* du lac Malawi, on observe des structures similaires aux « leks » des oiseaux. Ce sont de grandes surfaces, ou arènes, dans lesquelles se trouvent les mâles territoriaux qui y aménagent leur nid, avec une hiérarchie des individus de la périphérie vers le centre (McKAYE, 1983 ; ROSSITER et YAMAGISHI, 1997).

Sur le site de ponte, de nombreuses espèces effectuent une parade nuptiale (fig. 94, 95 et 96) dont la spécificité sert de barrière reproductrice et dont le rôle est d'optimiser la fertilisation des œufs. Ces parades, souvent très complexes, mettent en jeu plusieurs types de signaux. Leur structure et leur durée dépendent du type de soins parentaux prodigués par l'espèce mais également des facteurs externes auxquels les partenaires sont soumis. Par exemple, chez les Cichlidae incubateurs buccaux comme les Haplochromines, les femelles pondent une petite série d'œufs (trois à six) qu'elles prennent immédiatement en bouche où a lieu la fertilisation. Chez les *Oreochromis*, la femelle pond sur le substrat un nombre élevé d'œufs qui seront en partie fécondés sur place puis,

**FIGURE 94**

Parade nuptiale et ponte chez un Cichlidae incubateur buccal, *Astatotilapia* (= *Haplochromis*) *burtoni*, du lac Tanganyika (d'après FRYER et LIES, 1972). Le mâle est en gris. A et B : la femelle pond les œufs alors que le mâle reste à proximité ; C : après avoir pondu quelques œufs, la femelle se retourne rapidement ; D : la femelle se prépare à ramasser les œufs avant que le mâle ait eu le temps de les fertiliser ; E : collecte des œufs par la femelle ; F : le mâle déploie sa nageoire anale devant la femelle et lui montre ainsi les ocelles ; G et H : la femelle, les œufs en bouche, essaie alors de collecter ces ocelles et se rapproche ainsi de l'orifice génital du mâle qui éjacule à ce moment-là ; I : la femelle commence à pondre un nouveau chapelet d'œufs. L'ensemble de la séquence se répète ainsi plusieurs fois de suite.

dans un second temps, dans la bouche de la femelle. On pense que, pour les Haplochromines, la rapidité de reprise des œufs en bouche est primordiale en raison du nombre de prédateurs potentiels susceptibles de manger les œufs (TREWAVAS, 1992). Ils peuvent être également les victimes de poissons « coucous » (voir encadré « Les poissons coucous »).

Ces risques de prédation, directe ou indirecte, peuvent être limités par la pratique de soins aux jeunes. Ce type de comportement n'est pas le plus répandu parmi les familles de poissons d'eau douce africains. Lorsqu'ils existent, ils peuvent être de nature variée et comprennent :

- ▶ la construction d'un nid et son entretien ;
- ▶ la garde des œufs et des larves ;
- ▶ leur incubation et leur transport dans la bouche ou la cavité branchiale ;
- ▶ la ventilation des œufs à l'aide des nageoires pour assurer une meilleure oxygénation et ôter le sédiment qui se dépose ;
- ▶ le nourrissage des jeunes.

Ces soins sont délivrés en priorité par le mâle, puis, par ordre de fréquence décroissante, par les deux parents et enfin par la femelle.

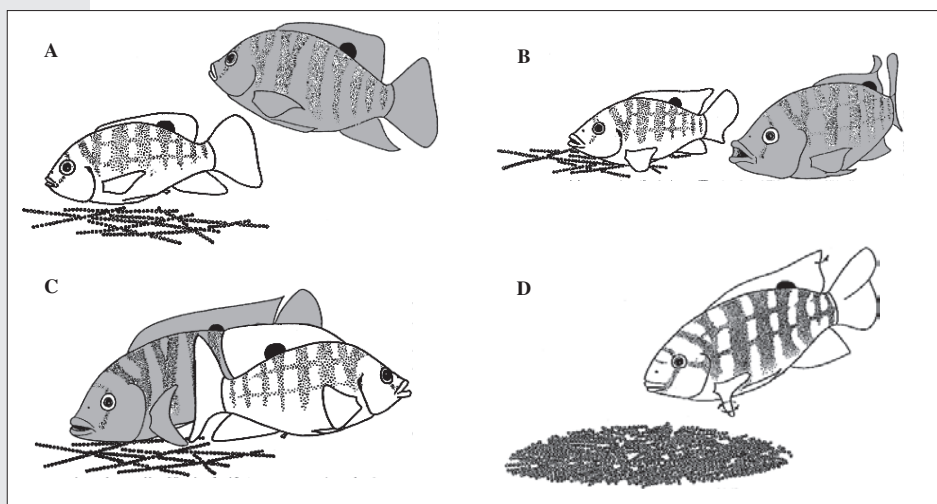


FIGURE 95

Parade nuptiale et ponte chez un Cichlidae pondéur sur substrat, *Tilapia zillii* (d'après FRYER et ILES, 1972).

Le mâle est en gris. A et B : la femelle dépose une première série d'œufs

sur le substrat nettoyé au préalable, le mâle reste à proximité ; C : la femelle quitte le site de ponte, le mâle passe au-dessus des œufs et les fertilise (la séquence A à C se répète ainsi plusieurs fois) ;

D : la femelle, devenue plus sombre, garde et aère les œufs qui ont été rassemblés.

Chez les Cichlidae, on distingue deux grands groupes de poissons délivrant des soins à leur progéniture :

- les pondéurs sur substrat maintiennent leur ponte sur une surface et assurent la garde des jeunes jusqu'à ce qu'ils deviennent indépendants ;
- les incubateurs buccaux transportent leurs jeunes dans la bouche, depuis la ponte jusqu'à ce qu'ils deviennent eux aussi indépendants. Il existe des incubateurs paternels, maternels, ou biparentaux. On trouve également des cas intermédiaires où la femelle incube les œufs dans la bouche puis le mâle protège les jeunes avec la femelle, comme chez le Cichlidae *Perissodus microlepis* (YANAGISAWA et NSHOMBO, 1983).

La répartition des tâches entre les deux parents est parfois bien établie. Chez les poissons coquilles, le mâle défend le territoire pendant que la femelle s'occupe des jeunes. Chez *Bagrus meridionalis*, les parents partagent le nourrissage des jeunes : la femelle leur donne des œufs et le mâle va récolter des petits invertébrés benthiques. Lors de la défense contre un prédateur, la femelle va attaquer l'intrus pendant que le mâle reste avec les petits. Au fur et à mesure de la croissance des jeunes, le risque de prédation décroît et les parents s'investissent davantage dans le nourrissage (McKAYE *et al.*, 1994).

Vie sociale, conflit et coopération

Dans son milieu, le poisson est amené à côtoyer congénères et hétérospécifiques. Ces contacts provoquent des relations qui sont le plus souvent d'ordre conflictuel et liées à la défense d'un espace. Cette territorialité peut être tem-

poraie ou durer toute une vie (Cichlidae lithophiles du lac Malawi). Il existe différentes sortes de territoires (vitaux ou de reproduction) pouvant ou non se recouvrir. Chez *Tropheus duboisi*, le mâle défend une aire importante contre les mâles de son espèce (territoire de reproduction) tout en y tolérant les autres espèces (YANAGISAWA et NISHIDA, 1991 ; YANAGISAWA, 1993). À l'intérieur, il défend également un espace plus réduit dans lequel il se nourrit (territoire vital), et enfin une petite surface qui lui sert de site de ponte. Chez *Gnathochromis pfefferi*, petit Cichlidae, la localisation du territoire vital diffère de celle du territoire de reproduction. Le matin, les mâles occupent leur territoire de reproduction et vont se nourrir l'après-midi dans le domaine vital (OCHI, 1993 b) (fig. 98).

Les conflits peuvent parfois déboucher sur de véritables combats qui restent malgré tout très ritualisés de manière à éviter la mort d'un des protagonistes, tout au moins dans un cadre spécifique. Lorsqu'il s'agit de poissons grégaires, une hiérarchie se met en place. Par exemple, dans les « leks » de *Cyrtocara (= Copadichromis) eucinostomus*, les mâles subordonnés sont à la périphérie, les dominants au centre (McKAYE, 1983).

À côté de ces situations conflictuelles, des formes d'entraide peuvent exister. C'est le cas chez certains Cichlidae coloniaux qui acceptent des jeunes d'autres portées. Chez *Neolamprologus brichardi*, les jeunes sont surveillés par leurs parents et par des jeunes subdominants. Ces « aides » nettoient les pontes

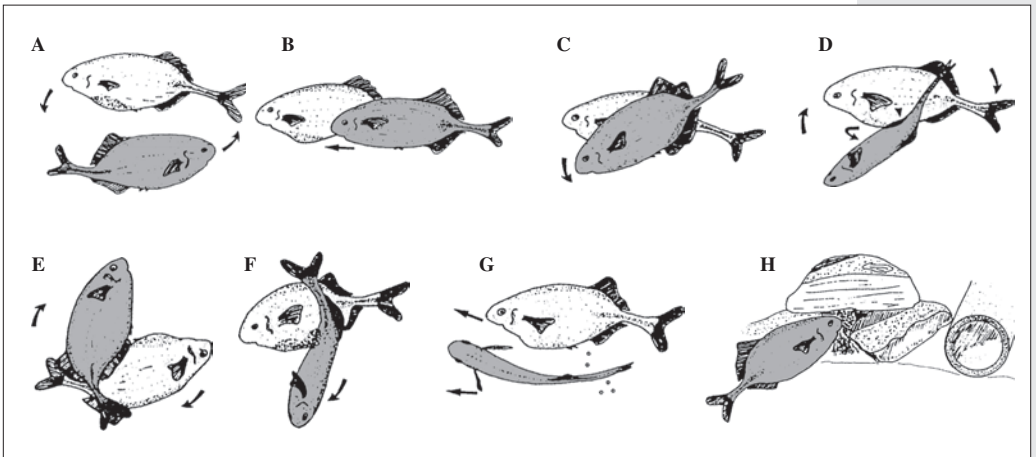


FIGURE 96

Parade nuptiale et ponte chez un Mormyridae, *Pollimyrus isidori* (d'après BRATTON et KRAMER, 1989).

Le mâle est en gris. A : la femelle nage dans le territoire du mâle, le mâle s'en approche latéralement et ils engagent un carrousel ; B : le mâle se place le long de la femelle ;

C et D : le couple s'apparie, ventre contre ventre, le mâle perpendiculaire à la femelle ;

E et F : les deux poissons effectuent une rotation complète en tournant l'un autour de l'autre, puis se séparent (lorsque la femelle est prête à pondre, le couple reprend brièvement la séquence D à F mais sans rotation) ;

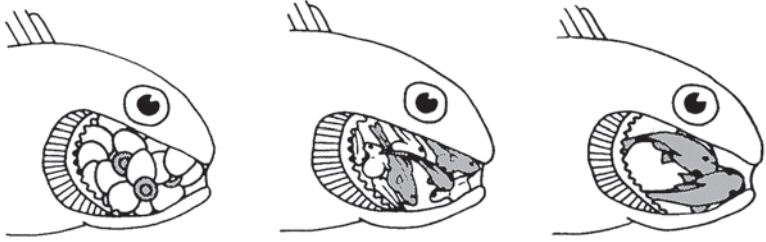
G : le mâle se place parallèlement à la femelle, ventre contre ventre, stimulant le cloaque de sa partenaire et déclenchant ainsi la ponte ;

H : le mâle prend les œufs fertilisés dans sa bouche et les porte jusqu'au nid.

LES POISSONS « COUCOUS »

FIGURE 97

Développement
de jeunes *Synodontis*
dans la bouche
d'un Cichlidæ
incubateur buccal.



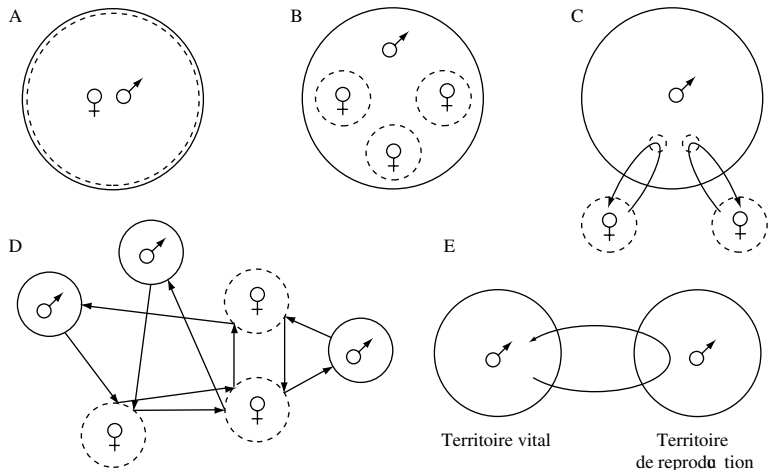
Le comportement de certains poissons n'est pas sans rappeler celui du coucou qui dépose ses œufs dans le nid d'une autre espèce qui va en prendre soin comme de ses propres œufs. Ainsi, le poisson-chat *Synodontis multipunctatus*, endémique du lac Tanganyika, parasite différentes espèces de Cichlidæ incubateurs buccaux (SATO, 1986). Ce *Synodontis* pond alors qu'un couple de Cichlidæ effectue sa parade nuptiale. Les œufs, qui ont la même taille que ceux de l'hôte, sont alors pris en bouche par la femelle en même temps que ses propres œufs et incubés de la même manière. Toutefois, les œufs de *S. multipunctatus* se développent plus vite et le sac vitellin est résorbé trois jours après l'éclosion. La larve affamée commence à se nourrir

des embryons et des larves de son hôte. Cette stratégie particulière permet au poisson « coucou » d'exploiter doublement son hôte en utilisant le parent comme un refuge et les larves comme une ressource alimentaire. Ce type de comportement a également été observé parmi des Cichlidæ du lac Malawi (RIBBINK, 1977) où *Haplochromis* (= *Nimbochromis*) *polystigma* et *Serranochromis robustus* incubent des œufs d'une autre espèce, *Haplochromis* (= *Copadichromis*) *chrysonotus*. Au moins quinze espèces de Cichlidæ du lac Malawi incubent dans leur bouche des embryons d'autres espèces, et on a observé que les « nichées » pouvaient contenir des juvéniles de deux ou trois autres espèces (RIBBINK *et al.*, 1980).

pendant que les dominants se nourrissent des œufs. Le comportement de ces aides évolue normalement au cours de leur croissance vers un modèle de dominant. Cette évolution peut être ralentie ou même prévenue si la présence continue d'œufs les oblige à poursuivre ces soins (VON SIEMENS, 1990). Ce système existe chez d'autres Cichlidæ pondeurs sur substrat caché. Les soins apportés par les aides peuvent être néanmoins complètement différents. On observe même des cas de symbiotisme et (ou) de mutualisme entre hétérospécifiques comme dans les communautés de Cichlidæ lithophiles du lac Tanganyika. Les territoires vitaux de *Tropheus moorii*, brouteur d'algues filamenteuses, et *Petrochromis polyodon*, qui se nourrit d'algues unicellulaires, se chevauchent. Il semble que cette dernière espèce aplanisse les obstacles par son broutage enlevant le sable. Elle est suivie par *T. moorii* qui a été observé retirant des ectoparasites du corps de *P. polyodon* (TAKAMURA, 1983) (fig. 101).

Il existe également des associations d'espèces en relation avec leur régime alimentaire. Par exemple, on a observé des individus de l'espèce *Tropheus moorei* broutant des algues suivis de près par des *Lamprologus leleupi*, carnivores (TAKAMURA, 1984). Il semble que ces derniers profitent du broutage de *T. moorei* pour capturer les crevettes dérangées par cette activité. Dans ces deux cas, une des deux espèces acquiert un bénéfice alors que l'autre ne retire rien de

1



2

Espèces	Mâle			Femelle		
	TV	TR	TS	TV	TR	TS
Monogames						
<i>Neolamprologus toae</i>	● ?	●	●	● ?	●	●
<i>Neolamprologus tetrocephalus</i>	● ?	● ?	●	● ?	● ?	●
<i>Xenotilapia flavipinnis</i>	●	●	●	●	●	●
Polygames						
<i>Neolamprologus furcifer</i>	○	—	—	●	—	●
<i>Neolamprologus mondabu</i>	●	●	—	●	—	●
<i>Neolamprologus savoryi</i>	●	●	—	●	—	●
<i>Altolamprologus compressiceps</i>	● ?	●	—	○	—	○
<i>Lamprologus callipterus</i>	—	○	—	—	—	○
<i>Gnathochromis pfefferi</i>	○	○	—	—	—	—
<i>Lobochilotes labiatus</i>	○	—	—	○	—	—

FIGURE 98

Types et dispositions des territoires chez les Cichlidae benthiques du lac Tanganyika (d'après YUMA et KONDO, 1997).

1. A : espèces monogames ; le couple défend un territoire multifonctionnel (territoire de reproduction et territoire vital) ; B : espèces à structure sociale de type harem ; le mâle défend un territoire de reproduction qui inclut les territoires de plusieurs femelles ; C : espèces polygynes ; le mâle défend un territoire de reproduction qui comprend plusieurs sites de ponte ; les femelles ont des territoires vitaux en dehors de celui du mâle qu'elles ne visitent que pour la reproduction ; D : espèces polygynes ; chaque individu, mâle ou femelle, a un petit territoire, les mâles visitent les femelles avoisinantes ; E : espèces polygynes ; le mâle possède deux territoires monofonctionnels, un territoire de reproduction qu'il occupe le matin et un territoire vital où il se rend l'après-midi pour se nourrir ; les femelles non territoriales vont dans le territoire du mâle uniquement pour l'accouplement et repartent avec les œufs fécondés en bouche.
2. Les cercles blancs indiquent les territoires monofonctionnels, les cercles pleins les territoires multifonctionnels. TV = territoire vital ; TR = territoire de reproduction ; TS = territoire de soins aux jeunes.

LES DIFFÉRENTS TYPES D'INCUBATION CHEZ LES CICHLIDAE

Incubation sur substrat

Les œufs adhésifs sont déposés sur une surface dure. En fonction des espèces, il peut s'agir soit d'un substrat caché (anfractuosités de rocher, coquilles d'escargot), soit d'un substrat ouvert (cuvettes aménagées le plus souvent sur le sable ou le sol meuble vaseux). Les œufs sont fertilisés et éclosent après quelques jours durant lesquels les deux parents assurent en général une garde vigilante. Lorsque les larves peuvent nager librement, elles restent en groupe près du substrat, sous la surveillance des parents.

Incubation buccale

Les œufs sont plus gros mais relativement moins nombreux que chez les incubateurs sur substrat. La plupart du temps, la ponte s'effectue sur un substrat, souvent préparé par le mâle. Cependant, chez certaines espèces pélagiques, la ponte peut avoir lieu en pleine eau. On distingue trois grandes catégories d'incubation buccale. L'incubation maternelle est le système le plus fréquent. La ponte a lieu sur un substrat, et les œufs non adhésifs, pondus seuls ou par petits groupes, sont pris rapidement en bouche par la femelle. Le mâle dépose son sperme au moment où la femelle ramasse les œufs ou alors les fertilise dans la bouche. L'incubation se poursuit jusqu'à ce que les jeunes soient entièrement indépendants. Dans certains cas, la femelle les abandonne

périodiquement pour se nourrir, puis les reprend dans la bouche. L'incubation paternelle est pratiquée par quelques espèces seulement. C'est le cas pour *Sarotherodon melanotheron*. L'incubation biparentale est également un cas rare chez les Cichlidae.

Chez la plupart des *Chromidotilapia*, les deux parents se partagent le frai. Il existe des espèces chez lesquelles la femelle commence l'incubation, puis le mâle prend le relais : c'est le cas des Cichlidae Gobie du lac Tanganyika, *Tanganicodus irsacae* et *Eretmodus cyanostictus*.

FIGURE 99

Femelle *Tilapia zillii* nettoyant ses œufs (d'après FRYER et ILES, 1972).

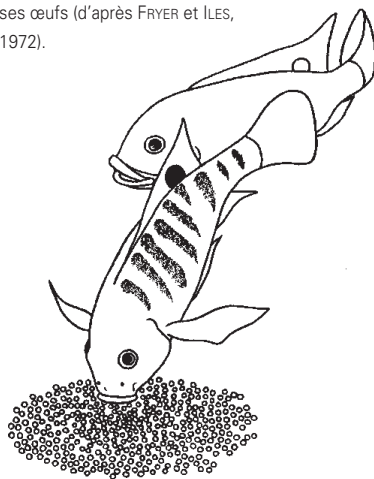
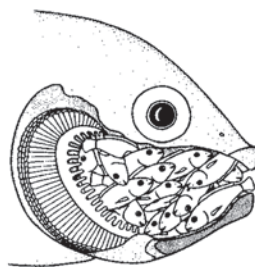
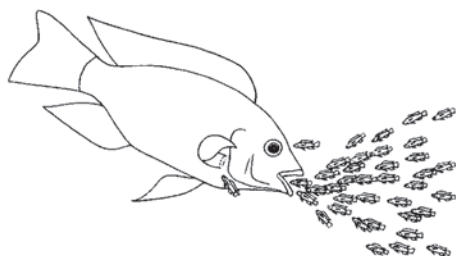
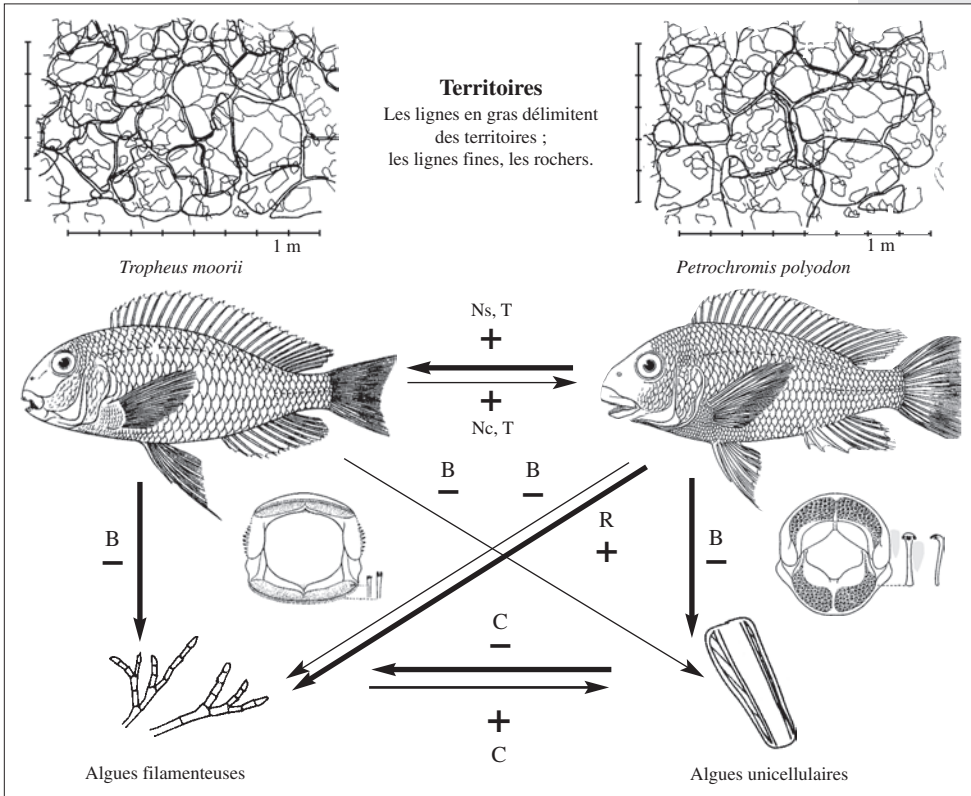


FIGURE 100

À la moindre alerte, les jeunes Cichlidae se précipitent dans la bouche de leur mère (d'après FRYER et ILES, 1972).



**FIGURE 101**

Interaction entre deux Cichlidae lithophiles du lac Tanganyika, *Tropheus moorii* et *Petrochromis polyodon* (d'après TAKAMURA, 1997). + = action positive ; - = action négative ; Ns = nettoyage des débris encombrant la surface de broutage ; Nc = nettoyage du corps ; T = défense de la partie commune des territoires contre les intrus ; B = broutage ; R = défense contre les compétiteurs ; C = compétition.

Par son broutage des algues unicellulaires, *P. polyodon* favorise le développement des algues filamenteuses, nourriture de *T. moorii*. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'intensité de l'action.

cette association. Mais il existe aussi des situations à bénéfices réciproques. C'est le cas des mangeurs d'écaillés du genre *Perissodus*. Un individu obtient plus de succès dans ses attaques lors de la présence proche d'un congénérique utilisant une autre stratégie de chasse (HORI, 1997). En effet, l'attention de la proie est focalisée sur la présence de l'autre prédateur. Ce type de situation a également été observé chez des piscivores (HORI, 1987).

La survie : manger ou ne pas être mangé

Parmi les nombreux exemples d'adaptations trophiques que l'on peut citer, les plus remarquables sont celles observées chez les Cichlidae des grands lacs africains. Tous les types de nourriture existant dans ces lacs ont été utilisés par ces poissons et souvent avec des adaptations morphologiques et des comportements adéquats. Il existe, par exemple, chez les poissons molluscivores

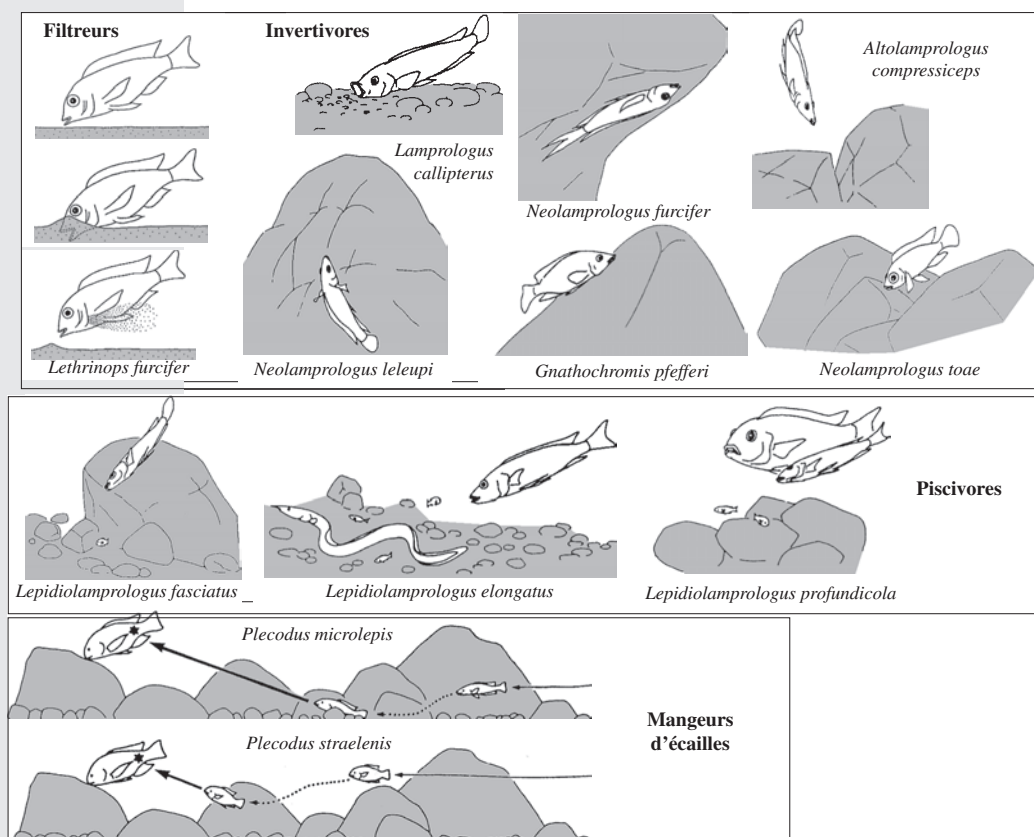


FIGURE 102

Comportements
alimentaires de
différents Cichlidae
des grands lacs
(d'après FRYER
et ILES, 1972 ;
KAWANABE *et al.*,
1997).
Le substrat
est en grisé.

des espèces extractrices et des espèces broyeuses. De même, les brouteurs d'algues épilithiques ont des stratégies différentes, certains arrachant les algues des rochers, les autres les coupant à ras (fig. 102). On notera aussi certaines adaptations particulières comme les mangeurs d'écailles et les poissons nettoyeurs qui se nourrissent de parasites d'autres poissons.

Les poissons s'organisent souvent en groupe pour accéder plus efficacement à la ressource. C'est le cas des migrations (voir « L'habitat des poissons ») à caractère journalier. Mais ces regroupements peuvent aussi sous-tendre des stratégies plus agressives. Ils permettent par exemple d'aller se nourrir sur des zones où sont déjà appropriés des territoires vitaux, de congénères ou non. Le poisson résidant ne pouvant chasser tous les intrus, les autres ont alors accès à la ressource. C'est le cas des jeunes et des femelles de nombreux brouteurs d'algues épilithiques.

Chez les prédateurs, les stratégies de chasse sont variées. Le poisson électrique *Malapterurus electricus* va utiliser les décharges qu'il peut produire pour attaquer une proie. *Haplochromis* (= *Nimbochromis*) *livingstonii* « fait le mort » pour attirer ses proies. Le mimétisme permet à certains poissons une approche plus facile (MCKAYE, 1981). Les Cichlidae mangeurs d'écailles *Corematodus taeniatus* et *C. shiranus* du lac Malawi présentent la même livrée que leurs proies (FRYER et ILES, 1972), les Distichodondidae mangeurs

de nageoires (ROBERTS, 1990) *Eugnathichthys eetveldii* et *E. macrotelorepis* ont la même coloration à la caudale que leurs victimes (*Synodontis decorus* et *Mesoborus crocodilus*).

L'ontogenèse des comportements

Les paragraphes précédents ont permis de voir qu'un animal possède toute une gamme de comportements, très souvent spécifiques, qui répondent généralement à des types variés de situations. Très peu de recherches ont été entreprises pour déterminer la part réelle de l'apprentissage. En revanche, plusieurs hypothèses existent concernant l'apparition et l'expression des schémas comportementaux au cours de la vie du poisson. Celles-ci dépendent en partie de la nature et du développement des organes sensoriels (reconnaître et analyser un message) et moteurs (répondre au message) mis en jeu. En ce sens, la chronologie du développement est plus importante que l'âge. Chez les Cichlidae, le passage plus rapide au stade de la nage libre permet aux jeunes pondéurs sur substrat de développer des attitudes comportementales plus précoces que chez leurs homologues incubateurs buccaux. Cependant, l'acquisition de la fonctionnalité des organes ne suffit pas pour atteindre l'expression finale de certains comportements. Les schémas comportementaux évoluent tout au long du développement du jeune poisson et les interactions entre parents et juvéniles jouent un rôle primordial. Dans un premier temps,

EXISTENCE D'UNE DÉCHARGE JUVÉNILE CHEZ *POLLIMYRUS ISIDORI* ET ACQUISITION DE LA DÉCHARGE ADULTE



FIGURE 103

- 1— Décharge électrique d'un poisson au stade larvaire.
- 2— Apparition de la décharge électrique « adulte » chez l'alevin.
- 3— Persistance de deux types de décharge.

Il semble que toutes les espèces de Mormyridae possèdent un organe électrique larvaire qui est ensuite remplacé par l'organe adulte situé dans le pédoncule caudal. Chez *Pollimyrus isidori*, l'organe larvaire est situé dans le tronc et les électrocytes qui le constituent s'étendent des opercules jusqu'à la partie postérieure des nageoires dorsale et anale.

Décharge électrique au stade larvaire

La décharge larvaire apparaît le huitième jour après la fertilisation des œufs. Son amplitude croît rapidement pendant les 10-15 premiers jours jusqu'à atteindre un plateau (10 mV environ). Elle va se maintenir à cette amplitude pendant une soixantaine de jours.

Apparition de la décharge électrique adulte

Entre-temps, en général après le quarante-huitième jour, apparaît la décharge adulte décalée de 0,7 ms par rapport à la décharge larvaire.

Persistance des deux types de décharge

Les deux décharges vont coexister pendant une quarantaine de jours. Pendant cette période, l'amplitude de la décharge larvaire va diminuer progressivement, alors que celle de la décharge adulte augmente rapidement pour atteindre une centaine de millivolts vers le soixante-huitième jour.

(D'après WESTBY et KIRSHBAUM, 1978)

les jeunes d'*Hemihaplochromis* (= *Pseudocrenilabrus*) *multicolor*, même s'ils sont capables de nager librement, ont tendance à rester près de leur mère et à se réfugier dans sa bouche en cas de danger. Avec l'âge, ils deviennent capables d'éviter activement la proximité de poissons de grande taille (MROWKA, 1987).

Les interactions parents-jeunes peuvent être de nature variée. L'hypothèse de l'empreinte (BARLOW, 1984 ; COLGAN, 1983) désigne le processus d'imprégnation qui peut exister entre les jeunes de la même portée et leurs parents. Plusieurs auteurs (KOP et HEUTS, 1973 ; RUSOCK et SCHEIN, 1977, 1978) ont montré que le fait que les jeunes et les parents soient capables de se reconnaître entre eux, au moins en tant qu'espèce mais aussi peut-être comme individu, résulte de leur association pendant les soins parentaux. Des jeunes *Haplochromis* (= *Astatotilapia*) *burtoni* élevés avec d'autres Cichlidae ignorent dans un premier temps, à leur maturité, leurs conspécifiques alors qu'ils développent des comportements sexuels envers les membres de leur entourage d'adoption (SJÖLANDER et FERNÖ, 1973 ; CRAPON DE CRAPONA, 1982).

Les relations avec les parents cessent souvent avec des interruptions ou des changements de signaux à la fin du développement du jeune. Chez le Mormyridae *Pollimyrus isidori* où le mâle assure seul les soins parentaux, on a pu observer que les jeunes restent près du nid jusqu'à ce que les signaux électriques qu'ils émettent correspondent à ceux des adultes (voir encadré « Existence d'une décharge juvénile chez *Pollimyrus isidori* et acquisition de la décharge adulte »). À ce moment-là, le père les chasse du nid.

Évolution et comportement

La variation d'un type de comportement peut changer la valeur sélective d'une espèce et conduire à un développement phylogénétique. Nous analyserons ci-dessous quelques exemples évolutifs dans lesquels les changements comportementaux ont pu jouer un rôle primordial.

Évolution des mécanismes de nutrition

Les quelques centaines d'espèces de Cichlidae peuplant le bassin du lac Victoria sont toutes issues d'une seule et même forme ancestrale qui devait posséder un régime alimentaire généraliste. Depuis lors, onze groupes trophiques se sont diversifiés, possédant chacun une morphologie bucco-pharyngienne distincte et un comportement de prise alimentaire déterminé. Est-ce l'évolution des comportements alimentaires qui a entraîné les changements morphologiques ou l'inverse ? En tenant compte de la disparité entre aspect morphologique et génétique et de la vitesse présumée de spéciation, on soutient généralement la première hypothèse (SAGE *et al.*, 1984). Les différenciations morphologiques pourraient ne pas être liées aux événements de spéciation mais leur être postérieures. Selon ce modèle, la différenciation morphologique résulterait d'un mécanisme comportemental qui impliquerait une propagation intrapopulationnelle d'un nouveau comportement de nutrition, par apprentissage social, apparu chez certains membres de la popula-

tion. Si ce type de transmission de comportement existe, il est possible qu'il se transmette également à d'autres espèces.

Certaines stratégies alimentaires ont pu évoluer à partir d'une composante sociale. On peut citer le cas des pédophages du lac Victoria (fig. 104) dont la méthode est de forcer la bouche des femelles Cichlidae incubantes afin d'en extraire le frai.

Phylogénie du comportement des soins parentaux

On a suggéré que l'exercice de soins parentaux s'est développé chez les poissons occupant des milieux caractérisés par leur imprédictibilité spatiale et temporelle (WOOTTON, 1990).

Les poissons qui n'apportent pas de soins parentaux pondent un grand nombre de petits œufs qui sont dispersés dans le milieu pélagique. C'est le cas pour de nombreuses espèces appartenant aux familles des Clupeidae, des Alestidae, des Cypriniformes... Ce mode de reproduction pourrait représenter les conditions ancestrales, car en favorisant la dispersion on augmente les chances de survie dans un environnement instable. En revanche, la pression de prédation

Comportement prédateur d'un pédophage

Haplochromis sp.

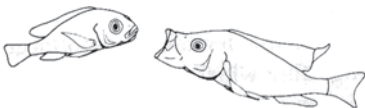
Approche latérale de la femelle incubante



Pression sur la bouche de la femelle incubante



Approche frontale de la femelle incubante



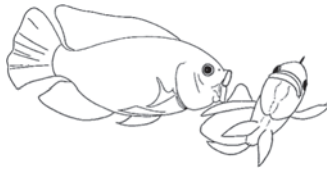
Ouverture de la bouche de la femelle et aspiration du frai



Comportement agonistique

Oreochromis macrochir

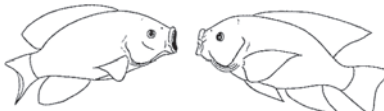
Parade latérale



Parade latérale avec morsure



Parade frontale



Parade frontale avec « bouche-à-bouche »



FIGURE 104

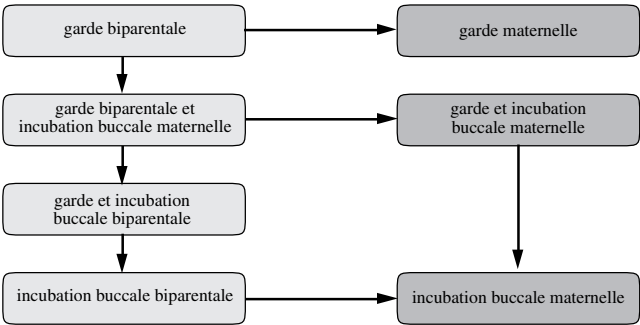
Comparaison entre le comportement de prédation d'un *Haplochromis* sp. pédophage et les attitudes de combat entre mâles chez *Oreochromis macrochir* (d'après RUWET et VOSS, 1966 ; WILHELM, 1980).

est plus importante. En réalité, beaucoup d'espèces qui ne pratiquent pas les soins parentaux ne déposent pas leurs œufs au hasard, mais parmi les plantes, dans les graviers ou encore dans des trous. Il est effectivement avantageux de reconnaître et de sélectionner des sites favorables pour la ponte. Une fois l'habitat favorable identifié et régulièrement utilisé, il peut y avoir eu un avantage adaptatif à y séjourner, ce qui est l'étape déterminante vers l'apparition d'un comportement de préparation et de défense des sites, afin de monopoliser ceux qui sont les plus favorables à la reproduction.

Parmi les espèces d'eau douce pratiquant les soins parentaux, les habitudes observées chez les Cichlidae sont parmi les plus connues. À partir des soins parentaux sur substrat, considérés comme un comportement ancestral (STIASSNY et GERSTNER, 1992), plusieurs possibilités existent pour arriver à l'incubation buccale, d'origine plus récente. La prise des œufs dans la bouche, pour leur transport d'un site à un autre, serait devenue une composante permanente du comportement reproducteur (fig. 105). L'avantage adaptatif est de mettre les embryons à l'abri des prédateurs et de limiter la compétition pour les sites de reproduction. On peut y voir également un moyen de se libérer de la dépendance d'un substrat pour se reproduire, quand l'espace benthique disponible est très recherché (BALON, 1978).

À l'origine, chez les incubateurs sur substrat, les soins parentaux étaient probablement apportés par les deux parents. L'incubation buccale a évolué de manière indépendante pour des groupes éloignés sur le plan phylogénique comme les Ariidae, divers Anabantidae, les Osteoglossidae et les Cichlidae.

FIGURE 105
Étapes probables
de l'évolution
des systèmes
de soins parentaux
chez les Cichlidae
du lac Tanganyika
(d'après KUWAMURA,
1997).



L' échantillonnage des peuplements de poissons



L'étude des peuplements de poissons nécessite une évaluation aussi précise que possible de la composition qualitative et quantitative de ces peuplements. Il est important en effet que les données sur lesquelles seront basées les interprétations concernant par exemple les interactions spécifiques, ou les structures démographiques, ou encore les réseaux trophiques, ne soient pas trop biaisées, sinon elles risquent de ne pas refléter la réalité. Pourtant, tous les ichtyologues savent qu'une pêche n'est qu'une représentation souvent biaisée du peuplement de poissons occupant le milieu échantillonné, car l'« image » qui est donnée de ce peuplement dépend de la nature et de la sélectivité des engins de pêche, ainsi que des espèces présentes. Ils savent également que les poissons, au cours de leur existence, occupent des milieux différents et qu'il est donc difficile, voire impossible, d'échantillonner de la même manière adultes et juvéniles. Pour toutes ces raisons, l'échantillonnage reste le point faible de l'étude des peuplements ichtyologiques, et les ichtyologues sont confrontés au problème de la représentativité des données.

L'utilisation des statistiques de pêche est d'un intérêt limité pour l'étude quantitative des peuplements de poissons. En effet, les engins de pêche sont très sélectifs et les pêcheurs recherchent en général certaines espèces, ignorant les autres espèces ou les individus de taille trop faible. Ces résultats peuvent néanmoins être utiles pour mettre en évidence des tendances à long terme qui peuvent refléter des changements dans la composition des peuplements.

Les techniques de pêche passives

Les filets maillants

Les engins fixes les plus fréquemment utilisés par les scientifiques ainsi que par les pêcheurs sont les filets maillants. Ils sont maintenant confectionnés avec des fils multi- ou monofilaments en Nylon. Les mailles sont mesurées de nœud à nœud selon les normes françaises, alors que les normes anglaises correspondent à la maille étirée (deux fois la maille de nœud à nœud). Pour standardiser les données de pêches expérimentales et afin de pouvoir les comparer, on rapporte le nombre ou la biomasse de poissons pêchés à une unité de surface du filet en pêche et à une unité de temps. Ainsi, la référence souvent utilisée est la prise par unité d'effort (p.u.e.), qui est la quantité de poissons pêchée pour 100 m² de filet maillant et par nuit de pêche.

Les filets maillants ont l'avantage d'être faciles d'emploi. Leur construction nécessite cependant de bonnes connaissances techniques, notamment pour le plombage de la nappe, mais ils peuvent être achetés entièrement montés. Selon les besoins, on peut faire varier la quantité de plombs et le nombre de flotteurs afin de les utiliser pour la pêche en surface ou pour la pêche sur le fond.

Les filets maillants sont le plus souvent utilisés pour échantillonner des peuplements multispécifiques dans les grandes masses d'eau et il est donc important de connaître la représentativité de l'échantillonnage ainsi réalisé. En effet, ils ont le désavantage d'être sélectifs, une maille de dimensions données ne capturant que des poissons d'une

gamme de tailles restreinte (HAMLEY, 1975). Toutes les études menées sur l'échantillonnage (voir par exemple BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989) montrent que les courbes de sélectivité en fonction de la taille de la maille sont très variables d'une espèce à l'autre, même lorsqu'elles appartiennent au même genre. Dans l'archipel du lac Tchad, une relation

linéaire a été établie, différente pour chaque espèce, entre le mode de la courbe de sélectivité des filets et la taille de la maille (tabl. XXXII). Ces études montrent que le comportement des espèces, qui varie lui-même au cours du cycle biologique, paraît également jouer un rôle important pour la compréhension des phénomènes de sélectivité.

Pour pallier en partie les biais d'échantillonnage résultant de la sélectivité des filets maillants, les pêches scientifiques sont en général réalisées à l'aide de batteries de filets de mailles différentes permettant en théorie de capturer l'ensemble de la gamme de tailles de poissons présente dans le milieu, des plus petits aux plus grands. Malgré cela, l'information reste toujours fortement biaisée.

Les engins de pêche traditionnels

Certaines techniques traditionnelles de pêche peuvent être particulièrement efficaces pour l'étude des peuplements. C'est le cas par exemple des barrages de pêche installés sur l'El Beid, une rivière qui draine les eaux des plaines inondées du nord du Cameroun vers le lac Tchad. Les pêches au filet triangulaire de type haveneau, réalisées au niveau d'ouvertures pratiquées dans ces barrages, ont été pratiquées pour échantillonner les peuplements de poissons migrant des plaines inondées vers le lac Tchad (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1982) (voir « La pêche »).

Dans certains milieux, les nasses constituent également un mode d'échantillonnage possible, mais peu utilisé dans les études scientifiques car très sélectif du point de vue de la capturabilité des espèces.

TABEAU XXXII

Relations entre le mode (Y) de la courbe de sélectivité pour les espèces considérées dans ce tableau, et la taille de la maille (X) du filet maillant. Valeurs en mm, taille de la maille mesurée de nœud à nœud (d'après BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989).

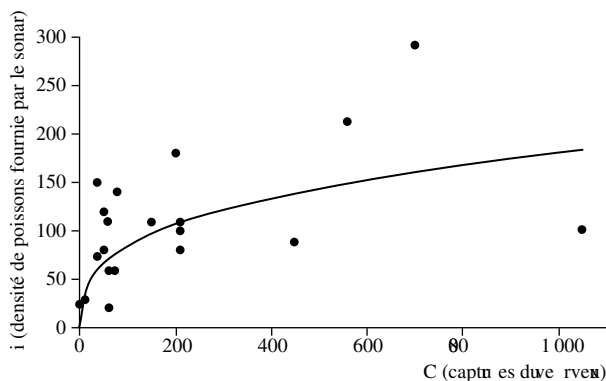
Espèces	Régression
<i>Alestes baremoze</i>	$Y = 6,9 X - 221$
<i>Alestes dentex</i>	$Y = 7,73 X - 3,77$
<i>Schilbe mystus</i>	$Y = 28X - 20,3$
<i>Hydrocynus forskalii</i>	$Y = 7,60 X - 24,47$
<i>Hyperopisus bebe</i>	$Y = 7,8 X - 21,90$
<i>Labeo senegalensis</i>	$Y = 7,09 X - 13,45$
<i>Marcusenius cyprinoides</i>	$Y = 7,04 X - 9,64$
<i>Brachysynodontis batensoda</i>	$Y = 4,93 X - 14,65$
<i>Synodontis clarias</i>	$Y = 4,50 X - 6,73$
<i>Synodontis schall</i>	$Y = 5,50 X - 127$

Autres techniques

Lorsqu'on souhaite contrôler les migrations latérales des poissons, il est possible d'utiliser des techniques particulières adaptées aux questions que l'on se pose. Ainsi, pour entrer (début de crue) puis quitter (décru) les plaines d'inondation du lit majeur, les poissons sont le plus souvent guidés par des chenaux relativement étroits qui permettent de contrôler assez aisément les mouvements qu'ils effectuent. Dans le delta central du Niger, deux méthodes très différentes ont été utilisées : l'une ancestrale (au verveux = *gangui* en langage bambara), l'autre moderne, le sonar, qui ont l'avantage d'être complémentaires (BÉNECH et LE HONG CHUONG, 1993). En effet, si le sonar met bien en évidence le nombre de poissons qui passent dans le faisceau, celui-ci ne permet pas de vérifier si l'augmentation de densité correspond à une activité accrue, mais aléatoire, ou à une véritable migration. Les prises au verveux permettent de le préciser, puisque, le filet barant le passage du chenal, les captures traduisent une activité migratoire effective à travers celui-ci. Ainsi, d'une façon générale, il existe une assez bonne correspondance (corrélation positive significative) entre le nombre d'échotrases et les captures du gangui (fig. 106). Par ailleurs, ce type d'expérimentation permet de suivre les principaux pics d'activité nycthémérale des espèces, qui dans le cas présent se situent l'un au crépuscule (le plus long mais le moins important), l'autre à l'aube (plus bref mais plus prononcé).

FIGURE 106

Relation entre les indices de densité de poissons fournis par le sonar (i) et les captures au verveux (d'après BÉNECH et LE HONG CHUONG, 1993).



Les techniques de pêche actives

Les engins dits actifs sont maniés par l'homme pour rechercher activement le poisson, contrairement aux techniques passives pour lesquelles les engins, une fois posés, ne sont plus manipulés par l'homme. Un exemple de technique active est l'épervier, dont l'utilisation sur le plan scientifique est le plus souvent limitée à un échantillonnage qualitatif.

Les sennes de rivage et les sennes de plage

Il y a une grande diversité de sennes : sennes de rivage, sennes tournantes, etc. Les sennes de rivage sont des filets halés à partir de la berge, alors que les sennes tournantes sont mises en œuvre à partir d'une embarcation. Les sennes

ont parfois été utilisées dans les lacs (GWAHABA, 1975) ou les lagunes (CHARLES-DOMINIQUE, 1989) pour obtenir des estimations quantitatives dont on présume *a priori* qu'elles sont moins biaisées que celles obtenues avec les filets maillants.

Une expérience concernant l'efficacité des sennes de plage et des sennes tournantes a été réalisée en Côte-d'Ivoire (CHARLES-DOMINIQUE, 1989). La senne tournante avait 305 m de longueur sur 14 m de profondeur et la senne de plage 1 100 m de longueur et 8 m de profondeur. Ces diverses sennes étaient fabriquées avec des filets de maille de 14 mm. Pour les sennes tournantes, l'évitement a été estimé par le taux de rétention de poissons marqués et relâchés à l'intérieur de la senne fermée en eau peu profonde. L'efficacité des captures pour les engins utilisés était de 47 % pour *Tylochromis jentinki* à 54-58 % pour *Tilapia guineensis* et *Chrysichthys nigrodigitatus*, et 71-79 % pour *Chrysichthys maurus*, *C. auratus* et *Hemichromis fasciatus*. Pour la senne de plage, elle était de 35 % pour *T. guineensis* et 53 % pour *Chrysichthys* spp. La capturabilité de la senne tournante est proche de 1 % pour *Chrysichthys* spp. et de 1,4 % pour *T. guineensis*. L'efficacité était respectivement de 12 % et 18 %, ce qui est assez bas. Une conclusion est que la senne tournante est un engin assez efficace pour pêcher les bancs de poissons pélagiques, mais probablement pas pour la pêche en aveugle de poissons démersaux.

La pêche électrique

Lorsqu'on crée dans l'eau un champ électrique, celui-ci a la particularité d'attirer (courant continu) ou de tétaniser (courant alternatif) les poissons se trouvant dans son rayon d'action. La pêche se pratique à l'aide d'une cathode fixe et d'une électrode électrisée (anode). L'efficacité du champ électrique dépend de plusieurs paramètres physiques liés aux caractéristiques de la source d'énergie utilisée (puissance, intensité et forme du courant, dimensions respectives des deux électrodes, etc.) et du milieu échantillonné (conductivité, température, profondeur...) (LAMARQUE, 1968 ; GOSSET, 1976). Il existe également une grande variabilité dans la sensibilité des espèces par rapport au champ électrique. En Afrique tropicale, la pêche électrique est assez peu employée car son efficacité est techniquement limitée par la température de l'eau d'une part, et la faible conductivité des eaux d'autre part (LAMARQUE *et al.*, 1975).

L'épuisette électrisée

La pratique la plus courante de la pêche électrique est la pêche à pied ou en bateau en utilisant une épuisette électrisée (anode). Elle présente l'avantage d'être efficace dans des milieux difficiles à échantillonner avec d'autres techniques, comme les petites rivières et les berges enherbées. Dans les radiers peu profonds en particulier, elle permet la capture de nombreuses espèces de petite taille qui ne sont jamais échantillonnées avec des engins tels que les filets maillants.

Cependant, pour un échantillonnage véritablement efficace, il est indispensable d'utiliser un matériel assez lourd (groupe électrogène d'une soixantaine de kilogrammes, redresseur de 25 kg, câble d'une centaine de mètres de plusieurs dizaines de kilogrammes). Ce type de matériel est d'une manipulation assez pénible, notamment lorsque les points d'échantillonnage sont répétés dans un court laps de temps. Certaines firmes ont essayé de mettre au point

des appareils portables munis de batteries qui ont l'avantage d'être plus légers et donc plus maniables. Malheureusement, ils ont l'inconvénient d'être moins puissants et sont donc souvent peu efficaces dans les eaux tropicales.

Le chalut électrifié

L'électricité a également été employée avec un certain succès en améliorant les performances de techniques d'échantillonnage classiquement utilisées, comme le chalutage. Deux types de chalut ont ainsi permis d'échantillonner quantitativement l'ensemble de la colonne d'eau du lac Tchad (BÉNECH *et al.*, 1978) : le chalut à perche pour les traits de fond ; le chalut « avant » pour les traits de surface.

En dépit de l'amélioration apportée, le chalut électrifié demeure encore un engin relativement sélectif et l'électrification n'empêche pas les phénomènes classiques d'échappement et d'évitement. Mais l'apport essentiel de l'électricité est d'autoriser, avec un certain succès, l'utilisation d'engins d'un gabarit d'ouverture beaucoup plus petit qu'en mode d'utilisation normale (tabl. XXXIII). Cela est évidemment très intéressant lorsqu'on ne dispose que d'embarcations de faibles dimensions pour effectuer des prélèvements dans des milieux peu profonds et (ou) de faible superficie. Les essais de chalutage électrique ont révélé l'importance du comportement des poissons et de ses variations spécifiques suivant les modalités d'utilisation d'un engin de pêche actif. C'est ainsi qu'il a pu être mis en évidence des rendements différents entre le jour et la nuit. De même, cela a permis de démontrer qu'il existait une stratification des espèces.

Les ichtyotoxiques

L'utilisation d'ichtyotoxiques est une technique d'échantillonnage bien connue des scientifiques (LOUBENS, 1969, 1970 ; DAGET et PLANQUETTE, 1973). Elle est réputée beaucoup moins sélective que les autres techniques de pêche et permet de prospecter des milieux difficilement accessibles aux engins classiques. Les ichtyotoxiques à base de roténone sont les plus utilisés par les ichtyologues.

Lorsqu'elles sont bien conduites, les pêches aux ichtyotoxiques permettent d'obtenir des données assez précises sur les biomasses. Elles comportent néanmoins certains biais. En particulier, une partie des poissons échappe aux captures dans les eaux turbides en sédimentant sur le fond ou en mourant dans des caches peu accessibles. D'autre part, l'utilisation des ichtyotoxiques est surtout efficace, sur le plan quantitatif, dans des milieux de type « fermé » comme les mares, les baies, etc. En pleine eau, ou dans des courants rapides, l'utilisation des ichtyotoxiques donne des résultats beaucoup plus aléatoires en raison de l'échappement du poisson.

Le radiopistage

Cette technique, assez récente, peut également être utilisée pour suivre à tout moment l'activité des poissons, étudier l'occupation de l'espace par un individu et connaître son domaine vital. Il s'agit d'implanter des émetteurs radio (en eau salée ou profonde, ce sont des émetteurs acoustiques) et de suivre les déplacements des individus pour connaître :

TABLEAU XXXIII

Influence de l'électrification du chalut à perche sur le rendement. Nombre de spécimens capturés lors de trois traits (8 minutes chacun) de chalut électrifié (courant continu 400 V et 4,5 A) et de trois traits de chalut non électrifié (8 minutes chacun). Fleuve Logone, bassin du Tchad (d'après BÉNECH *et al.*, 1978).

Espèces capturées	Chalut électrifié	Chalut non électrifié
<i>Petrocephalus bovei</i>	8	3
<i>Alestes dentex</i>	1	0
<i>Alestes baremoze</i>	74	18
<i>Brycinus nurse</i>	45	2
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	0	3
<i>Distichodus rostratus</i>	7	4
<i>Barbus</i> sp.	6	1
<i>Labeo senegalensis</i>	2	0
<i>Clarias</i> sp.	4	6
<i>Bagrus bajad</i>	1	0
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	1	1
<i>Schilbe</i> sp.	76	5
<i>Siluranodon auritus</i>	200	1
<i>Brachysynodontis batensoda</i>	0	1
<i>Synodontis nigrita</i>	2	0
<i>Synodontis</i> sp.	1	0
<i>Lates niloticus</i>	2	4
<i>Oreochromis niloticus</i>	0	1
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	2	3
<i>Tilapia zillii</i>	0	1
Total	432	54

- leur réponse par rapport aux conditions de milieu (naturelles ou artificielles) ;
- leurs zones d'alimentation et (ou) de ponte ;
- leur comportement journalier ou saisonnier ;
- leurs migrations.

Le radiopistage est utilisé en zone tempérée sur des poissons migrateurs qui remontent en eau douce pour se reproduire (saumon, alose). Dans ce cas, les individus ne se nourrissent pas et il est alors aisé d'implanter par intubation, et sans véritable traumatisme, un émetteur dans l'estomac. Pour les autres espèces, beaucoup plus nombreuses, qui se nourrissent en permanence, on est amené à implanter les émetteurs dans la cavité générale, ce qui traumatise le poisson et augmente les risques d'infection et de mortalité. Néanmoins, le radiopistage est intéressant à utiliser puisque, en zone découverte, le signal de l'émetteur est perçu durant plusieurs mois à plus d'un kilomètre. Certains logiciels d'analyse graphique des localisations et des domaines vitaux estimés sont désormais disponibles (BLANC, 1996). Il est maintenant possible d'envisager de nouveaux thèmes de recherche concernant en particulier le comportement des espèces.

Jusqu'à présent, le radiopistage a été peu employé en Afrique (HOCUTT, 1989 a et b ; HOCUTT *et al.*, 1994 ; BLANC, 1996). Un des obstacles majeurs demeure le coût d'utilisation qui résulte de la difficulté à recapturer les poissons instrumentés et à récupérer les émetteurs.

Les méthodes acoustiques

Certaines méthodes acoustiques (MACLENNAN et SIMMONDS, 1992), qui ont été mises au point en mer pour évaluer les stocks, ont été utilisées dans les grands lacs (Turkana, Tanganyika, Malawi) (voir par exemple MENZ *et al.*, 1995). Elles ont

QUELQUES DÉFINITIONS

La capturabilité est la probabilité de capturer un poisson dans le stock échantillonné, pour une unité d'effort de pêche. Elle comporte trois éléments : $q = C/N$ où C est la capture en nombre par unité d'effort et N le stock total.

L'efficacité est le rapport du nombre de poissons capturés sur le nombre de poissons vulnérables qui sont présents dans la zone échantillonnée.

L'accessibilité est la probabilité pour un poisson de se trouver sur les lieux de pêche.

La vulnérabilité est la probabilité d'un individu présent en un endroit donné de la zone échantillonnée d'être capturé par une unité d'effort. On distingue souvent l'évitement, qui est la capacité d'un poisson d'une taille

et d'une espèce données d'éviter le balayage d'un engin actif, et l'échappement qui mesure la capacité d'un poisson d'échapper à la capture en passant par exemple à travers les mailles du filet. La sélectivité pour un engin donné décrit les variations de capturabilité en fonction de la taille des individus d'une même espèce. Ainsi, la sélectivité S_{ij} d'une maille de taille i sur un poisson de taille j est le rapport du nombre de poissons de taille j capturés par l'engin de maille i (C_{ij}) sur le produit de l'effort de pêche de l'engin (f_i) par le nombre total de poissons (N_j) de la classe de taille j . $S_{ij} = C_{ij}/f_i \cdot N_j$ (HAMLEY, 1975).

donné des résultats encourageants mais leur inconvénient est de ne conduire le plus souvent qu'à des estimations globales, rien ne permettant de déterminer les espèces auxquelles appartiennent les individus ayant fourni un écho (DAGET, 1988 b). Elles peuvent également être très utiles pour étudier la distribution des poissons dans la colonne d'eau et suivre éventuellement leurs déplacements.

Autres techniques

Un autre ensemble de techniques actives comprend les observations faites en plongée dans les eaux transparentes, comme celles de certains grands lacs africains (Malawi, Tanganyika) dans lesquels un grand nombre d'informations

sur la biologie et l'écologie des espèces a pu être recueilli par des observations directes sous l'eau.

Quelques informations ont pu être obtenues de manière conjoncturelle lors de l'assèchement d'un bief de rivière, à l'occasion par exemple de la construction de ponts ou de barrages (DAGET et ILTIS, 1965).

Représentativité des échantillonnages obtenus avec divers engins de pêche

Quel que soit le mode d'échantillonnage, les captures ne correspondent jamais exactement à la réalité. Cette situation préoccupe les ichthyologues qui ont donc essayé d'évaluer les biais et de comprendre dans quelle mesure un échantillon donne ou non une bonne « image » du peuplement en place. La principale difficulté de l'échantillonnage réside dans la sélectivité des engins de pêche. Chaque type d'engin a une sélectivité différente pour chacune des espèces et il est en outre difficile de comparer les résultats obtenus en utilisant diverses techniques de pêche.

Cette difficulté est bien illustrée par les résultats expérimentaux obtenus dans une mare résiduelle du Chari (mare de Nangoto), qui a été échantillonnée successivement avec des filets maillants dormants (de 10 à 30 mm de maille) pendant trente jours, puis avec un chalut électrifié et des sennes de rivage pen-

TABLEAU XXXIV

Efficacité
des captures après
30 nuits de pêche
dans la mare
de Nangoto (Tchad)
avec une batterie
de filets maillants
de 20 à 60 mm
de maille.
C : nombre de
poissons capturés ;
N : estimation
de la taille initiale
de la population ;
E : capturabilité
(C/N). * Prédateurs
piscivores.
D'après BÉNECH
et QUENSIÈRE,
1989.

Espèces	C	N	E en %
* <i>Lates niloticus</i>	553	643	8,0
* <i>Ichthyoborus besse</i>	677	948	71,4
* <i>Gymnarchus niloticus</i>	5	9	55,6
* <i>Polypterus endlicheri</i>	36	70	51,4
* <i>Polypterus bichir</i>	5	12	41,7
* <i>Schilbe intermedius</i>	205	496	41,3
* <i>Hydrocynus forskalii</i>	24	8	29,3
<i>Petrocephalus</i> spp.	107	367	29,0
* <i>Malapterurus electricus</i>	6	22	27,3
<i>Distichodus rostratus</i>	9	362	24,6
* <i>Polypterus senegalus</i>	8	38	22,6
* <i>Bagrus bajad</i>	55	247	22,3
<i>Labeo coubie</i>	19	90	21,1
<i>Synodontis eupterus</i>	55	298	18
<i>Labeo senegalensis</i>	58	3 511	16,1
<i>Brycinus nurse</i>	311	2 68	11,6
* <i>Clarias</i> spp.	53	48	10,9
<i>Synodontis schall</i>	213	2 245	9,5
* <i>Hydrocynus brevis</i>	19	212	9,0
<i>Marcusenius</i> spp.	46	575	8
<i>Heterobranchius</i> spp.	2	27	7,4
<i>Brachysynodontis batensoda</i>	155	2 161	7,2
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	22	335	6,6
<i>Synodontis clarias</i>	13	228	5,7
<i>Auchenoglanis</i> spp.	18	334	5,4
<i>Chrysichthys auratus</i>	9	174	5,2
<i>Hyperopisus bebe</i>	5	96	5,2
<i>Synodontis nigrita</i>	153	3 366	4,5
<i>Alestes baremoze</i>	759	16 721	4,5
<i>Mormyrus rume</i>	5	131	3,8
<i>Hemisynodontis membranaceus</i>	78	2 041	3,8
<i>Citharinus</i> spp.	345	7 136	4,8
<i>Alestes dentex</i>	43	3 047	1,4
<i>Tilapia</i> spp.	12	2 795	0,4

dant cinq jours, et enfin avec des ichtyotoxiques de manière à avoir un inventaire aussi exhaustif que possible du peuplement de poissons (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). En sommant les captures réalisées avec les différentes méthodes de pêche, on obtient une estimation (un peu sous-évaluée car on ne prend pas en compte la mortalité naturelle) de l'abondance des différentes espèces avant le début des pêches.

La proportion de la population de chaque espèce qui a été capturée après trente jours de pêche au filet maillant est très variable selon les espèces (tabl. XXXIV). Il est important de noter que les poissons prédateurs sont les plus vulnérables, alors que l'efficacité des filets est très faible pour de nombreuses autres espèces, ce qui illustre bien le biais que peut introduire une utilisation non critique des données brutes. Cette expérience a également montré que beaucoup d'espèces étaient susceptibles d'apprendre à éviter les engins de pêche, comme le montre la diminution rapide de leur vulnérabilité après le début de l'échantillonnage.

La vulnérabilité des espèces varie également selon les engins d'échantillonnage utilisés. Dans l'expérience de Nangoto, par exemple, quatre espèces de *Synodontis* similaires sur le plan morphologique étaient présentes à des densités équivalentes

TABLEAU XXXV

Vulnérabilité de quatre espèces de Mochokidae à différents engins de pêche dans la mare de Nangoto.
N : nombre de poissons capturés ; % : rapport entre le nombre de poissons capturés d'une espèce (x 100) et l'abondance estimée de la population de cette espèce au début de l'expérience.
D'après BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989.

Espèces	Taille originale de la population	Filet maillant		Chalut		Senne	
		N	%	N	%	N	%
<i>Brachysynodontis batensoda</i>	2 161	155	7,2	114	5,7	1 110	58,7
<i>Hemisynodontis membranaceus</i>	2 041	78	3,8	59	3,0	1 154	60,6
<i>Synodontis schall</i>	2 245	213	9,5	0	0,0	109	5,4
<i>Synodontis nigrita</i>	3 366	153	4,6	0	0,0	95	3,0

au début des pêches. Leur vulnérabilité aux filets maillants était également identique, mais de grandes différences apparaissent dans leur vulnérabilité à d'autres types d'engins (tabl. XXXV). Contrairement aux espèces pélagiques (*Brachysynodontis batensoda* et *Hemisynodontis membranaceus*), les espèces benthiques comme *Synodontis schall* et *S. nigrita* ne sont pas présentes dans les captures au chalut de surface et ne sont pas très abondantes dans les captures à la senne, probablement en raison de leur capacité d'évitement.

Conclusion

L'échantillonnage reste la pierre angulaire de l'étude des peuplements de poissons. Aucune méthode, à ce jour, ne permet de couvrir l'ensemble des types de milieu rencontrés dans un même écosystème, ni l'ensemble des stades de développement d'une espèce. Il faut donc planifier l'échantillonnage en utilisant des techniques complémentaires, adaptées aux conditions de milieu. En tout état de cause, l'interprétation des résultats reste difficile car les biais d'échantillonnage sont nombreux. Il faut en avoir conscience et rester prudent par rapport à certaines interprétations qui n'ont pas été confirmées par d'autres méthodes d'échantillonnage.

Le fait d'être très loin encore de disposer de méthodes d'échantillonnage vraiment représentatives des peuplements en place n'empêche pas cependant de mener des recherches sur les peuplements ichtyologiques. Une bonne connaissance des limites des différentes méthodes et une bonne connaissance du terrain sont autant de garants d'une interprétation avisée des résultats de l'échantillonnage. On peut regretter néanmoins qu'une attention insuffisante ait été portée jusqu'ici à la représentativité des résultats obtenus avec divers engins de pêche. Ce thème devrait faire l'objet de recherches méthodologiques plus poussées, en vue de mettre au point des modèles qui permettent de mieux approcher la réalité des peuplements en place.

Richesse
*en espèces
des peuplements
de poissons*



La composition qualitative d'un peuplement est le résultat d'un équilibre dynamique entre des phénomènes comme la spéciation et les processus de colonisation et de dispersion d'une part, qui tendent à augmenter la richesse spécifique, et les phénomènes d'extinction d'autre part, qui tendent au contraire à réduire cette richesse spécifique (fig. 107). Ces divers phénomènes biologiques sont eux-mêmes dépendants de facteurs biotiques et abiotiques qui ont un rôle déterminant pour le nombre et la nature des espèces susceptibles de cohabiter dans un environnement donné.

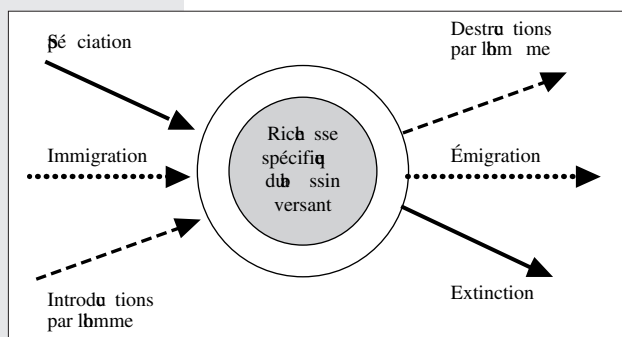


FIGURE 107

La richesse en espèces de poissons d'un bassin hydrographique est le résultat d'un équilibre dynamique entre des phénomènes qui ont tendance à accroître et d'autres qui ont tendance à réduire le nombre d'espèces présentes.

Les facteurs abiotiques

Depuis longtemps, les écologistes cherchent à mettre en évidence des relations entre la composition spécifique des peuplements et les caractéristiques physiques des milieux. Cette démarche, qui nécessite souvent une approche comparative, postule qu'une bonne connaissance des exigences écologiques des espèces est nécessaire si l'on veut dévelop-

per des modèles permettant de prévoir la composition et l'évolution des peuplements à partir des caractéristiques abiotiques du milieu.

Au cours des dernières années, ce domaine de l'écologie a beaucoup progressé sur le plan des concepts, avec notamment la prise en compte de l'histoire des milieux et plus généralement des échelles spatio-temporelles, ainsi qu'avec les réflexions qui ont été conduites sur la notion d'habitat.

Du continental au local : un modèle conceptuel pour expliquer la richesse des communautés de poissons

La richesse en espèces dans un bassin versant est le résultat de nombreux facteurs historiques et contemporains. Pour expliquer la relation existant entre la composition spécifique d'un bassin et l'ensemble des espèces observées dans la région où se trouve le bassin, TONN (1990) a proposé un cadre théorique

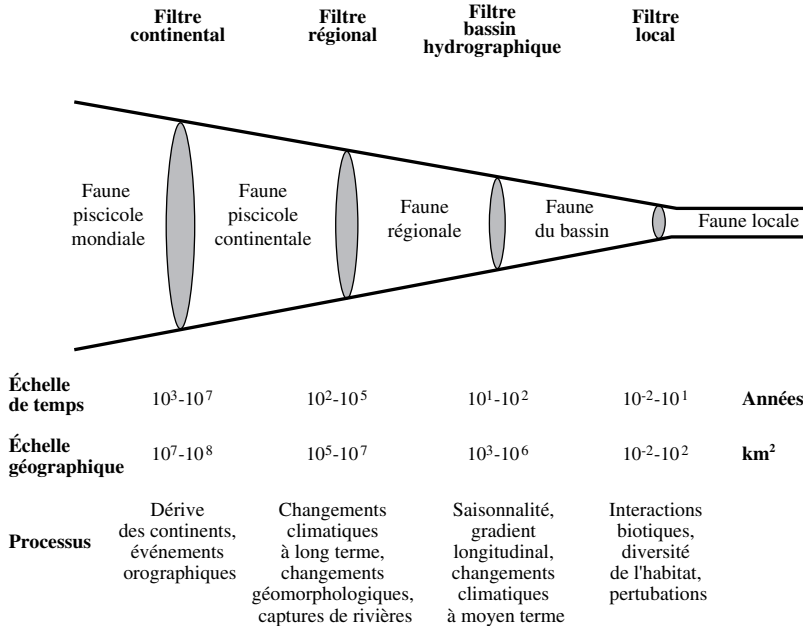


FIGURE 108

Modèle conceptuel expliquant que la composition des peuplements ichthyologiques est le résultat de facteurs opérant à des échelles de temps et d'espace différentes qui constituent une série de filtres (d'après TONN, 1990).

qui part du principe que la composition spécifique locale est le résultat d'une série de filtres agissant à différentes échelles de temps et d'espace. Les espèces doivent franchir ces filtres successifs pour être présentes dans le bassin considéré (fig. 108).

La richesse spécifique observée localement porte l'empreinte de processus historiques qui se sont manifestés parfois à une échelle globale. Ainsi, pour l'Afrique, le filtre continental a débuté avec la séparation du Gondwana et la faune actuelle de poissons est le résultat de phénomènes de spéciation et d'extinction intervenus ultérieurement. On a mis en évidence un effet de la richesse continentale sur la richesse spécifique d'une rivière (OBERDORFF *et al.*, 1995). Par exemple, pour des caractéristiques environnementales comparables (superficie, débit, productivité du milieu), les rivières d'Amérique du Sud sont plus riches que les rivières africaines, ce qui est vraisemblablement le résultat de facteurs historiques qui ont favorisé une plus grande diversification des espèces en Amérique du Sud depuis que ce continent est séparé de l'Afrique.

À une échelle régionale, la composition qualitative et quantitative de l'ichtyofaune résulte d'événements historiques, qui ont permis ou non la dispersion des espèces et la colonisation des bassins hydrographiques, ou ont conduit au contraire à l'extinction d'espèces présentes dans ces bassins. La succession de nombreux événements climatiques et l'existence de zones refuges, où certaines espèces ont pu subsister, ont façonné les différentes provinces ichthyologiques reconnues en Afrique (voir p. 75).

Dans chaque région, différents bassins hydrographiques peuvent être identifiés, séparés les uns des autres par des barrières infranchissables pour les pois-

Rivières	Nombre d'espèces	Surface (km²)	Débit moyen annuel (m³.s⁻¹)	Rivières	Nombre d'espèces	Surface (km²)	Débit moyen) annuel (m³.s⁻¹)
Congo	690	3 457 000	40 48	Nipoué	63	11 920	
Nil	127	3 349 000	2 640	Bia	37	9 730	8
Niger	207	1 125 000	6 100	Agnébi	56	8 520	50
Sénégal	110	441 000	68	Mano	45	8 260	
Volta	147	398 871	1 260	Jon g	65	7 750	
Bandama	91	97 000	392	Kolenté	58	7 540	
Comoé	90	78 000	206	Boubo	38	4 690	32
Gambie	8	77 000	170	Mé	39	3 920	32
Sassandra	71	75 000	513	San Pedro	22	3 310	31
Ouémé	92	50 000	220	Néro	18	98	16
Cross	111	48 000		Dodo	15	80	
Cavally	62	2880	38	Mungo	32	4 570	
Tominé	55	23 200		Wouri	51	11 500	308
Ogun	67	22 370		Sanaga	124	135 000	2 060
Mono	53	22 000	104	Nyong	77	27 80	443
Sewa	61	19 050		Lobé	28	2 305	102
Moa	44	18 760		Ntem	94	31 000	348
St Paul	76	18 8		Ogôoué	18	205 000	4 758
Konkouré	74	16 470	353	Niari	8	56 000	913
Loffa	35	13 190					

TABLEAU XXXVI

Nombre d'espèces de poissons, surface du bassin versant et débit moyen annuel pour quelques rivières africaines.

sions. Ces bassins ont pu communiquer dans le passé (et le feront probablement dans l'avenir), en raison de phénomènes de capture, ainsi que d'événements orogéniques, ou de changements climatiques qui ont pu être à l'origine, par exemple, de crues importantes. Le nombre d'espèces dans un bassin est ainsi le résultat d'un équilibre entre des processus de colonisation et d'extinction, qui dépendent de l'histoire passée du bassin, et des processus de spéciation qui dépendent quant à eux du potentiel évolutif des familles présentes et de la durée de l'isolement du bassin.

Finalement, à l'échelle locale, ce sont des facteurs contemporains, qu'ils soient abiotiques (physiques, chimiques, climatiques) ou biotiques (compétition, prédation, maladies), qui jouent un rôle déterminant dans la composition des communautés (assemblages), chacun de ces assemblages étant un sous-ensemble du pool régional. La richesse spécifique est fonction de la diversité des habitats et les interactions biotiques jouent un rôle beaucoup plus important à cette échelle qu'aux autres échelles.

L'intérêt de ce modèle conceptuel est d'attirer l'attention sur le fait que des phénomènes intervenant à grande échelle ont une influence directe sur les communautés locales. En gardant ce modèle à l'esprit, nous allons considérer essentiellement deux échelles spatiales, celle du bassin versant et celle de la station, pour lesquelles nous avons suffisamment d'informations en Afrique.

Relation entre la richesse spécifique, la surface du bassin versant et le débit du fleuve

Il existe une relation empirique, bien connue en écologie, entre le nombre d'espèces rencontrées sur une île et sa surface. Elle s'exprime le plus souvent par la formule $S = cA^z$, où S est le nombre d'espèces, A la surface, c une constante et z la pente de la droite de régression entre S et A . Après DAGET et

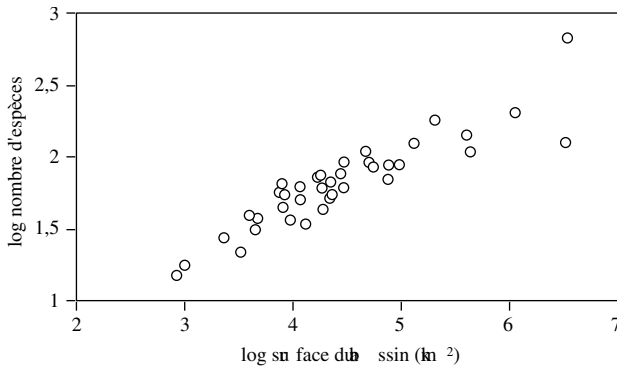


FIGURE 109

Relations entre le nombre d'espèces de poissons recensées dans un bassin hydrographique et la superficie du bassin versant (en km²) (d'après HUGUENY, 1990 b).

ILTIS (1965) et WELCOMME (1979), et en utilisant des données actualisées pour une quarantaine de bassins d'Afrique de l'Ouest, HUGUENY (1989) a montré que la relation était du type $S = cA^{0,32}$, où A est la superficie du bassin versant (tabl. XXXVI, fig. 109).

LIVINGSTONE *et al.* (1982) ont également montré que le débit à l'embouchure était un meilleur prédicteur de la richesse spécifique des rivières africaines que la superficie. Ce résultat a été confirmé par HUGUENY (1989, 1990 b) (fig. 110), mais un meilleur modèle est obtenu en combinant les deux variables de la manière suivante :

$\text{Ln (richesse spécifique)} = 0,245 \text{ Ln (débit)} + 0,135 \text{ Ln (surface)} + 1,504$.

Comment expliquer la relation entre surface et nombre d'espèces qui a été mise en évidence à maintes reprises en conditions d'insularité ? Certains pensent que le faible nombre d'espèces dans les petites îles correspond à un taux d'extinction des espèces plus élevé à cause de l'effectif réduit des populations. Mais une autre explication, assez convaincante (WILLIAMSON, 1988), est que la diversité des habitats est plus grande lorsque la surface du bassin augmente, et que les peuplements sont d'autant plus riches que les habitats sont plus diversifiés. En pratique, il est très difficile de séparer l'effet de ces deux facteurs. Cependant, si l'on sépare les cours d'eau en deux groupes, d'une part les fleuves qui sont de véritables îles sans possibilité de contact avec d'autres cours d'eau, d'autre part des rivières qui sont en contact avec le reste du bassin versant dans lequel elles sont situées, il est possible de tester si la richesse spécifique est, au moins en partie, déterminée par

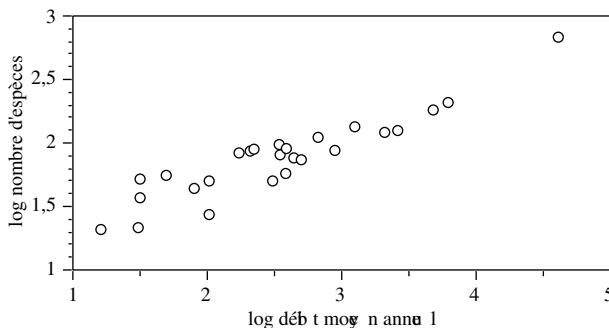


FIGURE 110

Relations entre le nombre d'espèces de poissons connues dans un bassin hydrographique et le débit moyen annuel du fleuve à l'embouchure (exprimé en m³/s) (données provenant du tableau XXXVII).

des processus d'extinction et d'immigration. En effet, cela revient à comparer une situation insulaire (fleuve) avec une situation continentale (rivière), sachant que sur une île on rencontre moins d'espèces que dans une zone continentale comparable, car les risques d'extinction des populations y sont plus élevés et la probabilité d'une recolonisation y est plus faible, voire nulle. Dans ces conditions, on s'attend, toutes choses étant égales par ailleurs, à ce que le nombre d'espèces soit plus important dans les rivières que dans les fleuves. C'est ce que l'on observe pour les cours d'eau d'Afrique de l'Ouest et d'Afrique centrale, une fois que l'effet conjoint de la superficie et du débit est pris en compte.

Cet effet est cependant peu marqué et ne peut expliquer à lui seul la relation aire-espèces. Deux autres facteurs doivent être pris en compte également :

- l'existence, dans une grande rivière, d'une modification de la composition des peuplements de poissons le long du gradient amont-aval, de telle sorte qu'il est probable que les petits fleuves ne présenteront pas de conditions favorables à la survie des espèces du cours inférieur d'un grand fleuve ;
- la plus grande sensibilité des petits bassins versants à des changements climatiques de grande échelle ; par exemple, suite à une longue période de sécheresse sur la zone sahélienne, le fleuve Casamance, d'une longueur de seulement 300 km, a probablement perdu la majorité des quelques espèces strictement d'eau douce signalées au début du siècle, en raison d'une augmentation de la salinité sur la plus grande partie de son cours (ALBARET, 1987).

En ce qui concerne le débit, cette variable peut jouer de deux manières sur la richesse spécifique d'un bassin. Premièrement, le débit peut être un meilleur estimateur de la surface d'habitats disponibles que ne l'est la superficie du bassin versant. En effet, à superficie égale, le chevelu d'une rivière, et donc la surface réelle de la rivière, est certainement positivement relié au débit. Deuxièmement, comme l'ont souligné LIVINGSTONE *et al.* (1982), le débit est relié positivement aux précipitations reçues par le bassin, qui déterminent en grande partie la productivité primaire du milieu. Des études récentes (WRIGHT *et al.*, 1993) démontrent une relation positive entre le nombre d'espèces présentes sur une aire donnée et la quantité d'énergie disponible, évaluée par l'évaporation potentielle ou réalisée, la productivité primaire nette ou des estimations de ces variables. Cette relation a été vérifiée à l'échelle mondiale pour un échantillon de 292 fleuves et rivières dans lequel une relation positive existe entre la richesse spécifique et une estimation de la productivité primaire nette du bassin versant (OBERDORFF *et al.*, 1995). Le mécanisme invoqué pour expliquer cette relation est que la densité des populations, et donc leur probabilité de survie sur le long terme, augmentent avec l'énergie disponible.

Il existe néanmoins des différences importantes entre certains bassins ayant des surfaces équivalentes. Ainsi, le Nil (127 espèces) est considérablement plus pauvre en espèces que le Congo (690 espèces). Cette différence est atténuée, mais persiste, si l'on prend en compte le débit. Dans ce cas, une explication de nature historique est vraisemblable. Les changements climatiques du Quaternaire, et notamment de sévères périodes de sécheresse, auraient entraîné l'extinction de nombreuses espèces dans le Nil. Le rétablissement d'une plus grande richesse de l'ichtyofaune n'a pu se faire compte tenu du laps de temps trop court (à l'échelle géologique) qui n'a pas permis la spéciation ou

la recolonisation à partir d'autres bassins. Le Congo situé sous l'équateur n'a pas subi quant à lui de situations aussi difficiles, et la faune a donc pu être préservée en grande partie tout en poursuivant son évolution. Cette explication avancée pour le Nil vaut également pour les autres grandes rivières sahéliennes comme le Chari, le Niger, le Sénégal, qui ont de manière générale une faune plus pauvre que celle des rivières situées en zone équatoriale ou forestière humide. Pour le Congo, la spéciation a certainement été un facteur d'enrichissement non négligeable, comme en témoigne la valeur très élevée du pourcentage d'espèces endémiques de ce bassin (aux alentours de 70 %).

Richesse spécifique locale et gradient longitudinal dans les cours d'eau

Pour un grand nombre de groupes zoologiques, il existe une relation positive entre la richesse (ou la diversité) spécifique locale et la diversité ou la complexité du milieu. Chez les poissons d'eau douce africains, on a mis en évidence que la richesse spécifique des peuplements du Niandan (affluent du Niger) augmente avec la profondeur maximale (paramètre lui-même lié à la taille de la rivière) et la diversité du courant (HUGUENY, 1990 a). Ce phénomène peut mettre en jeu plusieurs facteurs mais leur action est difficile à quantifier en l'absence d'expérimentations *in situ*. On peut cependant faire l'hypothèse que les milieux ayant une large gamme d'habitats sont susceptibles d'héberger un plus grand nombre d'espèces. D'autre part, les interactions spécifiques sont probablement moins intenses dans des milieux complexes à diversité structurale élevée, qui permettent un meilleur partage des ressources entre les espèces compétitrices et offrent plus de zones refuges aux espèces proies.

De nombreux auteurs ont mis en évidence l'existence d'un accroissement de la richesse spécifique le long d'un gradient longitudinal dans les cours d'eau. C'est le cas en Afrique pour la rivière Niandan (HUGUENY, 1990 a), le Mono (PAUGY et BÉNECH, 1989) et l'Ogun (SYDENHAM, 1977). On explique généralement cette observation par une diversification de plus en plus grande des habitats de l'amont vers l'aval. En fait, pour des rivières dont la pente est faible et régulière, comme on en rencontre beaucoup dans les pénéplaines d'Afrique de l'Ouest, la diversité de l'habitat varie assez peu selon le gradient amont-aval. Dans ces rivières, la richesse spécifique augmente en fonction de la profondeur dans les hauts cours, mais, dès que la profondeur dépasse un ou deux mètres, l'effet du gradient amont-aval n'est plus très marqué. L'augmentation de la richesse en fonction de la profondeur résulte essentiellement de l'impossibilité pour les grandes espèces de se maintenir dans des milieux peu profonds. Ainsi, dans les ruisseaux de l'amont, on ne trouve que des petites espèces adaptées aux eaux courantes, alors que plus en aval, la taille de la rivière augmentant, on rencontre à la fois des radiers et des vasques d'eau calme, et des habitats plus profonds permettant à des espèces de plus grande taille de coloniser le milieu.

Dans les bassins dont le réseau amont est constitué de rivières temporaires, l'augmentation de la richesse en espèces de l'amont vers l'aval n'est pas aussi marquée. C'est le cas par exemple pour le Bandama (MÉRONA, 1981) où il n'y a pas de relation nette entre richesse spécifique et distance à la source.

L'étude des fleuves et rivières a suscité l'émergence d'un certain nombre de concepts pour rendre compte du fonctionnement particulier de ces écosystèmes. On peut citer pour mémoire le « *river continuum concept* » (VANNOTE *et al.*, 1980), le « *patch dynamic concept* » (TOWNSEND, 1989) et le « *flood pulse concept* » (JUNK *et al.*, 1989). Bien que parfois d'une grande valeur heuristique, ces concepts sont rarement assez précis pour être applicables à la diversité locale des peuplements de poissons.

Il semble désormais acquis que des facteurs régionaux et historiques, dont le rôle avait été sous-estimé auparavant, doivent être pris en compte pour expliquer la structure des peuplements à l'échelle locale. Ainsi, pour les fleuves de Côte-d'Ivoire, il existe une relation linéaire entre le nombre d'espèces présentes dans un bassin versant et le nombre d'espèces qui cohabitent localement à l'échelle d'une vasque. Cette relation suggère qu'il n'y a pas saturation locale des peuplements due aux interactions biotiques (compétition, prédation). En effet, si c'était le cas, le nombre d'espèces susceptibles de cohabiter serait totalement déterminé à l'échelle locale par le partage des ressources entre espèces compétitrices et les relations proies-prédateurs, et la richesse régionale (c'est-à-dire le nombre d'espèces potentiellement colonisatrices) n'aurait qu'un effet marginal. La relation observée entre richesse locale et richesse régionale suggère au contraire que des processus d'extinction-recolonisation agissent à l'échelle du bassin versant. Dans ces conditions, l'exclusion d'une espèce à l'échelle locale, suite à une perturbation ou suite à des interactions avec d'autres espèces présentes, n'est pas définitive et peut être compensée dans le court terme par une recolonisation à partir de sites où elle est encore présente. Il existe quelques études (DETENBECK *et al.*, 1992 ; OSBORNE et WILEY, 1992) qui suggèrent que la richesse locale des peuplements est sous la dépendance de l'intensité des immigrations, mais de telles études restent à réaliser dans les rivières africaines.

Le rôle de la variabilité hydrologique dans la structuration des peuplements a été souligné à diverses reprises. En particulier, une relation négative entre la variabilité hydrologique et la richesse spécifique a été observée dans des rivières nord-américaines (HORWITZ, 1978), mais des études aussi précises ne sont pas disponibles pour les rivières africaines. HUGUENY *et al.* (1995) ont constaté une grande variabilité interannuelle de la richesse spécifique locale dans quelques rivières africaines, qui pourrait résulter de la variabilité des conditions hydrologiques.

Influence de la qualité de l'habitat et de l'hétérogénéité

Tous les organismes présentent des limites de tolérance aux facteurs de l'environnement et disparaissent lorsque ceux-ci deviennent trop sévères. Il arrive ainsi que la salinité, la teneur des eaux en oxygène ou la température dépassent les limites compatibles avec la vie des poissons. Si le phénomène est temporaire et limité dans l'espace, les poissons peuvent recoloniser les zones concernées depuis les zones adjacentes moins perturbées. Mais si le phénomène concerne l'ensemble du système aquatique, la recolonisation ne peut avoir lieu que par la réintroduction des espèces ou à l'occasion de connexions physiques entre bassins, comme cela se produit de temps à autre à l'échelle géologique.

Dans l'estuaire de la Casamance, en 1984-1985, à la suite d'une période de sécheresse sur la zone sahélienne, la salinité a augmenté pour atteindre des valeurs de 90 ‰, bien supérieures à celle de l'eau de mer, ce qui n'avait pas été relevé depuis que les observations ont commencé au début du siècle. On a pu observer l'existence d'un gradient aval-amont à la fin de la saison sèche (ALBARET, 1987), le long duquel la richesse spécifique diminue très rapidement, deux espèces seulement (*Sarotherodon melanotheron* et *Tilapia guineensis*) étant capables de survivre dans les conditions les plus extrêmes (fig. 111). Des pêches expérimentales n'ont permis de récolter que quelques Cyprinodontiformes, des *Clarias*, et *Hemichromis bimaculatus* dans le cours supérieur. De nombreuses espèces d'eau douce telles que *Hepsetus odoe*, des Cyprinidae des genres *Labeo* et *Barbus*, des Alestidae (*Brycinus*), des Citharinidae, ou *Malapterurus electricus*, qui avaient été signalées auparavant en Casamance, ont peut-être disparu, dans la mesure où les affluents du cours supérieur qui auraient pu servir de zone refuge étaient eux-mêmes à sec au cours de la saison sèche.

La diminution de la teneur des eaux en oxygène est également à l'origine de la disparition d'un certain nombre d'espèces, en particulier dans les milieux marécageux. C'est ainsi que, dans les lacs peu profonds à la limite de l'assèchement, trois espèces seulement sont capables de subsister : un Cyprinidae (*Barbus*), un poisson-chat (*Clarias*) et un Cichlidae (*Oreochromis*). Une telle situation a été enregistrée dans le lac Ngami (JACKSON, 1989) où *B. paludinosus*, *C. gariepinus* et *O. andersoni* étaient les dernières espèces observées avant l'assèchement. Dans le lac Chilwa (FURSE *et al.*, 1979), *B. paludinosus*, *C. gariepinus* et *O. shiranus chilwae* sont les seules espèces observées dans les eaux marécageuses. Il y a de nombreux autres exemples de ce type.

Dans les milieux ouverts, les espèces qui ont été éliminées localement sont capables de recoloniser le système une fois que les conditions hydrologiques s'améliorent, à partir de zones périphériques plus clémentes où elles ont trouvé refuge. Mais il existe également des lacs actuellement isolés, possédant un réseau hydrographique limité, où ne subsistent que les espèces les plus résistantes. C'est le cas de différents lacs de la vallée du Rift en Éthiopie (lacs Ziway, Awasa, Langano, Chala, Abyata) qui sont peuplés seulement par *Clarias mossambicus*, *O. niloticus* et quelques espèces de *Barbus* (LÉVÊQUE et

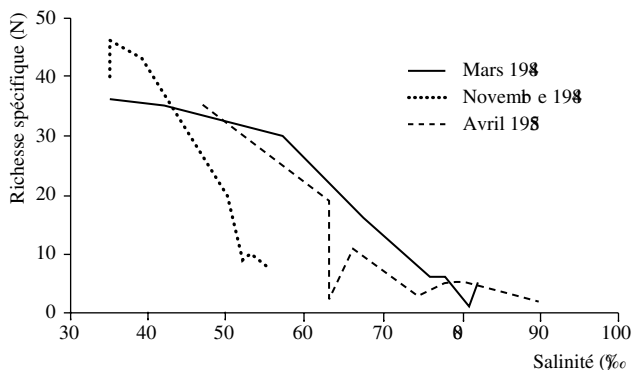


FIGURE 111

Changements dans la richesse spécifique en poissons le long d'un gradient de salinité dans la rivière Casamance (Sénégal) à trois saisons différentes (d'après ALBARET, 1987).

QUENSIÈRE, 1988). C'est le cas également du lac Baringo (Kenya) où n'existent que *C. mossambicus*, *O. niloticus*, *B. gregori* et *Labeo cylindricus* (WORTHINGTON et RICARDO, 1936). Ces lacs ont hébergé une faune plus diversifiée dans le passé, mais ont connu des périodes de quasi-assèchement en raison de fluctuations climatiques, avec pour conséquence l'élimination de la plupart des espèces à l'exception des plus résistantes aux conditions anoxiques. Le peuplement de ces lacs est resté fortement appauvri lorsque les conditions se sont améliorées, étant donné l'absence de zone refuge où la faune ichtyologique aurait pu subsister en période extrême.

Facteurs biotiques

Il y a différentes manières d'interpréter la distribution géographique des espèces. On peut considérer par exemple qu'il y a des barrières que les espèces sont incapables de franchir, et qu'elles ne peuvent donc pas occuper l'ensemble d'une zone géographique. On peut dire également qu'à un moment donné toutes les espèces ont eu les mêmes chances de coloniser la zone considérée et que la distribution actuelle est le résultat du hasard. Mais il est également logique de penser que les différences observées dans la distribution des espèces peuvent être liées aux caractéristiques biologiques intrinsèques des espèces et à leur capacité à se disperser, à résister aux conditions adverses de l'environnement ou à être de meilleurs compétiteurs que d'autres. Ces approches ne sont pas antagonistes mais complémentaires et l'une ou l'autre peut être plus ou moins pertinente selon l'espèce ou la situation considérée.

Capacité de dispersion des poissons africains

Dans la province nilo-soudanienne, il existe une grande homogénéité de la faune de poissons qui est la conséquence de fréquents échanges entre les rivières qui ont eu lieu dans le passé. Potentiellement, toute cette province a donc eu la possibilité d'être colonisée par l'ensemble des espèces qui y sont présentes, et il est possible d'y tester l'hypothèse selon laquelle les espèces ont des potentialités de colonisation différentes en fonction de leurs caractéristiques biologiques (HUGUENY, 1990 b).

On constate effectivement qu'il existe un grand nombre d'espèces ayant une distribution géographique limitée (fig. 112). Cette courbe est très similaire à la courbe de fréquence des tailles établie pour 295 espèces nilo-soudanienues (fig. 113). En réalité, il y a une corrélation significative entre la taille et l'amplitude de l'aire de répartition, estimée d'après le nombre de rivières où l'espèce est connue (HUGUENY, 1990 b). Les grands poissons seraient plus adaptés que les petits à parcourir de longues distances en raison de leur meilleure capacité de nage.

D'après les résultats ci-dessus, il semble que la possession d'organes accessoires de respiration ne joue pas de rôle important dans les capacités de dispersion des espèces, comme on pouvait le penser auparavant (LOWE-McCONNELL, 1988).

L'un des résultats importants est la relation inverse établie entre la richesse spécifique d'une rivière et l'amplitude moyenne de l'aire de répartition des espèces

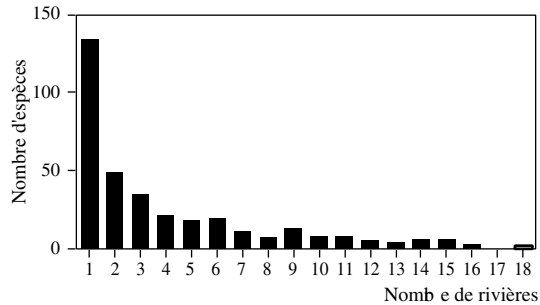


FIGURE 112

Distribution de fréquence du nombre d'espèces de poissons en fonction de l'amplitude de leur distribution (exprimée par le nombre de rivières colonisées) (d'après HUGUENY, 1990 b).

qui l'habitent. Autrement dit, moins il y a d'espèces dans une rivière, plus celles-ci sont globalement présentes dans un grand nombre de rivières (HUGUENY, 1990 b).

Spéciation

La richesse en espèces d'un bassin hydrographique est en partie liée à l'existence d'espèces endémiques qui ont évolué à l'intérieur de ce bassin. On considère en général qu'une faune comprenant une grande proportion d'espèces endémiques est le résultat d'une longue période d'isolement du milieu qu'elle colonise, ce qui implique au minimum, dans le cas des milieux aquatiques, qu'ils ne se sont pas asséchés. Ainsi, la riche faune de Cichlidae endémiques des grands lacs d'Afrique de l'Est serait due à leur ancienneté (plusieurs millions d'années) et au fait qu'il n'y a pas eu de possibilités d'échanges entre ces lacs. Le phénomène des foudres d'espèces (*species flocks*), particulièrement spectaculaire chez les Cichlidae africains, se rencontre également dans d'autres groupes comme les *Chrysichthys* et les *Caecomastacembelus* dans le lac Tanganyika (DE VOS et SNOEKS, 1994).

Mais l'endémisme n'est pas seulement limité aux grands lacs d'Afrique de l'Est, il se rencontre assez couramment en milieu fluvial. Par exemple, le groupe des *Synodontis* comprend 110 espèces dont beaucoup sont endémiques d'un bassin hydrographique (40 sont endémiques du Congo, 7 du Niger, 6 du lac Tanganyika, 5 du Nil, 3 de l'Ogôoué) ou d'un petit nombre de bassins voisins. Ce groupe pourrait constituer un excellent modèle d'étude des phénomènes de colonisation et de spéciation des bassins fluviaux africains. Il y a également parmi les Cyprinidae un grand nombre de *Barbus* endémiques de cours d'eau.

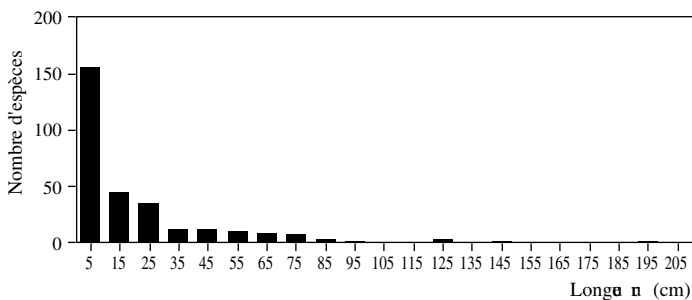
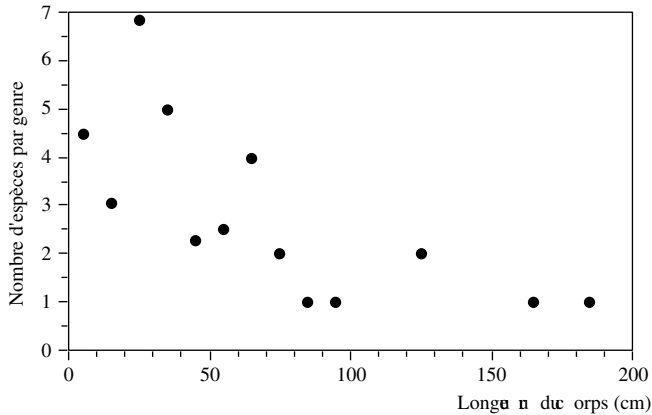


FIGURE 113

Distribution de fréquence des tailles de 295 espèces de poissons nilo-soudanais (d'après HUGUENY, 1990 b).

Les espèces de petite taille, qui ont une capacité de dispersion plus faible, sont également celles qui ont un temps de génération plus rapide. On peut donc s'attendre à un taux de spéciation plus grand chez ces espèces, ainsi qu'on a pu l'observer en Afrique de l'Ouest où le nombre moyen d'espèces dans un genre est plus élevé pour les espèces de petite taille (fig. 114).

FIGURE 114
Nombre d'espèces
par genre en fonction
de la taille pour
les poissons
d'Afrique de l'Ouest.



Extinctions

La disparition des espèces fait partie du processus de l'évolution. Les extinctions peuvent résulter d'événements catastrophiques liés aux facteurs abiotiques (assèchements, éruptions volcaniques, etc.) ou de processus à plus long terme entraînant la disparition d'habitats favorables à l'espèce (changements climatiques, par exemple). Mais des facteurs biotiques peuvent également être responsables de la disparition d'espèces, notamment par des phénomènes de compétition avec d'autres espèces. En réalité, nous connaissons un certain nombre d'exemples de compétition interspécifique faisant suite à des introductions volontaires d'espèces étrangères, et il est probable que des situations similaires se sont produites naturellement à l'occasion d'événements ayant permis à certaines espèces de coloniser d'autres bassins. Dans ces conditions, l'espèce peut éventuellement s'installer si elle trouve des conditions favorables et des niches écologiques vides, ou entrer en compétition avec les espèces déjà en place, avec deux alternatives : être éliminée par les espèces autochtones ou éliminer des espèces déjà en place et occupant des niches similaires. Dans une telle situation, les caractéristiques biologiques de l'espèce et ses exigences écologiques plus ou moins étroites seront des éléments déterminants.

La compétition peut se manifester dans l'accès aux ressources, notamment les ressources alimentaires. Mais elle peut se traduire également dans les relations proies-prédateurs, comme pour les Cichlidae endémiques du lac Victoria qui sont éliminés par les *Lates*.

On ne connaît pas le rôle que peuvent jouer les parasites dans ces phénomènes d'extinction car nos connaissances dans ce domaine sont pratiquement inexistantes. Néanmoins, ce rôle ne doit pas être négligé ou sous-estimé *a priori*.

Pourquoi la richesse spécifique est-elle plus grande sous les tropiques ?

La comparaison entre les rivières européennes et africaines (fig. 115) montre que la richesse spécifique est plus grande dans les rivières tropicales que dans les rivières tempérées.

Différentes hypothèses ont été émises pour expliquer ce phénomène qui a été observé chez de nombreux groupes animaux et végétaux. Ainsi, pour certains auteurs, les communautés tropicales sont plus riches car elles ont évolué dans des environnements plus stables dans le temps que celui des communautés des pays tempérés. Si ce postulat doit être nuancé, il faut admettre en effet que les régions tempérées ont connu à diverses reprises l'impact brutal des glaciations dont les effets étaient beaucoup plus atténués vers les tropiques. Cette plus grande stabilité est certainement à mettre en relation avec une plus grande pérennité des systèmes aquatiques, qui a permis dans certains cas, comme les grands lacs d'Afrique de l'Est, une forte spéciation. Au contraire, les milieux tempérés ont été considérablement bouleversés et leur faune actuelle est le plus souvent le résultat d'une recolonisation récente, de telle sorte que la spéciation n'a pu encore se manifester.

On a fait également le constat, qui découle des observations précédentes, d'une plus grande richesse phylétique de la faune tropicale. Il est de fait que les familles de poissons sont beaucoup plus nombreuses en Afrique qu'en Europe, avec en particulier des représentants de plusieurs familles considérées comme anciennes.

Enfin, la proportion d'espèces de petite taille est beaucoup plus grande sous les tropiques qu'en milieu temperé, où les espèces de taille moyenne sont au contraire dominantes. Pour MINA (1991), il faudrait voir là l'influence de la température, les petites espèces ayant plus de difficultés que les grandes à s'adapter aux basses températures de l'hiver.

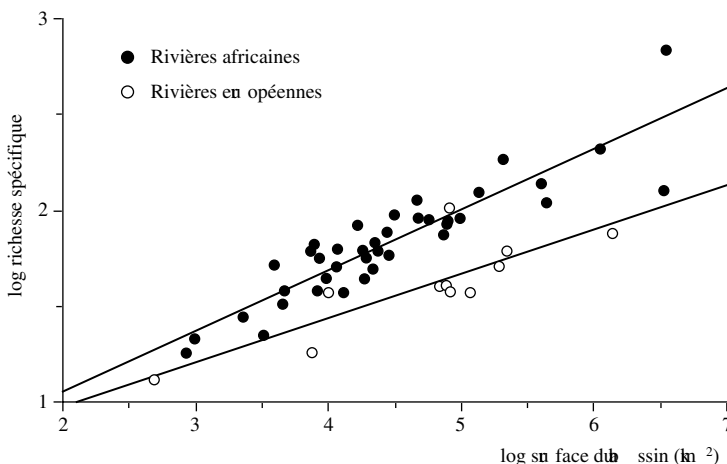
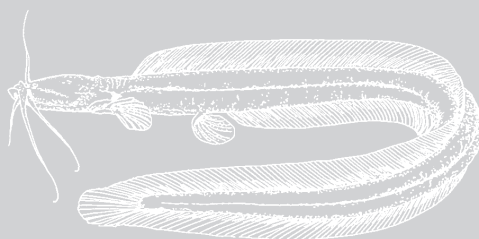


FIGURE 115

Richesse spécifique et surface du bassin hydrographique : comparaison entre les rivières européennes et les rivières africaines.

L'habitat des poissons



L'habitat correspond au lieu où vit l'espèce et à son environnement immédiat à la fois biotique et abiotique. Depuis longtemps, les écologistes, soucieux de développer des modèles explicatifs et prévisionnels, s'interrogent sur cette question fondamentale : comment peut-on expliquer qu'un individu soit présent dans un lieu donné à un moment donné ? En effet, les différentes espèces de poissons ne sont pas distribuées au hasard dans les systèmes aquatiques mais elles se répartissent en fonction de leurs exigences biologiques et écologiques. La connaissance des facteurs responsables de la répartition des espèces devrait permettre également de comprendre comment se structurent les peuplements.

La notion d'habitat

Parmi les nombreux paramètres pouvant caractériser l'habitat, il faut considérer qu'un poisson, à chacune des étapes de son existence, doit faire face à trois exigences fondamentales (LÉVÊQUE, 1995 a) :

- ▶ se protéger des contraintes du milieu (courant, oxygène, température, etc.) ainsi que des prédateurs et éventuellement des compétiteurs, de manière à assurer sa survie ;
- ▶ se nourrir dans les meilleures conditions afin d'assurer sa croissance et sa maturation sachant que les besoins alimentaires varient au cours du développement ;
- ▶ se reproduire à l'état adulte, dans les conditions les plus favorables, de manière à assurer la survie de l'espèce. Le poisson est ainsi amené à se déplacer (migrations) et à développer éventuellement des formes de protection des œufs (soins parentaux).

Les milieux aquatiques, et notamment les milieux lotiques, sont caractérisés par une grande variabilité spatiale et temporelle en raison des fluctuations de débit et de niveau de l'eau qui modifient considérablement la nature et l'étendue des volumes utilisables par les poissons. En réalité, dans cet environnement très variable, on peut prendre comme hypothèse que le poisson va rechercher en permanence des compromis, de manière à optimiser les trois exigences de base mentionnées ci-dessus. À titre d'exemple, les compromis peuvent être de quitter l'abri pour se nourrir en s'exposant aux prédateurs, ou de migrer pour se reproduire dans des zones pauvres en ressources alimen-

taires mais favorables au développement des œufs et des larves. Un des problèmes majeurs pour tout poisson est alors de savoir comment partager son temps et utiliser son énergie pour se nourrir et (ou) se reproduire de manière à ce que le succès de la reproduction soit maximal. Ainsi, en minimisant l'énergie nécessaire à la recherche et à la capture des proies, le poisson aura plus d'énergie à consacrer à la croissance et au métabolisme (HART, 1986). Cette recherche de compromis aurait pour objectif d'optimiser ce qu'il est convenu d'appeler le « *fitness* », c'est-à-dire la contribution relative d'un individu aux futures générations. Face aux différentes options qui leur sont offertes dans le milieu naturel, les animaux ne choisissent pas au hasard mais accomplissent au contraire les activités qui assurent un succès reproducteur plus élevé (PULLIAM, 1989). Ces options peuvent amener l'individu à des comportements apparemment coûteux en énergie dans un premier temps, mais rentables à long terme pour la survie des jeunes. C'est le cas chez les espèces qui effectuent de longues migrations de reproduction.

Au cours de sa vie, et en fonction de son activité journalière ou saisonnière, une même espèce pourra donc occuper successivement et temporairement plusieurs types de biotopes afin d'accomplir son cycle biologique. L'habitat, par définition le milieu géographique propre à la vie d'une espèce animale et végétale, sera donc défini ici comme l'ensemble des biotopes nécessaires à l'accomplissement du cycle biologique d'un poisson. Il a une dimension spatiale et temporelle, liée pour partie à la variabilité du milieu et aux exigences biologiques et écologiques des espèces.

Échelles spatiales et temporelles et concept de système hiérarchique

Les milieux aquatiques sont des systèmes complexes dont les différentes composantes abiotiques et biotiques ont des dynamiques spatiales et temporelles très variées. Pour essayer de démêler cette complexité, les écologistes se réfèrent souvent à la notion d'échelle, afin de mieux rendre compte de la variabilité temporelle et de l'hétérogénéité spatiale, dans le but de dégager des lois générales permettant de prévoir l'évolution des écosystèmes.

En ce qui concerne les échelles temporelles tout d'abord, le temps de génération d'une bactérie (quelques heures) est bien différent de celui d'un crustacé planctonique (1 mois), et celui d'un poisson (1 à 10 ans) est souvent bien plus important que celui des invertébrés. En termes de dynamique des populations, les temps de réaction à des perturbations seront différents selon les organismes considérés. Ainsi, les milieux nouvellement créés, ou qui viennent de subir une perturbation majeure, seront colonisés plus rapidement par les organismes ayant un temps de génération court que par les organismes à temps de génération long.

Toujours dans le domaine des échelles temporelles, certains phénomènes peuvent également se manifester sur des périodes plus ou moins longues. Ainsi, les tendances climatiques à long terme peuvent se surimposer à des

Échelle de temps	Durée	Événements physiques (exemples)	Phénomènes biologiques (exemples)
100 000	100 millénaires	Orogenèse, glaciations	Évolution des espèces
10 000	10 millénaires	Changements climatiques	Extinction des espèces, zones refuges
1 000	Millénaire	Captures de rivières	Échanges entre bassins
100	Siècle	Crue centenaire	
10	Décennie	Impacts de l'homme	Durée de vie du poisson
1	Année	Cycle hydrologique	Cycle de reproduction, activité migratoire
0,1	« Mois »	Cycle lunaire	Cycle d'activité
0,01	« Jour »	Cycle journalier	Cycle nyctéméral, cycle d'alimentation
0,001	« Heure »	Perturbation accidentelle	Processus physiologiques

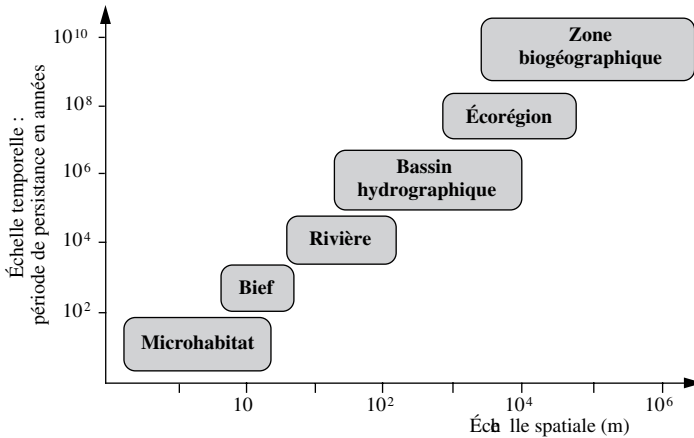
TABLEAU XXXVII

Relations théoriques
entre les échelles
temporelles,
les événements
physiques
et les phénomènes
biologiques
(d'après MAGNUSON,
1990).

variations saisonnières, de telle sorte qu'un système peut être en cours d'évolution lente sans que l'on s'en rende compte, car le phénomène est difficile à mettre en évidence si l'on ne dispose pas de longues séries d'observations. On a pu parler ainsi de « présent invisible » (MAGNUSON *et al.*, 1983) pour qualifier ces changements qui ne sont décelables qu'avec de longues séries d'observations (tabl. XXXVII). À l'échelle de la décennie, par exemple, la pente d'une rivière peut paraître stable, alors qu'à l'échelle du millénaire elle est probablement variable.

Des problèmes similaires se posent pour les échelles spatiales. Par exemple, la richesse spécifique en poissons dans un bassin versant est fonction de la surface considérée (voir p. 263). En outre, de nombreuses espèces ont des répartitions discontinues, en mosaïque, de telle sorte que la probabilité de les observer dépend de l'échelle à laquelle on travaille. Enfin, compte tenu de la variabilité et de l'hétérogénéité de l'environnement, des espèces peuvent disparaître dans certaines régions, alors qu'elles prospèrent dans d'autres, selon que les conditions écologiques deviennent ou non défavorables dans le temps. Il y a bien entendu, comme on le voit dans le dernier exemple, d'étroites interactions entre les échelles spatiales et temporelles. La présence d'une espèce dans une région fort éloignée de sa zone de distribution actuelle est parfois l'héritage d'une situation historique dans laquelle l'espèce avait une répartition beaucoup plus large que de nos jours (voir p. 75).

La structure et la composition d'un peuplement de poissons, à une échelle spatiale donnée et à un moment donné, sont donc le résultat d'un ensemble de phénomènes qui interagissent à différentes échelles spatiales et temporelles sur chacune des populations constitutives du peuplement. Pour mieux appréhender ces situations, on fait souvent appel à la notion de structure hiérarchique : dans des milieux hétérogènes, il est possible de considérer qu'une zone étudiée est composée de sous-unités, elles-mêmes parfois décomposables en unités plus petites. Une illustration de cette notion de hiérarchie dans les systèmes lotiques a été proposée par FRISSELL *et al.*, 1986 (fig. 116), sous forme d'une série d'échelles spatio-temporelles emboîtées. Le principe de ces organisations hiérarchiques est que les niveaux supérieurs ont des dynamiques plus lentes et imposent des contraintes sur les niveaux inférieurs. Ainsi, un bassin hydrographique sera situé dans une zone biogéographique, ce qui explique la

**FIGURE 116**

Échelles spatiales et temporelles et hiérarchies dans les écosystèmes lotiques. L'échelle temporelle correspond à une période théorique (période de persistance) durant laquelle on peut considérer que le niveau hiérarchique considéré reste relativement stable (adapté d'après FRISSELL *et al.*, 1986).

composition en espèces des peuplements, et plusieurs bassins peuvent appartenir à une écorégion dont les caractéristiques abiotiques sont relativement homogènes. De même, à l'intérieur d'une rivière, on pourra distinguer différents biefs, eux-mêmes comportant plusieurs types de microhabitat.

Une question fondamentale est associée aux notions d'échelle et de hiérarchie : les problèmes que l'on pourra envisager de résoudre dépendent de l'échelle à laquelle on situe les recherches. Ainsi, on ne peut traiter des questions de biogéographie en considérant un seul bassin versant, ni travailler sur les migrations si l'on reste cantonné à l'étude d'un bief. En réalité, il est difficile d'extrapoler à d'autres niveaux hiérarchiques les résultats que l'on obtient à une échelle spatio-temporelle, sachant que les paramètres pertinents pour travailler à un niveau ne le sont pas toujours à d'autres. Ainsi, la biogéographie permet d'expliquer pourquoi telle espèce se trouve dans tel bassin, mais c'est la nature du substrat ou l'hydrologie qui pourront expliquer la présence de l'espèce dans un bief donné. Cette question des changements d'échelle est cependant un enjeu important des recherches écologiques, car il est indispensable de connaître les contraintes imposées par les niveaux supérieurs, afin d'interpréter correctement les observations effectuées à un niveau hiérarchique inférieur.

Se protéger et se reposer : le microhabitat

Dans une rivière, la répartition des espèces en fonction des différents biotopes n'est pas aléatoire. L'étude des paramètres physiques d'un biotope et des espèces qui le colonisent permet de déterminer les relations entre facteurs du milieu et individus, et d'identifier les préférences d'une espèce en termes de facteurs écologiques. Le microhabitat se définit comme l'endroit où un poisson trouve les conditions de température, de courant, de profondeur, de substrat, d'abri, etc. qui lui sont les plus favorables pour réduire ses dépenses énergétiques et se reposer en étant protégé le mieux possible des prédateurs. Les changements d'habitat au cours du développement sont liés à l'évo-

lution des performances des poissons en termes de capacités physiques et physiologiques. Les données de microhabitat sont donc recueillies pour des stades de développement déterminés en réunissant suffisamment d'informations pour décrire les préférences écologiques de ce stade.

Dans les rivières, on distingue classiquement les espèces rhéophiles qui recherchent les eaux courantes et les espèces qui préfèrent les eaux dormantes. Ces préférences sont à mettre en relation avec les capacités de nage plus ou moins développées selon les espèces, ainsi qu'avec des exigences physiologiques, par exemple en ce qui concerne la teneur des eaux en oxygène. Dans cet esprit, des courbes d'habitat préférentiel ont été établies pour quelques espèces de poissons de la rivière Sabie, affluent du Limpopo, dans le parc Kruger (GORE *et al.*, 1992). Les juvéniles de *Serranochromis meridianus* et *Barbus viviparus* habitent les mares stagnantes mais *B. viviparus* est légèrement tolérant à de faibles vitesses de courant (jusqu'à 60 cm/s). Ces deux espèces préfèrent les mares relativement profondes (jusqu'à 2,5 m) au fond de gravier ou de sable. Inversement, *Chiloglanis swierstrai* fréquente les zones de rapides en eau peu profonde (moins de 50 cm) sur fond de galets, avec des vitesses de courant comprises entre 35 et 150 cm/s (fig. 117).

En utilisant les préférences d'habitat en termes de vélocité du courant, il est possible de prévoir la surface disponible pour une espèce pour diverses valeurs de débit de la rivière. Ainsi, sur un bief de 300 m de la rivière Sabie, lorsque le débit s'accroît de 2 à 8 m³/s, la surface disponible pour *C. swierstrai* et *S. meridianus* augmente considérablement (fig. 118), alors qu'elle demeure constante au-delà de 3,5 m³/s pour *B. viviparus*.

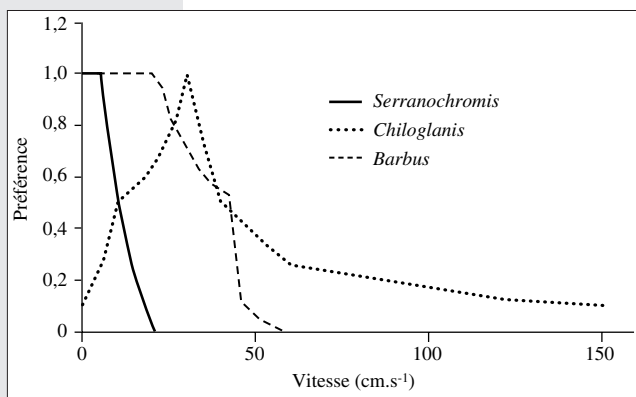
POUILLY (1993) a pu étudier également de cette manière l'organisation des peuplements de poissons de trois petits cours d'eau de Guinée au cours de la saison sèche, en déterminant le profil écologique des espèces, c'est-à-dire leurs préférences par rapport à certains facteurs tels que le courant, la profondeur, le type de substrat, etc.

La sélection de certains types d'habitat est à mettre également en relation avec la nécessité de trouver des abris pour échapper aux prédateurs. Ainsi, dans de nombreuses rivières africaines, on estime que les zones inondées fournissent aux juvéniles de nombreuses espèces qui se reproduisent durant la crue des

zones d'abri par rapport aux grands prédateurs ichtyophages, lesquels ont du mal à se mouvoir dans les milieux encombrés de végétation. Il est vrai que ces zones sont également particulièrement favorables au développement d'espèces planctoniques adaptées aux besoins alimentaires des juvéniles.

Dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, de nombreux Cichlidae endémiques ont parfois des exigences très spécifiques en termes de

FIGURE 117
Préférence d'habitat
par rapport à
la vitesse moyenne
du courant pour
trois espèces
de la rivière Sabie,
parc Kruger (d'après
GORE *et al.*,
1992).



microhabitat. En particulier, de nombreuses espèces inféodées aux zones rocheuses utilisent les anfractuosités comme refuge et microhabitat. D'autres microhabitats originaux dans le lac Tanganyika sont les lits de coquilles vides de Gastéropodes qui occupent de grandes surfaces entre 10 et 35 m de profondeur sur fond sableux, là où la pente est faible. De nombreuses espèces de Cichlidae, principalement des *Lamprologiines*, utilisent ces coquilles comme refuge, mais également pour se reproduire (RIBBINK, 1991). Les formes juvéniles de *Chrysichthys* et *Caecomastacembelus* trouvent également des abris dans les coquilles vides.

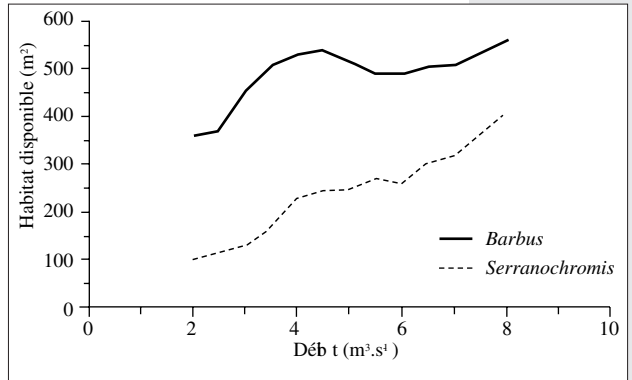


FIGURE 118

L'habitat disponible pour *Serranochromis meridianus* et *Barbus viviparus* est fonction du débit de la rivière Sabie au site d'étude (d'après GORE *et al.*, 1992). L'habitat disponible est exprimé en surface utilisable (m²) pour 300 m de cours et le débit en m³.s.

La recherche de la nourriture

Une raison essentielle pour un poisson de fréquenter certains types de milieu est l'opportunité d'y trouver la nourriture adaptée à sa taille et à ses exigences physiologiques. Cette relation entre taille, régime alimentaire et conditions écologiques est un paramètre important pour comprendre l'occupation de l'espace par une espèce.

Changements de régime alimentaire et d'habitat au cours du développement

Au cours de leur existence, la taille et le poids des poissons changent considérablement et il est d'usage de distinguer différentes périodes au cours du développement (BALON, 1985, 1990) :

- ▶ la période embryonnaire commence avec la fertilisation et se caractérise par une nutrition exclusivement endogène à partir du vitellus de l'œuf ;
- ▶ la période larvaire débute avec le passage graduel mais rapide d'une alimentation endogène à une alimentation exogène ; cette période larvaire se caractérise par la présence d'organes larvaires temporaires ;
- ▶ la période juvénile débute lorsque les nageoires sont bien différenciées et que tous les organes temporaires ont été remplacés par des organes définitifs, et se termine avec la maturation des premiers gamètes ; c'est généralement une période de croissance rapide parfois caractérisée par une coloration spécifique ;
- ▶ la période adulte débute avec la maturation des premiers gamètes. Elle se caractérise par une diminution du taux de croissance somatique.

Les différentes phases du développement correspondent à des besoins nutritionnels, des comportements alimentaires et des exigences écologiques, physiologiques et biologiques différentes, ce qui suppose dans beaucoup de cas la fréquentation de biotopes différents (LAUZANNE, 1975 b ; WINEMILLER, 1989). Les

juvéniles de petite taille, peu vagiles, ne peuvent exploiter que des particules de petite taille également, telles que le phytoplancton ou le zooplancton. Avec l'augmentation de la taille du poisson et de ses capacités de déplacement, la taille et la nature des proies évoluent. Chez les poissons ichtyophages à l'état adulte, des changements morphologiques associés à une plus grande spécialisation s'accompagnent de changements dans la taille et la nature des proies.

Les conséquences sont importantes sur le plan de l'habitat. En effet, les proies ne sont pas distribuées au hasard dans les milieux aquatiques et leur disponibilité peut varier au cours de l'année. Dans les milieux fluviaux, par exemple, les proies planctoniques sont essentiellement abondantes dans les milieux calmes, c'est-à-dire dans les annexes fluviales où les juvéniles de beaucoup d'espèces vont trouver les conditions qui leur sont favorables tant sur le plan de la nutrition que sur celui des conditions physiques de l'habitat. L'existence et l'étendue de ces milieux sont étroitement dépendantes de l'hydrologie et notamment du niveau de l'eau. Il faut donc qu'il y ait une bonne synchronisation entre d'une part l'apparition des larves et d'autre part l'existence de proies favorables dans l'habitat correspondant (hypothèse du « *match-mismatch* » de CUSHING, 1982).

Stratégies de recherche et de partage de la nourriture et ségrégation spatiale des espèces

Les stratégies alimentaires peuvent être vues comme des systèmes de prise de décision pour répondre à des questions du type : où un individu doit-il se nourrir, vers quelle proie doit-il diriger sa recherche ? (CÉZILLY *et al.*, 1991). Le poisson doit ainsi décider du moment où il va se nourrir, du lieu et de la durée de la période de nutrition, des proies qui sont les plus adéquates (taille et valeur nutritionnelle), de la manière dont il va rechercher ces proies et les capturer. Il s'agit de faire face efficacement à différentes contraintes de l'environnement comme la compétition, la raréfaction de la nourriture, les variations imprévisibles de la ressource.

Un axiome fondamental est que les stratégies alimentaires ont été façonnées au cours de la sélection naturelle, et que toute décision tend à optimiser certaines variables, comme le taux d'assimilation de l'énergie qui est en dernier ressort corrélé au concept de « *fitness* » (PYKE, 1984). Mais un certain nombre de résultats font penser que les poissons ont également la possibilité d'apprendre et de pratiquer des comportements alternatifs qui leur permettent d'être plus efficaces dans la recherche des proies et de vivre plus longtemps (HART, 1986).

Dans les milieux habités par de nombreuses espèces appartenant au même groupe trophique et ayant des régimes alimentaires relativement proches, les stratégies peuvent être d'occuper des habitats spatialement différents afin de réduire la compétition entre espèces. C'est le cas dans le lac Victoria, où on a montré chez les haplochromines zooplanctophages qu'il existait des phénomènes de ségrégation spatiale qui permettaient un isolement écologique des espèces (GOLDSCHMIDT *et al.*, 1990). Outre une répartition horizontale souvent bien différenciée pour chacune des espèces dans le golfe de Mwanza, le type

de fond, l'exposition au vent et la profondeur de la colonne d'eau sont également des facteurs importants qui participent à la ségrégation des espèces (fig. 119). La plupart des juvéniles des zooplanctonivores se rencontrent seulement dans les eaux peu profondes (moins de 9 m), où ils trouvent un abri vis-à-vis des prédateurs. Quant aux espèces ayant des aires de distribution géographique qui se recouvrent largement, c'est en fonction de la profondeur qu'elles vont s'isoler, compte tenu parfois de migrations verticales obéissant à des rythmes circadiens différents.

Malgré le fait que des haplochromines piscivores sont présents dans tous les principaux types d'habitat du lac Victoria, beaucoup ont une distribution limitée à certains types de substrat (VAN OIJEN, 1982). Les juvéniles sont en général dans des zones peu profondes et moins exposées que leurs parents. Quelques espèces habitent seulement les fonds sableux dont la profondeur n'excède pas 6 m. En outre, les adultes de beaucoup d'espèces, dans le golfe de Mwanza, ont une distribution différente en fonction de la profondeur, certaines n'étant présentes qu'en surface et d'autres en profondeur (fig. 120).

Migrations trophiques

La recherche de zones favorables à l'alimentation amène les espèces à effectuer des migrations de faible amplitude pour se nourrir. Dans les lacs profonds, des espèces effectuent des migrations nycthémérales, passant le plus souvent la journée en profondeur et remontant la nuit près de la surface pour se nourrir. Ainsi, dans le lac Malawi, la distribution verticale des espèces en milieu pélagique dépend du cycle journalier. Durant le jour, la plupart des poissons se situent à des profondeurs variables : *Diplotaxodon* « big eye » et *Synodontis njassae* à la limite de l'oxycline, vers 200-220 m ; *Diplotaxodon* « elongate »

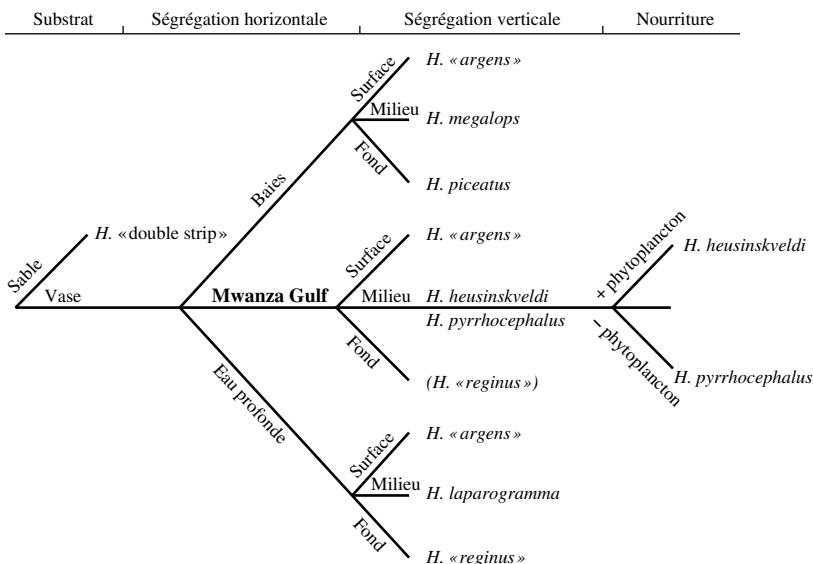
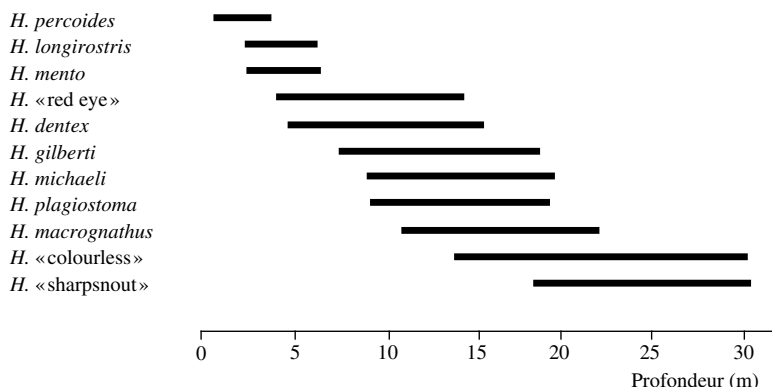


FIGURE 119

Représentation schématique de la ségrégation écologique parmi les espèces de Cichlidae zooplanctophages du lac Victoria (d'après GOLDSCHMIDT et al., 1990).

FIGURE 120

Distribution
des adultes
de quelques
haplochromines
piscivores dans
le golfe de Mwanza
en fonction
de la profondeur
(lac Victoria)
(d'après VAN OIJEN,
1982).



et *Rhamphochromis ferox* entre 50 et 200 m ; *Copadichromis quadrimaculatus*, *Engraulicypris sardella* et *Rhamphochromis longiceps* dans les cent mètres superficiels. La plupart de ces espèces migrent vers la surface la nuit. Des espèces comme *S. njassae* et *Diplotaxodon* « big eye » font des migrations de 200 m (THOMPSON *et al.*, 1995).

Stratégies et lieux de reproduction

La stratégie de reproduction d'une espèce de poisson dans un environnement donné recouvre un ensemble de traits biologiques comme l'âge à la première reproduction, la relation entre taille (ou âge) et fécondité, le comportement parental, la saison de reproduction, la taille des gamètes, etc. Mais un individu peut également développer des tactiques, qui sont en réalité des variations par rapport au schéma de reproduction typique, de manière à répondre avec succès à des modifications des facteurs de l'environnement. Il s'agit alors d'un comportement adaptatif à des conditions écologiques particulières, qui a pour objectif d'assurer la survie de l'espèce.

La définition de l'habitat d'une espèce doit obligatoirement tenir compte du comportement reproducteur de cette espèce et de la nécessité de trouver les meilleures conditions pour pondre. En particulier, la ponte a lieu généralement à une période où les conditions environnementales sont en principe les plus favorables à la survie des œufs et des larves, et beaucoup d'espèces ont un cycle saisonnier de reproduction. Dans les grands fleuves tropicaux, le régime hydrologique (ou plus exactement l'ensemble des conditions climatiques qui prévalent au début de la crue) paraît constituer le principal régulateur de la reproduction. Pour beaucoup d'espèces, la ponte coïncide avec la crue (voir p. 31 et p. 147).

BALON (1985, 1990) distingue deux grands types de trajectoires ontogéniques dans les modèles de cycle biologique.

Dans le modèle indirect, les œufs sont généralement petits et produits en grand nombre. Ils donnent naissance à des jeunes larves incomplètement

développées, de petite taille, avec seulement un faible volume de vitellus qui est insuffisant pour produire le phénotype définitif. Ces jeunes larves doivent donc se nourrir sur des particules de petite taille pour achever leur développement et sont très vulnérables durant cette période.

Dans le modèle de développement direct, les poissons produisent au contraire un nombre restreint d'œufs de grande taille, avec une grande quantité de vitellus qui permet le développement de l'embryon jusqu'à un stade avancé. *Labeotropheus*, un Cichlidae incubateur buccal du lac Malawi, est un bon exemple de ce type de poisson qui libère un juvénile de grande taille (14 % de celle de l'adulte) 31 jours seulement après la fertilisation (BALON, 1977), (voir p. 177).

On a donc affaire à deux grands types de stratégies : le développement indirect consiste à produire un grand nombre d'œufs qui seront soumis à une forte mortalité, mais qui libéreront les parents pour d'autres activités dès la ponte, alors que le développement direct consiste à investir dans la survie d'un faible nombre d'individus, ce qui demande aux parents un investissement énergétique prolongé. Dans un cas (développement direct), les poissons auront un comportement de type sédentaire, éventuellement territorial. Dans l'autre cas (développement indirect), on aura affaire à des espèces nomades susceptibles de couvrir de grandes distances pour se reproduire.

Développement direct et territorialité

Un exemple de comportement très sédentaire lié à un développement direct est celui de différentes espèces de Cichlidae endémiques des grands lacs d'Afrique de l'Est. FRYER (1959) avait déjà souligné que beaucoup d'espèces littorales sont à ce point inféodées aux zones rocheuses qu'elles ne sont jamais observées à plus d'un mètre de ces milieux. Les individus matures vivent, se nourrissent et se reproduisent toute l'année dans les limites étroites de leur habitat. En outre, les gros œufs riches en vitellus donnent naissance à des jeunes de taille suffisamment grande pour utiliser la même nourriture que les parents, ce qui signifie qu'il n'y a pas besoin de stade planctonique pélagique, comme on l'observe chez les poissons de coraux (LOWE-McCONNELL, 1987), et l'espèce peut ainsi passer toute sa vie dans le même biotope. La nature sédentaire de ces Cichlidae a été démontrée expérimentalement par marquage. Certaines espèces peuvent avoir une aire de distribution limitée à quelques milliers de mètres carrés (RIBBINK *et al.*, 1983 b). En outre, des espèces transférées d'un endroit à un autre du lac restent à proximité du point d'introduction et se reproduisent à cet endroit.

En règle générale, le développement direct s'accompagne le plus souvent de soins parentaux, c'est-à-dire d'une aide qui est apportée par les parents et qui a pour but d'assurer une meilleure survie de l'œuf après sa formation. Cette aide peut aller de la construction de nids jusqu'à la garde des œufs et des alevins. La pratique de soins parentaux est assez répandue chez les poissons et notamment dans la famille des Cichlidae (KEENLEYSIDE, 1991 b) (voir p. 225). Leur fonction principale est de protéger les jeunes des prédateurs. On a suggéré que la pratique des soins parentaux s'est développée chez les poissons occupant des milieux caractérisés par leur imprédictibilité spatiale et temporelle

(WOOTTON, 1990), afin de limiter les dangers inhérents à cette imprédictibilité. Cette théorie mériterait cependant d'être vérifiée par des observations.

La pratique de soins parentaux peut s'accompagner de comportements territoriaux liés à la compétition et à la défense d'un territoire de reproduction. Le territoire dans ce cas devient une ressource indispensable pour pondre, ressource dont la disponibilité peut être limitée. Pour douze espèces de Cichlidae pondreuses sur substrat du lac Tanganyika appartenant au genre *Lamprologus*, c'est-à-dire des espèces très proches les unes des autres, GASHAGAZA (1991) a montré qu'elles utilisaient le milieu de manière différente pour pondre et protéger leurs jeunes. Certaines pondent à la surface des blocs, d'autres dans les crevasses, ou encore dans des trous. Cette diversité de comportements reproducteurs dans un système où la place est limitée, compte tenu de la densité des peuplements, a pour avantage de limiter la compétition entre les espèces pour l'utilisation de l'habitat.

Le comportement territorial se traduit souvent par la défense d'un territoire vis-à-vis des individus conspécifiques et hétérospécifiques (voir p. 225). En étudiant le comportement de six espèces de Cichlidae herbivores, incubateurs buccaux maternels, KOHDA (1995) a mis en évidence l'existence de deux types de territoire :

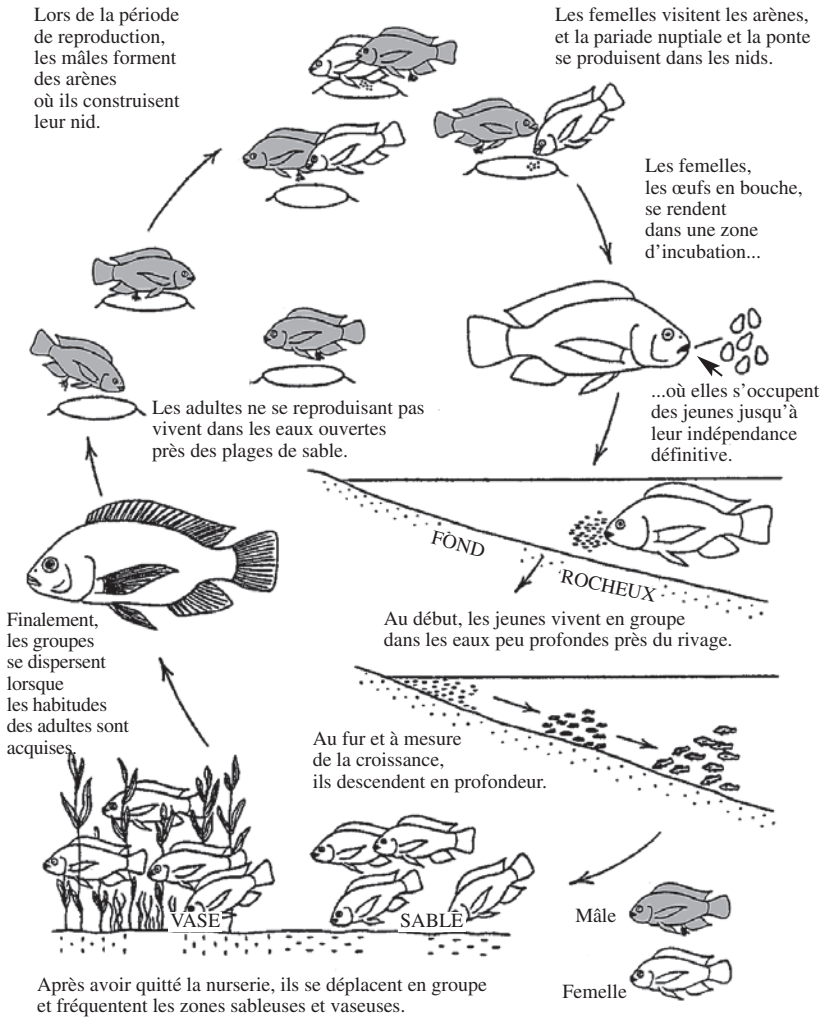
■ les mâles des six espèces étudiées ont un territoire restreint autour du nid (20 à 40 cm de diamètre) qu'ils gardent farouchement contre les intrus qui sont le plus souvent des mangeurs d'œufs potentiels ; ce territoire de nidification est utilisé par les femelles qui pondent leurs œufs dans le nid, après quoi elles les reprennent dans la bouche et quittent la zone ;

■ il existe également autour du nid un territoire plus large, de quelques mètres carrés, dans lequel les mâles patrouillent entre 50 cm et 1 m du fond et se nourrissent. Quand une femelle pénètre dans cette zone, le mâle la courtise puis l'entraîne vers le nid. Les mâles attaquent en revanche les mâles conspécifiques et les femelles sexuellement inactives qui pénètrent dans la zone.

La pratique de l'incubation buccale est plus spécialisée et d'origine plus récente. L'avantage adaptatif est de mettre les embryons à l'abri des prédateurs et de limiter la compétition pour les sites de reproduction. On peut y voir également un moyen de se libérer de la dépendance d'un substrat pour se reproduire, quand l'espace benthique disponible est très recherché (BALON, 1978). Chez des pondreuses sur substrat qui pratiquent l'incubation buccale, le cycle d'occupation des biotopes peut être relativement complexe. Ainsi, FRYER et ILES (1972) ont décrit le cycle reproducteur d'*Oreochromis variabilis* dans le lac Victoria (fig. 121). Sur les fonds sableux, les mâles construisent des nids dans lesquels les femelles pondent. Puis elles transportent leurs œufs dans la bouche vers les zones d'incubation où les jeunes sont relâchés une fois éclos. Ils vivent d'abord en bancs dans des eaux très peu profondes sur fond rocheux, et au fur et à mesure qu'ils grandissent ils gagnent des zones plus profondes. Lorsqu'ils sont un peu plus grands, ils gagnent toujours en bancs des berges sableuses ou des herbiers. Ils acquièrent progressivement des comportements adultes avec la croissance, pour vivre dans les eaux libres au large des plages exposées. Puis les mâles construisent à leur tour des nids sur les plages sableuses et le cycle reprend.

FIGURE 121

Cycle de vie d'*Oreochromis variabilis* dans le lac Victoria montrant les différentes phases de l'occupation du milieu en fonction de l'ontogenèse (d'après FRYER et ILES, 1972).



Développement indirect et migrations de reproduction

Chez les poissons à développement indirect, la nécessité d'utiliser des biotopes distincts pour les différents stades de développement, et notamment la recherche de sites favorables à la ponte puis au bon développement des juvéniles, conduit l'espèce à effectuer des migrations qui sont parfois de grande amplitude. Une migration, selon NORTHCOLE (1979), est un déplacement entre deux habitats qui se produit de manière régulière durant la vie de l'individu et qui concerne une grande partie de la population.

Les poissons effectuant des migrations de type anadrome ou catadrome sont rares en Afrique tropicale où, en revanche, les poissons potamodromes sont abondants. Ce type de migration présente un avantage adaptatif dans la mesure où il a pour objectif d'atteindre des lieux propices à la reproduction ou à l'ali-

TYPES DE MIGRATION

On distingue habituellement les migrations diadromes entre la mer et les milieux aquatiques continentaux et les migrations potamodromes qui concernent les migrations à l'intérieur des eaux douces (Mc DOWALL, 1987). Les poissons fluviaux tropicaux qui effectuent des migrations de grande amplitude pour se reproduire sont donc des espèces potamodromes. Parmi les espèces diadromes, on distingue :

- les espèces *anadromes* qui passent la plus grande part de leur vie en mer et migrent en eau douce pour se reproduire ;
- les espèces *catadromes*

qui passent principalement leur vie en eau douce et migrent en mer pour se reproduire, l'exemple type étant l'anguille ;

- les espèces *amphidromes* qui partagent leur vie entre les milieux marins et continentaux, sans que ces migrations soient obligatoirement liées à la reproduction.

De manière plus simple, on distingue parfois les poissons euryhalins, qui se déplacent librement entre les eaux douces et marines, et les espèces amphihalines, qui ne le font qu'à certains stades particuliers de leur vie.

mentation. Pour certains auteurs il s'agirait d'un mécanisme permettant de protéger les jeunes de la prédation, et FRYER (1965) estime que c'est un moyen d'assurer la dispersion des jeunes dans l'ensemble du système fluvial. Ces deux hypothèses sont probablement complémentaires. La ponte dans les affluents du cours supérieur permet en effet aux larves d'être entraînées par dérive avec les eaux de crue dans tous les biotopes, sur des centaines de kilomètres en aval du lieu de ponte. Les migrations amont ou aval, qui ont

pour objectif d'amener les géniteurs à proximité des plaines d'inondation afin d'y déposer leurs œufs dès que l'eau envahit ces milieux, ont également pour objectif de permettre aux larves de gagner le plus vite possible les plaines inondées où elles trouvent nourriture et abri.

Les sites les plus propices à la ponte ne sont pas toujours les sites les plus favorables pour l'alimentation, et certaines espèces ont donc à effectuer des migrations sur de longues distances entre les deux. DAGET (1960) puis WELCOMME (1985) ont fait la distinction entre les migrations longitudinales, motivées le plus souvent par la reproduction et se produisant dans le lit de la rivière, et les migrations latérales quand les poissons quittent le lit principal du fleuve pour gagner les divers habitats du lit majeur. Ces migrations latérales sont motivées à la fois par la recherche de nourriture et la reproduction.

On connaît encore mal les mécanismes responsables du déclenchement des migrations, notamment lorsqu'elles nécessitent de parcourir de longues distances. Dans la mesure où les espèces ont des comportements variés, il est probable que plusieurs mécanismes entrent en jeu, dont certains sont associés au début de la crue (WELCOMME, 1985). On ignore également par quels signaux les poissons adultes sont avertis avant les jeunes que le temps est venu de quitter les plaines inondées. Il est vrai que ces signaux ne sont pas toujours très efficaces et que des quantités importantes de poissons sont bloquées chaque année dans des mares résiduelles qui s'assèchent au cours de l'étiage. La profondeur et (ou) la concentration en oxygène de l'eau pourraient être des facteurs déterminants.

L'étude des migrations a fait l'objet de nombreux travaux qui restent cependant imprécis pour la plupart, compte tenu des difficultés à suivre réellement le déplacement des poissons dans les milieux aquatiques durant la crue. Dans les milieux nilo-soudaniens, les recherches menées dans le bassin tchadien ont

MIGRATIONS DES TINÉNIS DANS LE NIGER (d'après DAGET, 1952)

L'ensemble des observateurs, même les moins avertis, s'accordent pour dire qu'il s'agit là d'un phénomène des plus spectaculaires. Ces poissons (*Brycinus leuciscus*, Alestidae) remontent le lit mineur par vagues successives liées aux phases lunaires. Tous marchent dans le même sens, à quelques centimètres les uns des autres, et défilent, durant plusieurs heures, avec une entière régularité. Si un prédateur, ou un pêcheur, les perturbe, ils s'égayent momentanément en tout sens avant de reconstituer le banc et de reprendre leur défilé. La vitesse moyenne de la remontée n'est pas considérable, de l'ordre de 1 à 1,5 km par heure. L'ampleur du déplacement peut néanmoins être importante, puisque Daget estime que certains bancs peuvent parcourir, durant plusieurs mois, des distances avoisinant 400 km. Généralement, le banc principal proprement dit est précédé, quelque temps auparavant, de ce que les pêcheurs locaux appellent « la tête des Tinénis », groupe constitué d'individus de plus petite taille. La migration des Tinénis débute lorsque ceux-ci quittent les plaines d'inondation pour rejoindre le lit mineur. Toutefois, la migration longitudinale proprement dite ne débute que si cela coïncide avec une période de lune. En l'absence de cette dernière (les derniers jours du mois lunaire), les bancs s'arrêtent ou se dispersent, pour se reformer ensuite aux premiers jours de lune croissante. Lorsqu'ils sont gênés dans leur progression par un barrage, comme celui de Markala (région du delta central du Niger au Mali),

les bancs se désagrègent assez rapidement, leurs éléments redescendant alors vers l'aval. Ce fait essentiel montre donc que, si la phase de remontée se fait toujours en groupes serrés, la marche inverse se fait au contraire tout le temps en ordre dispersé et de manière individuelle, ou à la limite par tout petits groupes. Cette phase de dispersion du banc correspond toujours à l'obscurité liée à la fin du mois lunaire. En résumé, reprenons, en partie, le texte de Jacques DAGET : « Pour l'expliquer, nous estimons qu'il y a lieu d'invoquer un effet de groupe, les *Alestes* (dorénavant *Brycinus*) *leuciscus* n'étant stimulés à remonter le courant que s'ils se trouvent réunis en grand nombre et serrés les uns contre les autres (...). Il y aurait de plus, constamment, antagonisme entre les phénomènes suivants : congrégation par clair de lune, désagrégation par nuit obscure. À la fin du mois lunaire, la désagrégation étant prépondérante, il y a arrêt et dissociation des bancs, alors qu'aux premiers jours du mois c'est la congrégation qui l'emporte, d'où formation de bancs dont la marche se poursuit, en raison de l'effet de groupe, tant que la présence de la lune empêche la désagrégation de reprendre l'avantage. » L'influence de la lune n'est toutefois pas générale, elle doit être considérée le plus souvent comme secondaire par rapport à l'hydrologie et au nyctémère par exemple, et n'affectant que quelques espèces de façon stable et répétée (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1983).

mis en évidence des comportements très variés (voir encadré « Migrations de reproduction dans le lac Tchad » ; BÉNECH *et al.*, 1983 ; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989) (fig. 122). Des groupes de migrateurs similaires ont été observés dans le fleuve Sénégal (REIZER, 1974).

Dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, beaucoup d'espèces lacustres ont conservé l'habitude d'effectuer des migrations de reproduction dans les tributaires. Dans le lac Turkana, par exemple, *Alestes baremoze*, *Citharinus citharus*, *Distichodus niloticus* et *Barbus bynni* migrent dans la rivière Omo, alors que *Brycinus nurse*, *Labeo horie*, *Clarias gariepinus* et *Synodontis schall* migrent dans des petits affluents temporaires (HOPSON, 1982).

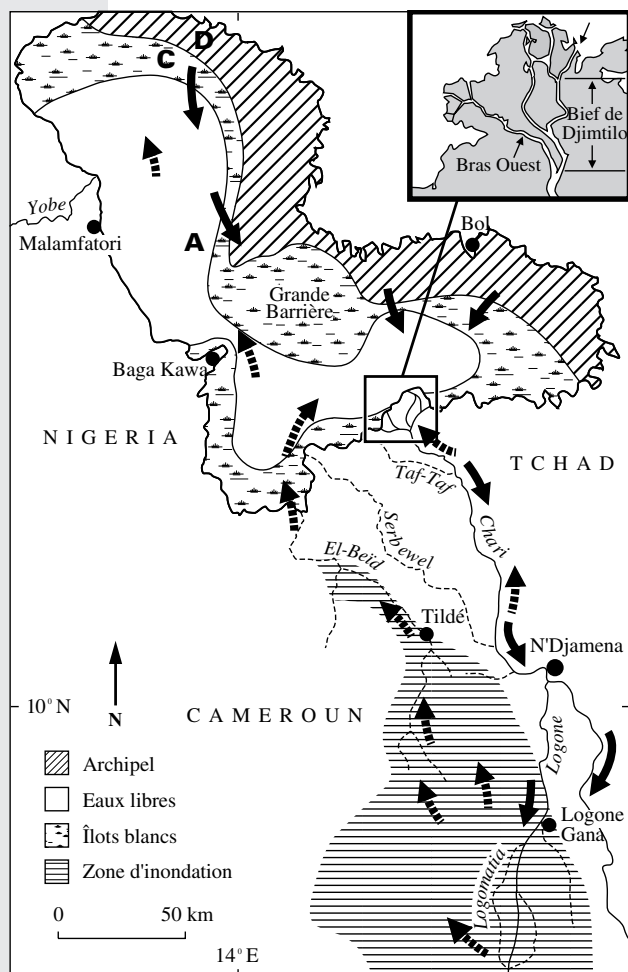


FIGURE 122

Voies de migration
de reproduction
d'*Alestes baremoze*
dans le bassin
tchadien (d'après
BÉNECH et QUENSIÈRE,
1989).

Généralisation de la notion d'habitat

L'habitat est une notion essentiellement dynamique qui fait intervenir les échelles spatiales et temporelles.

L'habitat, produit d'un héritage phylogénique et de stratégies adaptatives

Le lieu dans lequel vit une espèce, c'est-à-dire son environnement physique, chimique et biologique, est, pour cette espèce, le résultat de compromis entre différentes contraintes qui, pour une bonne part, sont liées à l'héritage de traits vitaux sélectionnés par l'évolution. C'est le cas par exemple pour les comportements reproducteurs, pour les exigences écologiques ou physiologiques, pour les habitudes et spécialisations alimentaires. L'héritage phylogénique fait donc peser sur l'espèce un certain nombre de contraintes abio-

Dans le lac Victoria, WHITEHEAD (1959) a également identifié des grands migrateurs comme *Barbus altianalis* qui remonte les rivières sur 80 km, et des migrateurs qui effectuent des déplacements moins importants, comme *Labeo victorinus* et *Schilbe mystus* qui migrent jusqu'à 25 km vers l'amont, ou dans les zones inondées le long des berges, pour se reproduire. De petits Mormyridae (*Marcusenius victorialis*, *Gnathonemus longibarbis*, *Hippopotamyrus grahami*, *Pollimyrus nigricans*, *Petrocephalus catostoma*) remontent le cours des affluents du nord du lac Victoria. Les poissons mûrs restent près de l'embouchure des rivières jusqu'à l'arrivée de la crue, puis migrent vers l'amont durant la nuit, avec des pics à l'aube et au crépuscule (OKEDI, 1969, 1970). Ils pondent dans des mares situées entre 8 et 24 km de l'embouchure et les jeunes restent de trois à sept mois dans ces mares.

MIGRATIONS DE REPRODUCTION DANS LE LAC TCHAD

Dans le bassin tchadien, plusieurs espèces effectuent des migrations de reproduction (fig. 116) de plus ou moins grande ampleur (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). En particulier, beaucoup d'espèces lacustres utilisent la plaine d'inondation du Nord-Cameroun (Grand Yaéré) comme nurserie. Quelques espèces entreprennent des migrations de grande ampleur au moment de la reproduction. Il s'agit notamment d'espèces pélagiques dont beaucoup sont zooplanctonivores dans le lac Tchad, comme *Alestes baremoze*, *Brachysynodontis batensoda*, *Schilbe mystus*, *S. uranoscopus*, *S. intermedius*, *Synodontis schall*, *Hyperopisus bebe*. Une grande partie des populations lacustres remonte le Chari avant la crue et se reproduit à proximité de la plaine d'inondation du Nord-Cameroun en août et septembre, c'est-à-dire 150 à 200 km en amont du lac. Les œufs et les larves se dispersent dans les zones inondées où ces dernières passeront quelques mois avant de rejoindre le lac via le Chari ou l'El Beid, un drain temporaire qui réunit le Yaéré au lac Tchad en période de crue. *Alestes dentex* paraît remonter pour se reproduire dans d'autres zones inondées situées encore plus en amont (au moins 250 à 300 km du lac). C'est le cas pour d'autres espèces comme *Hemisynodontis membranaceus* et *Labeo senegalensis*. Des espèces comme *Polypterus bichir*, *Distichodus rostratus*, *Marcusenius cyprinoides* paraissent avoir également les caractéristiques de grands migrants, mais les données recueillies sont trop limitées pour confirmer cette hypothèse. D'autres espèces effectuent des migrations de moindre amplitude. Ainsi, les populations lacustres d'*Hydrocynus forskalii* migrent dans le delta du Chari et les biefs inférieurs pour se reproduire au moment de la décrue de novembre à mars, ainsi qu'au début de la crue en juillet-août. Les *Bagrus bajad* se reproduisent également dans le delta en mai-juin. Enfin, des espèces plus ou moins sédentaires migrent du lit principal vers les zones inondées,

à la fois pour y trouver de meilleures conditions d'alimentation, des abris et des sites propices à la reproduction. Il s'agit par exemple de *Brienomyrus niger*, *Petrocephalus bovei*, *Gymnarchus niloticus*, *Heterotis niloticus*, *Ichthyoborus besse*, *Clarias gariepinus* ou *Siluranodon auritus*.

La migration de retour des jeunes vers le lac Tchad est une phase importante du schéma général des migrations. Une étude détaillée des dévalaisons de juvéniles au moment de la décrue a été réalisée dans l'El Beid, qui relie le Yaéré du Nord-Cameroun à la zone sud du lac Tchad (DURAND, 1971 ; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1982, 1983). Un premier groupe de juvéniles comprenant *Hyperopisus bebe*, *Marcusenius cyprinoides*, *Alestes dentex* et *Labeo senegalensis* passe en abondance de mi-novembre à mi-décembre. Il comprend d'autres espèces comme *Alestes baremoze*, *Polypterus bichir*, *Hydrocynus brevis* et *Lates niloticus* qui apparaissent début novembre, et *Heterotis niloticus*, *Distichodus rostratus*, *Oreochromis aureus* qui apparaissent jusqu'en janvier. *Mormyrus rume*, *Pollimyrus isidori* et *Distichodus brevipinnis* sont également présents durant les deux premiers mois de l'écoulement.

Un deuxième groupe d'espèces est très abondant fin janvier : *Sarotherodon galilaeus*, *Brienomyrus niger*, *Clarias* spp., *Barbus* spp., ainsi qu'*Oreochromis niloticus* et *Labeo coubie*. Enfin, un troisième groupe est observé au tout début de la crue de l'El Beid, disparaît ensuite, et réapparaît en abondance en février : *Ichthyoborus besse*, *Siluranodon auritus*, *Schilbe uranoscopus*, *Synodontis schall* et *Synodontis nigrita*. Le deuxième et le troisième groupes migrent vers le lac Tchad avec le drainage des eaux de la plaine d'inondation. Quelques espèces comme *Mormyrus rume*, *Pollimyrus isidori* et *Distichodus brevipinnis*, sont observées tout au long du cycle hydrologique.

tiques, biologiques et comportementales qui vont déterminer ses besoins en termes d'habitat.

La variabilité du génome permet néanmoins aux espèces de développer des tactiques, qui sont des réponses adaptatives aux modifications du milieu dans lequel vit le poisson. Cette plasticité peut être vitale pour la survie de l'espèce

qui, selon les conditions ambiantes qui lui sont offertes et auxquelles elle ne peut échapper, peut développer des comportements alternatifs.

Enfin, les recherches commencent à mettre en évidence l'éventualité d'un apprentissage, ce qui aurait pour conséquence d'élargir encore la possibilité pour une espèce d'occuper de nouveaux milieux.

Les conséquences en termes d'habitat sont importantes. Si l'héritage phylogénétique contraint le poisson à fréquenter un type de milieu, la variabilité génétique permettra à certains individus d'étendre la gamme des limites que l'espèce peut supporter. La sélection naturelle peut conduire à favoriser ces génotypes et donc à modifier le comportement de l'espèce vis-à-vis de l'habitat.

La niche ontogénique et ses implications

L'espèce ne peut accomplir son cycle biologique que si l'individu trouve les conditions nécessaires à sa survie et à sa croissance, à chacune des étapes de son développement. La niche ontogénique est ainsi l'ensemble des habitats et des ressources qui sont nécessaires au bon déroulement du cycle biologique. Pour les espèces à développement indirect en particulier, il doit donc y avoir une excellente synchronisation dans le temps entre l'ontogenèse et les changements du milieu. Autrement dit, il faut être au bon endroit au bon moment.

Dans les grands fleuves tropicaux, c'est le cas par exemple pour les poissons des zones d'inondation, dont différentes étapes de la reproduction et du développement sont étroitement liées au cycle des événements hydrologiques et aux divers types d'habitat qui leur sont associés (fig. 123).

Une des applications pratiques de la notion de niche ontogénique pour la gestion des espèces et des espaces aquatiques est qu'il faut prendre en considération tous les milieux dont l'espèce peut avoir besoin au cours de son développement. Il ne suffit pas de pré-

server les biotopes indispensables aux adultes pour assurer la pérennité d'une espèce, il faut également s'assurer qu'elle pourra trouver les conditions favorables à la reproduction et à la croissance des larves.

Typologie des habitats

Pour des raisons pratiques et opérationnelles, la nécessité de reconnaître une typologie des habitats a amené certains auteurs à proposer un cadre conceptuel utilisant des caractéristiques physiques et géomorphologiques (FRISSELL *et al.*, 1986). Cette approche hiérarchique peut servir de référence pour l'étude des communautés de poissons à différentes échelles spatiales et temporelles (BAYLEY et LI, 1992). À grande échelle, ce sont généralement les facteurs liés au climat qui dominent, alors qu'à l'échelle locale les facteurs biotiques comme

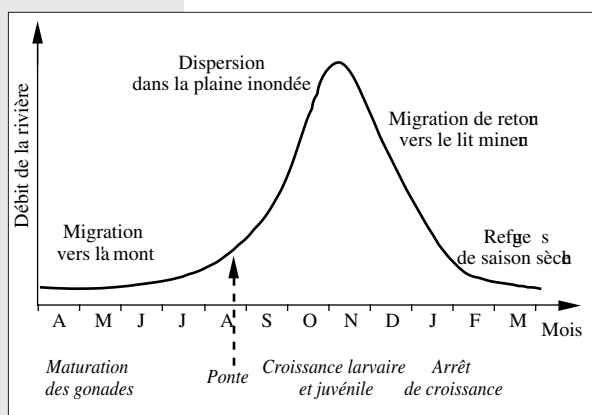


FIGURE 123

Le cycle saisonnier des événements dans une plaine inondée et leurs conséquences vis-à-vis de la biologie et de l'écologie des poissons (d'après LOWE-McCONNELL, 1985).

la prédation ou la compétition peuvent avoir une influence majeure. Mais cette classification a le désavantage de ne pas mettre suffisamment l'accent sur les exigences des poissons en termes d'habitat.

Il peut en effet être utile dans ce continuum espace-temps d'identifier quelques entités ayant une signification biologique. BAYLEY et LI (1992) ont ouvert cette voie en distinguant quatre grands types d'organisation spatio-temporelle. Selon ces auteurs, le microhabitat correspond à la zone d'activité journalière : alimentation, sélection de meilleures conditions abiotiques, comportement social (grégarisme, territorialité). À l'échelle du mois, le domaine d'activité s'étend à la rivière (*home range* ou domaine vital), alors qu'à l'échelle saisonnière il peut concerner le bassin hydrographique si l'espèce effectue des migrations de grande envergure. Enfin, l'échelle régionale est celle de l'évolution (spéciation) et de la mise en place de faunes sous l'influence d'événements climatiques et géologiques (extinction, colonisation).

Cette typologie proposée par BAYLEY et LI (1992) présente l'intérêt de mettre l'accent sur la relation entre l'utilisation de l'espace et le comportement biologique. Cet effort en vue d'une meilleure définition des habitats, basée sur le comportement et les besoins du poisson, nécessite cependant d'être poursuivi car il existe un certain flou dans la définition des catégories retenues. C'est pourquoi LÉVÊQUE (1995 a) reconnaît quatre grands ensembles (fig. 124 et 125).

La zone de stabulation ou zone de repos est l'échelle la plus petite à laquelle un poisson répond à un ensemble plus ou moins complexe de stimuli biotiques et abiotiques. Il s'agit avant tout de rechercher un abri par rapport aux conditions de l'environnement et (ou) par rapport aux prédateurs. En fréquentant cette zone de repos, le poisson réduit ses dépenses énergétiques.

Autre ensemble, le domaine d'activité (*home range*) à l'intérieur duquel les rythmes biologiques et comportementaux sont conditionnés par les cycles nyctéméraux ou lunaires. Le territoire, pour les poissons territoriaux, peut être l'échelle spatiale de référence de cette catégorie. Pour les autres, il s'agit de l'ensemble des zones refuges ou de repos ainsi que des zones où l'espèce va se nourrir, ce qui suppose des migrations de faible amplitude.

Sauf accidents qui les amènent à se déplacer, de nombreuses espèces de poissons territoriaux accomplissent leur cycle biologique dans le contexte spatio-temporel de la zone d'activité. Néanmoins, cette zone d'activité varie lorsque l'environnement aquatique se modifie.

L'échelle de la niche ontogénique correspond à l'ensemble des milieux dont une espèce a besoin pour accomplir son cycle biologique. Les limites spatiales sont les limites géographiques des différents habitats occupés selon les stades de développement, y compris les zones de ponte vers lesquelles

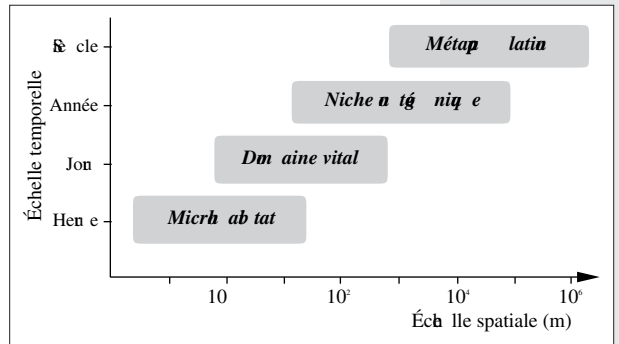


FIGURE 124

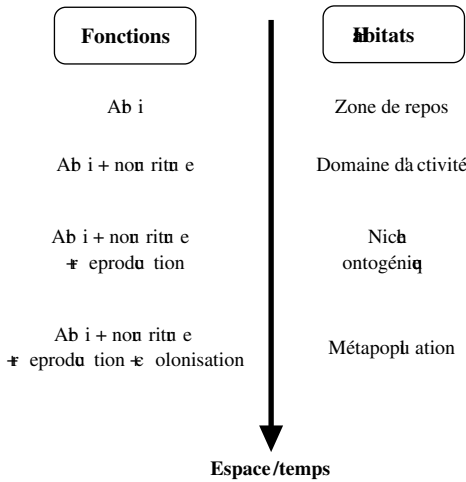
Typologie des habitats pour les poissons (d'après BAYLEY et LI, 1992 et LÉVÊQUE, 1995 a).

l'espèce effectue des migrations parfois importantes lors de la reproduction. Alors que les échelles précédentes concernaient essentiellement l'individu, la niche ontogénique concerne la population dans son ensemble.

Enfin, l'échelle régionale, celle de la métapopulation, correspond aux différents bassins hydrographiques dans lesquels l'espèce est présente. Ces bassins sont géographiquement isolés, sauf lors de périodes exceptionnelles à l'échelle géologique.

Les quatre ensembles identifiés ci-dessus correspondent à une complexification croissante dans l'utilisation de l'espace pour les fonctions biologiques (fig. 125).

FIGURE 125
Les quatre ensembles spatio-temporels permettant de définir l'habitat en relation avec les fonctions biologiques (d'après LÉVÊQUE, 1995 a).



Le rôle fonctionnel des poissons



Les relations fonctionnelles entre les espèces au sein d'un écosystème sont encore mal connues mais constituent l'une des préoccupations principales de l'écologie moderne. On s'interroge, en particulier, sur le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement des systèmes écologiques : toutes les espèces présentes dans un écosystème sont-elles réellement nécessaires pour assurer son bon fonctionnement ? Y a-t-il ou non redondance dans les fonctions assurées par certaines espèces et y a-t-il des espèces qui remplissent des fonctions plus importantes que d'autres (espèces clés de voûte) ? On s'interroge également sur le rôle de la diversité biologique dans la stabilité des écosystèmes et leur capacité à répondre ou à résister aux perturbations, ainsi que sur les relations entre la richesse spécifique et la productivité biologique.

Les réponses à ces questions sont importantes pour la gestion des milieux aquatiques et la préservation de la biodiversité. Mais elles sont d'une grande complexité et nous sommes encore loin de pouvoir proposer des hypothèses satisfaisantes. Cependant, il est possible de considérer un certain nombre de données déjà acquises et d'essayer de voir dans quelle mesure elles apportent des éléments de réponse aux questions posées (LÉVÊQUE, 1995 b, 1997 a).

Impact de la prédation par les poissons sur les communautés aquatiques

Les limnologues ont longtemps considéré que l'organisation des systèmes écologiques était essentiellement contrôlée par la nature et la dynamique du milieu physico-chimique dans lequel vivent les organismes. Dans la conception classique du contrôle par le bas (*bottom-up*), on s'intéresse par exemple à la manière dont la disponibilité en ressources trophiques ou les facteurs de l'environnement influent sur la biologie et l'écologie des poissons et quelles en sont les conséquences sur l'organisation de leurs peuplements. Cette approche déterministe des peuplements sur la base des caractéristiques abiotiques est toujours à l'ordre du jour, mais doit cependant être nuancée. En effet, divers travaux ont mis en évidence que les poissons pouvaient eux aussi avoir une influence déterminante sur le fonctionnement écologique des systèmes aquatiques. L'hypothèse du contrôle par le haut (*top-down control*) (NORTHCOTE,

1988) postule que les effets de la prédation par les poissons se transmettent en cascade le long de la chaîne trophique et peuvent contrôler l'état de l'ensemble de l'écosystème. Un certain nombre de travaux réalisés sur les poissons africains permettent d'illustrer cette hypothèse (LÉVÊQUE, 1995 b).

La sélection des proies

Les poissons zooplanctophages sélectionnent visuellement les proies ou effectuent une filtration passive du zooplancton sur leurs appareils branchiaux (LAZZARO, 1987). Dans l'un et l'autre cas, le résultat est une réduction de la taille moyenne des organismes composant le zooplancton, c'est-à-dire la disparition des espèces de grande taille, au profit d'espèces de format plus petit, ce qui modifie la composition spécifique des peuplements planctoniques.

Ainsi, suite à l'introduction du Clupeidae planctophage *Limnothrissa miodon* dans le lac Kariba en 1967-1968, on a observé une forte diminution de l'abondance des grands crustacés planctoniques comme *Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma* et *Diaptomus* (BEGG, 1974). De même, on a constaté la disparition des Cladocères et des Copépodes de grande taille dans le lac Kivu après l'introduction des *Limnothrissa* (DUMONT, 1986).

Des espèces vivant en sympatrie peuvent avoir des impacts spécifiques sur les communautés planctoniques. Dans le lac Tchad, par exemple, *Alestes baremoze* filtre le zooplancton sur son appareil branchial, qui retient les particules à partir de 400 μm . Toutes les particules au-dessus de 880 μm sont collectées, c'est-à-dire que les grands crustacés planctoniques sont consommés alors que les rotifères et les nauplii ne le sont pas (LAUZANNE, 1970). À l'opposé, un autre poisson micro-zooplanctophage, comme *Brachysynodontis batensoda*, capture des proies à partir de 80 μm de longueur (GRAS *et al.*, 1981) (fig. 126). Les naupliies et les rotifères sont progressivement retenus en fonc-

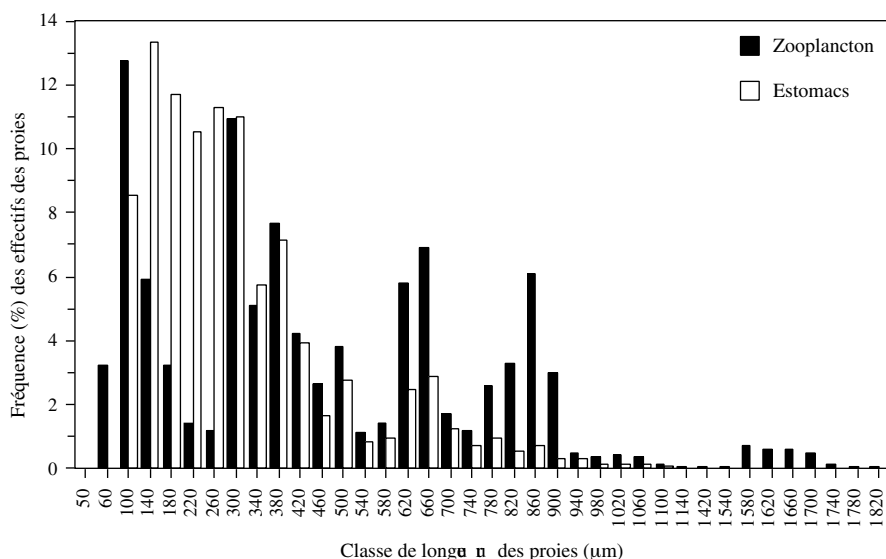


FIGURE 126

Effectifs (fréquences relatives) par classe de longueur des proies (rotifères, naupliies, *Macrothrix*, *Moina*, *Diaphanosoma*, diaptomides et cyclopides) dans le zooplancton et dans le contenu stomacal des *Brachysynodontis batensoda* du lac Tchad (d'après GRAS *et al.*, 1981).

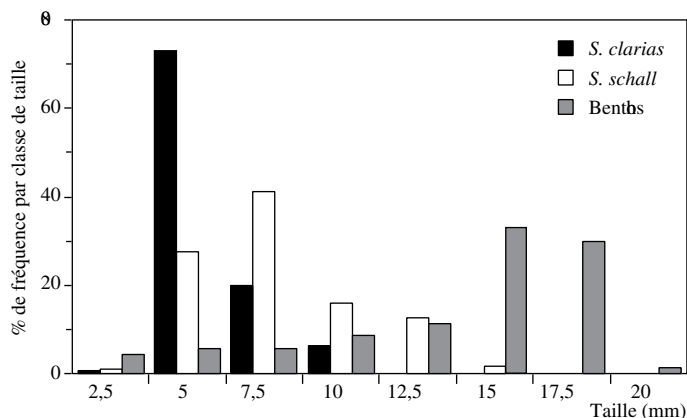
tion de leur taille par le filtre branchial et toutes les particules au-delà de 260 μm sont prélevées. Les deux espèces ont ainsi un impact différent sur le zooplancton.

Si la prédation par les poissons provoque la diminution, voire la disparition, du zooplancton de grande taille, on peut penser inversement que, en l'absence de prédation, ces grandes formes pourront se développer. Ainsi, l'abondance des espèces zooplanctoniques de grande taille dans les eaux libres du lac Naivasha serait due au fait que les espèces de poissons zooplanctophages, toutes introduites, se cantonnent à la zone littorale et ne colonisent pas le milieu pélagique (MAVUTI, 1990).

Des observations similaires ont été faites sur la faune benthique. Lorsque la prédation par les poissons porte sélectivement sur certaines tailles de proies, elle peut avoir une forte influence sur la démographie d'une espèce. Par exemple, les poissons malacophages du lac Tchad, comme *Synodontis clarias*, *S. schall* ou *Hyperopisus bebe*, consomment essentiellement les jeunes individus des mollusques benthiques (*Cleopatra*, *Bellamya*, *Melania*) (fig. 127). Cette forte prédation sélective explique que, en dépit d'une reproduction presque continue toute l'année, les populations de mollusques benthiques présentent une distribution de taille tronquée, avec une faible proportion d'individus juvéniles et une grande proportion d'individus adultes (LAUZANNE, 1975 a ; LÉVÊQUE, 1972).

FIGURE 127

Comparaison entre la distribution de taille des populations naturelles du mollusque benthique *Cleopatra bulimoides* et celle des individus trouvés dans les estomacs des poissons malacophages *Synodontis schall* et *S. clarias* (d'après LAUZANNE, 1975 a).



Changements de régime alimentaire au cours du développement

La taille des poissons se modifie considérablement au cours du développement, ce qui a des conséquences importantes sur leur écologie et leur comportement alimentaire. Beaucoup de poissons se nourrissent de plancton lors de leur phase larvaire, puis consomment des proies de taille plus importante en grandissant.

Pour *Hydrocynus forskalii*, dans le Chari, les juvéniles jusqu'à 30 mm de longueur sont strictement zooplanctophages (LAUZANNE, 1975 a). Entre 30 et

45 mm, ils consomment à la fois du zooplancton et des insectes. Au-delà de 50 mm, ils sont strictement piscivores.

Dans le lac Victoria, les juvéniles de *Bagrus docmak*, jusqu'à 15-20 cm de longueur, consomment surtout des invertébrés (larves d'insectes, crevettes). À partir de 20 cm, ils montrent une préférence pour les poissons, et sont strictement piscivores au-dessus d'une taille de 50 cm (OKACH et DADZIE, 1988).

Les cascades trophiques

Le concept de cascade trophique part d'un principe connu des gestionnaires des pêches en milieu lacustre : dans un système à quatre niveaux trophiques — par exemple poisson piscivore, poisson zooplanctonivore, zooplancton herbivore, phytoplancton —, une augmentation de la biomasse des piscivores aura des répercussions à tous les niveaux inférieurs de la chaîne trophique (CARPENTER *et al.*, 1985). L'augmentation de la prédation par les piscivores entraînera en effet une diminution de la biomasse de poissons zooplanctonivores, qui à son tour permettra une augmentation de la biomasse de zooplancton, soumis à une moindre pression de prédation. En dernier lieu, cette biomasse plus importante de zooplancton herbivore aura pour conséquence directe une prédation accrue et par conséquent une diminution de la biomasse de phytoplancton.

La mise en évidence de cascades trophiques est difficile en milieu naturel, mais les introductions de nouvelles espèces de poissons dans des systèmes aquatiques constituent des expériences en vraie grandeur qui permettent de réaliser un certain nombre d'observations. Ainsi, un exemple spectaculaire est celui qui résulte de l'introduction du *Lates* dans le lac Victoria. La prédation exercée par ce piscivore a provoqué, dans les années 1980, dans certaines régions du lac, la quasi-disparition des Haplochromines (Cichlidae endémiques) du groupe détritivore/phytoplanctonivore, ainsi que du groupe des zooplanctonivores qui constituaient respectivement 40 et 16 % de la biomasse des poissons démersaux. Ils ont été remplacés par la crevette indigène détritivore *Caridina nilotica* et par le Cyprinidae zooplanctonivore *Rastrineobola argentea* (WITTE *et al.*, 1992 a et b). Ces deux dernières espèces sont, dorénavant, devenues la nourriture principale des *Lates* après la disparition des Haplochromines. L'introduction du *Lates* a donc entraîné une simplification des chaînes trophiques, sachant que ce prédateur mange également ses propres juvéniles qui, d'une certaine manière, remplissent la même fonction de zooplanctonivore que les Haplochromines d'antan (fig. 128). Une autre conséquence a été la diminution des Cichlidae insectivores et une augmentation importante des larves d'insectes aquatiques dont les adultes forment à certaines époques de véritables nuages au-dessus du lac¹. Cette population d'insectes sert à son tour de nourriture à l'hirondelle *Riparia riparia* qui hiverne en Afrique et dont la population s'est accrue massivement (SUTHERLAND, 1992). Simultanément, le régime alimentaire du martin-pêcheur *Ceryle rudis* a changé ; alors qu'il consommait des Haplochromines, il se nourrit maintenant essentiellement du Cyprinidae pélagique *Rastrineobola* (WANINK et GOUDSWAARD, 1994). Il semble qu'il y ait eu un changement similaire dans l'alimentation du grand cormoran *Phalacrocorax carbo*.

On peut comparer les chaînes trophiques ci-dessus à celle suggérée il y a plus de soixante ans par WORTHINGTON et WORTHINGTON (1933). Une différence

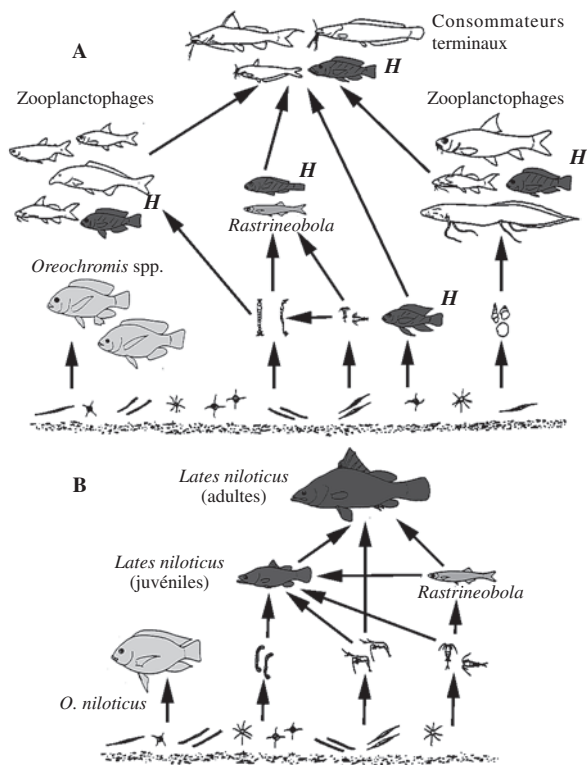
NOTE 1

À certaines époques, les densités d'insectes sont telles que les populations locales les recueillent et les utilisent à des fins alimentaires.

FIGURE 128

Représentation simplifiée des chaînes trophiques dans les populations de poissons démersaux du lac Victoria avant (A) et après (B) l'introduction des *Lates* (d'après WITTE *et al.*, 1992 b). Seuls les organismes qui constituent une part importante de l'alimentation des principales espèces de poissons on été mentionnés.

En 1970, les *Haplochromis* (H) étaient dominants en nombre et en biomasse dans tous les groupes trophiques à l'exception des piscivores (d'après LIGTVOET et WITTE, 1991 et WITTE *et al.*, 1992 a).



essentielle réside dans la disparition des crocodiles, très abondants alors dans le lac Victoria, qui a certainement entraîné, elle aussi, de profonds changements dans le fonctionnement de l'écosystème, lesquels n'ont pu malheureusement être observés. Une question qui mérite d'être posée est de savoir si l'introduction du *Lates* aurait eu les mêmes conséquences si les crocodiles n'avaient pas disparu.

Certains auteurs ont avancé l'idée que la disparition des Haplochromines dans le lac Victoria pourrait en partie expliquer l'accroissement de la production phytoplanctonique, en accord avec la théorie des cascades trophiques. Mais cette hypothèse n'a pas été réellement démontrée, étant donné l'existence simultanée d'un processus d'eutrophisation du lac, d'origine urbaine et agricole.

Un autre exemple de cascade trophique concerne les conséquences de l'introduction dans le lac Nakuru (Kenya) d'*Oreochromis alcalicus grahami*, une espèce endémique du lac Magadi (Kenya), pour combattre les larves de moustiques. Dans ce lac salé dépourvu de poissons, le Cichlidae introduit à la fin des années 1950 s'est développé rapidement en se nourrissant des abondantes populations de la cyanobactérie *Spirulina platensis* (VARESCHI, 1978). L'effet le plus marquant fut le développement d'une très importante population d'oiseaux ichtyophages, dont le pélican blanc qui représentait à la fin des années 1970 environ 85 % des oiseaux ichtyophages (VARESCHI, 1979).

Les oiseaux ichtyophages ont commencé à envahir le lac Nakuru en 1963, quelques années seulement après l'introduction, et on a pu estimer que les pélicans consommaient 16 à 20 tonnes de poisson frais chaque jour (VARESCHI, 1979 ; VARESCHI et JACOBS, 1984). L'avifaune, qui était essentiellement composée de flamants roses avant l'introduction du Cichlidae, s'est donc fortement diversifiée par la suite pour atteindre plus de 50 espèces d'oiseaux d'eau.

Le concept de cascade trophique a été à l'origine de l'idée de manipulation biologique des milieux aquatiques. En effet, s'il est possible de modifier les chaînes trophiques en contrôlant la biomasse des consommateurs, on peut envisager de modifier la dynamique algale par des programmes de « *stocking* » ou de pêche sélective. Si l'idée est intéressante pour lutter, par exemple, contre le processus d'eutrophisation des milieux aquatiques, dans la pratique, cependant, les interactions entre niveaux trophiques sont beaucoup plus complexes.

Rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes

Si le nombre d'espèces permet de caractériser un peuplement, le rôle de chacune d'entre elles, à l'intérieur du peuplement, est le plus souvent différent. Selon la composition spécifique, le mode de fonctionnement d'un écosystème peut donc varier. Les écologistes se sont intéressés aux fonctions des espèces dans les écosystèmes, notamment en cherchant à identifier celles qui jouent un rôle dominant dans les chaînes trophiques. Mais on s'est également rendu compte que les poissons peuvent jouer un rôle indirect par le recyclage des éléments nutritifs.

Les espèces clés de voûte

Le concept d'espèces clés de voûte (*keystone species*) s'applique aux formes dont la présence est cruciale pour maintenir l'organisation et la diversité des communautés écologiques. Leur disparition peut modifier profondément les processus écologiques et la composition spécifique des communautés. On distingue quelques grands ensembles.

Les prédateurs clés sont des espèces dont la présence limite fortement celle d'autres groupes. Ainsi, certains poissons mangeurs de plancton limitent l'abondance, voire la présence, de zooplancton de grande taille dans les lacs (voir plus haut). Les poissons prédateurs piscivores, qui contribuent à la structuration des systèmes écologiques par le biais des cascades trophiques, sont donc souvent considérés, à ce titre, comme des espèces clés. La diminution de la biomasse des prédateurs piscivores sous l'effet de la pêche est probablement un phénomène assez fréquent si l'on se souvient (voir p. 253) que ces espèces sont les plus vulnérables au filet maillant, mais également parmi les plus recherchées pour la consommation. L'activité de pêche a donc probablement des conséquences indirectes sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, mais on manque en général d'informations précises pour les eaux continentales africaines. Ce que l'on sait des conséquences de l'introduction

du *Lates* dans le lac Victoria sur les chaînes trophiques laisse penser *a contrario* que la disparition ou la réduction des effectifs de cette espèce peut avoir elle aussi des conséquences sur l'écologie des milieux aquatiques. HANNA et SCHIEMER (1993 a et b) considèrent également que les espèces *Alestes baremoze* et *Brycinus nurse*, qui occupent la niche des poissons zooplanctophages dans le réservoir du Gebel Aulia (Soudan), sont des espèces clés de voûte qui, en raison de leur abondance, exercent une forte influence sur le zooplancton et donc sur la production phytoplanctonique du lac.

Les proies clés qui constituent des ressources critiques pour la survie d'autres populations sont également considérées comme des espèces clés de voûte. On peut illustrer cela par l'exemple du lac Nakuru, où le maintien d'importantes populations d'oiseaux piscivores dépend actuellement de l'existence d'*Oreochromis alcalicus grahami*. La disparition de ce poisson (épidémie, changement des conditions du milieu) aurait tout simplement pour conséquence la disparition des oiseaux piscivores.

Les espèces rares

Dans les systèmes peu perturbés, les écologistes s'intéressent également au rôle des espèces rares. Le terme rare, tel qu'il est utilisé ici, est un qualificatif qui concerne l'abondance et la distribution d'une espèce. Il a plusieurs interprétations possibles : une espèce peut avoir une distribution limitée mais des populations abondantes, une distribution limitée et des individus peu abondants ou une distribution large mais de très faibles effectifs. Les causes de la rareté sont diverses, incluant la nécessité de trouver des habitats très spécialisés, une faible capacité de dispersion, la position trophique, etc. (GASTON et LAWTON, 1990). L'espèce peut avoir également un comportement particulier qui la rend peu vulnérable aux engins d'échantillonnage, mais on peut aussi la considérer comme une relictte du passé, une espèce en voie d'extinction.

Quel est le rôle de ces espèces rares dans le fonctionnement des systèmes écologiques, sachant que les formes communes assurent de manière générale l'essentiel des fonctions ? Il est certain que des espèces ont pu se différencier en fonction de conditions locales très particulières. Leur forte endémicité est alors souvent associée à l'occupation d'une niche écologique spécifique. C'est le cas pour de nombreuses espèces lacustres, notamment celles qui participent à ce que l'on appelle des foudres d'espèces (*species flocks*). Dans ce cas de figure, il s'est produit une co-évolution entre espèce biologique et fonction écologique.

Mais qu'en est-il pour les groupes à large distribution et aux effectifs peu abondants ? Pour certains écologistes, ces espèces rares, même si elles ne remplissent pas de fonctions écologiques majeures à l'heure actuelle, représenteraient une forme d'assurance ou de garantie de la stabilité des écosystèmes, dans la mesure où elles seraient susceptibles de remplacer celles actuellement abondantes, en cas de changement important des conditions écologiques. Or on sait que les écosystèmes aquatiques sont susceptibles de varier assez rapidement en fonction des changements climatiques (voir p. 31). Pour illustrer cette hypothèse, on peut considérer l'évolution de la composition des peuplements de poissons du lac Tchad au cours d'une période d'assèchement (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). Des espèces qui étaient rares durant la période de hautes

eaux (*Polypterus senegalus*, *Brienomyrus niger*, *Schilbe mystus*, *Siluranodon auritus*, etc.) sont devenues dominantes lors de la sécheresse, lorsque les conditions lacustres ont évolué vers un milieu plus marécageux (voir « Les peuplements des lacs peu profonds »). On a donc assisté à la disparition d'espèces lacustres au profit d'espèces à affinités palustres, et cela n'a été possible que parce que ces dernières espèces étaient présentes auparavant, bien qu'en faible quantité. D'une manière plus générale, la faune nilo-soudanienne, qui habite des systèmes aquatiques à forte variabilité spatiale et temporelle, comprendrait de nombreuses espèces susceptibles de se substituer à celles qui sont actuellement les plus abondantes lorsque les conditions d'habitat viennent à changer.

Recyclage des éléments nutritifs

Pendant longtemps, les limnologues ont travaillé sur le cycle des éléments nutritifs en ne prenant en compte que la phase dissoute et celle stockée dans les sédiments. On s'est rendu compte par la suite que les organismes vivants, et notamment les poissons, étaient susceptibles de jouer un rôle important dans le stockage, le transport et le recyclage des éléments nutritifs (VANNI, 1996). La plupart des travaux concernent des milieux tempérés. Ce rôle des poissons n'a guère été étudié dans les systèmes aquatiques africains. Néanmoins, il existe sur ce continent comme ailleurs des espèces de poissons qui sont susceptibles de perturber le sédiment en cherchant leur nourriture, permettant ainsi la remise en solution d'éléments nutritifs (bioturbation). D'autre part, les poissons peuvent transporter des éléments nutritifs d'un endroit à un autre en venant, par exemple, se nourrir en milieu littoral et en excréant du phosphore en milieu pélagique, ce qui contribue à entretenir la production primaire. Enfin, les poissons détritivores contribuent au recyclage des éléments nutritifs stockés dans des débris organiques.

Le rôle des poissons dans les cycles biogéochimiques en général est un domaine de recherche encore mal exploré en Afrique. Mais les résultats obtenus en milieu tempéré montrent qu'il peut être très important et qu'il ne peut plus être ignoré par les limnologues.

Biodiversité et réponse des écosystèmes aux perturbations

Une question fondamentale posée aux écologistes est de savoir si toutes les espèces présentes dans un milieu sont réellement nécessaires au bon fonctionnement de ce milieu. On a vu plus haut que le concept d'espèces clés de voûte reconnaît implicitement que certaines espèces joueraient un rôle plus important que d'autres. D'autres hypothèses ont été émises pour essayer de justifier la nécessité de maintenir dans les écosystèmes une diversité spécifique aussi grande que possible.

Cependant, le débat est toujours ouvert parmi les écologistes pour savoir si les systèmes les plus complexes, du point de vue de la composition spécifique et des réseaux d'interactions, sont également les systèmes les plus stables vis-à-vis des réponses aux perturbations d'origine externe. En réalité, l'amplitude de la perturbation est un élément important pour les milieux aquatiques, car les situations extrêmes, telles que l'assèchement, conduisent à l'élimination des espèces. Dans ces conditions, la notion de zones refuges, dans lesquelles

subsistent des populations qui peuvent recoloniser le milieu lorsque les conditions redeviennent favorables, est particulièrement importante. C'est ce qui a été observé dans le lac Chilwa et dans le lac Tchad où les populations de poissons peuvent se réfugier dans les tributaires lorsque le lac s'assèche.

L'expérience de l'introduction des *Lates* dans le lac Victoria (voir p. 191) tend à montrer que la diversité spécifique et la grande variété des spécialisations trophiques qui existaient dans ce lac n'ont pas joué en faveur d'une résilience du système écologique qui, dans son ensemble, a été fortement modifié et simplifié.

La réponse d'un système aux perturbations suppose donc, dans le cas des poissons, la mise en œuvre simultanée de plusieurs stratégies : la présence de zones refuges, le développement de stratégies biologiques permettant de répondre à divers types de stress (sécheresse, crues, etc.).

Richesse spécifique et production de la pêche

Les théories écologiques concernant les relations entre la productivité biologique et la biodiversité sont rares et les points de vue sont loin d'être concordants. On peut penser que la production de lacs ayant des chaînes trophiques courtes est plus importante que celle des systèmes ayant de longues chaînes trophiques, dans lesquelles il existe une déperdition importante d'énergie pour chaque changement de niveau trophique. Autrement dit, en supposant un apport énergétique équivalent, un lac composé essentiellement d'espèces phytophages devrait être plus productif qu'un lac comprenant de nombreuses espèces ichtyophages. Cette hypothèse est en faveur d'une relation inverse richesse spécifique-productivité ichtyologique, comme on la vérifie empiriquement dans les milieux d'élevage.

Les données dont on peut disposer pour tenter de vérifier l'hypothèse ci-dessus sont rares. Il a toutefois été possible de comparer des données quantitatives concernant la production estimée par la production de la pêche ou les prélèvements par les oiseaux, dans quatre lacs peu profonds d'Afrique intertropicale ayant des communautés de poissons très différentes (tabl. XXXVIII). Ces données sont bien entendu à considérer avec beaucoup de précautions compte tenu de nombreuses sources d'incertitude dans l'évaluation des captures. Cependant, on constate que la production du lac Nakuru, lac salé avec une seule espèce de Cichlidae introduite, est nettement supérieure à celle des autres lacs. Cette espèce, dont la production a été estimée par la consommation des oiseaux piscivores (VARESCI et JACOBS, 1984), se nourrit de la cyanobactérie *Spirulina platensis* dont la production est très élevée dans ce type de milieu. La courte chaîne trophique pourrait expliquer partiellement la productivité élevée. Dans les trois autres lacs (lacs Tchad, George et Chilwa), en revanche, la production estimée par les captures de la pêche semble équivalente malgré des peuplements ichtyologiques très différents et l'existence de chaînes trophiques courtes (lac George) ou complexes (lac Tchad).

Il est donc difficile de tirer des conclusions de ces observations qui ne semblent pas confirmer les hypothèses émises plus haut, sans toutefois en suggérer d'autres. Il est possible que la grande diversité en poissons observée dans le lac Tchad permette d'exploiter une gamme plus importante de ressources,

à l'inverse de ce qui se passe dans le lac George où les phytoplanctophages sont largement dominants alors que la grande biomasse de zooplancton reste peu exploitée. Dans ces conditions, la production de la pêche équivalente, telle qu'elle a été mesurée, correspondrait en réalité à une exploitation différente des ressources trophiques, dont une partie seulement serait mobilisée par les poissons dans le lac George. Il faudrait cependant des données plus précises pour pousser plus loin ces tentatives d'interprétation.

Lacs	Nakuru	Chilwa	George	Tchad
Nombre d'espèces	1	3	30	100
Régime alimentaire	Oreochromis Phytoplanctophage	Clarias-Barbus-Oreochromis Détritivores Zooplanctophages	Y compris 21 Cichlidae 64 % phytoplanctophages 20 % piscivores	Nombreuses familles Nombreux types de régime alimentaire
Production (kg/ha/an)	6252 436	8- 160	100-200	100-150

Les prédateurs des poissons

On a parfois tendance à considérer que l'homme est le seul grand prédateur des poissons. En réalité, dans nombre de plans d'eau, d'autres vertébrés consomment des poissons en abondance. C'est le cas pour diverses espèces d'oiseaux aquatiques dont le régime alimentaire est piscivore et dont la présence dans un milieu aquatique dépend de la disponibilité en nourriture. Leur impact, longtemps sous-estimé, est parfois considérable sur les peuplements ichtyologiques et peut concurrencer la pêche, du moins en apparence. En réalité, les oiseaux ichtyophages consomment de nombreux poissons malades incapables d'échapper à la prédation, et certains scientifiques estiment qu'ils contribuent ainsi à limiter la diffusion de certaines épizooties.

Ainsi, chez le pélican blanc (*Pelecanus onocrotalus*), on a mis en évidence des consommations journalières de 1,2 kg par jour (DIN et ELTRINGHAM, 1974). D'autres estimations vont de 0,77 à 1,33 kg par jour pour les adultes nicheurs et les immatures (BROWN et URBAN, 1969). Ces valeurs correspondent approximativement à une consommation de poissons équivalant à 10 % du poids du corps. Dans les zones à fortes concentrations en pélicans, comme le lac Nakuru (VARESCHI et JACOBS, 1984), la consommation annuelle peut atteindre des valeurs importantes comprises entre 650 et 2 400 kg (poids frais) par hectare et par an.

HUSTLER (1991) a étudié la consommation du cormoran *Phalacrocorax africanus* et des anhingas, *Anhinga melanogaster*, qui sont les oiseaux piscivores les plus importants sur le lac Kariba. Chaque jour, ils consomment respectivement 20 % et 11 % de leur poids, soit l'équivalent de 12 à 16 % de la pêche artisanale. Leur nourriture est composée en majorité d'espèces de petite taille. La population de crocodiles *Crocodylus niloticus* consomme quant à elle 225 tonnes de poisson par an, soit 10 % du rendement de la pêche artisanale côtière (GAMES, 1990).

TABLEAU XXXVIII

Richesse spécifique, régimes alimentaires et production ichtyologique estimée par la pêche (lacs Tchad, Chilwa et George) ou par la consommation des oiseaux piscivores (lac Nakuru) (d'après LÉVÉQUE, 1995 b).

Peuplements des cours d'eau et des biotopes associés



En dehors des nombreux lacs d'Afrique de l'Est, l'essentiel des milieux aquatiques africains est constitué par les fleuves et rivières, dont on a pu estimer la longueur totale à 13 millions de kilomètres (WELCOMME et MÉRONA, 1988). Néanmoins, les peuplements de ces milieux lotiques, pourtant riches en espèces, sont moins bien connus que ceux des lacs et des réservoirs. Les difficultés d'échantillonnage en milieu fluvial (voir p. 253), notamment en période de crue, sont une des raisons majeures de cette relative pauvreté des connaissances sur les peuplements fluviaux.

Dynamique des systèmes fluviaux et conséquences pour les peuplements de poissons

Le débit des eaux est variable selon les saisons climatiques et les paysages fluviaux changent d'aspect en fonction des fluctuations du niveau de l'eau (voir p. 31). Les alternances périodiques crues-étiages créent une grande diversité d'habitats, de plus ou moins longue durée, se succédant dans le temps. Pour les rivières tropicales, plutôt que les changements saisonniers de température ou la durée du jour, ce sont ces changements du niveau des eaux associés à l'inondation saisonnière des plaines avoisinantes qui sont les facteurs déterminants du fonctionnement des hydrosystèmes (WELCOMME, 1979 ; LOWE-McCONNELL, 1985, 1988).

Dans les petits cours d'eau, les crues sont souvent de courte durée et imprévisibles car elles dépendent des caractéristiques des précipitations locales sur le bassin versant. C'est également le cas pour de nombreuses rivières en bordure du Sahara. En saison sèche, ces rivières s'assèchent ou sont réduites à une succession de mares résiduelles. Elles ne sont habitées que par des espèces de poissons capables de s'adapter à ces conditions extrêmes, soit en raison de l'existence d'une diapause, soit par leurs capacités à survivre dans des milieux parfois relativement désoxygénés.

Au contraire, dans les grands systèmes fluviaux, auxquels sont souvent associées des plaines d'inondation, les crues sont plus régulières et d'assez longue durée. Ici, les variations de débit du fleuve règlent l'intensité et la durée des échanges entre les différents éléments géographiques du système interactif rivière-plaine alluviale. Quand le niveau monte, l'eau envahit une partie de la plaine alluviale, établissant ainsi des connexions et permettant des échanges

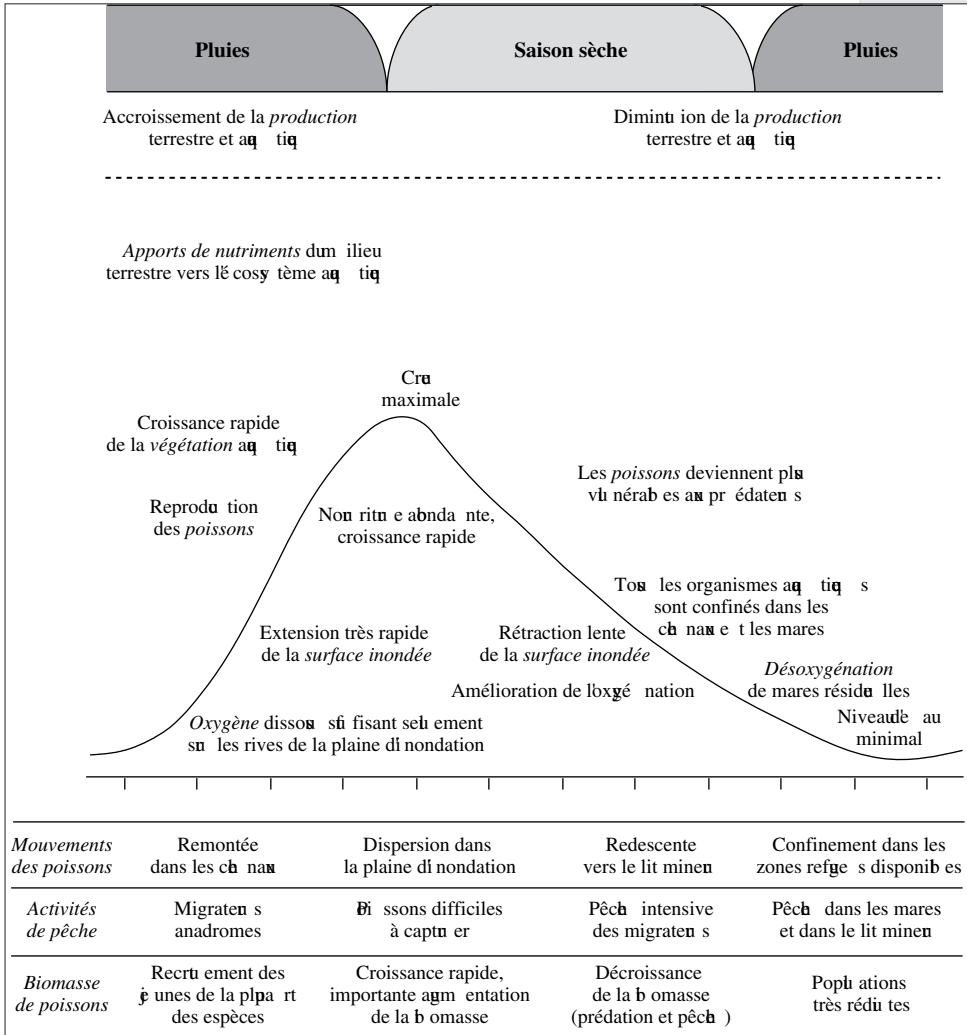


FIGURE 129

Le cycle des événements saisonniers dans une rivière avec plaine d'inondation (d'après Lowe-McConnell, 1985).

avec le lit mineur. Quand le niveau baisse, inversement, certains ensembles de la plaine alluviale s'isolent du lit du fleuve.

Le système fluvial fonctionne donc par pulsations (*flood pulse* ; JUNK *et al.*, 1989), dont le rythme est réglé par les oscillations du régime hydrologique et dont l'impact dépend de l'amplitude, la durée, la fréquence et (ou) la régularité des crues. Selon la période à laquelle se produisent les crues ou les étiages, ils exercent une influence plus ou moins grande sur les cycles biologiques des espèces et la productivité des hydrosystèmes. En particulier, l'époque à laquelle s'établissent les connexions entre le fleuve et ses annexes a des conséquences importantes sur le fonctionnement du système et la biologie des espèces. Dans les rivières relativement larges, une crue prévisible et de longue durée favorise le développement, chez les organismes vivants, d'adaptations et de stratégies opportunistes qui leur permettent d'exploiter efficacement la

zone de transition entre le milieu aquatique et le milieu terrestre, plutôt que de dépendre seulement des ressources des milieux aquatiques permanents. Certains organismes comme les poissons quittent en effet le cours principal lors de la crue pour utiliser les habitats et les ressources disponibles de la plaine inondée, et regagnent le cours principal lors de la décrue. Si la crue est exceptionnellement trop brève, certains organismes ne peuvent accomplir leur cycle biologique.

Le cycle saisonnier des événements dans une plaine inondée a été résumé par LOWE-McCONNELL (1985) (fig. 129). Lors de l'inondation des plaines, l'eau s'enrichit en sels nutritifs provenant de la décomposition de la matière organique et de la végétation, ainsi que des rejets d'animaux (bétail, animaux sauvages) qui broutent dans les plaines. Il en résulte un développement rapide de bactéries, d'algues, de zooplancton, et plus généralement d'une riche faune d'invertébrés aquatiques. En même temps, la végétation aquatique croît rapidement. Après le maximum de la crue, le niveau décroît et l'eau quitte les plaines inondées en empruntant une série de canaux pour rejoindre le cours principal du fleuve. Les animaux quittent également les plaines inondées, mais certains sont piégés dans des mares qui s'isolent et qui pour la plupart vont s'assécher avant la prochaine crue. Certaines de ces mares persistent cependant toute l'année et jouent un rôle de refuge pour la faune aquatique.

Zonation longitudinale des peuplements

Le gradient des conditions physiques observé le long des cours d'eau, de l'amont à l'aval, induit une réponse des communautés biologiques, avec un changement progressif en fonction des capacités d'adaptation des espèces vis-à-vis des contraintes du milieu et des ressources alimentaires disponibles. Cette zonation longitudinale s'accompagne d'une augmentation de la richesse spécifique.

Dans les milieux tempérés, il y a eu diverses tentatives pour établir les principes généraux de la distribution des poissons le long d'un gradient longitudinal, et plusieurs zonations écologiques des cours d'eau ont été proposées. L'une des plus connues en Europe est celle proposée par HUET (1949), parfois appelée « règle des pentes ». Elle part du principe que, dans un territoire biogéographique déterminé, des eaux courantes de même importance (largeur et profondeur) et présentant des pentes comparables ont des caractères biologiques analogues. En utilisant des paramètres simples comme la pente et la largeur des cours d'eau, on peut ainsi prédire quelles sont les populations de poissons dominantes.

En Afrique, les travaux sont encore peu nombreux et les premières tentatives de caractérisation sont basées sur la classification de ILLIES et BOTOSANEANU (1963) qui reconnaissent trois zones principales dans un cours d'eau : le créon (zone des sources), le rhitron (ou cours moyen) aux eaux turbulentes et oxygénées, et le potamon (ou cours inférieur) qui est la partie aval et correspond aux cours d'eau de plaine, lents et turbides. Cette classification sommaire a été appliquée aux peuplements de poissons de la rivière Luanga, une rivière d'altitude du bassin du Congo (MALAISSE, 1976).

Sous une forme plus élaborée, elle a été appliquée à d'autres fleuves ouest-africains comme le Bandama (Côte-d'Ivoire) qui héberge 90 espèces de poissons (fig. 130). Son cours est une succession de zones rapides (radiers) et de zones calmes (vasques) où l'on distingue quatre zones principales (MÉRONA, 1981) :

- une courte zone de source correspondant aux ruisseaux étroits, parfois temporaires, peuplée essentiellement de petites espèces (*Barbus*, Cyprinodontiformes, petits Alestidae) ;
- un cours supérieur caractérisé par la présence de *Brycinus longipinnis*, *Hepsetus odoe* et *Schilbe intermedius* ;
- un cours moyen très important au peuplement assez homogène, caractérisé par la présence d'*Alestes baremoze*, de *Brycinus nurse* et *B. macrolepidotus* dans les biotopes profonds et de *Labeo parvus* dans les radiers ;
- en aval, le cours inférieur, zone sous influence marine, où l'on rencontre des espèces estuariennes. On y retrouve *Brycinus longipinnis* et *Hepsetus odoe*.

La rivière Ogun au Nigeria (SYDENHAM, 1977) possède également un cours moyen très important présentant un peuplement homogène. Cette situation est probablement caractéristique des rivières à pente faible sur la majeure partie de leur cours.

Dans le Mono, PAUGY et BÉNECH (1989) ont montré que la diversité spécifique augmentait rapidement en s'éloignant de la source puis atteignait une asymptote. Si leurs résultats sont assez concordants, en ce qui concerne la zonation, avec ceux obtenus dans le Bandama, ces auteurs ont néanmoins constaté que *Brycinus longipinnis* et *Hepsetus odoe* sont fréquemment capturés tout le long du cours du Mono, alors que ces espèces peuplent essentiellement les cours supérieur et inférieur du Bandama. La taille nettement plus petite du bassin versant du Mono (22 000 km² contre 97 000 km² pour le Bandama) explique probablement l'absence d'un cours moyen similaire à celui du Bandama, sachant par ailleurs que le nombre d'espèces est plus faible (66 contre 90 pour le Bandama) et que des espèces comme *Hydrocynus forskalii*, caractéristique du cours moyen du Bandama, sont rares dans le bassin du Mono.

La relation entre la taille de la rivière et la richesse spécifique pourrait s'expliquer par l'existence d'une plus grande diversité d'habitats lorsqu'on progresse vers l'aval. Dans une étude de la zonation longitudinale des poissons dans la

FIGURE 130

Schéma de zonation longitudinale des poissons dans le bassin du Bandama (d'après MÉRONA, 1981).

Zonation	Habitat	Espèces caractéristiques
Zone de source ↓	Ruisseaux ou mares	Petits <i>Barbus</i> Petits Alestidae Cyprinodontiformes <i>Neolebias</i> sp.
Cours supérieur ↓	Petits cours d'eau	<i>Brycinus longipinnis</i> <i>Hepsetus odoe</i> <i>Schilbe intermedius</i> <i>Synodontis schall</i>
Cours moyen ↓	Alternance de vasques et de rapides	Vasques <i>Alestes baremoze</i> <i>Brycinus nurse</i> <i>Brycinus macrolepidotus</i> <i>Hydrocynus forskalii</i> <i>Schilbe mandibularis</i> Rapides <i>Labeo parvus</i> <i>Aethiomastacembelus nigromarginatus</i> <i>Nannocharax</i> sp. <i>Brycinus imberi</i> <i>Tilapia</i> spp. lat.
Cours inférieur ↓	Grandes vasques Influence marine	Espèces continentales <i>Brycinus longipinnis</i> <i>Hepsetus oboe</i> <i>Schilbe intermedius</i> <i>Synodontis schall</i> Espèces estuariennes <i>Elops lacerta</i> <i>Gobius guineensis</i>

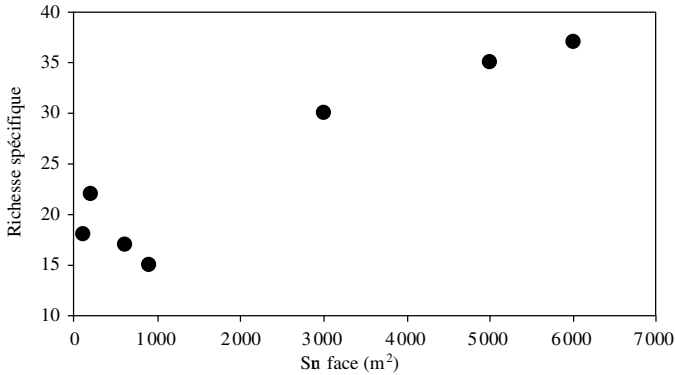
rivière Niandan (haut bassin du Niger en Guinée), HUGUENY (1990 a) a mis en évidence une relation assez forte entre la richesse spécifique et la profondeur maximale de la rivière, c'est-à-dire une variable liée à la taille de la rivière. Cette relation paraît liée au fait que les milieux peu profonds ne sont colonisables que par des espèces ou des individus de petite taille, et qu'il existe une limite inférieure en dessous de laquelle un poisson, compte tenu de sa taille, ne peut plus se déplacer de manière satisfaisante. Les peuplements ne se complexifient pas de manière aléatoire de l'amont vers l'aval, mais essentiellement par addition d'espèces, avec peu de disparitions, du moins dans la portion de la rivière Niandan qui a été étudiée. Dans les peuplements pauvres en espèces, on trouve de préférence des espèces de petite taille qui se nourrissent en surface, alors que, dans les peuplements plus riches, ce sont surtout des espèces de grande taille se nourrissant sur le fond.

Le schéma de zonation peut être modifié en fonction de la morphologie de la rivière. Ainsi, BALON et STEWART (1983) ont décrit un gradient inhabituel dans la rivière Luongo, un tributaire de la rivière Luapula qui se jette dans le lac Moéro. Le cours supérieur et le cours inférieur ont une forte pente avec des rapides et des chutes et sont séparés par un cours moyen de faible pente possédant une plaine d'inondation. Les peuplements des cours supérieur et inférieur renferment des espèces adaptées aux eaux courantes, mais la composition spécifique est différente.

Dans leur cours supérieur et parfois une partie de leur cours moyen, les rivières tropicales sont saisonnières. Elles coulent en saison des pluies et s'interrompent une partie de l'année durant laquelle le cours s'assèche ou se trouve réduit à un chapelet de mares résiduelles. La plupart des observations sur les peuplements de poissons sont réalisées en période d'étiage, lorsque les conditions d'échantillonnage sont favorables, alors qu'en période de crue, lorsque certaines espèces effectuent des migrations longitudinales qui leur permettent de recoloniser les cours supérieurs et éventuellement de s'y reproduire, il est plus difficile d'échantillonner.

Les changements dans la structure des peuplements du cours supérieur de la rivière Ogun, qui est de type saisonnier, ont été étudiés par ADEBISI (1988). Les poissons piscivores (*Hydrocynus forskalii*, *Hepsetus odoe*, *Bagrus docmak*, *Mormyrops anguilloides*) sont particulièrement abondants dans les captures au filet maillant au début et à la fin de la crue. Certains d'entre eux (*Hydrocynus* spp., *Mormyrops* spp.) migrent probablement dans les biefs supérieurs pour se reproduire puis redescendent lorsque le niveau baisse. Vers la fin de la crue, les espèces omnivores (*Schilbe intermedius*, *Clarias gariepinus*, *Heterobranchus longifilis*, *Synodontis schall*) deviennent prépondérantes jusqu'au début de la fragmentation en mares résiduelles. Dans ces dernières, les peuplements sont constitués pour l'essentiel d'espèces herbivores (*Brycinus macrolepidotus*, *B. nurse*, *Tilapia zillii*, mais aussi *Labeo senegalensis*, *Chromidotilapia guntheri*, *Sarotherodon galilaeus*) et insectivores (Mormyridae, *Chrysichthys auratus*).

Des observations similaires ont été faites dans les mares résiduelles du cours supérieur du Baoulé (haut bassin du Sénégal au Mali) (PAUGY, 1994). En fin d'étiage, les plus grandes, peu nombreuses (deux à trois sur les 500 km du Baoulé), ont des peuplements dont la composition et la structure sont sensi-


FIGURE 131

Relation entre la surface des mares échantillonnées et leur richesse spécifique respective (Baoulé, haut bassin du Sénégal, Mali) (d'après PAUGY, 1994).

blement identiques à ce que l'on observe dans le lit majeur. Elles servent donc certainement de réservoir permettant aux espèces de recoloniser le milieu lors de la montée des eaux. Pour ce qui est des mares de superficie plus faible, il est constaté une corrélation entre la richesse et la composition spécifiques et la surface d'eau disponible (fig. 131). En ce qui concerne les espèces, on note la totale disparition des *Labeo* spp., abondants en conditions normales, encore relativement nombreux lorsque la quantité d'eau est suffisante et que les rochers parsèment le biotope, puis totalement absents lorsque l'eau devient rare et que le substrat n'est plus qu'un mélange de sable et de vase. Un autre phénomène important est la diminution puis la disparition de la quasi-totalité des différentes espèces de Mormyridae. En ce qui concerne ce groupe, on sait que la plupart des formes sont sensibles à la diminution de la concentration en oxygène dissous (BÉNECH et LEK, 1981). Il s'agit certainement là d'une des causes possibles de leur disparition.

Dans les mares résiduelles de la plaine d'inondation de la rivière Sokoto, affluent du Niger au Nigeria, la composition spécifique reste relativement similaire d'une année à l'autre (CHAPMAN et CHAPMAN, 1993). Cependant, les observations ne portent que sur une courte période et ne peuvent être généralisées.

Les plaines d'inondation

Dans un système fluvial avec plaines d'inondation, il y a une grande variété d'habitats qui vont des petites mares temporaires aux lacs et marécages permanents, et dont la répartition et la dynamique varient selon les saisons hydrologiques (WELCOMME, 1979 ; WELCOMME et MÉRONA, 1988). Le rôle des plaines d'inondation dans le fonctionnement des systèmes fluviaux a été étudié en Afrique, où ces milieux sont bien développés dans presque tous les bassins des zones de savane : fleuves Sénégal, Niger, Volta, Ouémé, Chari et Logone, Nil, etc. Les plaines inondées sont à la fois une source de nourriture pour les poissons et des zones de reproduction. Elles jouent un rôle de refuge pour les alevins qui y trouvent des abris contre les prédateurs.

D'après ses observations dans le bassin de l'Ouémé en saison sèche, WELCOMME (1979, 1985) a proposé un schéma général de distribution des poissons dans les plaines inondées. La distinction entre « poissons blancs » et

	Poissons blancs	Poissons gris	Poissons noirs
Familles	Alestidae Cyprinidae Mormyridae (<i>Mormyrops</i>)	Cichlidae Citharinidae Cyprinidae (<i>Labeo</i>) Distichodontidae Mochokidae Mormyridae (<i>Gnathonemus</i>) Schilbeidae	Anabantidae Channidae Clariidae Gymnarchidae Mormyridae (<i>Pollimyrus</i>) Notopteridae
Organes respiratoires	Branchies	Branchies avec des adaptations à l'hypoxie	Branchies et organes de respiration aérienne, adaptations physiologiques à l'hypoxie
Tolérance à l'hypoxie	Eaux bien oxygénées	Teneurs en oxygène faibles ou moyennes	Conditions anoxiques
Type de fibre musculaire	Rouge	Rouge/blanc	Blanc
Comportement migratoire	Migration longitudinale de grande amplitude	Migration longitudinale, de faible amplitude migration latérale	Mouvements locaux
Forme du corps	Rond, fusiforme	Comprimé latéralement, épineux, souvent très écailleux	Comprimé latéralement, ou mou, ou allongé, écailles réduites ou absentes
Couleur	Argenté ou clair	Foncé, fréquemment ornementé et coloré	Très foncé, souvent noir
Guilde de reproduction	Non-gardiens, pondéurs sur substrats ouverts, lithophiles	Gardiens, constructeurs de nids, pondéurs sur substrat, phytophiles	Gardiens, incubateurs internes ou externes, constructeurs de nids complexes
Habitat de saison sèche	Chenal principal, lac	Annexes fluviales ou bordures du chenal principal	Mares résiduelles
Habitat de saison des pluies	Chenal principal, plaine inondée	Plaine inondée	Plaines inondées ou marécages

TABLEAU XXXIX

Noir-gris-blanc :
trois assemblages
écologiques
de poissons
d'eau courante
(d'après RÉGIER
et al., 1989).

« poissons noirs » était un essai en vue de spécifier deux ensembles différents sur le plan écologique et du comportement. Un troisième ensemble, les « poissons gris », a été également proposé (tabl. XXXIX) (RÉGIER et al., 1989).

Le premier groupe, celui des *poissons blancs*, dépend étroitement du chenal principal pour la reproduction, bien que beaucoup d'espèces pénètrent dans les plaines inondées pour se reproduire et se nourrir. Des migrations de grande ampleur peuvent avoir lieu vers les zones situées en amont, pour se reproduire juste avant le début de l'inondation.

Le deuxième groupe, celui des *poissons noirs*, habite les plaines inondées ou leurs bords marécageux. Les mouvements sont limités aux migrations latérales et les espèces sont adaptées pour résister à des conditions environnementales difficiles, notamment en termes d'oxygénation du milieu. Ces espèces ont en général une ponte fractionnée et étalée dans le temps, avec une saison de reproduction qui commence avant l'inondation et se poursuit durant toute la période de crue.

Le troisième groupe, celui des *poissons gris*, habite les zones marécageuses et les bordures des lacs de la plaine inondée, ainsi que le chenal principal au cours

de la saison sèche. Il effectue des migrations latérales du chenal principal vers la plaine inondée en période de crue pour se reproduire et se nourrir. Les espèces de ce groupe ont un comportement plus flexible que les précédents et s'adaptent rapidement aux changements des conditions hydrologiques.

Les zones d'inondation du Sudd, au Soudan, occupent environ 30 000 km² et comprennent un complexe permanent de rivières, de lacs, de marécages à *Papyrus* et à *Typha*, ainsi que, périodiquement lors des crues, des plaines inondées. Quatre types principaux d'habitat, correspondant à des peuplements caractéristiques, ont été identifiés par BAILEY (1988). La distribution spatiale et temporelle des espèces dépend de leurs tolérances écologiques et de leurs exigences en termes de nourriture, d'abri, de zone de reproduction, etc. On distingue ainsi :

► le cours des rivières où les espèces communes sont des Alestidae (*Hydrocynus forskalii*, *Alestes dentex*, *Brycinus nurse*, *B. macrolepidotus*), des Bagridae (*Bagrus bajad*), des Claroteidae (*Auchenoglanis biscutatus*), des Mochokidae (*Synodontis schall*, *S. frontosus*), des Schilbeidae (*Schilbe intermedius*), le capitaine (*Lates niloticus*), les Cichlidae (*Oreochromis niloticus*) ;

► les lacs et les canaux de drainage qui offrent la plus grande diversité d'habitats aux poissons (HICKLEY et BAILEY, 1986) ; les espèces les plus abondantes par ordre décroissant sont : *Alestes dentex*, *Hydrocynus forskalii*, *Synodontis frontosus*, *S. schall*, *Schilbe mystus*, *Auchenoglanis biscutatus*, *Clarotes laticeps*, *Oreochromis niloticus*, *Labeo niloticus*, *Distichodus* spp., *Citharinus* spp., *Mormyrus cashive*, *Heterotis niloticus*, *Lates niloticus* ;

► les marécages à *Cyperus papyrus* et *Typha domingensis* qui sont plutôt des habitats inhospitaliers à cause de la faible oxygénation des eaux ; beaucoup de poissons à respiration aérienne ou accessoire en sont les habitants les plus fréquents, c'est-à-dire seulement 23 espèces parmi les 62 identifiées dans le Sudd (*Protopterus aethiopicus*, *Polypterus senegalus*, *Heterotis niloticus*, *Gymnarchus niloticus*, *Brienomyrus niger*, *Clarias gariepinus*, *Ctenopoma petherici*, *C. muriei*, *Hemichromis fasciatus* et *Parachanna obscura*) ;

► les plaines inondées qui sont des prairies à *Oryza longistaminata*, où 33 espèces de poissons ont été collectées : Cyprinodontiformes, *Ctenopoma muriei*, *Clarias gariepinus*, *Oreochromis niloticus*, *Nannaethiops unitaeniatus*, *Barbus stigmatopygus*, *Polypterus senegalus*, *Parachanna obscura*, petits Mormyridae (*Brienomyrus niger*).

Les poissons effectuent des migrations « latérales » entre le lit mineur et la plaine inondée, puis de celle-ci vers le lit mineur. BÉNECH *et al.* (1994) ont pu étudier avec précision le déroulement des migrations, en relation avec l'hydrologie saisonnière, entre le fleuve Niger et une plaine inondée. Ils distinguent trois grands types de schémas migratoires :

► un groupe d'espèces suit le mouvement des eaux, avec une prépondérance des entrées au moment du remplissage de la mare et une prépondérance des sorties dès la décrue ; il comprend des juvéniles de *Lates niloticus*, des juvéniles et adultes de *Schilbe intermedius*, de *Brycinus leuciscus*, ainsi que des espèces de petite taille, *Barbus* spp., *Petrocephalus bovei*, *Siluranodon auritus*, etc. ; pour *B. leuciscus*, les migrations latérales paraissent très complexes, influencées à la fois par l'hydrologie et le cycle lunaire ;

► un groupe d'espèces, caractérisé par une entrée tardive et un début de sortie précoce, effectue un court séjour dans la plaine inondée ; ce groupe comprend

Familles/Espèces	Léraba	Bandama	Nzi	Sassandra
Mormyridae				
<i>Petrocephalus bovei</i>		●	●	
Alestidae				
<i>Brycinus imberi</i>	●	●	●	●
<i>Brycinus nurse</i>	●	●	●	●
<i>Micralestes occidentalis</i>	●			
Distichodontidae				
<i>Nannocharax occidentalis</i>	●	●		●
Cyprinidae				
<i>Barbus bynni waldroni</i>		●	●	●
<i>Barbus macinensis</i>	●			
<i>Barbus macrops</i>	●			●
<i>Barbus sublineatus</i>	●		●	●
<i>Barbus wurtzi</i>		●	●	●
<i>Labeo parvus</i>	●	●	●	●
<i>Raiamas senegalensis</i>	●	●	●	●
Amphiliidae				
<i>Amphilius atesuensis</i>	●	●	●	●
<i>Phractura intermedia</i>	●			
Mochokidae				
<i>Chiloglanis occidentalis</i>				●
<i>Synodontis bastiani</i>	●	●	●	
<i>Synodontis comoensis</i>	●			
Cichlidae				
<i>Hemichromis</i> spp.	●	●	●	
<i>Tilapia</i> spp.	●	●	●	
Mastacembelidae				
<i>Aethiomastac. nigromarginatus</i>	●	●	●	●

TABEAU XL

Composition
des communautés
des zones
de rapides
échantillonnées
à la pêche électrique
dans quelques
rivières
de Côte-d'Ivoire.

des espèces de petite taille (*Pellonula*, *Physailia*, *Micralestes*, *Chelaethiops*) ainsi que des juvéniles d'*Alestes baremoze* et d'*Hydrocynus forskalii* ;

► un groupe d'espèces est présent essentiellement au moment de la décrue et principalement en sortie, composé en majorité de formes de grande taille : *Hyperopisus bebe*, *Auchenoglanis occidentalis*, *Mormyrus rume*, *Clarias anguillaris*, *Citharinus citharus*, *Distichodus brevipinnis*, *Malapterurus electricus*, etc.

Communautés des rapides

Les espèces qui vivent dans les zones de rapides sont adaptées aux conditions turbulentes (tabl. XL). On peut distinguer trois groupes (WELCOMME et MÉRONA, 1988) :

► les espèces qui s'accrochent à la surface du fond ou à la végétation et sont en général de forme allongée et aplatie, de telle sorte que le courant les plaque contre le fond, certaines ayant également développé des dispositifs particuliers, telles les nageoires ventrales ou la bouche transformées en ventouse ; les Amphiliidae (*Amphilius* spp., *Phractura* spp., *Doumea* spp.), certains Mochokidae tels *Chiloglanis* et *Synodontis* spp., des Cyprinidae appartenant aux genres *Labeo* et *Garra*, entrent dans cette catégorie ;

► celles qui trouvent refuge dans les interstices et les trous entre les cailloux et sont en général de forme allongée et de petite taille ; c'est le cas pour les diverses espèces de Mastacembelidae, certains Clariidae (*Gymnallabes*,

Familles/Espèces	Nombre espèces	Nombre individus	% individus	Poids total (kg)	% poids
Mormyridae	19	1 198	20,7	219	19,5
<i>Hyperopisus bebe</i>	1	166		49	
<i>Mormyrus</i>	3	10		47	
<i>Mormyrops</i>	3	122		55	
<i>Campylomormyrus</i>	1	366		38	
<i>Marcusenius</i>	4	292		27	
<i>Hippopotamyrus</i>	3	56		3	
Autres	4				
Alestidae	8	2 103	36,3	136	12,1
<i>Hydrocynus</i>	2	28		11	
<i>Alestes</i>	2	1 447		100	
<i>Brycinus</i>	4	628		25	
Citharinidae	3	288	5	94	8,8
Distichodontidae	2	66	1,1	118	11
Cyprinidae	5+	192	3,3	48	4,3
<i>Labeo</i>	2	18		47	
<i>Barbus</i>	2+	8			
<i>Raiaamas</i>	1	1			
Bagridae/Claroteidae	7	422	7,2	204	18,2
<i>Bagrus</i>	2	18		157	
<i>Chrysichthys</i>					
+ <i>Clarotes</i>	5	235		47	
Schilbeidae	3	463	8	40	3,6
<i>Schilbe</i>	3	448		40	
Mochokidae	18	1 064	18	209	18,7
Captures totales	65	5 796		1 068	

Clariallabes), le Polypteridae *Calamoichthys calabaricus*, des Mormyridae appartenant aux genres *Mormyrops* ou *Brienomyrus*, des Cichlidae tels que *Leptotilapia irvinei* ou *Gobiocichla* sp. ;

► celles qui peuvent nager suffisamment bien pour résister au courant jusqu'à certaines limites de résistance ; c'est le cas par exemple de *Barbus altianalis*, de diverses espèces de Bagridae, de Claroteidae (*Bagrus*, *Chrysichthys*), et d'Alestidae (*Alestes*, *Brycinus*, *Hydrocynus*) et de Cichlidae.

Estimation des biomasses

L'évaluation des biomasses dans les cours d'eau est un exercice difficile. Il n'est donc pas surprenant que les données soient peu nombreuses et souvent disparates. Des échantillonnages à partir d'ichtyotoxiques ont le plus souvent été réalisés.

En Afrique de l'Ouest, les valeurs vont de 50 kg/ha (DAGET *et al.*, 1973) au moment des basses eaux dans le fleuve Bandama (Côte-d'Ivoire), à l'amont de l'actuel barrage de Kossou, avant sa fermeture, jusqu'à 5 260 kg/ha dans les annexes fluviales du Chari (LOUBENS, 1969). Cette dernière valeur est probablement exceptionnelle étant donné que la moyenne de plusieurs mesures dans le Chari est de 1 430 kg/ha. Des valeurs similaires ont été observées dans le Logone (1 210 kg/ha), mais des biomasses d'environ 100-500 kg/ha sont plus fréquentes.

TABLEAU XLI

Abondance relative des différentes espèces de poissons pêchées dans 18 ha lors de la construction du barrage de Kainji sur le Niger, en 1966 (d'après MOTWANI et KANWAI, 1970). Des spécimens des genres *Polypterus*, *Heterotis*, *Gymnarchus*, *Malapterurus*, *Lates*, *Oreochromis*, *Tilapia*, *Tetraodon* ont été collectés également en faible quantité.

TABLEAU XLII
Abondance relative
de 19 espèces de
poissons
commerciaux
en période de hautes
(juin-juillet)
et de basses eaux
(août-septembre)
dans les Kafue Flats
en 1970
(d'après LAGLER
et al., 1971).

Espèces	Biomasse hautes eaux % total	Biomasse basses eaux % total
<i>Tilapia andersoni</i>	26,6	31,7
<i>Tilapia macrochir</i>	18,4	19,1
<i>Tilapia melanopleura</i>	17,4	5,0
<i>Tilapia sparmanni</i>	13,0	2,1
<i>Serranochromis angusticeps</i>	3,0	2,3
<i>Serranochromis macrocephalus</i>	0,3	0,2
<i>Serranochromis robustus</i>	0,2	0,3
<i>Serranochromis thumbergi</i>	0,6	0,1
<i>Haplochromis carlottae</i>	3,2	0,8
<i>Haplochromis codringtoni</i>	0,2	
<i>Haplochromis giardi</i>	0,1	1,5
<i>Hepsetus odoe</i>	4,0	6,0
<i>Marcusenius macrolepidotus</i>	0,7	2,2
<i>Schilbe intermedius</i>	1,8	15,6
<i>Clarias gariepinus</i>	5,6	8,0
<i>Clarias ngamensis</i>	3,5	4,4
<i>Synodontis macrostigma</i>	0,4	0,4
<i>Labeo molybdinus</i>	0,6	0,3
Biomasse totale des espèces commerciales	84 %	84 %
Biomasse totale des espèces non commerciales	16 %	16 %
Biomasse moyenne (kg ha)	435	339

La moyenne des mesures de biomasse dans la Maraoué est de 100 kg/ha (DAGET et ILTIS, 1965), et celle du Nzi de 102 kg/ha (LÉVÊQUE *et al.*, 1983). Ces deux rivières sont tributaires du Bandama, dans lequel des valeurs moyennes de 125 kg/ha et 177 kg/ha ont été obtenues en période de crue en amont de l'actuel barrage de Kossou. En période de basses eaux, et en aval du barrage, des valeurs moyennes de 305 kg/ha ont été observées dans des annexes fluviales (DAGET *et al.*, 1973). Ces valeurs sont assez faibles, en comparaison avec celles recueillies dans les Kafue Flats, qui vont de 339 kg/ha en basses eaux à 435 kg/ha en période de crue (LAGLER *et al.*, 1971).

À l'occasion de la construction de barrages (comme celui de Kainji sur le Niger), ou par des empoisonnements de grandes surfaces en eau, on a pu effectuer des prélèvements relativement exhaustifs qui permettent d'évaluer la contribution des espèces à la biomasse. Quelques résultats (tabl. XLI et XLII) montrent que l'essentiel de la biomasse est en général constitué par un petit nombre d'espèces seulement. Cela est particulièrement vrai pour la Kafue, où seulement quatre espèces de Cichlidae représentent 75 % de la biomasse. Dans le Chari, les espèces les plus abondantes étaient *Oreochromis niloticus*, *Sarotherodon galilaeus*, *Lates niloticus*, *Heterotis niloticus*, *Synodontis nigrita* et *Polypterus endlicheri*.

Communautés *des lacs profonds*



La faune ichthyologique des grands lacs d'Afrique de l'Est mobilise l'intérêt des scientifiques depuis le début des années 1980, lorsqu'ils se sont aperçus que la survie de centaines d'espèces endémiques était menacée par les activités humaines, telles la pêche, l'introduction d'espèces exotiques, ou l'eutrophisation des eaux. Ces lacs hébergent en effet la faune lacustre la plus riche au monde et constituent de véritables laboratoires naturels pour l'étude de l'évolution. Les processus de spéciation qui sont à l'origine de cette grande diversification d'espèces, en particulier chez les Cichlidae, ont été discutés dans les pages 89 à 104.

Les peuplements de poissons dans les lacs profonds sont structurés par deux grandes catégories de contraintes : la profondeur et la nature des fonds.

En effet, beaucoup d'espèces ont en général une préférence pour une plage de profondeurs qui leur est spécifique. Dans ces milieux stratifiés (voir p. 11), la profondeur de la thermocline et (ou) de l'oxycline conditionne également l'extension des peuplements qu'ils soient pélagiques ou benthiques ; de nombreuses espèces effectuent aussi des migrations verticales en fonction du cycle nyctéméral.

La nature des fonds joue un rôle particulièrement important pour les espèces benthiques, les plus nombreuses. Le littoral des lacs Tanganyika et Malawi est une alternance de zones rocheuses, sableuses ou vaseuses, ce qui paraît avoir joué un rôle considérable dans la spéciation, en participant à l'isolement de populations d'espèces strictement inféodées à un type de substrat. Les pentes rocheuses des grands lacs ont parfois été comparées aux récifs coralliens. L'abondance des refuges dans ces zones rocheuses explique probablement l'existence d'une faune diversifiée de Cichlidae, en dépit des nombreux prédateurs piscivores.

Sur la base de la distribution des espèces, on distingue, de manière schématique, un certain nombre de communautés :

- les communautés pélagiques, qui vivent en pleine eau, loin des côtes ; elles comprennent parfois des espèces qui font des incursions temporaires en eau profonde à partir des communautés littorales ;
- les communautés littorales, qui vivent à proximité des côtes et à une profondeur n'excédant pas 30 à 40 m ; selon la nature des fonds, on parlera de communauté lithophile (vivant sur les fonds rocheux), de communauté psammophile (vivant sur les fonds sableux), etc. ;

- les communautés benthiques ou démersales, qui vivent à proximité du fond et font suite en profondeur aux communautés littorales ;
- les communautés bathypélagiques, qui vivent en profondeur mais en pleine eau.

Ces catégories correspondent bien entendu à la simplification d'une réalité bien plus complexe. Si chaque communauté a ses propres caractéristiques en ce qui concerne la nature et la proportion des espèces, elle est néanmoins en interaction avec ses voisines, et il existe de nombreuses zones de transition possédant des peuplements de type intermédiaire. Dans chaque communauté, il existe des espèces étroitement sténotopes, qui sont confinées à leur habitat spécifique, ainsi que des espèces dites eurytopes, qui ont une plasticité beaucoup plus grande en termes d'habitat et qui peuvent se déplacer d'un milieu à un autre. Ainsi, certaines espèces lithophiles peuvent faire des incursions occasionnelles sur les fonds sableux ou vaseux. En outre, les activités de type cyclique spécifiques à chaque espèce, qu'elles soient saisonnières ou journalières, spatiales ou temporelles, sont également des facteurs à prendre en compte dans l'étude des communautés de poissons.

Les communautés du lac Tanganyika

Le lac Tanganyika est le plus ancien des lacs d'Afrique de l'Est (environ 20 millions d'années) et possède la faune ichtyologique la plus diversifiée. Cette faune qui a évolué pendant des millions d'années est encore intacte. La majeure partie des Cichlidae est endémique et de nombreuses espèces sont encore à découvrir. Mais il existe également une riche faune de poissons non-Cichlidae dans le bassin du lac Tanganyika (145 espèces selon DE VOS et SNOEKS, 1994). La riche faune de Cichlidae provient probablement d'une forte et rapide spéciation à partir des souches de base des *Lamprologus* et *Haplochromis* (voir p. 89).

Les communautés du lac Tanganyika ont fait l'objet d'études approfondies au cours des deux dernières décennies. BRICHARD (1978) et plus récemment KÖNINGS (1988) ont largement contribué à améliorer les connaissances sur les poissons et leur distribution. Une équipe japonaise a étudié la biologie et l'écologie de nombreuses espèces de Cichlidae, et mené des recherches sur les communautés lithophiles (KAWABATA et MIHIGO, 1982 ; HORI *et al.*, 1983 ; YAMAOKA, 1983 ; KUWAMURA, 1987 a ; KAWANABE *et al.*, 1997). On s'est également intéressé à la communauté de poissons pélagiques du fait de son exploitation (COULTER, 1970, 1981, 1991 b).

Par comparaison avec les autres lacs d'Afrique de l'Est, la faune du Tanganyika est unique, pour plusieurs raisons :

- l'existence de plusieurs foules d'espèces dans d'autres groupes que les Cichlidae : Mastacembelidae, Claroteidae, Mochokidae, Centropomidae, etc. ;
- l'existence d'une véritable communauté pélagique constituée de Clupeidae et des grands prédateurs ;
- l'existence de Cichlidae pondéurs sur substrat, autres que les tilapias, alors que dans les autres lacs la plupart des Cichlidae sont des incubateurs buccaux ;
- l'absence de certaines familles, tels les Mormyridae, dans le lac lui-même ;

► l'absence, ainsi que dans le lac Kivu, de larves de *Chaoborus*, prédateur du zooplancton, qui sont abondantes dans les autres lacs.

Les peuplements de poissons du bassin du lac Tanganyika appartiennent aux quatre grands ensembles.

La communauté pélagique

La communauté pélagique est composée principalement de six espèces endémiques. Deux Clupeidae – *Stolothrissa tanganicae* et *Limnothrissa miodon* – occupent la zone pélagique où ils vivent en bancs et consomment le phytoplancton et le zooplancton (fig. 132). Ils servent de nourriture à des prédateurs piscivores qui sont essentiellement quatre espèces du sous-genre *Luciolates*, appartenant au genre *Lates*. Les jeunes de *Lates mariae*, *L. microlepis* et *L. angustifrons* vivent dans la végétation littorale où ils se nourrissent de crevettes et d'insectes, et gagnent le large à leur maturité. *Lates stappersii* est complètement pélagique et passe toute sa vie dans les trente mètres supérieurs de la masse d'eau. On observe également dans la zone pélagique un petit Cyprinidae de moins de 100 mm, *Chelaethiops minutus*, dont les jeunes vivent près du littoral, mais dont les adultes sont pélagiques. À l'inverse des Clupeidae, *C. minutus* ne forme pas de bancs.

Les communautés littorales et sublittorales

Les communautés littorales et sublittorales vivent le long des côtes et à une profondeur ne dépassant pas 40 m, où les Cichlidae sont dominants. La majeure partie de la zone littorale est pentue et rocheuse, avec de place en place des plages de sable ou de gravier, et des embouchures de rivière qui peuvent jouer un rôle de barrière écologique pour des espèces très sténotopes. Par rapport à la zone pélagique, pauvre en espèces, les communautés de poissons littoraux sont beaucoup plus riches et de structure plus complexe.

La communauté littorale des fonds rocheux comprend beaucoup d'espèces fortement lithophiles qui ont des préférences marquées en ce qui concerne la profondeur et le substrat en termes de microhabitat (fig. 133).

On observe dans ces milieux côtiers les foules d'espèces de différentes familles de poissons. Les poissons-chats sont représentés par les Mochokidae (dix espèces de *Synodontis*), les Malapteruridae (l'espèce largement répandue sur le continent, *Malapterurus electricus*), les Clariidae (*Heterobranchus*). Les Bagridae et les Claroteidae sont bien représentés par les *Chrysichthys*, les *Bagrus* et les genres endémiques *Phyllonemus* et *Lophiobagrus* représentés par des espèces de petite taille qui se cachent dans les crevasses. La plupart des *Caecomastacembelus* vivent dans les rochers, ainsi que certaines espèces de Cyprinidae comme *Varicorhinus* et les jeunes *Labeo*. Chez les Cichlidae, le groupe des Lamprologines, le taxon du lac Tanganyika qui contient le plus d'espèces, peut constituer plus de 50 % des espèces de la communauté littorale.

La guildes des consommateurs de périphyton est dominée par deux espèces territoriales, *Tropheus moorii* et *Petrochromis polyodon*, mais beaucoup d'autres espèces de Cichlidae utilisent la même ressource : *Petrochromis*, *Simochromis*, *Telmatochromis*, *Ophthalmotilapia*, *Asprotilapia* (TAKAMURA, 1984 ; HORI, 1987 ;

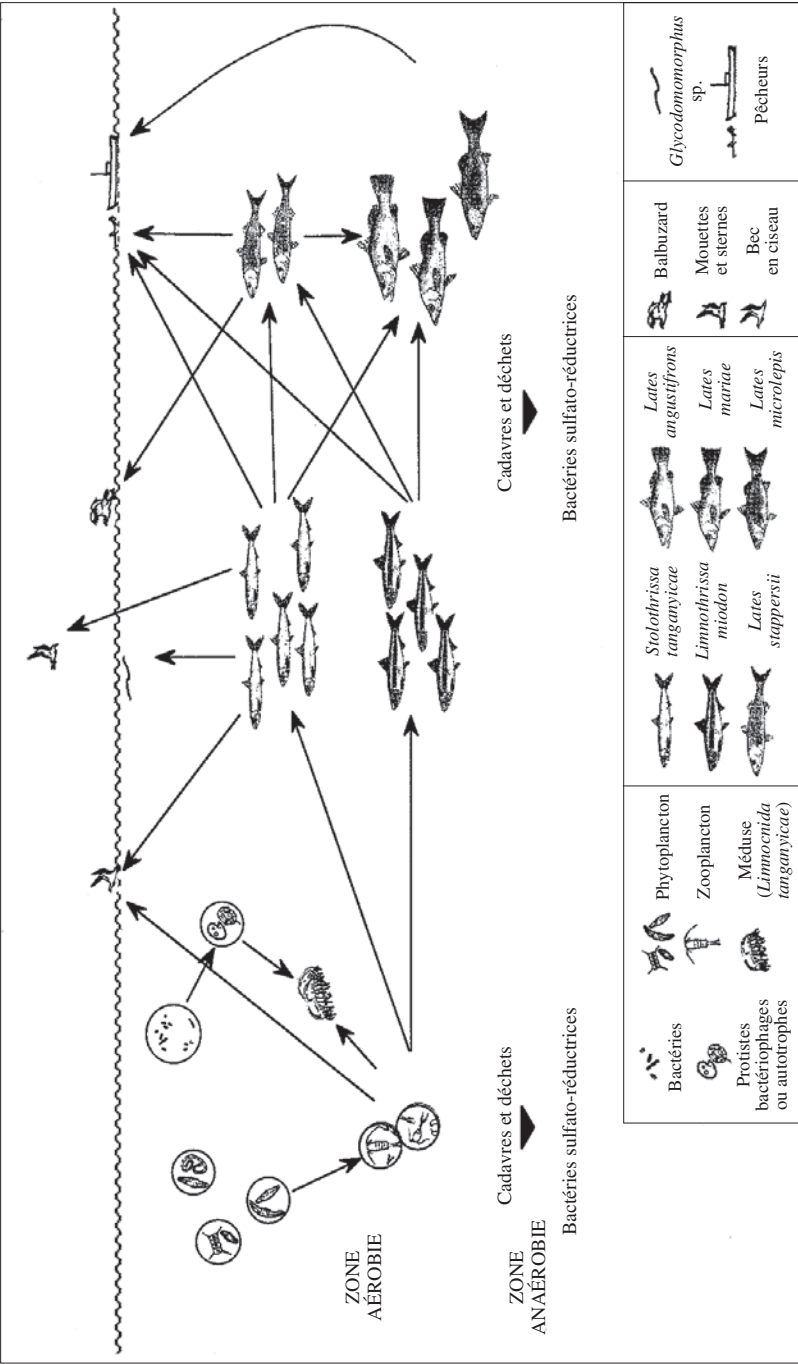


FIGURE 132
Réseau trophique simplifié de la communauté pélagique du lac Tanganyika, indiquant les principaux types de préférences alimentaires.

FIGURE 133

Représentation schématique de l'occupation des substrats rocheux littoraux du lac Tanganyika par différentes espèces de poissons.

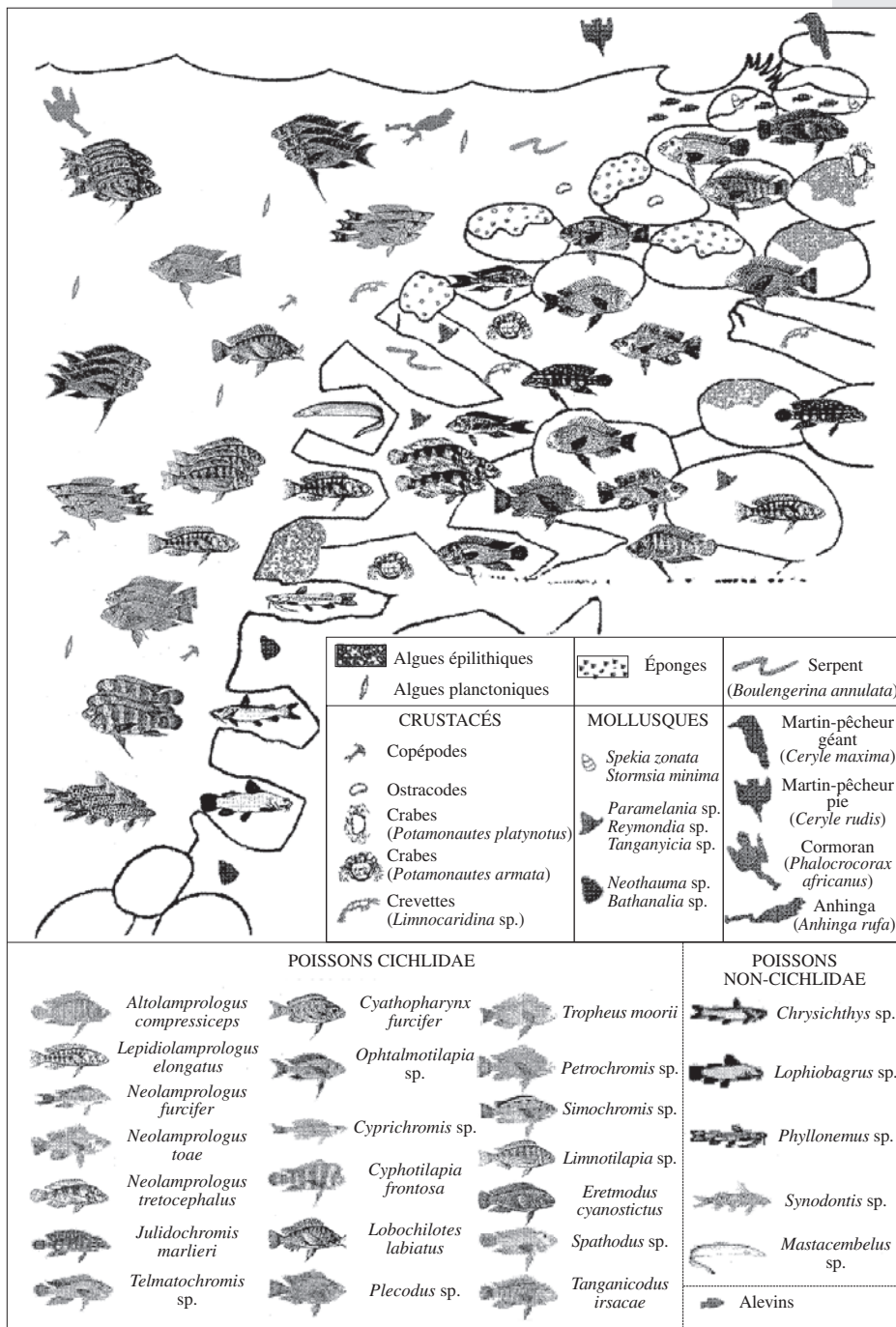
YUMA, 1993). Le nombre d'espèces prédatrices dans la communauté littorale des fonds rocheux paraît plus grand dans le lac Tanganyika que dans le lac Malawi (RIBBINK, 1991). Le genre *Lamprologus* (pondeur sur substrat) comprend plusieurs espèces carnivores qui coexistent sur les berges rocheuses (HORI, 1983). Certaines sont des prédateurs benthiques, d'autres des piscivores, la forme du corps variant en fonction de leurs habitudes alimentaires. Plusieurs espèces qui remplissent des rôles écologiques apparemment similaires ont une répartition souvent limitée à des localités géographiques isolées les unes des autres (RIBBINK *et al.*, 1983 a).

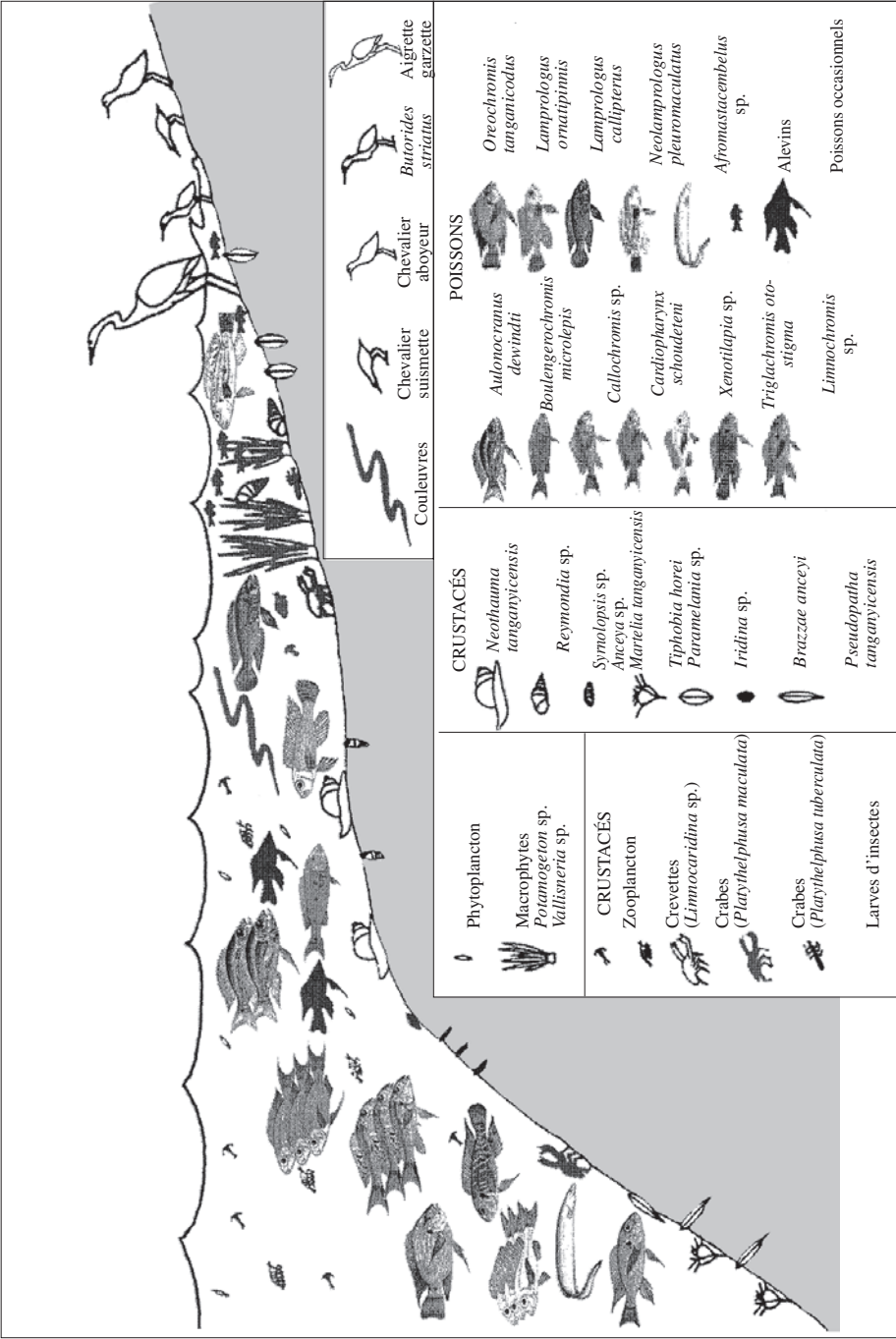
Dans les anfractuosités offertes par le milieu rocheux, on trouve un autre vertébré, le naja aquatique *Boulengerina annulata*, qui se nourrit de poissons et dont la morsure est mortelle pour l'homme.

La densité et la diversité des espèces dans ces milieux rocheux sont importantes. Dans un cadrat de 20 x 20 m sur la berge nord-ouest du lac, HORI *et al.* (1983) ont compté environ 7 000 individus appartenant à 38 espèces, soit environ 18 individus par mètre carré. Le groupe des zooplanctophages (2 espèces) était le plus abondant avec plus de 50 % des individus, suivi par la guildes des omnivores (7 espèces) et celle des mangeurs de périphyton (15 espèces), représentant respectivement 21 % et 18 % du nombre d'individus. Les zoobenthivores et les piscivores, bien que représentant 14 espèces, ne constituaient que 4 % du nombre total d'individus.

Dans la zone influencée par le ressac, une autre guildes de Cichlidae ressemblant à des gobies s'est constituée, avec des espèces des genres *Eretmodus*, *Spathodus* et *Tanganicodus* adaptées à la vie dans les zones battues par les vagues (YAMAOKA *et al.*, 1986). C'est là que l'on rencontre également le Cyprinidae *Varicorhinus* et de jeunes *Luciolates*. Des microhabitats très particuliers sont constitués par les lits de coquilles de gastéropodes qui occupent de grandes surfaces entre 10 et 35 m de profondeur, là où la pente est faible, souvent à la limite entre les substrats rocheux et sableux. Une guildes de Cichlidae (une dizaine d'espèces), principalement des Lamprologines, utilise ces coquilles comme refuge et lieu de reproduction (RIBBINK, 1991).

La population des Cichlidae habitant ces milieux rocheux littoraux du lac Tanganyika présente des exemples remarquables d'évolution convergente avec les espèces du lac Malawi, bien que les taxons soient complètement différents. C'est le cas en particulier pour les genres *Petrochromis*, *Tropheus* et *Tanganicodus* dans le lac Tanganyika et respectivement les genres *Petrotilapia*, le complexe d'espèces *Pseudotropheus tropheops* et *Labidochromis* dans le lac Malawi. Cependant, alors que les espèces lithophiles du lac Malawi sont des incubateurs buccaux, une grande proportion de celles du lac Tanganyika sont des pondeurs sur substrat.





Les communautés des *plages sableuses et vaseuses* sont moins bien connues. Sur les fonds sableux (fig. 134), on rencontre des espèces caractéristiques appartenant aux genres *Callochromis*, *Xenotilapia* et *Cardiopharynx*, qui vivent en bancs de plusieurs centaines d'individus.

Les communautés d'eau profonde

Les communautés de poissons benthiques d'eau profonde sont dominées elles aussi par les Cichlidae. Au-delà de 20 m de profondeur, les surfaces rocheuses sont rares et le fond est généralement sableux ou vaseux. En dessous de 100 m, le fond est essentiellement vaseux. La teneur des eaux en oxygène est le principal facteur qui limite la distribution de la faune en profondeur : l'eau peut être oxygénée jusqu'à 250 m dans le bassin sud, alors que dans le bassin nord la teneur en oxygène diminue rapidement en dessous de 60 m. Sur le plan écologique, ce milieu profond est l'habitat le plus stable du lac car il est peu influencé par la turbulence des eaux ou les variations du niveau, à l'inverse des systèmes littoraux.

Les communautés benthiques profondes sur les pentes rocheuses, par ailleurs peu nombreuses, sont une extension des communautés des zones littorales. On y trouve en particulier de nombreuses espèces appartenant au groupe des Lamprologines, dont le genre *Lamprologus* et *Cyphotilapia frontosa* qui est une des espèces les plus grandes (250-300 mm) (fig. 133). *Caecomastacembelus cunningtoni* est une espèce de Mastacembelidae qui descend jusqu'à 100 m de profondeur. Les Cichlidae de petite taille sont nombreux. Ce sont pour une grande part des pondeurs sur substrat spécialisés dans la prédation de petits invertébrés.

Les zones de talus à fond vaseux couvrent des surfaces importantes. Les Cichlidae sont dominants en nombre d'espèces, mais la biomasse des poissons non-Cichlidae est plus élevée. Certaines espèces passent toute leur vie en eau profonde, alors que d'autres effectuent des migrations périodiques vers le littoral (COULTER, 1991 b) (fig. 134). La faune des Cichlidae comprend : plusieurs espèces de *Bathybates*, piscivores de taille moyenne (20 à 30 cm), de nombreuses espèces de *Trematocara*, qui sont des poissons de petite taille (10 cm), se nourrissant de plancton et d'invertébrés, et qui effectuent des migrations nocturnes vers le littoral ; un ensemble de quatorze espèces du genre *Xenotilapia*, de petite taille, mangeurs d'invertébrés ; des *Perissodus* mangeurs d'écailles ; le grand prédateur *Boulengerochromis microlepis* qui atteint 800 mm de long ; un ensemble d'espèces appartenant aux genres *Limnochromis*, *Triglachromis*, *Haplotaxodon*, etc.

Parmi les espèces benthiques non-Cichlidae, on signalera les six espèces de *Chrysichthys* endémiques du lac, *Bathybagrus*, abondant entre 40 et 80 m dans le sud du lac, quelques espèces de *Synodontis*.

Quelques espèces ont été capturées dans les eaux profondes pauvrement oxygénées, à 120 m de profondeur : les Cichlidae *Hemibates stenosoma*, *Bathybates ferox*, *Bathybates fasciatus*, *Xenochromis hecqui*, *Gnathochromis permaxillaris*, deux *Chrysichthys*, le Clariidae *Dinotopterus cunningtoni* qui effectue des migrations en surface la nuit pour consommer des Clupeidae, et *Lates mariae* (COULTER, 1966, 1991 b). Ces espèces pourraient s'être adaptées aux faibles concentrations en oxygène (entre 1 et 3 g/m³), et trois d'entre elles

(*Hemibates stenosoma*, *Chrysichthys stappersii* et *Lates mariae*) qui ont été capturées en dessous de 200 m peuvent vraisemblablement survivre temporairement dans des eaux anoxiques (COULTER, 1991 b).

On a reconnu l'existence d'un groupe d'espèces bathypélagiques vivant au-dessus du fond (COULTER, 1991 b) et qui appartiennent toutes à la famille des Cichlidae : espèces des genres *Trematocara*, *Greenwoodochromis*, *Haplotaxodon*, *Cyprichromis*, *Gnathochromis*, *Tangachromis*. Elles sont de petite taille (moins de 200 mm) et zooplanctonivores. Elles présentent des spécialisations comme l'existence de gros yeux et des faibles épines, et toutes sont des incubateurs buccaux. *Bathybates fasciatus* et *B. leo* qui consomment surtout des Clupeidae sont également présents dans la communauté bathypélagique.

C'est dans les communautés ichthyologiques des tributaires du lac et des marécages qui leur sont associés que l'on rencontre 103 des 145 espèces de non-Cichlidae présentes dans le bassin du lac Tanganyika (DE VOS et SNOEKS, 1994). La plupart sont connues de la rivière Malagarasi. La majorité des espèces est représentée par les Cyprinidae (*Barbus*, *Raiamas*), les Mormyridae (neuf espèces), les Alestidae et les Mochokidae.

Les recherches sur les modes d'utilisation des ressources dans les communautés de Cichlidae du lac Tanganyika montrent, comme pour d'autres lacs, que beaucoup d'espèces qui présentent des exigences écologiques comparables sont en fait bien séparées en ce qui concerne l'utilisation des ressources communes indispensables à l'alimentation ou à la reproduction (NAKAI *et al.*, 1994). Par exemple, plusieurs espèces piscivores exploitent les mêmes ressources alimentaires mais chacune utilise une technique de chasse différente. Cette ségrégation est probablement un des mécanismes responsables de la biodiversité observée et de son maintien, et peut expliquer la coexistence de beaucoup d'espèces très proches les unes des autres.

Les communautés du lac Malawi

Le lac Malawi (autrefois lac Nyassa) est similaire par beaucoup d'aspects au lac Tanganyika et on y retrouve les mêmes grands types d'habitats et de communautés. Mais il est, semble-t-il, un peu plus jeune (2 à 10 millions d'années). Les recherches écologiques sur les poissons remontent aux travaux de LOWE (1952, 1953) sur les tilapias et de FRYER (1959) sur l'écologie des *mbuna*, terme local qui désigne l'ensemble de Cichlidae vivant sur les berges rocheuses. Les travaux détaillés de RIBBINK *et al.* (1983 a) ont permis de progresser de manière substantielle dans la connaissance des peuplements de poissons des milieux rocheux.

La faune du lac Malawi, moins bien connue que celle du lac Tanganyika, paraît cependant plus riche en ce qui concerne les Cichlidae (REINTHAL, 1993). Le lac Malawi possède, en effet, une richesse spécifique, en poissons, plus grande que n'importe quel autre lac au monde (FRYER et ILES, 1972 ; RIBBINK, 1988 ; TURNER, 1996). Selon les dernières estimations, 500 à 1 000 espèces de poissons vivaient dans le lac Malawi (KONINGS, 1995 ; VAN OPPEN *et al.*, 1998 ; TURNER *et al.*, 2001a), mais seul un tiers de ces espèces est formellement décrit ou simplement catalogué par des « cheironym » (RIBBINK *et al.*, 1983).

À l'exception de 44 espèces appartenant à neuf autres familles, tous ces poissons font partie de la famille des Cichlidae. Si l'on exclut les *chambo* (*Oreochromis* spp.), tous les Cichlidae du lac Malawi sont très étroitement apparentés et descendent probablement d'un seul ancêtre commun (MEYER, 1993 ; MEYER *et al.*, 1990 ; MORAN *et al.*, 1994). Cette extraordinaire diversité de Cichlidae, connue sous le terme d'essaïms d'espèces (voir p. 89), aurait évolué sur une échelle de temps exceptionnellement courte. Il est intéressant à noter que plus de 99 % de ces Cichlidae sont endémiques du lac Malawi. Plus surprenant encore, il existe également un fort degré d'endémicité au sein même du lac, où de nombreuses espèces peuplent uniquement certaines îles ou portions du lac (RIBBINK ET ECCLES, 1988 ; ECCLES ET TREWAVAS, 1989 ; RIBBINK, 1991). Par ailleurs, les communautés benthiques et pélagiques du lac Malawi sont presque exclusivement constituées de Cichlidae et de quelques poissons-chats, ce qui contraste fortement avec les situations des deux autres lacs. Toutes ces caractéristiques ont conduit la communauté scientifique à s'intéresser de près à ce qui constitue, à ce jour, l'exemple le plus spectaculaire de radiation rapide chez les vertébrés avec les *Haplochromis* du lac Victoria (TURNER 1999). La question, commune aux lacs Tanganyika et Victoria, est de savoir comment autant d'espèces de poissons, aussi étroitement apparentées et écologiquement proches, peuvent coexister dans un même lac ; elle prend, dans le lac Malawi, une dimension supplémentaire.

La communauté pélagique

Jusqu'à une époque récente, on pensait que les communautés très complexes de Cichlidae avaient colonisé tous les habitats disponibles dans le lac Malawi, à l'exception de la zone pélagique. Les raisons avancées étaient leur dépendance vis-à-vis du substrat pour les aspects reproductifs et leur inefficacité en tant que zooplanctophages (FRYER ET ILES, 1972). Les espèces zooplanctophages du groupe des *utaka* (*Copadichromis* spp.), capables de former des bancs importants au large où les upwellings conduisent au développement du plancton (ILES, 1960), n'étaient pas considérées comme « pélagiques » du fait de leurs habitudes essentiellement littorales. Un Cyprinidae, *Engraulicypris sardella*, prédateur visuel de zooplancton, était alors la seule espèce connue qui soit véritablement pélagique. Cela avait conduit certains scientifiques à proposer l'introduction de Clupeidae zooplanctophages pour consommer l'importante production de *Chaoborus*, alors considérée comme une impasse trophique. Cependant, l'existence d'une véritable communauté de poissons pélagiques, essentiellement constituée de Cichlidae *Haplochromis*, a depuis été mise en évidence dans le lac Malawi (MENZ, 1995 ; ALLISON *et al.*, 1996 ; THOMPSON *et al.*, 1996 a). Trois autres familles occupent la zone pélagique : les Cyprinidae (*Engraulicypris sardella*), les Clariidae (un groupe d'espèces piscivores et planctophages du genre *Dinotopterus*, autrefois *Bathyclarias*) et les Mochokidae (*Synodontis njassae*). Cependant, les Cichlidae représentent environ 90 % de la biomasse pélagique (THOMPSON *et al.*, 1996 a, 1996 b). Ils sont représentées par quatre genres : *Diplotaxodon* (au moins onze espèces), *Rhamphochromis* (neuf espèces), *Pallidochromis tokolosh* et *Copadichromis* (un groupe de plusieurs espèces planctophages dont seul *C. quadrimaculatus* est considéré comme véritablement pélagique) (THOMPSON

et al., 1996 a ; SHAW et al., 2000 ; TURNER et al., 2001 b). Une grande partie de ces espèces n'est pas encore décrite (TURNER et al., 2001 b, 2002).

Les Cichlidae pélagiques occupent la couche d'eau oxygénée située entre 0 et 230 m au large des côtes. Ils ont une très large distribution dans le lac, bien que certaines espèces semblent avoir des exigences assez strictes en termes d'habitat (TURNER et al., 2002). Contrairement aux espèces littorales et rocheuses, connues pour leur extrême microstructuration génétique (VAN OPPEN et al., 1997), les espèces pélagiques semblent être constituées d'une seule et même population à l'échelle du lac (SHAW et al., 2000 ; TURNER et al., 2002). L'alimentation de toutes ces espèces est constituée essentiellement de proies vivant dans la colonne d'eau (ALLISON et al., 1996, TURNER et al., 2002). Les petits ou jeunes individus se nourrissent de zooplancton (crustacés principalement), de larves et de pupes de *Chaoborus* et de jeunes stades d'*E. sardella*. Les adultes et grosses espèces, souvent piscivores, consomment essentiellement des *E. sardella* adultes ou des petits Cichlidae pélagiques. Mais il semble que les Cichlidae pélagiques ne s'alimentent pas directement, ou très peu, de zooplancton. Il existe un niveau trophique intermédiaire entre le plancton et les poissons pélagiques dans le lac Malawi, constitué des larves de *Chaoborus* et du Cyprinidae *E. sardella*. L'existence de ce maillon trophique intermédiaire semble assurer une meilleure exploitation de la production secondaire (zooplancton) de la zone pélagique (ALLISON et al., 1996). Les rythmes alimentaires nocturnes et diurnes des Cichlidae et des autres espèces pélagiques ont été étudiés en détail par ALLISON et al. (1996). Le Cyprinidae *E. sardella* et les Cichlidae s'alimentent uniquement durant la journée. Certains Cichlidae montrent des pics d'activité à l'aube et au crépuscule correspondant aux migrations verticales de leurs proies (larves de *Chaoborus* essentiellement). Le Mochokidae *Synodontis njassae* s'alimente principalement la nuit, bien qu'il soit également capable de le faire à toute heure du jour.

En fait, les quatre genres de Cichlidae du lac Malawi sont considérés comme les seuls vrais Cichlidae pélagiques au monde (TURNER et al. 2001 b, 2002). Les lacs Tanganyika et Victoria ne possèdent pas de réels équivalents, bien que certaines espèces présentent des tendances pélagiques. Dans le lac Victoria, l'existence d'une réelle zone pélagique est discutée (TURNER et al., 2001 b) du fait de sa faible profondeur (80 m) en comparaison des lacs Malawi et Tanganyika. Quelques espèces d'*Haplochromis* zooplanctophages fréquentent les eaux peu profondes du large avec *Rastrineobola argentea* (GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990 ; GOLDSCHMIDT et al., 1990 ; WITTE et VAN OIJEN, 1990 ; WANINK et WITTE, 2000), mais ils ne forment pas une communauté pélagique aussi complexe que dans le lac Malawi. Dans le lac Tanganyika, il existe des Cichlidae benthiques qui vivent dans la colonne d'eau au-dessus du fond et qui sont appelés pour cette raison « bathypélagiques » (COULTER 1991 a). La plupart de ces espèces appartiennent au genre *Bathybates*, constitué de sept espèces piscivores, très similaires en apparence aux *Rhamphochromis* du lac Malawi (voir page 89). Mais ces espèces ne se rencontrent jamais en pleine eau au large des côtes. Bien qu'il soit le lac le plus ancien et qu'il possède la faune de poisson la plus diversifiée, le lac Tanganyika n'héberge pas de Cichlidae pélagiques.

Quelques hypothèses ont été avancées. Les trois lacs abritent des espèces zoo-

planctophages pélagiques (ou apparentées pour le lac Victoria) n'appartenant pas à la famille des Cichlidae : *E. sardella* pour le lac Malawi, *R. argentea* pour le lac Victoria, et *L. myodon* et *S. tanganyikae* pour le lac Tanganyika. Cependant, les Cichlidae pélagiques et leurs compétiteurs « non Cichlidae » n'occupent apparemment pas les mêmes niches écologiques dans le lac Malawi (THOMPSON *et al.*, 1996 a) comme dans le lac Victoria (WANINK et WITTE, 2000). Alors que les très productifs Clupeidae ou Cyprinidae se sont adaptés pour tirer parti des petites fluctuations de ressources alimentaires (upwellings liés au vent) fréquents dans ces lacs (HECKY et KLING, 1987 ; BOOTSMA, 1993), les Cichlidae se sont adaptés à la stabilité et à la prédictibilité générales des conditions trophiques de ces grands lacs (ALLISON *et al.*, 1996 ; THOMPSON *et al.*, 1996 a). Plus que la compétition trophique, l'absence de prédation dans les zones pélagiques des lacs Malawi et Victoria pourrait expliquer l'existence de Cichlidae pélagiques. La présence des quatre espèces prédatrices du genre *Lates* dans le lac Tanganyika a été suggérée comme étant la principale raison pour l'absence de vrais cichlidés pélagiques dans le lac (THOMPSON *et al.*, 1996 a ; THOMPSON, 1999). En effet, les seuls prédateurs pélagiques dans le lac Malawi sont les Cichlidae eux-mêmes et aucun prédateur de grande taille autre que les Cichlidae n'existait dans la zone « pélagique » du lac Victoria avant l'introduction de la perche du Nil (*Lates niloticus*).

Les communautés littorales

Les berges littorales rocheuses offrent une riche variété d'habitats colonisés par des Cichlidae de petite taille mais brillamment colorés, occupant différentes niches écologiques. La surface des rochers est couverte d'un tapis de cyanobactéries et d'algues, abritant un grand nombre d'invertébrés. Ces tapis, appelés également aufwuchs, sont la source de nourriture de nombreuses espèces fréquentant les berges rocheuses.

RIBBINK *et al.* (1983 a) ont effectué une étude détaillée d'un groupe composé de dix genres très proches, connus localement sous le nom de *mbuna* et typiques des substrats rocheux. Plus de 200 espèces ont été recensées, la plupart étant sténotopes, c'est-à-dire très inféodées à un habitat spécifique, que ce soit le type de substrat ou la profondeur. En outre, beaucoup d'espèces de *mbuna* sont endémiques d'une aire géographique très limitée à l'intérieur du lac, de telle sorte que cette communauté diffère d'une région à l'autre du point de vue de la composition spécifique et de l'abondance relative des espèces constituantes (RIBBINK, 1991 ; RIBBINK *et al.*, 1983 a ; RIBBINK et ECCLES, 1988).

La communauté littorale des substrats rocheux inclut également d'autres poissons Cichlidae et non-Cichlidae. Quelques espèces ont une large distribution dans le lac : *Nimbochromis polystigma*, *Labeo cylindricus*, *Barbus johnstonii*, *Opsaridium microcephalum*, *Dinotropterus worthingtoni*. On y observe des éléments non permanents tels que des espèces psammophiles qui déposent leurs œufs et les gardent parmi les rochers, de même que les juvéniles de nombreuses espèces qui trouvent des abris parmi les rochers avant d'être de taille suffisante pour vivre dans des habitats plus exposés aux prédateurs.

À première vue, il y a un chevauchement important en ce qui concerne l'utilisation de l'espace et des ressources. Mais les *mbuna* sont des consommateurs opportunistes qui, en dehors de leur spécialisation trophique, sont capables de se

nourrir de zooplancton lorsque ce dernier est abondant. Il a été suggéré que les spécialisations trophiques poussées des diverses espèces ne s'exprimaient que lorsque la ressource venait à manquer (McKAYE et MARSH, 1983). En outre, beaucoup d'espèces vivent dans des limites de profondeur assez bien marquées, ou préfèrent certains types de rochers. Les espèces qui utilisent la même nourriture la collectent dans différentes parties de l'habitat (MARSH, 1981 ; SHARP, 1981). Le lieu et la manière dont les espèces se nourrissent (zonation, profondeur et micro-habitats) paraissent plus importants pour le partage des ressources que les proies qu'elles consomment (LOWE-McCONNELL, 1987). Bien qu'il existe un certain degré de différenciation trophique entre espèces proches chez les *mbuna*, d'importants recouvrements sont également observés dans leurs régimes alimentaires et d'autres mécanismes tels que le comportement territorial des mâles pourraient en partie expliquer la coexistence d'espèces aussi proches avec des besoins alimentaires apparemment similaires (GENNER *et al.*, 1999 a, 1999 b, 1999 c). La complexité des communautés littorales de milieux rocheux du lac Malawi est donc à mettre en rapport avec la grande variété de microhabitats qu'ils présentent : types de roches, pente, profondeur, exposition aux vagues, ainsi que l'isolement de certaines zones rocheuses, mais également comportement territorial et reproducteur des espèces qui les composent. La plupart de ces espèces étant très sténotopes, des différenciations génétiques très importantes sont observées entre populations d'une même espèce séparées de quelques centaines de mètres seulement (VAN OPPEN *et al.*, 1997). Cela suggère qu'une même espèce de *mbuna* serait organisée en milliers de sous-unités au sein desquelles une divergence génétique est en cours, favorisant ainsi les possibilités de spéciation par allopatrie. Par ailleurs, les études récentes montrent que la spéciation rapide chez les *mbuna* est certainement également due à la sélection sexuelle par choix des femelles (VAN OPPEN *et al.*, 1998 ; KNIGHT *et al.*, 1998).

Dans les zones sédimentaires littorales (substrats sableux et vaseux), les situations écologiques sont moins diverses et pourtant ces milieux hébergent également un grand nombre d'espèces qui leur sont apparemment inféodées. Il est estimé que, malgré la faible structuration de l'habitat dans la zone benthique en comparaison des zones rocheuses, la partie sud du lac abriterait à elle seule au moins 200 espèces (TURNER, 1996). Cette riche communauté benthique coexiste en partie du fait d'un important partage des ressources (BOOTSMA *et al.*, 1996 ; DUPONCHELLE *et al.*, 2005). La présence de macrophytes, la profondeur, la teneur en matière organique et la taille des particules composant le sédiment sont autant de paramètres importants qui influent sur la distribution des espèces (RIBBINK et ECCLES, 1988). La structure des dents des espèces benthiques paraît liée à l'aspect plus ou moins grossier du sédiment, et elles ont tendance à devenir plus petites et plus nombreuses lorsque le substrat devient plus fin en fonction de l'augmentation de la profondeur (RIBBINK et ECCLES, 1988).

Dans le lac, il y a également des différences importantes entre les communautés benthiques, en relation avec la situation géographique. Par ailleurs, une étude récente sur deux espèces a montré que les espèces benthiques ayant une large distribution pouvaient être constituées de populations structurées le long d'un gradient sud-nord (DUPONCHELLE *et al.*, 2000). L'espèce d'eau peu profonde (*Mylochromis anaphyrmus*) affiche des variations géné-

tiques, morphométriques et écologiques plus importantes que l'espèce d'eau profonde (*Lethrinops gosseii*), qui rencontre moins de barrières physiques à ses déplacements. Pour l'espèce d'eau peu profonde, les différences génétiques et morphométriques semblent liées à l'isolement géographique.

FRYER (1959) ainsi que RIBBINK et ECCLES (1988) ont reconnu une zone intermédiaire entre les zones rocheuses et sableuses, mais la plupart des espèces appartiennent apparemment aux communautés de milieux sableux, bien que quelques espèces soient apparemment plus nombreuses dans ces zones intermédiaires : *Cyathochromis obliquidens*, *Protomelas kirkii*, *Haplochromis calipterus*. Ces habitats sont comparables à des écotones dont la communauté est quelque peu conjoncturelle.

La communauté démersale d'eau profonde

Elle comprend plusieurs espèces qui ont été observées à des profondeurs de 200 à 300 m, à la limite inférieure des eaux oxygénées, et qui passent vraisemblablement quelque temps dans les zones faiblement oxygénées. C'est le cas pour quelques espèces de Cichlidae pélagiques (*utaka*, nom local), mais *Bagrus meridionalis*, *Mormyrus longirostris*, *Synodontis njassae* et *Buccochromis heterotaenia* ont été capturés également à ces profondeurs (JACKSON *et al.*, 1963, cité dans BEADLE, 1981). Au moins quatre espèces de *Dinotopertus* ont été observées jusqu'à 300 m de profondeur et il est intéressant de noter que leurs organes suprabranchiaux, utilisés pour la respiration aérienne, ont entièrement disparu.

Les recherches basées sur les résultats des chalutages démersaux (LEWIS, 1981 ; DUPONCHELLE *et al.*, 2003) ont montré que les Cichlidae pouvaient avoir une distribution restreinte et de fortes préférences en termes de profondeur : même si la liste des espèces est sensiblement la même, l'abondance relative de ces espèces diffère de manière significative avec la profondeur. Des pêches expérimentales conduites mensuellement à 6 m profondeurs (10, 30, 50, 75, 100, 125 m) sur un cycle annuel dans le sud du lac ont montré un changement important des communautés en fonction de la profondeur, changement qui serait lié à une modification de la granulométrie du substrat avec la profondeur (DUPONCHELLE *et al.*, 2003). Les Cichlidae dominent les captures à toutes les profondeurs, constituant 75 à 92 % de la biomasse. Le reste des captures est constitué essentiellement de poissons-chats (Bagridae, Claroteidae, Mochokidae et Clariidae). Cette étude souligne également qu'en dépit du nombre élevé d'espèces capturées dans les chaluts (> 150 espèces), une dizaine seulement (incluant trois poissons-chats) constituent 70 à 80 % des captures à chaque profondeur. Ce qui suggère qu'une majorité d'espèces est peu abondante voire rare. Le remplacement d'une espèce par une autre exploitant une niche écologique similaire lorsque la profondeur s'accroît a été bien illustré par une série de Cichlidae malacophages (RIBBINK et ECCLES, 1988). *Barbus eurystomus* et *Trematocranus placodon* exploitent les petits gastéropodes jusqu'à 10-15 m de profondeur. Vers 20 m, ils sont remplacés par *Maravichromis anaphrymus*, qui à son tour cède la place à *Lethrinops mylodon* en dessous de 60 m. Des exemples similaires existent pour d'autres groupes. Ainsi, *Clarias*

gariepinus, commun jusqu'à 10 m de profondeur, est remplacé par diverses espèces appartenant au genre *Dinotopterus*, l'espèce *D. atribrancus* étant limitée aux profondeurs supérieures à 90 m.

Les communautés du lac Victoria

Jusqu'aux années 1950, les recherches sur les poissons du lac Victoria concernèrent principalement l'inventaire et la description d'espèces. Dans les années 1960, les recherches réalisées par les scientifiques de l'Eaffro (*East African Freshwater Fisheries Research Organisation*), basée à Jinja (Ouganda), se tournèrent vers l'écologie, la conservation et la pêche. Au début des années 1970, la recherche halieutique s'orienta vers une meilleure exploitation du stock de Cichlidae. Les premiers travaux suggéraient une distribution sensiblement uniforme des Cichlidae, ce qui contrastait avec les observations faites dans les lacs Malawi et Tanganyika (FRYER et ILES, 1972). Les travaux de VAN OIJEN *et al.* (1981) montrèrent cependant que la plupart des Cichlidae avait des distributions bien spécifiques en fonction de la profondeur. Les travaux les plus récents tendent eux aussi à vérifier l'hypothèse déjà émise par d'autres observateurs selon laquelle beaucoup d'espèces ont en réalité une distribution géographique limitée (LEWIS, 1981 ; WITTE, 1984 ; RIBBINK, 1991). De nombreuses informations ont été obtenues au cours des années 1980 par la *Haplochromis Ecology Survey Team* (HEST, Pays-Bas) qui a travaillé dans le sud du lac (WITTE, 1981 ; WITTE et VAN OIJEN, 1990 ; BAREL *et al.*, 1991 ; SEEHAUSEN, 1996).

Le lac Victoria est beaucoup moins profond que les lacs Tanganyika et Malawi. En outre, il est stratifié avec une thermocline entre 7 et 10 m en saison des pluies (BEADLE, 1981). Il en résulte que la distinction entre communautés littorale et pélagique n'est pas aussi nette que dans les lacs Malawi et Tanganyika et qu'il n'y a pas l'équivalent des communautés d'eau profonde ou des communautés bathypélagiques.

Le lac Victoria a peu de zones rocheuses, mais ces dernières sont peuplées par une faune assez spécifique de Cichlidae rappelant le groupe des *mbuna* du lac Malawi (VAN OIJEN *et al.*, 1981). Une évolution parallèle dans la coloration, les dents et les mâchoires a été constatée entre les Cichlidae lithophiles du lac Victoria et du lac Malawi. C'est le cas par exemple pour *Paralabidochromis victoriae* qui est similaire à *Labidochromis vellicans* du lac Malawi. Il y a peu d'échanges entre les zones rocheuses isolées et les espèces paraissent isolées géographiquement. Dans ces zones rocheuses, beaucoup de groupes trophiques sont présents

TABEAU XLIII
Nombre d'espèces
par groupe trophique
capturées
entre 1979 et 1982
dans différentes
stations du golfe
de Mwanza, dans
des échantillonnages
expérimentaux
au chalut benthique
(d'après WITTE *et al.*,
1992 b).

Groupes trophiques	1979-1980	1981-1982
	(% nombre individus capturés)	(% nombre individus capturés)
Détritivores/phytoplanctivores	77	75
Zooplanctivores	18	23
Insectivores	2	<1
Malacophages	<1	<1
Piscivores	1	<1
Autres	1	1

(brouteurs d'algues spécialisés, généralistes, insectivores, mangeurs de crabes, molluscivores pharyngiens, paédophages, piscivores, zooplanctonivores) mais la plupart sont des brouteurs d'algues. Outre les Cichlidae, les *Clarias* sont très présents dans les fissures, ainsi que *Bagrus docmak*. Les communautés des zones rocheuses semblent avoir été épargnées par l'introduction du *Lates*, bien que des individus de près de 50 cm LS aient été capturés lors des pêches de nuit réalisées à proximité du rivage (FERMON, 1997).

La communauté de Cichlidae des zones sédimentaires littorales comprend beaucoup de groupes trophiques et contient des ensembles uniques d'espèces associées aux sédiments comme dans le lac Malawi. Avec 70 % des captures, les insectivores sont largement dominants dans les zones sableuses peu profondes (2-6 m). C'est vrai également dans une certaine mesure pour les zones peu profondes au substrat vaseux, mais avec l'accroissement de la profondeur les détritivores/phytoplanctophages deviennent dominants (plus de 80 % des captures) (WITTE et VAN OIJEN, 1990).

Une comparaison par groupe trophique des espèces de Cichlidae capturées dans des pêches expérimentales au chalut benthique (tabl. XLIII) fait apparaître une grande diversité sur les différents types de fond et peu de différences majeures entre les zones littorales et sublittorales (WITTE *et al.*, 1992 b).

D'après les pêches au chalut, 90 % de l'ensemble des Cichlidae capturés consiste en détritivores/phytoplanctivores, zooplanctonivores et insectivores (tabl. XLIV). Les piscivores, bien que représentant 40 % du nombre des espèces, ne constituent que 1 % de la biomasse (VAN OIJEN *et al.*, 1981). Cette faible proportion pourrait être le résultat d'une pression de pêche sélective sur les plus grandes espèces. En outre, bien qu'il y ait de nombreuses espèces de Cichlidae piscivores, elles sont spécialisées pour des proies différentes : différentes espèces, différentes tailles, différents stades de développement, ou encore différentes parties des proies.

TABLEAU XLIV

Proportion (pourcentage en nombre) des différents groupes trophiques d'Haplochromines dans les échantillonnages au chalut benthique, dans une station sublittorale sur fond de vase (profondeur 7-8 m) du golfe de Mwanza (d'après WITTE *et al.*, 1992 b).

Profondeur	2-6 m	2-6 m	7-8 m	10-11 m	13-14 m
Régime alimentaire	Littoral rocheux	Littoral vaseux	Zone démersale		
Détritivores/phytoplanctophages	7	6	9	9	10
Brouteurs	4	0	0	0	0
Malacophages	12	6	10	3	3
Zooplanctophages	8	10	9	9	10
Insectivores	8	6	7	3	4
Mangeurs de crevettes	0	0	1	2	1
Piscivores <i>stricto sensu</i>	14	11	7	9	9
Pédophages	4	2	2	4	4
Lépidophages	1	1	1	1	1
Parasitophages	0	0	0	0	1
Inconnu	9	1	1	0	1
Total	67	43	47	40	44

La communauté pélagique comprend de nombreux représentants des communautés benthiques littorales qui peuplent également les eaux du large peu profondes. Le petit Cyprinidae pélagique *Rastrineobola argentea* est la seule espèce de poisson non-Cichlidae qui soit spécialisée en tant que pélagique zooplanctophage (LOWE-McCONNELL, 1987), mais quelques espèces se nourrissent également d'insectes à la surface : *Alestes* spp., *Barbus* spp., *Schilbe* spp., *Synodontis afrofischeri*. Quatre espèces de Cichlidae zooplanctonivores coexistent en milieu pélagique mais leur distribution est différente en fonction de la profondeur.

Les conséquences sur la faune indigène de l'introduction d'espèces exotiques dans le lac Victoria sont discutées plus loin.

Les lacs Kivu et Édouard

Le lac Kivu est un lac de barrage naturel créé par l'éruption des volcans Virunga qui a bloqué un tributaire du lac Édouard. Cet événement est relativement récent, ce qui expliquerait la faune ichtyologique assez pauvre du lac Kivu en comparaison avec les autres grands lacs d'Afrique de l'Est (voir p. 31). Seulement 24 espèces ont été identifiées, dont treize espèces d'*Haplochromis* et trois tilapias (deux espèces introduites). Parmi les autres familles, il y a cinq Cyprinidae dont *Raiamas moorei* qui a pu être introduit du lac Tanganyika et le Clupeidae *Limnothrissa miodon*, introduit du lac Tanganyika (ULYEL, 1991).

Les communautés sont donc plus simples dans le lac Kivu que dans les autres lacs d'Afrique de l'Est, mais les mêmes types d'habitat peuvent être identifiés (ULYEL, 1991) :

► une zone littorale où les rochers sont couverts d'une végétation algale épilithique habitée par de nombreux invertébrés ; cette zone est colonisée par les jeunes de nombreuses espèces ainsi que par un insectivore *Haplochromis adolfi-frederici*, un microphytophage *Haplochromis olivaceus* et un omnivore *Clarias liocephalus* ; les tilapias *T. rendalli*, *T. macrochir*, *O. niloticus* vivent également dans cette zone littorale rocheuse ainsi que quelques espèces de *Barbus* ;

► une zone pélagique profonde d'environ 70 m, avec seulement quelques espèces dont *Limnothrissa miodon* (zooplanctophage), *Haplochromis kamiranzovu* (microphage), *Raiamas moorei* (insectivore et piscivore) et *Hydrocynus vittatus* (piscivore).

Le lac Édouard compte 77 espèces dont 60 Cichlidae.

Conclusion

Les lacs d'Afrique de l'Est sont actuellement soumis à une forte pression démographique qui se traduit notamment par une demande accrue en poisson comme source de nourriture. Les gestionnaires sont confrontés à la difficulté de gérer une pêcherie multispécifique dans des lacs de grande taille, qui sont partagés entre plusieurs pays. Or, il est maintenant démontré que les communautés de Cichlidae sont particulièrement sensibles à l'exploitation et

qu'elles ne peuvent supporter une production importante. En outre, ces communautés de Cichlidae sont encore mal connues, environ 50 % des espèces des lacs Malawi et Victoria étant encore à décrire (LOWE-McCONNELL, 1996).

Dans le lac Tanganyika, la pêche concerne surtout les poissons pélagiques, et affecte modérément les riches communautés littorales. Dans le lac Malawi, au contraire, la pêche concerne en majorité les Cichlidae (REINTHAL, 1993), et les divers modes de pêche (sennes, filets maillants, chaluts, etc.), liés à une demande croissante, représentent autant de sujets de préoccupation pour l'avenir. Un Parc naturel aquatique a été créé dans le lac Malawi. Dans le lac Victoria, enfin, les conséquences de différentes activités humaines et l'introduction du *Lates* (voir p. 381) ont déjà conduit à la raréfaction, voire la disparition, de nombreuses espèces de Cichlidae endémiques. L'eutrophisation constitue également un des facteurs préoccupants pour l'évolution des communautés des grands lacs. Ainsi, alors que les eaux du fond du lac Victoria étaient autrefois saisonnièrement renouvelées sous l'effet du vent, des études récentes montrent que, en dessous de 20 m de profondeur, les eaux sont maintenant désoxygénées durant toute l'année (KAUFMAN, 1992).

L'exceptionnelle diversité de la faune ichtyologique des grands lacs d'Afrique de l'Est, qui constitue un véritable héritage biologique, est donc fortement menacée à l'heure actuelle. Il convient au plus vite de trouver les moyens de concilier la conservation de cette faune avec les exigences compréhensibles des populations riveraines d'accéder à une ressource alimentaire exploitable.

Les peuplements des lacs peu profonds



Si l'on comprend intuitivement ce que veut dire « lac peu profond », il est plus difficile d'en donner une définition précise. On peut proposer d'inclure dans cette catégorie des lacs dont la profondeur n'excède pas 10 m et qui n'ont pas de stratification permanente de la colonne d'eau (LÉVÊQUE et QUENSIÈRE, 1988). Ce sont donc des lacs dans lesquels la zone littorale et la végétation des berges jouent un rôle important dans le fonctionnement du système, par opposition aux lacs profonds dans lesquels la zone pélagique est particulièrement bien développée. Les lacs peu profonds occupent généralement des dépressions dans des zones au relief peu accusé. Malgré leur diversité, ils présentent quelques caractéristiques communes :

- il y a un important développement des zones d'herbiers qui peuvent occuper des surfaces importantes ; les macrophytes se développent sur les hauts fonds et produisent une grande quantité de matière organique ;
- les fluctuations du bilan hydrique (bilan des apports et des pertes en eau) se traduisent par de grandes fluctuations de niveau et de surface, compte tenu de l'absence de relief du bassin ; le bilan hydrique dépend étroitement du climat local et du climat sur le bassin d'alimentation des tributaires, ainsi que de la morphologie de la cuvette lacustre ;
- l'absence de stratification thermique permanente favorise le recyclage rapide des éléments nutritifs ainsi que le développement d'une faune benthique qui contribue à accroître la productivité de ces milieux.

Éléments d'une typologie physico-chimique des lacs peu profonds

Il est possible de distinguer différents types de lacs peu profonds sur la base de leur fonctionnement hydrologique et de leurs caractéristiques physico-chimiques.

Tout d'abord, alors que beaucoup de lacs sont de type ouvert, avec un ou des exutoires superficiels qui permettent d'évacuer les apports en eau trop importants, d'autres lacs, au contraire, de type endoréique, se présentent comme des cuvettes fermées dépourvues d'exutoire. Ces lacs endoréiques, véritables zones d'épandage et d'évaporation, répondent aux fluctuations des apports en eau par des variations de surface plus importantes. Le lac Tchad, alimenté par le Chari, et le lac Ngami, alimenté par l'Okavango, sont des exemples de lacs endoréiques africains.

Mais on peut aussi distinguer quelques grands types de lacs peu profonds sur la base des caractéristiques du bilan hydrique.

Le type atmosphérique est dominé par le couple précipitations-évaporation. Le lac Victoria qui reçoit 83 % de ses apports par les pluies et en perd autant par évaporation en est une bonne illustration. Ce type est caractéristique de nombreux plans d'eau en zone semi-aride, y compris les milieux temporaires comme les mares. Ces lacs, qui dépendent essentiellement de pluies pour leur alimentation, sont très sensibles aux fluctuations saisonnières et interannuelles de la pluviométrie.

Le type fluvial correspond à la prédominance des apports et des sorties par des tributaires et des émissaires de surface. De nombreux lacs de faible profondeur sont ainsi alimentés par les crues du système fluvial, à l'exemple des lacs du delta central du Niger, ou du lac Tchad (83 % d'apports par le Chari). Les fluctuations de niveau de ces lacs sont en général moins importantes que pour les lacs dont l'alimentation en eau est d'origine atmosphérique, et la faune, essentiellement d'origine fluviale, peut trouver refuge dans les cours d'eau en période d'étiage sévère.

Dans le type évaporatif, les apports en eaux souterraines jouent un rôle important. Ce sont souvent des milieux endoréiques, fonctionnant comme des cuvettes d'évaporation. C'est le cas du lac Assal (Djibouti), du lac Bogoria (Kenya) et des lacs de la région de Kanem (Tchad), dont les eaux sont très chargées en sels. La faune ichtyologique est pauvre dans ce type de milieu, avec quelques rares espèces adaptées à des conditions de salinité inhabituelles.

Lacs endoréiques

Dans un lac endoréique, sans émissaire de surface, toute l'eau qui parvient par les rivières ou les précipitations s'évapore ou s'infiltre dans les nappes. Pour divers lacs endoréiques africains de type fluvial, dont les lacs Tchad, Naivasha, Chilwa et Ngami, les eaux restent douces. Au contraire, pour d'autres lacs de type évaporatif, comme les lacs Nakuru, Magadi et, dans une certaine mesure, Turkana, les eaux sont salées.

Lacs de type évaporatif

Seules quelques espèces sont susceptibles de survivre dans les conditions extrêmes offertes par des lacs dont la salinité excède souvent celle de l'eau de mer. Le Cichlidae *Oreochromis alcalicus grahami* est endémique du lac Magadi où il vit dans des mares alimentées par des sources d'eau chaude et salée (COE, 1966). Les poissons sont essentiellement concentrés dans les cinquante centimètres superficiels où la teneur en oxygène est plus élevée.

O. alcalicus alcalicus vit dans le lac Natron, dans des eaux dont la salinité est comprise entre 30 et 40 ‰, et l'espèce voisine *O. amphimelas* vit dans le lac Manyara où elle a été trouvée dans des eaux dont la salinité atteint 58 ‰ (TREWAVAS, 1983).

O. alcalicus grahami a été introduit dans le lac Nakuru où il a proliféré (VARESCHI, 1979). Les poissons ne sont pas répartis uniformément sur toute la superficie du lac et un gradient de distribution de la berge vers le large a été mis en évi-

dence : les plus petits poissons se concentrent vers les berges alors que les plus grands individus sont présents au large. Le nombre moyen d'individus par mètre carré passe de 20, à 50 m du rivage, à 18 à 150 m, puis à 9 à 400 m et 8 à 1 000 m. Inversement, la biomasse passe de 2,5 g/m² (en poids sec), à 50 m, à 5,25 g/m² à 250-400 m, puis à 4,2 g/m² à 600-1 000 m. En 1972, la biomasse moyenne d'*Oreochromis alcalicus grahami* était estimée à 80 kg/ha et atteignait 425 kg/ha en 1973. En 1976, la biomasse moyenne s'est stabilisée à 300-400 kg/ha (VARESCHI, 1979).

Lacs de type fluvial

Dans ces lacs d'eau douce, la richesse de la faune ichthyologique reflète la richesse en espèces du bassin versant et des conditions écologiques qui sont offertes aux poissons. Celles-ci peuvent varier au cours de la saison ou d'une année à l'autre.

Un cas bien connu est celui du lac Tchad (voir p. 11 à 30) situé dans un vaste bassin sédimentaire au centre de l'Afrique. Le lac couvrait une superficie de 25 000 km² dans les années 1960, mais dans les années 1970, à la suite de quelques années consécutives de sécheresse, il n'occupait plus que 5 000 km² dans le bassin sud alimenté directement par le Chari (CARMOUZE *et al.*, 1983). L'écologie des peuplements de poissons a été étudiée entre 1966 et 1978, incluant une période de relative stabilité de 1966 à 1972, appelée « Tchad normal », et une période de sécheresse après 1972, appelée « Petit Tchad » (CARMOUZE *et al.*, 1983).

Durant la période « Tchad normal », la distribution des espèces dans le lac était fortement influencée par deux types de facteurs : la distance au système fluvial et le type de faciès aquatique (archipel ou eaux libres) (BÉNECH *et al.*, 1983 ; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). Dans la cuvette sud, la faune était la plus diversifiée avec trois espèces caractéristiques capturées exclusivement à proximité du delta du Chari sur la côte est du lac : *Ichthyborus besse*, *Siluranodon auritus* et *Polypterus senegalus*. *Tetraodon lineatus* était également commun dans cette zone ainsi que des juvéniles de *Schilbe uranoscopus* et *Hyperopisus bebe* qui n'étaient pas présents dans d'autres régions du lac. Dans la zone d'eaux libres, *Labeo coubie*, *Citharinops distichodoides* et *Synodontis clarias* étaient abondants, ainsi que des *Hemisynodontis membranaceus* de grande taille, mais il n'y avait pas d'espèces présentes exclusivement dans ce type de milieu. En revanche, plusieurs espèces présentes dans les milieux d'archipel adjacents étaient absentes des eaux libres : *Oreochromis niloticus*, *O. aureus*, *Sarotherodon galilaeus*, *Tilapia zillii*, *Alestes baremoze*, *A. dentex*, *Brycinus macrolepidotus*, *Marcusenius cyprinoides*, *Petrocephalus bane*, *Heterotis niloticus*.

Dans la cuvette nord, la faune s'appauvrit progressivement lorsqu'on s'éloigne du delta du Chari. Dans la partie nord, on constate l'absence des Mormyridae qui serait due à l'augmentation de la salinité. Mais *Schilbe uranoscopus* disparaît également alors que *Hydrocinus brevis* et *Brachysynodontis batensoda* deviennent rares.

La sécheresse du Sahel, qui débuta en 1972, a été à l'origine d'une baisse du niveau du lac et d'une réduction importante de sa superficie. Les conditions écologiques furent profondément modifiées lors de la phase d'assèchement (période

1972-1974), avec le passage d'un système de type lacustre à un système de type marécageux ou palustre en période dite « Petit Tchad ». Ce changement fut suivi en 1975 par l'assèchement complet de la cuvette nord du lac qui s'est ainsi trouvé limité à la seule cuvette sud alimentée par les crues du Chari.

Cette modification de l'hydrologie et la réduction de la surface lacustre ont eu diverses conséquences sur l'environnement aquatique et ont provoqué de sérieuses perturbations dans les peuplements ichthyologiques :

- la concentration des poissons s'est accrue dans un volume plus réduit, ce qui entraîne une augmentation de la compétition interspécifique et une plus grande vulnérabilité aux engins de pêche ;
- le paysage lacustre a été profondément modifié avec la diminution de la profondeur, d'où une quasi-disparition des eaux libres sans végétation et le développement de biotopes marécageux encombrés de macrophytes qui colonisent les hauts fonds ;
- en raison de la diminution de la profondeur, les orages et les coups de vent provoquent plus facilement la remise en suspension du sédiment, ce qui accroît la turbidité des eaux et réduit leur teneur en oxygène ; ces phénomènes de désoxygénation des eaux furent à l'origine de mortalités massives de poissons (BÉNECH *et al.*, 1976) ;
- l'exondation de hauts fonds a entraîné l'isolement de certaines parties du lac, empêchant les mouvements de poissons et l'arrivée des eaux de crue.

Durant la période d'assèchement, seules les espèces qui étaient adaptées aux nouvelles conditions écologiques offertes par un environnement de plus en plus marécageux furent à même de survivre. L'évolution des captures dans les pêches au filet maillant effectuées dans l'archipel sud-est du lac (tabl. XLV, fig. 135) illustre bien les changements intervenus en termes de présence des espèces.

Le niveau le plus bas est atteint en 1973 et l'archipel sud-est est isolé du reste du lac en avril 1973, suite à l'exondation de hauts fonds. Plusieurs espèces disparaissent de juillet à septembre, au moment des plus basses eaux et avant l'arrivée de la crue : *Hydrocynus forskalii*, *Citharinus citharus*, *Hemisynodontis membranaceus*, *Lates niloticus*, *Alestes dentex* et *Labeo senegalensis*. Les orages de juin-juillet, en créant des conditions anoxiques par remise en suspension du sédiment, ont probablement joué un rôle dans la disparition de ces espèces. Mais la baisse du niveau a également compromis la libre circulation des poissons et limité les échanges entre l'archipel et le reste du lac.

La crue de 1974 a permis une remise en eau à peu près normale de la cuvette sud. Cependant, avant d'arriver dans l'archipel sud-est, cette eau de crue a submergé une grande quantité de plantes en décomposition, ce qui a suscité un déficit en oxygène persistant au moins pendant trois mois. La plupart des espèces communes qui avaient survécu jusque-là ont alors disparu en raison des conditions hypoxiques : *Labeo senegalensis*, *Schilbe mystus*, *Lates niloticus*, *Polypterus bichir*, *Synodontis clarias*, *Marcusenius cyprinoides*, *Hyperopisus bebe*, *Petrocephalus bane*, *Pollimyrus isidori*. Les Mochokidae, qui constituaient 45 % des captures un mois avant, disparaissent en quelques jours et le nombre d'espèces décroît brutalement dans les captures expérimentales au filet maillant, de 23 en septembre à 8 en octobre. En décembre 1974, on ne trouvait plus que des espèces ayant des organes accessoires de respiration (tabl. XLV),

Les poissons des eaux continentales africaines

telles que *Polypterus senegalus*, *Brienomyrus niger* et *Gymnarchus niloticus*, ainsi que quelques individus d'autres espèces ayant une bonne résistance à l'hypoxie : *Distichodus rostratus*, *Oreochromis niloticus*, *Brachysynodontis batensoda* (BÉNECH et LEK, 1981).

TABLEAU XLV

Changements dans la composition en espèces des peuplements ichtyologiques de l'archipel sud-est du lac Tchad au cours d'une période de régression du lac (d'après BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989).

M : poissons effectuant de grands déplacements migratoires ; R : respiration aérienne.

	Espèces	1971		1972		1973		1974		1975	1976	1977
		J-J	A-D	J-J	A-D	J-J	A-D	J-S	O-D			
M	<i>Mormyrus rume</i>	●	●	●	●	●	●					
	<i>Mormyrops anguilloides</i>	●	●	●	●	●						
	<i>Hippopotamyrus</i> sp.	●	●	●	●	●	●					
	<i>Bagrus bajad</i>	●	●	●	●	●	●					
	<i>Chrysichthys auratus</i>	●	●	●	●	●						
	<i>Labeo coubie</i>	●	●	●		●						
	<i>Brycinus macrolepidotus</i>	●	●	●		●						
M	<i>Hydrocynus brevis</i>	●	●	●	●	●		●				
	<i>Hydrocynus forskalii</i>	●	●	●	●	●	●					
M	<i>Citharinus citharus</i>	●	●	●	●	●						
M	<i>Hemisynodontis membranaceus</i>	●	●	●	●	●	●					
	<i>Lates niloticus</i>	●	●	●	●	●		●				
M	<i>Hyperopisus bebe</i>	●	●	●	●	●	●	●				
M	<i>Marcusenius cyprinoides</i>	●	●	●	●	●	●	●				
M	<i>Petrocephalus bane</i>	●	●	●	●	●	●	●				
M	<i>Pollimyrus isidori</i>	●	●	●	●	●	●	●				
M	<i>Labeo senegalensis</i>	●	●	●	●	●	●	●				
M	<i>Schilbe mystus</i>	●	●	●	●	●	●	●				
	<i>Synodontis clarias</i>	●	●	●	●	●	●	●				
MR	<i>Polypterus bichir</i>	●	●	●	●	●	●	●				
R	<i>Polypterus endlicheri</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●		
	<i>Auchenoglanis</i> spp.	●	●	●	●	●	●	●		●		
M	<i>Schilbe uranoscopus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●	
M	<i>Brachysynodontis batensoda</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	
	<i>Synodontis frontosus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●	
M	<i>Synodontis schall</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●	●
M	<i>Alestes dentex</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●	●
M	<i>Alestes baremoze</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●	●
	<i>Brycinus nurse</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
M	<i>Distichodus rostratus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●	●
R	<i>Gymnarchus niloticus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●	●
R	<i>Clarias</i> spp.	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
	<i>Tilapia zillii</i>		●	●	●	●	●	●		●	●	●
	<i>Sarotherodon galilaeus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●	●
	<i>Oreochromis niloticus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
	<i>Oreochromis aureus</i>		●	●	●	●	●	●		●	●	●
R	<i>Polypterus senegalus</i>			●	●	●	●	●	●	●	●	●
	<i>Schilbe intermedius</i>			●		●	●	●		●	●	●
R	<i>Heterotis niloticus</i>	●				●	●	●		●	●	●
R	<i>Brienomyrus niger</i>	●				●	●	●	●	●	●	●
	<i>Siluranodon auritus</i>					●	●	●		●	●	●

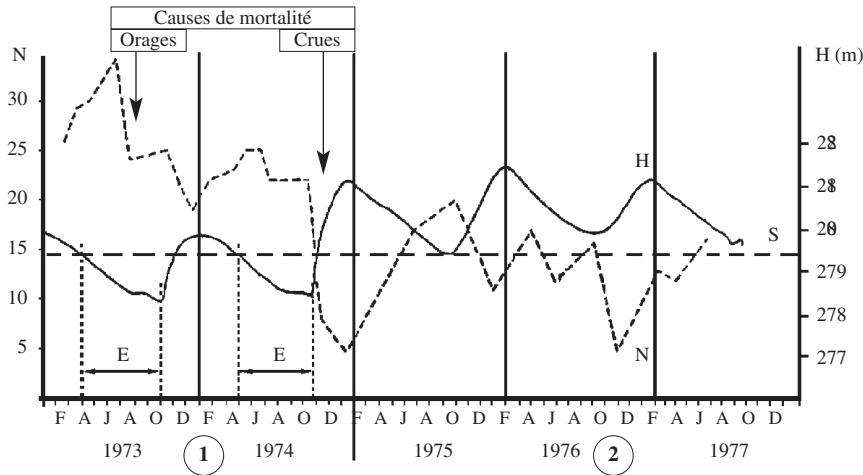


FIGURE 135
Variations du niveau de l'eau (H) et du nombre d'espèces (N) capturées par une batterie de filets maillants dans l'archipel sud-est du lac Tchad (d'après BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989).
E : période d'exondation de la zone de hauts fonds (îlots bancs) ;
S : niveau auquel les hauts fonds (îlots bancs) sont exondés.

La persistance d'une communication avec la cuvette sud en 1975 a permis la recolonisation par quelques espèces : *Sarotherodon galilaeus*, *Oreochromis* spp., *Schilbe mystus*, *Siluranodon auritus*, *Distichodus rostratus*, ainsi que des espèces pélagiques telles que *Alestes baremoze* et *Alestes dentex* qui recolonisent rapidement l'archipel. Le peuplement durant la période 1975-1977 demeure stable, malgré la disparition de trois espèces qui avaient survécu jusque-là : *Schilbe uranoscopus*, *Brachysynodontis batensoda*, *Synodontis frontosus*. On compte moins de 20 espèces après 1975, contre 34 en 1973. La richesse spécifique de l'archipel sud-est présente un cycle saisonnier, avec une diminution brutale à l'arrivée de la crue, suivie d'un accroissement jusqu'à la fin de l'été suivant.

Malgré la rapidité des changements du milieu, le peuplement ichthyologique s'est adapté à la succession des différents faciès lacustres, ce qui s'est traduit par l'apparition et la disparition d'espèces en fonction des conditions écologiques. La prévalence de conditions hypoxiques à certaines époques a favorisé les espèces possédant des adaptations respiratoires, et la crue annuelle, en rétablissant les communications avec la cuvette sud, a permis la recolonisation par le stock fluvio-lacustre qui a joué en quelque sorte un rôle de zone refuge.

Dans les eaux libres de la cuvette sud, la communication avec le Chari n'a pas été interrompue et, après 1974, le milieu a repris un faciès lacustre avec des zones d'eau libre entourées d'épaisses ceintures de végétation.

La cuvette nord a évolué différemment. À la mi-1973, elle a été isolée des crues du Chari par l'exondation d'une zone de hauts fonds appelée Grande barrière. Seuls les apports en eau provenant de la rivière Yobé qui se jette dans le nord du lac compensaient partiellement les pertes par évaporation, mais dès novembre 1975 la cuvette nord du lac s'est asséchée. La concentration de poissons durant cette période a attiré de nombreux pêcheurs et *Heterotis niloticus*, *Hydrocynus brevis*, *Citharinus citharus*, *Mormyrus rume*, *Pollimyrus isidori* et *Tetraodon lineatus* ont progressivement disparu dans la seconde moitié de

l'année 1974. Des mortalités massives dues aux orages ont également été observées (BÉNECH *et al.*, 1976). L'abondance d'espèces comme *Polypterus senegalus* s'est accrue dans les pêches, ainsi que celle de *Sarotherodon galilaeus*, *Oreochromis aureus* et *O. niloticus*. Après 1975, la cuvette nord a été partiellement inondée chaque année et un peuplement palustre comprenant de nombreux Clariidae a colonisé cette zone marécageuse.

Ces fluctuations du milieu et des peuplements ichtyologiques expliquent pourquoi il n'y a pas d'espèces endémiques dans le lac Tchad, toutes les espèces présentes étant également observées dans le Chari. On a même suggéré que le lac Tchad n'était qu'une simple extension du système fluvial dont les espèces peuvent recoloniser le lac après des périodes d'assèchement.

Le lac Chilwa, au sud-est du lac Malawi, est un autre exemple de lac endoréique présentant des fluctuations importantes de superficie. Il est formé principalement d'une vaste zone d'eau libre entourée de grandes zones marécageuses où les *Typha domingensis* dominent. À l'inverse du lac Tchad, le lac Chilwa n'est alimenté que par des petits tributaires mais il a connu également des périodes d'assèchement. En 1968, par exemple, on a enregistré le niveau le plus bas depuis 1920 et le lac s'est presque entièrement asséché (KALK *et al.*, 1979). Ces variations de niveau se sont accompagnées de modifications de la salinité, avec des valeurs élevées (16 720 μ S) en 1968.

Environ 30 espèces sont connues du bassin du lac Chilwa, mais beaucoup n'ont été observées que dans les cours d'eau tributaires. En période de hautes eaux, trois espèces seulement constituent l'essentiel de la pêche : *Clarias gariepinus*, *Barbus paludinosus*, *Oreochromis shiranus chilwae*. En saison sèche, et durant les périodes de basses eaux, ces espèces migrent vers les mares voisines où elles trouvent des eaux moins salées et moins turbides. Elles recolonisent le lac à la montée des eaux. Les marais et les tributaires sont habités quant à eux par une faune plus riche qui colonise à l'occasion les eaux libres au moment des crues : *Petrocephalus catostoma*, *Marcusenius macrolepidotus*, *Brycinus imberi*, *Labeo cylindricus*, *Barbus trimaculatus*, *Tilapia rendalli*, *Pseudocrenilabrus philander*, etc. (KIRK, 1967 ; FURSE *et al.*, 1979).

Le lac Baringo, dans la Rift Valley au Kenya, est également de type endoréique, alimenté par deux petites rivières. La faune ichtyologique est pauvre, composée essentiellement d'un Cichlidae (*Oreochromis niloticus*), d'un Clariidae (*Clarias mossambicus*) et de deux Cyprinidae (*Barbus gregori* et *Labeo cylindricus*) (WORTHINGTON et RICARDO, 1936).

La faune ichtyologique du lac Naivasha est presque exclusivement composée d'espèces introduites : *Micropterus salmoides* a été introduit en 1925, *Oreochromis leucostictus* et *Tilapia zillii* en 1956. *O. leucostictus* vit de préférence dans les herbiers à *Papyrus*, ainsi que *M. salmoides*. En revanche, *T. zillii* préfère les herbiers à *Nymphaea* et se nourrit de macrophytes. L'espèce endémique du lac, *Aplocheilichthys antinorii*, encore signalée en 1962, a disparu probablement à cause de la prédation par *Micropterus* (ELDER *et al.*, 1971).

Le lac Turkana est actuellement un lac endoréique alimenté par la rivière Omo, aux eaux légèrement salées dont la conductivité atteint 3 500 μ S (KOLDING, 1992). Il n'est pas à proprement parler un lac peu profond, mais la profondeur

moyenne est faible pour une grande partie de sa superficie, et le lac n'est pas stratifié. Dans le passé, il a été en communication avec le bassin du Nil, ce qui explique que l'essentiel de sa faune ichtyologique soit à affinité nilotique.

Sur 48 espèces de poissons connues du bassin, 36 sont rencontrées régulièrement dans le lac et 12 ont une distribution limitée au delta de la rivière Omo (HOPSON, 1982 ; LÉVÊQUE *et al.*, 1991). Quelques espèces, telles que *Lates niloticus*, *Synodontis schall*, *Barbus bynni bynni*, *Neobola stellae*, ont une distribution assez vaste, mais la plupart des autres sont limitées à des habitats particuliers. Trois types de peuplements ont été identifiés dans le lac lui-même :

► le peuplement littoral, limité à une ceinture comprise entre le bord du lac et une profondeur de 4 m, où l'on trouve surtout *Oreochromis niloticus* et *Clarias gariepinus*, ainsi que *Tilapia zillii* et *Raiamas senegalensis* sur les fonds rocheux, ou *Sarotherodon galilaeus*, *Brycinus nurse*, *Micralestes acutidens* et *Chelaethiops bibie* sur les fonds meubles ;

► le peuplement démersal, comprenant des poissons benthiques vivant près des berges entre 4 et 10-15 m de profondeur ; les espèces caractéristiques sont *Labeo horie*, *Citharinus citharus*, *Distichodus niloticus* et *Bagrus docmak* ; dans les zones plus profondes, on rencontre *Bagrus bajad*, *Barbus turkanae* et *Haplochromis macconnelli* qui vivent à proximité du fond ;

► le peuplement pélagique, comprenant des espèces telles que *Hydrocynus forskalii* et *Alestes baremoze* plus abondantes dans les couches superficielles, ainsi que *Brycinus minutus*, *B. ferox*, *Lates longispinis* et *Schilbe uranoscopus* en pleine eau.

Une grande proportion des espèces effectue des migrations saisonnières dans la rivière Omo pour se reproduire. Parmi les espèces se reproduisant dans le lac, certaines ont des œufs démersaux (*Bagrus* spp.) ou des œufs pélagiques (*Lates* spp. et *Brycinus* spp.), alors que les autres espèces fournissent des soins parentaux (*Oreochromis*, *Sarotherodon*, *Haplochromis*, *Tilapia*, *Heterotis*).

Des pêches expérimentales réalisées en 1986-1987 ont été comparées aux résultats obtenus lors de campagnes menées en 1972-1975 (BAYLEY, 1977 ; HOPSON, 1982). Il n'y avait pas de modifications importantes en ce qui concerne les peuplements démersaux, alors que, pour les peuplements pélagiques, les populations d'*Hydrocynus forskalii*, d'*Alestes baremoze* et de *Schilbe uranoscopus* ont décliné d'environ 70 % par rapport aux résultats de 1972-1975 (KOLDING, 1992). Il semble que le peuplement pélagique, dont la production est basée sur l'utilisation du zooplancton, ait été le plus sensible à la baisse du niveau du lac depuis une dizaine d'années.

Lacs de type ouvert

Dans les lacs de type ouvert, la communication est permanente ou saisonnière avec une rivière. Ils font l'objet d'une recolonisation périodique par les espèces fluviales et la richesse spécifique est donc en général assez élevée.

Le lac George (Ouganda), qui a une profondeur moyenne de 2,4 m, a fait l'objet de nombreuses études limnologiques. L'essentiel des eaux provient du Ruwenzori et il possède un émissaire, la rivière Kazinga, qui se jette dans le lac Édouard (VINER et SMITH, 1973). Ce dernier est lui-même en communication avec le lac

Albert par la rivière Semliki. Le bassin hydrographique du lac George a été isolé de celui du lac Victoria par des mouvements tectoniques.

Le lac George sous sa forme actuelle est relativement jeune, soit environ 4 000 ans. Sa formation a eu lieu après une période d'activité volcanique survenue il y a 8 000 à 10 000 ans et qui fut fatale à de nombreuses espèces de poissons habitant le lac Édouard (BEADLE, 1981). La présence de chutes et de rapides difficilement franchissables a apparemment empêché une réinvasion depuis le lac Albert, et la faune actuelle a pour origine la faune des petites rivières tributaires du lac ainsi que celle du lac Édouard lui-même.

Deux groupes de poissons ont été identifiés en fonction de leur distribution dans le lac (GWAHABA, 1975). Le premier groupe comprend les espèces capturées près des berges et au large : *Protopterus aethiopicus*, *Haplochromis nigripinnis*, *H. pappenheimi*, *H. angustifrons*, *Aplocheilichthys eduardensis*. Pour certaines espèces telles que *Bagrus docmak*, *Clarias gariepinus*, *Haplochromis squamipinnis*, *Oreochromis niloticus* et *O. leucostictus*, un gradient d'abondance décroissant des berges vers le large a été observé. C'est en réalité l'abondance des formes juvéniles à proximité des berges qui peut expliquer ce gradient.

Le second groupe comprend 15 espèces capturées seulement près des berges : *Astatoreochromis alluaudi*, *Barbus kersteni*, *B. neglectus*, *Ctenopoma muriei*, *Marcusenius nigricans* et plusieurs espèces d'*Haplochromis*. Il est possible que ce type de distribution soit lié à des exigences en nourriture. Ainsi, *Haplochromis aeneocolor* se nourrit principalement de débris de macrophytes et *H. limax*, qui se nourrit de périphyton, se maintient près de la végétation émergente, telle *Vossia cuspidata*. *H. mylodon* consomme le gastéropode *Melanoides tuberculata*, *H. taurinus* se nourrit d'œufs et d'embryons, et *H. petronius* se cantonne aux substrats rocheux côtiers.

Trois espèces, *Oreochromis niloticus*, *Haplochromis nigripinnis* et *Haplochromis angustifrons*, constituent près de 80 % de la biomasse en poissons (GWAHABA, 1975). Les deux premières espèces (60 % de la biomasse) sont herbivores et consomment des cyanobactéries. Il y a un gradient marqué de la distribution de la biomasse qui atteint jusqu'à 900 kg/ha près des berges et seulement 60 kg/ha au centre du lac, la moyenne pour l'ensemble du lac étant de 290 kg/ha.

Plusieurs lacs de la Rift Valley éthiopienne (lacs Galla) sont des lacs peu profonds qui ont un peuplement ichtyologique relativement pauvre (RIEDEL, 1962). Ainsi, dans le lac Ziway, on ne trouve que quelques espèces de Cyprinidae et un Cichlidae (*Oreochromis niloticus*). Le lac Abiyata et le lac Awasa situés plus au sud sont également pauvres, alors que dans les lacs Abaya et Shamo, encore plus méridionaux, la diversité en espèces est plus importante. On compte ainsi 28 espèces appartenant à différentes familles dans le lac Awasa (tabl. XLVI).

La faune des lacs éthiopiens est une faune nilotique appauvrie. Pendant les périodes humides du Quaternaire, les lacs Ziway et Abiyata, ainsi que les lacs plus profonds Langano et Shala, formaient un lac unique, le lac Ziway-Shala, qui se déversait vers le nord dans la rivière Awash et vers le lac Ahbé en Afar.

Le lac Tumba est situé dans la région centrale du bassin du Congo. Il est en liaison constante avec le fleuve par le chenal d'Irebu au nord. Les poissons ont fait l'objet d'études par MATTHES (1964). La faune est diversifiée (120 espèces),

en raison des liaisons permanentes avec le fleuve, mais également du fait de la diversité des biotopes offerts par les berges du lac. Dans les eaux libres, on trouve des bancs parfois importants de poissons planctophages (*Barbus*, *Clupeopetersius*, *Microthrissa*) ainsi que des prédateurs comme *Odaxothrissa losera*, *Mormyrops anguilloides*, *Hydrocynus*, etc. Un groupe de prédateurs mangeurs de nageoires (*Belanophago*, *Phago*, *Eugnathichthys*) est particulièrement bien représenté dans le lac Tumba.

L'hydrologie du lac Liambezi (Namibie) est complexe. Il reçoit de l'eau de différentes sources dont le Zambèze qui parfois se déverse vers le sud (SEAMAN *et al.*, 1978). L'effluent du lac vers la rivière Chobe est intermittent et dépend du niveau du lac. La profondeur est inférieure à 5 m et pratiquement constante sur toute l'étendue des eaux libres (100 km²) qui sont entourées d'une vaste zone marécageuse (200 km²). Environ 43 espèces, dont 15 Cichlidae, ont été capturées dans le lac lui-même, toutes étant présentes également dans le haut Zambèze où 73 espèces de poissons ont été identifiées (VAN DER WAAL et SKELTON, 1984). Dans la rivière Chobe et ses plaines d'inondation, 56 espèces sont connues, elles aussi présentes dans le Zambèze. La plupart des poissons observés dans le lac et les marécages sont des espèces palustres, dont certaines sont très tolérantes à l'anoxie et peuvent habiter des milieux complètement recouverts par *Salvinia molesta*, une plante flottante introduite.

TABLEAU XLVI

Composition
de la faune
ichtyologique
dans quelques lacs
peu profonds
d'Afrique tropicale.

Lacs	Nombre d'espèces	Mormyridae	Alestidae	Cyprinidae	Claridae	Mochokidae	Cyprinodont.	Cichlidae	Schilbeidae	Polypteridae	Lates	Citharinidae	Bagridae/Clarotidae	Autres	Source
Lacs salés															
Magadi	1							1							COE, 1969
Nakuru	1							1							COE, 1969
Natron	1							1							COE, 1969
Lacs endoréiques															
Tchad	137	16	12	27	5	14	7	11	6	3	1	15	7		BLACHE <i>et al.</i> , 1964
Ngami	48	5	3	10	2	4	3	15	1			2	1	2	SKELTON <i>et al.</i> , 198
Chilwa	31	3	2	12	2	1		5					1	5	FURSE <i>et al.</i> , 1979
Turkana	49	3	9	2	2	3	7	7	1	2	2	2	4	5	HOPSON, 198
Baringo	4			2	1			1							WORTHINGTON et RICARDO, 1936
Lacs ouverts															
Awasa	3			1	1			1							GASSE, 198
Ziway	8			7				1							GASSE, 198
Abaya	28	3	1	13	2	4		2	1		1		1		GASSE, 198
Tana	20			16	3			1							GASSE, 198
Mweru	114	16	10	32	11	9		16	3			3	3		DE KIMPE, 1964
Albert	41	3	6	8	2	2		6	2		2	3	3	4	HULOT, 1956
Ihema	34	7	3	8	2	1	1	10	1					1	PLISNIER <i>et al.</i> , 198
George	30	2		3	1			21					1	4	GWAHABA, 1975
Tumba	86	23	16	4	11	3	5	9	3	3	1	14	9	?	MATTHES, 1964
Liambezi	43	3	3	10	3	4	2	15	1					2	VAN DER WAAL, 198

Conclusion

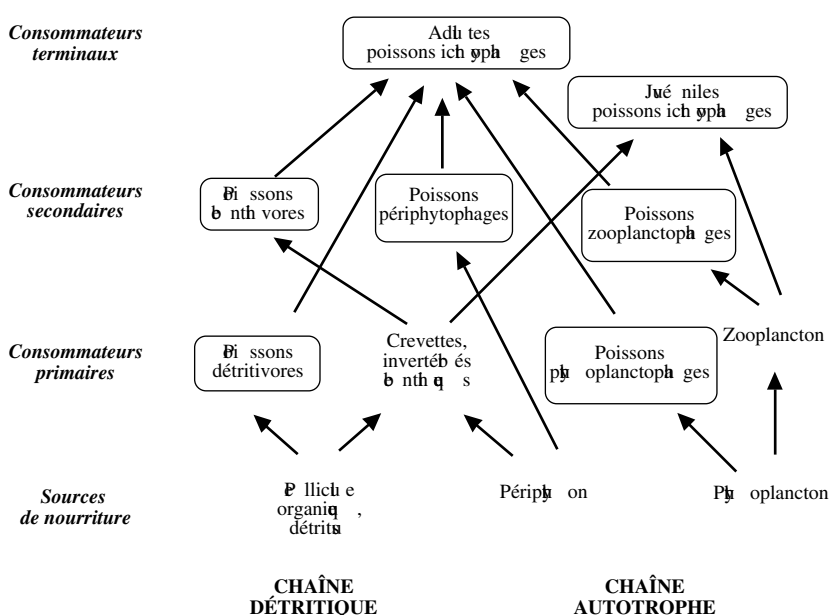
Les lacs d'eau salée alimentés par les nappes phréatiques ont un peuplement très pauvre, constitué essentiellement par un Cichlidae adapté à ces milieux extrêmes en Afrique de l'Est. Beaucoup de ces lacs salés n'hébergent aucune espèce de poisson, comme c'est le cas pour les nombreux lacs salés de la région du Kanem au nord du lac Tchad.

Le peuplement ichthyologique des lacs peu profonds d'eau douce dépend étroitement de celui des fleuves auxquels ils sont associés. La situation biogéographique, la surface du bassin versant (voir p. 75) ainsi que son histoire climatique et géologique (voir p. 59) déterminent les potentialités de peuplement des lacs. Le taux d'endémisme est en général faible. Ainsi, le lac Tchad, malgré son nombre élevé d'espèces, n'abrite aucune espèce endémique. Parmi les exceptions, le lac George héberge 16 espèces endémiques d'*Haplochromis*, soit environ la moitié des espèces présentes.

En raison de leur faible profondeur, les lacs peu profonds sont soumis à des variations importantes de surface en fonction des fluctuations des apports en eau, eux-mêmes dépendant des variations climatiques. En période de déficit hydrique, ces fluctuations sélectionnent des espèces adaptées aux conditions palustres, tolérant une mauvaise oxygénation des eaux et des périodes plus ou moins prolongées d'anoxie (voir p. 217). En période de bonne alimentation en eau, au contraire, la surface s'étend, la profondeur s'accroît, et un système pélagique peut s'installer. Ce dernier reste toutefois fortement influencé par la zone littorale et le système benthique, que ce soit par les sources de nourriture ou par les interactions biogéochimiques. En raison de la faible profondeur,

FIGURE 136

Représentation schématique des principales composantes d'un réseau trophique dans un lac peu profond riche en espèces de poissons.



des perturbations importantes peuvent néanmoins survenir, telles que celles liées aux tornades qui entraînent une remise en suspension des sédiments et parfois des mortalités massives de poissons (voir p. 277).

Les lacs peu profonds comme le lac Tchad, le lac Chilwa ou le lac Ngami sont très dépendants des apports en eau, ce qui les rend particulièrement vulnérables aux impacts des activités humaines. En particulier, les prélèvements d'eau qui ont lieu dans leurs tributaires déséquilibrent les bilans hydriques et la tendance est actuellement à une réduction de la surface en eau de ces lacs.

Le fait que les lacs peu profonds constituent en quelque sorte de vastes zones littorales est un facteur favorable à une grande productivité de ces milieux où la pêche est en général active. Dans les lacs riches en espèces comme le lac Tchad ou le lac Mweru, les réseaux trophiques s'organisent autour de deux chaînes : la chaîne détritique et la chaîne autotrophe (fig. 136). Il en résulte un réseau très complexe d'interactions entre les différentes espèces de poissons, sachant que les juvéniles de certaines espèces viennent concurrencer les adultes d'autres espèces pour les mêmes ressources trophiques. En réalité, cependant, beaucoup d'espèces ont des régimes opportunistes et sont susceptibles de s'adapter aux ressources trophiques disponibles.

Il faut se souvenir que les lacs peu profonds ne sont pas des milieux clos mais qu'il y a des échanges importants avec le milieu terrestre qui les entoure. Il existe ainsi de nombreuses retombées d'organismes morts ou vivants et de détritiques d'origine terrestre dans les lacs peu profonds. On a ainsi prélevé dans les zones d'eau libre, à quelques dizaines de kilomètres des côtes du lac Tchad, des estomacs de *Schilbe mystus* remplis d'Orthoptères (LAUZANNE, 1976).

Les peuplements des estuaires et des lagunes



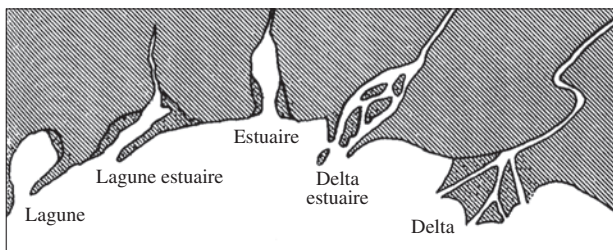
Les estuaires et les lagunes, auxquels on peut adjoindre les mangroves et les marais maritimes, occupent une surface considérable le long du littoral du continent africain. Le plus souvent fortement influencés par le milieu marin, tant sur le plan de leur structure physique que sur celui de leur fonctionnement bio-écologique, les milieux estuariens et lagunaires (MEL) sont néanmoins généralement rattachés au domaine continental. En fait, la diversité des situations rencontrées rend délicate, et sans doute vaine, toute tentative de classement dans l'un ou l'autre de ces deux domaines et la dénomination « milieux d'interface » convient parfaitement pour évoquer leur nature et leur fonctionnement écologique.

Introduction

DUFOUR *et al.* (1994) soulignent que la multiplicité des définitions proposées pour traduire le concept de « lagune » met en évidence le fait qu'il n'existe pas de critères universellement acceptés pour les différencier des baies, des estuaires, des marais côtiers et d'autres parties du paysage littoral (MEE, 1978). Selon le schéma proposé par DAVIES (1973), il existe un continuum au sein des milieux estuariens au sens large (fig. 137). À une extrémité du spectre se trouvent les lagunes d'origine marine (action des vagues), abritées derrière un cordon sédimentaire formé de particules de taille relativement importante (sable). À l'extrémité opposée se trouvent les deltas, résultant de l'action des fleuves plutôt que de l'activité marine, et caractérisés par la petite taille des particules sédimentaires (vase). Entre les deux existent différents types de milieu qui présentent un mélange et une gradation des deux types extrêmes d'environnement côtier. De très nombreux types de milieux estuariens et lagunaires ont

FIGURE 137

Représentation schématique du continuum des lagunes aux deltas (modifié d'après DAVIES, 1973).



été proposés, chacun privilégiant une approche particulière : géologique, morphologique, hydrodynamique, physico-chimique (qualité des eaux et notamment leur taux de salinité), bio-écologique.

Une typologie des MEL ne peut donc prétendre être exhaustive ni polyvalente. À titre d'exemple d'approche morphologique et hydrodynamique, nous mentionnerons la classification de LANKFORD (1977), qui privilégie la dynamique de la formation, avec des sous-classes rendant compte en partie de la plus ou moins grande ouverture sur le milieu marin (fig. 138), et celle de NICHOLS et ALLEN (1981), lesquels distinguent deux facteurs dynamiques principaux qui conditionnent aussi bien l'évolution que le fonctionnement des lagunes (fig. 139) :

- l'effet des courants de marée et de décharge continentale ;
- l'effet des vagues et du courant côtier.

En fonction de l'influence dominante respective de chacun de ces deux facteurs, on peut classer les lagunes selon quatre types principaux (NICHOLS et ALLEN, 1981) (fig. 139).

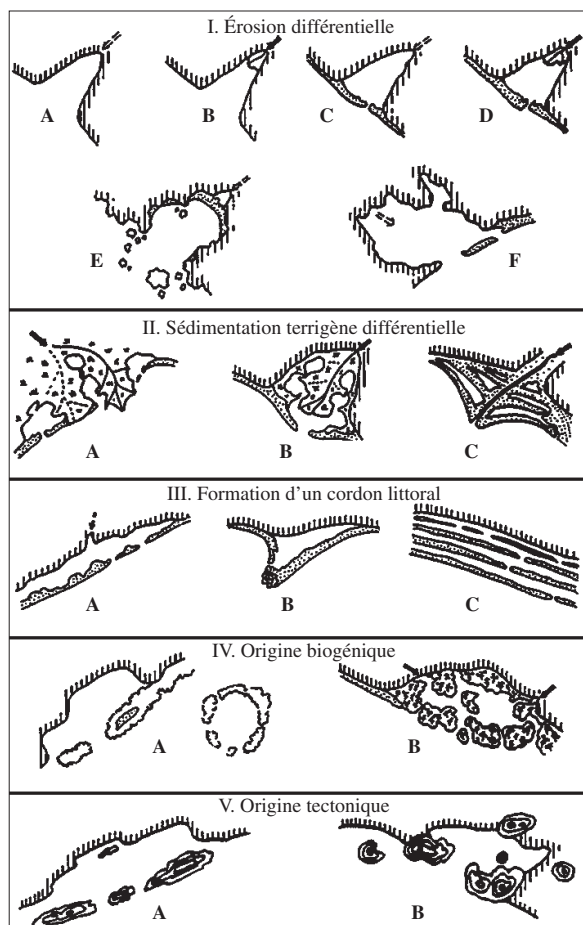
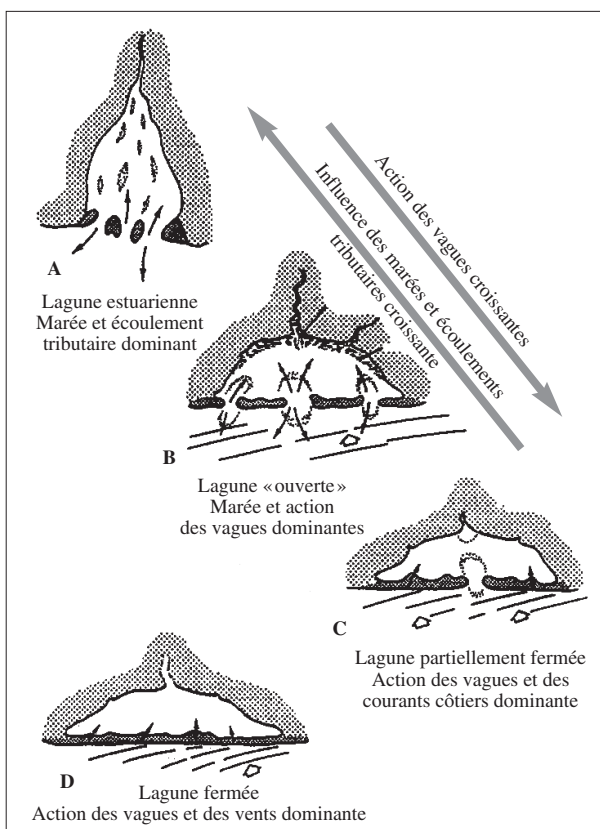


FIGURE 138

Les différents types de lagunes en fonction du processus de formation (d'après LANKFORD, 1977).

FIGURE 139

Quatre types
lagunaires
en fonction de
l'importance des
facteurs dynamiques
et énergétiques
(d'après NICHOLS et
ALLEN, 1981).



Pour différentes raisons qui tiennent essentiellement à leur apparente complexité (ne serait-ce que par le mélange de faunes d'origine multiple), mais aussi à la difficulté de définition et de délimitation spatio-temporelle de ces milieux fluctuants, l'étude de ces écosystèmes en tant que tels est relativement récente, notamment en zone intertropicale. Aussi l'information disponible est-elle encore fragmentaire et souvent éparse. Cependant, les MEL sont, depuis quelques années, l'objet d'un intérêt scientifique croissant lié, en grande partie, au développement des multiples activités humaines dont ils sont le siège : pêche, aquaculture, tourisme, aménagements urbains et portuaires. De plus, leurs dimensions généralement réduites (par rapport aux étendues océaniques et aux grands bassins fluviaux), l'intensité des gradients physiques et biologiques, la diversité et l'ampleur des variations hydroclimatiques en font des sites privilégiés pour l'application des méthodes et théories de l'écologie.

L'ichtyologie, en raison de ses applications halieutiques et aquacoles, a été l'un des domaines les plus fréquemment abordés.

Deux grandes régions, l'Afrique de l'Ouest et l'Afrique du Sud (on parle parfois de sous-continent), particulièrement riches en MEL, ont fait l'objet d'études ichtyologiques approfondies et fourniront l'essentiel des informations et des éléments bibliographiques évoqués dans ce chapitre (fig. 140 et 141). On peut

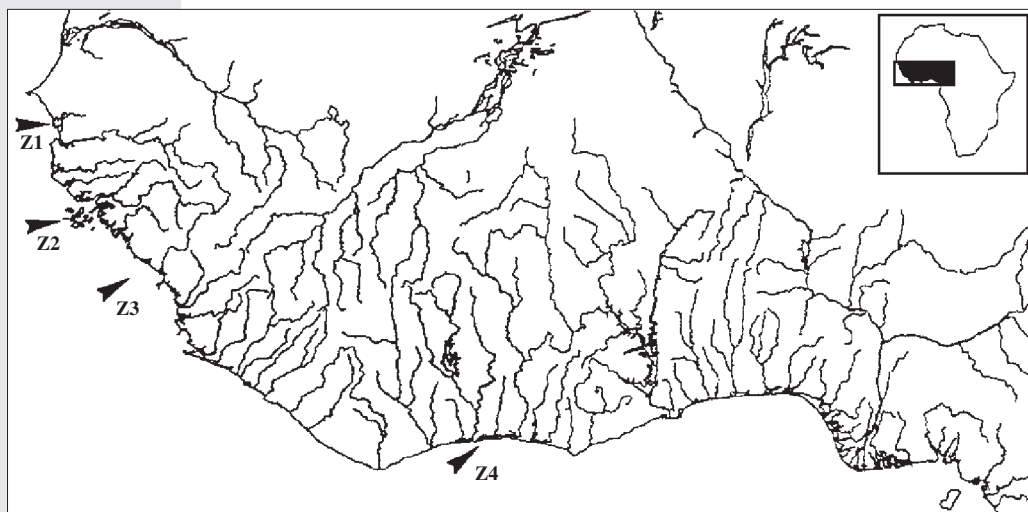
remarquer, dans les deux cas, que la démarche et la logique scientifique ont été sensiblement les mêmes. Dans un premier temps, les recherches ont surtout porté sur l'inventaire systématique et la taxinomie des espèces et ont parfois permis une approche biogéographique. En même temps se sont développées des études sur la biologie et l'écologie des principales espèces. Ensuite ont été menées des recherches de type synécologique visant à décrire et parfois expliquer le fonctionnement écologique des communautés d'écosystèmes particuliers : lagune Ébrié, Casamance, lac Togo, Sine Saloum, estuaire de la Fatale pour l'Afrique de l'Ouest, St Lucia System, Lake Nhlangwe (Kosi System), Poelela Lagoon pour l'Afrique australe. L'acquisition de cet ensemble de connaissances, auxquelles il sera largement fait appel et référence dans ce chapitre, autorise maintenant une double approche comparative. Géographique tout d'abord, par l'analyse comparée des caractéristiques faunistiques et fonctionnelles de plusieurs systèmes, mais aussi diachronique, permettant de suivre et de comprendre l'évolution d'un système estuarien soumis à des modifications importantes (d'ordre climatique notamment) auxquelles il est parfois possible de relier des changements dans la composition et la structure des peuplements. Nous tenterons dans ce chapitre de fournir les éléments permettant de comprendre ce qu'est une espèce estuarienne, quelle peut être son origine, mais aussi comment s'élaborent et s'organisent les communautés ichtyologiques et quels sont les facteurs (biotiques ou physiques) essentiels qui influent sur leur structuration. Nous examinerons les stratégies vitales mises en œuvre par les espèces pour tirer le meilleur parti de ces milieux réputés stressants et inhospitaliers. Certaines grandes questions d'actualité au sujet des MEL seront abordées, notamment le débat concernant leur biodiversité (y est-elle élevée ou non ?) et la question essentielle (car il y va parfois de leur survie) du rôle écologique et économique de ces milieux. Enfin seront évoquées pour conclure les notions de fragilité et de robustesse de ces milieux et les menaces qui pèsent sur eux.

Caractéristiques générales des peuplements

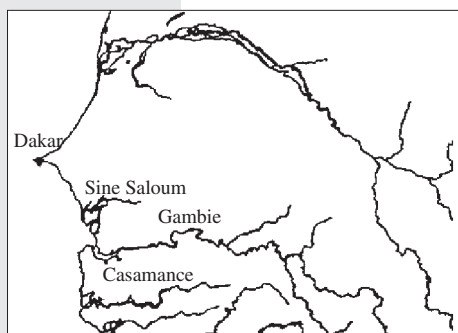
Par définition, les MEL sont situés à l'interface des domaines continental et marin. Tout comme le milieu physique, la faune et la flore de ces milieux sont influencées par les systèmes adjacents selon un équilibre variable suivant les situations. La question se pose alors de savoir si les assemblages faunistiques qui occupent ces espaces mal définis présentent un certain degré de structuration et répondent à certaines règles générales d'organisation, ou si, au contraire, ils sont constitués de simples agrégats, plus ou moins aléatoires, de poissons opportunistes originaires soit du plateau continental voisin, soit des tributaires continentaux.

Les milieux estuariens et lagunaires : forte biodiversité ou milieux paucispécifiques ?

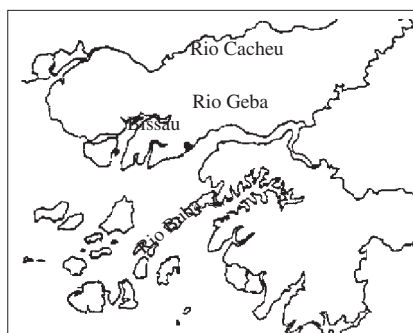
Selon les auteurs, les MEL sont présentés comme des environnements pauvres en espèces (REMANE et SCHLIEPER, 1971 ; KIENER, 1978 ; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985) ou comme des écosystèmes riches en espèces (ALBARET, 1994 ; ALBARET



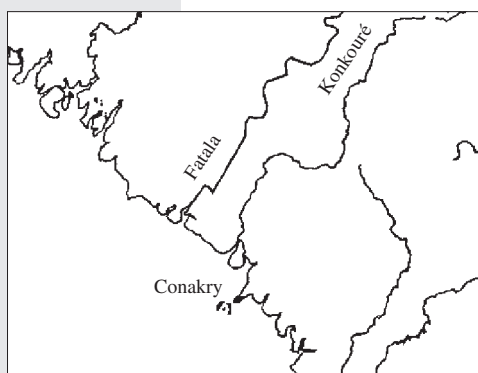
Afrique de l'Ouest



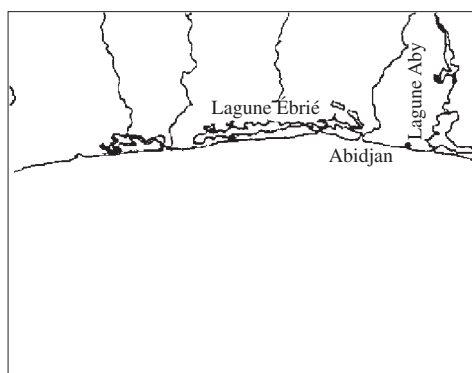
Zone 1 (Sénégal)



Zone 2 (Guinée-Bissau)



Zone 3 (Guinée)



Zone 4 (Côte d'Ivoire)

◀ FIGURE 140

Localisation de quelques-uns des principaux milieux estuariens et lagunaires étudiés en Afrique de l'Ouest (d'après DIOUF, 1996).

et DIOUF, 1994 ; BARAN, 1995). La principale cause de cette divergence est le manque de consensus sur la définition de l'ichtyofaune des estuaires lors des recensements d'espèces (qu'est-ce qu'une espèce estuarienne, quelles sont les limites de l'estuaire, que compter ?). Dans le premier cas ne sont généralement prises en compte que les espèces qui accomplissent la totalité de leur cycle vital dans les estuaires et les lagunes, les espèces exclusivement inféodées aux milieux saumâtres. Les espèces d'origine marine ou continentale qui fréquentent temporairement les MEL, ou encore celles susceptibles d'accomplir indifféremment leur cycle biologique dans un environnement estuarien ou en dehors de cet environnement, sont exclues des inventaires. Or, pour certaines de ces espèces, les lagunes et les estuaires remplissent une fonction (rôle de « nursery ») extrêmement importante et parfois indispensable à l'accomplissement du cycle biologique (WOOTTON, 1992 ; BECKLEY, 1984 ; ROSS et ÉPPERLY, 1985 ; DAY *et al.*, 1989). Par ailleurs, les interactions (prédation, compétition) de

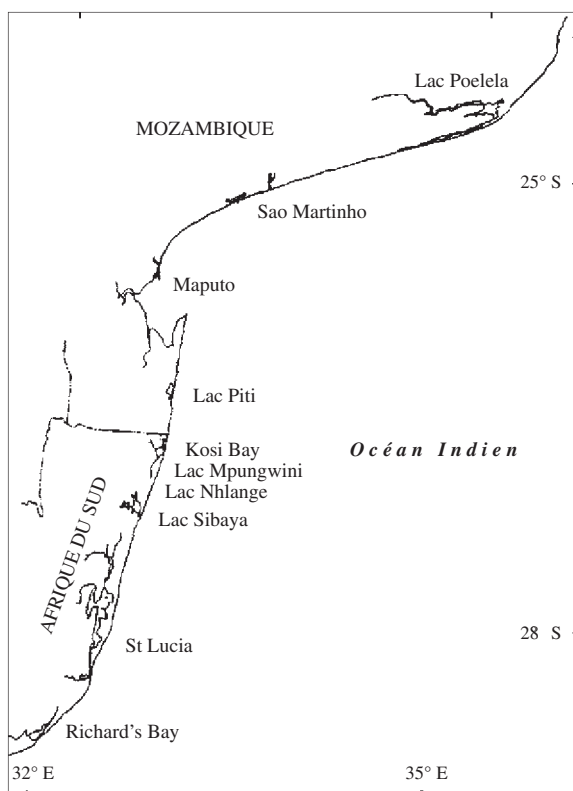


FIGURE 141

Les lagunes côtières d'Afrique du Sud-Est (d'après BLABER, 1985).

ces espèces migrantes avec l'ichtyofaune résidante contribuent d'une manière importante à la structuration des peuplements de poissons (MONTEIRO *et al.*, 1990 ; BLABER, 1985). Au-delà du recensement et de la classification, il apparaît donc nécessaire, lorsqu'on s'attache à l'étude du fonctionnement de ces systèmes, d'inclure les espèces migratrices et amphibiotiques dans l'ichtyofaune estuarienne et d'aborder la notion de richesse spécifique des MEL dans la perspective d'un système ouvert.

L'examen de la structure des peuplements de poissons des estuaires et des lagunes à travers le monde montre que, dans le cas général, l'essentiel de la biomasse de ces systèmes, dont la richesse spécifique est pourtant élevée (tabl. XLVII et XLVIII), n'est constitué que de quelques espèces (KENNISH, 1990 ; YAÑEZ-ARANCIBIA *et al.*, 1985 ; CHAO *et al.*, 1985 ; HORN et ALLEN, 1985 ; WHITFIELD, 1994 a ; KROMER *et al.*, 1994 ; ALBARET, 1987 ; BARAN, 1995 ; DIOUF, 1996).

TABLEAU XLVII

Richesse spécifique de l'ichtyofaune dans différents pays d'Afrique de l'Ouest (modifié d'après BARAN, 1995).

	Sénégal fleuve Sénégal	Gambie fleuve Gambie	Guinée fleuve Fataala	Côte d'Ivoire fleuve Comoé	Nigeria fleuve Niger
Nombre d'espèces d'eau douce	111	96	41	96	193
Nombre d'espèces en estuaire	133	9	102	153	79
Nombre d'espèces en mer	292	337	158	103	-

La diversité des définitions des limites aussi bien amont qu'aval des MEL (CASPERS, 1954 ; RODRIGUEZ, 1975 ; FAIRBRIDGE, 1980 ; DAY, 1981 ; BARAN, 1995.) constitue également une source de controverse pour évaluer la richesse spécifique de ces milieux.

Dans une même province biogéographique, la richesse spécifique des MEL d'Afrique de l'Ouest est comparable à celle des rivières et jamais inférieure au tiers du nombre des espèces rencontrées en mer sur le plateau continental voisin (BARAN, 1995) (tabl. XLVII). Au plan mondial, on peut noter que la richesse des estuaires et lagunes d'Afrique est globalement élevée par rapport à d'autres MEL (tabl. XLVIII).

Les facteurs influençant ou régissant la diversité

Les MEL d'Afrique de l'Ouest abritent donc un nombre élevé d'espèces, de manière permanente ou temporaire. Cette richesse peut être reliée à certaines caractéristiques de ces écosystèmes.

Taille du milieu

Il est courant, en écologie des milieux aquatiques, de chercher à préciser la richesse spécifique d'un écosystème en fonction de son étendue (voir p. 263). La condition principale d'application de ce modèle stipule que les écosystèmes doivent constituer des ensembles isolés de façon à ce que, sur leurs limites,

TABLEAU XLVIII

Richesse spécifique de l'ichtyofaune de quelques milieux estuariens et lagunaires à travers le monde (DIOUF, 1996).

	Type de milieu	Pays	Richesse spécifique	Source
Afrique				
Sénégal	Estuaire	Sénégal	111	REIZER, 198 ; DIOUF <i>et al.</i> , 1991 ; KÉBÉ <i>et al.</i> , 1992
Sine Saloum	Est. inverse	Sénégal	114	SÉRET, 198
Gambie	Estuaire	Gambie	9	DAGET, 1960 ; DORR <i>et al.</i> , 198
Casamance	Est. inverse	Sénégal	6	PANDARÉ et CAPDEVILLE, 198 ; PANDARÉ, 198 ; ALBARET, 1987 ; PANDARÉ et NIANG, 199 ; BADJI, 1990
Rio Buba	Ria	Guinée-Bissau	92	KROMER <i>et al.</i> , 1994
Fatala	Estuaire	Guinée	102	BARAN, 1995
Ébrié	Lagune	Côte d'Ivoire	153	ALBARET, 1994
Aby	Lagune	Côte d'Ivoire	8	CHARLES-DOMINIQUE, 1994
Lagos Lagoon	Lagune	Nigeria	79	FAGADE et OLANIYAN, 1974
Niger	Delta	Nigeria	52	BOESEMAN, 1963
Ogôoué	Estuaire	Gabon	66	LOUBENS, 1966
Santa Lucia	Lagune	Afrique du Sud	108	BLABER, 198
Poelela	Lagune	Afrique du Sud	12	BLABER, 198
Nhlangé (Kosi)	Lagune	Afrique du Sud	37	BLABER, 198
Sibaya	Lagune	Afrique du Sud	18	BLABER, 198
Swartvlei	Lagune	Afrique du Sud	25	BLABER, 198
Richard's Bay	Lagune	Afrique du Sud	74	MILLARD et HARRISON, 1952
Morrumbene	Estuaire	Mozambique	114	DAY, 1974
Pangalanés	8 petites lagunes	Madagascar	10 à 43	LASSERRE, 1979
Amérique				
Teacapan-Agua Brava	Lagune	Mexique	75	FLORES-VERDUGO <i>et al.</i> , 1990
Terminos Lagoon	Lagune	Mexique	122	YÁÑEZ-ARANCIBIA <i>et al.</i> , 198
Sainte-Lucie	Estuaire	Mexique	8	CHAVEZ, 1979
Nichupte	Lagune	Mexique	37	CHAVEZ, 1979
Tuxpan	Lagune	Mexique	126	CHAVEZ, 1979
Alvarado	Lagune	Mexique	71	CHAVEZ, 1979
Laguna Madre	Lagune	Mexique	111	CHAVEZ, 1979
Tamiahua	Lagune	Mexique	49	CHAVEZ, 1979
Mandinga	Lagune	Mexique	24	CHAVEZ, 1979
La Mancha	Lagune	Mexique	42	CHAVEZ, 1979
Tabasco	Système lagunaire	Mexique	62	RESENDEZ-MEDINA, 1979
Tamiahua	Lagune	Mexique	56	RESENDEZ-MEDINA, 1979
Zontecopopan	Lagune	Mexique	50	RESENDEZ-MEDINA, 1979
Gulf de Nicoya	Côte à mangrove	Costa Rica	61	PHILIPS, 198
Punta del Este	Côte à mangrove	Cuba	55	VALDES-MUNOZ, 198
Laguna Joyuda	Lagune	Puerto Rico	41	STONER, 198
Belle-Plaine	Lagune	Guadeloupe	25	LOUIS <i>et al.</i> , 198
Manche à Eau	Lagune	Guadeloupe	24	LOUIS <i>et al.</i> , 198
Baie de Fort-de-France	Côte à mangrove	Martinique	8	LOUIS <i>et al.</i> , 198
Rivière de Cayenne	Estuaire	Guyane	59	TITO de MORAIS (A.), TITO de MORAIS (L.), 1994
Barrier reef complex of Belize	Récif	Caraïbe	8	SEDBERY et CARTER, 1993
Jaguaribe	Estuaire	Brésil	6	OLIVEIRA, 1976
Huizache-Caimanero	Lagune	Mexique	44	WARBUTON, 1978
Tijuana estuary	Estuaire	USA (Calif. du Sud)	21	NORDBY et ZEDLER, 1991
Los Penasquitos Lagoon	Lagune	USA (Calif. du Sud)	13	NORDBY et ZEDLER, 1991
Wells estuary	Estuaire	USA (Maine)	24	AYVAZIAN <i>et al.</i> , 1992
Waquoit Bay	Baie	USA (Massachussets)	48	AYVAZIAN <i>et al.</i> , 1992

TABLEAU XLVIII (fin)

Richesse spécifique de l'ichtyofaune de quelques milieux estuariens et lagunaires à travers le monde (DIOUF, 1996).

	Type de milieu	Pays	Richesse spécifique	Source
Asie				
Pagbilao	Côte à mangrove	Philippines	128	PINTO, 198
Klang-Langat	Delta	Malaisie	119	CHONG <i>et al.</i> , 1990
Océanie				
Labu estuary	Estuaire	Papouasie	38	QUINN et KOJIS, 198
Moreton Bay	Côte à mangrove	Nord-Australie	112	WENG, 198
Trinity inlet system	Estuaire	Nord-Australie	91	BLABER, 198
Dampier Bay	Côte à mangrove	Nord-Australie	113	BLABER <i>et al.</i> , 198
Leanyer Swamp	Côte à mangrove	Nord-Australie	38	DAVIS, 198
Alligator Creek	Estuaire	Nord-Australie	128	ROBERTSON et DUKE, 1990
Embley estuary	Estuaire	Nord-Australie	197	BLABER <i>et al.</i> , 198
Botany Bay	Côte à mangrove	Nord-Australie	46	BELL <i>et al.</i> , 198
Swan river	Estuaire	Ouest-Australie	71	LONERAGAN <i>et al.</i> , 198
Deama	Côte à mangrove	Nouvelle-Calédonie	75	THOLLOT, 198
Europe				
Ria Aveiro	Estuaire	Portugal	55	REBELO, 1992
Ria Formosa	Estuaire	Portugal	67	MONTEIRO, 198
Étang de Thau	Lagune	France	53	BACH, 198
Mauguio	Lagune	France	71	BOUCHEREAU, 1994

leur faune ne subisse aucune pression de la part des faunes voisines. Or l’une des caractéristiques fondamentales des MEL est, justement, d’intégrer, au sein des communautés animales qu’ils abritent, des éléments originaires des systèmes voisins. Une autre caractéristique essentielle de ces écosystèmes est de reposer d’une manière prépondérante sur les échanges (de matière, d’énergie et de biomasse) avec les systèmes adjacents. Aussi, et bien que leurs dimensions aient une influence sur leur richesse en espèces, le modèle surface/richeesse spécifique ne s’applique-t-il pas aux MEL.

Importance, nombre, diversité et permanence des interfaces

Les raisons de la plus ou moins grande richesse spécifique d’une lagune ou d’un estuaire doivent davantage être reliées à l’importance, la diversité et surtout la permanence de ses interfaces avec les systèmes adjacents (ALBARET, 1994). Le moment et la durée de la phase d’ouverture sur l’océan jouent également un rôle essentiel dans la diversité et l’abondance des poissons dans un système lagunaire ou estuarien particulier. Les MEL qui communiquent en permanence avec l’océan présentent une richesse spécifique supérieure à celle des systèmes à ouverture temporaire (WHITFIELD et KOK, 1992).

Diversité des habitats disponibles

La variété morpho-édaphique (forme du plan d’eau, profondeur, nature des fonds) et celle des formations végétales des rives, accrue par la diversité des situations hydrologiques et hydroclimatiques, induisent une grande diversité des types d’habitat disponibles pour les communautés de poissons dans les

MEL (BLABER, 1974; BRANCH et GRINDLEY, 1979; MARAIS 1982; WHITFIELD, 1983; CYRUS et BLABER, 1987 a, b et c; ALBARET, 1987; DIOUF, 1996).

Potentiel de peuplement (diversité des sources de colonisation)

À cette « capacité d'accueil » élevée correspond, de plus, un potentiel de colonisation très important constitué d'espèces marines côtières, estuariennes et continentales.

Une proportion importante des espèces de poissons composant les peuplements néritiques des côtes africaines est susceptible de pénétrer dans les estuaires ou lagunes voisins pour des durées et à des stades divers.

C'est également par la mer que les espèces estuariennes, euryhalines, dont l'endémicité est généralement faible, peuvent (de proche en proche et à une autre échelle de temps) coloniser ces milieux et s'y établir.

Les formes continentales, en général moins abondantes que les précédentes, proviennent des fleuves et rivières tributaires des MEL.

Les espèces des deux premiers groupes ont une vaste répartition biogéographique, alors que les espèces continentales ont, dans leur majorité, une aire de répartition moins étendue. De ce fait, elles contribuent à donner aux peuplements estuariens leur spécificité régionale, voire locale (espèces endémiques).

Biogéographie

La biogéographie joue également un rôle important dans la détermination des espèces « disponibles » pour le recrutement dans un estuaire particulier (BLABER, 1981).

WHITFIELD (1994 a et b) note que, d'une manière générale, les estuaires tropicaux et subtropicaux ont une richesse spécifique supérieure à celle des systèmes tempérés en raison, principalement, de la plus grande richesse de la faune associée aux habitats les plus proches de l'équateur, qu'ils soient marins ou fluviaux. En Afrique du Sud, WALLACE et VAN DER ELST (1975) ont montré qu'il existe une diminution de la diversité ichtyologique lorsqu'on se déplace des estuaires subtropicaux du Natal (océan Indien) à ceux « tempérés-chauds » de la côte du Cap puis à ceux « tempérés-froids » de la façade atlantique.

Autres facteurs susceptibles d'influencer la richesse spécifique

D'autres facteurs, souvent interdépendants, peuvent être évoqués : la force et la durée des crues (MARAI, 1982), les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et leurs variations spatio-temporelles (BLABER, 1974; WHITFIELD *et al.*, 1981; CYRUS et BLABER, 1987 a, b et c; ALBARET, 1987; DIOUF, 1996), la richesse trophique et la disponibilité des ressources (MARAI, 1984; WHITFIELD, 1988), la présence, l'abondance et l'état de la mangrove (DIOUF, 1996). La composition des peuplements des MEL est également modifiée, parfois considérablement, par les interventions humaines, comme la construction d'ouvrages (aménagement portuaires, digues, barrages...), l'aménagement des communications avec l'océan, les activités halieutiques et aquacoles, la pollution liée à l'urbanisation et à l'industrialisation ainsi qu'aux activités agricoles (BLABER *et al.*, 1984; PLUMSTEAD, 1990; ALBARET et DIOUF, 1994).

Enfin, il convient de rappeler le rôle essentiel des facteurs historiques (à diverses échelles de temps) dans la constitution des communautés de poissons telles qu'elles nous apparaissent aujourd'hui. Comment, en effet, comprendre l'organisation actuelle des peuplements des estuaires sursalés de la Casamance et du Siné Saloum (Sénégal) sans l'éclairage de la connaissance de l'évolution passée du climat et du déficit pluviométrique récurrent qui marquent cette région sahélienne ?

À une autre échelle, il peut être utile de rappeler que la durée d'existence des MEL, liée aux grands changements climatiques et aux fluctuations du niveau des océans, est relativement courte comparée à celle des lacs, fleuves, mers et océans. Aussi peut-on, dans une certaine mesure, les considérer comme éphémères (à titre individuel car, quel que soit le niveau de la mer, il y aura toujours — plus ou moins — des lagunes et des estuaires) à l'échelle géologique et des processus évolutifs. Sans doute peut-on voir là une des raisons du faible niveau de spéciation dans les MEL (dont le faible nombre d'espèces par famille est un indice), si on les compare aux autres milieux aquatiques, et, en conséquence, du faible nombre relatif d'espèces véritablement et uniquement estuariennes.

À titre d'exemple, la lagune Ébrié qui est, avec plus de 150 espèces, l'un des MEL présentant la plus forte richesse spécifique, réunit de nombreux facteurs favorisant la diversité des peuplements (ALBARET, 1994). Situé près de l'équateur (5° Nord), il s'agit en effet du plus grand système lagunaire d'Afrique de l'Ouest (566 km²), possédant des interfaces avec des écosystèmes aquatiques diversifiés : rivières forestières, fleuve soudano-sahélien, autres lagunes, mangrove, marais, plateau continental riche de plus de 300 espèces. La communication avec l'océan se fait, essentiellement, par le canal de Vridy, ouverture artificielle permanente (largeur : environ 300 m ; profondeur moyenne : 15 m) permettant le transit de masses d'eau considérables (entrées annuelles de 38 milliards de mètres cubes, sorties annuelles de 50 milliards de mètres cubes) (VARLEY, 1978). L'extrême variété des paysages et la diversité des situations hydroclimatiques complètent la liste des facteurs favorisant l'accueil permanent ou temporaire d'espèces nombreuses, d'origine multiple et présentant une gamme étendue d'adaptations écophysiologiques et de cycles biologiques.

Classification des espèces en catégories écologiques

Plus sans doute que pour tout autre type de milieu aquatique, les spécialistes se sont heurtés au problème de la définition et de la classification des peuplements estuariens et lagunaires, étape indispensable pour décrire et comparer les peuplements, puis pour aborder certains aspects de leur fonctionnement. Des typologies fondées pour la plupart sur les performances osmorégulatrices des espèces ont été proposées (KIENER, 1978) mais se sont révélées, à l'usage, peu satisfaisantes. Une classification qui, outre le degré d'euryhalinité, prend en compte les caractéristiques du cycle bio-écologique de chaque espèce (répartition et régularité, lieu et conditions de la reproduction, place dans le réseau trophique, abondance et localisation des écophases) permet de mieux appréhender l'origine, la nature et certains aspects fonctionnels des peuplements ichtyologiques. De telles classifications, sous-tendues par le

concept de dépendance estuarienne et adaptées à l'étude de vastes régions, ont récemment été proposées pour les estuaires subtropicaux et tempérés du sud de l'Afrique (WHITFIELD, 1994 a et b) et pour les MEL d'Afrique de l'Ouest (ALBARET, 1994; ALBARET et DIOUF, 1994). La classification de WHITFIELD comporte cinq catégories principales dont trois sont subdivisées pour un total de neuf catégories ou sous-catégories. Celle d'Albaret (fig. 142) comprend huit catégories écologiques, qui, à partir d'un point central, les formes strictement estuariennes, se répartissent inégalement sur les deux axes marin et continental. Quatre de ces groupes (estuariens stricts, estuariens d'origine marine, estuariens d'origine continentale, formes mixtes marines-estuariennes), composés d'espèces largement euryhalines et eurybiotiques, constituent les éléments fondamentaux de l'ichtyocénose de l'ensemble des MEL d'Afrique de l'Ouest. Une trentaine de ces espèces sont la base même des peuplements par leur ubiquité, leur abondance (ou à défaut leur régularité) et le rôle essentiel qu'elles tiennent dans l'écologie et l'économie halieutique de ces systèmes (tabl. XLIX). Les autres groupes rassemblent des espèces indifféremment qualifiées dans la littérature d'espèces « complémentaires », « accessoires », « rares », « occasionnelles ». Ils sont situés aux extrémités des axes marin et continental, leur nombre et leur diversité variant selon le type, la taille et les caractéristiques hydrologiques et hydroclimatiques du milieu considéré.

FIGURE 142

Voir planches couleur
hors texte.

TABEAU XLIX

Liste des espèces
communes
aux milieux
estuariens et
lagunaires
d'Afrique de l'Ouest
(DIOUF, 1996).

<i>Arius latiscutatus</i>	<i>Gerres nigri</i>
<i>Citarichthys stampflii</i>	<i>Porogobius schlegelii</i>
<i>Caranx senegalus</i>	<i>Pomadasys jubelini</i>
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	<i>Liza dumerili</i>
<i>Trachinotus teraia</i>	<i>Liza falcipinnis</i>
<i>Hemichromis fasciatus</i>	<i>Liza grandisquamis</i>
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	<i>Mugil curema</i>
<i>Tilapia guineensis</i>	<i>Galeoides decadactylus</i>
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	<i>Ilisha africana</i>
<i>Sardinella maderensis</i>	<i>Pseudotolithus elongatus</i>
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	<i>Pseudotolithus senegalensis</i>
<i>Dasyatis margarita</i>	<i>Scomberomorus tritor</i>
<i>Elops lacerta</i>	<i>Sphyrna fra</i>
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	<i>Monodactylus sebae</i>

Les différents types de peuplements estuariens

Dans les MEL d'Afrique de l'Ouest, divers et variés, les différentes catégories écologiques décrites sont plus ou moins bien représentées et on peut schématiquement décrire l'évolution théorique des peuplements de poissons en fonction des caractéristiques hydroclimatiques (DIOUF, 1996) (fig. 143).

Toutes les catégories écologiques sont représentées dans certains MEL, largement ouverts à la fois sur les domaines marins et continentaux (type E). C'est le cas de la lagune Ébrié, de l'estuaire du fleuve Sénégal avant la mise en service du barrage de Diama, des estuaires de la Gambie et du Niger. Le type M est caractérisé par la diminution de l'influence continentale et la prédominance de l'influence océanique. Cette situation est rencontrée dans le Rio Buba en

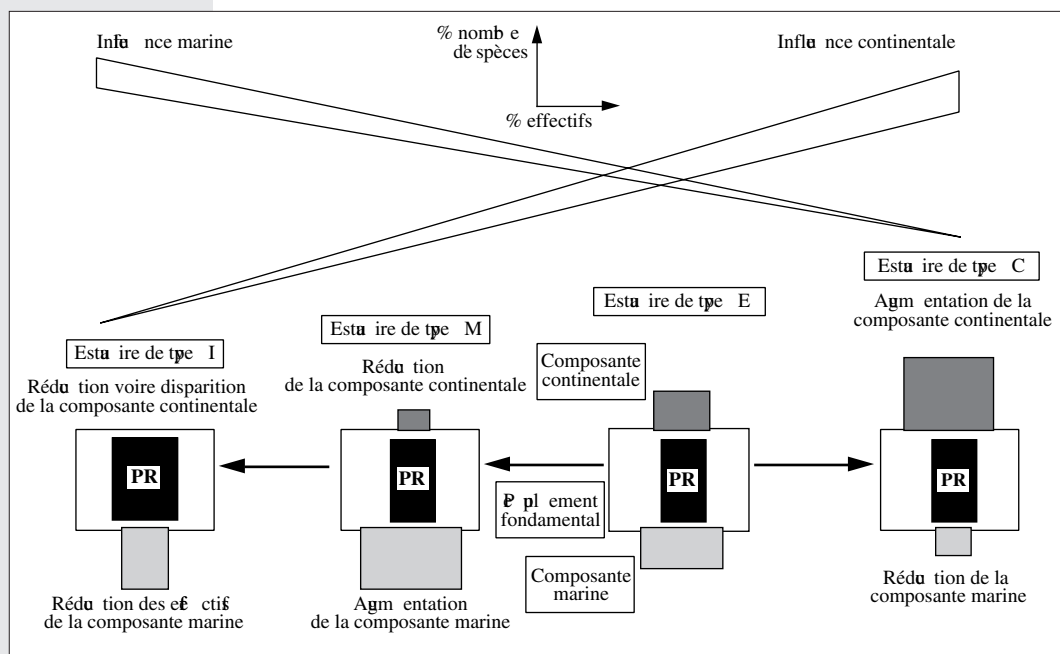


FIGURE 143

Évolution théorique des milieux estuariens et lagunaires de l'Afrique de l'Ouest en fonction de leurs caractéristiques hydroclimatiques (d'après DIOUR, 1996).

PR : peuplement de résistance.

Guinée-Bissau, par exemple. Dans les estuaires inverses (type I) de la Casamance et du Sine Saloum (Sénégal), le « centre de gravité » du peuplement s'est déplacé vers le pôle marin avec une quasi-disparition de la composante continentale (une ou deux espèces du groupe des espèces estuariennes d'origine continentale peuvent subsister). Dans le cas de certaines lagunes ou de certains estuaires lagunaires, le « déplacement » a lieu en sens inverse et les catégories de l'axe des affinités marines sont absentes (espèces marines occasionnelles, espèces marines accessoires, espèces marines et estuariennes) ou peu représentées (espèces estuariennes d'origine marine). Le lac Togo en période de fermeture (LAË, 1992 a) ou les lagunes Potou et Aghien en Côte d'Ivoire (ALBARET, 1994) constituent de bons exemples de ce type de situation (type C).

Organisation des communautés

Le recrutement des poissons dans les MEL a trois origines distinctes : les espèces marines et les espèces continentales qui pénètrent dans le domaine estuarien à un stade plus ou moins avancé de leur développement, et les formes juvéniles des espèces qui s'y reproduisent obligatoirement, régulièrement ou occasionnellement. À partir de ces différentes sources de peuplement, les communautés de poissons s'organisent en fonction des cycles bio-écologiques des différentes espèces (en premier lieu de leurs aptitudes écophysiologiques), de la capacité biotique du milieu (les disponibilités trophiques en particulier) et des relations interspécifiques (compétition spatiale, compétition trophique, prédation...).

À la grande diversité et à l'extrême variabilité des MEL correspondent des degrés d'organisation et de stabilité très inégaux. Certains peuplements sont

caractérisés par une richesse spécifique élevée mais une distribution d'abondance des espèces très déséquilibrée. Ces types de peuplements sont caractérisés par la dominance très marquée d'un très petit nombre d'espèces (parfois une seule, généralement un Clupéiforme pélagique : *Ethmalosa fimbriata* ou *Sardinella maderensis* en Afrique de l'Ouest) et correspondent à des peuplements juvéniles en constant renouvellement et à forte activité biologique (production, cycles vitaux, transfert d'énergie). À l'opposé, d'autres peuplements présentent une richesse spécifique souvent moindre mais une répartition d'abondance plus équilibrée, reflétant une plus grande stabilité environnementale et un degré plus élevé de maturité et de structuration des communautés en place.

Facteurs de structuration des communautés

La composition spécifique et la structure des peuplements de poissons en un endroit donné résultent de l'action d'une série de filtres écologiques (WOOTTON, 1992). La caractéristique la plus évidente et la plus marquante des MEL est sans nul doute la forte variabilité spatio-temporelle de l'environnement aquatique. Aussi, parmi ces filtres, les facteurs environnementaux sont généralement considérés comme jouant un rôle crucial dans l'organisation des peuplements de ces milieux considérés comme fortement « physiquement contrôlés ». Lorsque les relations interspécifiques ont été étudiées, elles l'ont été, le plus souvent, pour leur intérêt intrinsèque et non dans le but de rendre compte de la structure des peuplements. Ainsi, dans certains cas, on a pu aboutir à une surestimation du rôle des paramètres physico-chimiques (la salinité notamment) et à une identification erronée ou incomplète des facteurs structurant l'ichtyocénose. Il importe donc, dans la recherche d'hypothèses explicatives de la structure des peuplements de poissons des MEL, de prendre en compte simultanément le rôle de l'hydrobioclimat et celui des relations interspécifiques.

Rôle structurant des facteurs de l'environnement

La salinité, la température, la turbidité, la concentration en oxygène dissous influencent fortement la composition, la distribution et l'abondance des communautés dans les eaux estuariennes (KENNISH, 1990). DIOUF (1996) précise que, sur une cinquantaine d'études réalisées en milieu estuarien, la turbidité (dans 75 % des cas) est un des facteurs structurants des peuplements le plus fréquemment retenus, suivie de la salinité (58 %) et de la température (40 %). Viennent ensuite la richesse trophique (30 %), la nature des sédiments (24 %), la profondeur (12 %), le courant (11 %) et enfin l'oxygène (10 %). Toutefois, bien qu'une grande variété de facteurs structurants soit généralement prise en compte, un examen approfondi de leurs corrélations montre que les principaux sont la turbidité, la salinité et la température ; les autres n'étant souvent que des co-variables (McLUSKY, 1993).

Importance des relations interspécifiques

Les espèces de poissons sédentaires et migrantes (adultes et juvéniles) vivant dans les MEL peuvent atteindre des densités très élevées, d'où il résulte fréquemment une forte compétition intraspécifique (WOOTTON, 1992). Dans les cas extrêmes, on assiste à un cannibalisme sur les stades les plus jeunes.

Les juvéniles de beaucoup de grandes espèces ayant les mêmes exigences alimentaires que les adultes des espèces de petite taille, les MEL sont le siège d'une forte compétition interspécifique. Toutefois, l'hétérogénéité spatiale et la variabilité temporelle de l'environnement, par le biais de la ségrégation des habitats, peuvent limiter cette compétition interspécifique (WOOTTON, 1992 ; BLABER et WHITFIELD, 1977).

L'intensité de la prédation est liée en grande partie à la turbidité (CYRUS et BLABER, 1987 b ; DEEGAN et THOMPSON, 1985) car la capture des proies se fait essentiellement à vue pour beaucoup d'espèces (NIKOLSKY, 1963 ; HYATT, 1979 ; WOOTTON, 1992). La turbidité étant souvent élevée dans les estuaires, la prédation y est, de ce fait, généralement faible. Dans certaines conditions, eaux claires et profondes, elle peut cependant devenir plus importante (BLABER *et al.*, 1985).

Dans les estuaires et les lagunes, il a été montré que les prédateurs sont rarement spécialisés pour une espèce (opportunisme alimentaire). Dès que les populations de proies déclinent, les prédateurs choisissent une autre espèce proche (SYKES et MANOOCH, 1978).

Stabilité-instabilité

Les peuplements de poissons des MEL sont fréquemment dits hétérogènes et instables. Cette instabilité présumée (qui leur confère parfois une réputation de fragilité) doit être révisée à la lumière des études réalisées tant en Afrique de l'Ouest qu'en Afrique du Sud. Le niveau d'organisation structurale n'est certes jamais très élevé dans les MEL (principalement dans les zones proches de la communication avec l'océan) et les variations saisonnières sont très marquées, tant en ce qui concerne la composition du peuplement que sa structure. Cependant, en lagune Ébrié, on a pu mettre en évidence (ALBARET et ÉCOUTIN, 1990), aussi bien à l'échelle du cycle annuel qu'à près de vingt années d'intervalle, qu'il existe un groupe d'espèces, estuariennes majoritairement mais aussi marines-estuariennes, présentes en permanence et qui constituent, grâce à leurs performances écophysiologiques, une base permanente de peuplement remarquablement stable dans un environnement dont la variabilité à diverses échelles est extrême.

Il est, par ailleurs, intéressant de noter que ces espèces sont sensiblement les mêmes que celles constituant la base des peuplements de l'ensemble des MEL d'Afrique de l'Ouest dont il a été question précédemment. Au-delà de cette stabilité du peuplement de base, on note une évolution qualifiée de « marinisation » du peuplement qui est perçue comme une conséquence du déficit pluviométrique général de la région durant la période étudiée (ALBARET et ÉCOUTIN, 1990). Cette importance accrue de la composante marine au sein des peuplements est d'ailleurs plus perceptible dans la structure de la communauté (rang et fréquence des espèces à affinité océanique dans les distributions d'abondance) que dans leur composition spécifique qui, mis à part l'apport de quelques formes marines « accidentelles », est fondamentalement restée la même. Les variations saisonnières du peuplement, très marquées, sont induites par les modifications de l'environnement, l'abondance et la répartition des apports d'eau douce en premier lieu. Le cycle paraît stable d'une année à l'autre quoique modulé par les modalités de ces apports : importance et précocité de

la saison des pluies locale et de la crue du fleuve Comoé déterminée par les pluies sur la région soudanaise.

WHITFIELD (1994 b) rappelle que, malgré l'instabilité ou plutôt la forte variabilité physique des estuaires d'Afrique du Sud à diverses échelles de temps et d'espace, la composition spécifique des peuplements ichthyologiques de ces milieux est relativement stable et les poissons y présentent des schémas de répartition et d'abondance plus ou moins prévisibles (DAY et *al.*, 1981). MOYLE et CECI (1982) attribuent cette stabilité à quatre conditions principales qui toutes s'appliquent aux estuaires d'Afrique du Sud (WHITFIELD, 1994 b) et aux MEL d'Afrique de l'Ouest :

- ▶ la distribution régulière des populations le long des gradients de l'environnement ;
- ▶ les migrations saisonnières des poissons dans et hors de l'estuaire ;
- ▶ la dominance de seulement quelques espèces au sein des peuplements ;
- ▶ la robustesse des réseaux trophiques à l'intérieur des estuaires.

Une cinquième condition qui paraît essentielle peut être ajoutée : la grande tolérance physiologique et écologique des espèces « utilisant » les estuaires (WHITFIELD, 1994 b).

Cet auteur souligne également le fait que les MEL diffèrent de certains autres milieux continentaux en ce qu'ils présentent une faible tendance à évoluer vers des communautés animales et végétales plus matures. Au lac Malawi, par exemple, le peuplement de poissons se caractérise par une proportion croissante de formes spécialisées avec des relations d'interdépendance entre espèces progressivement plus fortes (BRUTON, 1989).

Au contraire, les estuaires d'Afrique du Sud, et plus largement l'ensemble des MEL d'Afrique, se caractérisent par d'amples variations des conditions abiotiques, la constante réorganisation des communautés biologiques et des mécanismes homéostatiques, et le fréquent retour (*resetting*) des successions écologiques à un stade plus précoce (WHITFIELD et BRUTON, 1989).

Sous l'action de la complexité structurale et fonctionnelle des MEL, la stabilité de l'organisation des peuplements, comprise dans le sens de la permanence de leur composition spécifique et de leur structure, est soumise à deux processus (BARAN, 1995) :

- ▶ la mobilité des espèces qui affecte le degré d'organisation des biocénoses ;
- ▶ la plasticité écophysologique des espèces sédentaires qui permet de supporter les variations mésologiques et favorise la stabilité.

À court terme, c'est-à-dire à l'échelle saisonnière, la résultante de ces deux processus aux effets antagonistes va dans le sens d'une instabilité.

En revanche, d'une année à l'autre, le caractère cyclique des facteurs climatologiques, hydrologiques et hydrochimiques, qui déterminent soit directement soit indirectement l'organisation des peuplements par le jeu de la compétition interspécifique (GUIRAL, 1992), favorise une certaine stabilité.

À l'échelle d'une ou deux décennies, cette stabilité est aussi notée (LIVINGSTON, 1976 ; WHITFIELD, 1994 a ; ALBARET et ÉCOUTIN, 1990), sauf dans le cas de modifications anthropiques et (ou) naturelles rapides de l'environnement (ALBARET, 1987 ; ALBARET et ÉCOUTIN, 1989 ; ALBARET et DIOUF, 1994).

Éléments de biologie et stratégies adaptatives

Chez les poissons comme chez les autres organismes vivant dans les MEL, des adaptations physiologiques (VERNBERG et VERNBERG, 1976) et comportementales (SMITH *et al.*, 1966 ; McDOWALL, 1976 ; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985 ; DAY *et al.*, 1989) ont été développées afin de faire face au stress lié à l'amplitude et la rapidité des fluctuations des facteurs physico-chimiques (McHUGH, 1985 ; DEEGAN et THOMPSON, 1985 ; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985 ; WHITFIELD, 1994 a).

Les stratégies mises en œuvre peuvent, schématiquement, être réparties en trois grandes catégories : les stratégies reproductives, les stratégies d'occupation de l'espace et les stratégies d'utilisation des ressources (LÉVÊQUE, 1994).

La reproduction, les stratégies reproductives

Les MEL sont fréquemment considérés uniquement comme des lieux de transit, des « nourriceries » pour les stades juvéniles d'espèces dont les phases adultes et la reproduction se déroulent dans les écosystèmes adjacents, le milieu marin notamment. En effet, seules quelques espèces sédentaires, de petite taille et de peu d'importance écologique et économique, sont capables d'accomplir leur cycle biologique complet dans ces milieux dont la forte variabilité et l'imprévisibilité sont parfois considérées comme des obstacles physiologiques au déroulement de la reproduction. En fait, des études réalisées en Afrique de l'Ouest (ALBARET, 1987 ; ALBARET, 1994 ; DIOUF, 1996 ; BARAN, 1995) montrent que les lagunes et les estuaires sont le siège d'une intense activité de reproduction pour une gamme très large d'espèces (tabl. L). L'activité reproductrice est, en général, très étalée dans le temps et dans l'espace avec, cependant, des pics d'activité centrés sur la saison sèche ou la saison des pluies selon l'affinité marine ou continentale des espèces. Les exigences environnementales, notamment en matière de salinité, sont généralement faibles. L'euryhalinité de la plupart des espèces estuariennes au moment de la reproduction est remarquable (ALBARET et DIOUF, 1994).

Dans les MEL, les stratégies reproductives visent d'une part à limiter les effets négatifs de l'instabilité de l'environnement et d'autre part à lutter contre la dispersion des œufs, des larves et des embryons hors de l'estuaire. Les ovipares ont développé deux « choix tactiques » (WOOTTON, 1989). Le premier repose sur la maximisation du nombre d'œufs émis et a pour conséquence d'augmenter la probabilité pour qu'au moins une fraction de la population puisse être transportée en un endroit favorable afin d'assurer le recrutement (*Liza* spp., *Ethmalosa fimbriata*). Le second tente de maximiser le taux de survie des œufs, des larves et des alevins en limitant le nombre d'œufs émis et en ayant recours à des soins parentaux parfois très poussés et (ou) en recherchant des zones écologiquement favorables au développement. C'est par exemple le cas des *Arius*, des *Sarotherodon* et des *Tylochromis* qui pratiquent l'incubation buccale, des *Chrysichthys* dont les pontes sont fixées et cachées dans des anfractuosités de rochers ou des morceaux de bois creux, ou encore des *Tilapia guineensis* qui construisent des nids et assurent la surveillance de la ponte et des alevins (McKAYE, 1989 ; ALBARET et DIOUF, 1994).

TABLEAU 1

Liste des espèces ayant une activité sexuelle dans les milieux estuariens et lagunaires d'Afrique de l'Ouest (ALBARET et DIOUF, 1994).

Reproduction lagunaire	Maturation avancée lagunaire	Début de maturation lagunaire
<i>Brycinus longipinnis</i>	<i>Antennarius occidentalis</i>	<i>Brachydeuterus auritus</i>
<i>Aplocheilichthys spilarchen</i>	<i>Apogon imberbis</i>	<i>Drepane africana</i>
<i>Chrysichthys auratus</i>	<i>Chromidotilapia guntheri</i>	<i>Eucinostomus melanopterus</i>
<i>Chrysichthys maurus</i>	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	<i>Galeoïdes decadactylus</i>
<i>Citarichthys stampflii</i>	<i>Dasyatis margarita</i>	<i>Marcusenius bruyerei</i>
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	<i>Eleotris senegalensis</i>	<i>Plectorhynchus macrolepis</i>
<i>Eleotris daganensis</i>	<i>Fodiator acutus</i>	<i>Pomadasys incisus</i>
<i>Eleotris vittata</i>	<i>Hemiramphus balao</i>	<i>Sardinella maderensis</i>
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	<i>Heterobranchius isopterus</i>	<i>Scomberomorus tritor</i>
<i>Gerres nigri</i>	<i>Hyporhamphus picarti</i>	<i>Sphyræna afra</i>
<i>Gobionellus occidentalis</i>	<i>Liza dumerili</i>	
<i>Hemichromis fasciatus</i>	<i>Mugil curema</i>	
<i>Liza falcipinnis</i>	<i>Petrocephalus bovei</i>	
<i>Liza grandisquamis</i>	<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	
<i>Monodactylus sebae</i>	<i>Schilbe intermedius</i>	
<i>Parailia pellucida</i>		
<i>Pellonula leonensi</i>		
<i>Pseudotolithus elongatus</i>		
<i>Pomadasys jubelini</i>		
<i>Porogobius schlegelii</i>		
<i>Sarotherodon melanotheron</i>		
<i>Schilbe mandibularis</i>		
<i>Strongylura senegalensis</i>		
<i>Tilapia guineensis</i>		
<i>Tilapia mariae</i>		
<i>Trachinotus teraia</i>		
<i>Trichiurus lepturus</i>		
<i>Tylochromis jentinki</i>		
<i>Yongeichthys occidentalis</i>		

Les vivipares (*Clinus superciliosus* en Afrique du Sud et *Dasyatis margarita* et *D. margaritella* en Afrique de l'Ouest, par exemple) et les ovovivipares (*Syngnathus acus* en Afrique du Sud et *Enneacampus kaupi* en Afrique de l'Ouest, par exemple) ont également une faible fécondité. Les embryons atteignent souvent une grande taille avant l'éclosion ou la mise bas. En raison de leur grande taille, les jeunes sont moins soumis à la prédation et à l'enlèvement par les courants (WHITFIELD, 1994 a).

Pour réduire le risque de dispersion des œufs des groupes à forte affinité estuarienne comme les Atherinidae, les Hemiramphidae et les Gobiidae produisent des œufs benthiques adhésifs (BREder et ROSEN, 1966; NEIRA *et al.*, 1988; POTTER *et al.*, 1990; WHITFIELD, 1990). Certaines espèces (vivipares et ovovivipares surtout) réduisent considérablement ou suppriment les premiers stades larvaires critiques et donnent naissance à des larves capables de bien nager. Il apparaît ainsi que la stratégie de reproduction « *precocial* » de certaines espèces estuariennes peut être reliée au fait que ces poissons cherchent à limiter les risques de mortalité associés à une dispersion incontrôlée des œufs et des premiers stades larvaires (WHITFIELD, 1990). D'autres espèces comme *Amniataba caudavittatus*, *Nematalosa vlaminghi* et *Gilchristella aestuaria* (espèces du

sud-ouest de l'Australie et de l'Afrique du Sud) pondent loin de l'embouchure, très en amont dans l'estuaire, diminuant ainsi le risque que les œufs soient transportés en mer (TALBOT, 1982 ; CHUBB et POTTER, 1984 ; POTTER *et al.*, 1990).

Chez la plupart des espèces se reproduisant en estuaire, la période d'activité sexuelle est longue, voire continue. Cet étalement de la saison de reproduction peut être interprété comme une assurance d'un recrutement suffisant quels que soient les aléas (WALLACE, 1975 ; BARAN, 1995).

La plasticité « écoreproductive » de la plupart des espèces estuariennes strictes et des espèces estuariennes d'origine marine ou continentale fait que les modalités de reproduction et d'allocation de l'énergie à l'activité de reproduction sont fortement variables en fonction des modifications de l'environnement (PAULY, 1975) et des interactions biologiques (BARBAULT, 1981 ; LEGENDRE, 1992). C'est le cas en particulier d'*Ethmalosa fimbriata* et de *Sarotherodon melanotheron* qui présentent une taille de première maturité réduite lorsque les conditions de milieu deviennent extrêmes : pollution (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982), hypersalinité (ALBARET, 1987), vie en milieu confiné (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1996).

Stratégies d'occupation de l'espace

L'hétérogénéité des milieux, qui augmente la diversité des niches écologiques, joue un rôle fondamental dans l'organisation des peuplements (BARBAULT, 1992). Elle permet la pérennité des systèmes prédateur-proie en accroissant la probabilité de survie d'une certaine fraction de la population proie qui peut coloniser des habitats inaccessibles aux prédateurs (BARBAULT, 1990).

Ainsi, dans les MEL, les nombreux hauts fonds, bancs de sable et bancs de vase, les petits chenaux de mangrove ainsi que le réseau racinaire des palétuviers (racines-échasses des *Rhizophora* et racines pneumatophores des *Avicennia*) constituent un ensemble d'abris accessibles aux seuls juvéniles.

Par ailleurs, la ségrégation spatiale des espèces, liée à l'hétérogénéité, permet de limiter les phénomènes de compétition interspécifique (BLABER et WHITFIELD, 1977 ; GORMAN, 1987 ; WOOTTON, 1992).

Les espèces qui utilisent les MEL au cours de leur cycle biologique présentent essentiellement deux stratégies d'occupation pour exploiter avantageusement cet environnement riche en nourriture, où la prédation est souvent faible : la migration et la plasticité écophysiologique.

La migration est la solution adoptée par un très grand nombre d'espèces opportunistes d'origine marine et d'espèces à affinité continentale (à un degré moindre) qui exploitent temporairement la richesse trophique des MEL quand les conditions physico-chimiques (GUIRAL, 1992) et biologiques (SYKES et MANOOCH, 1978 ; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982) sont favorables. Les stratégies d'occupation de l'espace de ces espèces migratrices visent dans de nombreux cas à réduire les distances entre les zones de reproduction marines et les zones de nourricerie estuariennes et lagunaires (WHITFIELD, 1990).

La seconde stratégie est le fait d'espèces sédentaires (à l'échelle d'une lagune ou d'un estuaire) qui s'accommodent de la variabilité du milieu grâce à leur forte adaptabilité et à une grande tolérance écophysiologique. Dans les cas de stress

environnementaux très importants, les représentants de cette catégorie sont capables de survivre, de prospérer et dans certains cas de pulluler. L'abondance extrême de *Sarotherodon melanothron*, seule espèce présente dans la partie amont hyperhaline de la Casamance en période de déficit pluviométrique, est l'un des exemples les plus spectaculaires illustrant cette capacité d'adaptation (ALBARET, 1987).

Réseaux trophiques et stratégie d'utilisation des ressources

L'alimentation des poissons et les réseaux trophiques ont fait l'objet de nombreuses études tant en Afrique de l'Ouest (LONGHURST, 1957 ; FAGADE et OLANIYAN, 1973 ; PAULY, 1975 ; ALBARET, 1994 ; BARAN, 1995 ; DIOUF, 1996) qu'en Afrique australe (WHITFIELD et BLABER, 1978 a et b ; WHITFIELD, 1980 a et b).

Les MEL sont des écosystèmes très productifs (CORREL, 1978 ; HORN et ALLEN, 1985 ; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982 ; DAY *et al.*, 1989). Parmi les milieux aquatiques, seuls les récifs coralliens sont habituellement reconnus comme plus productifs (WHITTAKER et LIKENS, 1973 ; WHITFIELD, 1993). Cette productivité qui se traduit par une grande disponibilité alimentaire pour les poissons trouve son origine dans le nombre et la diversité des sources d'éléments nutritifs (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982) : eaux de ruissellement (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985), eaux fluviales (YAÑEZ-ARANCIBIA *et al.*, 1985) et marines (CECCHI, 1993), reminéralisation de la matière organique issue de la végétation rivulaire et immergée (WILLIAM et ÉRIC, 1972 ; ODUM et HEALD, 1975 ; TWILLEY *et al.*, 1986 ; DAY *et al.*, 1989 ; ALONGI, 1988). Aux avantages que rencontrent les jeunes poissons dans les milieux estuariens se surajoute, en zone tropicale, la forte production des formations de mangrove (ODUM et HEALD, 1975 ; DOR et LEVY, 1984 ; RODELLI *et al.*, 1984). Bien que la production arborée ne soit pas directement consommée par les poissons, elle permet la constitution d'un réseau microbien riche et complexe (GUIRAL, 1994). Cette biomasse bactérienne et fongique, qui assure une minéralisation de la litière, ainsi que les productions algale, phyto-benthique et épiphytique sur les racines de palétuvier (RODRIGUEZ et STONER, 1990) qui en dérivent partiellement constituent, *via* les communautés zooplanc-toniques, micro-, méio- et macrobenthiques (ALONGI, 1989), des ressources alimentaires particulièrement riches et variées. Les chaînes trophiques dans les MEL se caractérisent donc par la *diversité des producteurs primaires* (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985 ; FLORES-VERDUGO *et al.*, 1990), diversité qui assure une production abondante toute l'année (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982 ; WHITFIELD, 1980 b). Le phytoplancton n'est pas le seul producteur primaire et n'est pas non plus forcément le plus important. Les feuilles de palétuvier, les végétaux des marais, les herbiers et le phytobenthos jouent aussi un rôle important.

Dans les MEL tropicaux, ces ressources présentent une variabilité importante dans le temps et dans l'espace (BARETT *et al.*, 1978 ; DEEGAN et THOMPSON, 1985). Les adaptations développées par les espèces vivant dans ces écosystèmes visent principalement à s'accommoder du caractère imprévisible de la disponibilité d'aliments. Beaucoup d'espèces migratrices, aussi bien d'origine marine que continentale, optimisent l'utilisation de la richesse trophique des estuaires et des lagunes par la synchronisation de leur reproduction et de leur migration avec l'abondance de nourriture (YAÑEZ-ARANCIBIA *et al.*, 1980 ; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982).

L'information disponible sur la compétition alimentaire dans les MEL est peu abondante. D'une manière générale, il est estimé que l'absence de spécialisation trophique est un moyen efficace d'éviter la compétition pour des ressources abondantes mais dont la nature et la quantité sont variables. Cependant, en Afrique du Sud, où les détritivores sont très abondants, il a été montré que la compétition pouvait être réduite par différents mécanismes aboutissant à une certaine ségrégation alimentaire (WHITFIELD et BLABER, 1978 b). Celle-ci semble toutefois très réduite chez les nombreuses espèces de Mugilidae (BLABER, 1977), ce que WHITFIELD (1996) interprète comme une indication de la très grande abondance des ressources alimentaires pour les détritivores dans les estuaires.

La stratégie trophique qui a le mieux réussi dans ces milieux est basée sur une faible spécialisation et un grand opportunisme alimentaire. Les omnivores (DEEGAN et THOMPSON, 1985) et les prédateurs mixtes, pouvant inclure dans leur régime des poissons, des crustacés, des mollusques et des insectes, sont de ce fait les espèces les plus nombreuses (jusqu'à 80 % ; ALBARET, 1994). Les crustacés, notamment les crevettes Peneidae et les Mysidacae, constituent une source alimentaire capitale pour les poissons estuariens et plus particulièrement pour les jeunes prédateurs (ALBARET, 1994).

Bien que représentés par un nombre relativement faible d'espèces (15 à 30 % suivant les cas), les filtreurs opportunistes, tel *Ethmalosa fimbriata* susceptible de se nourrir de phytoplancton, de zooplancton voire de microbenthos en fonction des disponibilités du milieu, constituent fréquemment l'essentiel de la biomasse de poissons des MEL d'Afrique de l'Ouest (ALBARET, 1994).

WHITFIELD (1996) remarque l'absence de poissons phytoplanctophages dans les estuaires d'Afrique du Sud où il note, avec d'autres auteurs comme BLABER (1977), l'importance de la voie détritique, également soulignée par ALBARET et DIOUF (1994) pour les MEL d'Afrique de l'Ouest, où selon DIOUF (1996) elle s'ajoute aux chaînes trophiques basées sur la production primaire, habituellement rencontrées dans les milieux aquatiques.

On retiendra encore la rareté des chaînes linéaires et des relations prédateur-proie exclusives ou seulement très déterminées dans ces écosystèmes où les espèces montrent au contraire une faible spécialisation alimentaire, une forte adaptabilité, voire un grand opportunisme trophique.

Rôle fonctionnel des milieux estuariens et lagunaires

Exportation de matière organique et d'énergie

L'influence des MEL sur la production halieutique des zones marines côtières est bien établie (MOORE *et al.*, 1970 ; SUTCLIFFE, 1973 ; YAÑEZ-ARANCIBIA *et al.*, 1980 ; BARAN, 1995). Un des principaux paradigmes de l'écologie des lagunes côtières et des estuaires de ces trois à quatre dernières décennies est que ces milieux produisent en excès de la matière organique et des nutriments, dont une bonne partie est exportée en mer. Cela constitue l'« *outwelling hypothesis* » (DARNELL, 1967 ; DAY *et al.*, 1973 ; ODUM *et al.*, 1974).

Certaines études remettent en question cette hypothèse et suggèrent au contraire qu'il puisse y avoir importation de carbone organique dans certains MEL (HAINS et DUNSTAN, 1976 ; WOODWELL *et al.*, 1977). En fait, la direction du flux net des échanges entre environnement estuarien et zone côtière marine pourrait dépendre des conditions locales (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982, 1985).

Les poissons des MEL jouent un rôle important en ce qui concerne le flux d'énergie et de nutriments. Ils peuvent, en tant que consommateurs secondaires, constituer des réserves d'énergie et de nutriments, limitant ainsi l'exportation des éléments nutritifs. Par ailleurs, par leurs migrations, ils permettent des échanges d'énergie et de nutriments avec les milieux marins côtiers (YAÑEZ-ARANCIBIA et NUGENT, 1977 ; KITCHELL *et al.*, 1979). L'exportation de juvéniles après grossissement dans les environnements estuariens et lagunaires correspond à une perte d'énergie pour ces milieux et un gain pour les écosystèmes qui les reçoivent (THOLLOT, 1992). Cette perte d'énergie peut être considérable. En effet, les juvéniles qui migrent en mer peuvent avoir multiplié leur poids individuel par 2000 pendant leur séjour dans les estuaires et les lagunes (WAGNER, 1973 ; HINCHEE, 1977). À cette bonne croissance, il faut ajouter un taux de survie élevé de ces juvéniles en milieu estuarien et lagunaire, inhérent à l'abondance de la nourriture et à la relative faiblesse de la prédation (DAY *et al.*, 1989).

Nourricerie

L'importance des estuaires, en tant que nourricerie pour les formes juvéniles de nombreuses espèces de poissons, a été mise en évidence sous diverses latitudes (JOHANNES, 1978 ; BECKLEY, 1984 ; ROSS et ÉPPERLY, 1985 ; DAY *et al.*, 1989). Dans de nombreux cas, les géniteurs pondent en zone côtière (YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985 ; WHITFIELD, 1990), puis les larves arrivent dans l'estuaire par transport passif au sein du plancton ou par nage active. Les interprétations avancées pour expliquer l'avantage adaptatif de cette migration se réfèrent généralement à la turbidité des eaux (suspension de matière particulaire minérale et organique de nature planctonique et détritique) et aux fortes disponibilités trophiques observées dans les MEL. Les post-larves et les juvéniles de poissons trouvent ainsi dans l'estuaire des conditions trophiques favorables, diversifiées et adaptées à leur capacité de filtration et de capture (MAY, 1974 ; MILLER et DUNN, 1980 ; MANN, 1982 ; LEGETT, 1986). Le comportement agrégatif des alevins dont les capacités de nage et de fuite sont limitées, conjugué à la fréquente turbidité des eaux des MEL qui réduit la distance de perception du prédateur, augmente les probabilités d'échappement des proies et donc le taux de survie global de la population.

Un tel mécanisme a pu être vérifié expérimentalement par divers auteurs (VINIYARD et O'BRIEN, 1976 ; CYRUS et BLABER, 1987 a, b et c ; GREGORY, 1993). En outre, l'abondance des hauts fonds dans les MEL restreint l'accès des grands prédateurs ichtyophages et contribue ainsi à une plus faible pression de prédation sur les juvéniles et les espèces de petite taille (BLABER, 1980 ; BLABER et BLABER, 1980 ; KNEIB, 1987). Enfin, comparativement au milieu marin, la diversité et la complexité structurale des habitats au sein des MEL favorisent la concentration et la rétention des formes juvéniles (FRASER et CERRI, 1982 ; CROWDER et COOPER, 1982 ; NELSON et BONSDORFF, 1990).

Ces conditions favorables à l'alimentation et à la survie des formes juvéniles, combinées aux températures relativement élevées souvent rencontrées dans les MEL, favorisent une croissance rapide (POTTER *et al.*, 1990; LENANTON et HODGKIN, 1985). Cependant, afin de tirer bénéfice de ces avantages, ces dernières doivent avoir acquis certaines adaptations écophysiologiques leur permettant de prospérer dans un environnement variable et souvent imprévisible. Ainsi, les dépenses métaboliques liées aux régulations thermique et ionique chez ces espèces tolérantes et opportunistes au stade juvénile resteraient deux à trois fois inférieures à l'énergie qu'elles consommeraient pour sortir des estuaires par nage active (MILLER *et al.*, 1985).

Le rôle des MEL en tant que milieu favorable à l'accueil, à la survie et à la croissance des juvéniles de nombreuses espèces de poissons côtiers fait l'objet d'un large consensus, mais de nombreuses questions restent posées quant à l'aspect quantitatif des relations qu'entretiennent ces espèces avec les MEL et quant à l'existence d'habitats et de nourriceries alternatifs en milieu côtier (BARAN *et al.*, sous presse).

De nombreuses espèces d'origine continentale passent également tout ou partie de leur vie en milieu estuarien. Certaines comme *Schilbe mandibularis* (avec une large répartition lagunaire), *Parailia pellucida* et *Schilbe intermedius* (cantonnées aux secteurs dessalés) peuvent y être observées en abondance (ALBARET, 1994). Les relations entre « populations » fluviales et lagunaires demeurent mal connues et le rôle de nourricerie de la zone estuarienne reste en ce qui les concerne tout à fait hypothétique.

Conclusion

Contrairement à certaines idées reçues, la composition et la structure générale des peuplements estuariens présentent un degré de stabilité et de robustesse élevé à certaines échelles de temps (ordre de grandeur égal ou supérieur à 10 ans). Cette stabilité doit être reliée à l'adaptabilité des espèces composant ces peuplements, à la diversité et à l'efficacité des stratégies vitales mises en œuvre ainsi qu'à l'existence au sein des peuplements de processus de compensation spécifique (remplacement au cours du temps de certaines espèces par d'autres qui occupent une place et une fonction similaires sans que soit altérée la structure générale de la communauté). La disponibilité permanente de ressources trophiques variées et la robustesse des réseaux trophiques (MOYLE et CECI, 1982) constituent également un facteur de stabilité des communautés de poissons.

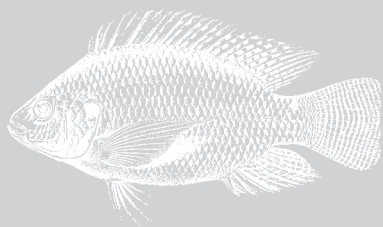
Cette stabilité à long terme et cette robustesse présentent pourtant des limites qui ont été mises en évidence par le suivi des modifications survenues dans certains milieux saumâtres : hypersalinisation de la Casamance (ALBARET, 1987), isolement, par rapport à la mer, des lagunes togolaises (LAË, 1992 a) ou au contraire accroissement des échanges par ouverture d'une nouvelle communication en lagune Ébrié (ALBARET et ÉCOUTIN, 1989), construction d'un barrage dans la partie amont de l'estuaire du fleuve Sénégal, etc. Ces études montrent que les peuplements connaissent alors des modifications importantes de leur richesse spécifique, de leur structure et des mécanismes qui régissent leur

fonctionnement. BARAN (1995) souligne que la tolérance et l'adaptabilité sont inscrites dans le patrimoine génétique des espèces estuariennes (SCHACHTER, 1969 ; BATTAGLIA et FAVA, 1982), mais uniquement dans la limite des variations de milieu « naturelles » rencontrées au cours de l'évolution de l'espèce. L'observation montre qu'elles ne permettent pas aux espèces de s'adapter à des perturbations d'origine anthropique lorsque celles-ci sont d'amplitude, de durée ou de nature inhabituelles (LIVINGSTON, 1984 ; VIDY, *comm. pers.*).

Par leur situation à l'interface du continent et de l'océan, les milieux estuariens et lagunaires figurent parmi les milieux les plus affectés par l'action anthropique et par les changements globaux. Ce sont des foyers d'occupation humaine depuis des temps très reculés. De nos jours, avec l'augmentation de la population, ces milieux sont l'objet de multiples sollicitations, souvent contradictoires, voire incompatibles : pêche, aquaculture, transport, protection de la faune et de la flore, urbanisation, tourisme, exploitations diverses (bois de mangrove, sable, par exemple), aménagements hydro-agricoles, etc.

Si les activités humaines sont le plus souvent à l'origine de la détérioration des milieux estuariens et lagunaires, des évolutions ou des événements naturels peuvent également être la cause d'une érosion plus ou moins importante de la diversité biologique. En fait, bien souvent, les situations les plus délicates résultent de la combinaison des deux types de facteurs et de leur aggravation mutuelle. Ainsi, en Afrique de l'Ouest, le déficit pluviométrique chronique que connaît la zone sahélienne se conjugue aux multiples interventions humaines pour modifier profondément les biocénoses des systèmes estuariens, sans qu'il soit possible, dans l'état actuel de nos connaissances du moins, de préciser la part de « responsabilité » exacte des facteurs incriminés.

L*es introductions
d'espèces dans
les milieux naturels
et leurs conséquences*



Alors que, pendant des siècles, les introductions d'espèces de poissons ont été encouragées un peu partout dans le monde, afin d'améliorer la production ichtyologique, elles sont devenues depuis quelques décennies l'objet de controverses parmi les scientifiques et les gestionnaires des milieux aquatiques. En effet, l'introduction de nouvelles espèces a parfois des conséquences importantes sur les peuplements ichtyologiques autochtones. Certains prétendent que l'homme ne doit pas jouer les apprentis sorciers et que toute introduction est *a priori* susceptible de causer des dégâts irréversibles à la faune en place. D'autres considèrent au contraire que la nature n'a pas forcément bien fait les choses et que l'introduction d'espèces dans le but d'améliorer la production de la pêche se justifie dans un certain nombre de cas. Ce débat entre les tenants de la conservation et ceux de la production est loin d'être clos, et doit nous inciter à la prudence.

Objectifs des introductions

De nombreuses espèces de poissons d'origines très différentes ont été introduites dans les eaux intérieures africaines (tabl. LI). SATIA et BARTLEY (1997) estiment que 139 espèces appartenant à 87 genres et 46 familles ont été introduites dans 42 pays africains. Les espèces le plus fréquemment introduites sont la carpe, la truite arc-en-ciel, le black-bass, le tilapia du Nil et la carpe chinoise. L'Afrique a accueilli des espèces provenant de tous les continents, à l'exception de l'Océanie et de l'Antarctique. Les buts poursuivis par ces introductions sont divers et ont été détaillés par WELCOMME (1988), MOREAU *et al.* (1988), OGUTU-OHWAYO et HECKY (1991), LÉVÊQUE (1997 b). En réalité, un peu plus de 20 espèces seulement provenant d'autres continents ont été introduites en Afrique, notamment en Afrique du Nord, en Afrique du Sud et à Madagascar.

Introduite pour la pêche sportive, la truite (*Salmo trutta*), originaire d'Europe, s'est maintenant acclimatée dans divers milieux aquatiques d'altitude. C'est également le cas pour le black-bass (*Micropterus salmoides*), originaire des États-Unis, acclimaté au Kenya et à Madagascar. Parmi les Cyprinidae, la carpe (*Cyprinus carpio*), originaire d'Europe, ainsi que le cyprin doré (*Carassius auratus*) ont également été introduits dès le XIX^e siècle à Madagascar. Des espèces asiatiques comme le gourami (*Osphronemus goramy*), introduit au milieu du XIX^e siècle, et le fibata, *Channa* sp. (d'après LOWE-McCONNELL, 1987), d'introduction récente, peuplent maintenant les eaux malgaches.

TABLEAU LI

Sélection d'espèces de poissons introduites dans les eaux africaines.

Espèces	Pays destinataire	Provenance	Année	Objectifs	Source
<i>Aristichthys nobilis</i>	Égypte	USA	1975	contrôle végétation	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Astatoreochromis alluaudi</i>	Côte d'Ivoire	Ouganda	1969	contrôle mollusques	LAZARD, 1990 a
<i>Clarias gariepinus</i>	Côte d'Ivoire	Centrafrique	1973	aquaculture	WELCOMME, 198
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Égypte	Hong-Kong	1969	aquaculture, contrôle végétation	WELCOMME, 198
	Éthiopie	Japon	1975	aquaculture, contrôle végétation	WELCOMME, 198
	Kenya	Japon	1969	aquaculture, contrôle végétation	WELCOMME, 198
	Côte d'Ivoire	France	1979	contrôle végétation ; petits barrages	MOREAU <i>et al.</i> , 198
	Soudan	Inde	1975	canaux d'irrigation	
<i>Cyprinus carpio</i> carpe	Égypte	Indonésie	1934	aquaculture ; lacs de barrage	WELCOMME, 198
	Éthiopie	Italie	1936	aquaculture ; lacs de barrage	MOREAU <i>et al.</i> , 198
	Côte d'Ivoire	Italie	1976	aquaculture	WELCOMME, 198
	Nigeria	Autriche/Israël	1954-1976	aquaculture	WELCOMME, 198
	Soudan	Indes	1975	aquaculture	WELCOMME, 198
	Rwanda	Israël	1960	aquaculture	WELCOMME, 198
<i>Eupomotis gibbosus</i> perche soleil	Maroc	France	1937	occuper une niche vide	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Gambusia affinis</i> gambusie	Centrafrique	?	1958	contrôle des moustiques	WELCOMME, 198
	Madagascar	USA	1929	contrôle des moustiques	WELCOMME, 198
	Soudan	Italie	1929	contrôle des moustiques	WELCOMME, 198
<i>Heterotis niloticus</i>	Centrafrique	Cameroun	1956	aquaculture	MOREAU <i>et al.</i> , 198
	Côte d'Ivoire	Cameroun	1958	aquaculture, pêche artisanale	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> carpe argentée	Égypte	Japon	1962	expérimentation	WELCOMME, 198
	Éthiopie	Japon	1975	peupler des barrages	WELCOMME, 198
<i>Ictalurus punctatus</i> poisson-chat	Nigeria	USA	1970-1976	aquaculture	WELCOMME, 198
<i>Lates niloticus</i> capitaine	Lac Victoria	Lac Albert	1960	occuper une niche vide	WELCOMME, 198
	Lac Kyoga	Lac Albert	1955	occuper une niche vide	
<i>Lepomis macrochirus</i>	Maroc	USA	1960	peupler des barrages	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Lepomis microlophus</i>	Afrique du Sud	USA	1937	acclimaté en rivière	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Limnothrissa miodon</i>	Lac Kivu Lac Kariba	Lac Tanganyika Lac Tanganyika	1958-1960	occuper une niche vide occuper une niche vide	SPLIETHOFF <i>et al.</i> , 1983
<i>Micropterus dolomieu</i>	Zimbabwe	USA		acclimaté en rivière	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Micropterus salmoides</i> black-bass	Égypte	Europe	1949	contrôle des tilapias en élevage	MOREAU <i>et al.</i> , 198
	Lac Naivasha	USA	1929	occuper une niche vide	WELCOMME, 198
<i>Oncorhynchus mykiss</i> truite arc-en-ciel	Éthiopie	Kenya	1967	pêche sportive	WELCOMME, 198
	Kenya	Afrique du Sud	1910	pêche sportive	WELCOMME, 198
	Soudan	Kenya	1947	?	
<i>Oreochromis alcalicus grahami</i>	Lac Nakuru	Lac Natron	1953-1960	occuper une niche vide	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Oreochromis aureus</i>	Côte d'Ivoire	Israël	1981	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
	Côte d'Ivoire	Égypte	1988	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
	Bénin	Israël	1983	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
<i>Oreochromis esculentus</i>	Rwanda	Lac Victoria	1950	pêche artisanale	WELCOMME, 198
<i>Oreochromis leucostictus</i>	Lac Victoria	Lac Albert	1954	pêche artisanale	WELCOMME, 198
	Lac Naivasha	Lac Victoria	1956	pêche artisanale	SIDDIQUI, 1979

TABLEAU LI (fin)

Sélection d'espèces de poissons introduites dans les eaux africaines.

Espèces	Pays destinataire	Provenance	Année	Objectifs	Source
<i>Oreochromis macrochir</i>	Madagascar	Congo	1955	aquaculture	WELCOMME, 198
	Ghana	Kenya	1962	aquaculture	WELCOMME, 198
	Côte d'Ivoire	Cameroun	1957	aquaculture, hybridation	LAZARD, 1990 a
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Égypte	Thaïlande	1954	aquaculture	WELCOMME, 198
	Côte d'Ivoire	Mozambique	1982	aquaculture lagunaire, hybrides	LAZARD, 1990 a
	Bénin	Côte d'Ivoire	1984	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
	Lac Victoria		1961		WELCOMME, 1967
<i>Oreochromis niloticus</i>	Centrafrique	Congo	1957	aquaculture	WELCOMME, 198
	Côte d'Ivoire	Burkina	1957	aquaculture, petits barrages	WELCOMME, 198
	Côte d'Ivoire	Ouganda	1968	aquaculture	LAZARD, 1990 a
	Lac Ayamé		1962	pêche artisanale	WELCOMME, 198
	Lac Kossou		1971	pêche artisanale	WELCOMME, 198
	Côte d'Ivoire	Égypte	1988	aquaculture lagunaire	WELCOMME, 198
	Sierra Leone	Volta	1978	aquaculture	WELCOMME, 198
	Lac Kyoga	Lac Albert	1957	pêche artisanale	MOREAU <i>et al.</i> , 198
	Bénin	Côte d'Ivoire	1979	aquaculture ; hybrides	LAZARD, 1990 a
	Lac Victoria		1954, 1956	pêche	WELCOMME, 1967
<i>Oreochromis spirulus</i>	Bénin	Kenya	1986	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
<i>O. spirulus niger</i>	Lac Naivasha	rivière Athi	1925	occuper une niche vide	SIDDIQUI, 1979
<i>O. urolepis hornorum</i>	Côte d'Ivoire	Malaisie	1967	aquaculture	WELCOMME, 198
	Côte d'Ivoire	USA	1982	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
	Bénin	Brésil	1972	aquaculture étang	LAZARD, 1990 a
<i>Osphronemus goramy</i>	Côte d'Ivoire	Singapour	1957	aquaculture	WELCOMME, 198
	Madagascar	Maurice	1957		MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Phaliboceros caudomaculatus</i>	Afrique du Sud	Brésil	1956	peupler des lacs artificiels	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Poecilia reticulata</i> guppy	Kenya	Ouganda	1950	contrôle des moustiques	WELCOMME, 198
	Ouganda	USA	1950	contrôle des moustiques	WELCOMME, 198
<i>Rutilus rutilus</i> gardon	Maroc	France		peupler des lacs artificiels	MOREAU <i>et al.</i> , 198
<i>Salmo trutta</i> truite fario	Kenya	Royaume-Uni	1921-1949	pêche sportive	WELCOMME, 198
<i>Tilapia rendalli</i>	Centrafrique		1953	aquaculture	
	Côte d'Ivoire	RDC	1957	aquaculture	LAZARD, 1990 a
	Soudan		1960	contrôle végétation	
	Lac Victoria	Kenya	1952		
	rivière Tana		1955	aquaculture ; pêche	
	Liberia	RDC	1960		
<i>Tilapia zillii</i>	Éthiopie	Ouganda	1974	aquaculture	WELCOMME, 198
	Côte d'Ivoire	Congo	1957	aquaculture	WELCOMME, 198
	Lac Victoria	Lac Albert	1954	occuper une niche vide	WELCOMME, 198
	Lac Kyoga		1956	pêche artisanale	
	Lac Naivasha		1956		SIDDIQUI, 1979
<i>Tinca tinca</i> tanche	Maroc	France	1935	peupler des lacs artificiels	MOREAU <i>et al.</i> , 198
	Afrique du Sud	Royaume-Uni	1910	peupler des lacs artificiels	MOREAU <i>et al.</i> , 198

Pêche sportive

Quelques espèces de poissons ont été introduites dans diverses parties du monde pour développer la pêche sportive (fig. 144). Parmi les exemples les plus spectaculaires, citons la truite, *Salmo trutta*, native d'Europe et qui a été intro-

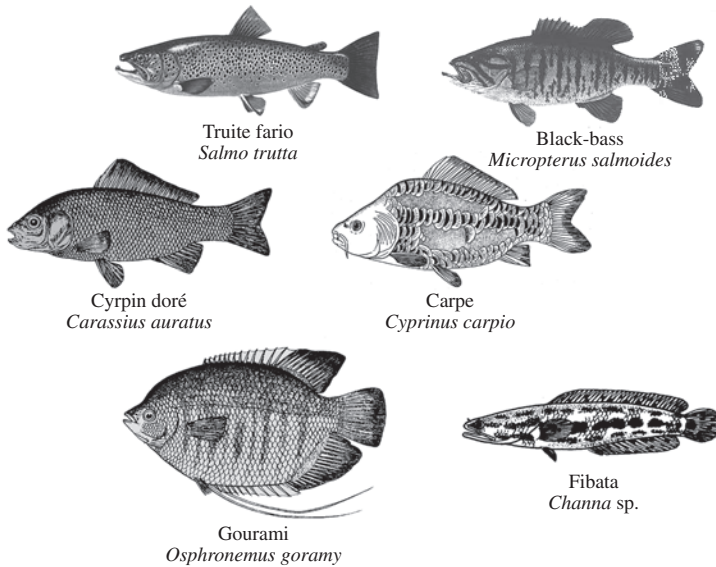


FIGURE 144

Plusieurs espèces d'origine étrangère ont été introduites dans divers pays d'Afrique.

duite dans divers milieux africains (BAGLINIÈRE et MAISSE, 1991) où elle était susceptible de s'établir, tels que les petits cours d'eau ou les lacs d'altitude. Le black-bass, *Micropterus salmoides*, ainsi que d'autres espèces de Centrarchidae d'origine nord-américaine ont également été introduits dans des eaux relativement fraîches (MOREAU *et al.*, 1988).

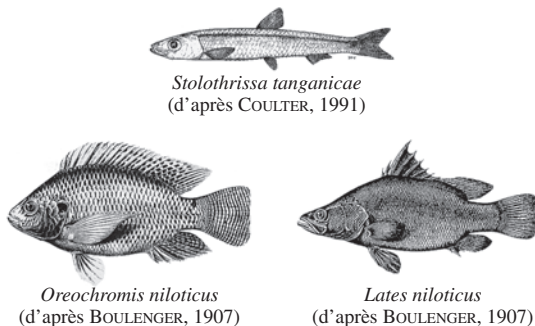
L'introduction controversée de *Lates niloticus* (fig. 145) dans le lac Victoria (voir encadré « Le lac Victoria : un système écologique perturbé ») aurait été également en partie motivée par le désir de développer la pêche sportive.

Aquaculture

Plus d'une centaine d'espèces de poissons ont fait l'objet d'introductions à des fins d'aquaculture dans le monde, mais peu de ces introductions concernent l'Afrique tropicale. La carpe (*Cyprinus carpio*) (fig. 144) est l'une des rares espè-

FIGURE 145

Trois des principales espèces africaines ayant fait l'objet d'introductions dans d'autres milieux pour améliorer la pêche : le Clupeidae zooplanctonivore pélagique *Stolothrissa tanganicae*, le Cichlidae omnivore *Oreochromis niloticus*, le prédateur ichtyophage *Lates niloticus*



ces non indigènes qui aient fait l'objet de diverses tentatives d'élevage dans plusieurs pays africains. De nombreuses espèces de tilapias ont également été transférées en divers points du continent africain (MOREAU *et al.*, 1988 ; LAZARD, 1990 a) ou introduites un peu partout dans le monde (voir « L'aquaculture »). Dans la zone intertropicale, *Oreochromis niloticus* (fig. 145) et, dans une moindre mesure, *Oreochromis mossambicus* constituent actuellement l'essentiel de la production aquacole.

Améliorer la productivité des milieux naturels

Les gestionnaires des pêches sont souvent tentés d'introduire des espèces dans le but d'améliorer la production d'un écosystème aquatique, en particulier lorsqu'ils estiment que certaines niches écologiques sont vacantes et que les ressources d'un milieu ne sont pas exploitées au mieux par les poissons indigènes.

Ainsi, *Limnothrissa miodon* et *Stolothrissa tanganyicae* (fig. 145), deux petits Clupeidae endémiques du lac Tanganyika, ont été introduits dans le lac Kivu en 1958-1960, où ils ont occupé une niche restée vacante en exploitant le zooplancton pélagique. Cette introduction est considérée comme un succès du point de vue économique (SPLIETHOFF *et al.*, 1983) et a permis l'établissement d'une pêcherie au début des années 1980.

L'introduction d'espèces a parfois été justifiée également par la création de nouveaux habitats. Ainsi, les espèces fluviales qui préfèrent le plus souvent les eaux courantes ne sont pas toujours aptes à se développer dans les réservoirs. On peut alors rechercher des espèces qui sont susceptibles de coloniser ces nouveaux milieux et de mieux utiliser leurs ressources. C'est pourquoi *Limnothrissa miodon* a été introduit dans le lac Kariba (un réservoir artificiel), afin de mieux utiliser le zooplancton de la zone pélagique. Il s'y est bien établi et occupe maintenant l'ensemble du lac où il sert notamment de nourriture à *Hydrocynus vittatus* et a permis le développement d'une pêcherie (MARSHALL, 1984 b). La production de la pêche, qui était de 1 000 tonnes en 1974, est passée à 24 000 tonnes en 1985 (MARSHALL, 1988).

L'introduction d'*Heterotis niloticus* et d'*Oreochromis niloticus* dans le lac de Kossou, en Côte d'Ivoire, avait également pour but de favoriser la colonisation de cette retenue par des poissons mieux adaptés aux conditions lacustres (LAZARD, 1990 a) ; les deux espèces s'y sont bien établies, sans conséquences apparentes jusqu'ici pour la faune autochtone.

Pour justifier les introductions, les gestionnaires des pêches mettent en avant d'autres exemples jugés positifs pour le développement de la pêche. Ainsi, l'introduction de diverses espèces de tilapias d'origine africaine (en particulier *Oreochromis mossambicus*) dans les lacs naturels et les réservoirs artificiels a permis d'améliorer la pêche de subsistance dans de nombreux pays asiatiques (FERNANDO, 1991 ; FERNANDO et FURTADO, 1975 ; HOLCIK, 1984). Les tilapias (*Oreochromis* sp. et *Sarotherodon* sp.) sont de très bonnes espèces colonisatrices en raison à la fois de leurs caractéristiques biologiques (espèces pratiquant des soins parentaux), de leur grande tolérance physiologique et de leur capacité à se nourrir d'algues et de détritus, qui sont des ressources souvent mal exploitées dans beaucoup de systèmes tropicaux (PHILIPPART et RUWET, 1982). Ils ont été introduits en Afrique dans les nombreuses petites retenues agropastorales qui ont été construites au cours des deux dernières décennies.

**ÉVOLUTION GÉNÉTIQUE
DES ESPÈCES INTRODUITES**

Un autre exemple est celui du lac Kyoga où *Lates niloticus* et *Oreochromis niloticus* ont été introduits au cours des années 1950 et ont rapidement prospéré (GEE, 1969). En 1977, ils constituaient chacun environ 40 % de la pêche artisanale estimée à 167 000 tonnes, alors qu'elle n'était que de 4 500 tonnes en 1956. En 1985, la situation était un peu différente, *O. niloticus* constituant 78 % des captures contre seulement 17 % pour *L. niloticus* (OGUTU-OHWAYO, 1990).

Contrôle biologique

L'introduction d'espèces de poissons a été pratiquée pour lutter contre les vecteurs de maladies. Quelques espèces comme *Gambusia affinis* ou *Poecilia reticulata* ont été utilisées dans différentes régions d'Afrique pour essayer de contrôler les moustiques vecteurs du paludisme. On a également proposé d'utiliser le Cichlidae malacophage *Astatoreochromis alluaudi*, originaire d'Afrique de l'Est, pour lutter contre les vecteurs de bilharziose (SLOOTWEG, 1989). Cette espèce a été introduite en différents endroits d'Afrique sans que des effets écologiques aient été enregistrés, mais sans que son efficacité en tant qu'agent de contrôle ait été réellement prouvée non plus. Enfin, des poissons africains sont parfois utilisés pour lutter contre la végétation aquatique, comme *Tilapia rendalli* qui a été introduit par exemple dans des canaux d'irrigation au Soudan.

Introductions accidentelles

Les introductions d'origine accidentelle (ou supposée telle) sont assez fréquentes. Beaucoup d'espèces introduites à des fins d'aquaculture, si ce n'est la totalité, se sont échappées des piscicultures à l'occasion d'événements incontrôlables comme des crues exceptionnelles, alors que leur présence dans le milieu naturel n'était pas désirée. Ce serait le cas à Madagascar pour le fibata, *Channa striatus*, poisson d'origine asiatique qui s'est répandu dans de nombreux milieux aquatiques après qu'une crue eut détruit la station de pisciculture où l'espèce était stockée.

On considère également que le transport de poissons par le ballast des bateaux est une source non négligeable de transferts. C'est l'hypothèse qui a été avancée par MILLER *et al.* (1989) pour expliquer l'introduction dans les mangroves de basse Guinée d'un Eleotridae (*Butis koilomatodon*) originaire de l'Indo-Pacifique.

Les transferts de poissons d'aquarium n'étant pas contrôlés, il y a de plus en plus d'introductions qualifiées d'accidentelles de ces espèces dans les milieux aquatiques un peu partout dans le monde. Il s'agit souvent d'individus qui ont été relâchés par des aquariologistes amateurs dans le milieu naturel.

Les espèces introduites dans de nouveaux milieux conservent-elles leurs caractéristiques génétiques ou peut-on observer une évolution dans un laps de temps relativement court ? La réponse à cette question dépend en partie des techniques utilisées. *Limnothrissa miodon* a été introduit en 1959 dans le lac Kivu à partir de populations du lac Tanganyika. HAUSER *et al.* (1995) ont montré 34 ans après que la population transplantée se différencie de la population d'origine, tant sur le plan morphologique que génétique. Si aucune diversité des allozymes n'a été observée, la population du Kivu possède par contre une diversité plus faible de l'ADN mitochondrial (*mtDNA haplotype diversity*). Cet appauvrissement, qui suggère un effet fondateur, serait imputable à une forte mortalité des individus après l'introduction (quelques dizaines de milliers), de telle sorte que la population actuelle serait issue de seulement quelques dizaines d'individus survivants. Cette réduction de la variabilité en ADN mitochondrial, qui contrôle les enzymes nécessaires à la physiologie des cellules, pourrait en théorie avoir des conséquences sur l'adaptabilité physiologique de l'espèce.

LE LAC VICTORIA : UN SYSTÈME ÉCOLOGIQUE PERTURBÉ

Un des exemples les plus spectaculaires de modification des peuplements ichtyologiques sous l'effet des activités humaines est celui du lac Victoria, où des centaines d'espèces endémiques de Cichlidae sont actuellement menacées ou ont disparu. L'histoire de ce qui a pu être considéré comme un désastre écologique est complexe et fait intervenir différents facteurs, comme nous allons essayer de le montrer brièvement.

Tout commence au début des années 1960 lorsque, après de sérieuses controverses (FRYER, 1960), le capitaine (*Lates niloticus*) fut introduit délibérément dans le lac Victoria pour améliorer la pêche artisanale et encourager la pêche sportive. Cette espèce prédatrice s'est bien adaptée à son nouveau milieu, au point de constituer à l'heure actuelle l'essentiel de la pêche commerciale (OGUTU-OHWAYO, 1990). En plus du *Lates*, quatre espèces de tilapias ont également été introduites dans le lac Victoria durant les années 1950 :

Oreochromis niloticus et *O. leucostictus* pour renforcer le stock de tilapias indigènes qui était surexploité, *Tilapia zillii* pour consommer les macrophytes qui n'étaient pas utilisés par les espèces importantes commercialement, et *Tilapia melanopleura* par accident.

Au début des années 1980, de nombreux scientifiques se mirent à dénoncer les conséquences désastreuses de l'introduction du *Lates* sur la faune de Cichlidae endémiques (BAREL *et al.*, 1985 ; COULTER *et al.*,

1986). En effet, la population de ce grand prédateur s'était accrue rapidement, au point de faire disparaître les populations d'*Haplochromis* endémiques qui lui servaient de nourriture. Cette situation fut considérée comme une catastrophe écologique dans la mesure où le lac Victoria, au même titre que les lacs Tanganyika et Malawi, est un véritable laboratoire naturel de l'évolution où la spéciation est en cours de nos jours. L'introduction du *Lates* avait donc profondément perturbé ce patrimoine scientifique unique au monde. Des pêches expérimentales réalisées entre 1979 et 1990 dans le secteur sud du lac Victoria (Mwanza Gulf) montrent que, sur un total de 123 espèces d'*Haplochromis* qui avaient été capturées dans un ensemble de stations, 80 % avaient disparu des captures après 1986 (WITTE *et al.*, 1992 b).

Il y a également des indications selon lesquelles les populations d'autres espèces de poissons ont régressé dans le lac Victoria après l'introduction du capitaine. C'est le cas pour *Clarias gariepinus* et *Bagrus docmak*, probablement en raison de la prédation mais aussi de la compétition avec le *Lates*. La capture d'espèces benthiques comme *Synodontis afrofischeri* et *S. victoriae* a également diminué, alors que *Schilbe intermedius* semble moins touché, probablement en raison de son comportement pélagique.

Mais il est apparu rapidement que l'introduction du *Lates* n'était peut-être pas la seule cause de la disparition des Cichlidae endémiques.

En particulier, les populations de ces espèces

Conséquences des introductions

L'introduction de nouvelles espèces dans un écosystème est parfois à l'origine de phénomènes de compétition qui peuvent entraîner l'élimination des espèces indigènes ou celle des espèces introduites. Mais il peut y avoir également des modifications indirectes, qui sont en général moins faciles à observer, par le biais des chaînes trophiques. Pour interpréter correctement les impacts des introductions, il faut distinguer plusieurs niveaux d'intervention :

- celui de la transplantation d'espèces d'un point à un autre d'un même bassin hydrographique ;
- celui de l'introduction par l'homme d'espèces étrangères au bassin mais provenant d'une même zone biogéographique ;
- celui de l'introduction d'espèces provenant de zones biogéographiquement différentes, voire de continents différents.

avaient déjà été sérieusement perturbées par l'utilisation de techniques de pêche prohibées et par l'introduction de nouveaux engins de pêche comme le chalut (OGUTU-OHWAYO, 1990). Dans le lac Malawi, par exemple, on a constaté que, à la suite de l'introduction de la pêche mécanisée, 20 % des espèces de Cichlidae avaient disparu des captures entre 1971 et 1974 (COULTER *et al.*, 1986). Les résultats d'une campagne d'échantillonnage dans le lac Victoria (HARRISON *et al.*, 1989) montrèrent également que les populations de Cichlidae étaient beaucoup plus abondantes et diversifiées dans les zones mises en réserve où la pêche est interdite, ainsi que dans les zones peu peuplées où la pression de pêche est plus faible. Les résultats de pêches expérimentales portant sur la période 1979-1990, dans le golfe de Mwanza, montrent en outre que le déclin des populations d'*Haplochromis* a débuté avant l'explosion des populations de *Lates* (WITTE *et al.*, 1992 a). Ces observations tendent à conforter l'hypothèse que la surexploitation pourrait être en partie responsable de la disparition apparente de certaines populations d'*Haplochromis* dans le lac Victoria (ACERE, 1988). Les limnologues se sont également aperçus que le lac Victoria est l'objet d'un impact plus diffus et sur le long terme, lié à l'intensification de l'urbanisation et du développement agricole dans le bassin versant. Cela se traduit par un processus d'eutrophisation, c'est-à-dire un accroissement des apports en éléments nutritifs (azote et phosphore) en

provenance du bassin versant, qui est à l'origine d'une augmentation considérable de la biomasse algale, celle-ci ayant été multipliée par trois à cinq en l'espace de 30 ans.

On a également observé un changement des peuplements phytoplanctoniques qui sont maintenant dominés par les cyanobactéries filamenteuses, alors qu'ils étaient principalement constitués de diatomées autrefois. La production primaire a doublé et la teneur en oxygène des eaux profondes a fortement baissé, avec l'apparition de phases anoxiques saisonnières en dessous de 40 m (MUGGIDE, 1993 ; LEHMAN et BRANSTRATOR, 1993). Ce phénomène d'eutrophisation, qui a commencé il y a plusieurs décennies, s'est accéléré après 1960, et des fleurs d'eau sont maintenant observées, entraînant des mortalités massives de poissons (WITTE *et al.*, 1992 a).

L'eutrophisation, qui modifie les conditions physiques et biologiques du lac, a bien entendu des répercussions sur la faune ichthyologique. La désoxygénation permanente ou temporaire des eaux limite en particulier les habitats disponibles pour les espèces benthiques, et les fleurs d'eau sont à l'origine de mortalités massives d'espèces pélagiques.

La disparition des certaines de Cichlidae endémiques du lac Victoria est en soit un réel désastre écologique. Mais les causes de ce désastre, nous l'avons vu, sont nombreuses, et pour certaines difficiles à maîtriser dans l'état actuel d'évolution du système lacustre du lac Victoria.

Compétition avec les espèces indigènes

Les espèces introduites peuvent entrer en compétition avec les espèces indigènes, et éventuellement les éliminer. C'est particulièrement vrai lorsqu'on introduit des espèces prédatrices. L'un des cas les plus spectaculaires est celui de l'introduction dans le lac Victoria de *Lates niloticus*, un poisson piscivore pouvant atteindre plus de 100 kg. Pour certains scientifiques, ce prédateur serait à l'origine du déclin et probablement de la disparition de plusieurs espèces appartenant à une riche faune endémique de petits Cichlidae qui lui a servi de proie (voir encadré). On estime également que l'introduction du black-bass dans le lac Naivasha en 1929 pour la pêche sportive serait responsable de la disparition des quelques espèces indigènes, ainsi que des espèces introduites pour lutter contre les larves de moustiques, tels *Gambusia* et *Poecilia* sp.

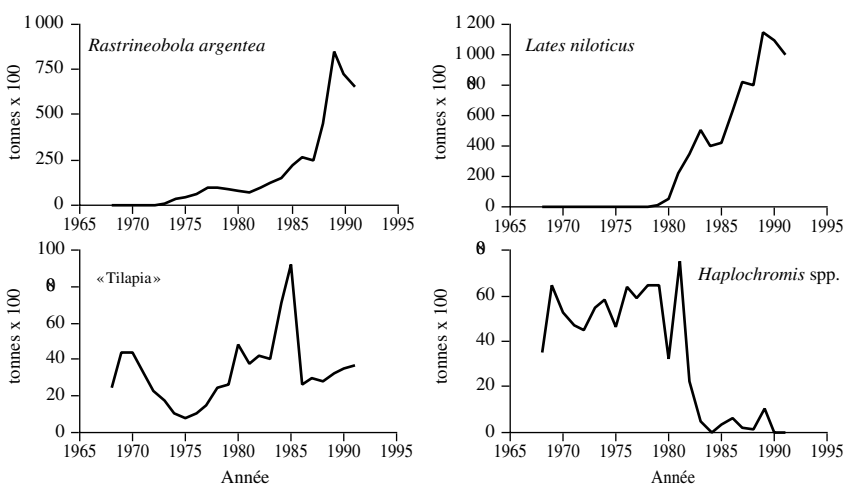
Les espèces non prédatrices peuvent également avoir un impact sur la faune indigène, comme cela a été montré dans le lac Luhondo (Rwanda) (DE Vos *et al.*, 1990). Jusqu'en 1934, trois espèces de Cyprinidae étaient connues de ce lac : un petit barbeau, *Barbus neumayeri*, et deux grandes espèces, *Barbus microbarbis* et *Varicorhinus ruandae*. *Oreochromis niloticus* a été introduit volontairement en 1935, ainsi que quelques *Haplochromis* de manière apparemment accidentelle. Dans les années 1950, *O. niloticus* était devenue l'espèce dominante mais les *Haplochromis* se sont à leur tour développés, au point d'être actuellement les plus abondants. *B. microbarbis* a lui disparu et les deux autres Cyprinidae sont maintenant cantonnés aux petits cours d'eau tributaires du lac.

Conséquences sur l'écosystème aquatique

L'introduction d'un prédateur dans un écosystème aquatique peut avoir des conséquences sur le fonctionnement biologique du système par le biais des chaînes trophiques. Un exemple spectaculaire de cascade trophique (voir p. 297) est celui consécutif à l'introduction du capitaine, *Lates niloticus*, dans le lac Victoria, qui serait responsable de la quasi-disparition dans les années 1980 du groupe détritivore/phytoplanctonivore des Haplochromines (Cichlidae endémiques), ainsi que du groupe des zooplanctonivores qui constituaient respectivement 40 % et 16 % de la biomasse de poissons démersaux (fig. 146). Les détritivores ont été remplacés par la crevette indigène *Caridina nilotica*, et les zooplanctonivores par le Cyprinidae pélagique *Rastrineobola argentea* (WITTE *et al.*, 1992 a), ces deux dernières espèces étant devenues la nourriture principale des capitaines après la disparition des Haplochromines.

L'introduction d'espèces planctoniques a, semble-t-il, des conséquences sur les peuplements zooplanctoniques. Ainsi, GREEN (1985) a constaté que *Limnotherissa*, introduit dans le lac Kariba, a réduit de 2,4 à 44 fois l'abondance du zooplancton selon les taxons considérés. Dans le lac Kivu, il y aurait eu disparition de plusieurs espèces de crustacés planctoniques de grande taille sous l'effet de la prédation, ainsi que l'a montré l'étude de prélèvements de zooplancton effectués avant et environ 20 ans après l'introduction (DE LONGH *et al.*, 1983, 1995). En 1981, les daphnies ont complètement disparu et les cyclopidés ont

FIGURE 146
Résultats
des pêches annuelles
par espèces dans
les eaux kényanes
du lac Victoria
(d'après GOPHEN
et al., 1995).



une taille moyenne beaucoup plus petite. On observe en revanche l'abondance de ciliés, de rotifères et de petites espèces de cladocères, c'est-à-dire d'espèces de petite taille. Des échantillons prélevés en 1986 ne contenaient pas d'organismes planctoniques de taille supérieure à 0,2 mm (DUMONT, 1986).

Hybridations

L'introduction dans un même plan d'eau d'espèces voisines qui ne cohabitent pas habituellement peut avoir pour conséquence une hybridation des espèces introduites. Les espèces de tilapias, en particulier, sont connues pour s'hybrider (TREWAVAS, 1983), ce qui peut entraîner des modifications génétiques pour les espèces survivantes. Par exemple, dans le lac Naivasha, *Oreochromis spilurus*, introduit en 1925, fut abondant dans les années 1950 et 1960, puis s'hybrida avec *Oreochromis leucostictus* introduit en 1956. Il en résulta la disparition d'*O. spilurus* et des hybrides (SIDDIQUI, 1977, 1979).

La disparition des espèces *O. esculentus* et *O. variabilis*, endémiques des lacs Victoria et Kyoga, pourrait être due à l'hybridation et (ou) la compétition avec les espèces introduites (*O. niloticus*, *T. zillii*). Des hybrides *O. niloticus* x *O. variabilis* ont été observés dans le lac Victoria (TREWAVAS, 1983).

Conséquences d'introductions répétées sur la faune et la pêche : le cas des lacs malgaches

La faune ichthyologique malgache est assez pauvre mais constituée de nombreuses espèces endémiques appartenant en particulier à la famille des Cichlidae et à celle des Bedotiidae (REINTHAL et STIASSNY, 1991). L'introduction d'espèces étrangères a commencé au siècle dernier (KIENER, 1963 ; MOREAU, 1979) et les peuplements actuels de nombreux lacs malgaches (lac Alaotra, lac Itasy, par exemple) sont constitués d'espèces provenant de divers continents (tabl. LII). Ces espèces cohabitent parfaitement et sont à l'origine d'une pêcherie assez prospère. Mais elles ont également éliminé une partie de la faune indigène.

TABLEAU LII

Liste des espèces introduites dans les eaux douces de Madagascar, origine géographique et date connue d'introduction.

Année	Espèces	Provenance	Distribution	Sources
187	<i>Osphronemus goramy</i>	Extrême-Orient	Pangalanes	KIENER, 1963
181	<i>Carassius auratus</i>	France	très répandu	KIENER, 1963
1914	<i>Cyprinus carpio</i>	France	très répandu	KIENER, 1963
1922	<i>Salmo irideus</i>	USA	Ankaratra	KIENER, 1963
1926	<i>Salmo fario</i>	France	Ankaratra	KIENER, 1963
1929	<i>Gambusia holbrooki</i>	USA	très répandu	KIENER, 1963
1940	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Réunion		MOREAU <i>et al.</i> , 1988
1951	<i>Tilapia melanopleura</i>	Congo	très répandu	KIENER, 1963
1951	<i>Micropterus salmoides</i>	Amérique du Nord	altitudes moyennes	KIENER, 1963
1951	<i>Tilapia rendalli</i>	Congo		MOREAU, 198
1955	<i>Tilapia zillii</i>	Kenya	peu répandu	KIENER, 1963
1955	<i>Oreochromis macrochir</i>	Congo	très répandu	KIENER, 1963
1956	<i>Oreochromis mossambicus</i>	Mozambique	très répandu	KIENER, 1963
1956	<i>Oreochromis niloticus</i>	Égypte	très répandu	KIENER, 1963
1959	<i>Cyprinus carpio</i>	France		KIENER, 1963
1963	<i>Heterotis niloticus</i>	Centrafrique	Pangalanes	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
1975	<i>Channa striatus</i>	Asie	plusieurs lacs	RABELAHATRA, 1988

Dans le lac Alaotra, avant l'introduction d'espèces exotiques, la communauté ichthyologique était pauvre et dominée par *Paratilapia polleni*, *Rheocles alaotrensis*, *Ratsirakia legendrei* et deux anguilles (*Anguilla mossambica* et *A. marmorata*) (MOREAU, 1980). Au début du siècle, *Carassius auratus* introduit à Madagascar en 1865 est signalé dans le lac, et en 1925 *P. polleni* ainsi que *C. auratus* constituaient l'essentiel des captures de la pêche artisanale (tabl. LIII). En 1935, *Cyprinus carpio*, introduit en 1925, est une composante non négligeable des captures, et en 1954 cette espèce est largement dominante (tabl. LIII).

Puis vient une période durant laquelle trois espèces de tilapias sont introduites successivement, et deux d'entre elles (*Tilapia rendalli* et *Oreochromis macrochir*) prolifèrent au cours des années 1960, alors que les espèces indigènes et *C. auratus* régressent fortement. La diminution des tilapias dans les captures, dans les années 1970, pourrait être due à une surexploitation résultant de l'introduction des filets maillants dans la pêche à la fin des années 1960. Le black-bass *Micropterus salmoides*, introduit en 1962, ne s'est pas beaucoup développé puisqu'il ne constituait que 4 % des captures en 1975. De 1966 à 1972, des juvéniles de *Cyprinus carpio* ont été réintroduits dans le lac, ce qui peut expliquer un léger accroissement des captures.

Plus récemment, *Channa striatus*, échappé de pisciculture, s'est répandu dans les eaux naturelles malgaches. Ce prédateur d'origine asiatique pourrait avoir un impact important sur la faune ichthyologique.

Un phénomène similaire est survenu dans le lac Itasy (MOREAU, 1979) qui était habité par plusieurs espèces indigènes au début du siècle : *Anguilla mossambica*, *Anguilla nebulosa labiata*, *Anguilla marmorata*, *Ptychochromis betsileanus*, *Ratsirakia legendrei* et *Chonophorus macrorhynchus*. *Carassius auratus* fut introduit en 1899 et *Paratilapia polleni* (une espèce endémique malgache) en 1924, mais ils ne se sont pas réellement développés. En 1930, *Ptychochromis betsileanus* constituait 40 % des captures, mais en 1950-1955 *Cyprinus carpio*, qui avait été introduit en 1925-1930, constituait 80 à 85 % des captures, contre 10 % seulement pour *P. betsileanus* (tabl. LIV). *Tilapia rendalli*, introduit en 1955, remplaça rapidement *Cyprinus carpio*, et vers 1958 représentait 70 % des captures. Mais *T. rendalli* lui-même fut remplacé par *Oreochromis macrochir* qui avait été introduit en 1958 et qui constituait l'essentiel de la pêche en 1963. En 1965, l'importance d'*O. macrochir* diminua en raison de l'apparition dans les captures d'une population hybride appelée *Tilapia* 3/4, et en 1972 il avait disparu. *Tilapia* 3/4 est le résultat d'une hybridation naturelle entre *O. macrochir* et *O. niloticus*

TABLEAU LIII
Évolution
de la composition
des captures de
la pêche artisanale
(en %) dans le lac
Alaotra, en fonction
des introductions
successives
d'espèces (d'après
MOREAU, 1980).

Espèces	1925	1935	1954	1957	1960	1963	1966	1969	1972	1975
<i>Anguilla</i> spp.	5	5	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Paratilapia polleni</i>	75	40	5	3	2	1				
<i>Carassius auratus</i>	20	25	14	10	4	2				
<i>Cyprinus carpio</i> (1925)		30	0	40	15	14	5	11	21	21
<i>Tilapia rendalli</i> (1954)				46	23	8	10	20	16	16
<i>Oreochromis macrochir</i> (1958)					55	74	8	66	56	50
<i>Oreochromis niloticus</i> (1961)								1	3	7
<i>Micropterus salmoides</i> (1961)							1	1	3	4
Captures totales (tonnes)			1 80	2 200	2 700	3 000	3 200	2 500	2 100	2 100

TABLEAU LIV

Évolution de la composition des captures de la pêche artisanale (en %) dans le lac Itasy, en fonction des introductions successives d'espèces (d'après MOREAU, 1979).

Espèces	1930	1950-55	1958	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1985
<i>Ptychochromis bletsleanus</i>	40	10	0	0													
<i>Anguilla</i> spp.	50 ?			3	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Cyprinus carpio</i> (1925)		80-85		6	6	5	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	1,5
<i>Tilapia rendalli</i> (1955)			70	5	4	4	3	3	2	1	1	1	1	1	1	*	0,4
<i>Oreochromis macrochir</i> (1958)				8	6	78	56	30	10	1	1	0					
<i>Oreochromis niloticus</i> (1961)				1	2	5	8	10	15	18	24	32	39	45	50	55	57
<i>Tilapia 3/4</i>				0	0	5	25	50	66	74	68	61	54	48	43	39	38
<i>Micropterus salmoides</i> (1961)				0	0	1	1	2	2	2	2	3	3	3	3	3	1,5
Captures totales (tonnes)				1 200	80	500	300	20	8	80	450	300	290	20	20	275	625

qui avait été introduit en 1961. Cette hybridation spontanée donna naissance à des hybrides fertiles plus féconds, d'une taille identique à *O. macrochir*. Mais les populations d'*O. niloticus* se développèrent lentement et en 1975, elles représentaient 55 % des captures, suivies par celles de *Tilapia 3/4* qui commençait à présenter des signes de dégénérescence. La contribution des espèces dans les captures était en 1985 sensiblement similaire à celle de 1975 (MATTHES, 1985).

Certaines espèces ont également été introduites sans succès apparent dans le lac Itasy. C'est le cas pour *Micropterus salmoides*, introduit en 1962, *Gambusia holbrooki*, introduit vers 1950, et *Oreochromis mossambicus*, introduit en 1961 ; mais ces espèces ainsi que *O. macrochir* semblent avoir disparu (MATTHES, 1985). *Channa striatus* a été observé dans les captures en 1985 et on peut penser que cette espèce prédatrice aura un impact majeur sur les populations existantes.

Il faut noter que la surpêche ou tout au moins les changements dans les techniques de pêche ont probablement joué également un rôle dans l'évolution des populations de poissons des lacs Alaotra et Itasy. Il est cependant difficile de faire la part entre les conséquences liées aux introductions et celles résultant d'une évolution dans les modes d'exploitation des ressources.

Quelles leçons tirer des expériences passées ?

L'invasion d'écosystèmes aquatiques par de nouvelles espèces, à l'occasion d'événements géologiques ou climatiques, n'est pas une situation exceptionnelle sur le plan historique. Mais l'ampleur et la fréquence actuelles des introductions dues à l'homme inquiètent les scientifiques, dans la mesure où l'on court le risque, en quelques décennies, d'aboutir à des mélanges de faunes aux origines les plus diverses, mélanges qui n'auraient pu s'accomplir sur des millions d'années par le simple jeu des événements géologiques. Beaucoup considèrent, non sans raisons, que ces introductions d'espèces, véritable jeu de hasard, peuvent conduire dans certains cas à des désastres écologiques. Sur des bases plus ou moins intuitives, ils dénoncent donc *a priori* toute tentative d'introduction sans que leur intérêt potentiel, que ce soit sur le plan écologique ou économique, ait été correctement évalué.

Pouvons-nous dégager un certain nombre de leçons des expériences passées et avancer quelques principes qui permettraient de limiter les conséquences négatives d'introductions ? Tout d'abord, il faut retenir que les introductions sont irréversibles et qu'il n'est pas possible d'éradiquer les espèces introduites avec les moyens dont nous disposons actuellement. D'autre part, il paraît bien établi, par de nombreux exemples africains ou d'autres régions du monde, que l'introduction de grands prédateurs dans des lacs où les espèces endémiques constituent l'essentiel de la faune ichtyologique s'est souvent soldée par des impacts catastrophiques sur cette faune indigène. Le cas du lac Victoria est une illustration particulièrement dramatique de cette situation.

Lorsqu'on examine les conséquences de diverses introductions, on constate trop souvent que les informations sont anecdotiques ou fragmentaires et que les effets des espèces introduites ont pu être cachés ou amplifiés par des changements de l'environnement résultant d'autres causes. Il n'est pas non plus exclu que, dans certaines circonstances, les impacts aient pu être attribués à tort aux introductions. Inversement, on n'a probablement pas toujours pris en compte les conséquences des introductions sur d'autres éléments des systèmes biologiques concernés. En réalité, il est souvent difficile de faire la part de ce qui résulte des introductions et de ce qui est la conséquence des activités humaines sur les milieux aquatiques. Ainsi, dans le lac Victoria où le *Lates* est accusé de la disparition de nombreuses espèces endémiques, on a constaté que ces dernières avaient été fragilisées auparavant par l'introduction de nouvelles techniques de pêche (chalutage) et que le lac était également en voie d'eutrophisation, ce qui signifie qu'une part de plus en plus importante des habitats benthiques est soumise à des périodes d'anoxie, limitant ainsi l'espace disponible pour les espèces indigènes.

Il existe néanmoins un certain nombre d'exemples qui tendent à montrer que les introductions peuvent avoir des effets positifs, du moins sur la pêche, dans des milieux nouvellement créés comme les réservoirs, où les espèces fluviales ne sont pas bien adaptées pour coloniser les milieux pélagiques (FERNANDO, 1991). Ce pourrait être le cas également dans un certain nombre de régions où la faune ichtyologique est pauvre pour des raisons historiques et biogéographiques.

Pour éviter de faire des erreurs irrémédiables, mais ne pas rester inactif pour autant, une meilleure communication est indispensable entre les scientifiques et les gestionnaires. Cependant, BALON et BRUTON (1986) ont clairement indiqué les difficultés de ces procédures. Les gestionnaires sont-ils prêts à accepter des recommandations qui ne vont pas dans le sens de leurs projets ? Les scientifiques ont-ils une connaissance suffisante des problèmes pour donner des conseils clairs et univoques ? En réalité, les scientifiques ont une capacité réduite à prévoir les impacts des introductions et une certaine réticence à traiter de ces questions ou à prendre leurs responsabilités. Une recherche finalisée serait nécessaire pour mieux appréhender les conséquences des introductions, en s'appuyant sur des expériences de terrain et en utilisant toute l'information déjà disponible. Mais les gestionnaires et les politiques devraient également prendre conscience que l'absence de réglementation, ou du moins l'absence de contrôle concernant les transferts de poissons, rend actuellement possibles d'autres catastrophes écologiques comparables à celle du lac Victoria.

Impacts des activités humaines



Les milieux aquatiques continentaux sont tout particulièrement affectés par les activités humaines : modification ou disparition des habitats, résultant le plus souvent de travaux d'aménagement, pollutions d'origines diverses, surexploitation due à la pêche. Les conséquences de ces activités, amplifiées à l'heure actuelle par l'accroissement de la population et une pression de plus en plus forte sur les ressources naturelles, mettent en danger la faune ichthyologique un peu partout dans le monde. Assez longtemps épargnée, l'Afrique subit à son tour ces impacts, même si la pollution, par exemple, demeure encore relativement limitée dans l'espace.

Les modifications de l'habitat

L'altération de l'habitat est une des menaces les plus importantes pour la faune aquatique. Les changements qui peuvent intervenir ont deux origines bien distinctes qui interfèrent néanmoins le plus souvent :

- les changements climatiques avec leurs conséquences sur les bilans hydriques et le fonctionnement hydrologique des hydrosystèmes ;
- les modifications dues à l'homme tant dans le milieu aquatique que dans son bassin versant.

Les changements climatiques

L'existence des milieux aquatiques superficiels dépend étroitement des apports dus aux pluies, et donc du climat. Toute modification du régime climatique aura des conséquences importantes en termes de bilan hydrologique, qui se traduiront par exemple par l'extension ou la régression des habitats aquatiques (voir p. 31). Un cas spectaculaire est celui du lac Tchad dont la superficie a fortement diminué au cours des années 1970 en raison d'une période de sécheresse sévissant sur le Sahel.

On sait que le climat n'a jamais été stable à l'échelle géologique et que les milieux aquatiques ont toujours fluctué, sans que l'homme puisse en être tenu pour responsable (phénomène « El Niño », par exemple). Mais on sait également que l'homme peut agir indirectement sur le climat, soit localement par la déforestation, soit globalement par l'émission de certains gaz dits à « effet de serre ». Ces dernières années, l'opinion mondiale a été alertée sur un réchauffement possible de la planète qui serait dû à l'augmentation de la teneur de l'air en gaz carbonique, en méthane et en chlorofluorocarbène (CFC),

dont l'émission massive est liée aux activités industrielles. Si l'on ne sait pas très bien quelles seront l'ampleur et la vitesse de ce réchauffement, on peut néanmoins craindre que ces changements climatiques surviennent dans les prochaines décennies, entraînant une modification du régime des pluies dans certaines régions du monde. Outre des conséquences encore peu prévisibles sur le plan hydrologique (augmentation ou diminution locale des pluies), on peut s'attendre à une augmentation de l'insolation et de la température, à des changements dans la répartition de la végétation, à une élévation du niveau des mers. Ces scénarios quelque peu catastrophistes auront des effets à long terme s'ils se réalisent. Même s'il est encore impossible, au plan local, d'évaluer les conséquences de ces changements annoncés, il apparaît évident, quelle que soit l'ampleur du phénomène, que la faune aquatique, dans son ensemble, sera la première affectée. Il est également possible que le niveau des mers remonte, du fait de la fonte des glaces polaires, ce qui entraînera une modification des milieux littoraux.

Les aménagements

Les usages divers de l'eau pour l'agriculture, la production d'énergie, le transport, les besoins domestiques sont à l'origine de nombreux aménagements des hydrosystèmes. Ces contraintes modifient le bilan hydrologique mais également, directement ou indirectement, les habitats aquatiques d'origine.

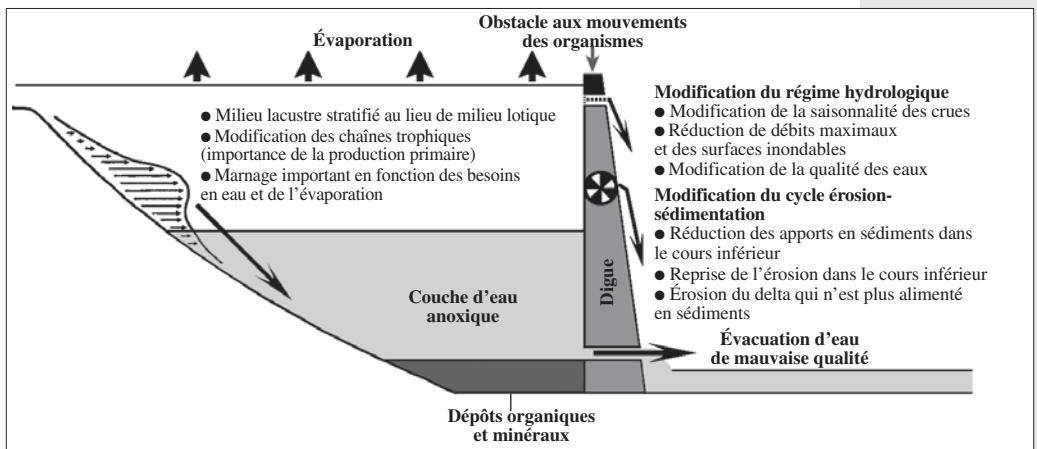
Les barrages

Les grands barrages hydroélectriques sont des constructions coûteuses et prestigieuses, dont l'intérêt économique est souvent controversé et dont l'impact écologique est important (fig. 147). Néanmoins, depuis le milieu des années 1950, de grands barrages ont été construits et on en compte désormais plusieurs dizaines sur la plupart des grands systèmes fluviaux africains (voir p. 11).

Lorsqu'on barre un cours d'eau pour créer une retenue, on provoque de nombreuses modifications de l'habitat et des peuplements de poissons (JACKSON *et al.*, 1988 ; p. 385), qui, dans leurs grandes lignes, peuvent se résumer de la manière suivante.

FIGURE 147

Schéma montrant les principaux impacts provoqués par la création d'un barrage sur le milieu aquatique.



Familles	Fleuve Niger avant barrage			Lac Kainji		
	Nombre d'espèces	Fréquence numérique (%)	Fréquence pondérale (%)	Nombre d'espèces	Fréquence numérique (%)	Fréquence pondérale (%)
Mormyridae	19	20,7	19,5	12	1,4	1,4
Alestidae	8	36,3	12,1	8	18,6	10,3
Citharinidae et Distichodontidae	5	6,1	19,8	4	4,7	15
Cyprinidae	5+	3,3	4,3	7	8,6	5,5
Bagridae/Claroteidae	7	7,2	18,2	8	18,6	15
Schilbeidae	3	8	3,6	3	0,1	*
Mochokidae	18	18	18,7	11	2,3	2,5
Clariidae	2	*	*	2	*	2,2
Malapteruridae	1	*	*	1	0,1	2,5
Centropomidae	1	*	*	1	1,7	1,2
Cichlidae		*	*	7	36,1	43,6

TABLEAU LV

Évolution
des peuplements
ichtyologiques
dans le Niger
avant et après
la fermeture
du barrage de Kainji
(d'après Ita, 1984).
Les astérisques
indiquent
un très faible
pourcentage.

La création d'un lac de retenue à l'amont élimine les espèces inféodées aux eaux courantes. Toutefois, du fait du développement du plancton, il se produit généralement une explosion d'espèces planctophages, suivie de près par un important développement des ichtyophages pélagiques. En raison de la stratification des eaux, la zone benthique est en général désoxygénée et impropre à la vie des poissons. Seules les zones littorales et pélagiques sont susceptibles d'être colonisées par des espèces adaptées aux conditions lentiques. Mais en milieu tropical, du fait d'un marnage souvent important, ces biotopes sont généralement brutalement exondés, ce qui provoque une mortalité importante des pontes situées dans cette limite. Enfin, les lacs de barrage sont souvent le siège d'un développement anarchique de macrophytes flottantes (*Pistia stratiotes* et *Eichhornia crassipes* principalement, mais aussi *Azolla nilotica* et *Salvinia molesta*) qui peuvent favoriser l'implantation, voire l'essor, de certaines espèces de poissons, mais qui sont une entrave à leur capture et au déplacement dans la retenue.

La modification du régime des crues à l'aval, et notamment la régularisation du débit, perturbe la biologie des espèces qui se reproduisent habituellement aux hautes eaux dans les zones inondées. Le résultat est le plus souvent une simplification des peuplements, avec la disparition de certaines espèces. De plus, le turbinage des eaux profondes, généralement anoxiques et riches en méthane, provoque en aval une dégradation, plus ou moins importante, de la qualité de l'eau. Dans certains cas extrêmes, cette détérioration peut être telle que la production aval est profondément affectée. C'est ce qui s'est passé en Égypte, où la rétention des matières nutritives du Nil dans la retenue du lac Nasser a provoqué un déclin des pêcheries pélagiques dans la zone méditerranéenne littorale.

En région tropicale, les barrages sont exceptionnellement équipés de passes à poissons. De ce fait, ils empêchent les espèces migratrices de remonter vers l'amont au moment des crues, pour y pondre dans les milieux favorables. De même, à ces époques de migrations, les barrages provoquent une concentration surabondante de géniteurs au pied de la digue. Ce phénomène n'est pas

	1960	1961	1962	1963	1964	1967	1969	1970	1971	1972
Mormyridae										
<i>Hippopotamyrus discorhynchus</i>					13	20	225	318	556	1 090
<i>Mormyrus longirostris</i>						90	602	294	800	371
<i>Mormyrops anguilloides</i>					4			24	16	68
<i>Marcusenius macrolepidotus</i>					32			6		
Alestidae										
<i>Hydrocynus vittatus</i>	2 900	2 000	2 773	3 258	2 058	1 370	2 876	2 718	5 936	6 042
<i>Brycinus imberi</i>	3 150	2 200	968	1 233	180	110		6	36	50
Distichodontidae	400	650	1 884	109	114	50	5	6		6
Cyprinidae										
<i>Labeo</i> spp.	11 650	4 600	2 096	1 384	656		4			6
Siluriformes										
<i>Schilbe depressirostris</i>			46	146	18	80	664	900	1 260	694
<i>Clarias gariepinus</i>	600	1 450	828	667	45	90	209	42	48	172
<i>Heterobranchus longifilis</i>								6		3
<i>Synodontis zambezensis</i>					26		63	18	36	50
Cichlidae										
<i>Oreochromis</i> spp.	1 900	50	1 050	408	139	480	915	192	356	1 039
<i>Serranochromis condringtoni</i>		1	50	21	6	140	401	162	312	1 635
<i>Tilapia rendalli</i>		150	23	46	9	40	83	18	80	141
	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1982	
Mormyridae										
<i>Hippopotamyrus discorhynchus</i>	1 028	532	159	378	389	500	286	565	270	
<i>Mormyrus longirostris</i>	324	266	68	96	165	275	112	184	33	
<i>Mormyrops anguilloides</i>	141	277	413	460	443	159	91	122	284	
<i>Marcusenius macrolepidotus</i>		20	6	11	7	9	8	18	26	
Alestidae										
<i>Hydrocynus vittatus</i>	4 466	7 020	4 219	2 906	1 979	1 808	1 332	1 646	2 095	
<i>Brycinus imberi</i>	30	206	994	1 093	1 379	827	1 649	1 364	878	
Distichodontidae	6	12	2	4	1	4	1		1	
Cyprinidae										
<i>Labeo</i> spp.	6	4	22	9	45	29	90	87	18	
Siluriformes										
<i>Schilbe depressirostris</i>	295	604	212	160	601	299	324	735	162	
<i>Clarias gariepinus</i>	104	458	345	231	168	294	73	78	204	
<i>Heterobranchus longifilis</i>	4	6	12	12	16	2	1	2	4	
<i>Synodontis zambezensis</i>	99	167	88	103	125	80	57	103	84	
Cichlidae										
<i>Oreochromis</i> spp.	757	2 684	2 046	1 632	1 493	1 178	150	171	332	
<i>Serranochromis condringtoni</i>	1 145	1 967	2 439	1 860	1 118	723	571	534	1 567	
<i>Tilapia rendalli</i>	64	193	304	314	144	132	248	80	117	

TABLEAU LVI

Évolution
des captures
(en tonnes)
des principales
espèces dans le lac
du barrage de Kariba
(d'après KARENGE et
KOLDING, 1995).

ignoré des pêcheurs locaux qui réalisent des pêches extraordinaires, lesquelles peuvent mettre en danger les stocks disponibles si elles sont trop intensives.

L'un des exemples les mieux documentés, en ce qui concerne l'évolution des peuplements de poissons après la mise en place d'un barrage sur un fleuve africain, est celui du lac Kainji sur le Niger (ITA, 1984), où l'on avait pu faire un inventaire de la faune avant la fermeture du barrage (tabl. LV). Dès la fermeture, on a constaté un certain nombre de changements dont nous mentionnerons les plus importants.

On observe ainsi une forte régression des Mormyridae dont beaucoup d'espèces ont besoin des conditions fluviales pour se reproduire. Selon certaines hypothèses, la disparition des Mormyridae proviendrait de la submersion de

leurs habitats habituels qui sont maintenant à des profondeurs importantes et insuffisamment oxygénés. Il semble que la raréfaction des espèces de cette famille après la fermeture du lac Kainji ne soit pas un phénomène général et que cela dépende des espèces présentes. Les Mormyridae se sont ainsi maintenus après la fermeture du barrage du lac Kariba, avec le développement en particulier de *Mormyrus longirostris* et de *Marcusenius macrolepidotus*. Ces deux espèces sont également demeurées abondantes dans le réservoir Mcllwaine (MARSHALL, 1982).

Autre changement notable, le développement extraordinaire en milieu pélagique de petites espèces comme les Clupeidae (*Sierrathrissa leonensis*) et les Schilbeidae (*Physailia pellucida*, *Schilbe mystus*) durant la première année. Ces espèces ont colonisé le milieu pélagique nouvellement créé, comme cela a été observé pour deux Clupeidae dans le lac Volta (*Pellonula leonensis* et *Odaxothrissa mento*). Dans le lac Kariba, l'espèce pélagique indigène *Brycinus lateralis* a été supplantée par le Clupeidae *Limnothrissa miodon* introduit du lac Tanganyika.

On relève également un accroissement du stock des prédateurs ichtyophages (*Lates*, *Hydrocynus*) consommant le stock des pélagiques. C'est le cas dans le lac Kariba où *Hydrocynus vittatus* s'est particulièrement bien développé après l'introduction des *Limnothrissa*.

Enfin, on enregistre une augmentation spectaculaire de *Citharinus citharus* dans les captures ainsi qu'une proportion plus élevée de Cichlidae.

Les changements se sont poursuivis dans le lac au cours des années suivantes, avec notamment un déclin des populations de *Citharinus* et une forte augmentation de la proportion des Cichlidae dans les captures. En aval du barrage, on a observé une chute générale des captures dans le Niger.

L'évolution des peuplements de poissons dans le lac Kariba a pu être suivie à la fois par la pêche artisanale et des pêches expérimentales (tabl. LVI) réalisées par l'Institut de recherche sur les pêches du lac Kariba (MACHENA *et al.*, 1993 ; KARENGE et KOLDING, 1995).

La composition en espèces des captures peu après la fermeture du barrage (début des années 1960) était sensiblement la même qu'avant et comprenait surtout *Labeo* spp., *Distichodus* spp., *Hydrocynus vittatus*, *Mormyrops anguilloides* et *Clarias gariepinus*. Par la suite, ce peuplement a évolué :

- les Mormyridae se sont maintenus après la fermeture du barrage, à l'inverse de ce qui a été observé à Kainji, avec le développement en particulier de *Mormyrus longirostris* ;
- après la raréfaction de *Labeo congoro* et *Labeo altivelis* au début des années 1960, ce dernier est réapparu en assez grande abondance au cours des années 1980 ;
- les Mochokidae se sont fortement développés, notamment *Synodontis zambezensis*, au cours des années 1980, cela d'autant que cette espèce paraît encore assez peu exploitée (MACHENA *et al.*, 1993) ;
- le Clupeidae *Limnothrissa miodon*, espèce introduite depuis le lac Tanganyika, s'est bien acclimaté et, depuis le début des années 1980, il est très exploité par les pêcheurs (fig. 148) ;

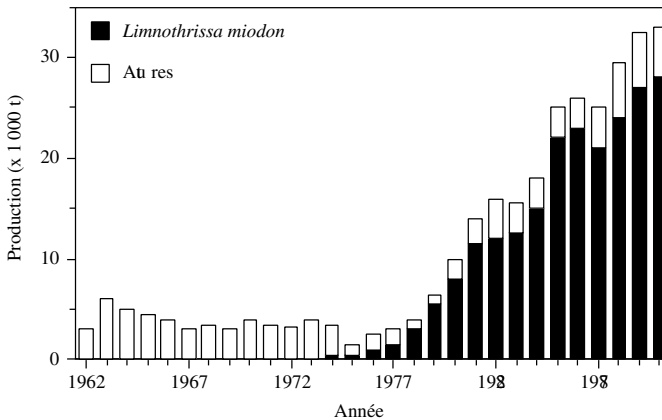


FIGURE 148
Évolution
de la production
halieutique dans
le lac Kariba de 1960
à 1990 (d'après
GREBOVAL *et al.*,
1994).

► *Hydrocynus vittatus* s'est beaucoup développé lors de la phase de mise en eau du lac, notamment après l'introduction de *L. miodon* (MACHENA, 1995) ; au cours des années 1980, il était moins abondant, mais l'espèce est toujours bien représentée dans les captures et on n'observe aucun signe de surexploitation due à la pêche (MACHENA *et al.*, 1993) ;

► les Cichlidae ont pris une importance grandissante au début des années 1970, mais les stocks présentent vraisemblablement quelques légers signes de surexploitation halieutique (MACHENA *et al.*, 1993).

Aménagement des fleuves

En Europe et en Amérique du Nord, beaucoup de fleuves ont été aménagés avec la construction de digues, la rectification des cours, la construction d'écluses pour la navigation, etc. Ce type d'aménagement est encore limité en Afrique, mais on peut néanmoins citer quelques exemples de projets qui ont modifié assez considérablement les systèmes naturels.

Dans la vallée du Sénégal, par exemple, de nombreux travaux ont été réalisés dans le but de mieux gérer les ressources en eau du fleuve et de les utiliser à des fins agricoles. La construction d'un barrage aval au niveau de l'estuaire (barrage de Diama) a pour but d'empêcher les remontées d'eau marine dans le cours inférieur du fleuve pendant la saison sèche, alors que le barrage de Manantali, situé en amont, permet de stocker de grandes quantités d'eau au moment des crues et de les restituer en fonction de la demande pour alimenter notamment de vastes périmètres irrigués. L'ensemble des ressources en eau de la vallée du Sénégal est donc maintenant partiellement sous contrôle, mais la gestion des eaux devient complexe pour faire face à des demandes parfois conflictuelles en termes d'usages. Sans que cela ait été réellement démontré par des données quantitatives, il est vraisemblable que les peuplements ichtyologiques du fleuve Sénégal ont été fortement perturbés à la fois par l'interruption des relations avec l'estuaire, la suppression des crues et des inondations saisonnières, l'utilisation de vastes étendues de plaines inondables pour l'agriculture irriguée.

Dans le bassin du Nil, le projet pharaonique du canal de Jonglei se proposait de chenaliser le cours du Nil lors de sa traversée des marécages du Sudd au Soudan,

de manière à éviter que trop d'eau ne se perde par évaporation dans cette immense zone humide (HOWELL *et al.*, 1988). Ce projet, lancé en 1978, a dû être interrompu en 1983 en raison des troubles politiques qui sont intervenus dans cette région. Toutefois, si un tel projet avait été mené à terme, il aurait selon toute vraisemblance entraîné un appauvrissement de la surface de marécages permanents du Sudd, une perte importante de la diversité des habitats disponibles et un déclin des nombreuses espèces dépendantes de la zone inondée.

Réduction des plaines d'inondation et des zones humides

Les zones humides sont souvent considérées comme des milieux fertiles propices à l'agriculture. Partout dans le monde, les projets de développement et notamment la construction de barrages ont eu un impact important sur les hydrosystèmes, en réduisant parfois considérablement la superficie des plaines d'inondation qui sont des lieux favorables au développement des juvéniles de nombreuses espèces de poissons (voir p. 147). Même si les plaines inondées traditionnelles font place aux périmètres irrigués rentables pour la culture du riz, par exemple, cela ne remplace pas pour certains organismes, comme les poissons, les biotopes habituels nécessaires à l'accomplissement normal de leur cycle vital.

Les modifications dans l'occupation des sols du bassin versant

La quantité et la qualité des apports en eau de ruissellement aux écosystèmes aquatiques dépendent de la nature du bassin versant et de sa végétation. Or la disparition des forêts, par exemple, que ce soit pour en faire des terres agricoles ou pour l'exploitation du bois à des fins domestiques ou commerciales, a pour conséquence immédiate une augmentation de l'érosion des sols et de la turbidité des eaux, ainsi qu'une modification du régime hydrologique, avec des crues plus courtes mais plus brutales résultant d'un ruissellement plus important.

Le problème de la déforestation concerne l'Afrique dans son ensemble, et les informations disponibles montrent que le phénomène est inquiétant par son ampleur. Ainsi, on a constaté à Madagascar que le taux de déforestation était de 110 000 ha par an depuis 35 ans et des taux d'érosion de 250 tonnes par hectare ont été signalés (HELFERT et WOOD, 1986). Dans le bassin du lac Tanganyika, la déforestation est massive également. L'érosion importante sur les pentes se traduit par des apports considérables de sédiments au lac et des modifications de la faune dans certaines régions côtières particulièrement exposées (COHEN *et al.*, 1993). De même, en Afrique de l'Ouest, la réduction des forêts est préoccupante, notamment en Côte d'Ivoire et au Nigeria (BARNES, 1990), mais aussi depuis quelques années en Guinée et en Sierra Leone (tabl. LVII). Si la tendance actuelle persiste, les chiffres à venir sont inquiétants puisqu'on estime que, à ce rythme, 70 % des forêts d'Afrique de l'Ouest, 95 % de celles d'Afrique de l'Est et 30 % de la couverture zaïroise seraient amenés à disparaître d'ici l'année 2040.

L'augmentation de la charge en matières en suspension dans les eaux, et des dépôts vaseux dans les lacs et rivières, a de nombreuses conséquences sur la vie aquatique (BRUTON, 1985). Il y a bien entendu réduction de la transparence des eaux, avec ses implications concernant la photosynthèse planctonique ou benthique. Les éléments en suspension peuvent également colmater les sys-

IMPACT DES AMÉNAGEMENTS
DANS LA BASSE VALLÉE DU FLEUVE SÉNÉGAL

L'estuaire, et plus généralement ce qu'il est convenu d'appeler la basse vallée du fleuve Sénégal, a été particulièrement touché par une série d'ouvrages et de travaux d'aménagement. Pour faire face au grave déséquilibre entre les ressources alimentaires et les besoins des populations locales, un programme d'aménagement comportant la construction de deux barrages (Diamas et Manantali) a été engagé.

Le barrage de Diamas, mis en service en 1986, a été construit à une cinquantaine de kilomètres de l'embouchure. Ses principales fonctions sont d'arrêter la remontée de la langue salée, de créer une réserve d'eau permettant l'irrigation et enfin d'améliorer le remplissage des dépressions environnantes.

Le barrage de Manantali, en fonction depuis 1988, a été construit sur un des affluents majeurs du fleuve Sénégal, le Bafing.

Il se situe au Mali, à quelque 1 250 km de l'embouchure, et a pour rôle de réguler la crue du fleuve et de gérer des lâchers d'eau aux moments opportuns, soit pour l'irrigation des périmètres de culture, soit pour la production hydroélectrique.

Ces barrages ainsi que les nombreuses digues construites le long du lit principal du fleuve ont eu, entre autres, d'importants effets sur l'ichtyofaune.

Dans la basse vallée du fleuve, le barrage de Diamas constitue une barrière physique à la migration des poissons et a pour effet de réduire considérablement la zone estuarienne du fleuve Sénégal. D'environ 200 km de longueur avant l'édification du barrage de Diamas, celle-ci ne s'étend plus désormais que sur 50 km.

Il s'ensuit une importante perte d'habitat pour de nombreuses espèces, notamment pour celles d'origine estuarienne ou marine (voir p. 365).

Une comparaison d'inventaires faunistiques réalisés dans la zone située en aval de Diamas, avant et après la construction de la retenue, montre que, dans ses grandes lignes, la composition spécifique est restée similaire dans cette partie du fleuve (DIOUF *et al.*, 1991). Cela s'explique certainement par le fait que, en l'absence de perturbations liées à des lâchers d'eau douce de contre-saison, les salinités de surface enregistrées restent du même ordre que par le passé (CECCHI, 1993). En amont, en revanche, du fait du barrage, les espèces

estuariennes et marines ont pratiquement disparu, alors qu'elles remontaient pour certaines jusqu'à plus de 200 km de l'embouchure.

Par ailleurs, la principale zone de reproduction des poissons euryhalins se situait, avant l'édification des barrages, dans les secteurs où la salinité était comprise entre 5 et 15 ‰. Avec le barrage de Diamas, cette zone n'est plus accessible pour les poissons euryhalins. D'où une perte de recrutement pour les stocks de poissons du bas estuaire et pour certains stocks marins.

La régularisation des crues due au barrage de Manantali entraîne une diminution de la biomasse de poissons, celle-ci dépendant étroitement du type de crue. Du fait de l'évaporation dans la retenue de Manantali, le volume d'eau rendu à l'aval est inférieur au volume naturel, ce qui réduit encore les potentialités halieutiques (REIZER, 1984).

De plus, cet ouvrage accélère la décrue. Cela n'affecte que peu la reproduction des poissons qui ont en principe le temps de frayer dans de telles conditions. En revanche, la croissance sera fortement réduite.

En effet, celle-ci dépend essentiellement de la disponibilité en nourriture exogène ou en éléments fertilisants trouvés dans le lit majeur inondé. La croissance des adultes, mais surtout des juvéniles, est donc d'autant plus favorisée que la crue se prolonge.

L'utilisation massive d'engrais liée au rapide développement de l'agriculture dans le bassin du fleuve Sénégal est une source potentielle d'eutrophisation des eaux. La prolifération de la végétation aquatique flottante dans certaines zones, notamment dans la partie sud du lac de Guiers et le parc de Djoudj, pourrait en être un signe révélateur. Toutefois, la multiplication de certaines macrophytes flottantes, notamment *Eichhornia crassipes*, dans la partie aval du bassin est également dépendante, depuis la fermeture du barrage de Diamas, de l'absence de remontée d'eau salée. C'est d'ailleurs en entretenant le percement du cordon dunaire séparant la lagune Ébrié de l'océan, et donc en favorisant la circulation d'eau salée, que les autorités ivoiriennes ont tenté de résoudre la prolifération incontrôlée de *Salvinia molesta* et *Eichhornia crassipes*.

(d'après ALBARET et DIOUF, 1994)

Pays	Superficie initiale de la forêt (km ²)	Proportion moyenne de déforestation 1976-1980 (%)	Densité humaine en 1980 (par km ²)	Déforestation moyenne par million d'habitants (km ²)
Afrique de l'Ouest				
Côte d'Ivoire	44 50	6,95	25,6	375
Nigeria	59 500	4,79	91,7	34
Libéria	20	2,05	16,8	219
Ginée	20 500	1,76	22,1	66
Ghana	17 10	1,57	48	23
Érythrée	7 400	0,78	48	17
Togo	3 040	0,66	45,4	8
Afrique centrale				
Cameroun	179 200	0,45	17,8	95
RDC	1 056 500	0,16	12,3	57
Congo	213 400	0,10	4,7	137
Gabon	205 000	0,07	2,5	227
Afrique de l'Est				
Kenya	6 900	1,59	28	7
Ouganda	7 500	1,33	53,4	8
Tanzanie	14 400	0,69	19,7	5

TABLEAU LVII
Taux annuel
de déforestation
pour quelques pays
d'Afrique (d'après
BARNES, 1990).

tèmes branchiaux des poissons ou provoquer des irritations, et les dépôts vaseux altèrent de façon importante la qualité des substrats dans les aires de reproduction.

La pollution des eaux

Si la pollution des eaux est longtemps apparue comme un phénomène plutôt secondaire en Afrique, celui-ci est de plus en plus évident depuis quelques années (DEJOUX, 1988). En général, cependant, on manque de données et encore plus d'informations détaillées sur l'ampleur de la pollution des eaux africaines.

Eutrophisation des eaux

Les éléments nutritifs (phosphates, nitrates) sont en général présents en quantité limitée dans les milieux aquatiques et constituent ce que l'on appelle des éléments limitants. Tout apport supplémentaire de ces éléments est rapidement assimilé et stimule la production primaire. Lorsque le cycle naturel est perturbé par les activités humaines, notamment par les apports en engrais, lessives, eaux usées en général, les excès de phosphates (et dans une moindre mesure de nitrates) sont responsables du phénomène d'eutrophisation. Celui-ci se traduit par une prolifération excessive d'algues et (ou) de macrophytes, et une diminution de la transparence des eaux. La décomposition de cette abondante matière organique consomme beaucoup d'oxygène et conduit le plus souvent à des mortalités massives d'espèces animales par asphyxie. L'eutrophisation entraîne également de fortes variations de la concentration en oxygène dissous et du pH au cours de la journée. Dans les lacs, le phénomène de fleur d'eau (le « *bloom* » des Anglo-saxons) est une des manifestations de l'eutrophisation.

L'eutrophisation du lac Victoria durant ces trente dernières années est assez bien documentée. L'accroissement des apports en éléments nutritifs est le résultat

du développement des activités humaines dans le bassin versant du lac : urbanisation accrue, utilisation de fertilisants, ainsi que de pesticides pour les cultures et pour le contrôle des mouches tsé-tsé, etc. L'accroissement de la biomasse algale serait ici essentiellement dû aux apports en azote (HECKY et BUGENYI, 1992). Des symptômes faisant penser à une eutrophisation ont également été observés dans le lac Naivasha (HARPER *et al.*, 1993), dans le lac Mcllwaine (THORNTON, 1982) et dans le lac Kivu, mais il est probable que beaucoup de lacs africains sont menacés d'eutrophisation à plus ou moins long terme.

Pesticides

Dans la seconde moitié du xx^e siècle, l'usage de pesticides chimiques s'est largement développé en Afrique, comme partout dans le monde, pour lutter à la fois contre les vecteurs de grandes endémies et les ravageurs de cultures (DEJOUX, 1988 ; LÉVÊQUE, 1989 c). La panoplie des produits utilisés est très grande et, si certains ont une faible toxicité vis-à-vis des organismes aquatiques, beaucoup sont des xénobiotiques, c'est-à-dire des substances qui ont des propriétés toxiques, même lorsqu'elles sont présentes dans le milieu à de très faibles concentrations. C'est le cas en particulier pour les pyréthrinoides (perméthrine, deltaméthrine) mais surtout pour les organochlorés (DDT, dieldrine, endrine, endosulfan, malathion, lindane), qui en plus de leur toxicité possèdent des temps de rémanence importants, ce qui accentue leur accumulation et donc leur concentration au sein des chaînes trophiques.

Étude de cas : programme de lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest

Maladie largement répandue en Afrique intertropicale, l'onchocercose est un fléau, tant social qu'économique, qui provoque, à son stade ultime, une cécité irréversible. Avant l'instauration des premières mesures de lutte antivectorielle, on estimait à près de trois millions le nombre d'onchocerquiens en Afrique occidentale. La maladie est transmise par un petit moucheron Diptère, *Simulium damnosum*, qui présente une phase larvaire et nymphale aquatique. C'est sur les gîtes larvaires de ce vecteur, biefs à courant rapide des rivières, que le Programme de Lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest (OCP : Onchocerciasis Control Programme) a ciblé ses campagnes de lutte. Comme toute lutte insecticide, d'autant que celle-ci était prévue sur vingt années, ce programme représentait une menace importante pour l'environnement. C'est pourquoi il s'est doté d'un réseau de surveillance des écosystèmes aquatiques, couvrant l'ensemble de la zone exposée aux épandages d'insecticides (onze États, soit une superficie de plus de 1 300 000 km², à l'intérieur desquels 50 000 km de rivières sont susceptibles d'être traités). Au total, près de dix équipes de chercheurs ichtyologues et entomologistes, de nationalités diverses, ont durant vingt années effectué une surveillance régulière de la faune aquatique susceptible d'être atteinte par les traitements larvicides. C'est la première fois au monde qu'une telle entreprise a été mise en place sur une si grande échelle d'espace et de temps.

Les insecticides (organophosphorés, carbamates, pyréthrinoides et insecticides biologiques) utilisés ont fait l'objet d'une sélection rigoureuse en fonction de leurs effets toxiques immédiats (tabl. LVIII) et à plus long terme sur la faune

Espèces	Larvicides	Concentrations létales moyennes (LC50) (µg/l)		
		24 heures	48 heures	72 heures
<i>Pollimyrus isidori</i>	Perméthrine	40	26	-
	20 % ca	(30-63)	(19-31)	
<i>Chrysichthys maurus</i>	Cyphénothrine	630	220	-
	10 % ca	(501-800)	(121-270)	
<i>Barbus macrops</i>	Cyphénothrine	15	12	10
	10 % ca	(14-17)	(11-13)	(7-11)
<i>Pollimyrus isidori</i>	Pyraclufos	170	70	40
	TIA-230, 50 % ca	(149-184)	(41-87)	(3-66)
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	Pyraclufos	150	78	68
	TIA-230, 50 % ca	(113-632)	(59-95)	(48-82)
<i>Pollimyrus isidori</i>	Carbosulfan	82	-	71
	25 % ca	(71-81)		(61-82)
<i>Schilbe intermedius</i>	Carbosulfan	180	140	136
	25 % ca	(124-269)	(105-162)	(108-152)

TABLEAU LVIII

Concentrations létales moyennes (entre parenthèses, les limites de confiance) de quelques insecticides sur des espèces de poissons d'Afrique de l'Ouest (d'après YAMÉOGO *et al.*, 1991).

aquatique, et des critères ont été élaborés en vue de leur utilisation dans les traitements larvicides. Par exemple, tous les insecticides susceptibles d'avoir des effets toxiques sur les poissons aux doses opérationnelles ont été éliminés après détermination des seuils létaux (YAMÉOGO *et al.*, 1991) (tabl. LIX).

Compte tenu de la fréquence hebdomadaire des épandages d'insecticides et de l'importance de la zone traitée, le programme de surveillance de l'environnement aquatique s'est attaché, en particulier, à mettre en évidence les conséquences à court et moyen terme sur les peuplements d'invertébrés et les impacts à long terme sur les poissons.

On a pu constater, lorsque les insecticides sont épandus, que les poissons exposés fuient la vague du toxique en la remontant, évitant ainsi une longue exposition (ABBAN et SAMMAN, 1980, 1982). À court terme, on a pu constater que des poissons volontairement exposés à des organophosphorés subissaient une diminution d'activité acétylcholinestérasique cérébrale, dont la durée est fonction tant de l'insecticide que de la durée d'exposition et de la concentration (GRAS *et al.*, 1982 ; ANTWI 1983). Toutefois, lorsqu'on analyse des cerveaux de poissons capturés dans la rivière, immédiatement ou à des temps variables après un épandage opérationnel d'organophosphoré, on ne constate jamais de baisse d'activité enzymatique cérébrale (ANTWI, 1985). Cela semble donc bien prouver que, d'une façon ou d'une autre, les poissons évitent les vagues de larvicides.

Près de vingt ans après le début des traitements larvicides, la surveillance aquatique a montré qu'ils avaient eu des effets appréciables, mais non irréversibles, sur les populations d'invertébrés (CROSA, 1996). En revanche, même

TABLEAU LIX

Comparaison entre les concentrations létales moyennes observées chez *Pollimyrus isidori* et les doses opérationnelles employées dans le programme OCP (d'après YAMÉOGO *et al.*, 1991).

	Perméthrine	Cyphénothrine	Carbosulfan	Pyraclufos
Dose opérationnelle (µg/l)	15,0	15,0	50,0	100,0
24 h - LC 50 (µg/l)	40,0	15,0	8,0	150,0

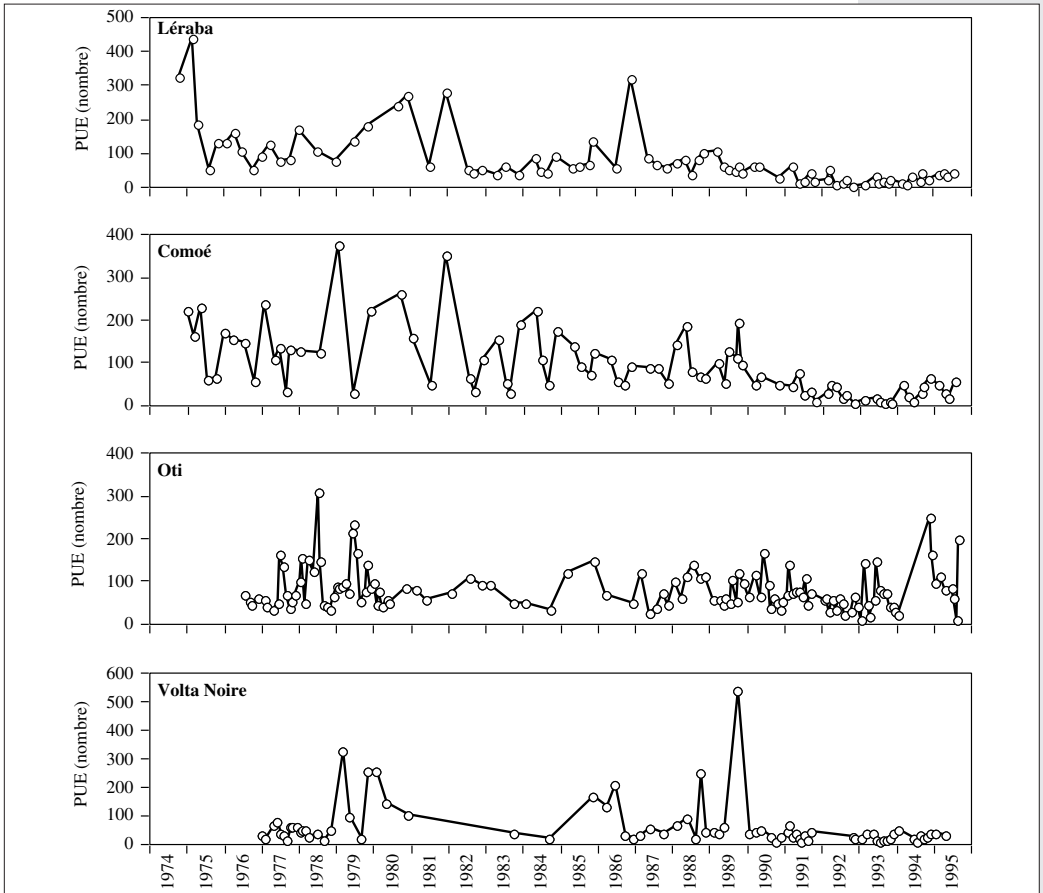


FIGURE 149
Variations des prises par unité d'effort de pêche (PUE) dans quatre rivières d'Afrique de l'Ouest au cours de ces vingt dernières années (d'après FERMON et PAUGY, 1996).

si un certain nombre de variations intra- ou interannuelles sont observées, il n'a jamais pu être mis en évidence un effet direct de l'utilisation des insecticides aussi bien sur les captures expérimentales (richesse et structure) (fig. 149 et 150) que sur la biologie des poissons des rivières de la zone traitée (LÉVÊQUE, 1990 ; FERMON et PAUGY, 1996) (fig. 151 et 152).

Si les traitements insecticides ont pu localement affecter les populations de certains groupes d'invertébrés, rien de tel n'a été observé chez les communautés de poissons. C'est un résultat essentiel lorsqu'on sait que plusieurs millions d'enfants ne sont plus atteints par cette endémie qu'est l'onchocercose et que la ressource constituée par les poissons a été préservée.

Métaux lourds

Sous le terme de « métaux lourds », on englobe généralement plusieurs familles de substances.

► Des métaux lourds au sens strict, à masse atomique élevée et à forte toxicité, dont la présence en faible quantité n'est pas nécessaire à la vie (cadmium, mercure, plomb...) ;

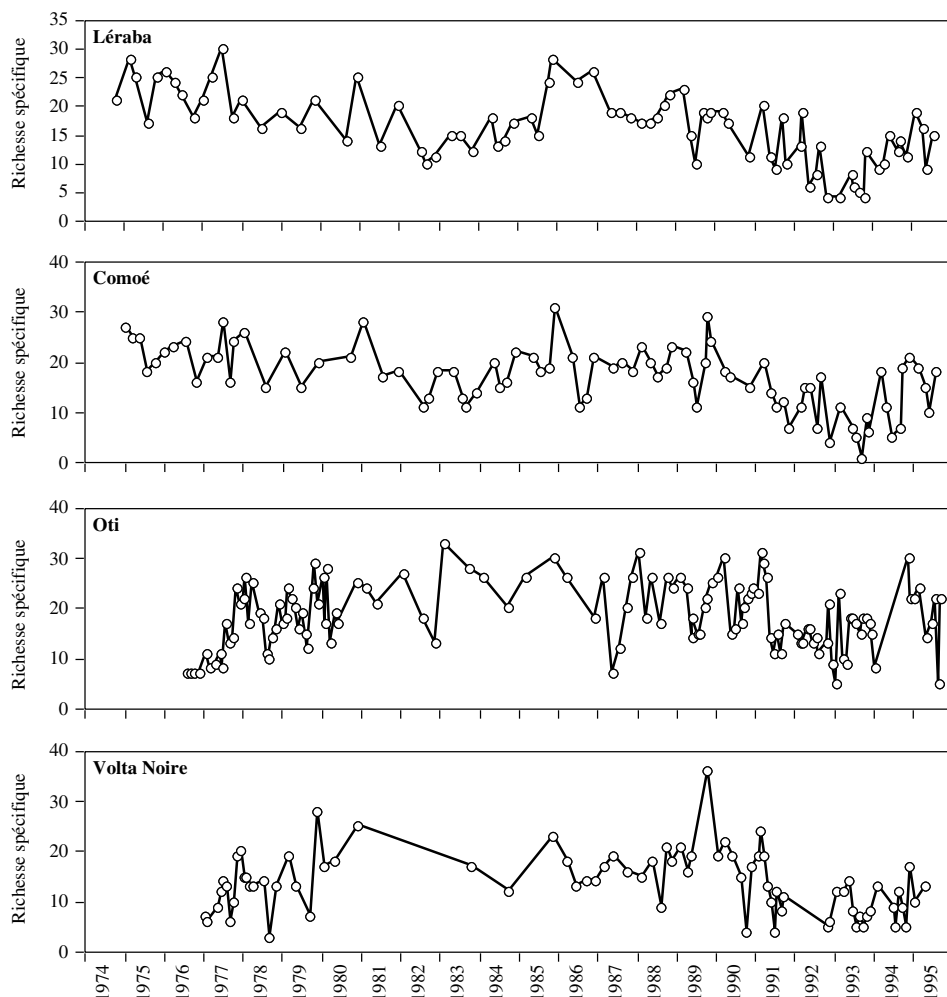


FIGURE 150

Variations de la richesse spécifique des captures dans quatre rivières d'Afrique de l'Ouest au cours de ces vingt dernières années (d'après FERMON et PAUGY, 1996).

► des métaux à masse atomique moins élevée, indispensables à la vie (oligo-éléments), mais qui deviennent très vite toxiques quand leur concentration augmente (cuivre, zinc, molybdène, manganèse, cobalt...).

Les métaux lourds se rencontrent en général à de très faibles concentrations dans les écosystèmes naturels, mais les activités humaines constituent une source importante de pollution. Les métaux lourds arrivent dans les sols agricoles et les hydrosystèmes par des apports intentionnels d'oligoéléments ou de pesticides, des rejets de raffineries ou d'usines traitant les métaux non ferreux (nickel, cuivre, zinc, plomb, chrome, cadmium...), des rejets de tanneries (cadmium, chrome) ou de fabriques de pâte à papier. Il faut y ajouter des retombées atmosphériques de pollutions liées aux activités humaines (industrielles notamment) et les effluents domestiques ou urbains (zinc, cuivre, plomb). La pollution par le mercure peut avoir pour origine des usages industriels (industrie du papier), l'exploitation de gîtes aurifères, l'utilisation de fongicides organomercuriels.

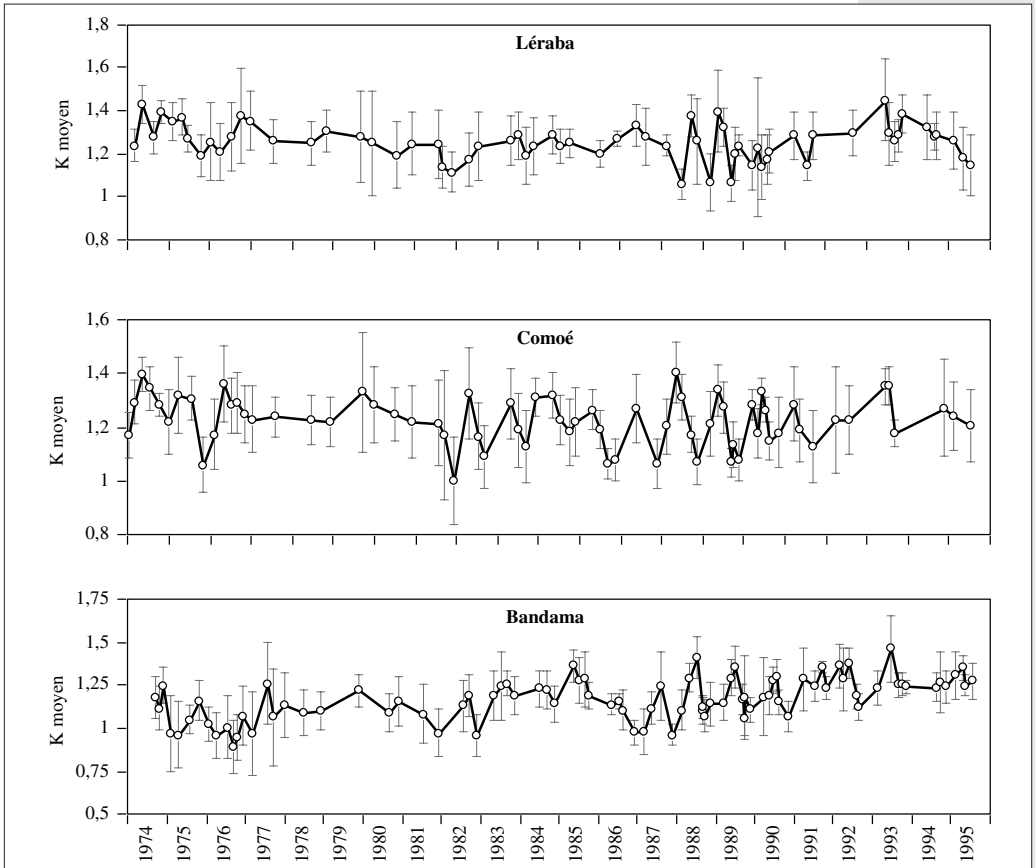


FIGURE 151
Variations du coefficient de condition moyen (K moyen) des *Alestes baremoze* de trois rivières de Côte d'Ivoire au cours de ces vingt dernières années (d'après FERMON et PAUGY, 1996).

Les problèmes associés à la contamination par les métaux lourds résultent du fait qu'ils s'accumulent dans les organismes, où ils atteignent parfois des seuils toxiques. De manière générale, les concentrations de métaux lourds dans les écosystèmes aquatiques africains sont faibles par rapport à d'autres régions du monde. Toutefois, quelques informations existent et ont été synthétisées (DEJOUX, 1988 ; BINEY *et al.*, 1992). Elles montrent qu'en règle générale les concentrations trouvées dans les muscles des poissons des eaux continentales sont en dessous des normes énoncées par l'OMS (tabl. LX). De même, hormis quelques points noirs, comme le lac Mariut (Égypte), la lagune de Lagos (Nigeria) et la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire), les concentrations relevées dans les sédiments et certains organismes aquatiques ne posent pas encore de problèmes environnementaux sérieux (BINEY *et al.*, 1992).

Bioaccumulation

Un phénomène préoccupant avec certains contaminants, qu'il s'agisse de métaux lourds ou de pesticides, est la bioaccumulation, qui conduit à l'accumulation d'une substance toxique dans un organisme, à des concentrations parfois bien supérieures à celles observées dans le milieu naturel. Ce phénomène concerne divers contaminants.

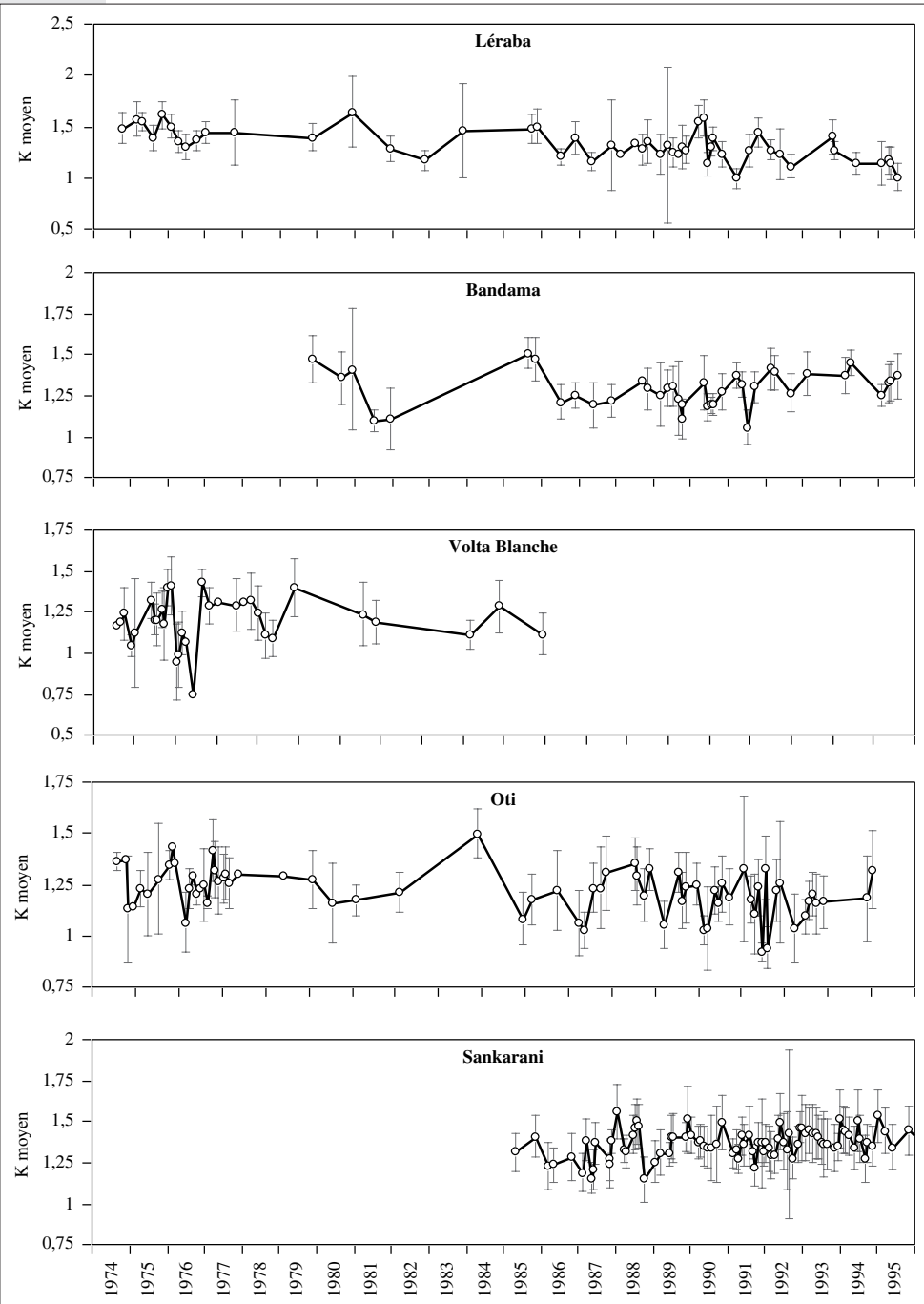


FIGURE 152

Variations du coefficient de condition moyen (K moyen) des *Schilbe intermedium* de cinq rivières d'Afrique de l'Ouest au cours de ces vingt dernières années (d'après FERMON et PAUGY, 1996).

	Mercure	Cadmium	Plomb	Arsenic	Cuivre	Zinc	Manganèse	Fer
Lac Mariut (Égypte)		0,150			3,70	7,6	0,90	11,2
Lac Idku (Égypte)	0,010	0,004	0,67	0,031	1,77	7,4		
Rivière Wiwi (Ghana)	0,370	0,190	0,47		0,18	3,0		
Delta du Niger (Nigeria)	0,034	0,030	0,48		0,70	4,8	1,10	5,4
Lac Nakuru (Kenya)	0,044	0,050	0,17	0,360	2,00	22,0	1,80	
Lac Victoria (Kenya)		0,04-0,12	0,4-1,1		0,15-0,53	2,21-7,02	0,22-0,74	0,53-4,65
Lac MacIlwaine (Zimbabwe)		0,020	0,17	0,280	1,08	9,6	5,40	
Barrage Hartbeesport (Afr. du Sud)		0,020	< 0,02	0,400	0,30	6,6	0,24	
Limites OMS	0,050	2,0	2,0		30	1 000		

Les organismes ayant concentré des polluants peuvent entrer à leur tour dans la chaîne trophique ; si le produit n'est pas dégradé ou éliminé, il va se concentrer de plus en plus à chaque maillon de la chaîne, allant par exemple des algues aux oiseaux ichtyophages. Ce phénomène qui est appelé bioamplification, montre que la pollution d'un milieu par des substances qui ne sont mesurées qu'en quantité très faible dans l'eau peut avoir des conséquences inattendues chez les consommateurs supérieurs.

Impact de la pêche

L'impact de la pêche sur les peuplements ichtyologiques se manifeste essentiellement, selon les engins de pêche utilisés, par une pression sélective sur certaines espèces, soit chez les adultes, soit chez les jeunes. On pense fréquemment que l'activité de pêche à elle seule, lorsqu'elle est pratiquée avec des engins traditionnels, ne peut être tenue pour responsable de la disparition d'espèces de poissons. En effet, il est difficilement imaginable que l'on puisse éliminer complètement une population par des captures faites en aveugle, contrairement à ce qui peut se passer pour la chasse. Cependant, une pression importante associée à des modifications de l'habitat peut entraîner assez rapidement la raréfaction de certaines espèces.

Les effets de la pêche sont particulièrement sensibles sur des espèces de grande taille ayant une faible capacité reproductive. On cite par exemple la quasi-disparition d'*Arius gigas* dans le bassin du Niger (DAGET *et al.*, 1988). Chez cette espèce, le mâle est incubateur buccal de quelques œufs de grande taille. Au début du siècle, on mentionnait la capture de spécimens de deux mètres de longueur, alors que depuis les années 1950 l'espèce semble devenue très rare.

De nombreuses observations semblent montrer également que les espèces du genre *Labeo* (Cyprinidae) sont particulièrement vulnérables. C'est le cas dans le lac Tchad, où *L. coubie* a pratiquement disparu de la pêcherie de la cuvette nord dans les quelques années qui ont suivi l'installation d'une pêcherie (DURAND, 1980). On attribue également à une pêche trop active la raréfaction de *Labeo mesops* dans le lac Malawi (TURNER, 1994) et celle de *Labeo altivelis* dans la rivière Luapula (JACKSON, 1961).

TABLEAU IX

Concentrations moyennes en métaux lourds observées dans les muscles des poissons d'eau douce d'Afrique (en µg/g de poisson frais) (d'après BINEY *et al.*, 1992).

ATTENTION... DANGER

Si la pêche aux engins est responsable de modifications parfois importantes des communautés de poissons dans les eaux africaines, cet impact pourrait être considéré comme bénin par rapport à d'autres pratiques illégales et combien dévastatrices. Depuis les années 1950, en effet, l'apparition d'insecticides chimiques et leur utilisation généralisée en agriculture ont ouvert la voie à des activités de pêche incontrôlées, à l'aide de ces pesticides. Ainsi, les auteurs ont pu constater, dans une rivière du sud de la Côte d'Ivoire, que le déversement d'un fût d'insecticide avait complètement éradiqué la faune sur plus de 10 km. STAUCH (1966) mentionnait déjà l'utilisation d'aldrine et de lindane dans la Bénoué au début des années 1960. Selon les informations disponibles, l'usage de ces produits aurait tendance à se généraliser bien qu'il soit difficile, on le comprend, d'avoir une idée précise de l'importance de cette pratique pourtant réprimée par les lois de la plupart des pays. Toutefois, certaines observations ne trompent pas sur la nature des moyens employés

lors de certaines pêches d'étiage. Dans certaines contrées, les pêcheurs ou les villageois locaux ont toujours employé des ichthyotoxiques. Mais auparavant, il s'agissait de produits naturels extraits le plus généralement de végétaux (*Balanites aegyptica*, *Tephrosia vogelli*...) dont on préparait les feuilles ou les fruits (broyage ou décoction) et que l'on introduisait dans l'eau. L'action des substances actives (souvent la roténone ou un de ses isomères) est assez limitée dans le temps et dans l'espace et ne touche généralement que les poissons ou les organismes à respiration branchiale. Les produits utilisés ne sont donc jamais très toxiques pour l'environnement, d'autant qu'ils sont employés de façon coutumière donc sporadique. Ce n'est évidemment plus le cas des pesticides chimiques qui peuvent être employés, du fait de leur concentration, à presque toutes les époques et qui détruisent, en raison de leur toxicité, l'environnement global. En fait, ils « pourrissent l'eau » et tout ce qui s'y trouve, sans compter les éventuels dommages que peuvent subir les populations qui consomment l'eau et les poissons contaminés.

De manière générale, l'installation d'une pêcherie dans des milieux jusque-là peu exploités modifie considérablement la composition des peuplements ichthyologiques. On a vu par exemple (p. 253) que les grands prédateurs (*Lates*, *Hydrocynus*, *Gymnarchus*, etc.) étaient particulièrement vulnérables au filet maillant, alors que cet engin ne capturait pratiquement pas d'individus d'autres espèces (*Synodontis*, *Alestes*, *Mormyridae*...) (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989).

L'introduction d'une pêcherie au chalut benthique dans le lac Malawi, en 1968, serait responsable de la réduction des populations, voire de la disparition de plusieurs espèces de Cichlidae endémiques (TURNER, 1994), et le même phénomène a été observé dans le lac Victoria (WITTE *et al.*, 1992 a). Ainsi, dans le lac Malawi, on a constaté un déclin rapide des populations de Cichlidae de grande taille (individus de plus de 190 mm) après le démarrage de la pêche au chalut en 1968, et environ 20 % des espèces de cette famille ont disparu des captures en quelques années. Au début des années 1990, l'espèce benthique *Lethrinops macracanthus* semble avoir complètement disparu alors que *Lethrinops microdon*, qui constituait 16 % des captures en poids en 1970, n'en représente plus désormais que moins de 2 %. Dans le sud du lac Malawi, intensivement pêché, trois espèces d'haplochromines de grande taille ont été éliminées et huit autres sont en net déclin.

Selon COULTER *et al.* (1986), l'expérience acquise dans les grands lacs d'Afrique de l'Est montre que l'existence d'une pêcherie mécanisée est incompatible avec le maintien de peuplements très diversifiés de Cichlidae, en raison principalement du mode de reproduction de la plupart des espèces, caractérisé par

une faible fécondité et un comportement territorial. Ce n'est toutefois pas l'avis de TWEDDLE (1992), qui estime que les espèces benthiques se réinstallent rapidement après le passage du chalut et que la pêche commerciale est actuellement bien gérée dans le lac Malawi.

L'un des effets les plus marqués de la pêche se manifeste sur le plan de la démographie, avec la réduction de la taille moyenne des espèces et la disparition des individus de grande taille. En effet, si la pêcherie débute en général avec des engins à grandes mailles, la taille de celles-ci diminue au fur et à mesure que les captures de grands individus se font plus rares. Dans certains cas, la taille des mailles est si petite que les engins capturent les individus immatures et que les populations des espèces qui ne peuvent plus se reproduire s'effondrent dramatiquement. Dans le lac Malombe, par exemple, la pêche des *Oreochromis* (*O. karongae*, *O. squamipinnis*) se pratiquait au filet maillant. On a observé dans les années 1980 un accroissement de la pêche avec des seines à petites mailles et un effondrement parallèle de la pêche aux *Oreochromis*. Ce mode d'exploitation serait responsable également de la disparition de neuf espèces de grande taille de Cichlidae endémiques (TURNER, 1994).

L*a pêche*



Les eaux continentales africaines sont en général poissonneuses et la pêche y est pratiquée de longue date comme activité de subsistance, au même titre que la chasse et la cueillette. Après la Seconde Guerre mondiale, face à une demande croissante, on a mis sur le développement de l'aquaculture pour satisfaire les besoins des populations en protéines animales. En réalité, l'aquaculture s'est peu développée en Afrique, alors que l'exploitation des peuplements ichthyologiques naturels s'est accrue de façon spectaculaire pour des raisons directes (fort accroissement démographique suscitant une demande accrue en protéines, exploitation de nouveaux milieux et de nouvelles espèces) et indirectes (développement des réseaux routiers et des transports, utilisation de nouveaux matériaux comme le nylon qui réduit les temps de confection et de réparation des engins, introduction d'engins de pêche plus performants) (DAGET, 1988 b ; LAË, 1994). En outre, certaines ethnies, telles que les sociétés pastorales qui autrefois ne consommaient pas de poisson en raison de coutumes ou de tabous, ont modifié leur comportement alimentaire.

Il en résulte dorénavant une forte exploitation des eaux africaines. Pour de nombreux pays, le poisson d'eau douce ou de mer constitue un produit alimentaire de base. C'est un aliment sensiblement identique à la viande en ce qui concerne la teneur en protéines (17 à 20 %) et la valeur nutritionnelle. En outre, la chair des poissons est riche en éléments minéraux et en oligoéléments, ainsi qu'en vitamines A et D qui manquent souvent dans l'alimentation. Dans ces pays, le poisson est souvent moins onéreux que la viande.

Le « système pêche »

Pendant longtemps, l'étude de la pêche fut une activité réservée à des spécialistes, les biologistes des pêches, qui concentraient leurs efforts sur la dynamique de la ressource. La tendance est maintenant d'aborder les problèmes posés par l'exploitation des ressources naturelles sous une forme plus globale, prenant également en compte le comportement des pêcheurs. Cette démarche suppose de confronter les connaissances de plusieurs disciplines telles que l'écologie, la géographie, l'anthropologie, l'économie, etc.

La pêche est en effet un système complexe d'interactions entre une ressource biologique ayant sa dynamique propre dans un environnement lui-même en évolution et diverses stratégies de prédation qui s'exercent de manière différen-

tielle dans le temps et dans l'espace sur cette ressource. Dans un tel système, les principaux éléments sont donc :

- la ressource constituée par les diverses espèces de poissons qui forment les stocks exploités ;
- l'environnement dans lequel se situe la ressource ; les changements qui se produisent dans cet environnement (changements climatiques, impacts des activités humaines) peuvent modifier profondément le taux de renouvellement de la ressource, l'importance des stocks exploités ainsi que leur composition spécifique, et donc la production de la pêche ;
- les techniques et les modes de pêche, ainsi que les modes de conservation du poisson ; toutes les espèces ne sont pas exploitées, même si en Afrique la pêche de subsistance concerne une grande majorité d'entre elles ; en outre, la vulnérabilité des espèces est différente selon les engins de pêche utilisés ;
- les communautés de pêcheurs et leurs stratégies socio-économiques qui s'exercent dans le cadre d'un marché régional. La demande en poisson peut fluctuer en fonction des saisons, de la disponibilité de la ressource et donc de son prix, et des circuits possibles de commercialisation. Les pêcheurs essaient de s'adapter à ces différentes contraintes en choisissant des formes différentes de transformation et de commercialisation du poisson (frais, fumé, séché). On constate souvent une absence de stratégie qui se traduit par une gestion au quotidien de la crise et qui est principalement due aux mauvaises pêches.

Pour BEVERTON (1983), le « système pêche » est composé de deux grands ensembles : d'une part, la ressource et son environnement ; d'autre part, les pêcheurs, leurs activités, leurs techniques et leurs modes d'organisation. L'interaction entre ces deux sous-systèmes se situe au niveau des opérations de capture, prélèvement d'une biomasse qui a des conséquences sur l'écosystème ainsi que sur le système économique.

De fait, la pêche est maintenant étudiée en tant qu'ensemble complexe où doivent être distingués des flux (de matière, de monnaie, d'information), des niveaux et des centres d'action et de décision (production, commercialisation, gestion, administration, recherche), ainsi que des règles de comportement associées à chaque niveau de décision ou d'action. Ces éléments sont susceptibles de changements dans le temps (CHABOUD et CHARLES-DOMINIQUE, 1991 ; QUENSIÈRE *et al.*, 1994 ; BOUSQUET, 1994).

Approche écosystémique des pêches et indicateurs biologiques

L'état de surexploitation généralisé des ressources aquatiques est préoccupant et impose, pour préserver les écosystèmes, de mettre en œuvre des modes de gestion garantissant des pêches responsables (Conférence internationale de Reykjavik en octobre 2001 ; sommet mondial de Johannesburg en septembre 2002 consacré au développement durable). Les captures mondiales semblent en effet atteindre leurs limites dans un contexte de demande croissante : 60 à 70 % des stocks marins sont en situation de pleine ou de surexploitation

(GARCIA *et al.*, 1999), et le niveau trophique moyen des captures est en baisse depuis une cinquantaine d'années (PAULY *et al.*, 1998). Une telle pression de pêche n'est pas sans modifier la structure des réseaux trophiques, avec des conséquences probables en termes de diversité et de productivité des écosystèmes aquatiques (BÆHLERT, 1996). À cette perturbation majeure s'ajoute les modifications profondes, d'origine naturelle ou anthropique, des écosystèmes qui engendrent des situations de stress pour les espèces qui les peuplent. Certaines d'entre elles répondent à ces perturbations par des adaptations physiologiques remarquables, comme la résistance à la pollution ou à la forte salinité. Elles peuvent également s'adapter en modifiant leurs mécanismes de reproduction ou de croissance, afin de se développer là où d'autres espèces, moins adaptables, sont vouées à disparaître. Des cas de nanisme ou de maturité sexuelle précoce sont ainsi observés. Les effets de ces perturbations interviennent à plusieurs niveaux d'organisation, individus, populations et peuplements. De ce fait, la composition et la structure de ces derniers se trouvent profondément modifiées. Bien que souvent signalées, ces réponses adaptatives restent encore mal connues.

On reconnaît actuellement que les populations exploitées sont une composante intégrale de l'écosystème, et non pas des unités qui évoluent indépendamment de leur environnement. D'où la nécessité de privilégier une approche écosystémique des pêches (DAN *et al.*, 2005) et de définir des indicateurs qui reflètent correctement l'état des écosystèmes aquatiques. On a besoin pour cela de développer de nouveaux outils qui prennent en compte les usages multiples et interactifs que nous faisons des écosystèmes. En termes d'exploitation, il faut alors considérer, non seulement les espèces cibles mais également leurs effets sur les espèces proies ou les espèces compétitrices, aussi bien que sur les habitats partagés par ces espèces (CURY et CHRISTENSEN, 2004). En terme d'aménagement, les mesures appliquées à une espèce peuvent avoir des conséquences importantes pour l'exploitation des autres espèces, qui peuvent en outre faire l'objet d'autres pêcheries.

Dans ce contexte, l'utilisation d'indicateurs biologiques de l'état des peuplements et des populations, doit permettre d'établir un diagnostic à la fois de l'état des peuplements de poissons et de l'écosystème dans lequel ils évoluent. En effet, de nombreux auteurs considèrent que le niveau peuplement et le compartiment poisson sont particulièrement bien adaptés à ce type d'étude (SOTO-GALERA *et al.*, 1998 ; WHITFIELD et ELLIOT, 2002). Ils privilégient une approche écosystémique et le développement d'indicateurs biologiques de l'état de santé des écosystèmes grâce aux peuplements et aux populations de poissons (LEVÊQUE, 1995 ; BLABER *et al.*, 2000).

Les avantages de l'utilisation des données ichtyologiques multispécifiques dans des systèmes d'aide à la décision pour une gestion raisonnée des écosystèmes ont été revus et discutés par plusieurs auteurs dont WHITFIELD et ELLIOT (2002) :

- ▀ les poissons sont présents dans tous les systèmes aquatiques,
- ▀ les traits de vie de nombreuses espèces ainsi que leur réponse aux variations de l'environnement, sont connues,

- En comparaison avec de nombreux invertébrés, les poissons sont relativement faciles à identifier et la plupart des échantillons peuvent être traités sur le terrain (avec parfois la possibilité de relâcher les individus),
- les peuplements de poissons comprennent habituellement une gamme d'espèces située à divers niveaux du réseau trophique utilisant des éléments nutritifs provenant des milieux terrestres et aquatiques,
- par rapport à d'autres organismes aquatiques, les poissons ont une durée de vie élevée et fournissent ainsi un enregistrement sur la durée des stress environnementaux,
- ils rassemblent une grande variété de formes de vie et de guildes fonctionnelles qui peuvent couvrir tous les éléments des écosystèmes aquatiques affectés par les perturbations,
- certaines espèces sont sédentaires et d'autres mobiles et permettent donc d'évaluer les effets des perturbations à différentes échelles spatiales et temporelles,
- ils sont connus par un large public et plus représentatifs que les invertébrés ou les plantes aquatiques, particulièrement en Afrique où ils ont une grande importance économique, sociale et culturelle.

L'utilisation des poissons en tant qu'indicateurs biologiques présente néanmoins quelques limites, telles que la sélectivité des engins d'échantillonnage, les biais liés à leurs déplacements, la tolérance élevée à certaines substances chimiques par rapport à d'autres organismes, la capacité de fuite... Néanmoins, la plupart de ces inconvénients sont largement contrebalancés par les nombreux avantages cités précédemment.

Bien que fondée sur des concepts déjà anciens, l'utilisation d'indices biologiques pour évaluer l'état des écosystèmes aquatiques s'est considérablement développée au cours des dix dernières années (ADAMS, 2002). Il y a aujourd'hui un intérêt croissant pour l'utilisation des communautés biologiques dans le but d'évaluer l'état des ressources aquatiques (PALLER *et al.*, 1996 ; SIMON *et al.*, 2000). L'essentiel des travaux réalisés a porté sur l'élaboration et l'utilisation des indicateurs biologiques dans les eaux douces intérieures (lacs, rivières, ruisseaux) aux États-Unis (*Environmental Protection Agency*) et en Europe (Directive cadre sur l'Eau). Les indicateurs potentiels sont très nombreux et peuvent être classés par grandes catégories :

- environnement : température, salinité, turbidité, capacité biotique, indicateur de production primaire, indicateur d'habitat ;
- pêche : à l'échelle de la population, les débarquements (MSY), la CPUE (captures par unité d'effort), le rendement par recrue, l'effort de pêche, la mortalité par pêche (FMSY), le rapport aire exploitée/aire potentielle, la distance des lieux pêche, les captures/biomasse, le F/Z, la capturabilité q ; à l'échelle du peuplement, les débarquements totaux, la proportion exploitée en surface, les captures totales par zone, la distance des lieux pêche, l'effort par km^2 , les rendements par km^2 ;
- biologie : l'index gonado-somatique, le sex-ratio, les variations de croissance, la maturité précoce, la fécondité, l'indice de déplacement (Sr/Ca) ;
- espèces : à l'échelle de la population, l'occurrence, l'abondance, la biomasse, le risque d'extinction ; à l'échelle du peuplement, la biomasse totale, l'abon-

dance totale, la richesse spécifique, les courbes K-dominance, les courbes ABC, l'index de biodiversité spatiale ;

► trophodynamiques : à l'échelle de la population, le niveau trophique ; à l'échelle du peuplement, le FIB, le niveau trophique des débarquements, le niveau trophique des peuplements, le spectre trophique ;

CONSÉQUENCES BIOLOGIQUES DE L'HYPERHALINITÉ DANS LES ESTUAIRES OUEST-AFRICAINS

(d'après LAË *et al.*, 2004 ; ALBARET *et al.*, 2004 ; PANFILI *et al.*, 2004 ; VIDY *et al.*, 2004)

Les estuaires, zones de contact entre les hydrosystèmes continentaux et océaniques, jouent un rôle important pour les communautés ichthyologiques. Il s'agit en effet d'une zone de nurserie pour les stades juvéniles de poissons qui y trouvent des conditions trophiques favorables (ressources phyto- et zooplantoniques abondantes), et des zones refuges contre les prédateurs (turbidité de l'eau et végétation abondante). Pourtant ces estuaires sont également des foyers historiques d'occupation humaine faisant à l'origine fonction d'abri et fournissant des ressources halieutiques abondantes. Cet espace est de plus en plus convoité (exploitation des ressources vivantes et minérales, urbanisation, aménagements portuaires, construction de barrages en zone amont) et menacé dans sa fonction de nurserie. Ainsi la comparaison de deux estuaires ouest-africains a montré des différences importantes dans la composition et la structure des peuplements, différences qui ne sont pas imputables aux activités de pêche. L'estuaire de la Gambie constitue un milieu préservé et reçoit d'importants apports d'eau douce entraînant une fluctuation saisonnière de la salinité entre 0 et 40 psu. En revanche, le Sine Saloum, au Sénégal, est un estuaire « inverse » qui ne reçoit aucun affluent et dont les apports d'eau douce se font essentiellement par les pluies. La salinité y est globalement supérieure à celle de l'océan et s'accroît de l'aval vers l'amont, où elle atteint des valeurs très élevées, jusqu'à 135 psu, soit près de quatre fois la salinité de l'eau de mer. Dans ces conditions, les espèces qui effectuent l'intégralité de leur cycle biologique en eau saumâtre sont plus nombreuses dans l'estuaire de la Gambie que les espèces d'origine marine. Ces dernières, qui se reproduisent en mer et dont les juvéniles utilisent l'estuaire comme « nursery » (nurserie), sont en effet peu diversifiées et peu abondantes. À l'opposé, l'estuaire du Sine Saloum apparaît plus accessible aux juvéniles des espèces marines, excepté dans sa partie la plus salée. De même, lorsque l'on considère les stades

adultes, d'importantes différences sont observées entre les peuplements de poissons des deux estuaires, tant dans leur composition (diversité spécifique, catégorie écologique) et leur structure trophique, que dans les traits de vie des individus qui les composent. Ces différences s'accroissent dans la zone hypersaline de l'amont du Sine Saloum, au-delà du seuil de 60 psu. La diversité des cycles biologiques et des catégories écologiques de ces peuplements de poissons pourrait donc constituer un bon indicateur de la biodiversité pour l'évaluation de l'état écologique des milieux estuariens d'Afrique de l'Ouest. Par ailleurs, peu d'espèces parviennent à vivre dans les zones les plus salées des estuaires hypersalins. Dans l'estuaire du Sine Saloum, au moins deux espèces, le tilapia, *Sarotherodon melanotheron*, et *Ethmalosa fimbriata*, se maintiennent dans ces conditions extrêmes en modifiant leurs traits de vie, en particulier leur reproduction et leur croissance. Ainsi, dans les zones les plus salées du Sine Saloum, la taille à la maturité sexuelle de ces poissons, mâles et femelles, est plus petite que celle des individus de l'estuaire de la Gambie. Par ailleurs, d'autres traits de vie, tels que la fécondité relative et la taille des ovocytes, varient également en fonction de ces milieux. La croissance, évaluée à partir de l'analyse des otolithes, s'avère réduite dans les milieux sursalés (salinité supérieure à 60 psu). Elle apparaît cependant comparable dans les deux estuaires durant la première année de vie des poissons, au cours de laquelle s'effectue leur maturation sexuelle. Dans les environnements les plus salés, la réduction de la taille de maturité sexuelle s'explique donc par un phénomène de maturation précoce, plutôt que par le nanisme. D'après les résultats des recherches menées sur l'ethmalose, il n'y aurait pas de différenciation génétique entre les sous-populations « amont-aval » du Sine Saloum et de la Gambie. Les modifications des caractéristiques biologiques traduisent par conséquent une réponse phénotypique aux contraintes de l'environnement et non le résultat d'un isolement génétique.

■ tailles : à l'échelle de la population, la taille moyenne, la taille maximale, la proportion de grandes tailles, le spectre de tailles, la pente des tailles ; à l'échelle du peuplement, la taille moyenne, la taille maximale, le spectre de tailles (pente et ordonnée à l'origine, la diversité des structures de taille, la proportion de grandes taille).

Des travaux équivalents menés dans les écosystèmes marins (ICES/SCOR, 2004) couvrent également les champs économiques, sociaux et de gouvernance. Ces différents indicateurs, analysés conjointement, serviront à évaluer l'ampleur des perturbations subies par les peuplements. À termes, le pilotage des pêcheries à l'aide de tableaux d'indicateurs multidisciplinaires devrait permettre d'établir un diagnostic sur l'état des populations et des peuplements, sur leur potentiel de production et leur capacité de restauration, et de prendre en compte la composante multi-usages des écosystèmes.

État de la pêche en Afrique

Volume des captures

La quantité totale de poissons pêchée dans les eaux continentales africaines est comprise entre 1,5 et 2 millions de tonnes. Cette production est inégalement répartie selon les pays et l'importance des systèmes aquatiques sur leur territoire (tabl. LXI). À l'exception de l'Égypte, la production aquacole est négligeable par rapport à l'exploitation halieutique des ressources naturelles.

Si les résultats globaux (tabl. LXI et LXII) donnent une idée de l'ordre de grandeur de la pêche, ils doivent toutefois être analysés avec prudence car la part des captures qui n'entre pas dans les circuits de commercialisation est souvent inconnue. Or, dans certains pays d'Afrique de l'Ouest, cette part peut atteindre plus de 60 % des captures totales.

La pêche continentale représente près de 80 % de la production totale en Afrique de l'Est (tabl. LXII). La pêche lacustre s'est fortement développée au cours des dix dernières années, notamment du fait de l'augmentation importante de la production du lac Victoria suite à l'introduction du *Lates* dans les années 1970. Cependant, l'augmentation des productions, telle qu'on peut la percevoir au travers des statistiques de pêche, ne dépend pas uniquement du niveau d'exploitation des stocks ou d'une meilleure efficacité des activités de pêche, mais peut être simplement le reflet d'une meilleure couverture des activités de pêche. Ainsi, l'arrêt des conflits intérieurs (cas de l'Érythrée et du Mozambique) se traduit souvent par une reprise du suivi de la pêche par les administrations concernées et par la prise en compte de ces données dans les statistiques nationales, ce qui donne une impression erronée d'accroissement des captures.

Il est intéressant de noter les différences importantes qui existent entre l'Afrique de l'Est et l'Afrique de l'Ouest (tabl. LXI et LXII). Bien que les quantités annuelles totales pêchées soient comparables (plus d'un million de tonnes), l'origine du poisson est différente : d'origine continentale en Afrique de l'Est où l'on trouve de grands ensembles lacustres, d'origine marine en Afrique de l'Ouest où les écosystèmes aquatiques continentaux sont moins développés. On note également une stabilisation des captures en milieu continental dans cette partie

TABLEAU LXI

Production de la
pêche continentale
et production
de l'aquaculture
dans les pays
africains (d'après
VAN DEN BOSSCHE
et BERNACSEK,
1990, 1991).

Pays	Captures continentales (tonnes)	Aquaculture continentale (tonnes)	% production continentale
Angola	8 000	0	10
Bénin	31 973	14	76
Botswana	1 900	0	100
Burkina Faso	6 964	36	100
Burundi	4 98	25	100
Cameroun	19 83	137	24
Centrafrique	8 800	88	100
Tchad	110 000	0	100
Congo	13 38	115	43
Côte d'Ivoire	27 353	847	27
Égypte	141 700	60 000	8
Guinée équatoriale	400		10
Éthiopie	3 500	0	8
Gabon	1 897	3	9
Gambie	2 700	0	19
Ghana	53 614	36	14
Guinée	1 999	1	7
Kenya	124 096	210	95
Liberia	3 997	3	21
Madagascar	45 806	194	72
Malawi	88 485	103	100
Mali	55 690	12	100
Mozambique	246	21	0,7
Namibie	150	0	0,03
Niger	2 386	14	100
Nigeria	103 209	5 528	44
Ouganda	200 000	38	100
RDC	163 300	700	99
Rwanda	1 565	65	100
Sénégal	14 966	34	5
Sierra Leone	15 982	18	30
Soudan	22 757	43	95
Tanzanie	265 735	35	8
Togo	705	9	5
Zambie	66 980	1 020	100
Zimbabwe	17 344	156	100
Total	1 632 431	70 204	

du continent africain, alors que durant la même période les pêches maritimes se développent de manière importante (fig. 153).

Principales espèces pêchées

En Afrique, la pêche continentale s'exerce généralement sur un grand nombre d'espèces. Dans les milieux fluviaux, il existe une variabilité spatio-temporelle importante des écosystèmes continentaux qui a conduit à la définition de pêches reposant sur l'existence d'un biotope, d'une saison, d'une espèce et d'un engin (FAY, 1989). Dans ces conditions, la pression de pêche peut être importante et la diversité des engins utilisés permet de capturer la plupart des espèces présentes dans le milieu, sachant que peu d'espèces font actuellement l'objet d'interdits.

Dans les lacs, cependant, une part importante des captures commercialisées est constituée par un petit nombre d'espèces (tabl. LXIII). Ce sont les Cichlidae,

TABLEAU LXII

Évolution
de la production
de la pêche
dans les eaux
continentales
et marines
en Afrique de l'Est
entre 1970 et 1989
(d'après GREBOVAL
et al., 1994).

Année	Pêche maritime (tonnes)	Pêche continentale (tonnes)	% lacs	Total (tonnes)
1970	76,7	601,3	50,0	678,0
1971	8,0	605,2	48	613,2
1972	8,1	576,3	49,6	584,4
1973	66,0	621,8	48	687,8
1974	77,3	593,5	51,4	670,8
1975	94,0	614,0	52,4	708,0
1976	8,9	696,0	49,9	704,9
1977	77,8	750,4	48	828,2
1978	75,9	692,2	46,9	768,1
1979	64,0	631,7	52,1	695,7
1980	8,0	667,7	47,8	675,7
1981	8,2	644,9	49,3	653,1
1982	70,3	700,1	50,0	770,4
1983	79,6	734,8	54,8	814,4
1984	8,4	843,7	60,4	852,1
1985	134,4	847,6	66,7	982,0
1986	140,9	917,8	74,3	1 058,7
1987	136,8	954,2	74,0	1 091,0
1988	145,8	1 044,0	74,6	1 189,8
1989	143,7	1 034,3	78	1 178,0

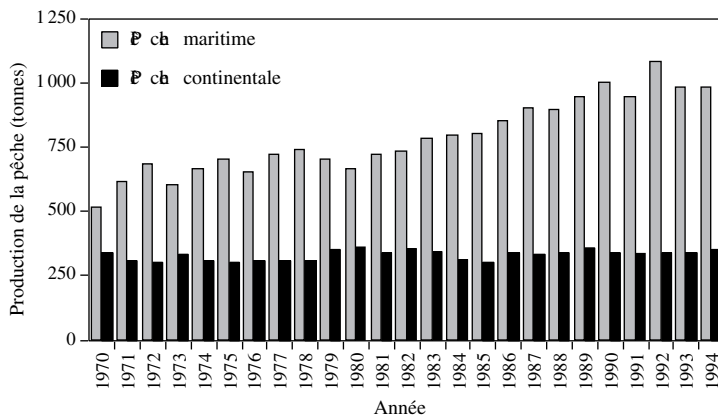


FIGURE 153

Évolution
de la production
de la pêche
dans les eaux
continentales et
marines en
Afrique de l'Ouest
entre 1970 et 1994
(FIDI, 1996).

qui sont le plus souvent des poissons démersaux, les Centropomidae et les Clupeidae pélagiques. En Afrique de l'Ouest, les Clupeidae pélagiques sont peu représentés dans les captures. Dans certains lacs d'Afrique de l'Est comme le Kivu, le Kariba ou le Victoria, les captures totales sont constituées en majeure partie par des espèces introduites.

Le tableau LXIV donne un aperçu de l'évolution de la pêche, sur le plan qualitatif et quantitatif, entre les années 1970-1972 et les années 1988-1990 pour un certain nombre de lacs naturels et artificiels en Afrique de l'Est. Les Cichlidae (tilapias et Haplochromines) ainsi que les espèces pélagiques constituaient environ un quart des captures en 1970. Une vingtaine d'années plus tard, la production totale a presque triplé et la composition des captures a beaucoup changé, avec une dominance des *Lates* et des petits pélagiques.

TABLEAU LXIII

Principales formes commerciales dans quelques milieux lacustres d'Afrique de l'Est et d'Afrique de l'Ouest (d'après GREBOVAL *et al.*, 1994; LAË, 1995; VAN DEN BOSSCHE et BERNACSEK, 1990).

Si l'on ne tient pas compte du lac Victoria, on observe essentiellement l'importance de plus en plus grande des petits Clupeidae qui constituent près de la moitié des captures totales. Simultanément, les tilapias et les Haplochromines sont en régression. Ces modifications résultent principalement de l'introduction de *Limnothrissa miodon* et de *Lates niloticus* dans certains lacs est-africains. En Afrique de l'Ouest, on ne dispose pas de séries chronologiques aussi longues et il est impossible de suivre l'évolution des captures dans le temps. Toutefois, les introductions d'espèces sont restées rares, ce qui explique que les Cichlidae constituent encore entre 35 et 50 % des captures totales selon les milieux considérés.

Lacs	Espèces	Famille	Contribution aux captures (%)	Origine
Lacs naturels				
Albert	<i>Hydrocynus forskalii</i>	Alestidae	40	Indigène
	<i>Lates niloticus</i>	Centropomidae	20	Indigène
	<i>Oreochromis niloticus</i>	Cichlidae	20	Indigène
Rwemu	<i>Oreochromis niloticus</i>	Cichlidae	70	Introduit
	<i>Oreochromis macrochir</i>	Cichlidae	0	Indigène
	<i>Oreochromis niloticus</i>	Cichlidae	60	Indigène
Édouard	<i>Limnothrissa miodon</i>	Clupeidae	80	Introduit
Kivu	<i>Engraulicypris</i>	Cyprinidae	20	Indigène
	Cichlidae		40-60	Indigène
Malawi	<i>Oreochromis macrochir</i>	Cichlidae	25	Indigène
	<i>Poecillothrissa moerensis</i>	Clupeidae	50	Indigène
Tanganyika	<i>Stolothrissa tanganicae</i>	Clupeidae	70-80	Indigène
	<i>Limnothrissa miodon</i>	Clupeidae	0	Indigène
	<i>Luciolates stappersii</i>	Centropomidae	5-15	Indigène
Turkana	<i>Tilapia</i> spp.	Cichlidae	15-20	Indigène
	<i>Lates niloticus</i>	Centropomidae	30	Indigène
	<i>Lates niloticus</i>	Centropomidae	60	Introduit
Victoria	<i>Oreochromis niloticus</i>	Cichlidae	15-20	Introduit
	<i>Rastrineobola argentea</i>	Cyprinidae	20-25	Indigène
Lacs de barrage				
Sélingué	<i>Labeo senegalensis</i>	Cyprinidae	16	Indigène
	<i>Chrysischthys nigrodigitatus</i>	Claroteidae	15	Indigène
	<i>Schilbe mystus</i>	Schilbeidae	9,5	Indigène
	<i>Tilapia</i> spp.	Cichlidae	14	Indigène
Ayamé	<i>Oreochromis niloticus</i>	Cichlidae	50	Introduit
	<i>Heterotis niloticus</i>	Osteoglossidae	0	Introduit
Volta	<i>Tilapia</i> spp.	Cichlidae	38	Indigène
	<i>Lates niloticus</i>	Centropomidae	16	Indigène
	<i>Labeo</i> spp.	Cyprinidae	10,5	Indigène
	<i>Alestes</i>	Alestidae	6	Indigène
Manantali	<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Cichlidae	37	Indigène
	<i>Tilapia monodi</i>	Cichlidae	12	Indigène
	<i>Lates niloticus</i>	Centropomidae	9	Indigène
	Cichlidae	Cichlidae	44	Indigène
Kainji	Bagridae	Bagridae	15	Indigène
	Citharinidae	Citharinidae	15	Indigène
	Alestidae	Alestidae	10	Indigène
Kariba	<i>Limnothrissa miodon</i>	Clupeidae	85	Introduit

TABEAU LXIV

Importance relative des principaux groupes d'espèces dans la production de la pêche
(en milliers de tonnes par an) pour quelques lacs naturels ou artificiels d'Afrique
(d'après GREBOVAL *et al.*, 1994). * : non quantifié.

Lacs	1970-1972					1988-1990				
	Pélagiques	Lates	Tilapia	Haplochromis	Autres	Pélagiques	Lates	Tilapia	Haplochromis	Autres
Albert	1	3,3	1,6		10,6	0,8	4,8	4,8		13,5
Chilwa			1,3		3,9					
Édouard			7	*	3,1					
Kariba			0,5		3					
Kivu			0,2	0,7	*					
Malawi	3,3		23	29,5	9,9					
Moéro	*		10		2,7					
Tanganyika	62	4	1		10,5					
Turkana		0,7	0,3		3,3					
Victoria	12	*	23	36,3	25					
Total	78,3	8	76,6	66,5	72,4	240,8		97,3	29,9	114,9
%	25,9	2,5	25,3	21,9	13,9	29,2	41,2	11,8	3,6	13,9
Sans le lac Victoria										
Total	66,3	8	53,6	30,2	47,4	144,9	18,7	41,8	24,6	84,3
%	32,3	3,9	26,1	14,7	23,1	46,1	5,9	13,3	7,8	26,8

Dynamique de la ressource

La biomasse (les halieutes parlent plutôt de stock) est la quantité de poissons présente dans un milieu à un instant donné, exprimée en unité de poids par unité de surface (kg/ha par exemple). Cette biomasse se traduit par la quantité de matière biologique produite pendant un laps de temps déterminé. La biomasse a tendance à augmenter avec la croissance et la reproduction (arrivée des alevins et des juvéniles) des individus, alors qu'elle tend à se réduire sous l'effet de la mortalité naturelle, de la mortalité due aux activités de pêche ou de mortalités d'autre nature liées de plus en plus à l'anthropisation des écosystèmes (pollution, aménagements...). Cette biomasse a sa propre dynamique en l'absence de pêche, qui dépend des caractéristiques biologiques des espèces et de la dynamique saisonnière et interannuelle des milieux aquatiques où vivent ces espèces.

On appelle ressource, et plus précisément ressource halieutique, l'ensemble des espèces susceptibles d'être capturées par les activités de pêche. En effet, la biomasse produite par l'écosystème ne devient ressource que dans la mesure où elle est utilisée.

Relation entre production biologique et biomasse

La production biologique est la quantité totale de matière organique produite par une biomasse donnée durant une période donnée. Le rapport entre la production (P) et la biomasse (B), ou rapport P/B, exprimé par unité de temps, traduit la vitesse de renouvellement de la biomasse de la population étudiée en l'absence d'exploitation.

Plus P/B est élevé, plus la biomasse se renouvelle rapidement. Il existe en effet une relation entre P/B et la longévité des espèces. Plus la moyenne de vie est longue, plus P/B, et donc le taux de renouvellement de la biomasse, est faible (LÉVÊQUE *et al.*, 1977). En réalité, pour une mortalité de type exponentiel, on a montré que P/B était équivalent au coefficient instantané de mortalité (z) (ALLEN, 1971), ce qui revient à dire que la production biologique par unité de temps est fonction de la biomasse et du taux de mortalité. À titre d'exemple, les observations montrent que P/B est voisin de 1 pour des poissons qui vivent au maximum 4 à 5 ans. Cela signifie que la production biologique équivaut chaque année à la biomasse. Pour des espèces annuelles, P/B est compris entre 4 et 6, alors que, pour des espèces qui vivent une dizaine d'années, P/B est de l'ordre de 0,5-0,6.

Dans une perspective d'équilibre de la biomasse à long terme, la production biologique sert en partie à compenser la mortalité naturelle et celle éventuellement due à la pêche. On pourrait schématiser les fluctuations (ΔB) de la biomasse (B) par l'équation suivante :

$$\Delta B = B + C + R - M - F,$$

où B est la biomasse, C la croissance de cette biomasse résultant de la croissance en poids des individus qui la constituent, R le recrutement en alevins et juvéniles, c'est-à-dire l'entrée dans la biomasse des individus issus de la reproduction, M la mortalité naturelle, due à la prédation par d'autres espèces, des maladies, etc., F la mortalité due à la pêche.

La quantité de poissons qui pourra être pêchée, ou production de la pêche, est nécessairement une fraction de la production biologique. Ce prélèvement doit rester suffisamment limité pour que le potentiel productif que représente la biomasse ne soit pas entamé, ce qui aurait pour conséquence à terme une réduction de la part de la productivité biologique utilisable pour la pêche. La surexploitation peut à l'extrême entraîner la disparition d'un stock. Tout l'art de la gestion des pêches réside dans la capacité à déterminer quelle quantité de la biomasse peut être prélevée sans affaiblir le stock, lequel doit pouvoir se maintenir sensiblement à l'identique d'une année à l'autre pour conserver ses potentialités productives.

Évaluation des stocks

L'évaluation des stocks de poissons, c'est-à-dire leur biomasse, est un exercice très difficile pour lequel il n'existe pas de méthodes simples.

En ce qui concerne les milieux continentaux africains, quelques estimations (tabl. LXV) ont été faites par des méthodes diverses. Pour les lacs peu profonds, on peut utiliser des sennes tournantes comme ce fut le cas pour le lac George et le lac Nakuru. Pour quelques grands lacs africains, l'emploi de méthodes acoustiques a permis d'estimer les stocks de poissons. Dans le lac Tanganyika, la biomasse des poissons pélagiques a été estimée à diverses époques, et les valeurs observées sont comprises entre 1 200 kg/ha, ce qui paraît être une valeur exceptionnellement forte pour un lac, et 200 à 300 kg/ha (COULTER, 1991 a). Les différences peuvent être attribuées aux variations saisonnières et interannuelles dans l'abondance des *Stolothrissa*. Les prospections acoustiques réalisées dans le lac Malawi donnent des résultats inférieurs : 168 000 tonnes de poissons pélagiques, soit environ 70 kg/ha (MENZ *et al.*, 1995). Dans le lac Kainji, la biomasse de poissons pélagiques est relativement

TABEAU LXV

Quelques estimations des biomasses moyennes de poissons dans divers types de milieux aquatiques continentaux africains.

Milieu	Système	Biomasse (kg/ha)	Références
Lacs peu profonds	Nah	300-400	VARESCHI, 1979
	George	290	GWABABA, 1975
Lacs profonds	Malawi, pélagique	70	MENZ <i>et al.</i> , 1995
	Tanganyika, pélagique	200-300	COULTER, 1991a
	Kainji	240	PITCHER et HART, 1995
	Kariba	31-650	PITCHER et HART, 1995
Rivières et plaines inondées	Kafue Flats		
	– hautes eaux	338	Univ. Michigan, 1971
	– basses eaux	435	Univ. Michigan, 1971
	Bandama		
	– hautes eaux	125-175	DAGET <i>et al.</i> , 1973
	– basses eaux	305	DAGET <i>et al.</i> , 1973
	Nil, Sudd	306-433	MEFIT-BATBIE, 198

faible (18 kg/ha) comparée à celle des Cichlidae (105 kg/ha) ou des Bagridae (36 kg/ha).

En ce qui concerne les rivières et les plaines inondées, les estimations sont encore plus difficiles étant donné la variabilité spatiale et temporelle de ces milieux. Quelques tentatives de quantification ont été faites (tabl. LXV). Elles doivent être considérées comme des estimations et des ordres de grandeur qu'il faut se garder d'extrapoler.

Environnement aquatique et pêche

La dynamique des populations de poissons est contrôlée par la dynamique des milieux dans lesquels vivent ces populations. L'habitat disponible (voir p. 277) va conditionner, à toutes les phases du développement d'une espèce, la quantité de poissons que le milieu peut héberger et qui constitue le stock sur lequel vont s'effectuer les prélèvements de la pêche.

Dans ce contexte, toute modification du régime ou du volume des eaux va avoir des répercussions directes sur les stocks, et donc sur la pêche. Ces modifications peuvent résulter de phénomènes naturels liés aux fluctuations climatiques ou d'activités humaines dans la mesure où les eaux douces font l'objet de divers usages, telles l'irrigation, la consommation domestique et la production d'énergie hydroélectrique, qui peuvent entrer en compétition. Ces différentes utilisations de l'eau, souvent considérées comme prioritaires dans le contexte des économies nationales, conduisent à des perturbations du régime des eaux qui ont des conséquences sur les populations ichtyologiques. Dans cette situation, les activités de pêche se trouvent souvent marginalisées faute d'une évaluation correcte de leur importance économique et sociale.

Sur le plan historique, c'est seulement au début des années 1970 que l'on s'est intéressé sérieusement, en milieu tropical, aux relations entre les ressources ichtyologiques et leur environnement. Auparavant, dans de nombreux pays, le corps des Eaux et forêts ou son équivalent avait en charge la gestion des

pêches de manière relativement indépendante par rapport aux scientifiques limnologues qui, eux, étudiaient le milieu aquatique, ses composantes et sa productivité (RIGLER, 1982). Le rapprochement opéré depuis entre ces deux domaines d'activité s'est révélé particulièrement fécond, mais la question d'une coopération durable entre gestionnaires des pêches et spécialistes de l'environnement reste d'actualité (MAGNUSON, 1991).

Variabilité hydrologique et variabilité de la pêche

Dans beaucoup de milieux fluviaux associés à des plaines inondées, la durée de la crue et l'étendue de l'inondation sont des facteurs déterminants de l'abondance des stocks ichthyologiques (WELCOMME, 1979). Lors des crues, les plaines offrent une nourriture abondante et variée aux poissons qui quittent le lit mineur des fleuves ainsi que les mares permanentes où la baisse des eaux les avait obligés à se réfugier en saison sèche. Plus les surfaces en eau sont importantes, plus la durée d'inondation est longue, et plus les poissons trouvent des conditions favorables à leur reproduction et à leur croissance. La végétation leur permet également d'échapper aux nombreux prédateurs qui les guettent. Une bonne inondation est alors synonyme de faible mortalité naturelle, de faible mortalité par pêche dans les plaines inondées, de forte croissance des individus puis de captures abondantes en période de décrue et d'étiage.

Il existe ainsi une relation étroite entre les fluctuations annuelles de l'hydrologie et celles des captures. La production des pêcheries pour une année n dépend de l'intensité des crues au cours des années $n-1$, $n-2$, ou $n-3$, avec une pondération décroissante. En effet, dans les rivières, l'essentiel des captures concerne des poissons âgés de 1 à 2 ans. Ainsi, en prenant en compte les indices hydrologiques (IH) des années $n-1$ et $n-2$, Welcomme a calculé les relations suivantes :

► pour la rivière Kafue : $P = 2\,962 + 70,54 (0,7 \text{ IH}_{n-1} + 0,3 \text{ IH}_{n-2})$ (période 1969-1973) (WELCOMME, 1979) ;

► pour le Niger : $P = 151,73 \log (0,7 \text{ IH}_{n-1} + 0,3 \text{ IH}_{n-2}) - 4281,26$ (période 1966-1984) (WELCOMME, 1986).

Dans le delta central du Niger, LAË (1992 b, 1994) a montré qu'il existait une bonne corrélation entre les captures totales de poissons (exprimées en tonnes) et les pertes en eau (en mètres cubes) d'une même année pour la période 1966-1989 (fig. 154). L'estimation des surfaces inondées est obtenue de manière indirecte par le calcul d'un indice d'inondation exprimé par le volume d'eau disparu par évaporation ou infiltration dans la cuvette lacustre (différence entre les débits entrants et sortants). Ces pertes en eau sont liées à l'intensité de la crue et sont proportionnelles à l'étendue et à la durée de l'inondation. Ainsi, lorsque le débit annuel moyen du Niger est réduit de moitié (1972-1973 ou 1977-1978), les surfaces inondées sont divisées par quatre et ne représentent plus que 5 000 km². La relation calculée est :

$$P = 780,95 (\text{pertes})_n + 770,71 (\text{pertes})_{n-1} + 32\,304 (R^2 = 0,93).$$

Les captures annuelles et l'indice d'inondation pour une même année sont bien corrélés puisque le premier terme de cette relation explique à lui seul 77 % de la variance. Cette forte corrélation s'explique par la composition des captures qui concernent une soixantaine d'espèces, et principalement les stades jeunes,

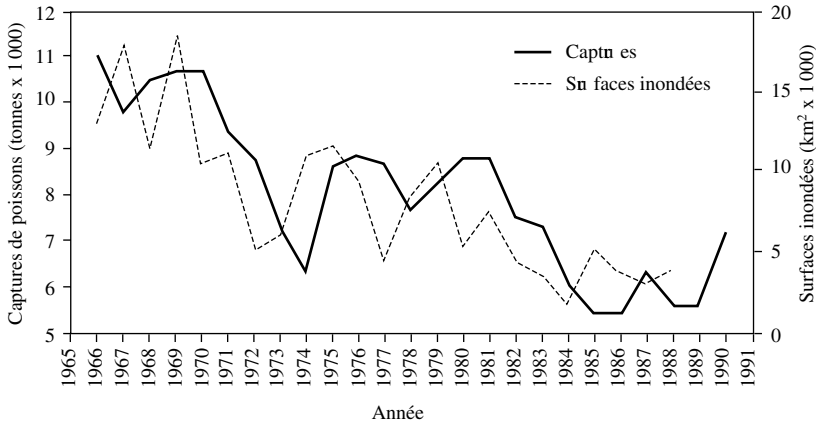


FIGURE 154
Relation entre les pertes en eau (surfaces inondées en km²) et les captures de poissons (en tonnes) dans le delta central du Niger pour la période 1966-1990 (LAË, 1992 b).

puisqu'on estime que le prélèvement de la pêche était composé de 69 % d'individus de moins d'un an (LAË, 1992 b, 1994).

Dans la rivière Cross, MOSES (1987) a également mis en évidence une bonne corrélation entre les captures et les indices de crue des deux années précédentes.

Types de milieu et production de la pêche

Les milieux lacustres ont été les mieux étudiés du point de vue de la production ichtyologique (tabl. LXVI). Pour une majorité d'entre eux, la production de la pêche est comprise entre 50 et 100 kg/ha, mais il peut y avoir localement des variations importantes, avec des valeurs pouvant atteindre plusieurs centaines de kilogrammes par hectare.

Dans les rivières et les plaines inondées, la production de la pêche est fortement dépendante du cycle saisonnier, ainsi que de l'extension et de la durée de l'inondation. Globalement, les captures par unité de surface sont moins importantes que dans les lacs (tabl. LXVII), mais les surfaces occupées sont bien supérieures. Les difficultés rencontrées pour obtenir des statistiques fiables sur ces milieux difficiles d'accès ne doivent pas nous amener à sous-estimer leur rôle dans la production ichtyologique africaine.

Impact des barrages sur l'environnement et la pêche

Le contrôle de la crue des fleuves est important pour la régulation des cours d'eau, pour l'agriculture et l'élevage. La production d'énergie hydroélectrique en Afrique a commencé plus tard qu'en Europe et qu'en Amérique du Nord, bénéficiant ainsi d'une technologie éprouvée dans les pays développés. Les années 1960 furent marquées par la construction de grands barrages avec le lac Volta au Ghana, le lac Nasser en Égypte ou le lac Kariba au Zimbabwe et en Zambie, auxquels il convient d'ajouter de nombreux réservoirs de taille plus modeste (ANNE *et al.*, 1991). La construction de ces retenues artificielles a évidemment des répercussions fortes sur les écosystèmes situés en amont et en

TABLEAU LXVI

Estimation de la production de la pêche (captures totales en tonnes et production moyenne en kg/ha) pour différents types de lacs et de réservoirs africains.

Systèmes	Surface max. (km²)	Profondeur moy. (m)	Captures (tonnes)	Rendement (kg/ha)	Période	Sources
Réservoirs						
Kossou	900	18	4 7009 300	67-147	1972-1978	V.D. KNAAP, 1994
Lagdo	700	11	7 70043 400	175-340	198- 1991	V.D. KNAAP, 1994
Maga	360		7003 600		198- 1992	V.D. KNAAP, 1994
Manantali	500	20-25	1 500	30	1995	LAË et WEIGEL, 1995
Sélingué	400	5,3	4 000	100	1995	LAË et WEIGEL, 1995
Jebel Aulia	1 500	2,3	7 0008000	50	1975	V.D. KNAAP, 1994
Mtera	600	6	3 2505 000	0	198- 1991	V.D. KNAAP, 1994
Mwadingusha	1 000	2,6	6748000	50	1953-198	V.D. KNAAP, 1994
Kafue Flats	4 300	2	2 45040 80	6-25	1957-198	V.D. KNAAP, 1994
Kainji	1 270	11	4 5006 000	35-47	1974-1978	CRUL et ROEST, 1995
Kariba	5 300	29	30 700	30-41	1990	GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Nasser	6 200	25	15 60031 200	6-25	198- 1991	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990
Volta	7 400	19	40 000	55	1970-1979	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990
Lacs						
Turkana	7 560	31	35022 000	9-16	1962-198	GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994 KOLDING, 1994
Baringo	130	5,6	152600	10-50	1964-198	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990
Naivasha	115-150	11	44950	5-60	1964-198	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990
Albert	5 270	25	23 900	47-65	198	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Chilwa	750	2	13 700	77	198	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Chiuta	200		1 100	75	198	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Édouard	2 300	34	14 400	61-70	198	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Kivu	2 370	240	4 600	27-42	1991	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Malawi	30 800	426	69 400	35-45	1991	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Moéro	4 650	7	20 200	60	1990	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Tanganyika	32 900	700	133 900	90	1990	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994
Victoria	68 000	40	562 900	29-59	1991	V.D. BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; GREBOVAL <i>et al.</i> , 1994

TABLEAU LXVII

Surface maximale inondée, captures totales en poissons et nombre de pêcheurs pour quelques plaines inondées africaines (d'après WELCOMME, 1989).

Rivière	Surface (km ²)	Captures (tonnes)	Nombre de pêcheurs	Captures par unité de surface (kg/ha)
Niger (Bénin)	242	1 200		49,6
Niger (delta central)	20 000	90 000	54 112	45,0
Niger (Nigeria)	4 600	14 340	4 600	31,2
Bénoué	3 100	9 570	5 140	30,9
Bngolo	104	400		38
Shire (1970)	665	9 545	2 445	143,5
Shire (1975)	665	7 80	3 324	118
Yaérés (Cameroun)	7 000	17 500		25,0
Logomatia	600	300	70	5,0
Kafue (1970)	4 340	6 747	670	15,6
Kafue (1982)	4 754	7 400		15,6
Ouémé (1957)	1 000	10 400	25 000	104,0
Ouémé (1968)	1 000	6 500	29 80	65,0
Sénégal	5 490	30 000	10 400	54,7
Barotse	5 120	3 500	912	6,9
Cross	800	800	4 000	10,0
Nil (d)	31 80	2800		8

aval des barrages (WARD et STANFORD, 1979 ; PETTS, 1984). Les principaux effets sur les pêcheries se traduisent de la manière suivante (WELCOMME, 1985) :

► **Modifications du débit du fleuve.** Elles entraînent des changements dans le processus de reproduction des poissons suite à des stimuli inappropriés ou de courtes crues artificielles. Il en résulte des modifications de la composition des peuplements puisque les espèces à reproduction flexible résistent mieux que celles qui ont une ponte saisonnière. On enregistre également une diminution de la productivité au sein des peuplements, provoquée par le passage d'un système irrégulier à un système dynamique stable. L'augmentation de la vitesse d'écoulement des eaux, suite à la canalisation des rivières, favorise l'émergence des espèces rhéophiles, alors que la baisse de courant dans les barrages donne la priorité aux espèces lenticques.

► **Pertes d'habitats.** L'absence ou la diminution de plaines inondables en aval, suite à la construction du barrage, ou au contraire l'inondation de substrats de ponte en amont ou la canalisation du cours d'eau entraînent une diminution de la biodiversité et généralement une baisse de la productivité de l'écosystème.

► **Fermetures des fleuves.** Les barrages non équipés (ce qui est généralement le cas en Afrique) interrompent les circuits migratoires des poissons et conduisent à l'élimination des espèces diadromes en empêchant les adultes de rejoindre les aires de ponte situées en amont et en ralentissant le déplacement vers l'aval des juvéniles.

► **Modifications des processus de sédimentation.** La création des barrages provoque l'augmentation des dépôts dans la retenue, ce qui entraîne une diminution de la matière en suspension et un déficit en sédiment en aval des barrages. Cela se traduit à nouveau par une réduction des habitats et de la biodiversité, par des changements de densité de végétation, par des modifications

POISSONS ET PÊCHES DU FLEUVE SÉNÉGAL

« Quand il pleut, la brousse se remplit d'eau qui se déverse dans les marigots. Les marigots en crue rejoignent le fleuve. C'est alors que les poissons remontent le cours des marigots. »

« Quand ils montent en brousse, les poissons remplissent le marigot, là où il est large comme là où il est étroit. C'est comme un troupeau de bœufs qui va vers l'herbe fraîche.

Tu vois les poissons dans l'herbe comme des bœufs qui paissent.

À cette époque, l'herbe pousse dans les mares ; pas une herbe très haute, une herbe qui vous arrive aux genoux. On voit bouger l'herbe ; ce sont les poissons qui l'agitent en circulant.

La pêche dans les mares donne alors beaucoup de poissons. »

« Dès que le niveau de l'eau commence à monter, les poissons aussi commencent à partir en brousse. Qu'est-ce qu'ils vont chercher ?

Ils vont chercher les grains de *jaaje* (fonio sauvage) que la crue fait tomber dans l'eau. Ils les mangent, ils engraisent. Pour eux, c'est une période de fête ; pour nous, une période de gêne, où nous devons partir en pirogue en quête de nourriture. »

« Le poisson pond en brousse ; pas dans le fleuve, dans les mares. Les œufs de certains poissons éclosent deux ou trois mois après la ponte ; mais, pour que tous les œufs soient éclos, il faut attendre la fin de la saison des pluies.

À ce moment-là, les poissons auront fini de se reproduire, tous leurs petits seront sortis. Mais dire que, du moment que l'eau monte

puis se retire, le poisson peut se reproduire, ce n'est pas vrai. Deux mois ne suffisent pas pour que le poisson se reproduise ; il faut que l'eau reste en brousse pendant trois ou quatre mois. »

« Quand le fleuve commence à baisser, certains poissons le savent. Ils quittent la brousse pour redescendre au fleuve. Les poissons se divisent alors en deux groupes.

Tous les poissons, adultes et jeunes, veulent partir au fleuve. Mais à certains endroits, quand le fleuve se retire, l'eau est coupée. Ces poissons-là n'auront plus de passage pour descendre au fleuve. Ils restent là où ils sont, dans ce qu'on appelle des mares. »

« Lors de certaines décrues, les poissons retournent au fleuve comme un vol d'oiseaux.

C'est comme quand on lance une pierre vers un arbre où se sont posés des oiseaux : ils s'envolent tous en même temps.

Quand les poissons montent en brousse, ils montent un à un. Mais lorsqu'ils repartent tous ensemble, s'ils s'en vont la nuit, l'aube ne trouvera pas un seul poisson adulte en brousse ; ils seront tous partis. S'ils s'en vont le jour, le coucher du soleil ne trouvera pas un seul poisson adulte en brousse ; ils seront tous partis. Seuls restent les petits poissons, qui ne sont pas malins et n'ont pas su partir. Ceux-là, jusqu'à ce que l'eau des mares se dessèche, les gens viendront les prendre à la pêche et les emporter. »

Extraits de Poissons et pêches du fleuve Sénégal, Fédération des paysans organisés du Département de Bakel. Dakar (ADAMS-SOW, 1996).

de la nourriture disponible et du benthos et finalement par une baisse de diversité biologique et de productivité.

► Augmentation du phytoplancton et du zooplancton dans les réservoirs ou en aval des barrages suite à une réduction des débits et une augmentation de la transparence. Cela favorise le développement des poissons planctophages.

► Changements de température. Ils peuvent entraîner une stratification des réservoirs et contrarier les migrations de certains poissons. Ils peuvent également provoquer en amont du barrage des mortalités dues aux lâchers d'eau anoxique ou chargée en H₂S.

Ainsi, selon LELEK et EL ZARKA (1973) et ADENIJI (1975), des changements dans la faune ichtyologique du Niger ont suivi la construction du barrage de Kainji. Les captures entre Jebba et Lokoja ont diminué de 50 % en l'espace de trois ans, de 1967 à 1969 (OTOBO, 1978 b). Cela s'est accompagné de changements

dans la composition des peuplements, avec un déclin des Alestidae, Mormyridae et Clariidae et une augmentation des espèces prédatrices comme les *Lates* ou certains Bagridae (SAGUA, 1978). Plus en aval, les pêcheries du bassin Anambra déclinèrent de 60 % suite à l'exondation des plaines traditionnellement inondées, provoquée par la construction du barrage (AWACHIE et WALSON, 1978).

Pour certains barrages, on a noté une augmentation très localisée des poissons prédateurs en bas des ouvrages. C'est le cas du Nil juste en dessous du barrage d'Owen, où les populations de *Barbus altianalis* et de *Lates niloticus* sont particulièrement abondantes. Le même phénomène a été observé sous le barrage de Kainji avec des Mochokidae, des Alestidae et des Cyprinidae. Ce phénomène peut être expliqué par un enrichissement de l'eau du réservoir qui, en passant par les écluses, transporte du zooplancton, des insectes et des poissons (WHITLEY, 1974). Cet enrichissement n'est sensible que localement.

Enfin, il faut noter l'importance des apports des rivières pour les écosystèmes situés en aval. Ainsi, la rétention des matières nutritives dans le lac Nasser a provoqué un déclin des pêcheries pélagiques dans l'est de la Méditerranée, alors que les rendements augmentaient fortement sur le lac.

LAË (1992 b, 1994) a décrit les répercussions des barrages de Markala et de Sélingué, au Mali, sur les activités halieutiques dans le delta central du Niger situé en aval des barrages (fig. 155). Ces répercussions peuvent se faire sentir sur différents plans.



FIGURE 155

Localisation des deux barrages situés sur le Niger supérieur en amont du delta central.

Perturbation des migrations longitudinales

De manière générale, on estime que les barrages perturbent la répartition spatiale de la faune et interrompent les migrations de reproduction de certaines espèces, provoquant leur disparition et (ou) une modification de la composition des stocks (WELCOMME *et al.*, 1989). Cette situation ne correspond pas au cas du delta central puisque le barrage de Markala, construit en amont de la zone d'inondation, ne constitue pas un obstacle pour les espèces cherchant à rejoindre les zones de frayères situées en aval de l'ouvrage (DAGET, 1959).

Les migrations longitudinales observées aux abords du barrage ne sont pas liées au processus de reproduction des espèces, car elles sont déclenchées et entretenues par des stimuli externes liés à la diminution progressive et régulière du volume d'eau disponible en période de décrue (DAGET, 1949). Les bancs de juvéniles en provenance des plaines inondées se retrouvent donc piégés en bas du barrage et les possibilités d'emprunter la passe à poissons, construite en 1946, sont limitées. De fait, cette passe est adaptée aux migrations anadromes de quelques géniteurs et non pas à celles beaucoup plus importantes en nombre des bancs de juvéniles. La dispersion des bancs se fait donc vers

l'aval du barrage, avec comme principale conséquence une baisse importante des rendements de la pêche en amont du barrage.

Réduction de la surface et de la durée de l'inondation

À la crue, le remplissage des deux ouvrages entraîne un écrêtement de la crue qui se traduit par une baisse des débits entrant dans la cuvette lacustre située en aval et par une diminution de l'étendue et de la durée de l'inondation. L'action des barrages diminue ainsi les capacités d'accueil des plaines inondables, ce qui entraîne une diminution du recrutement, une croissance pondérale plus lente, et en fin de compte des captures en poissons plus faibles. La perte des captures imputable aux deux barrages est estimée à 5 000 tonnes par an. WELCOMME (1985) signale également, au Nigeria, une perte de 6 000 tonnes de poissons due à la construction du barrage de Kainji sur le Niger. Sur la rivière Mékong, le barrage de Pa Mong empêche l'inondation sur quelque 700 km en aval, causant une perte de 2 150 tonnes (PETTS *et al.*, 1989).

Réduction des activités à l'étiage

L'impact des barrages se fait également sentir en période d'étiage et de manière encore plus sensible au cours des périodes de sécheresse qui sévissent en Afrique. En effet, certains espaces ne sont parfois plus mis en eau, et d'autres ne sont inondés que pendant une courte période, alors que la tradition voulait qu'ils soient mis en défens une partie de l'année et qu'ils fassent l'objet de pêches collectives une fois le défens levé par le maître des eaux (FAY, 1989). Il en résulte une réduction considérable des activités coutumières de pêche à l'étiage.

Suivant la même logique, les pêches sont interdites en certains emplacements du fleuve lorsque les eaux sont basses. Cette mesure permet aux poissons de franchir les seuils et de se concentrer dans des zones profondes du lit mineur où leur capture est plus facile, lors de la levée du défens (DAGET, 1956). Actuellement, des volumes d'eau importants sont turbinés en période d'étiage pour assurer la production d'électricité, de telle sorte que les débits en mars, avril et mai sont très appréciables en aval du barrage (débits supérieurs de 100 à 150 m³/s à ce qu'ils seraient naturellement). D'autre part, les lâchers d'eau successifs gênent considérablement les pêches car l'arrivée de la crue artificielle provoque la dispersion des poissons et diminue leur vulnérabilité aux engins de pêche.

Protection indirecte du stock de reproducteurs

Certains auteurs comme WELCOMME et HAGBORG (1977) et WELCOMME (1979) insistent également sur l'importance de la sévérité de l'étiage dans le processus de renouvellement des stocks. Les poissons adultes qui vont assurer la reproduction lors de la prochaine crue doivent en effet trouver des refuges qui ne s'assèchent pas en période de basses eaux.

Les débits moyens d'étiage ayant peu varié au cours des années, on n'a pas mis en évidence de relation entre la production de la pêche et les hauteurs d'eau à l'étiage, la réserve de géniteurs étant semble-t-il suffisante à la fin de cette période pour assurer un bon niveau de recrutement dans le cas du delta central.

Autrement dit, les conditions d'étiage ne seraient pas limitantes. Depuis quelques années, les lâchers d'eau du barrage de Sélingué viennent par ailleurs renforcer les débits naturels d'étiage. Ce soutien d'étiage qui perturbe les pêches de défens a donc indirectement des effets positifs sur la pêcherie en favorisant la survie des géniteurs et en réduisant leur mortalité par pêche à l'étiage.

Pratiques et modes de pêche

Il existe une très grande variété d'engins de pêche dont on ne saurait établir ici la liste exhaustive (fig. 156). Les équipements sont multiples et présentent de nombreuses variantes répondant chacune à des normes précises d'utilisation (biotope exploité, espèce cible, saison hydrologique). Les pêches de subsistance sont pratiquées depuis longtemps avec des engins de fabrication artisanale, tels que les nasses, les harpons, etc. Ces techniques de capture ont été regroupées selon les grandes catégories établies par NÉDELEC *et al.* (1979) et MOAL (1981), suivant les normes moyennes de construction, de taille et d'utilisation (voir p. 253).

Engins de pêche

En Afrique, la pirogue est souvent le moyen de locomotion privilégié. En dehors de la pêche, elle sert au transport de personnes ou de marchandises. Dans les zones forestières, les pirogues sont taillées dans un tronc d'arbre dont le bois doit être dur. Elles se présentent alors sous la forme d'embarcations monoxyles propulsées à l'aide de pagaies ou de rames, plus récemment mais encore assez rarement au moteur.

Dans la zone sahélienne où le bois est plus rare, les pirogues de pêche, autrefois confectionnées à l'aide de planches de caïlcédrats clouées en deux moitiés ligaturées par une énorme couture transversale (GALLAIS, 1967), sont actuellement fabriquées d'un seul tenant à partir de planches de bois provenant des scieries, ce qui les rend plus étanches et plus solides. L'utilisation des moteurs hors-bord ne s'est pas beaucoup développée car l'investissement, l'entretien et le fonctionnement représentent des frais souvent trop lourds par rapport aux bénéfices escomptés. Les pêcheurs préfèrent se rapprocher des zones de pêche en s'installant dans des campements temporaires.

Les méthodes de pêche actives

Pêche individuelle

Les engins de pêche par blessure, tels les harpons, sont destinés à la pêche aux gros poissons, principalement dans des mares en voie d'assèchement, dans les plaines inondées et lors des pêches collectives.

Les filets lancés comme les éperviers, de forme circulaire et lestés de plomb à leur base, sont projetés après repérage des proies et se déploient dans l'air pour venir coiffer le poisson.

Quant aux filets poussés de type haveneau, on distingue parmi eux : les filets triangulaires montés en « V » et utilisés lors des pêches de barrage ou des pêches collectives par un pêcheur posté dans l'eau jusqu'à mi-corps ; les filets à deux mains constitués de deux poches maintenues ouvertes et rapprochées

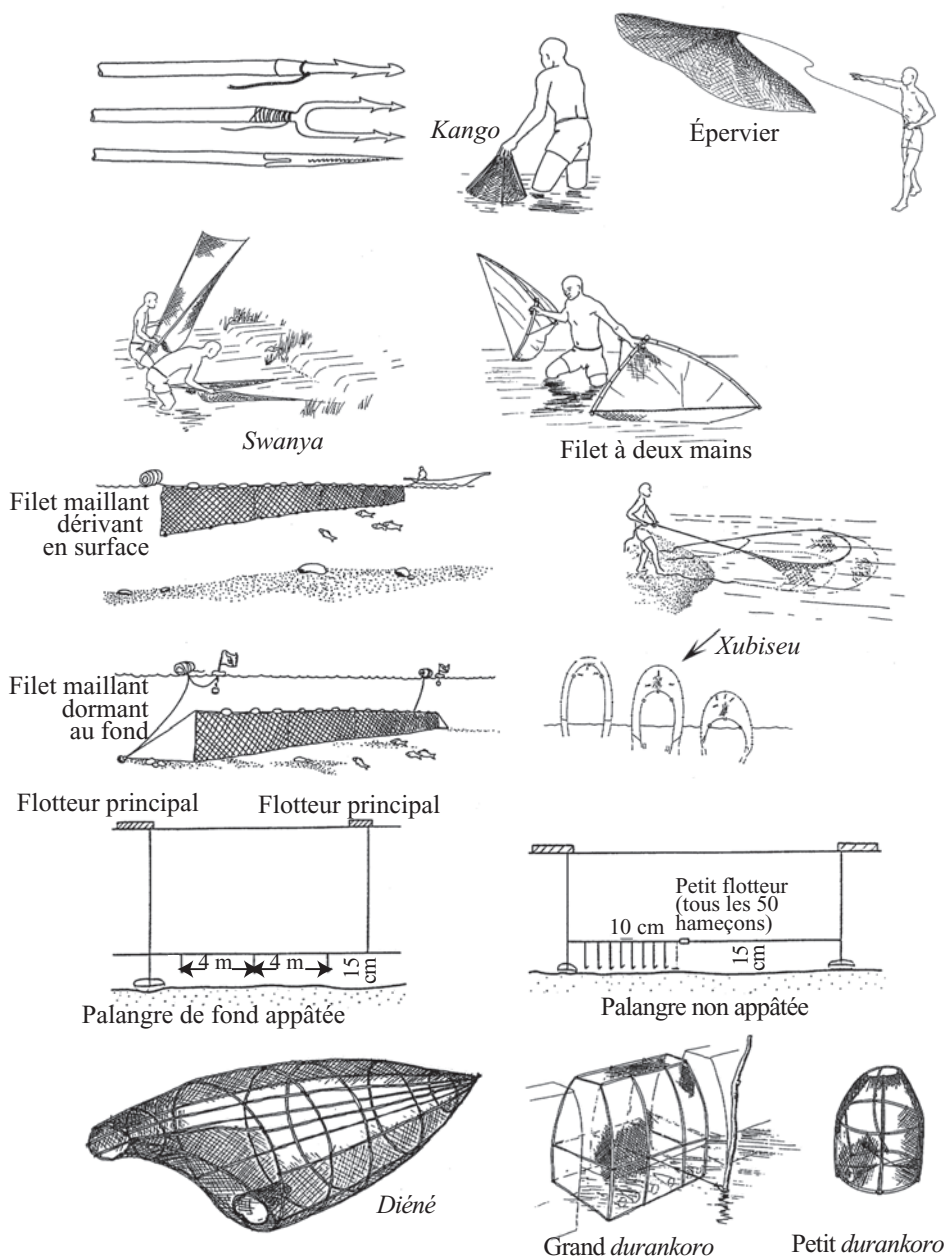


FIGURE 156

Représentation schématique

des principaux engins utilisés dans le delta central du Niger (d'après LAË *et al.*, 1994).

lorsque le poisson est repéré ; les filets posés promptement sur le fond au-dessus du poisson à capturer, grâce à une armature conique large située à sa base.

Pêche collective

Les senne de plage ou de rivage sont halées à terre et utilisées dans des eaux peu profondes à proximité du rivage ou sur des hauts fonds. Certaines ont plusieurs centaines de mètres de longueur (jusqu'à 1 km) et nécessitent une main-d'œuvre abondante pouvant atteindre une vingtaine de personnes. L'utilisation de la senne s'est généralisée avec l'apparition des nappes de nylon. Ces filets à petites mailles (15 mm de côté) sont munis de gros flotteurs et de lests. Ils sont disposés de manière à encercler le poisson, deux équipes placées sur la même rive tirant chacune une extrémité du filet jusqu'à ce que le poisson se retrouve piégé dans la poche. La manœuvre de la senne, longue et pénible, n'est réalisée qu'une fois dans la même journée.

Les senne tournantes possèdent une coulisse à la partie inférieure, assurant le serrage du filet et la capture des poissons. Elles sont mises en œuvre dans les eaux profondes et l'opération de pêche vise en général à entourer un banc de poissons préalablement repéré. Plus petites que les précédentes (300 m) et de chute plus importante (50 m), elles nécessitent l'utilisation d'une pirogue motorisée de manière que la manœuvre d'encerclement se fasse rapidement. L'opération peut être répétée plusieurs fois dans une même journée et vise principalement des espèces pélagiques se déplaçant en bancs.

Techniques de pêche industrielles

Les techniques de pêche semi-industrielles se sont considérablement développées sur les grands lacs d'Afrique de l'Est depuis la fin des années 1960 (tabl. LXVIII). La flotte la plus importante est de loin celle du lac Kariba avec 213 navires (*rigs/liftnets units*). La deuxième flotte est celle du lac Tanganyika où 52 senneurs travaillent actuellement pour exploiter les petits pélagiques. Au Burundi et en Tanzanie, ces possibilités sont limitées et, compte tenu de l'efficacité de la pêche artisanale, la pêche semi-industrielle est difficilement viable et régresse actuellement (HOREMANS, 1992).

Les méthodes de pêche passives

Les engins passifs sont des engins généralement fixes mais parfois mobiles (filets dérivants) mettant à profit le déplacement des poissons pour les capturer.

Lacs	1969	1979	1989
Albert	20	8	1
Édouard	5	1	
Kariba		65	213
Kivu			1
Malawi		17	22
Moéro		14	1
Tanganyika	14	35	52
Victoria		5	22

TABLEAU LXVIII

Évolution de la flotte semi-industrielle sur les lacs d'Afrique de l'Est (d'après GREBOVAL *et al.*, 1994).

Les filets maillants dormants ou dérivants

Les filets dormants sont généralement posés en fin d'après-midi. Tendus entre deux piquets, ils restent en place toute la nuit pour être relevés le matin. Les poissons en se déplaçant viennent se prendre dans les mailles. Suivant le maillage utilisé, le lestage choisi et le taux de montage retenu, les filets sont posés en surface, entre deux eaux ou au-dessus du fond et sont adaptés à la recherche d'espèces particulières. Au cours de l'année, le montage d'un filet peut être modifié de manière à changer de biotope et d'espèce cible.

Les filets dérivants, contrairement aux précédents, ne sont pas maintenus en place par des piquets mais dérivent entre deux pirogues ou entre une pirogue et un flotteur. Au cours d'une sortie, le pêcheur se laisse porter par l'eau pendant une heure ou deux, ramène le filet, démaille le poisson et remonte le courant jusqu'à son point de départ. Une telle opération peut être répétée plusieurs fois au cours d'une même nuit. Les filets dérivants sont peu lestés et s'utilisent beaucoup au moment où le courant est fort.

Les pièges de formes variées

Il en existe de nombreuses variantes partout en Afrique. En lagune Ébrié (Côte d'Ivoire), on peut citer le cas des pêcheries en flèche qui sont installées en bordure de rivage, dans des endroits où la profondeur n'excède guère 1,50 m. Une palissade partant du rivage barre la lagune sur une cinquantaine de mètres. Disposée perpendiculairement au rivage, cette palissade mène à une chambre de capture dans laquelle sont placées des nasses. Sur les lagunes béninoises, les barrages sont faits de claires-voies en lattes de rachis de palmier *Raphia* ou de palmier à huile en tresses, resserrées à la partie inférieure et armées de pieux. Ces barrages sont disposés en zigzag, formant une ligne brisée avec des angles ouverts en entonnoirs, munis chacun d'une nasse à leurs extrémités (PLIYA, 1980).

Au Mali, dans le delta central du Niger, ces pièges sont également disposés parallèlement aux rives ou perpendiculairement aux chenaux ou aux bras de fleuve. Ils sont confectionnés à l'aide de branchages et de nasses de forme variable suivant la hauteur de l'eau et la végétation environnante. Ces nasses peuvent être de forme cylindrique (*papolo*) et sont alors utilisées à la montée des eaux dans les marigots ou à la descente des eaux dans les canaux des plaines inondées. D'autres nasses de forme tronconique (*durankoro*), d'introduction plus récente (1980), sont posées dans de faibles hauteurs d'eau (plaine, bras de fleuve). Elles peuvent être appâtées et servent pratiquement toute l'année. De taille beaucoup plus importante, les grandes nasses *diéné* (5 m de longueur et 2 m de diamètre) sont utilisées à la décrue pour confectionner des barrages fermant des bras entiers de fleuve. Les nasses sont fabriquées à l'aide d'une armature en rônier ou en bambou et de filet en nylon.

En dehors des nasses, les pièges peuvent prendre des formes diverses comme les bambous évidés d'un mètre de longueur posés sur le fond des lagunes ivoiriennes. Ces pièges visent principalement les *Chrysichthys* qui recherchent des cavités pour frayer.

Il existe également des balances à crabes constituées d'un morceau de filet monté sur un cercle de bois de 30 à 40 cm de diamètre. Un appât à base de viande ou de poisson pourri est utilisé pour attirer les crabes.

Les palangres et les lignes appâtées ou non

Les deux formes les plus répandues sont les palangres appâtées, posées au-dessus du fond et présentant un espacement de 4 à 5 m entre les hameçons, et les palangres non appâtées, constituées d'une ligne principale horizontale à laquelle sont attachés des avançons espacés de 5 cm et munis chacun d'un hameçon. Elles sont posées juste au-dessus du fond et forment un barrage pour les silures qui sont principalement recherchés. Les hameçons utilisés peuvent varier de taille suivant les espèces visées.

Saisonnalité des pratiques de pêche

Beaucoup d'engins de pêche et leurs différentes variantes répondent à des normes précises d'utilisation : saison hydrologique, espèces cibles, type de biotope exploité. L'utilisation de divers engins de pêche peut donc être considérée comme une véritable stratégie adaptative aux variations spatio-temporelles du milieu et de la disponibilité des espèces, notamment dans les fleuves et leurs plaines d'inondation.

Ainsi, les pêcheurs du delta central du Niger ont une activité très variable dans l'espace et dans le temps, calée sur le cycle hydrologique annuel qui est l'élément déterminant des dynamiques de reproduction et de migration du poisson, et par voie de conséquence de sa disponibilité (abondance et vulnérabilité) (LAË et MORAND, 1994). À la crue, les poissons pondent et se répandent dans les plaines inondées riches en nourriture, qui constituent des zones favorables à leur alimentation mais également des zones de sécurité contre les nombreux prédateurs. Le passage du fleuve à la plaine se fait par les chenaux et les marigots qui assurent l'extension latérale de la crue. En période de décrue, les poissons qui ont séjourné quatre à cinq mois dans les plaines et bénéficié d'une croissance rapide (meilleur embonpoint) retournent au fleuve lorsque le courant s'inverse dans les chenaux et les marigots. Une partie de ces poissons sera d'ailleurs piégée dans les mares alors que d'autres entreprendront de grandes migrations longitudinales en bancs, remontant le fleuve à contre-courant suivis de nombreux prédateurs. Lorsque le courant faiblit à l'étiage, les poissons se trouvent concentrés dans le lit mineur du fleuve et dans les nombreuses fosses qui suivent son cours. Sur certaines portions, ils sont à nouveau piégés entre les bancs de sable et les seuils dus à l'abaissement très important du niveau de l'eau. Les variations du niveau de l'eau rendent impossible

PÊCHE DE DÉCRUE À LOGONE-GANA

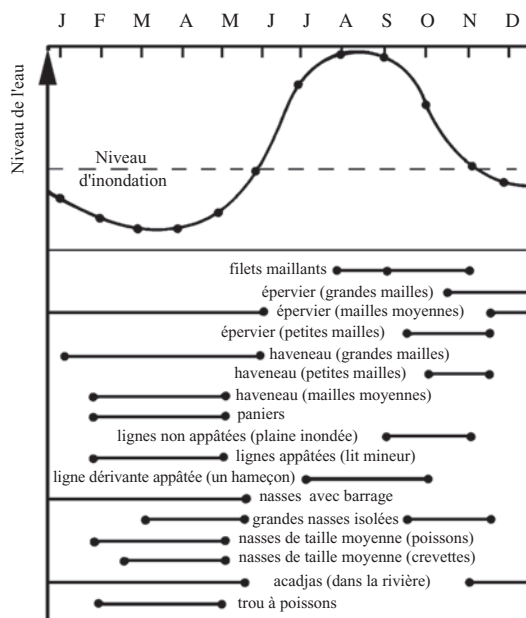
Les yaérés (plaines inondées) de l'arrière-pays du Logone moyen sont drainés par le Ba-Illi qui vient se jeter dans le Logone à Logone-Gana. Cette zone est le siège d'une exploitation intense de décrue et d'étiage. Les pêches de décrue exploitent les migrations de poissons quittant la zone d'inondation, particulièrement *Alestes dentex* et *A. baremoze*. À cet effet, les Kotokos installent au débouché de la rivière, sur une sorte de seuil naturel, un barrage de claies en amont duquel sont installées, ouverture vers l'aval, 400 à 500 grandes nasses pour la capture des *Alestes*. En aval du barrage, et accrochées à lui, une centaine de pirogues reçoivent les *Hydrocynus* et les *Alestes* qui parviennent à sauter le barrage. On y pêche environ une semaine et la production fut en 1955 de 36 tonnes, en 1956 de 34 tonnes (BLACHE et MITON, 1962).

En amont du barrage et sur tout le cours de la rivière, pendant une quinzaine de kilomètres, s'égrènent des campements de pêcheurs aux grandes lignes flottantes non appâtées.

(Voir planche couleur hors texte « La pêche ».)

FIGURE 157

Utilisation
des engins de pêche
dans le cours
de l'Ouémé durant
un cycle annuel
(WELCOMME, 1985).



l'utilisation d'un même engin durant toute l'année. Cette interconnexion entre le temps, l'espace et les activités de pêche constitue la base du système d'exploitation halieutique. Le pêcheur, en combinant mobilité et diversification des engins de pêche, tire parti des variations du milieu. Durant la période de crue et de hautes eaux, les activités halieutiques sont faibles car le poisson est dispersé dans la masse d'eau, donc moins vulnérable, et les engins de pêche sont difficilement utilisables à cause de la végétation abondante et des faibles profondeurs. Les pêches de barrage sont pratiquées à la décrue dans les bras du fleuve et les chenaux, en utilisant différents types de nasses selon la hauteur d'eau. Dans les fleuves, à la décrue, on pratique la pêche au filet dérivant, et les pêches collectives avec des haveneaux dans les mares résiduelles lors de l'étiage. Les filets dormants sont utilisés durant la période allant des hautes eaux à l'étiage (octobre à avril).

Dans le cours inférieur de l'Ouémé, WELCOMME (1985) a pu montrer également que différents engins sont utilisés au cours de l'année, en fonction du cycle hydrologique, pour capturer certaines espèces (fig. 157).

Évolution des techniques

La pêche de subsistance a débuté avec des engins artisanaux fabriqués localement, comme les pièges, les nasses, etc. Mais les techniques de pêche ont fortement évolué depuis le début du siècle. L'introduction du filet maillant dans le lac Victoria en 1905 par le Norvégien Aarup (WORTHINGTON et WORTHINGTON, 1933) fut une innovation technologique importante qui se répandit lentement vers d'autres régions d'Afrique. Les filets ont d'abord été fabriqués localement avec du coton ou d'autres matériaux locaux, peu onéreux. Mais la fabrication des filets prenait beaucoup de temps et les nappes de coton étaient très fragiles. Après la Seconde Guerre mondiale, ils ont été rapidement remplacés par les

filets maillants en nylon tressé, puis partiellement, au cours des années 1980, par les filets monofilaments, plus efficaces mais également plus fragiles.

L'utilisation de matériaux synthétiques permet de conserver les filets en bon état plus longtemps et de les utiliser pendant plusieurs années consécutives. Déchargés de ce travail pénible de préparation et d'entretien des engins, les pêcheurs peuvent consacrer plus de temps à l'activité de pêche proprement dite et possèdent par la même occasion un nombre d'engins plus important. En raison de l'amélioration du niveau d'équipement des pêcheurs, l'effort effectif de pêche ne cesse de croître.

Des techniques de pêche marine industrielles ont également été introduites dans les grands lacs d'Afrique de l'Est. Le chalutage a été pratiqué de manière expérimentale dès 1965 dans le lac Malawi et cette technique a rapidement été adoptée par les pêcheurs (JACKSON et SSENTONGO, 1988).

Bio-manipulations et amélioration de la production de pêche

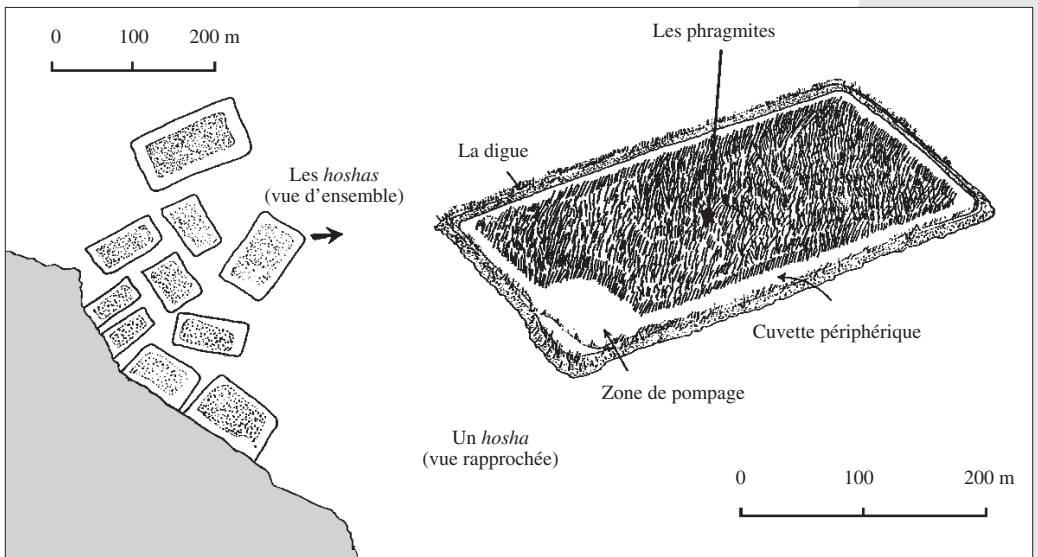
Bio-manipulation des milieux naturels

Les méthodes de capture basées sur l'exploitation des stocks naturels ont été complétées par des techniques traditionnelles destinées à améliorer la production des milieux naturels de la pêche. C'est le cas pour les acadjas au Bénin (KAPETSKY, 1981) ou le « *garse system* » au Cameroun (STAUCH, 1966), les *hoshas* en Égypte (HEM, 1991) (fig. 158).

Le principe de ces différentes techniques est de favoriser le développement de la nourriture naturelle dans un milieu d'élevage, réduisant d'autant la nécessité d'un apport en nourriture artificielle et diminuant de ce fait considérablement le coût de la production du poisson (HEM *et al.*, 1994). À titre d'exemple, les acadjas exploités au Bénin correspondent à un amas de branchage implanté en lagune dans des zones peu profondes. Ces acadjas favorisent la concen-

FIGURE 158

Vues d'ensemble et rapprochée d'un *hosha* (d'après HEM, 1991).



tration et la multiplication des poissons en milieu naturel en exerçant sur eux un effet attractif, que l'on explique par l'augmentation des surfaces sur lesquelles se développent microfaune et épiphytes leur servant d'alimentation et par l'abri que leur procurent ces structures. La productivité annuelle moyenne varie entre 5 et 10 t/ha (WELCOMME, 1972 b), chiffre largement supérieur aux rendements couramment observés dans les lagunes ouest-africaines et dont les maximums atteignent à peine 200 kg/ha.

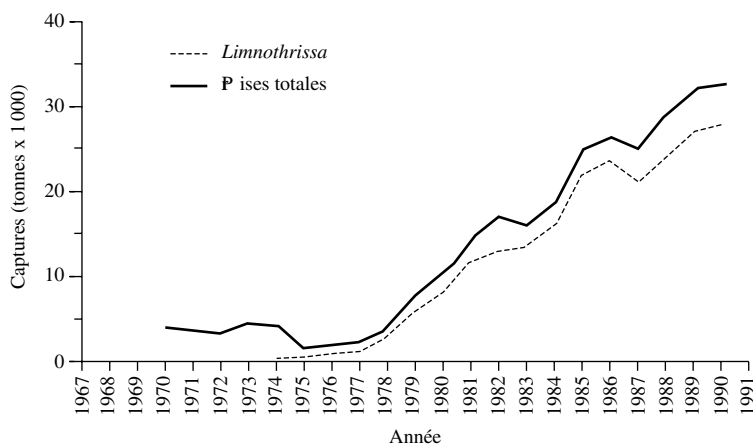
Introductions d'espèces dans les systèmes aquatiques

Les peuplements de poissons dans les eaux tropicales sont généralement suffisamment divers pour que la plupart des niches écologiques soient utilisées. Mais, dans certains hydrosystèmes, il peut exister une faune appauvrie pour des raisons historiques. En outre, les grandes retenues créent de nouveaux habitats lacustres qui ne sont pas toujours colonisés par la faune fluviale. Pour justifier les introductions, les gestionnaires des pêches mettent en avant des exemples jugés comme positifs pour le développement de la pêche (voir p. 381).

Un premier exemple d'introduction concerne les milieux pélagiques. *Limnothrissa miodon* et *Stolothrissa tanganicae* sont des petits Clupeidae pélagiques et zooplanctonivores du lac Tanganyika, où ils font l'objet d'une pêche importante. *L. miodon* a été introduit en 1967 et 1968 dans le lac Kariba, un grand lac de barrage sur le Zambèze, et s'y est bien développé (fig. 159), au point d'alimenter également une pêche (MARSHALL, 1984 a). L'espèce a par la suite colonisé un autre barrage, celui de Cahora Bassa en aval de Kariba. *L. miodon* et *S. tanganicae* ont également été introduits dans le lac Kivu en 1958-1960. Ici encore, ils ont occupé la niche vacante de pélagiques zooplanctonivores, et on estime que cette introduction est un succès économique sans que des impacts négatifs aient été relevés (SPLIETHOFF *et al.*, 1983).

Oreochromis niloticus a été introduit dans de nombreux plans d'eau naturels ou artificiels en Afrique, en Asie et en Amérique du Sud, notamment dans les nombreux petits barrages qui ont été construits au cours des dernières décennies. Plusieurs espèces de tilapias sont implantées actuellement dans toute la ceinture intertropicale. En Afrique, *Lates niloticus* et *Oreochromis niloticus* ont été introduits dans le lac Kyoga au cours des années 1950 et ont rapide-

FIGURE 159
Évolution
des captures totales
dans le lac Kariba
depuis l'introduction
du Clupeidae
Limnothrissa miodon
(d'après MARSHALL,
1984 a).



ment prospéré. En 1977, ils constituaient chacun environ 40 % de la pêche artisanale estimée à 167 000 tonnes, alors qu'elle n'était que de 4 500 tonnes en 1956. En 1985, la situation était un peu différente avec *O. niloticus*, qui constituait 78 % des captures contre seulement 17 % pour *L. niloticus* (OGUTU-OHWAYO, 1990). Ces introductions se sont accompagnées d'une régression importante des espèces autochtones.

Dans le lac Victoria (voir p. 321 et 381), l'introduction du *Lates* est également à l'origine d'un accroissement spectaculaire de la production de la pêche.

Commercialisation et transformation du poisson

De manière générale, trois circuits principaux de commercialisation du poisson peuvent être identifiés à partir des campements de pêche :

- les marchés de gros qui centralisent la production et la redistribuent vers des régions éloignées ;
- les marchés de demi-gros situés dans les centres de production et de consommation ;
- les marchés de détail des villes et villages (BREUIL et QUENSIÈRE, 1995). Les marchés de gros peuvent être court-circuités par les ventes aux consommateurs locaux.

Les produits sont évacués des lieux de pêche par les pêcheurs eux-mêmes ou leurs représentants, par des commerçants qui se déplacent de campement en campement, par des grossistes. Les moyens de locomotion utilisés sont généralement de grosses pinasses, des camions ou des camionnettes.

Les circuits entre les campements de pêche et les marchés de gros sont courts et font appel à un nombre réduit d'intermédiaires, alors que la redistribution vers les marchés de détail nécessite l'intervention d'un nombre important de ces intermédiaires.

Le poisson non consommé à l'état frais est transformé par des techniques modernes ou traditionnelles, dont le but est de ralentir les processus naturels de dégradation et d'augmenter ainsi la durée de conservation. En effet, sous une forme ou sous une autre, il est indispensable que le poisson soit traité pour être conservé lorsque la pêche est pratiquée dans des régions peu accessibles ou éloignées des grands centres de consommation et de commercialisation.

Dans un certain nombre de cas, lorsque le réseau routier est suffisamment développé et que le pays est susceptible de s'équiper, il est possible d'utiliser les chambres froides pour conserver le poisson qui est ensuite transporté en camions réfrigérés ou dans la glace. C'est d'ailleurs sous cette forme que le poisson de mer est le plus souvent commercialisé à l'intérieur des terres.

Mais en Afrique une grande part du poisson doit être commercialisée sous forme de produits transformés, en raison d'infrastructures routières insuffisantes. Par ailleurs, en milieu continental, il est rare que les pirogues de pêche soient équipées de caisses isothermes contenant de la glace. Suivant la durée des sorties, il devient impératif de traiter le poisson dès son retour au cam-

pement. Dans ce cas, les pêcheurs ont recours à des techniques traditionnelles de transformation du poisson.

La technique du séchage est l'une des plus courantes en Afrique. La méthode la plus simple est le séchage au soleil, le poisson préalablement éviscéré et ouvert étant posé sur des nattes ou des claies, ou suspendu dans des séchoirs. Ce type de transformation traditionnelle est efficace en climat sec mais rend néanmoins le poisson vulnérable aux attaques des insectes. Pour les espèces pélagiques de moins grande valeur marchande, le séchage solaire se fait souvent à même le sol, livrant les produits à toutes sortes de contaminations véhiculées par la poussière, les insectes et le sable. Le poisson perd alors les trois quarts de son poids.

Le séchage est fréquemment associé au fumage. Il s'agit d'éliminer partiellement l'eau contenue dans le poisson, tout en lui donnant un goût recherché par l'imprégnation de la fumée dans la chair. Pourtant, le fumage, principale méthode de transformation artisanale dans la plupart des pays d'Afrique, est souvent mal réalisé : le poisson est parfois carbonisé en surface, mal fumé, et sa durée de conservation est courte. De nombreuses recherches ont été réalisées avec un certain succès, afin d'améliorer les méthodes et les conditions de fumage (GRET, 1993). La FAO a notamment amélioré et vulgarisé le four chorakor qui a été accepté par les femmes transformatrices de poisson. Les produits finis sont bien dorés et de meilleure qualité que ceux traités avec des fours ronds traditionnels. Le fumage en zone sahélienne est également responsable du déboisement et, dans les conditions actuelles, il devient de plus en plus difficile de trouver le bois indispensable à ce type de transformation. Les femmes utilisent fréquemment des bouses de vache séchées. Le poisson perd en moyenne les deux tiers de son poids.

La technique du brûlage peut également être utilisée bien qu'elle soit plus rare que les deux précédentes. Le poisson est déposé sur un tapis d'herbe sèche ou de paille de riz puis soumis à l'action du feu.

Le salage est une technique dont on a démontré l'efficacité mais qui ne semble pas connaître beaucoup de succès, probablement en raison de son coût, mais également pour des raisons de culture alimentaire.

Les poissons transformés sont souvent traités par des produits chimiques (K'Othrine ou Gardona), de manière à ralentir les processus de dégradation par les moisissures ou les insectes ichtyophages. Toutefois, en raison des temps de stockage du poisson (plusieurs mois suivant la distance aux centres de commercialisation), les pertes peuvent atteindre 20 % du produit total (COULIBALY *et al.*, 1992).

Le choix du mode de transformation dépend en partie de l'espèce. En zone sahélienne, les espèces qui sont préférentiellement fumées sont les *Clarias* ainsi que de nombreuses espèces de la famille des Bagridae et Claroteidae (*Chrysichthys*, *Bagrus*, *Auchenoglanis*), des *Synodontis* et des *Labeo*. Les espèces qui sont exclusivement séchées sont les Alestidae, excepté *Brycinus leuciscus* qui est destiné à la fabrication d'huile, les *Citharinus* et les Mormyridae. Celles qui sont préférentiellement séchées appartiennent à la famille des Schilbeidae. Certaines espèces comme les *Lates* ou les tilapias sont indifféremment fumées ou séchées. Dans ce cas, le procédé retenu dépend de facteurs conjoncturels comme le prix ou la demande.

Modèles empiriques pour évaluer les potentialités de pêche

La collecte des statistiques de pêche est un exercice difficile en milieu continental en raison des caractéristiques des pêcheries : utilisation d'une grande variété d'engins de pêche, variabilité annuelle et interannuelle importante de l'effort de pêche et des captures en fonction notamment de l'hydrologie, grande dispersion des points de pêche et de débarquement du poisson, comportement et stratégies individuelles des pêcheurs très variables. Pour ces différentes raisons, auxquelles vient s'ajouter souvent le manque de formation du personnel en charge de la gestion des pêches, nous disposons de peu de données fiables sur les statistiques de pêche dans les eaux continentales africaines (et plus particulièrement les grands systèmes fluviaux). La recherche d'une plus grande fiabilité passe par la définition de méthodologies claires, une meilleure formation du personnel et une meilleure organisation de la collecte des statistiques et du traitement de l'information. Un tel système de collecte est en principe tout à fait compatible avec les moyens dont disposent les autorités en charge de la gestion des pêches, pour peu qu'un effort financier minimal y soit effectivement consacré.

Compte tenu des difficultés précédentes, un certain nombre de scientifiques considèrent que la recherche et le développement de modèles empiriques, même approximatifs, permettant de prévoir la production halieutique d'un système aquatique à partir de paramètres écologiques simples, est un exercice plus utile que de rechercher une amélioration de la collecte des statistiques de pêche pour un système donné. Selon RIGLER (1982), une théorie empirique a pour objectif de faire des prévisions en se basant sur une approche comparative de différents systèmes. Un modèle empirique doit permettre de prévoir des effets biologiques complexes à partir de paramètres écologiques simples. Connaissant la variable que l'on cherche à prévoir, on essaie d'établir des corrélations entre cette variable et d'autres variables ou combinaisons de variables écologiques.

Une des premières approches empiriques a été d'établir une relation entre la production en poissons d'un lac et la profondeur moyenne de ce lac (RAWSON, 1952). Cette approche un peu simpliste, mais néanmoins intéressante, a suscité toute une série de travaux.

HENDERSON et WELCOMME (1974) ont calculé pour 31 lacs africains dont le niveau d'exploitation est proche du maximum une relation du type :

$$P = 14,3136 \text{ IME}^{0,4681}$$

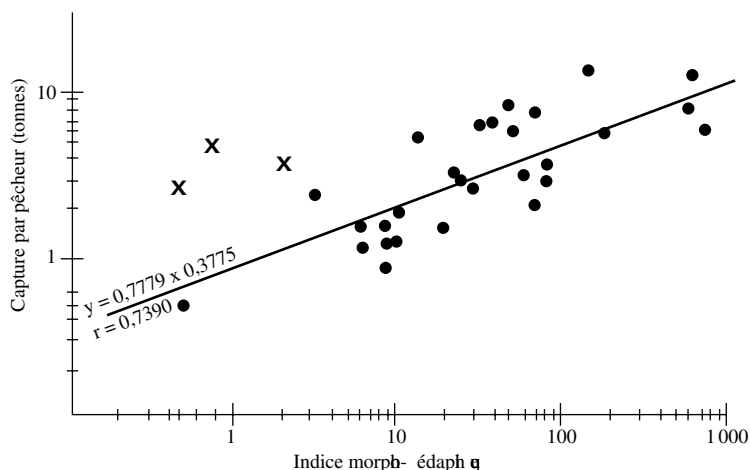
où IME (indice morpho-édaphique) est un indice synthétique correspondant au rapport de la conductivité de l'eau, exprimée en $\mu\text{S/cm}$, sur la profondeur moyenne, exprimée en mètres (fig. 160).

Ce modèle a ensuite été modifié par TOEWS et GRIFFITH (1979) qui ont introduit la superficie du lac (S en km^2) :

$$P = 1,4071 + 0,3697 \log \text{IME} - 0,00004565 S$$

FIGURE 160

Relation entre l'indice morpho-édaphique et les captures par pêcheurs dans 31 lacs africains. Les lacs Victoria, Malawi et Tanganyika sont notés par une croix, les autres par un point (d'après HENDERSON et WELCOMME, 1974).



Ultérieurement, SCHLESSINGER et RÉGIER (1982) ont proposé un modèle d'estimation de la production maximale équilibrée de la pêche (P), basé sur une régression multiple impliquant la température moyenne annuelle de l'air (T en °C), et l'indice morpho-édaphique (IME) qui est la teneur en sels dissous divisée par la profondeur moyenne :

$$\log P = 0,0236 + 0,280 \log \text{IME} + 0,050 T.$$

Pour les rivières qui n'ont pas de grandes plaines d'inondation, et à partir d'une série de données, WELCOMME (1985) a calculé pour l'Afrique un modèle empirique de la production de la pêche (P en tonnes) en fonction de la surface du bassin versant de la rivière (S en km²) :

$$P = 0,03 S^{0,97} (r = 0,91).$$

Si on remplace la surface du bassin versant par la longueur du chenal principal (L en km), on a alors :

$$P = 0,0032 L^{1,98} (r = 0,90) ; \text{ soit approximativement : } P (\text{en kg}) = L^2/300.$$

LAË (1997) a toutefois montré que ces modèles empiriques étaient très imprécis lorsqu'on voulait les utiliser dans un but prédictif (tabl. LXIX). Ainsi, l'utilisation des données abiotiques de 65 lacs africains montre que les ajustements avec les modèles antérieurs, faisant intervenir l'indice morpho-édaphique et les rendements (relation non significative), la surface totale et les captures totales ($R^2 = 0,76$) ou l'effort de pêche et les rendements (relation non significative), sont peu précis et insuffisamment fiables pour prédire les captures potentielles. L'intervalle de confiance des estimations peut varier d'un rapport allant de 1 à 10, alors qu'en moyenne les lacs africains présentent des rendements annuels compris entre 50 et 200 kg/ha.

Les relations faisant intervenir les rendements et l'altitude ou la latitude des lacs ne sont pas significatives. Celles qui impliquent la profondeur moyenne, la surface ou le volume le sont mais n'expliquent qu'un faible pourcentage de la variance (respectivement 13, 11 et 17 %). L'indice morpho-édaphique reste le paramètre explicatif le moins mauvais ($r^2 = 0,42$) lorsque l'effort de pêche est supérieur à deux pêcheurs par kilomètre carré. La recherche de relations empiriques

TABLEAU LXIX

Intervalles de confiance pour certains rendements prédits
par les modèles d'HENDERSON et WELCOMME (1974) et de CRUL (1992), d'après LAË (1997).

Variable explicative	Valeurs de la variable explicative	Rendements prédits	Intervalle de confiance 95%
		(kg/ha)	(kg/ha)
IME (HEND. et WELCOM.) (µS/cm)	6,3	32	7-126
	39,8	74	23-28
	158	144	36- 1 000
		Tonnes	Tonnes
Surface (CRUL) (km ²)	10	70	18 271
	100	58	152-2 253
	1 000	4 908	1 264-19 055
	10 000	41 523	10 441-165 214

doit s'appuyer sur des bases de données complètes et fiables. Ce type d'approche fait l'objet de nombreuses tentatives dans les pays du Nord (CYR et PETERS, 1996 ; HAVENS *et al.*, 1996 ; PERSON *et al.*, 1996 ; MAVUTI *et al.*, 1996 ; BACHMANN *et al.*, 1996).

En Afrique, les informations nécessaires à ce type de modélisation ne sont pas disponibles à l'heure actuelle et il paraît urgent de remédier à cette situation par la mise en place d'observatoires permanents des pêches. Ces derniers doivent intégrer plusieurs modules, parmi lesquels les suivis hydrologique, physico-chimique et l'estimation de la production primaire qui viennent en complément d'une information régulière et structurée des composantes biologiques, économiques et sociales des pêches. Cette étape est indispensable à la compréhension des écosystèmes et du système de pêche étudiés. Elle ne pourra en aucun cas, même dans l'hypothèse où leur fiabilité serait améliorée, être remplacée par l'utilisation de relations empiriques si l'objectif final est de gérer des pêcheries.

À différentes valeurs de la variable explicative correspondent les rendements prédits et leurs intervalles de confiance. Ces intervalles sont très importants (entre 36 et 1 000 kg/ha pour un rendement prédit de 144 kg/ha, entre 10 441 et 165 214 tonnes pour des captures totales évaluées à 41 523 tonnes).

Gestion des pêches

Le terme gestion, auquel on ajoute maintenant le qualificatif de « durable », signifie que l'on ne se contente pas simplement de prélever une certaine quantité d'une ressource exploitable, mais que l'on se préoccupe également du maintien à long terme de la ressource. Le poisson est une ressource renouvelable pour la pêche, mais cette ressource est susceptible de s'épuiser si l'on ne contrôle pas son exploitation en mettant en œuvre un certain nombre de régulations.

Pêche et gestion des eaux à l'échelle du bassin

La gestion des pêches continentales doit se concevoir dans un schéma plus global de gestion des eaux du bassin versant. En effet, les usages de l'eau sont divers : usages domestiques, usages pour l'irrigation, usages pour l'énergie en particulier, qui amènent à modifier parfois profondément la physionomie et le fonctionnement des systèmes aquatiques. Les barrages créent de nouveaux types de milieu tout en interrompant les liaisons amont-aval. Les prélèvements d'eau pour les barrages, ou pour l'irrigation, modifient le débit des rivières et le cycle annuel d'inondation, et parfois même, comme dans le cas de la basse vallée du Nil, interrompent ce cycle d'inondation.

La gestion de l'eau, pour son utilisation agricole et pour la production d'énergie, a longtemps été considérée comme prioritaire par rapport aux autres usages. En particulier, les nombreux aménagements réalisés sur les systèmes aquatiques continentaux africains ont rarement pris en compte la ressource biologique que constituait le poisson. Les conséquences sur les populations ichtyologiques et la pêche sont contrastées. La disparition de zones inondables a été à l'origine de la raréfaction de certaines espèces qui utilisent ces milieux pour se reproduire. Inversement, la création de lacs de barrage a permis le développement des populations d'autres espèces, dont l'exploitation peut être à l'origine de nouvelles pêcheries, sans toutefois toujours compenser, qualitativement et quantitativement, les pertes enregistrées en aval.

L'avenir des pêcheries continentales est donc étroitement lié aux options qui seront prises en matière de gestion des hydrosystèmes. Selon les objectifs qui seront privilégiés ou les options techniques qui seront prises, les ressources vivantes trouveront ou non les conditions de leur maintien ou de leur développement.

Modèles halieutiques

La plupart des pêcheries continentales sont de type artisanal ou de subsistance, ce qui rend leur gestion particulièrement complexe. Au cours des années 1950-1960, dans une perspective de gestion rationnelle des stocks, on a voulu appliquer à la gestion des pêches continentales des modèles de gestion des stocks mis au point pour les pêches maritimes. Les biologistes des pêches pensaient alors que l'interaction activité de pêche-ressource est mesurable et gérable.

Dans ce contexte, la pêche est vue comme une industrie d'extraction de la biomasse, qui peut aboutir au tarissement de cette biomasse (surexploitation) si la pression exercée sur le stock augmente considérablement. L'intervention d'un gestionnaire est donc nécessaire afin de réguler ce système proie-prédateur. Pour ce faire, il a besoin d'indicateurs mesurables comme l'effort de pêche et les quantités pêchées, et d'outils de gestion comme les modèles halieutiques qui postulent que la taille de la population future peut être déterminée à partir d'informations concernant les caractéristiques biologiques du stock exploité et le niveau d'exploitation (SCHAEFER, 1954 ; BEVERTON et HOLT, 1957 ; RICKER, 1954). Deux types de modèles ont été développés : les modèles globaux qui établissent des relations empiriques entre le taux d'exploitation et la production globale, et les modèles analytiques qui analysent les effets induits

dans la structure démographique de la ressource par les modifications de son mode d'exploitation.

Ces modèles, et surtout les principes à partir desquels ils ont été établis, sont inadaptés au contexte des eaux continentales. On sait maintenant qu'ils faisaient référence à deux postulats discutables :

- le postulat selon lequel il serait possible de gérer des populations animales sauvages simplement en régulant le taux d'exploitation de ces populations ;
- le postulat d'un état d'équilibre des populations exploitées, qui suppose que l'environnement a une influence négligeable sur la dynamique de la ressource.

En réalité, les mêmes critiques sont apparues pour la gestion des pêches en milieu marin (ROTHSCHILD, 1989). De nombreux travaux ont alors porté sur la variabilité des populations marines (BAKUN, 1989), sur les déterminants du recrutement (LASKER, 1989), ou sur la variabilité, l'instabilité et le changement dans les pêcheries pélagiques marines (CURY et ROY, 1991). Ces modèles restent néanmoins difficilement applicables en milieu continental, pour plusieurs raisons :

- la pêche y est étudiée dans son ensemble et s'exerce sur un grand nombre d'espèces (environ 50 par exemple dans le Niger) qui n'ont pas toutes les mêmes comportements biologiques ou vis-à-vis de la pêche ;
- on ne prend généralement en compte que l'incidence directe sur le stock de l'exploitation de la ressource et non pas l'incidence indirecte résultant de la variabilité naturelle de l'écosystème et de ses conséquences pour la fluctuation de la ressource ;
- ils sont tout à fait inapplicables dans de nombreux pays, compte tenu des difficultés rencontrées pour récolter l'information ; les modèles globaux nécessitent en effet de longues séries de données sur l'effort et les captures totales, rarement disponibles dans les pays en voie de développement ; quant aux modèles analytiques, ils font appel à des données biologiques sur les différentes espèces exploitées (croissance, reproduction, mortalité naturelle) ainsi qu'à des données de pêche (prise par engin et structures de taille correspondante, mortalité par pêche...), qui sont souvent difficiles à recueillir si l'on considère le nombre d'espèces concernées ;
- on ignore avec ces modèles les motivations et les stratégies des acteurs de la pêche.

Indépendamment de ces modèles, les solutions proposées pour améliorer les conditions de pêche reposent souvent sur une réduction de l'effort de pêche ou sur une modification de cet effort (augmentation des mailles, interdiction de certains engins) qui entraînent nécessairement dans un premier temps une diminution des captures. Il est alors très difficile de faire appliquer des décisions qui vont à l'encontre de l'intérêt immédiat des pêcheurs. Bien que des lois aient été promulguées sur la nature et la taille des engins de pêche ou sur les périodes d'ouverture de la pêche, elles ne sont pas appliquées faute de moyens (personnel, transport, etc.), au point que les pêcheurs ne sont pas toujours informés de leur existence (THOMAS *et al.*, 1993).

Alors que le concept de rendement maximal équilibré a été largement contesté, il reste *de facto* encore très présent dans les préoccupations des gestionnaires qui cherchent à planifier les prévisions en matière de développement des pêches. Pourtant, de nombreuses observations montrent que l'influence des

facteurs environnementaux est souvent prépondérante. La variabilité interannuelle est parfois considérable, liée le plus souvent à la variabilité hydrologique, elle-même difficilement prévisible d'une année à l'autre.

Environnement social et gestion des pêches

Pour comprendre la dynamique des pêcheries, il est indispensable de prendre en compte les dimensions sociales de la pêche. Les stratégies de pêche développées par les pêcheurs changent en fonction du contexte socio-économique, et les conditions d'accès aux ressources ont considérablement changé au cours des dernières décennies.

La pêche en milieu continental africain est pratiquée par différents groupes d'individus, qui investissent à des degrés divers en matériel et en activité dans les pratiques de pêche. Plusieurs études dans les lagunes ouest-africaines (LAË, 1992 a) ou dans les systèmes fleuve-plaines inondables (LAË et MORAND, 1994) ont montré que l'on pouvait distinguer schématiquement trois modes de comportement. En réalité, peu de groupes se consacrent exclusivement à la pratique de la pêche, et il s'agit le plus souvent de pêcheurs migrants, très bien équipés et spécialisés, dont la stratégie principale consiste à aller chercher le poisson là où il est. Dans la majorité des cas, pêche et agriculture apparaissent comme des activités complémentaires entre lesquelles de nombreux pêcheurs sédentaires partagent leur temps. Certains pratiquent également le commerce.

L'organisation et la gestion des pêches continentales ont eu une évolution relativement similaire au cours du xx^e siècle dans beaucoup de régions d'Afrique. On peut en indiquer les grands traits de manière schématique.

Au début du siècle, les coutumes et les droits lignagers codifiaient l'accès au milieu et aux ressources ichtyologiques. Les modes de pêche, qui étaient surtout de type collectif (barrages de pêche, par exemple), mobilisaient une main-d'œuvre importante.

Vers le milieu du siècle, avec les progrès technologiques, les engins de type individuel se développent : filets maillants, éperviers, palangres, etc. La pêche devient une source de profit et de spéculation. La production s'accroît avec la diversification des espèces pêchées et une réduction de la taille des captures.

Lors de l'accès à l'indépendance des pays au début des années 1960, l'État se substitue au droit coutumier. Sous l'influence des idées occidentales, on parle alors de gestion rationnelle des ressources, ce qui suppose un arsenal réglementaire, une bonne connaissance des stocks, les moyens d'appliquer et de contrôler la réglementation. En réalité, dans la plupart des cas, l'État n'a pas les moyens de remplir son rôle, ce qui est à l'origine de nombreux conflits entre pêcheurs et d'une vive compétition pour l'accès à la ressource. Souvent, le système aboutit à des compromis délicats entre les pêcheurs et les nouveaux maîtres des eaux que sont les représentants de l'administration, compromis susceptibles d'être remis en cause périodiquement.

Pour illustrer ces changements dans les modes de gestion des ressources, on prendra deux exemples qui ont donné lieu à des études bien documentées : le delta central du Niger au Mali (QUENSIÈRE, 1994) et les lagunes côtières de Côte d'Ivoire (DURAND *et al.*, 1994).

L'exemple du delta central du Niger

La gestion des eaux et de la pêche chez les Bozo (ethnie de pêcheurs maliens) a suscité une abondante littérature (DAGET, 1949, 1956 ; GALLAIS, 1967 ; FAY, 1994) en raison de la multiplicité des modes techniques et sociaux de pêche.

Le mode dit traditionnel de gestion des eaux repose sur l'alliance contractée par l'ancêtre fondateur d'une communauté de pêcheurs avec les divinités ou « génies » d'eau, alliance qui permet la pêche du groupe sous l'égide du « maître d'eau », aîné des descendants du fondateur. Ce maître d'eau renouvelle annuellement le pacte initial avec les génies par une série de sacrifices appropriés et fixe les conditions générales de la pratique halieutique (date des grandes pêches collectives, des mises en défens, interdiction de certaines pêches en certains lieux, etc.). Certaines pêches sont communes à tous les membres d'un groupe donné, dans les limites des périodes de pêche autorisées. Certaines pêcheries, comme les barrages, relèvent d'une appropriation lignagère collective. Un tiers de la production était remis aux propriétaires de la pêcherie par les étrangers au lignage qui désiraient y pêcher : c'est ce qui est désigné comme la « part de l'eau » chez les Bozo (DAGET, 1956 ; FAY, 1994).

Dans les droits traditionnels de pêche, on ne se partage pas la ressource car le poisson non encore pêché n'appartient à personne (DAGET, 1956). Les droits sont attribués sur des pêcheries qui exploitent, à des moments donnés du cycle hydrologique, des milieux aquatiques particuliers avec des engins donnés. L'accès « traditionnel » aux pêcheries n'était donc pas globalement libre, mais relevait de l'ordre lignager.

De la colonisation à l'indépendance, la monétarisation du secteur va pousser les pêcheurs à augmenter les rendements, même à l'encontre des règlements traditionnels, et l'apparition de nouveaux engins va susciter des migrations, l'arrivée d'acteurs nouveaux et une différenciation technologique entre groupes en fonction du pouvoir d'investissement monétaire. Entre 1935 et 1950, apparaissent les fils en coton, puis les fils de nylon et les nappes de filets, les éperviers, les lignes à hameçons en acier, etc. qui vont permettre un véritable « boom » halieutique. La production de poisson triple en une vingtaine d'années et devient une des principales sources de revenu. En 1963, l'État malien proclame sa souveraineté sur les eaux et déclare illégale la réglementation traditionnelle. L'accès à l'eau est officiellement « libre », déterminé par l'acquisition d'un permis de pêche à partir de 1975. En réalité, la ressource appartient maintenant à l'État qui en est le

TYPOLOGIE DES PÊCHEURS

Autour du lac Togo, la typologie des pêcheurs fait apparaître trois classes bien distinctes (LAË, 1992 a) :

- un groupe pratiquant la pêche de manière régulière toute l'année ; ces pêcheurs « professionnels », dont la pêche est l'activité principale, utilisent un matériel performant (filets maillants et palangres), nécessitant une solide expérience et des investissements relativement importants par rapport à leurs revenus ;
- un deuxième groupe semble limiter ses activités de pêche à la saison des pluies et des crues ; la spécialisation dans le matériel de pêche est moins forte ; ces pêcheurs « saisonniers » pratiquent également l'agriculture et modulent leurs activités de pêche en fonction de leurs activités agricoles et des rendements de la pêche ;
- un troisième groupe réunit des pêcheurs dont les activités sont faibles ou intermittentes au cours de l'année, l'engin le plus utilisé étant l'épervier. La pêche ne constitue qu'une activité d'appoint pour ce groupe dans lequel on trouve des agriculteurs, des fonctionnaires, des étudiants.

seul gestionnaire. Il distribue à sa convenance des droits temporaires d'exploitation qui autorisent l'usage d'un ou plusieurs engins et (ou) l'accès à une portion de territoire halieutique. Un tel mode de gestion suppose une connaissance de l'état des stocks et l'application des mesures de limitation de pêche décidées par l'État gestionnaire. Cependant, en l'absence de service chargé de suivre l'évolution des ressources et d'une législation adaptée pour réglementer les pêches, l'esprit de la loi n'est pas respecté. Il aurait été nécessaire également de constituer un corps de fonctionnaires en charge du contrôle des pratiques de pêche et de la répression des infractions. Ce type de contrôle devient hypothétique et dispendieux lorsque la pêche concerne de vastes étendues peu accessibles, comme c'est le cas pour le delta central.

Au début des années 1970, l'État tente d'aménager les règles d'une gestion rationnelle, basée sur une approche technologique des solutions à mettre en œuvre, en s'entourant d'avis d'experts internationaux. Il réaffirme sa souveraineté sur la totalité des eaux continentales, durcit la réglementation sur les engins et crée des comités et des conseils de pêche. Ils sont composés de responsables administratifs et de représentants des pêcheurs, et leur rôle est de régler les conflits. Mais, parallèlement, les lois attribuent aux riverains un droit d'usage, qui leur donne une légitimité mais qui va susciter l'émergence de conflits territoriaux et de différends avec les pêcheurs migrants. L'arrivée de la sécheresse au début des années 1970 va susciter un renforcement des contrôles administratifs.

En 1986 puis en 1995, une nouvelle législation des pêches est mise en place qui constitue une avancée importante dans l'ouverture de la gestion des pêcheries aux communautés de pêcheurs. Il s'agit de promouvoir une gestion décentralisée des ressources halieutiques. Dans ce cadre, le domaine piscicole national est divisé en trois domaines distincts placés sous l'autorité de l'État (eaux publiques), des collectivités territoriales décentralisées (aménagements hydrauliques ou piscicoles réalisés par la collectivité), des particuliers (aménagements réalisés sur leur propriété). Il y a dans l'esprit de la nouvelle législation une volonté de protéger les ressources halieutiques, y compris des initiatives venant d'autres catégories professionnelles que celle des pêcheurs. Les dispositions nouvelles qu'elle introduit rendent possible l'instauration d'une gestion durable des pêcheries par une conception de l'aménagement qui privilégie la gestion écologique, mais aussi par une responsabilisation des futures communautés territoriales décentralisées. Elle présente néanmoins des lacunes (BREUIL et QUENSIÈRE, 1995) :

- ▶ chaque responsable d'un domaine halieutique est tenu d'adopter des mesures de protection de la ressource, mais la loi ne définit aucune règle générale de gestion permettant aux collectivités locales d'orienter les mesures qu'elles doivent prendre ;
- ▶ en matière d'environnement, la loi énonce quelques principes généraux mais ne prend pas en compte l'échelle globale de fonctionnement des hydrosystèmes productifs, alors que la conservation des espaces halieutiques ne peut être entièrement assurée au plan local.

Indépendamment du mode de gestion, il faut comprendre que la pression de pêche a considérablement augmenté dans le delta central du Niger pendant

les trente dernières années (augmentation de la population, évolution des engins et des techniques de pêche) et que cette tendance a été aggravée par la réduction des zones en eau. Les autorités traditionnelles, confrontées aux mêmes problèmes, auraient probablement connu les mêmes difficultés que l'État malien. La survie du secteur pêche passe par le contrôle de la pression de pêche, ce qui est extrêmement difficile à réaliser dans les sociétés traditionnelles qui se reproduisent identiques à elles-mêmes. Ce sera, à n'en pas douter, un défi majeur pour la gestion décentralisée.

Historique de la gestion des pêches dans les lagunes ivoiriennes

L'historique de l'exploitation halieutique des systèmes lagunaires de Côte d'Ivoire illustre également la transformation des rapports entre les sociétés et les milieux depuis le début du xx^e siècle. Les formes d'accès au milieu, aux différentes techniques de pêche, à certains lieux ou espaces, et par conséquent à la ressource elle-même, varient et se combinent différemment selon les époques (VERDEAUX, 1994). Trois configurations se sont succédé chronologiquement depuis le début du siècle (tabl. LXX).

Avant 1930

Jusqu'au début du xx^e siècle, l'organisation de la pêche sur le pourtour de la lagune Aby (Côte d'Ivoire) passe par le pouvoir lignager. C'est lui qui émet et impose les prescriptions réglant les activités de pêche et assure, en partie à son profit, le contrôle de l'environnement (PERROT, 1989). L'efficacité de la réglementation est garantie par la foi religieuse : l'enfreindre, c'est violer les interdits du génie tutélaire du lignage. En effet, le milieu est régi par un panthéon de génies qui en gardent l'accès et en garantissent la fécondité, génies auprès

TABLEAU LXX

Historique de la gestion des pêches et des engins utilisés en lagune Aby (Côte d'Ivoire)
(d'après VERDEAUX, 1994).

Engins de pêche	Avant 1910	1910-1914	1935-1950	1960-1967	1970-1975	1979-1982
Pêcheries fixes	Saison des pluies		Abandon progressif		Disparues	
Senne de plage (ali)						
Longueur (m)	60	150	300-600	80- 1 000	80- 1 200	80- 1 200
Maille (mm)	50	40	40 puis 25	14	14	14
Chute (m)	1,5	2	4,5	6 à 12	12	12
Syndicat						
Longueur (m)			100-150	250-300	400-500	400-500
Maille (mm)			20-25	14	14	14
Chute (m)			10	15		12
Senne tournante						
Longueur (m)					400-650	500-650
Maille (mm)					14	14
Chute (m)					15-20	15-20
Engins individuels	Saison sèche		Toutes saisons		Filets à sardine	

desquels il est nécessaire d'intercéder pour pouvoir pêcher. Chaque lignage principal dispose de relations privilégiées avec les génies locaux dont l'influence s'étend généralement sur un haut fond où est installée une pêcherie fixe. Le doyen du lignage est l'interlocuteur privilégié de ce génie, et le groupe de « parenté » dont il est l'interprète respecte les préceptes et les interdits de la divinité (VERDEAUX, 1994). En domestiquant le pouvoir des génies, ce sont les procédures d'appropriation que l'on contrôle.

Au cours de cette période historique, on distingue, au cours de l'année, deux grandes périodes en ce qui concerne l'intensité de l'activité halieutique et les formes de techniques ou de coopération sociale mises en œuvre. La grande saison de pêche débute avec la grande saison des pluies (mai) et s'achève à la fin de la petite saison des pluies (octobre-novembre). La panoplie des techniques de pêche est utilisée, avec cependant une prépondérance des pièges fixes construits collectivement par les lignages ou les villages. Au ^{xix}^e siècle et au début du ^{xx}^e siècle, la pêcherie se caractérise en effet par l'utilisation d'engins fixes, comme l'*atterre*, barrage végétal qui formait des labyrinthes dont les poissons ne pouvaient s'échapper. Certains atteignaient plusieurs centaines de mètres et nécessitaient pour leur construction et leur manipulation une main-d'œuvre nombreuse et par conséquent des formes de coopération dans le travail faisant intervenir les lignages et parfois les villages dans leur entier. Durant la grande saison sèche de novembre à avril, l'activité halieutique est réduite au contraire, avec une prépondérance des techniques individuelles et sélectives : nasses, bois creux, palangres et éperviers. L'interdiction d'accéder aux pêcheries fixes du mois d'octobre au mois de mai de l'année suivante était un moyen de favoriser le renouvellement du stock. En cas d'infraction, les sanctions infligées étaient sévères et dissuasives.

Le passage de l'une à l'autre de ces deux périodes était marqué par des manifestations religieuses. En mai, prêtres et chefs de lignage fermaient solennellement la « porte des génies », et en octobre ils « ouvraient leur porte », inaugurant le cycle des célébrations et sacrifices en liaison avec les cultes du lignage (VERDEAUX, 1986, 1994). Dans un des villages de la lagune Ébrié, selon la croyance populaire, le génie « baleine » blotti au fond de la lagune retenait les poissons dans son ventre jusqu'à la cérémonie d'ouverture de la saison de pêche fin avril-début mai. Grâce à des offrandes, le génie était alors attiré vers la surface, libérant ainsi les poissons qu'il avait retenus captifs pendant la saison sèche. Alors seulement la saison de grande pêche pouvait commencer.

Outre l'attribution explicite d'emplacements fixes pour les pêcheries, la combinaison spatiale et saisonnière de différentes techniques permettait de délimiter à l'échelle lagunaire les espaces et territoires exploitables par les différents groupes : villages, clans, lignages. Cette répartition en partie symbolique avait pour avantage de contrôler et limiter le nombre des techniques les plus prédatrices et de codifier l'accès lors de la grande saison de pêche.

Période 1930-1960

Vers les années 1930, et jusqu'aux années 1960, les grandes pêcheries fixes (*atterre*) disparaissent progressivement au profit d'autres types d'engins. Le filet *ali*, introduit peu avant la Première Guerre mondiale, était de petite taille et

manœuvré par deux hommes à l'origine. La pêche est pratiquée à proximité de la rive ou sur les hauts fonds par encerclement d'une petite surface. Les dimensions du filet *ali* augmenteront progressivement pour faire place aux sennes de plage qui se répandent dans la lagune au milieu des années 1930. Plus rentable et d'emploi plurisaisonnier, ce type d'engin est alors préféré aux pièges fixes. En outre, les engins de pêche se diversifient avec l'adoption d'une série de filets maillants et de lignes utilisables tout au long de l'année. Cette période est donc marquée par le passage du mode passif d'accès contrôlé au milieu, grâce notamment aux pêcheries fixes, à un accès direct et actif à la ressource avec le développement des sennes de plage et des engins nouvellement introduits. On observe notamment la prolifération des filets maillants, grâce à l'importation de fils de coton, à l'instigation des services administratifs.

Simultanément, on assiste à une transformation des circuits commerciaux. La pêche devient une activité lucrative qui permet d'approvisionner les centres urbains. En outre, l'administration met en place une organisation territoriale et la lagune devient un enjeu stratégique avec la délimitation d'eaux territoriales villageoises.

De 1960 à 1982

À partir des années 1960, on constate une augmentation de la taille des sennes de plage qui atteignent plus d'un kilomètre et supplantent le filet *ali* traditionnel. Un autre mode de pêche apparaît : le « filet syndicat », senne tournante utilisée en pleine eau et non plus en bordure, pêchant essentiellement les espèces pélagiques comme l'éthmalose. Il est mis en œuvre par des associations de pêcheurs (d'où son nom) qui se forment chaque année pour la saison de l'éthmalose et se dispersent ensuite.

Schématiquement, l'évolution des techniques durant cette période est marquée par la transition d'une pêche de démersaux (poissons de fond) à une pêche de pélagiques (surtout l'éthmalose) comme espèces cibles dominantes (VERDEAUX, 1989). Dans les années 1960, le maillage des sennes diminue par étape, permettant d'accéder à d'autres espèces et à de nouvelles classes de taille. Les sennes n'étant plus sélectives et leur nombre augmentant, on aboutit à une concurrence avec les captures des engins individuels.

Il en résulte une première crise en 1969, connue sous le nom de « guerre des filets », plusieurs villages riverains de la lagune refusant le droit de pêche aux sennes. Après intervention des autorités, les sennes sont cantonnées aux eaux territoriales des villages qui acceptent de les accueillir. Il n'en reste pas moins que, à la fin des années 1970, les sennes concentrent les trois quarts des captures. Les sennes ne respectent pas toujours la réglementation et les conditions bioclimatiques défavorables du début des années 1980 contribuent à un effondrement de la ressource halieutique. De nombreux incidents ont lieu entre pêcheurs à la senne et pêcheurs individuels qui s'estiment spoliés en raison de la disparition de leur ressource foncière, ce qui aboutit à une crise majeure en 1982. Plusieurs villages exigent l'interdiction des sennes et, après de nombreuses péripéties parfois violentes, cette mesure est entérinée par l'administration en 1985. Cette décision rompt avec un type de rapport au milieu qui n'avait plus d'autre ressort qu'une dynamique de compétition sur les stocks.

LA PÊCHE AU BÉNIN (d'après PLIYA, 1980)

Au Bénin, avant la période coloniale, l'accès à l'eau et à la pêche était contrôlé par les autorités religieuses et les lacs étaient la propriété commune des villageois. Il y avait de nombreuses prohibitions, croyances religieuses et coutumes locales qui faisaient en sorte que l'accès à certaines zones ou l'utilisation de certains engins étaient interdits. Ces zones protégées, souvent des zones sacrées, étaient importantes localement pour la reproduction des poissons. Les sociétés avaient donc développé un certain nombre de mécanismes conduisant à un usage équilibré de la ressource commune.

Durant la période coloniale, jusqu'à la Seconde Guerre mondiale, les changements dans les structures sociales ont contribué à affaiblir l'autorité traditionnelle au profit de l'administration centrale. Mais le service des Eaux et Forêts ne mit pas en place de nouvelles législations et progressivement les règles traditionnelles furent transgressées. Il en résulta un développement anarchique de la pêche qui conduisit rapidement à une surexploitation et à des conflits.

Entre la Seconde Guerre mondiale et l'accession à l'indépendance, il y eut diverses tentatives pour améliorer le rôle du service des pêches, ce qui contribua à affaiblir encore les autorités traditionnelles et le contrôle de l'accès aux ressources communes.

À la fin des années 1970, il n'y avait plus aucun contrôle. Avec l'accumulation des conflits, les pêcheurs ont proposé de réhabiliter la gestion traditionnelle, mais l'administration ne prêta pas attention à ces propositions.

L'accès libre au milieu obtenu initialement par la pêche individuelle s'était peu à peu mué en accaparement foncier par des groupes économiques susceptibles de financer les sennes.

La crise des années 1980 a mis en évidence l'incapacité de l'État de faire régner la justice sur le domaine public. L'introduction de la domanialité s'était accompagnée d'un libre accès au milieu qui, dans un premier temps, avait été bien accueilli par les pêcheurs individuels. Mais ce libre accès est devenu rapidement synonyme d'accès différentiel à la ressource (VERDEAUX, 1994). On aboutit donc en 1985 à une situation similaire, mais pas comparable, à celle qui prévalait au début du siècle : régler l'accès à la ressource par le biais du contrôle de l'accès au milieu.

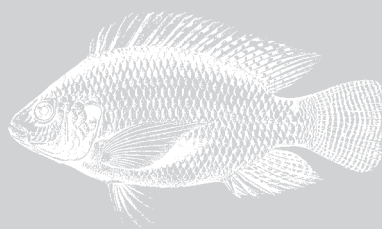
Conclusion

La pêche en Afrique est demeurée pendant longtemps une simple activité de prélèvement d'une ressource naturelle qu'il s'agissait de contrôler au mieux, par des pratiques traditionnelles ou par

l'application du mode occidental de gestion centralisée. La pression démographique d'une part, les conséquences des activités anthropiques d'autre part, ont modifié progressivement la situation initiale. Des pratiques regrettables, telles que le déversement de quantités importantes d'insecticides dans une rivière pour y capturer les poissons, se sont développées dans de nombreux pays.

Il est vraisemblable que l'exploitation des stocks naturels de poissons a atteint son optimum en Afrique. L'augmentation des prises, dans les statistiques de pêche, est plus souvent la conséquence d'une meilleure information sur les captures que de la découverte ou de la mise en exploitation de nouvelles ressources. Dans ces conditions, on peut prévoir, en l'absence de mesures volontaristes toujours difficiles à appliquer dans des pays où la pêche est un élément important des économies locales, que les captures vont stagner, voire décroître, dans les prochaines années. L'un des enjeux majeurs est sans aucun doute de trouver un juste équilibre entre la participation des sociétés riveraines et celle de l'État, dans la gestion durable des ressources en eau et des ressources vivantes.

L' *aquaculture*



Même si l'on a pu montrer que le tilapia *Oreochromis niloticus* était élevé en étangs artificiels par les Égyptiens, il y a près de 4 000 ans, il n'en reste pas moins que le continent africain, à la différence de l'Asie, n'a pas de tradition en pisciculture. Au début du siècle, l'aquaculture était encore totalement inconnue sur le continent. Les premières études sur les tilapias datent du XIX^e siècle, et les premières tentatives pour développer l'aquaculture remontent aux années 1940.

Les tentatives pour introduire l'aquaculture en Afrique, vers les années 1950, s'inscrivent dans la recherche d'une diversification des sources de protéines animales destinées à promouvoir l'autosuffisance alimentaire des populations rurales. Les premiers essais effectués avec des tilapias à la station de la Kipopo, créée en 1949 (ex-Congo belge), ayant donné des résultats prometteurs, les administrations coloniales entamèrent des actions de vulgarisation. En 1957, était créée la station piscicole de Kokondekro, près de Bouaké en Côte d'Ivoire, à des fins de recherche et de formation. Les premiers essais portèrent sur des espèces aujourd'hui abandonnées car de rendement médiocre : *Tilapia zillii*, *Tilapia rendalli*, *Oreochromis macrochir*. Ce n'est que vers les années 1970 que l'on s'aperçut que les performances zootechniques d'*Oreochromis niloticus* (ex-*Tilapia nilotica*) et de ses hybrides avec diverses espèces voisines surpassaient nettement celles de la plupart des autres tilapias. C'est aussi à partir de cette période que l'on commença à s'intéresser à l'identification d'autres espèces de poissons africains ayant un potentiel intéressant pour la pisciculture.

Malgré une aide massive pour promouvoir la pisciculture familiale, à l'image de l'Asie, les résultats furent décevants. En 1992, l'estimation de la production piscicole n'atteignait que 24 000 tonnes pour l'Afrique au sud du Sahara, alors que la production mondiale était de 9,4 millions de tonnes (FAO, 1994). Même s'il est très difficile de disposer de chiffres fiables sur les quantités réellement produites, dans un contexte où la commercialisation des produits aquatiques se fait le plus souvent de façon informelle, la pisciculture africaine reste encore embryonnaire.

De nombreuses explications ont été avancées pour expliquer les difficultés rencontrées dans le développement de l'aquaculture en Afrique (LAZARD *et al.*, 1990 b) :

► d'ordre social, les populations rurales n'ayant pas de traditions et donc d'expérience dans ce domaine ;

► d'ordre technique, dans la mesure où, jusqu'à une époque récente, les techniques d'élevage n'étaient pas encore parfaitement maîtrisées, ce qui avait pour conséquence une production médiocre en qualité et en quantité ;

► d'ordre économique, la pisciculture développée dans le contexte d'une activité de subsistance à caractère familial se pratiquant le plus souvent sans esprit de rentabilité.

Dans une étude récente, relative aux pays d'Afrique francophone, LAZARD *et al.* (1991) distinguent plusieurs types de pisciculture sur la base de critères de développement dont ils dressent le bilan. Il ressort notamment que le soutien à la pisciculture d'autoconsommation (dont le produit est destiné à l'approvisionnement du pisciculteur et de sa famille), par les organisations internationales et les ONG, s'est soldé globalement par un échec ; en particulier par manque d'une motivation économique suffisante des pisciculteurs au regard des investissements humains et matériels nécessaires. Il apparaît aussi que tous les projets de pisciculture industrielle, mettant en œuvre des unités de production de grande dimension, ont jusqu'ici échoué par rapport à leur objectif initial, à savoir produire un poisson à un coût inférieur à son prix de vente. La *pisciculture artisanale de petite production marchande* commence en revanche à se développer, notamment en zone périurbaine, et semble offrir le contexte le plus favorable pour l'approvisionnement en intrants et la commercialisation du poisson. C'est sur cette pisciculture artisanale ou de type PME que se fondent actuellement les meilleurs espoirs. Mais le développement de l'aquaculture sur le continent africain nécessitera encore un certain temps. Comme l'écrivent LAZARD *et al.* (1991), « dans l'état actuel des choses, il ne faut pas craindre de bannir le mot pisciculture du vocabulaire de certaines régions où les contraintes à son implantation et à son développement rendent sa rentabilité à peu près inaccessible » Certes, des progrès restent à faire sur le plan technique, mais plusieurs espèces d'origine africaine, telles que le *Tilapia* ou le *Clarias*, sont déjà produites en quantité en Asie. C'est probablement sur le plan social, culturel et économique qu'il faut rechercher en priorité les raisons du manque actuel d'ancrage et d'essor de cette activité.

Les espèces utilisées en pisciculture

La production aquacole de l'Afrique subsaharienne repose essentiellement sur deux groupes d'espèces autochtones : les tilapias (12 000 tonnes) et les poissons-chats (7 000 tonnes), et des espèces introduites dont les carpes (2 000 tonnes). Historiquement, ce sont les tilapias qui ont fait l'objet des premiers travaux d'expérimentation aquacole en Afrique, principalement au Congo, en particulier du fait de leur reproduction aisée en captivité. Par la suite, différentes espèces ont été testées en vue de déterminer leurs potentialités aquacoles. Ainsi, au début des années 1970, on a mis en évidence, en République centrafricaine, le fort potentiel aquacole du poisson-chat *Clarias gariepinus*, sur lequel d'importants travaux de recherche ont été menés. Puis, dans les années 1980, d'autres espèces d'intérêt aquacole ont été identifiées, notamment en Côte d'Ivoire, sur la base de leur appréciation par les consommateurs et de leurs performances zootechniques.

LE TILAPIA, UN « POULET AQUATIQUE »

Surnommés poulets aquatiques, les tilapias ont des caractéristiques biologiques particulièrement intéressantes pour l'aquaculture : ils ont un bon taux de croissance, même avec une alimentation contenant peu de protéines ; ils tolèrent une large gamme de conditions environnementales (oxygénation, salinité

des eaux, etc.) ; ils se reproduisent facilement en captivité et sont peu sensibles aux manipulations ; ils sont très résistants aux maladies et infections parasitaires ; ils sont appréciés des consommateurs.

(voir planche couleur hors texte « L'aquaculture »)

Le cycle biologique de certaines d'entre elles est maintenant totalement maîtrisé, ce qui a permis l'amorce de leur production aquacole.

Les tilapias, qui regroupent les trois genres *Oreochromis*, *Sarotherodon* et *Tilapia*, sont incontestablement les poissons africains les plus populaires sur le plan aquacole. *Oreochromis niloticus* fut l'un

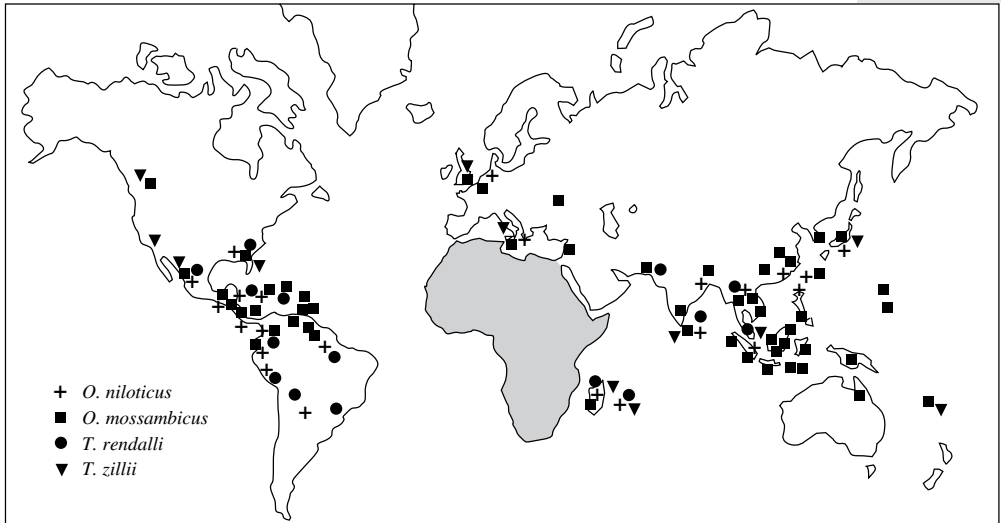
des premiers à être cultivé et reste l'espèce la plus commune (voir encadré « Le tilapia, un "poulet aquatique" »). Mais de nombreuses autres espèces ont également été utilisées : *O. aureus*, *O. macrochir*, *O. mossambicus*, *Tilapia rendalli*, *T. guineensis*, *Sarotherodon melanotheron*. Ce dernier, fréquent dans les milieux estuariens et lagunaires ouest-africains, apparaît plus particulièrement adapté à un élevage en eaux saumâtres.

Beaucoup de ces espèces sont maintenant répandues dans le monde entier, soit qu'elles aient été introduites dans des milieux naturels pour améliorer la pêche, soit qu'elles servent de base à la production aquacole (fig. 161). La production aquacole mondiale des tilapias a ainsi connu une augmentation considérable au cours des dix dernières années et est estimée à près de 500 000 tonnes en 1992, dont 95 % d'*Oreochromis* (statistiques FAO, 1994). Paradoxalement, la pisciculture africaine ne représente que 2 à 3 % de la production mondiale des tilapias, alors que ces espèces sont originaires d'Afrique, laquelle représente donc le réservoir génétique pour les élevages réalisés sur les autres continents. L'essentiel de la production mondiale provient actuellement d'Asie.

L'intérêt pour les poissons-chats est plus récent. Trois espèces sont actuellement bien étudiées pour la domestication : *Clarias gariepinus*, *Heterobranchus longifilis*, *Chrysichthys nigrodigitatus* (HECHT *et al.*, 1996 ; OTÉMÉ *et al.*, 1996) (voir encadré « *Heterobranchus longifilis* : une espèce qui a de l'avenir »). La reproduction contrôlée de ces espèces en captivité est maîtrisée, mais l'élevage larvaire reste la phase la plus contraignante des filières d'élevage. Le potentiel aquacole d'autres poissons-chats, tels que *Clarias isheriensis*, *Bathyclarias loweae*, *Heterobranchus isopterus* ou *H. bidorsalis*, a également fait l'objet d'une évaluation. *Clarias gariepinus* a été introduit en Asie dans les années 1970. Cette espèce, cultivée en tant que telle ou utilisée comme l'un des parents en hybridation avec diverses espèces de *Clarias* asiatiques, contribue désormais de façon significative à la production aquacole des poissons-chats sur ce continent.

La domestication de nouvelles espèces autochtones africaines d'eau douce est envisagée. Il s'agit par exemple de *Gymnarchus niloticus*, *Parachanna obscura*, *Schilbe mandibularis*, *Labeo coubie* ou *Lates niloticus*.

Malgré l'abondance et la diversité des Cyprinidae dans les eaux continentales africaines, aucune espèce indigène n'a réellement été domestiquée jusqu'ici. Il y a

**FIGURE 161**

Répartition actuelle de quelques espèces de tilapias introduites à des fins aquacoles ou pour le développement de la pêche.

eu en revanche quelques tentatives pour introduire des Cyprinidae asiatiques comme la carpe commune (*Cyprinus carpio*), la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*), la carpe marbrée (*Hypophthalmichthys nobilis*) et la carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*). La carpe commune a ainsi été introduite en premier lieu à Madagascar puis disséminée dans une dizaine d'autres pays dont le Kenya, le Cameroun, le Malawi, la Côte d'Ivoire et le Nigeria.

L'un des intérêts de la démarche d'identification d'espèces autochtones, visant à déterminer celles ayant un potentiel intéressant pour l'aquaculture, est de mettre en évidence des espèces négligées et mal connues révélant un potentiel aquacole supérieur à celui d'une espèce sœur ou d'un genre très voisin utilisé jusqu'alors (LEGENDRE, 1992 ; LAZARD et LEGENDRE, 1994). Tel est le cas par exemple de *Chrysichthys nigrodigitatus* par rapport à *C. maurus* ou celui de *Heterobranchus longifilis* par rapport à *Clarias gariepinus*. Cette démarche s'inscrit aussi dans un souci de diversification.

Récemment, des études ont été entreprises au niveau intraspécifique pour caractériser les populations naturelles d'espèces déjà identifiées pour leur intérêt en pisciculture et pour comparer les performances zootechniques des populations génétiquement bien différenciées. Des performances de croissance très supérieures ont ainsi été mises en évidence chez une population de *Sarotherodon melanotheron* originaire du Sénégal en comparaison avec la population de la lagune Ébrié en Côte d'Ivoire (GILLES, 1995). Ce résultat ouvre des perspectives prometteuses pour l'élevage des tilapias dans les eaux saumâtres ouest-africaines, milieux dans lesquels *Oreochromis niloticus* s'adapte très mal.

La maîtrise de la reproduction

L'approvisionnement des élevages en alevins constitue encore un véritable goulet d'étranglement pour de nombreuses espèces d'intérêt aquacole qui ne se reproduisent pas spontanément en captivité. Dans la majorité des cas, le déve-

HETEROBRANCHUS LONGIFILIS : UNE ESPÈCE QUI A DE L'AVENIR

Certaines espèces de Siluriformes sont très intéressantes pour l'aquaculture en raison de leur robustesse et de leur croissance rapide. C'est le cas notamment pour *Heterobranchus longifilis*, présent dans une grande partie des bassins fluviaux de l'Afrique intertropicale, et dont les caractéristiques biologiques sont particulièrement favorables à une exploitation piscicole : capacité à supporter des conditions hypoxiques grâce à son organe de respiration aérienne, régime alimentaire omnivore, fécondité élevée et reproduction quasi continue, potentiel de croissance remarquable (10 grammes par jour). Les recherches ont permis de déterminer les besoins

et les comportements alimentaires (KERDCHUEN, 1992) et de préciser le cycle de reproduction en milieu d'élevage (LEGENDRE, 1992 ; NUÑEZ *et al.*, 1995). Les techniques d'induction hormonale et de fécondation artificielle sont bien contrôlées (LEGENDRE et OTÉMÉ, 1995), de même que les techniques d'élevage larvaire (KERDCHUEN et LEGENDRE, 1994 ; OTÉMÉ et GILLES, 1995). Les poissons ont atteint en moyenne 900 g en six mois, à partir d'un poids moyen de 25 g, lors d'essais de grossissement en étangs d'eau douce, ce qui laisse entrevoir des perspectives intéressantes pour la pisciculture africaine (OTÉMÉ, 1995).
(voir planche couleur « L'aquaculture »)

loppement des gonades s'effectue normalement chez les poissons en élevage, mais la maturation finale des ovocytes, l'ovulation et la ponte ne se produisent pas. Cette situation indique que les mécanismes associés à l'ovulation et à la ponte sont sous la dépendance de stimuli exogènes, qui sont à la fois distincts de ceux impliqués dans la vitellogenèse et absents dans l'environnement habituel des élevages. C'est le cas par exemple chez tous les poissons-chats actuellement utilisés en pisciculture africaine.

La collecte de juvéniles en milieu naturel est une alternative qui peut permettre de surmonter cet obstacle. Cette méthode présente cependant de nombreux désavantages :

variabilité interannuelle des captures, risque de mélange de plusieurs espèces aux performances inégales, aucune possibilité d'amélioration génétique. Il est donc généralement souhaitable, sinon nécessaire, de s'affranchir des ressources naturelles et de maîtriser complètement la production d'alevins à partir des géniteurs captifs. Cela implique soit de fournir aux poissons les stimuli environnementaux nécessaires à l'ovulation, soit de la provoquer par le biais de traitements hormonaux.

Les tilapias se distinguent nettement de la plupart des autres poissons par leur capacité à se reproduire spontanément, précocement et à un rythme soutenu en captivité. Ce trait biologique a eu, du reste, des conséquences paradoxales : d'un côté, cette facilité d'obtention des alevins a favorisé le démarrage des élevages, mais, d'un autre côté, elle a aussi induit une limitation importante pour le développement de la pisciculture de ces espèces en étang du fait de la surpopulation et du nanisme en résultant. Le contrôle de la reproduction chez les tilapias a pour objectifs principaux, d'une part, d'empêcher la reproduction anarchique des poissons en phase de grossissement et, d'autre part, de parvenir à la synchronisation des pontes dans le contexte d'une production massive et organisée d'alevins de même âge.

Induction de la maturation ovocytaire et de l'ovulation et obtention des œufs

La reproduction est sous le contrôle de l'axe cerveau-hypophyse-gonade (LEGENDRE et JALABERT, 1988 ; GOOS et RICHTER, 1996). Chez les espèces qui effectuent leur maturation gonadique mais ne se reproduisent pas sponta-

nément en captivité, les hormones nécessaires à la gamétogenèse sont produites en quantités suffisantes. Cependant, la maturation finale des ovocytes, l'ovulation et la ponte ne se produisent pas, du fait de l'absence du pic de sécrétion de l'hormone gonadotrope ou gonadotropine (GTH), d'origine hypophysaire, dont elles dépendent. En aval, au niveau de la gonade, cette décharge de gonadotropine qui précède l'ovulation a pour effet de déclencher la synthèse d'un stéroïde inducteur de la maturation ovocytaire (17 α -hydroxy-20 β -dihydroprogestérone) par les cellules du follicule. En amont, la libération de la gonadotropine par l'hypophyse est sous le contrôle positif d'une hormone hypothalamique, le GnRH (*Gonadotropin Releasing Hormone*), et sous le contrôle négatif de la dopamine. Ces contrôles hypothalamiques sont eux-mêmes dépendants des facteurs de l'environnement *via* le système nerveux central.

En aquaculture, il est possible de provoquer la maturation ovocytaire et l'ovulation en intervenant aux différents niveaux de cet axe. Cela peut être fait en jouant sur les facteurs externes et en fournissant au poisson les stimuli nécessaires à la ponte (présence de substrat de ponte particulier, par exemple) ou par le biais de divers traitements hormonaux. Selon les espèces et les méthodes utilisées pour provoquer l'ovulation, les œufs sont obtenus soit par ponte naturelle, soit après collecte des gamètes par massage abdominal des géniteurs et fécondation artificielle.

Des méthodes d'induction de la ponte sans utilisation d'hormones ont notamment été développées chez *Chrysichthys nigrodigitatus* et chez *Clarias gariepinus*.

L'observation du comportement reproducteur en milieu naturel des *Chrysichthys* a permis de recréer en captivité les conditions favorables à leur reproduction, en fournissant aux poissons un substrat de ponte adéquat. Basée sur ce principe, la reproduction contrôlée de *C. nigrodigitatus* a été obtenue par « mariage forcé », en confinant des couples sexuellement matures durant deux à quatre semaines dans des réceptacles de ponte constitués par un tube en PVC. Dans ce système, un rôle des phéromones (substances chimiques émises par le partenaire) apparaît vraisemblable dans le déclenchement du comportement reproducteur. Après la ponte, les œufs sont collectés et placés dans des incubateurs en éclosérie. Cette méthode, développée et appliquée à grande échelle en Côte d'Ivoire, permet l'obtention de pontes chez plus de 80 % des femelles (HEM *et al.* 1994).

Chez *Clarias gariepinus*, qui se reproduit dans le milieu naturel en saison des pluies ou au moment de la montée des eaux, les pontes en captivité peuvent être provoquées par simulation de la crue, en plaçant des géniteurs sexuellement matures dans un étang nouvellement rempli après une période d'assèchement. Toutefois, contrairement aux tilapias qui effectuent une garde parentale de leurs œufs et alevins, *C. gariepinus* disperse ses œufs dans le milieu lors de la ponte. À l'éclosion, les larves, de petite taille (2 mg), sont soumises dans l'étang à une intense prédation par les batraciens et les insectes aquatiques, et au cannibalisme. De ce fait, le nombre d'alevins produits par cette méthode est généralement très faible.

Les techniques d'induction hormonale de la maturation ovocytaire et de l'ovulation suivies d'une fécondation artificielle sont souvent préférées car elles permettent un meilleur contrôle sur toutes les phases de la reproduction puis

de l'élevage des larves (LEGENDRE *et al.*, 1996). Elles autorisent en outre la conservation des gamètes et diverses manipulations génétiques, telles que l'hybridation interspécifique, la gynogenèse ou l'induction de la polypléidie. Toutes ces techniques nécessitent cependant de disposer d'un personnel qualifié et d'écloseries bien équipées.

Les premières méthodes d'induction hormonale de l'ovulation étaient fondées sur une action gonadotrope directe au niveau des follicules, soit par injection d'extraits hypophysaires, soit par des préparations de GTH ou des injections de gonadotropine chorionique humaine (hCG). Chez *H. longifilis*, par exemple, l'induction de l'ovulation est facilement obtenue par une seule injection intramusculaire de hCG.

L'utilisation des hormones hypothalamiques en pisciculture est plus récente. Il s'agit des analogues du LH-RH mammalien (*Luteinising Hormone-Releasing Hormone*) ou du sGnRH (*salmon Gonadotropin Releasing Hormone*). Chez de nombreuses espèces dont *C. gariepinus*, l'injection de LH-RHa seul ne suffit cependant pas à provoquer la décharge ovulante de gonadotropine et il est nécessaire de lui associer d'autres substances, telles que le pPimozide ou le Domperidone, pour obtenir l'ovulation. En plus de l'action stimulante du LH-RHa, ces substances permettent de lever l'inhibition exercée par la dopamine sur la libération de la gonadotropine par l'hypophyse. Des solutions prêtes à injecter et contenant les deux types de produits en mélange sont maintenant disponibles dans le commerce, ce qui facilite grandement leur utilisation.

Enfin, la possibilité de provoquer l'ovulation par injection d'hormones stéroïdes a été démontrée expérimentalement chez *Clarias gariepinus*, mais reste peu utilisée dans la pratique.

Contrôle du cycle sexuel

Si certaines espèces comme les tilapias ou les Clariidae ont une activité sexuelle tout au long de l'année dans certaines régions, d'autres présentent une saison de reproduction limitée à quelques mois dans l'année. Dans cette dernière situation, il est utile d'étendre l'obtention des pontes en dehors de la saison de reproduction naturelle, de façon à pouvoir disposer d'un approvisionnement plus régulier en alevins. La gamétogenèse est sous le contrôle des facteurs de l'environnement ; en les modifiant artificiellement, il est possible d'influer sur le développement des gonades. Chez *Chrysichthys nigrodigitatus* en Côte d'Ivoire, par exemple, les pontes débutent fin août et s'achèvent en décembre. On a cependant pu montrer que, lorsque les femelles en vitellogenèse sont placées en eau recyclée thermorégulée à 20 °C, le développement des gonades est fortement ralenti et la ponte peut ainsi être retardée de plus de trois mois. Cette dernière est alors obtenue en faisant remonter progressivement la température de 20 °C à 29 °C (température ambiante naturelle). Toutefois, le coût de fonctionnement du circuit de refroidissement reste encore peu compatible avec les exigences économiques de la production. Chez cette même espèce élevée en milieu lagunaire, on a par ailleurs mis en évidence que la gamétogenèse ne se déroule normalement que lorsque la salinité de l'eau reste inférieure à 3 g/l (HEM *et al.*, 1994).

Le contrôle du sexe

Dans la mesure où, chez les Cichlidae par exemple, le mâle a une meilleure croissance que les femelles, il y a intérêt à obtenir des populations monosexes mâles qui ont un meilleur taux de croissance. Cela présente en outre l'avantage d'éviter une reproduction non souhaitée. On a donc eu recours, dans un premier temps, à une sélection manuelle, d'après l'apparence de la papille urogénitale, mais cette technique n'est applicable qu'à des poissons de 20 à 50 grammes environ. En outre, les risques d'erreur ne sont pas négligeables. Une solution pour en limiter les conséquences est d'associer un poisson prédateur aux tilapias pour consommer les alevins éventuellement produits pendant la phase de grossissement. Cette combinaison des méthodes de sexage manuel et d'association tilapia-prédateur est considérée comme efficace et reste encore la plus utilisée dans le contexte de la pisciculture artisanale africaine, car la plus simple à mettre en œuvre (LAZARD, 1990 b).

On peut également envisager une inversion hormonale du sexe et la masculinisation d'une population d'alevins par l'incorporation d'un stéroïde synthétique (17 α -méthyltestostérone) dans la nourriture (BAROILLER et JALABERT, 1989). Cette méthode présente l'avantage de ne plus avoir à éliminer la moitié du stock de juvéniles constitué par les femelles, comme c'est le cas avec le sexage manuel. L'approche relativement empirique adoptée jusqu'ici a permis de déboucher rapidement sur des traitements masculinisants efficaces à 100 %, aujourd'hui appliqués à grande échelle en Asie. Mais il y a des interrogations sur le devenir des produits de dégradation de l'hormone masculinisante chez des animaux destinés à la consommation humaine, ainsi que sur leurs conséquences écologiques potentielles. Une solution possible réside dans l'utilisation d'hormones naturelles impliquées dans le processus de la différenciation sexuelle, comme la 11 β -hydroxy-androstenedione dont l'efficacité masculinisante a été démontrée chez *O. niloticus* (BAROILLER et TOGUYENI, 1996).

Des travaux sont également en cours sur la thermosensibilité du sexe chez les alevins de tilapias : lorsque ces alevins sont exposés à des températures au-dessus de 34 °C durant la période de différenciation sexuelle, au cours des 10-13 jours qui suivent la fécondation, il y a production d'une proportion élevée de mâles (BAROILLER *et al.*, 1996).

Des méthodes génétiques de contrôle du sexe — gynogenèse, androgenèse ou hybridation interspécifique — ont aussi été utilisées pour la production de lignées monosexes. L'hybridation est présentée plus loin. Le principe de la gynogenèse, dans laquelle seul le matériel génétique femelle participe au développement de l'embryon, est le suivant : la fécondation des ovules est réalisée avec des spermatozoïdes irradiés. Cela n'empêche pas le spermatozoïde de pénétrer dans l'ovule et de provoquer le développement de l'œuf, mais détruit son ADN, éliminant ainsi toute contribution génétique paternelle. L'état diploïde normal de l'embryon est ensuite restauré par des traitements chimiques ou des chocs physiques (température, pression) qui bloquent la première division cellulaire. Le principe de l'androgenèse est très voisin, mais dans ce cas c'est le matériel génétique femelle qui est détruit par irradiation des ovules. Les deux types de lignées, gynogénétique et androgénétique, ont été produits chez *Clarias gariepinus* à l'échelon expérimental (VOLCKAERT *et al.*, 1994 ; BONGERS *et al.*, 1995).

L'alimentation

Le régime alimentaire des tilapias est généralement omnivore à tendance microphage ou herbivore, alors que les *Clarias* et les *Heterobranchus* sont omnivores à tendance carnassière. Cette caractéristique des Clariidae a conduit à les utiliser parfois comme prédateurs associés dans les élevages de tilapias.

En milieu d'élevage, de nombreux travaux ont porté sur l'utilisation d'aliments bruts ou composé, constitués à partir de sous-produits agricoles et agro-industriels disponibles en zone tropicale (JAUNCEY et ROSS, 1982). Les données acquises sur les besoins nutritionnels des espèces africaines restent limitées et portent plus particulièrement sur les besoins en protéines et en énergie, et sur le rapport protéine/énergie optimale dans la ration. Pour les juvéniles de tilapias, le besoin en protéines dans l'aliment semble se situer aux alentours de 35 % de protéines brutes, quels que soient l'espèce et son comportement alimentaire dans le milieu naturel (LUQUET, 1990). Chez les Clariidae, les meilleures croissances sont obtenues avec des aliments contenant 35 à 50 % de protéines brutes. En tenant compte des rations auxquelles les aliments sont distribués, cela correspond à un besoin absolu de 15 à 20 g de protéines brutes par kilogramme de poisson et par jour, avec un rapport protéine/énergie de 20 à 30 mg de protéines par kilojoule d'énergie digestible (WILSON et MOREAU, 1996).

En plus de la composition des formules alimentaires, les modalités de distribution des aliments composés (ration alimentaire, fréquence et période de nourrissage, présentation de l'aliment) sont à prendre en considération car elles peuvent significativement influencer sur l'efficacité alimentaire et la croissance. Ainsi, chez *H. longifilis*, une même formule alimentaire est utilisée beaucoup plus efficacement par le poisson lorsqu'elle est distribuée sous forme de granulés plutôt que sous forme pulvérulente (KERDCHUEN, 1992). Chez cette même espèce, une amélioration très sensible de la croissance est obtenue lorsque les poissons sont nourris en continu plutôt qu'en repas fractionnés. Une distribution des aliments pendant la nuit conduit également à de meilleures performances que lorsque les poissons sont nourris durant le jour (KERDCHUEN et LEGENDRE, 1991). À l'inverse, le tilapia *O. niloticus* est une espèce diurne, chez laquelle la prise alimentaire s'effectue essentiellement pendant la phase d'éclairement (TOGUYENI, 1996).

Chez certaines espèces, les larves n'ont pas encore totalement achevé le développement de leur tractus digestif au moment de la première alimentation et ont des exigences comportementales et alimentaires particulières, bien différentes de celles des juvéniles ou des adultes. C'est notamment le cas de *Clarias gariepinus* et d'*Heterobranchus longifilis*. Pour ces poissons, de bons résultats de croissance et de survie sont obtenus en éclosérie en nourrissant les larves avec des nauplii d'*Artemia* (petit crustacé) comme premier aliment. Mais des solutions plus autonomes sont à rechercher dans le contexte de nombreux pays africains où ces proies doivent être importées. Dans ce sens, l'utilisation de proies zooplanctoniques disponibles localement peut s'avérer satisfaisante, que celles-ci soient produites dans des élevages associés ou utilisées *in situ* dans les étangs de pisciculture. Pour être efficace, cette dernière méthode nécessite néanmoins de protéger les larves de leurs prédateurs dans des cages de petit maillage et demande une connaissance appro-

fondie et un bon contrôle de l'écosystème étang (LEGENDRE, 1992). Récemment, des progrès ont été faits dans l'identification d'aliments artificiels adaptés aux besoins nutritionnels spécifiques des larves. L'utilisation d'un aliment composé à base de levures et de foie de bœuf permet ainsi d'obtenir des taux de survie élevés chez *H. longifilis* (KERDCHUEN, 1992 ; KERDCHUEN et LEGENDRE, 1994). Mais la croissance reste toutefois inférieure à celle obtenue avec des *Artemia* ou du zooplancton, indiquant une couverture encore imparfaite des besoins.

Structures d'élevage et écosystèmes aquacoles

Il est d'usage de distinguer les systèmes d'élevage extensifs et les systèmes intensifs.

Les élevages extensifs se caractérisent schématiquement par une faible densité d'empoissonnement et une alimentation des poissons reposant essentiellement sur la production de la nourriture naturelle qu'ils peuvent trouver dans l'écosystème d'élevage. Ils sont souvent pratiqués sur de grandes étendues. La production en poissons y est faible, de l'ordre de 1 à 1,5 tonne par hectare et par an. Le coût de production du poisson est réduit.

Les élevages intensifs correspondent généralement à des mises en charge en poissons élevées, au recours systématique à une alimentation composée ou autres intrants, à un renouvellement de l'eau important dans la structure d'élevage. Du fait de l'utilisation d'intrants (fertilisants, aliments), et éventuellement d'énergie (pompage), le coût de production du poisson est élevé. La production en poissons atteint généralement 5 à 20 tonnes par hectare et par an.

Il est à noter qu'un même type d'écosystème aquacole peut être utilisé de façon plus ou moins extensive ou intensive, selon la densité d'empoissonnement choisie et la nécessité de recourir ou non à une alimentation composée plus ou moins élaborée et complète. Cela amène à la définition de systèmes de production de type intermédiaire que l'on peut qualifier de semi-intensifs.

Ces différents types de pisciculture ne sont pas exclusifs les uns des autres et le choix du système de production dépend *in fine* des espèces à cultiver et de l'environnement physique, socio-économique et humain prévalant localement.

Un grand nombre de structures ou d'écosystèmes aquacoles ont été employés en pisciculture africaine.

Les étangs, qui sont des bassins creusés dans le sol, alimentés en eau par gravité ou par pompage à partir d'un cours d'eau voisin, restent de loin la structure d'élevage la plus répandue sur le continent.

Les cages flottantes sont constituées par une structure flottante supportant une poche grillagée et immergée contenant les poissons (COCHE, 1982 ; PARREL *et al.*, 1986). Ces cages sont installées de préférence dans des plans d'eau profonds (au moins 2 m) à l'abri des vagues. Par rapport aux élevages en étang, les densités de stockage sont plus élevées. En outre, pour les *Oreochromis* et *Sarotherodon*, qui pratiquent l'incubation buccale, l'élevage en cage limite le problème de reproduction anarchique et de prolifération car les œufs sont perdus à travers les mailles du filet au moment de la ponte.

« ACADJAS »

Le terme « acadja » désigne une technique de pêche pratiquée dans les lagunes du Bénin et dans quelques autres lagunes d'Afrique de l'Ouest (PLIYA, 1980). Le principe est celui du récif artificiel, dans lequel on utilise des amas organisés de branchages immergés en zone peu profonde, qui servent de support au développement des épiphytes et des micro-organismes et accroissent la productivité naturelle. L'acadja fournit également des abris aux juvéniles de plusieurs espèces, notamment des Cichlidae lagunaires. On estime entre

30 et 40 tonnes la quantité de branchages nécessaire à la construction d'un hectare d'acadja (WELCOMME, 1972 b), et le renouvellement annuel est de 50 % car le bois est attaqué par les tarets. Il en résulte un impact non négligeable sur la végétation terrestre environnante. Dans les acadjas bien gérés, la production de la pêche peut atteindre entre 5 à 20 tonnes par hectare et par an. Près des trois quarts de la récolte sont constitués par le tilapia euryhalin *Sarotherodon melanotheron*. (Voir planche couleur « L'aquaculture ».)

Les *enclos* sont des parcs délimités par une nappe verticale de filet, enfoncée dans le sédiment et soutenue par des pieux (HEM, 1982). Les hauts fonds lagunaires sableux, dont la profondeur est d'un mètre environ, sont les sites les plus propices à l'installation de ce type de structure. En lagune Ébrié (Côte d'Ivoire), les enclos sont plus particulièrement utilisés pour l'élevage des poissons-chats, *Chrysichthys* et *Heterobranchus*. S'ils peuvent aussi convenir à l'élevage d'*Oreochromis niloticus* ou de *Sarotherodon melanotheron*, ils se sont en revanche avérés totalement inadaptés à la cul-

ture de *Tilapia guineensis* en raison du comportement nidificateur de cette espèce (risque de perte des poissons par soulèvement du filet délimitant l'enclos ; difficulté de recapture, les nids servant de refuge aux poissons pendant les pêches).

La très productive pratique des acadjas (voir encadré « Acadjas »), telle qu'elle est réalisée dans les lagunes du Bénin (PLIYA, 1980), ne semble pas jusqu'ici avoir été introduite de manière suivie dans d'autres pays. Mais différents essais d'association du principe des acadjas et de celui des enclos (« acadjas-enclos ») ont été menés en Côte d'Ivoire dans le but de réduire l'utilisation d'une alimentation artificielle dans les élevages de *S. melanotheron* (HEM et AVIT, 1994 ; HEM *et al.*, 1994). L'introduction d'amas organisés de branchages (acadjas) dans les enclos permet d'augmenter la productivité biologique naturelle, et donc la nourriture directement disponible pour les poissons. Une voie similaire consiste à utiliser des tiges de bambou fichées verticalement dans le sédiment, de manière à accroître la surface colonisable par les végétaux et les micro-organismes (voir encadré « Acadjas-enclos »). Le même principe peut également être appliqué dans les étangs.

La mise en eau de nombreux *petits barrages* à usage agricole dans l'ensemble de la zone sahélo-soudanienne, au cours des deux dernières décennies, a été l'occasion de pratiquer l'empoissonnement avec des espèces microphages telles que *O. niloticus* qui utilise une niche écologique vide. L'exploitation de ces retenues d'eau est assimilable à une forme très extensive de pisciculture en étang.

En définitive, comme le soulignent LAZARD et LEGENDRE (1994), les techniques extensives de production piscicole, qui demandent une véritable gestion d'écosystème, apparaissent comme celles requérant un niveau intensif de connaissances et posant le plus de problèmes de reproductibilité. À l'opposé, les techniques qualifiées d'intensives apparaissent comme les plus simples à

mettre en œuvre par les pisciculteurs, à condition de bénéficier d'un encadrement technique qualifié. Dans les deux cas, la technicité constitue la condition de base à une bonne mise en œuvre des différents modèles d'élevage.

Manipulations génétiques et aquaculture

En aquaculture, l'objectif est de produire au plus vite des poissons de taille commercialisable. Pour cela, on a essayé de sélectionner les souches les plus performantes et l'une des voies possibles est l'amélioration génétique, qui consiste à remplacer une population constituée de certains génotypes par d'autres génotypes ayant des performances supérieures en aquaculture. De tels programmes de sélection ont été menés avec succès pour des espèces tempérées comme la truite, mais sont encore préliminaires pour les espèces africaines. Cependant, un certain nombre de centres d'élevage des tilapias commencent à appliquer les principes de la génétique quantitative. Le programme GIFT (Genetic Improvement of Farmed Tilapia) de l'ICLARM, par exemple, consiste à collecter différentes souches de tilapias et à évaluer leurs caractéristiques de croissance dans des milieux différents.

On a également tenté de modifier artificiellement les performances des espèces en recherchant des caractéristiques intéressantes au travers de la production d'hybrides ou d'autres manipulations génétiques comme l'induction de la polyploïdie.

La polyploïdie se réfère à des individus comportant des jeux de chromosomes supplémentaires. Un individu possède normalement deux jeux de chromosomes dans ses cellules, il est diploïde. La triploïdie concerne les individus avec trois jeux de chromosomes et la tétraploïdie concerne les individus avec quatre jeux. Ces deux situations peuvent être obtenues chez les poissons en soumettant les œufs fécondés à des chocs thermiques ou à une pression élevée, ou encore à un traitement chimique. Les individus triploïdes sont stériles et, en théorie, l'énergie assimilée sous forme de nourriture, non utilisée pour la croissance des gonades et la reproduction, est alors disponible pour une croissance somatique accrue. De plus, les noyaux des cellules polyploïdes sont plus gros que ceux des cellules diploïdes et, chez certaines espèces, le volume cytoplasmique de la cellule augmente en proportion. Il en résulte, dans quelques cas, une taille des cellules plus grande et une augmentation globale de la taille corporelle. Chez *Clarias gariepinus*, des triploïdes ont été produits par application de chocs froids sur les œufs (HENKEN *et al.*, 1987). Aucune différence de croissance ou d'efficacité d'utilisation des aliments n'a été observée entre les *Clarias* diploïdes et triploïdes, mais chez ces derniers la quantité de chair restant après éviscération est sensiblement plus élevée.

Le croisement entre espèces voisines peut conduire à l'obtention d'individus hybrides présentant des caractéristiques intéressantes pour l'élevage : stéri-

ACADJAS-ENCLOS

L'acadja-enclos est une méthode d'élevage dérivée de la pêcherie traditionnelle en acadja, dans laquelle les branchages sont remplacés par des bambous piqués verticalement dans le sédiment lagunaire. L'empoissonnement avec le tilapia *Sarotherodon melanotheron* peut être naturel ou artificiel, et la production peut atteindre 3 à 8 tonnes par hectare et par an dans la lagune Ébrié, sans aucun apport d'aliment exogène (HEM et AVIT, 1994 ; HEM *et al.*, 1994).

(Voir planche couleur « L'aquaculture ».)

lité, lignées monosexes, croissance ou résistance aux maladies supérieure aux parents, combinaison de traits biologiques présents séparément chez les espèces parentales, entre autres. Les performances des hybrides sont toutefois peu prévisibles *a priori* et doivent être testées expérimentalement.

Chez les tilapias, on s'est ainsi aperçu que le croisement entre certaines espèces d'*Oreochromis* conduisait à la production d'hybrides à 100 % mâles (WOLFARTH et HULATA, 1981). Ces hybrides étaient intéressants car ils permettaient à la fois de disposer de tilapias mâles, dont la croissance est plus rapide que celle des femelles, et d'empêcher toute reproduction non désirée dans les élevages. Cependant, dans la pratique, il s'est avéré très difficile de maintenir cette production de pourcentages très élevés de mâles en hybridation, en particulier du fait d'une contamination des souches parentales de géniteurs par des descendants hybrides (phénomène d'introgression). À l'heure actuelle, l'utilisation de ces hybrides a cédé le pas à d'autres méthodes de contrôle du sexe plus faciles à mettre en œuvre et plus efficaces, telle l'inversion hormonale.

L'hybridation artificielle entre deux espèces de Clariidae, *Clarias gariepinus* et *Heterobranchus longifilis*, a été réalisée en Côte d'Ivoire (LEGENDRE *et al.*, 1992). Les deux espèces ont une morphologie proche mais diffèrent très nettement par l'existence d'une longue nageoire adipeuse chez *H. longifilis*, alors que *C. gariepinus* en est dépourvu. En outre, le caryotype est $2n = 56$ pour *C. gariepinus* et $2n = 52$ pour *H. longifilis* (TEUGELS *et al.*, 1992). Les individus hybrides présentent plusieurs caractéristiques morphologiques intermédiaires, en particulier une petite adipeuse et un caryotype également intermédiaire, $2n = 54$. Les hybrides sont parfaitement viables et leur survie est similaire à celle des parents. Ces hybrides ne sont pas entièrement stériles et un petit nombre d'alevins a pu être obtenu en seconde génération. Cependant, les individus avec des gonades fertiles produisent beaucoup moins de spermatozoïdes et d'ovocytes que leurs parents, et les gamètes sont de mauvaise qualité. Sur le plan de la croissance, les performances obtenues dans divers pays africains où cette hybridation a été tentée conduisent à des résultats contrastés (OTÉMÉ *et al.*, 1996). Dans certains cas, les hybrides montrent une croissance supérieure à celle des deux parents alors que, dans d'autres, leur croissance ne dépasse pas celle de la plus performante des deux espèces parentales, à savoir *Heterobranchus longifilis*.

Références *bibliographiques*



A

- ABBAN E.K., SAMMAN J., 1980** — Preliminary observations on the effect of the insect larvicide Abate on fish catches in the river Oti, Ghana. *Environ. Pollution*, 21 : 307-311.
- ABBAN E.K., SAMMAN J., 1982** — Further observations on the effect of Abate on fish catches. *Environ. Pollution*, 27 : 245-254.
- ACERE T.O., 1988** — The controversy over Nile Perch, *Lates niloticus* in Lake Victoria, East Africa. *Naga*, 11 : 3-5.
- ADAMS-SOW A., 1996** — *Poissons et pêches du fleuve Sénégal*. Fédération des paysans organisés du département de Bakel.
- ADANSON M., 1844-1845** — *Cours d'histoire naturelle fait en 1772*. Paris, 4 vol.
- ADEBISI A.A., 1981** — Analyses of the stomach contents of the piscivorous fishes of the upper Ogun River, Nigeria. *Hydrobiologia*, 79 : 166-177.
- ADEBISI A.A., 1987** — The relationships between the fecundities, gonado-somatic indices and egg sizes of some fishes of the Ogun River, Nigeria. *Hydrobiologia*, 111 : 151-156.
- ADEBISI A.A., 1988** — Changes in the structural and functional components of the fish community of a seasonal river. *Arch. Hydrobiol.*, 113 : 457-463.
- ADENIJI E.O., 1975** — « Observations on agriculture and fisheries downstream of the Kainji dam ». In Imevbore A.M.A., Adegoke O.S., éd. : *The ecology of Lake Kainji, the transition from river to lake*. Ile-Ife, Nigeria, University of Ife Press : 181-186.
- AGNÈSE J.-F., 1989** — *Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes ouest-africains ayant un intérêt pour la pêche et l'aquaculture*. Thèse, université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier II, 194 p.
- AGNÈSE J.-F., BIGORNE R., 1992** — Premières données sur les relations génétiques entre onze espèces ouest-africaines de Mormyridae Teleostei, Osteichthyes. *Rev. Hydrobiol. trop.* 25 : 253-261.
- AGNÈSE J.-F.,**
OVERDORFF T., OZOUF-COSTAZ C., 1990 — Karyotypic study of some species of family Mochokidae Pisces, Siluriformes : evidence of female heterogamety. *J. Fish Biol.*, 37 : 375-381.
- AGNÈSE J.-F., TEUGELS G.G., 2000** — Genetic evidence for monophyly of the genus *Heterobranchus* and paraphyly of the genus *Clarias* (Siluriformes, Clariidae). *Copeia* 2001 (2) : 548-552.
- AGNÈSE J.-F., TEUGELS G.G., 2001** — The *Bathyclarias* catfish species flock from lake Malawi descends from *Clarias gariepinus*. *C. R. Acad. Sci. Paris*. 324 (2001) : 683-688.
- AGNÈSE J.-F., TEUGELS G.G., 2005** — Insight into the phylogeny of African Clariidae (Teleostei, Siluriformes) : implications for their body shape evolution, biogeography and taxonomie. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36, 3 : 546-553.
- ALBARET J.-J., 1982** — Reproduction et fécondité des poissons d'eau douce de Côte-d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 : 347-371.
- ALBARET J.-J., 1987** — Les peuplements de poissons de la Casamance Sénégal en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 : 291-310.
- ALBARET J.-J., 1994** — « Les poissons : biologie et peuplements ». In DURAND J.-R., DUFOUR P., GUIRAL D., ZABI S.G., éd. : *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. Tome 2 : *Les milieux saumâtres. L'exemple de la lagune Ébrié*. Paris, Orstom : 239-279.
- ALBARET J.-J.,**
CHARLES-DOMINIQUE E., 1982 — Observation d'un phénomène de maturation sexuelle précoce chez l'*Ethmalosa*, *Ethmalosa fimbrata* Bowdich, dans une baie polluée de la lagune Ébrié Côte-d'Ivoire. *Doc. sci. Centre Rech. océanogr.*, Abidjan, 13 : 23-31.
- ALBARET J.-J., DIOUF P.S., 1994** — « Diversité des poissons des lagunes et des estuaires ouest-africains ». In TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd. : *Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques*. Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool., Tervuren, 275 : 165-177.

- ALBARET J.-J., ÉCOUTIN J.-M., 1989 —
Communication mer-lagune : impact
d'une réouverture sur l'ichtyofaune
de la lagune Ébrié Côte-d'Ivoire.
Rev. Hydrobiol. trop., 22 : 71-81.
- ALBARET J.-J., ÉCOUTIN J.-M., 1990 —
Influence des saisons et des variations
climatiques sur les peuplements
de poissons d'une lagune tropicale en
Afrique de l'Ouest. *Acta oecologica*, 11 :
557-583.
- ALBARET J.J., SIMIER M., DARBOE F.S.,
ECOUTIN J.M., RAFFRAY J.,
TITO DE MORAIS L., 2004 —
Fish diversity and distribution in the
Gambia Estuary, West Africa, in relation
to environmental variables. *Aquatic
Living Resources*, 17 (1) : 35-46 .
- ALBERTSON R.C., MARKERT J.A.,
DANLEY P.D., KOCHER T.D., 1999 —
Phylogeny of a rapidly evolving clade :
the cichlid fishes of lake Malawi, East
Africa. *PNAS*, 96 : 5107-5110.
- ALBERTSON R.C., STREELMAN J.T.,
KOCHER T.D., 2003 a —
Genetic basis of adaptative shape
differences in the cichlid head. *Journal
of Heredity*, 94 (4) : 291-301.
- ALBERTSON R.C., STREELMAN J.T.,
KOCHER T.D., 2003 b —
Directional selection has shaped the
oral jaws of Lake Malawi cichlid fishes.
PNAS, 100 (9) : 5252-5257.
- ALLEN K.R., 1971 —
Relation between production and
biomass. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 28 :
1573-1581.
- ALLISON E.H., IRVINE K., THOMPSON A.B.,
NGATUNGA B.P., 1996 —
Diets and food consumption rates of
pelagic fish in Lake Malawi, Africa.
Freshwater Biology, 35 : 489-515.
- ALONGI D.M., 1988 —
Bacteria productivity and microbial
biomass in tropical mangrove
sediments. *Microb. Ecol.*, 15 : 59-79.
- ALONGI D.M., 1989 —
The role of soft-bottom benthic
communities in tropical mangrove and
coral reef ecosystem. *Critical Reviews
in Aquatic Sciences*, 1 : 243-280.
- AMIET J.-L.,
POLIAK D., CHAUCHE M., 1987 —
*Le genre Aphyosemion Myers Pisces,
Teleostei, Cyprinodontiformes.*
Compiègne, Sciences Nat, Faune du
Cameroun, vol. II, 262 p.
- ANGEL F., 1949 —
Contribution à l'étude de *Typhleotris
madagascariensis*, poisson aveugle
cavernicole du sud-ouest
de Madagascar. *Bull. Mus. natn.
Hist. nat.*, Paris, 2, 21 : 56-59.
- ANNE I., LELEK A., TOBIAS W., 1991 —
African man-made lakes : critical notes
on their ecology and economic
contribution. *Nat. Res. Dev.*, 33 : 7-19.
- ANTWI L.A.K., 1983 —
*The effect of Abate and chlorphoxim on
the brain acetylcholinesterase activity
of fish from treated rivers in the Volta
Basin area.* Achimota, IAB, 25 p.
- ANTWI L.A.K., 1985 —
Effects of aerial spraying of
chlorphoxim on the brain
acetylcholinesterase activity of fish
from three rivers in the Ivory Coast,
West Africa. *Environ. Pollution*, 39 :
151-159.
- ARAWANO G.A.O., 1982 —
Food and feeding of three *Distichodus*
species Pisces, Characiformes
in Lake Kainji, Nigeria. *Hydrobiologia*,
94 : 177-181.
- ARNEGARD M.E.,
BOGDANOWICZ S.M., HOPKINS C.D., 2005 —
Multiple cases of striking genetic
similarity between alternate electric fish
signal morphs in sympatry. *Evolution*,
59 (2) : 324-343.
- ARNOULT J., 1959 —
Poissons des eaux douces. Tananarive,
Faune de Madagascar, 10, 163 p.
- AWACHIE J.B.E., WALSON E.C., 1978 —
Atalla fishery of the lower Niger,
Nigeria. *CIFA tech. Pap/Doc. tech. Pap.
CPCA*, 5 : 296-311.
- AYVAZIAN S.G.,
DEEGAN L.A., FINN J.T., 1992 —
Comparison of habitat use by estuarine
fish assemblages in the Acadian
and Virginian Zoogeographic provinces.
Estuaries, 15, 3 : 368-383.

B

- BABIKER M.M., 1979 —
Respiratory behaviour, oxygen
consumption and relative dependance
on aerial respiration in the African
lungfish *Protopterus annectens* Owen
and an air-breathing teleost *Clarias
lazera*. *Hydrobiologia*, 65 : 177-187.

- BABIKER M.M., 1984** —
Development of dependance on aerial respiration in *Polypterus senegalus* Cuvier. *Hydrobiologia*, 110 : 351-363.
- BACH P., 1985** —
La pêche dans l'étang de Thau. Application de quelques notions d'écologie théorique aux communautés de poissons et à leur exploitation. Stratégie de quelques populations ichthyologiques capturées.
Thèse 3^e cycle, Montpellier II, 336 p.
- BACHMANN R.W., JONES B.L., FOX D.D., HOYER M., BULL L.A., CANFIELD D.E., 1996** —
Relations between trophic state indicators and fish in Florida USA lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53 : 842-855.
- BADJI A.B., 1990** —
Répertoire des principales espèces de poissons débarquées par la pêche artisanale en Casamance. *Arch. CRODT*, 177, 14 p.
- BAERENDS G.P., BAERENDS VAN ROON J.M., 1950** —
An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour*, suppl. 1 : 1-243.
- BAGLINIÈRE J.-L., MAISSE G., éd., 1991** —
La truite : biologie et écologie. Paris, Inra Éditions, 303 p.
- BAIJOT E., MOREAU J., BOUDA S., 1994** —
Aspects hydrobiologiques et piscicoles des retenues en zone soudano-sahélienne. Wageningen, CTA, 250 p.
- BAILEY R.G., 1972** —
Observations on the biology of *Nothobranchius guentheri* Pfeffer Cyprinodontidae, an annual fish from the coastal region of east Africa. *Afr. J. trop. Hydrobiol. Fish.*, 1 : 33-43.
- BAILEY R.G., 1988** —
« Fish and fisheries ». In HOWELL P., LOCK M., COBB S., éd. : *The Jonglei canal : impact and opportunity.* Cambridge, Cambridge University Press : 328-349.
- BAKUN A., 1989** —
« L'océan et la variabilité des populations marines ». In Troadec J.-P., éd. : *L'Homme et les ressources halieutiques.* Brest, Ifremer : 155-188.
- BALEK J., 1977** —
Hydrology and water resources in tropical Africa. Amsterdam, Elsevier, Developments in Water Science 8 : 208 p.
- BALON E.K., 1975** —
Reproductive guilds of fishes : a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32 : 821-864.
- BALON E.K., 1977** —
Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl, 1927 Mbuna, Cichlidae, Malawi with a discussion on advanced prospective styles in fish reproduction and development. *Env. Biol. Fish.*, 2 : 147-176.
- BALON E.K., 1978** —
Reproductive guilds and the ultimate structure of fish taxocenes : amended contributions to the discussion presented at the mini-symposium. *Env. Biol. Fish.*, 3 : 159-162.
- BALON E.K., 1981** —
Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Env. Biol. Fish.*, 6 : 377-389.
- BALON E.K., 1984** —
« Patterns in the evolution of the reproductive styles in fishes ». In Potts G.W., Wootton R.J., éd. : *Fish reproduction : strategies and tactics.* London, Academic Press : 35-53.
- BALON E.K., 1985** —
Early life histories of fishes : new development, ecological and evolutionary perspectives. Dordrecht, W. Junk Publ., Developments in Environmental Biology of Fishes, 5.
- BALON E.K., 1986** —
Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life history model. *Env. Biol. Fish.*, 16 : 11-24.
- BALON E.K., 1990** —
Epigenesis of an epigeneticist : the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichth. Rev.*, 1 : 1-42.
- BALON E.K., BRUTON M.N., 1986** —
Introduction of alien species or why scientific advice is not heeded. *Env. Biol. Fish.*, 16 : 225-230.
- BALON E.K., COCHE A.G., éd., 1974** —
Lake Kariba, a man-made tropical ecosystem in Central Africa. La Haye, W. Junk, Monographiae Biologicae, 24, 767 p.
- BALON E.K., STEWART D.J., 1983** —
Fish assemblages in a river with unusual gradient Luongo, Africa Zaire system, reflections on river zonation, and description of another new species. *Env. Biol. Fish.*, 9 : 225-252.

- BANISTER K.E., 1973** —
A revision of the large *Barbus* Pisces, Cyprinidae of East and Central Africa. Studies of African Cyprinidae. Part II. *Bull. Brit. Mus., Nat. Hist., Zool.*, 26 : 1-148.
- BANISTER K.E., 1994** —
Glossogobius ankaranensis, a new species of blind cave goby from Madagascar Pisces : Gobioidae : Gobiidae. *Aqua - J. Ichth. Aqu. Biol.*, 1, 3 : 25-28.
- BANISTER K.E., BAILEY R.G., 1979** —
Fishes collected by the Zaire River Expedition 1974-75. *Zool. J. Linn. Soc.*, 66 : 205-249.
- BANISTER K.E., CLARKE M.A., 1980** —
A revision of the large *Barbus* Pisces, Cyprinidae of Lake Malawi with a reconstruction of the history of the southern African Rift Valley lakes. *J. nat. Hist.*, 14 : 483-542.
- BARAN E., 1995** —
Dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons estuariens en Guinée. Relations avec le milieu abiotique. Paris, Orstom, Travaux et documents microfichés, 142, 236 p.
- BARAN E.,**
ALBARET J.-J., DIOUF P.S., à paraître —
« Ichtyofaunes estuariennes des pays des Rivières du Sud ». In Cormier-Salem M.-C., éd. : *Sociétés et mangrove des pays des Rivières du Sud*. Paris, Orstom/Karthala.
- BARBAULT R., 1981** —
Écologie des populations et des peuplements. Paris, Masson, 200 p.
- BARBAULT R., 1990** —
Écologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. Paris, Masson, 272 p.
- BARBAULT R., 1992** —
Écologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits. Paris, Masson, 200 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.
- BAREL C.D.N.,**
LIGVOET W., GOLDSCHMIDT T.,
WITTE F., GOUDSWAARD P.C., 1991 —
« The haplochromine cichlids in Lake Victoria : an assessment of biological and fisheries interests ». In KEENLEYSIDE M.H.A., éd. : *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution*. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 2 : 258-279.
- BAREL C.D.N., OIJEN M.J.P. VAN, WITTE F., WITTE-MAAS E.L.M., 1977** —
An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 27 : 333-389.
- BARETT B.B., MERELL J.J., MORRISON T.P., GILLESPIE M.C., RALPH E.J., BURDON J.F., 1978** —
A study of Louisiana's major estuaries and adjacent offshore waters. La. Dept. Wildlife Fish. Tech. Bull., 27, 197 p.
- BARLOW G.W., 1984** —
Patterns of monogamy among teleost fishes. *Archiv. für Fischereiwissenschaft*, Hamburg, 35 : 75-123.
- BARNARD K.H., 1943** —
Revision of the indigenous freshwater fishes of the S.W. Cape Region. *Ann. S. Afr. Mus.*, 36, 2 : 101-262.
- BARNES R.F.W., 1990** —
Deforestation trends in tropical Africa. *Afr. J. Ecol.*, 28 : 161-173.
- BAROILLER J.-F., FOSTIER A., CAUTY C., JALABERT B., 1996** —
« Effets de fortes températures d'élevage sur le sex ratio de descendances issues de néomâles d'*Oreochromis niloticus* ». In PULLIN R.S.V., LAZARD J., LEGENDRE M., AMON-KOTHAS J.B., PAULY D., éd. : *Le troisième symposium international sur le tilapia en aquaculture* Iclarm, CRO, Orstom, Cirad. Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 41 : 273-281.
- BAROILLER J.-F., JALABERT B., 1989** —
Contribution of research in reproductive physiology to the culture of tilapias. *Aquat. Liv. Resour.*, 2 : 105-116.
- BAROILLER J.-F., TOGUYENI A., 1996** —
« Comparaison des effets d'un stéroïde naturel, 11 β -hydroxyandrostènedione, et d'un androgène de synthèse, 17-méthyltestostérone, sur le sex ratio chez *Oreochromis niloticus* ». In PULLIN R.S.V., LAZARD J., LEGENDRE M., AMON-KOTHAS J.B., PAULY D., éd. : *Le troisième symposium international sur le tilapia en aquaculture* Iclarm, CRO, Orstom, Cirad. Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 41 : 261-269.

- BARON V.D., ORLOV A.A.,
GOLUBSTOV A.S., 1994 —
African *Clarias* catfish elicits long-lasting
weak electric pulses. *Experientia*, 50 :
644-647.
- BATTAGLIA B., FAVA G., 1982 —
« Genetic adaptation to brackish-water
environments ». In : Actes
du symposium international sur
les lagunes côtières, Scor/labo/Unesco,
Bordeaux, 8-14 sept. 1981. *Oceanologica
Acta*, num. spéc. : 221-224.
- BAUER R., 1968 —
Untersuchungen zur Entladungstätigkeit
und zum Beutefangverhalten des
Zitterwelses *Malapterurus electricus*
Gmelin 1789 Siluroidea, Malapteruridae,
Lacép. 1803. *Z. vergl. Physiol.*, 59 : 371-
402.
- BAYLEY P.B., 1977 —
Changes in species compositions
of the yields and catch per effort
during the development of the fishery
at Lake Turkana, Kenya.
Arch. Hydrobiol., 79 : 111-132.
- BAYLEY P.B., LI H.W., 1992 —
« Riverine fishes ». In Calow P.,
Petts G.E., éd. : *The rivers handbook*.
Oxford, Blackwell Scientific Publ., vol. I :
251-281.
- BEADLE L.C., 1981 —
The inland waters of tropical Africa.
An introduction to tropical limnology.
London and New York, Longman, 475 p.
- BECKLEY L.E., 1984 —
The ichthyofauna of the Sundays
estuary, South Africa, with particular
reference to the juvenile marine
component. *Estuaries*, 7 : 248-258.
- BEGG G.W., 1974 —
The distribution of fish of riverine origin
in relation to the limnological
characteristics of the five basins of Lake
Kariba. *Hydrobiologia*, 44 : 277-286.
- BEGG G.W., 1976 —
The relationship between the diurnal
movements of some of the zooplankton
and the sardine *Limnothrissa miodon*
in Lake Kariba, Rhodesia. *Limn. Ocean.*,
21 : 529-539
- BEGON M.,
HARPER J.L., TOWNSEND C.R., 1986 —
*Ecology : individuals, populations and
communities.* Oxford, Blackwell
Scientific Publ.
- BELBENOIT P., MOLLER P.,
SERRIER J., PUSH S., 1979 —
Ethological observations on the electric
organ discharge behaviour of the electric
catfish *Malapterurus electricus* Pisces.
Behav. Ecol. Sociobiol., 4 :
321-330.
- BELL J.D., POLLAR D.A., BURCHMORE J.J.,
PEASE B.C., MIDDLE A.J., 1984 —
Structure of a fish community
in a temperate tidal mangrove creek
in Botany bay, New South Wales.
Aust. J. Mar. Fresh. Res., 35 : 33-46.
- BELL-CROSS G., 1972 —
The fish fauna of the Zambezi River
system. *Arnoldia*, 5 : 1-19.
- BELL-CROSS G., 1976 —
The fishes of Rhodesia. Salisbury,
National Museums and Monuments
of Rhodesia, 262 p.
- BÉNECH V., DANSOKO D. 1994 —
« Reproduction des espèces d'intérêt
halieutique ». In QUENSIÈRE J., éd. :
La pêche dans le delta central du Niger.
*Approche pluridisciplinaire d'un système
de production halieutique.* Orstom-
Karthala-IER, vol. I : 213-227.
- BÉNECH V.,
DURAND J.-R., QUENSIÈRE J., 1983 —
« Fish communities of Lake Chad and
associated rivers and floodplains ». In
CARMOUZE J.-P., DURAND J.-R., LÉVÊQUE
C., éd. : *Lake Chad. Ecology and
productivity of a shallow tropical
ecosystem.* La Haye, W. Junk,
Monographiae Biologicae, 53 : 293-356.
- BÉNECH V.,
FRANC J., MATTELET P., 1978 —
Utilisation du chalut électrifié
pour l'échantillonnage des poissons
en milieu tropical. *Cah. Orstom,
sér. Hydrobiol.*, 12 : 137-224.
- BÉNECH V., LE HONG CHUONG P., 1993 —
Utilisation comparée du verveux et du
sonar pour l'étude des migrations
latérales des poissons dans le delta
central du Niger. *Ichthyol. Explor.
Freshwaters*, 4 : 241-250.
- BÉNECH V., LEK S., 1981 —
Résistance à l'hypoxie et observations
écologiques pour seize espèces
de poissons du Tchad. *Rev. Hydrobiol.
trop.*, 14 : 153-168.
- BÉNECH V.,
LEMOALLE J., QUENSIÈRE J., 1976 —
Mortalité de poissons et conditions de
milieu dans le lac Tchad au cours d'une
période de sécheresse. *Cah. Orstom,
sér. Hydrobiol.*, 10 : 119-130.
- BÉNECH V., OUATTARA S., 1990 —
Rôle des variations de conductivité de
l'eau et d'autres facteurs externes dans
la croissance ovarienne d'un poisson
tropical, *Brycinus leuciscus* Characidae.
Aquat. Liv. Res., 3 : 153-162.

- BÉNECH V., PENAZ M., LE HONG CHUONG P., 1994** —
« Migrations latérales des poissons : l'exemple de la mare de Batamani août-décembre 1991 ». In QUENSIÈRE J., éd. : *La pêche dans le delta central du Niger. Approche pluridisciplinaire d'un système de production halieutique*. Orstom-Karthala-IER, vol. I : 237-253.
- BÉNECH V., QUENSIÈRE J., 1982** —
Migration de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. 1. Méthodologie d'échantillonnage et résultats généraux. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 : 253-270.
- BÉNECH V., QUENSIÈRE J., 1983** —
Migration de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. 2. Comportement et rythme d'activité des principales espèces. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 : 79-101.
- BÉNECH V., QUENSIÈRE J., 1985** —
Stratégies de reproduction des poissons du Tchad en période « Tchad normal » 1966-1971. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 : 227-244.
- BÉNECH V., QUENSIÈRE J., 1989** —
Dynamique des peuplements ichtyologiques de la région du lac Tchad. Influence de la sécheresse. Paris, Orstom, Travaux et documents microfichés, 51, vol. I, 428 p., vol. II, 195 p.
- BENNET M.V.L., 1971** —
« Electric organs ». In Hoar W.S., Randall D.J., éd. : *Fish physiology*. London, Academic Press, vol. V : 347-491.
- BERTALANFFY L. VON, 1938** —
A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10 : 181-213.
- BERTIN L., ARAMBOURG C., 1958** —
« Systématique des poissons ». In Grassé P.P., éd. : *Traité de zoologie*. Paris, Masson, t. VII 3 : 1967-1983.
- BEVERTON R.J.H., 1983** —
« Science and decision-making in fisheries regulation ». In : *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*, San José, Costa Rica, 18 April 1983. Rome, FAO, Fisheries Reports, 291 : 920-936.
- BEVERTON R.J.H., HOLT S.J., 1957** —
On the dynamics of exploited fish populations. U.K. Min. Agric. Fish. Fish. Invest. Ser. 2.V.19.
- BIGORNE R., 1987** —
Le genre *Mormyrops* Pisces, Mormyridae en Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 : 145-164.
- BIGORNE R., 1989** —
Les genres *Brienomyrus* et *Isichthys* Pisces, Mormyridae en Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 : 317-338.
- BIGORNE R., 1990** —
Révision systématique du genre *Pollimyrus* Teleostei, Mormyridae en Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23 : 313-327.
- BIGORNE R., PAUGY D., 1991** —
Note sur la systématique des *Petrocephalus* Teleostei : Mormyridae d'Afrique de l'Ouest. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 2 : 1-30.
- BILLARD R., BRETON B., 1978** —
« Rhythms of reproduction in teleost fish ». In Thorpe J.E., éd. : *Rhythmic activity of fishes*. London, Academic Press : 31-53.
- BINEY C., AMUZU A.T., CALAMARI D., KABA N., MBOME I.L., NAEVE H., OCHUMBA P.B.O., OSIBANJO O., REDEGONDE V., SAAD M.A.H., 1992** —
Review of heavy metals in the African aquatic environment. *FAO Fisheries Reports*, 471 : 7-43.
- BLABER S.J.M., 1974** —
Osmoregulation in juvenile *Rhabdosargus holubi* Steindachner Teleostei : Sparidae. *J. Fish Biol.*, 6 : 797-800.
- BLABER S.J.M., 1977** —
The feeding ecology and relative abundance of mullet Mugilidae in Natal and Pondoland estuaries. *Biol. J. Linn. Soc.*, 9 : 259-275.
- BLABER S.J.M., 1980** —
Fish of the Trinity inlet system of north Queensland with notes on the ecology of fish faunas of tropical Indo-Pacific estuaries. *Austral. J. Mar. Freshwat. Res.*, 31 : 137-146.
- BLABER S.J.M., 1981** —
The zoological affinities of estuarine fishes in South-East Africa. *S. Afr. J. Sci.*, 77 : 305-307.
- BLABER S.J.M., 1985** —
« The ecology of fishes of estuaries and lagoons of the Indo-Pacific with particular reference to southeast Africa ». In YAÑEZ-ARANCIBIA A., éd. : *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons*. Mexico, Editorial Universitaria : 247-277.

- BLABER S.J.M., 1988** —
« Fish communities of South East African coastal lakes ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. : *Biology and ecology of African freshwater fishes*. Paris, Orstom, Trav. et Doc. 216 : 351-362.
- BLABER S.J.M., BLABER T.G., 1980** —
Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *J. Fish Biol.*, 17 : 143-162.
- BLABER S.J.M., HAY D.G., CYRUS D.P., MARTIN T.J., 1984** —
The ecology of two degraded estuaries on the north coast of Natal, South Africa. *S. Afr. J. Zool.*, 19 : 224-240.
- BLABER S.J.M., WHITFIELD A.K., 1977** —
The feeding ecology of juvenile mullet Mugilidae in south-east African estuaries. *Biol. J. Linn. Soc.*, 9 : 277-284.
- BLABER S.J.M., YOUNG J.W., DUNNING M.C., 1985** —
Community structure and zoogeographic affinities of the coastal fishes of the Dampier region of north-western Australia. *Austral. J. Mar. Freshwat. Res.*, 36 : 247-266.
- BLABER S.J.M., BREWER D.T., SALINI J.P., 1989** —
Species composition and biomasses of fishes in different habitats of tropical northern Australian estuary : their occurrence in the adjoining sea and estuarine dependance. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 29 : 509-531.
- BLABER S.J.M., CYRUS D.P., ALBARET J.J., CHONG VING CHING, DAY J.W., ELLIOTT M., FONSECA M.S., HOSS D.E., ORENSANZ J., POTTER I.C., SILVERT W., 2000** —
Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57 : 590-602.
- BLACHE J., MITON F., 1962** —
Première contribution à la connaissance de la pêche dans le bassin hydrographique Logone-Chari-lac Tchad. Aspect général des activités de la pêche et de la commercialisation des produits. Description des engins de pêche et leur emploi. Paris, Orstom, Mémoires, 4, vol. I, 144 p.
- BLACHE J., MITON F., STAUCH A., ILTIS A., LOUBENS G., 1964** —
Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. Étude systématique et biologique. Paris, Orstom, Mémoires, 4, vol. II, 486 p.
- BLANC L., 1996** —
Analyse des données de radiopistage : échanges d'outils biométriques sur le réseau Internet. DEA, univ. Claude Bernard-Lyon I, 30 p.
- BLONDEL J., 1995** —
Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson, coll. Écologie, 27, 297 p.
- BLUMER L.S., 1982** —
A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zool. J. Linn. Soc. London*, 75 : 1-22.
- BOESEMAN M., 1963** —
An annotated list of fishes from the Niger delta. *Zoologische Verhandelingen*, 61, 54 p.
- BONGERS A.J.B., NGUENGA D., EDING E.H., RICHTER C.J.J., 1995** —
Androgenesis in the African catfish, *Clarias gariepinus*. *Aquat. Liv. Resour.*, 8 : 329-332.
- BONNEFILLE R., 1993** —
Afrique, paléoclimats et déforestation. *Sécheresse*, 4 : 221-231.
- BONOU C.A., TEUGELS G.G., 1985** —
Révision systématique du genre *Parachanna* Teugels et Daget, 1984 Pisces, Channidae. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 : 267-280.
- BOOTSMA H.A., 1993** —
Spatio-temporal variation of phytoplankton biomass in Lake Malawi, Central Africa. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung fuer Limnologie*, 25 : 882-886.
- BOOTSMA H.A., HECKY R.E., HESSLEIN R.H., TURNER G.F., 1996** —
Food partitioning among Lake Malawi nearshore fishes as revealed by stable isotope analyses. *Ecology*, 77 : 1286-1290.
- BOUJARD T., PASCAL M., MEUNIER J.-F., LE BAIL P.-Y., 1997** —
Poissons de Guyane : guide écologique de l'Approuague et de la réserve des Nouragues. Paris, Inra Editions, 219 p.
- BOUCHEREAU J.-L., 1994** —
Bioécologie et tactiques adaptatives d'occupation d'une lagune méditerranéenne Mauguio, Languedoc, France par trois poissons téléostéens Gobiidae : Pamatoschistus minutus Pallas, 1970, P. microps Kroyer, 1838, Gobius niger Linnaeus, 1758. Thèse univ. Montpellier II, 284 p.

- BOULENGER G.A., 1901 —**
Les poissons du bassin du Congo.
 Bruxelles, Publication de l'État
 indépendant du Congo, 532 p.
- BOULENGER G.A., 1907 —**
Zoology of Egypt. The fishes of the Nile.
 London, H. Rees, 2 vol., 578 p.
- BOULENGER G.A., 1909-1916 —**
*Catalogue of the freshwater fishes
 of Africa.* London, British Museum
 Natural History, 4 vol.
- BOULOU D., 1982 —**
 Rapport sur les essais d'introduction de
 la carpe argentée *Hypophthalmichthys
 molitrix* dans la retenue Sidi Mohamed
 Ben Abdallah. Rabat, Projet RCE/001,
 ONEP, Rapport technique A-19.
- BOUSQUET F., 1994 —**
*Des milieux, des poissons, des
 hommes : étude par simulations multi-
 agents. Le cas de la pêche dans le delta
 central du Niger.* Paris, Orstom, Travaux
 et documents microfichés, 119, 203 p.
- BOWEN H.S., 1988 —**
 « Detritivory and herbivory ». In LÉVÊQUE C.,
 BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. :
*Biology and ecology of African
 freshwater fishes.* Paris, Orstom,
 Travaux et documents, 216 : 243-247.
- BOYCE M.S., 1979 —**
 Seasonality and patterns of natural
 selection for life histories. *Am. Nat.*,
 114 : 569-583.
- BRANCH G.M., GRINDLEY J.R., 1979 —**
 Ecology of southern African estuaries.
 11. Mngazana : a mangrove estuary in
 Transkei. *S. Afr. J. Zool.*, 19 : 224-240.
- BRATTON B.O., KRAMER B., 1989 —**
 Patterns of the electric organ discharge
 during courtship and spawning
 in the mormyrid fish, *Pollimyrus isidori*.
Behav. Ecol. Sociobiol., 24 : 349-368.
- BREDER C.M., ROSEN D.E., 1966 —**
Modes of reproduction in fishes.
 Neptune City New Jersey, Tropical Fish
 Hobbyist Publ., 941 p.
- BREUIL C., QUENSIÈRE J., 1995 —**
*Éléments d'une politique
 de développement durable des pêches
 et de la pisciculture au Mali.*
 MLI/91/005, PAMOS, Volet pêche.
 Rome, FAO, 101 p.
- BRICHARD P., 1978 —**
Fishes of the Lake Tanganyika.
 Neptune City New Jersey, Tropical Fish
 Hobbyist Publ., 448 p.
- BRICHARD P., 1989 —**
Cichlids of Lake Tanganyika.
 Neptune City New Jersey, Tropical Fish
 Hobbyist Publ., 544 p.
- BROSSET A., 1982 —**
 Le peuplement de Cyprinodontes
 du bassin de l'Ivindo, Gabon. *Rev. Ecol.
 Terre et Vie*, 36 : 233-295.
- BROWN L.H., URBAN E.K., 1969 —**
 The breeding biology of the Great White
 Pelican *Pelecanus onocrotalus roseus* at
 Lake Shala, Ethiopia. *Ibis*, 111 : 199-237.
- BRUTON M.N., 1979 a —**
 The breeding biology and early
 development of *Clarias gariepinus*
 Pisces : Clariidae in Lake Sibaya,
 South Africa, with a review of breeding
 in species of the subgenus
Clarias Clarias. *Trans. Zool. Soc.
 London*, 35 : 1-45.
- BRUTON M.N., 1979 b —**
 The survival of habitat desiccation
 by air breathing clariid catfishes.
Env. Biol. Fish., 4 : 273-280.
- BRUTON M.N., 1985 —**
 The effects of suspendoids on fish.
Hydrobiologia, 125 : 221-241.
- BRUTON M.N., 1989 —**
 « The ecological significance
 of alternative life-history styles ».
 In Bruton M.N., éd. : *Alternative life-
 history styles of animals*. Dordrecht,
 Kluwer Academic Publishers : 503-553.
- BRUTON M.N., KOK H.M., 1980 —**
 « The freshwater fishes of
 Maputaland ».
 In Bruton M.N., Cooper K.H., éd. :
Studies on the ecology of Maputaland.
 Grahamstown, Rhodes University,
 Durban, Natal Branch of Wildlife Society
 of Southern Africa : 210-244.
- BRUTON M.N., MERRON G.S., 1990 —**
 The proportion of different
 eco-ethological sections of reproductive
 guilds of fishes in some African inland
 waters. *Env. Biol. Fish.*, 28 : 179-187.
- BURGIS M.-J., DARLINGTON J.E.P.C., DUNN
 I.G., GANF G.G.,
 GWAHABA J.J., MCGOWAN L.M., 1973 —**
 The biomass and distribution
 of organisms in Lake George, Uganda.
Proc. R. Soc., Lond., B, 184 : 271-298.
- BURGIS M.-J., SYMOENS J.-J., éd., 1987 —**
*Zones humides et lacs peu profonds
 d'Afrique / African wetlands and shallow
 water bodies.* Livre 2 : Répertoire /
 Directory. Paris, Orstom, Travaux et
 documents, 211, 652 p.

C

BUSSON F., 1996 —

Contribution à l'éthologie des poissons Cichlidae : comportement agonistique chez Neolamprologus multifasciatus BOULENGER, 1906, endémique du lac Tanganyika, Afrique. Rapport de stage, univ. Paris VI, 32 p.

CALCAGNOTTO D., SCHAEFFER S.A.,

DESALLE R., 2005 —

Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Mol. Phyl. Evol.*, 36 : 135-153.

CAMBRAY J.A., 1985 —

Observations on spawning of *Labeo capensis* and *Clarias gariepinus* in the regulated Lower Orange River, South Africa. *South African Journal of Sc.*, 81 : 318-321.

CAMBRAY J.A., TEUGELS G.G., 1988 —

Selected annotated bibliography of early developmental studies of African freshwater fishes. *Ann. Cape Prov. Mus. nat. Hist.*, 18 : 31-56.

CAPPETTA H.,

RUSSEL D.E., BRAILLON J., 1972 —

Sur la découverte de Characidae dans l'Éocène inférieur français Pisces, Cypriniformes. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3^e sér., 51, *Sci. Terre*, 9 : 37-47.

CARMOUZE J.-P.,

DURAND J.-R., LÉVÊQUE C., éd., 1983 —

Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. La Haye, W. Junk, Monographiae Biologicae, 53, 575 p.

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 : 634-639.

CASPERS H., 1954 —

Biologische Untersuchungen über die Lebensräume der Unterelbe und des Vormündungsgebiet der Nordsee. *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamb.*, 23 : 76-85.

CASWELL H., 1983 —

Phenotypic plasticity in life-history traits : demographic effects and evolutionary consequences. *Am. Zool.*, 23 : 35-46.

CAVENDER T.M., 1991 —

« The fossil record of the Cyprinidae ». In Winfield I.J., Nelson J.S., éd. : *Cyprinid fishes : systematics, biology and exploitation.* London, Chapman and Hall : 34-54.

CAVIN L., BRITO P.M., 2001 —

A new Lepisosteidae (Actinopterygii : Gynghimodi) from Cretaceous of the Kem Kem beds, southern Morocco. *Bull. Soc. Géol. France*, 172 : 661-670.

CACCHI P., 1993 —

Phytoplankton et conditions de milieu dans l'estuaire du fleuve Sénégal : effets du barrage de Diama. Paris, Orstom, Travaux et documents microfichés, 94, 437 p.

CÉZILLY F., BRUN B., HAFNER H., 1991 —

Foraging and fitness. *Acta oecologica*, 12 : 683-696.

CHABOUD C.,

CHARLES-DOMINIQUE E., 1991 —

« Les pêches artisanales en Afrique de l'Ouest : état des connaissances et évolution de la recherche ». In Durand J.-R., Lemoalle J., Weber J., éd. : *La recherche face à la pêche artisanale.* Symposium international Orstom-Ifremer, Montpellier, 3-7 juillet 1989. Paris, Orstom, Colloques et séminaires : 99-141.

CHAO L.B.,

PEREIRA L.E., VIEIRA J.P., 1985 —

« Estuarine fish community of the Dos Patos Lagoon, Brazil. A baseline study ». In YÁÑEZ-ARANCIBIA A., éd. : *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons.* Mexico, Editorial Universitaria : 429-450.

CHAPMAN L.J., CHAPMAN C.A., 1993 —

Fish populations in tropical floodplain pools : a re-evaluation of Holden's data on the Rivers Sokoto. *Ecol. Freshwat. Fish*, 2 : 23-30.

CHAPMANN D.W., WELL P. VAN, 1978 —

Growth and mortality of *Stolothrissa tanganicae*. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 107 : 26-35.

CHARLES-DOMINIQUE E., 1989 —

Catch efficiencies of purse and beach seines in Ivory Coast lagoon. *Fish. Bull.*, 87 : 911-921.

CHARLES-DOMINIQUE E., 1994 —

L'exploitation de la lagune Aby Côte-d'Ivoire par la pêche artisanale. Dynamique des ressources, de l'exploitation et des pêcheries. Paris, Orstom, Travaux et documents microfichés, 120, 407 p.

- CHAVEZ E.A., 1979 —
Análisis de la comunidad de una laguna costera en la costa sur occidental de México. *Ann. Centro Cienc. Mar. Limnol.*, México, 6 2 : 15-44.
- CHONG V.C., SASEKUMAR A., LEH M.U.C., CRUZ R.D., 1990 —
The fish and prawn communities of a Malaysian coastal mangrove system, with comparisons to adjacent mud flats and inshore waters. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 31 : 703-722.
- CHRISTENSEN V., PAULY D., éd., 1993 —
Trophic models of aquatic ecosystems. Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 26, 390 p.
- CHUBB C.F., POTTER I.C., 1984 —
The reproductive biology and estuarine movements of the gizzard shad, *Nematalosa vlaminghi* Munro. *J. Fish Biol.*, 25 : 527-543.
- CLOUD P., 1978 —
Cosmos, earth and man. New Haven Connecticut, Yale University Press.
- COCHE A.G., 1982 —
Cage culture of tilapias. In : *The biology and culture of tilapias*. Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 7 : 205-246.
- COE M.J., 1966 —
The biology of *Tilapia grahami* Boulenger in Lake Magadi, Kenya. *Acta tropica*, 23 : 158-162.
- COE M.J., 1969 —
Observations on *Tilapia alcalica* Hilgendorf, an endemic cichlid fish from Lake Natron, Tanzania. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 80 : 1-14.
- COGELS F.X., 1984 —
Étude limnologique d'un lac sahélien. Le lac de Guiers Sénégal. Doctorat en sciences de l'environnement, Fondation universitaire luxembourgeoise, Arlon.
- COHEN A.S., BILLS R., COCQUYT C.Z., CALIJON A.G., 1993 —
The impact of sediment pollution on biodiversity in Lake Tanganyika. *Cons. Biol.*, 7 : 667-677.
- COHEN J.E., 1989 —
« Food webs and community structure ». In Roughgarden J., May R.M., Levin S.A., éd. : *Perspectives in ecological theory*. Princeton New Jersey, Princeton University Press : 181-202.
- COLE L.C., 1954 —
The population consequences of life history phenomena. *Q. Rev. Biol.*, 29 : 103-137.
- COLGAN P.W., 1983 —
Comparative social recognition. New York, Wiley-Interscience, 281 p.
- COLYN M., 1987 —
Les primates des forêts ombrophiles de la cuvette du Zaïre : interprétations zoogéographiques des modèles de distribution. *Rev. Zool. afr.*, 101 : 183-196.
- CORREL D.L., 1978 —
Estuarine productivity. *BioScience*, 28 : 646-650.
- COULIBALY A., GERBE A., STOMAL B., WEIGEL J.-Y., 1992 —
Étude des filières traditionnelles de transformation du poisson au Mali. Rapport Iare-Isfra-Orstom-Resed, 155 p.
- COULTER G.W., 1966 —
The deep benthic fishes of the South of Lake Tanganyika with special reference to distribution and feeding in *Bathybates* species, *Hemibathes stenosoma* and *Chrysichthys* species. *Fish. Res. Bull., Zambia*, 4 : 33-38.
- COULTER G.W., 1970 —
Population changes within a group of fish species in Lake Tanganyika, following their exploitation. *J. Fish Biol.*, 2 : 329-353.
- COULTER G.W., 1981 —
Biomass, production and potential yield of the Lake Tanganyika pelagic fish community. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 110 : 325-335.
- COULTER G.W., éd., 1991 a —
Lake Tanganyika and its life. London, Oxford University Press, Natural History Museum Publications, 354 p.
- COULTER G.W., 1991 b —
« Pelagic fish ». In COULTER G.W., éd. : *Lake Tanganyika and its life*. London, Oxford University Press, Natural History Museum Publications : 111-138.
- COULTER G.W., 1994 —
« Speciation and fluctuating environments, with reference to ancient East African Lakes ». In MARTENS K.F., GODDEERIS B., COULTER G., éd. : *Speciation in ancient lakes*. *Arch. Hydrobiol.*, 44 : 127-137.
- COULTER G.W., ALLANSON B.R., BRUTON M.N., GREENWOOD P.H., HART R.C., JACKSON P.B.N., RIBBINK A.J., 1986 —
Unique qualities and special problems of the African Great Lakes. *Env. Biol. Fish.*, 17 : 161-184.
- CRAIG P.C., GRIFFITHS W.B.,

- HALDORSON L., McELDERRY H., 1982 —
Ecological studies of Arctic cod
Boreogadus saida in Beaufort Sea
coastal Waters, Alaska. *Can. J. Fish.
Aquat. Sci.*, 39 : 395-406.
- CRAPON DE CRAPONA M.-D., 1980 —
Olfactory communication in a cichlid
fish, *Haplochromis burtoni*.
Z. Tierpsychol. 52 : 113-135.
- CRAPON DE CRAPONA M.-D., 1982 —
The influence of early experience
on preferences for optical and chemical
cues produced by both sexes
in the cichlid fish *Haplochromis burtoni*
Astatotilapia burtoni, Greenwood 1979.
Z. Tierpsychol., 58 : 329-361.
- CRAPON DE CRAPONA M.-D.,
FRITZSCH B., 1984 —
Interspecific fertile hybrids of
haplochromine Cichlidae Teleostei and
their possible importance for speciation.
Neth. J. Zool., 34, 4 : 503-538.
- CRAWFORD J.D., 1991 —
Sex Recognition by Electric Cues
in a Sound-Producing Mormyrid Fish,
Pollimyrus isidori. *Brain Behav. Evol.*,
38 : 20-38.
- CRAWFORD J.D.,
HAGEDORN M., HOPKINS C.D., 1986 —
Acoustic communication in an electric
fish *Pollimyrus isidori* Mormyridae.
J. comp. Physiol., 159A : 297-310.
- CRAWFORD J.D., HOPKINS C.D., 1989 —
Detection of a previously unrecognized
mormyrid fish *Mormyrus subundulatus*
by electric discharge characters.
Cybbium, 13 : 319-326.
- CRIDLAND C.C., 1961 —
Breeding studies on *Tilapia zillii*
and *Tilapia nigra*. *E. Afr. Freshwat.
Fish. Res. Org.* : 29-32.
- CROSA G., 1996 —
*Quantitative Ecological Assessment
of 20 years of invertebrate collections.
Report on the analysis of
the invertebrate assemblages collected
during the Onchocerciasis Control
Programme in West Africa.* Doc.
OMS/OCP/VCU/Hybio, 97.7, 23 p.
- CROWDER L.B., COOPER W.E., 1982 —
Habitat structural complexity and
the interaction between bluegills and
their prey. *Ecology*, 63 : 1802-1813.
- CRUL R.C.M., 1992 —
*Models for estimating potential fish
yields of African inland waters.* Rome,
FAO, Cifa Occas. Pap., 16, 22 p.
- CRUL R.C.M., ROEST F.C., 1995 —
*Current status of fisheries
and fish stocks of the four largest
African reservoirs : Kainji, Kariba,
Naser/Nubia and Volta.* Rome, FAO, Cifa
Tech. Pap., 30, 134 p.
- CURY P., ROY C., éd., 1991 —
*Pêcheries ouest-africaines. Variabilité,
instabilité et changement.*
Paris, Orstom, 526 p.
- CUSHING D.H., 1982 —
Climate and fisheries.
London, Academic Press.
- CUVIER G., 1798 —
*Tableau élémentaire de l'histoire
naturelle des animaux.* Paris, 710 p.
Livre V « Des poissons » : 303-371.
- CUVIER G., VALENCIENNES A.,
1828-1849 —
Histoire naturelle des Poissons.
Paris, P. Bertrand/Strasbourg, C. Pitois
22 vol.
- CYR H., PETERS R.H., 1996 —
Biomass-size spectra and the prediction
of fish biomass in lakes. *Can. J. Fish.
Aquat. Sci.*, 53 : 994-1006.
- CYRUS D.P., BLABER S.J.M. 1987 a —
The influence of turbidity on juvenile
marine fishes in estuaries. Part 1. Field
studies at Lake St. Lucia on
the southeastern coast of Africa.
Exp. Mar. Biol. Ecol., 109 : 53-70.
- CYRUS D.P., BLABER S.J.M., 1987 b —
The influence of turbidity on juvenile
marine fishes in estuaries.
Part 2. Laboratory studies, comparisons
with field data and conclusions.
Exp. Mar. Biol. Ecol., 109 : 71-91.
- CYRUS D.P., BLABER S.J.M., 1987 c —
The influence of turbidity on juvenile
marine fishes in the estuaries of Natal,
South Africa. *Cont. Shelf Res.*, 7 :
1411-1416.

D

- DAGET J., 1949 —
La pêche dans le delta central du Niger
moyen. *Cybbium*, 4 : 68-72.
- DAGET J., 1952 —
Mémoires sur la biologie des poissons
du Niger moyen.
I. Biologie et croissance des espèces
du genre *Alestes*. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*,
14 : 191-225.

- DAGET J., 1954 —
Les poissons du Niger supérieur.
Mém. Inst. fr. Afr. noire, 36, 391 p.
- DAGET J., 1956 —
La pêche à Diafarabé. Études
monographiques. *Bull. Inst. fond.
Afr. noire, sér. B*, 18, 1-2, 97 p.
- DAGET J., 1959 —
Restes de *Lates niloticus* Poissons,
Centropomidae du Quaternaire
saharien. *Bull. Inst. fond. Afr. noire
A, Sci. nat.*, 21 : 1103-1111.
- DAGET J., 1960 —
Les migrations de poissons dans
les eaux douces tropicales africaines.
Proc. IPFC, 8 : 79-82.
- DAGET J., 1961 a —
Note sur les *Nannocharax* Poissons,
Characiformes de l'Ouest africain.
Bull. Inst. fond. Afr. noire, 23 : 165-181.
- DAGET J., 1961 b —
Restes de poissons du Quaternaire
saharien. *Bull. Inst. fond. Afr. noire
A, Sci. nat.*, 23 : 182-191.
- DAGET J., 1962 a —
Le genre *Citharinus* Poissons, Characi-
formes. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 66 : 81-106.
- DAGET J., 1962 b —
Les poissons du Fouta Djallon et
de la basse Guinée. *Mém. Inst. fond.
Afr. noire*, 65, 210 p.
- DAGET J., 1963 —
Sur plusieurs cas probables
d'hybridation naturelle entre *Citharidium
ansorgii* et *Citharinus distichodoides*.
Mém. Inst. fond. Afr. noire, 68 : 81-83.
- DAGET J., 1966 —
Taxonomie numérique des Citharininae
Poissons, Characiformes. *Bull. Mus.
natn. Hist. nat., Paris*, 2, 38, 4 : 376-386.
- DAGET J., 1977 —
Éditorial. *Cybiurn*, 3^e sér., 2 : 3-6.
- DAGET J., 1978 —
Contribution à la faune de la République
unie du Cameroun. Poissons du Dja, du
Boumba et du Ngoko. *Cybiurn*, 3^e série,
3 : 35-52.
- DAGET J., 1979 —
Contribution à la faune de la République
Unie du Cameroun. Poissons de l'Ayina,
du Dja et du Bas Sanaga. *Cybiurn*, 3^e
série, 6 : 55-64.
- DAGET J., 1980 —
Classifications phénotiques et
cladistiques en taxonomie numérique.
Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,
4, 2, A, 1 : 343-348.
- DAGET J., 1988 a —
« Systématique ». In LÉVÊQUE C.,
BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. :
*Biologie et écologie des poissons
d'eau douce africains*. Paris, Orstom,
Travaux et documents, 216 : 15-34.
- DAGET J., 1988 b —
« Évaluation et gestion rationnelle des
stocks ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N.,
SSENTONGO G.W., éd. : *Biologie et
écologie des poissons d'eau douce
africains*. Paris, Orstom, Travaux et
documents, 216 : 381-393.
- DAGET J., 1994 —
« Aperçu historique sur l'ichtyologie
africaine ». In TEUGELS G.G.,
GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd. :
*Diversité biologique des poissons
des eaux douces et saumâtres
d'Afrique. Synthèses géographiques*.
Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool.,
Tervuren, 275 : 17-19.
- DAGET J., DEPIERRE D., 1980 —
Contribution à la faune de la République
unie du Cameroun. Poissons du Sanaga
moyen et supérieur. *Cybiurn*, 3^e série,
6 : 55-64.
- DAGET J., DESOUTTER M., 1983 —
Essai de classification cladistique des
Polyptéridés Pisces, Brachiopterygii.
Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^e sér.,
5, A, 2 : 661-674.
- DAGET J., GAIGHER I.C.,
SSENTONGO G.W., 1988 —
« Conservation ». In LÉVÊQUE C.,
BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. :
*Biologie et écologie des poissons
d'eau douce africains*. Paris, Orstom,
Travaux et documents, 216 : 481-491.
- DAGET J., GOSSE J.-P., THYS VAN DEN
AUDENAERDE D.F.E., éd., 1984 —
*Cloffa. Checklist of the freshwater
fishes of Africa*. ISBN/MRAC/Orstom,
vol. 1, 410 p.
- DAGET J., GOSSE J.-P., THYS VAN DEN
AUDENAERDE D.F.E., éd., 1986 a —
*Cloffa. Checklist of the freshwater
fishes of Africa*. ISBN/MRAC/Orstom,
vol. 2, 520 p.
- DAGET J., GOSSE J.-P., THYS VAN DEN
AUDENAERDE D.F.E., éd., 1986 b —
*Cloffa. Checklist of the freshwater
fishes of Africa*. ISBN/MRAC/Orstom,
vol. 3, 274 p.
- DAGET J., GOSSE J.-P., TEUGELS G.G., THYS
VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., éd., 1991 —
*Cloffa. Checklist of the freshwater
fishes of Africa*. ISBN/MRAC/Orstom,
vol. 4, 740 p.

- DAGET J., ILLIS A., 1965 —
Poissons de Côte-d'Ivoire
eaux douces et saumâtres.
Mém. Inst. fond. Afr. noire, 74, 385 p.
- DAGET J., MOREAU J., 1981 —
Hybridation entre deux espèces
de *Sarotherodon* Pisces, Cichlidae dans
un lac de Madagascar. *Bull. Mus. natn.*
Hist. nat., Paris, 4, 3A, 2 : 689-703.
- DAGET J.,
PLANQUETTE N., PLANQUETTE P., 1973 —
Premières données sur la dynamique
des peuplements de poissons
du Bandama Côte-d'Ivoire. *Bull. Mus.*
natn. Hist. nat., Paris, 3, 151 : 129-143.
- DARNELL R.M., 1967 —
« Organic detritus in relation
to the estuarine ecosystem ».
In Lauff G.H., éd. : *Estuaries. Am. Ass.*
Adv. Sci., 83 : 376-382.
- DARWIN C., 1859 —
*L'origine des Espèces au moyen de
la sélection naturelle ou de la lutte
pour l'existence dans la Nature.*
Traduction française par E. Barbier
de l'édition anglaise de 1880. Paris,
La Découverte/Fondations, 1985.
- DAVIES B.R., 1986 —
« The Zambezi river system ».
In DAVIES B.R., WALKER K.F., éd. :
The ecology of river systems. Dordrecht,
W. Junk Publ. : 225-267.
- DAVIES B.R., WALKER K.F., éd., 1986 —
The ecology of river systems. Dordrecht,
W. Junk Publ., 793 p.
- DAVIES J.L., 1973 —
*Geographical variation in coastal
development.* New York, Hafner, 345 p.,
- DAVIS T.L.O., 1988 —
Temporal changes in the fish fauna
entering a tidal swamp system
in tropical Australia. *Env. Biol. Fish.*
21 3 : 161-172.
- DAY J.H., 1974 —
The ecology of Murrumbene estuary,
Mozambique. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*,
41 : 43-85.
- DAY J.H., éd., 1981 —
*Estuarine ecology with particular
reference to South Africa.* Rotterdam,
Balkema.
- DAY J.H.,
BLABER S.J.M., WALLACE J.H., 1981 —
« Estuarine fishes ». In DAY J.H., éd. :
*Estuarine ecology with particular
reference to South Africa.* Balkema,
Rotterdam : 197-223.
- DAY J.W., HALL C.A.,
KEMP W.M., YAÑEZ-ARANCIBIA A., 1989 —
Estuarine ecology. Wiley and Sons, 558 p.
- DAY J.W., SMITH W.G.,
WAGNER P., STOWE W., 1973 —
*Community structure and carbon budget
of a salt marsh and shallow bay
estuarine system in Louisiana.*
Baton Rouge, LA, Center for Wetland
Resources, Louisiana State University,
Publ. n° 56-72-04, 79 p.
- DAY J.W., YAÑEZ-ARANCIBIA A., 1982 —
Costal lagoons and estuaries,
ecosystem approach. *Ciencia
Interamericana Mar. Sci.*, 22 : 11-26.
- DAY J.W., YAÑEZ-ARANCIBIA A., 1985 —
« Coastal lagoons and estuaries as an
environment for nekton ».
In YAÑEZ-ARANCIBIA A., éd. :
*Fish community ecology in estuaries and
coastal lagoons.* Mexico, Editorial
Universitaria : 17-34.
- DEEGAN L.A., THOMPSON B.A., 1985 —
« The ecology of fish communities
in the Mississippi River deltaic plain ».
In YAÑEZ-ARANCIBIA A., éd. : *Fish
community ecology in estuaries
and coastal lagoons.* Mexico, Editorial
Universitaria : 35-56.
- DEGNOL P., 1993 —
« The pelagic zone of central Lake
Malawi. A trophic box mode ».
In CHRISTENSEN V., PAULY D., éd. : *Trophic
models of aquatic ecosystems.* Manila,
Iclarm, Conf. Proc., 26 : 110-115.
- DE LONGH H.H.,
SPLIETHOFF P.C., FRANK V.G., 1983 —
Feeding habits of the clupeid
Limnothrissa miodon Boulenger in Lake
Kivu. *Hydrobiologia*, 102 : 113-122.
- DE LONGH H.H.,
SPLIETHOFF P.C., ROEST F., 1995 —
« The impact of an introduction of
sardine into Lake Kivu ». In PITCHER T.J.,
HART P.J.B., éd. : *The impact of species
changes in African Lakes.* London,
Chapman and Hall, Fish and Fisheries,
18 : 277-297.
- DEJOUX C., 1988 —
*La pollution des eaux continentales
africaines. Expérience acquise. Situation
actuelle et perspectives.* Paris, Orstom,
Travaux et documents, 213, 514 p.
- DENNY P., éd., 1985 —
*The ecology and management of African
wetland vegetation.*
Dordrecht, W. Junk Publ., 344 p.
- DENNY P., 1993 —
« Wetlands of Africa : Introduction ». In
Whigam D., Dykjava D, Hejny S. :

- Wetlands of the World : Inventory, Ecology and Management*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, vol. I : 1-31.
- DENTON T.E., HOWELL W.M., 1973 —
Chromosomes of the African polypterid fishes, *Polypterus palmas* and *Calamoichthys calabaricus*. *Experientia*, 29, 1 : 122-124.
- DETENBECK N.E., DEVORE P.W., NIEMI G.J., LIMA A., 1992 —
Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance : a review of cases studies and synthesis of theory. *Env. Man.*, 16 : 33-53.
- DE Vos L., 1984 —
Preliminary data of a systematic revision of the African species of the family Schilbeidae Pisces, Siluriformes. *Rev. Zool. afr.*, 98 : 424-433.
- DE Vos L., 1995 —
A systematic revision of the African Schilbeidae Teleostei, Siluriformes. *Mus. r. Afr. centr., Ann. Sci. Zool.*, 271, 450 p.
- DE Vos L., SKELTON P., 1990 —
Name changes for two common African catfishes. Rehabilitation of *Schilbe intermedius* Ruppell, 1832 Siluriformes, Schilbeidae. *Cybbium*, 14 : 323-326.
- DE Vos L., SNOEKS J., 1994 —
The non-cichlid fishes of the lake Tanganyika basin. *Arch. Hydrobiol.*, 44 : 391-405.
- DE Vos L., SNOEKS J., THYS VAN DEN AUDENAERDE D., 1990 —
The effect of *Tilapia* introductions in Lake Luhondo, Rwanda. *Env. Biol. Fish.*, 27 : 303-308.
- DIAZ H.F., GRAHAM N.E., 1996 —
Recent changes in tropical freezing heights and the role of sea surface temperature. *Nature*, 383 : 152-155.
- DIN N.A., ELTRINGHAM S.K., 1974 —
Ecological separation between white and pink-backed pelicans in the Ruwenzori National Park, Uganda. *Ibis*, 116 : 26-43.
- DIOUF P.S., 1996 —
Les peuplements de poissons des milieux estuariens de l'Afrique de l'Ouest : l'exemple de l'estuaire hyperhalin du Siné-Saloum. Paris, Orstom, Travaux et documents microfichés, 156, 267 p.
- DIOUF P.S., KEBE M., LE RESTE L., BOUSSO T., DIADHIOU H.D., GAYE A.B., 1991 —
Plan d'action forestier. Pêche et aquaculture continentales. CRODT, FAO, ministère du Développement et de l'Hydraulique, vol. I, 268 p.
- DOADRIO I., 1990 —
Phylogenetic relationships and classification of western palearctic species of the genus *Barbus* Osteichthys, Cyprinidae. *Aqu. Liv. Res.*, 3 : 265-282.
- DOADRIO I., 1994 —
« Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography ». In TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J. éd. : *Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques*. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool.*, 275, Tervuren : 21-34.
- DODGE D.P., éd., 1989 —
Proceedings of the International Large River Symposium. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences, 106.
- DOR I., LEVY I., 1984 —
« Primary productivity of the benthic algae in the hard-bottom mangal of Sinai ». In Por F.D., Dor I., éd. : *The ecosystem of mangrove forest*. The Hague, W. Junk : 179-191.
- DORR J.A., PHILIP J.S., TIN H.T., FLATH L., 1985 —
Studies on adult, juvenile and larval fishes of the Gambia river, West Africa, 1983-1984. GLMWC-University of Michigan, International programs report, 11, 292 p.
- DOUGLAS M.E., MATTHEWS W.J., 1992 —
Does morphological predict ecology ? Hypothesis testing within freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, 65 : 213-224.
- DUBOIS A., 1988 —
Le genre en zoologie : essai de systématique théorique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, 139, 130 p.
- DUDLEY R.G., 1972 —
Biology of Tilapia of the Kafue floodplain, Zambia : predicted effects of the Kafue Gorge Dam. PhD Dissertation, University of Idaho, Moscow Idaho.
- DUFOUR P., LEMOALLE J., ALBARET J.-J., 1994 —
« Le système Ebrié dans les typologies lagunaires ». In DURAND J.-R., DUFOUR P., GUIRAL D., ZABI S.G., éd. : *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. Tome 2 : *Les milieux saumâtres*.

L'exemple de la lagune Ébrié.
Paris, Orstom : 17-24.

DUMONT H.J., 1986 —

The Tanganyika sardine in lake Kivu :
another ecodisaster for Africa ?
Env. Cons., 13 : 143-148.

DUPONCHELLE F., 1997 —

Reproduction du tilapia (Pisces, Cichlidae) Oreochromis niloticus (Linnaeus, 1758) dans les retenues artificielles de Côte d'Ivoire : analyse comparative des modalités de reproduction et approche expérimentale de leur déterminisme. (PhDeds.). Brest, université de Bretagne occidentale.

DUPONCHELLE F., CECCHI P., CORBIN D.,

NUNEZ J., LEGENDRE M., 1999 —

Spawning season variations of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. *Environmental Biology of Fishes*, 56 : 377-389.

DUPONCHELLE F., CECCHI P., CORBIN D.,

NUNEZ J., LEGENDRE M., 2000 a —

Variations in fecundity and egg size of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. *Environmental Biology of Fishes*, 57 : 155-170.

DUPONCHELLE F., LEGENDRE M., 2000 —

Oreochromis niloticus (Linnaeus) in Lake Ayamé, Côte d'Ivoire : life history traits of a strongly diminished population. *Cybiurn* 24 : 161-172.

DUPONCHELLE F., LEGENDRE M., 2001 —

Rapid phenotypic changes of reproductive traits in response to modification of spatial structure in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquatic Living Resources*, 14 : 145-152.

DUPONCHELLE F., PANFILI J., 1998 —

Variations in age and size at maturity of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. *Environmental Biology of Fishes*, 52 : 453-465.

DUPONCHELLE F., POUYAUD L., LEGENDRE M., 1998 —

Evidence of environmental effects on reproductive characteristics in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. *Aquatic Living Resources*, 11 : 137-144.

DUPONCHELLE F., RIBBINK A.J., 2000 —

Fish ecology report. Lake Malawi/Nyasa/Niassa biodiversity conservation project, 264 p.

DUPONCHELLE F., RIBBINK A.J., MSUKWA A.,

MAFUKA J., MANDERE D. 2000 b —

« Depth distribution and breeding patterns of the demersal species most commonly caught by trawling in the South West Arm of Lake Malawi ». In Duponchelle F., Ribbink A.J. (eds) : *Fish Ecology Report, SADC/GEF Lake Malawi/Nyasa Biodiversity Conservation Project* : 15-168.

DUPONCHELLE F., RIBBINK A.J., MSUKWA A.,

MAFUKA J., MANDERE D., 2003 —

Seasonal and spatial patterns of experimental trawl catches in the South West Arm of Lake Malawi. *Journal of Great Lakes Research*, 29 : 216-231.

DUPONCHELLE F., RIBBINK A.J., MSUKWA A.,

MAFUKA J., MANDERE D., BOOTSMA H.

2005 —

Food partitioning within the species-rich benthic fish community of Lake Malawi. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 7 : 1651-1664.

DUPONCHELLE F., SNOEKS J., HANSENS M.,

AGNÈSE J.-F., RIBBINK A.J., MSUKWA A.,

MAFUKA J., MANDERE D., 2000 —

« Morphometric, genetic and ecological comparison of two important demersal species along a gradient from the South West Arm to Nkhata Bay ». In Duponchelle F., Ribbink A.J. (eds) : *Fish Ecology Report. SADC/GEF Lake Malawi/Nyasa Biodiversity Conservation Project, Final Report* : 202-226.

DURAND J.-R., 1971 —

Les peuplements ichtyologiques de l'El Beid. Deuxième note : Variations inter- et intraspécifiques. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 5 : 147-159.

DURAND J.-R., 1978 —

Biologie et dynamique des populations d'Alestes baremoze Pisces, Characidae du bassin tchadien. Paris, Orstom, Travaux et documents, 98, 332 p.

DURAND J.-R., 1980 —

Évolution des captures totales 1962-1977 et devenir des pêcheries de la région du lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 13 : 93-111.

DURAND J.-R., 1983 —

« The exploitation of fish stocks in the Lake Chad region ». In CARMOUZE J.-P., DURAND J.-R., LÉVÊQUE C., éd. : *Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem.* The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 53 : 425-481.

DURAND J.-R., DUFOUR P.,

GUIRAL D., ZABI S.G., éd., 1994 —

Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. Tome 2 :

Les milieux saumâtres. L'exemple de la lagune Ébrié. Paris, Orstom, 546 p.

DURAND J.-R.,

FRANC J., LOUBENS G., 1973 —

Clefs longueurs-poids pour 58 espèces de poissons du bassin du lac Tchad. Fort-Lamy, Orstom, 36 p.

DURAND J.-R., LOUBENS G., 1970 —

Observations sur la sexualité et la reproduction des *Alestes baremoze* du Bas-Chari et du lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 4 : 61-81.

DURAND J.-R., LOUBENS G., 1971 —

Développement embryonnaire et larvaire d'*Alestes baremoze*. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 5 : 137-145.

DÜRR H., 2003 —

Vers une typologie des systèmes fluviaux à l'échelle globale : quelques concepts et exemples à résolution moyenne. Thèse, université Pierre et Marie Curie.

DUTRA M.F.A., MALABARBA C.S.L., 2001 —

« Peixes do Albano-Cenomaniano do Grupo Itapecurú no estado do Maranhão, Brasil ». In Rossetti D., Goes A., Truckenbrod, W. (eds) : *O Cretáceo na Bacia de São Luís- Grajaú*, vol. 1, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém : 191-208.

E

ECCLES D.H., 1986 —

Is speciation of demersal fishes in Lake Tanganyika restrained by physical limnological conditions ? *Biol. J. Linn. Soc.*, 29 : 115-122.

ECCLES D.H., 1992 —

Field guide to the freshwater fishes of Tanzania. FAO species identification sheets for fishery purposes. Rome, FAO, 145 p.

ECCLES D.H., TREWAVAS E., 1989 —

Malawian Cichlid Fishes : the classification of some haplochromine genera. Lake Fish Movies Publishers, Herten, H.W. Dieckhoff, 335 p.

ECHELLE A.A., KORNFIELD I., (éd.), 1984 —

Evolution of fish species flocks. Orono Maine, University of Marine Press, 257 p.

EL SEDFY H.M., EL BOLOCK A.R., 1987 —

Some studies on the fecundity of the Nile catfish *Bagrus docmac* Forsk.. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish, ARE*, 13 : 161-172.

ELDER H.Y., GARROD D.J.,

WHITEHEAD P.J.P., 1971 —

Natural hybrids of the African cichlid fishes *Tilapia spirulus nigra* and *T. leucosticta* : a case of hybrid introgression. *Biol. J. Linn. Soc.*, 3 : 103-146.

EMDE G. VON DER, 1990 —

Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *J. comp. Physiol.*, 167A : 413-421.

ENDLER J.A. 1977 —

Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 246 p.

EWING A.W., EVANS V., 1973 —

Studies on the behaviour of Cyprinodont fish. I. The agonistic and sexual behaviour of *Aphyosemion bivittatum* Lönnberg 1895. *Behaviour*, 46 : 254-278.

EWULONU U.K.,

HAAS R., TURNER B.J., 1985 —

A multiple sex chromosome system in the annual killifish, *Nothobranchius guentheri*. *Copeia*, 2 : 503-508.

F

FAGADE S.O., OLANIYAN C.I.O., 1973 —

The food and feeding interrelationships of the fishes in the Lagos lagoon. *J. Fish Biol.*, 5 : 205-225.

FAGADE S.O., OLANIYAN C.I.O., 1974 —

Seasonal distribution of the fish fauna of the Lagos Lagoon. *Bull. de l'IFAN*, 34 A 1 : 244-252.

FAIRBRIDGE R., 1980 —

« The estuary : its definition and geodynamic cycle ». In Olausson E., Cato I., éd. : *Chemistry and biochemistry of estuaries*. New York, Wiley : 1-35.

FALK T.M., TEUGELS G.G., ABBAN E.K.,

VILLWOCK W., RENWRANTZ L., 2003 —

Phylogeographic patterns in populations of the black-chinned tilapia complex (Teleostei, Cichlidae) from coastal areas in West Africa : support for the refuge zone theory. *Mol. Phyl. Evol.*, 27 (1) : 81-92.

FAO, 1994 —

Aquaculture production, 1986-1992. FAO/FIDI/C815 Rev. 6, 216 p.

FAY C., 1989 —

Systèmes halieutiques et espaces de pouvoirs : transformation des droits et des pratiques de pêche dans le delta

- central du Niger Mali, 1920-1980.
Cah. Sci. Hum., 25, 1-2 : 213-236.
- FAY C., 1994** —
« Organisation sociale et culturelle de la production de pêche : morphologie et grandes mutations ». In QUENSIÈRE J., éd. : *La pêche dans le delta central du Niger. Approche pluridisciplinaire d'un système de production halieutique*. Paris, Karthala/Orstom, vol. I : 191-207.
- FERMON Y., 1997** —
Les Haplochromis spp. des zones rocheuses du Mwanza Gulf : structure des communautés et écomorphologie. Paris, Orstom, Travaux et documents microfichés, 157, 270 p.
- FERMON Y., PAUGY D., 1996** —
Résultats de vingt années de surveillance ichtyologique en Afrique de l'Ouest. Doc. OMS/OCF/VCU/Hybio, 97.8, 207 p.
- FERMON Y., VOSS J., 1990** —
Contribution à l'éthologie des poissons Cichlidés : comportement agonistique chez *Astatotilapia brownae* Greenwood, 1962, lac Victoria. *Cah. Ethol. Appl.*, 10 : 401-420.
- FERNANDO C.H., 1991** —
Impacts of fish introductions in tropical Asia and America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48 suppl. 1 : 24-32.
- FERNANDO C.H., FURTADO J.I., 1975** —
Reservoir fishery resources of South-East Asia. *Bull. Fish. Res. Sta. Sri Lanka*, 26 : 83-95.
- FIDI, 1996** —
Fishery information, data and statistics unit. Fishstat-PC. An analytical tool for global catch time series : 1950-1994. Rome, FAO.
- FLORES-VERDUGO F., GONZALEZ-FARIAS F., RAMIREZ-FLORES O., AMEZCUA-LINARES F., YAÑEZ-ARANCIBIA A., ALVAREZ-RUBIO M., DAY J.W., 1990** —
Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapan-Agua Brava lagoon-estuarine system Mexican Pacific. *Estuaries*, 13 : 219-230.
- FOERSTER W., SCHARTL M., 1987** —
Karyotype and isozyme patterns of five species of *Aulonocara* Regan, 1922. *Cour. Forsch. Senck.*, 94 : 55-62.
- FOWLER H.W., 1936** —
Zoological results of the George Vanderbilt African expedition of 1934. III. The Fresh-water fishes. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 88 : 243-335.
- FRASER D.F., CERRI R.D., 1982** —
Experimental evaluation of predator-prey relationships in a patchy environment : consequences for habitat use pattern in minnows. *Ecology*, 63 : 307-313.
- FRENZEL B., PECSI M., VELICHKO A.A., 1992** —
Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the northern hemisphere. *Geogr. Res. Inst. Budapest*.
- FRESSARD A., 1958** —
« Les organes électriques ». In Grassé P.-P., dir. : *Traité de zoologie. Agnathes et poissons : anatomie, éthologie, systématique*. Paris, Masson, t. XIII, fasc. II : 1143-1238.
- FRISSELL C.A., LISS W.J., WARREN C.E., HURLEY M.D., 1986** —
A hierarchical framework for stream habitat classification : viewing streams in a watershed context. *Env. Manag.*, 10 : 199-214.
- FROESE R., PAULY D. (eds), 2000** —
FishBase 2000 : concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines, 344 p.
- FRYER G., 1959** —
The trophic interrelationship and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa with special reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. *Proc. Zool. Soc., London*, 132 : 153-281.
- FRYER G., 1960** —
Concerning the proposed introduction of Nile perch into Lake Victoria. *East Afr. Agric. For. J.*, 25 : 267-270.
- FRYER G., 1965** —
Predation and its effect on migration and speciation in African fishes : a comment. *Proc. Zool. Soc., London*, 144 : 301-322.
- FRYER G., ILES T.D., 1972** —
The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa : their biology and evolution. Edinburgh, Tropical Fish Hobbyist Publ., London, Oliver and Boyd, 641 p.
- FUKUOKA H., MURAMOTO J., 1975** —
Somatic and meiotic chromosomes of *Tilapia mossambica* Peters. *Chrom. Inf. Serv.*, 18 : 4-6.
- FURSE M.T., KIRK R.C., MORGAN P.R., TWEDDLE D., 1979** —
« Fishes : distribution and biology in relation to changes ». In KALK M., McLACHLAN A.J., HOWARD-WILLIAMS C.,

éd. : *Lake Chilwa : studies of change in a tropical ecosystem*. The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 35 : 209-229.

G

GADGIL M., BOSSERT W.H., 1970 —

Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.*, 104 : 1-24.

GAIGHER I.G., 1976 —

The reproduction of *Barbus* cf. *kimberleyensis* Pisces, Cypridae in the Hardap dam, South West Africa. *Zool. Afr.*, 11, 1 : 97-110.

GAIGHER I.G., POTT R.Mc.C., 1972 —

A checklist of indigenous fish in the east flowing rivers of the Transvaal. *Limnol. Soc. South. Afr. Newl.*, 18 : 26-32.

GALLAIS J., 1967 —

Le delta intérieur du Niger. Étude de géographie régionale. Dakar-Paris, Larose, *Mém. Inst. fond. Afr. noire*, 78.

GAMES I., 1990 —

The feeding ecology of two Nile crocodile populations in the Zambezi *al. ley*. PhD thesis, University of Zimbabwe.

GANF G.G., VINER A.B., 1973 —

Ecological stability in a shallow equatorial lake Lake George, Uganda. *Proc. R. Soc., Lond.*, B, 184 : 321-346.

GASHAGAZA M.M., 1991 —

Diversity of breeding habits in lamprologine cichlids in Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Jap.*, 27 : 29-65.

GASSE F., 1987 —

« Éthiopie et République de Djibouti ». In BURGIS M., SYMOENS J.J., éd. : *Zones humides et lacs peu profonds d'Afrique / African wetlands and shallow water bodies*. Livre 2 : Répertoire / Directory. Paris, Orstom, Travaux et documents, 211 : 300-331.

GASSE F., CORTIJO E., DISNAR J.R., FERRY L., GIBERT E., KISSEL C., LAGGOUN-DÉFARGE F., LALLIER-VERGÈS E., MIKOVSKY J.C., RATSIMBAZAFY B., RANAIVO F., ROBISIN L., TUCHOLKA P., SAOS J.L., SIFEDDINE A., TAIEB M., CAMPO E. VAN, WILLIAMSON D., 1994 —

A 36 ka environmental record in the southern tropics : lake Tritrivakely Madagascar. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 318, II : 1513-1519.

GASSE F.,

ROGNON P., STREET F.A., 1980 —

« Quaternary history of the Afar and Ethiopian Rift lakes ».

In WILLIAMS M.A.J., FAURE H., éd. : *The Sahara and the Nile*. Rotterdam, Balkema : 361-400.

GASTON K.J., LAWTON J.H., 1990 —

The population ecology of rare species *J. Fish Biol.*, 37 : 97-104.

GAYET M., 1983 —

« Poissons ». In Petit-Maire N., Riser J., éd. : *Sahara ou Sahel ? Quaternaire récent du bassin de Taoudénni Mali*. Marseille, Laboratoire de géologie du Quaternaire du CNRS : 183-209.

GAYET M., MEUNIER F.J., 1991 —

First discovery of Polypteridae Pisces, Cladistia, Polypteriformes outside of Africa. *Geobios*, 24, 4 : 463-466.

GAYET M., MEUNIER F.J., 1996 —

Nouveaux Polypteriformes du gisement coniacien-santonien d'In Becetem (Niger). *C.R. Acad. Sci.*, 322, série IIa : 701-707.

GAYET M., MEUNIER F.J., 1998 —

« Maastrichtian to Early Late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia : additions and comments ». In Malabarba L.R., Reis R.E., Vari R.P., Lucena Z.M., Lucana C.A.S. (eds) : *Phylogeny and classification of neotropical fishes*, Porto Alegre (1997), Edipucrs, 85-110.

GAYET M., MEUNIER F.J. 2003 —

« Palaeontology and Palaeobiogeography of Catfishes ». In Arratia G., Kapoor B.G., Chardon M., Diogo R. (eds) : *Catfishes*, vol 2, part IV. Fossil Record. Science Publishers, Plymouth, UK : 491-522.

GAYET M., MEUNIER F.J. 1998 —

« Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia : additions and comments ». In : *Phylogeny and Classification of neotropical Fishes*, Porto Alegre, Edipucrs : 85-110.

GAYET M., MEUNIER F.J., WERNER C., 1997 —

Strange polypteriformes from the upper cretaceous of In Becetem, Niger. *Geobios*, MS, 20 : 249-255.

GAYET M., MEUNIER F.J., WERNER C., 2002 —

Diversification in Polypteriformes and special comparison with the Lepisosteiformes. *Paleontology*, 45 : 361-376.

GEE J.M., 1969 —

A comparison of certain aspects of the biology of *Lates niloticus* Linné in some East African lakes. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 80 : 244-262.

- GENNER M.J., TURNER G.F., BARKER S., HAWKINS S.J., 1999 a. —
Niche segregation among Lake Malawi cichlid fishes? Evidence from stable isotope signatures. *Ecology Letters*, 2 : 185-190.
- GENNER M.J., TURNER G.F., HAWKINS S.J., 1999 b —
Resource control by territorial male cichlid fish in Lake Malawi. *Journal of Animal Ecology*, 68 : 522-529.
- GENNE, M.J., TURNER G.F., HAWKINS S.J., 1999 c —
Foraging of rocky habitat cichlid fishes in Lake Malawi : coexistence through niche partitioning? *Oecologia*, 121 : 283-292.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E.-F., 1802 —
Description d'un nouveau genre de poisson *Polypterus bichir* de l'ordre des abdominaux. *Bull. Soc. philomat.*, Paris, 3, 10 : 97-98.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE E.-F., 1809 —
« Poissons du Nil, de la mer Rouge et de la Méditerranée ». In : *Description de l'Égypte...* Paris, Histoire naturelle, 1, 1 : 1-52.
- GHAZAI M.A., BÉNECH V., PAUGY D., 1991 —
L'alimentation de *Brycinus leuciscus* Teleostei : Characidae au Mali : aspects qualitatifs, quantitatifs et comportementaux. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 2 : 47-54.
- GHEDETTI M.J., 2000 —
Phylogenetic analysis and taxonomy of the poecilioid fishes (Teleostei, Cyprinodontiformes). *Zool. J. Lin. Soc.*, 130 : 1-53.
- GIBBONS A., 1996 —
On the many origins of species. *Science*, 273 : 1496-1499.
- GIESEL J.T., 1976 —
Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 57-79.
- GILCHRIST J.F.D., THOMPSON A.W., 1917 —
The freshwater fishes of south Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, 11, 6 : 466-575.
- GILLES S., 1995 —
« Comparaison des performances de croissance en milieu lagunaire de trois populations génétiquement différenciées de *Sarotherodon melanotheron*, originaires du Sénégal, de la Côte-d'Ivoire et du Congo ». In Agnès J.-F., éd. : *Compte rendu de l'atelier Biodiversité et Aquaculture en Afrique*. Abidjan Côte-d'Ivoire, 21-25 novembre 1994. CRO Abidjan, UE, Orstom : 73-79.
- GIRESSE P., MALEY J., BRENAC P., 1994 —
Late Quaternary paleoenvironments in the Lake Barombi Mbo West Cameroon deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107 : 65-78.
- GMELIN J.F., 1788-1793 —
Caroli a Linné. Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus differentiis, synonymis, locis. Ed. decimo tertia, aucta, reformata, Cura J.F. Gmelin, *Pisces*, 1, 3 : 1126-1516.
- GODIGNO N., 1615 —
De abassiniorum rebus deque Aethiopia patriarchis, libri tre P. Nicolao Godigno, Societatis Jesu auctore nunc primum in lucem emissi. Lugduni, Societatis Jesu.
- GOLDSCHMIDT T., 1991 —
Egg mimics in haplochromine cichlids from Lake Victoria. *Ethology*, 88 : 177-190.
- GOLDSCHMIDT T., GOUDSWAARD K., 1989 —
« Reproductive strategies in haplochromines Pisces, Cichlidae from Lake Victoria ». In Goldschmidt T., éd. : *An ecological and morphological field study on the haplochromine cichlid fishes Pisces, Cichlidae of Lake Victoria*. PhD, Rijksuniversiteit, Leiden : 93-119.
- GOLDSCHMIDT T., WITTE F., 1990 —
Reproductive strategies of zooplanktivorous haplochromine cichlids (Pisces) from Lake Victoria before the Nile perch boom. *Oikos*, 58 : 365-368.
- GOLDSCHMIDT T., WITTE F., VISSER J. DE, 1990 —
Ecological segregation in zooplanktivorous haplochromine species (Pisces, Cichlidae) from Lake Victoria. *Oikos*, 58 : 343-355.
- GOLUBTSOV A.S., KRYSANOV E.Y., 1993 —
Karyological study of some cyprinid species from Ethiopia. The ploidy differences between large and small *Barbus* of Africa. *J. Fish Biol.*, 42 : 445-455.
- GOODMAN D., 1974 —
Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *Am. Nat.*, 108 : 247-268.
- GOOS H.J.T., RICHTER C.J.J., 1996 —
« Internal and external factors controlling reproduction in the African catfish, *Clarias gariepinus* ». In LEGENDRE M.,

- PROTEAU J.-P., éd. : *The biology and culture of catfishes. Aquat. Living Resour.*, 9, hors série : 45-58.
- GOPHEN M.,
OCHUMBA P.B.O., KAUFMAN L.S., 1995 —
Some aspects of perturbations in the structure and biodiversity of the ecosystem of Lake Victoria East Africa. *Aquat. Living Resour.* 8 : 27-41.
- GORE J.A.,
LAYZER J.B., RUSSELL I.A., 1992 —
« Non-traditional applications of instream flow techniques for conserving habitat of biota in the Sabie River of Southern Africa ». In Boon P.J., Calow P., Petts G.E., éd. : *River conservation and management*. New York, Wiley and Sons : 161-177.
- GORMAN O.T., 1987 —
« Habitat segregation in an assemblage of minnows in an Ozark stream ». In Matthews W.J., Heins D.C., éd. : *Community and evolutionary ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma, Press Normal : 33-41.
- GOSSE J.-P., 1963 —
Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yangambi. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. Zool.*, 116 : 113-271.
- GOSSE J.-P., 1966 —
Remarques systématiques sur quelques espèces de la faune ichtyologique congolaise. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 73 : 186-200.
- GOSSE J.-P., 1968 —
Les poissons du bassin de l'Ubangui. *Mus. r. Af. centr., Doc. Zool.*, 13 : 1-56.
- GOSSET C., 1976 —
Un appareil de pêche à courant continu à haute performance, le « Héron ». *Pisc. Fr.*, suppl., 47.
- GOULUBTSOV A.S., DGEBUADZE Y.Y., MINA M.V., 2002 —
« Fishes of the Ethiopian Rift Valley ». In Tudorancea C., Taylor W.D. (eds) : *Ethiopian Rift Valley lakes, Biology of Inland Series*, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands : 167-258.
- GRAFF C., 1986 —
Signaux électriques et comportement social du poisson à faibles décharges, Marcusenius macrolepidotus Mormyridae, Teleostei. Univ. Paris-Sud, 160 p.
- GRAFF C., 1989 —
Firing activity of the weakly electric fish *Marcusenius macrolepidotus* Mormyridae, Teleostei : logarithmic repartition of inter-pulses intervals, and sequential inequality testing. *Behaviour*, 109 : 258-284.
- GRAS G.,
PELLISSIER C., LEUNG TACK D., 1982 —
Étude expérimentale de l'action du téméphos sur l'activité acétylcholinestérasique du cerveau de *Tilapia guineensis*. Première partie : Études expérimentales aux doses opérationnelles. *Toxicol. Europ. Res.*, 4 : 301-308.
- GRAS R.,
LAUZANNE L., SAINT-JEAN L., 1981 —
Régime alimentaire et sélection des proies chez les *Brachysynodontis batensoda* Pisces, Mochocidae du lac Tchad en période de basses eaux. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 : 223-231.
- GREBOVAL D.,
BELLEMANS M., FRYD M., 1994 —
Fisheries characteristics of the shared lakes of the East African rift. Rome, Cifa, FAO Tech. Pap., 24, 81 p.
- GREEN J., 1977 —
Haematology and habitats in catfish of the genus *Synodontis*. *J. Zool., Lond.*, 182 : 39-50.
- GREEN J., 1985 —
Horizontal variations in associations of zooplankton in Lake Kariba. *J. Zool., Lond.*, 206, A : 225-239.
- GREENWOOD P.H., 1956-1957 —
The fishes of Uganda. *Uganda J.*, 19, 2 : 137-155 ; 20, 2 : 129-165 ; 21, 1 : 47-80 ; 21, 2 : 191-219.
- GREENWOOD P.H., 1972 —
New fish fossils from the Pliocene of Wadi Natrum, Egypt. *J. Zool., Lond.*, 168 : 503-519.
- GREENWOOD P.H., 1974 —
Review of Cenozoic freshwater fish faunas in Africa. *Ann. Geol. surv. Egypt*, IV : 211-232.
- GREENWOOD P.H., 1980 —
Towards a phyletic classification of the « genus » *Haplochromis* Pisces, Cichlidae and related taxa. Part 2. The species from lakes Victoria, Nabugabo, Edward, George and Kivu. *Bull. Brit. Mus., Nat. Hist., Zool.*, 39 : 1-101.
- GREENWOOD P.H., 1981 —
The haplochromine fishes of the African lakes. s. München, Kraus Int. Publ., 839 p.

- GREENWOOD P.H., 1984** —
« African cichlids and evolutionary theories ». In ECHELLE A.A., KORNFIELD I., éd. : *Evolution of fish species flocks*. Orono Maine, University of Maine at Orono Press : 141-154.
- GREENWOOD P. H., 1984** —
« What is a species flock? » In Echelle A.A., Kornfield I. (eds) : *Evolution of fish species flocks*, University of Maine, Orono Press : 13-19.
- GREENWOOD P.H., 1991** —
« Speciation ». In KEENLEYSIDE M.H.A., éd. : *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution*. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 2 : 86-102.
- GREENWOOD P.H., HOWES G.J., 1975** —
Neogene fossil fishes from the lake Albert-lake Edward Rift Zaire. *Bull. Brit. Mus., Nat. Hist., Geol.*, 26 : 71-127.
- GREENWOOD P.H., ROSEN D.E., WEITZMAN S.H., MYERS G.S., 1966** —
Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 13 : 339-455.
- GREGORY R.S., 1993** —
Effect to turbidity on the predator avoidance behaviour of juvenile chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50 : 241-246.
- GRET, 1993** —
Conservet et transformer le poisson. Paris, Gret, coll. Le point sur.
- GRIFFITHS J.F., éd., 1972** —
« Climates of Africa ». Vol 10. In Landsberg H.E., éd. : *World Survey of climatology*. Amsterdam, Elsevier, 13 vol.
- GROVE A.T., éd., 1985** —
The Niger and its neighbours : Environmental history and hydrobiology, human use and health hazards of the major West African rivers. Balkema, Rotterdam, 331 p.
- GUÉGAN J.-F., RAB P., MACHORDOM A., DOADRIO I., 1995** —
New evidence of hexaploidy in « large » African *Barbus* with some considerations on the origin of hexaploidy. *J. Fish Biol.*, 47 : 192-198.
- GUIRAL D., 1992** —
L'instabilité physique, facteur d'organisation et de structuration d'un écosystème tropical saumâtre peu profond : la lagune Ébrié. *Vie et Milieu*, 42 : 73-92.
- GUIRAL D., 1994** —
« Structuration fonctionnelle des écosystèmes de mangroves et spécificité des Rivières du Sud ». In Cormier-Salem M.-C., éd. : *Dynamique et usages de la mangrove dans les pays des Rivières du sud du Sénégal à la Sierra Leone*. Paris, Orstom, Colloques et séminaires : 69-74.
- GÜNTHER A., 1864** —
Catalogue of the fishes of the British Museum. Vol. 5 : Physostomi. London, 455 p.
- GÜNTHER A., 1865** —
A contribution to the Ichthyology of West Africa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 15, 3, 90 : 452-453.
- GUYOMARC'H J.-C., 1995** —
Ethologie. Paris, Masson, 2^e édition, 241 p.
- GWAHABA J.J., 1973** —
Effects of fishing on the *Tilapia nilotica* populations of Lake George, Uganda, over the past 20 years. *East Afr. Wild. J.*, 11 : 317-328.
- GWAHABA J.J., 1975** —
The distribution, population density and biomass of fish in an equatorial lake, Lake George, Uganda. *Proc. R. Soc., Lond., B*, 190 : 393-414.
- H**
- HAAS R., 1976 a** —
Behavioral biology of the annual killifish, *Nothobranchius guentheri*. *Copeia*, 1 : 80-91.
- HAAS R., 1976 b** —
Sexual selection in *Nothobranchius guentheri* Pisces, Cyprinodontidae. *Evolution*, 30 : 614-622.
- HAFFER J., 1982** —
« General aspects of the refuge theory ». In Prance G.T., éd. : *Biological Diversification in the Tropics*. New York, Columbia University Press : 6-24.
- HAGEDORN M., WOMBLE M., FINGER T.E., 1990** —
Synodontid catfish : a new group of weakly electric fish. *Brain behav. Evol.* 35 : 268-277.
- HAINS E.B., DUNSTAN W.M., 1976** —
The distribution and relation of particulate organic material and primary productivity in the Georgia Bight, 1973-1974. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 3 : 431-441.
- HAMILTON A.C., 1988** —
« Guenon evolution and forest history ». In Gauthier-Hion A., Bourlière F., Gauthier J.-P., éd. : *A Primate Radiation. Evolutionary Biology of*

- the African Guenons*. Cambridge, Cambridge University Press : 13-34.
- HAMLEY J.M., 1975** —
Review of gillnet selectivity. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32 : 1943-1969.
- HANNA N.S., SCHIEMER F., 1993 a** —
The seasonality of zooplanktivorous fish in an African reservoir Gebel Aulia Reservoir, White Nile, Sudan. Part 1 : Limnological cycle and the fish community dynamics. *Hydrobiologia*, 250 : 173-185.
- HANNA N.S., SCHIEMER F., 1993 b** —
The seasonality of zooplanktivorous fish in an African reservoir Gebel Aulia Reservoir, White Nile, Sudan. Part 2 : Spatial distribution and resource partitioning in zooplanktivorous fish assemblages. *Hydrobiologia*, 250 : 187-199.
- HARBOTT B.J., 1982** —
« Studies on the feeding activities of *Sarotherodon niloticus* L. in Lake Turkana ». In HOPSON A.J., éd. : *Lake Turkana. A report of the findings of the Lake Turkana Project 1972-1975*. London, Overseas Development Administration : 1357-1368.
- HARBOTT B.J., OGARI J.T.N., 1982** —
« The biology of the larger cichlid fish of Lake Turkana ». In HOPSON A.J., éd. : *Lake Turkana. A report of the findings of the Lake Turkana Project 1972-1975*. London, Overseas Development Administration : 1331-1355.
- HARE L., CARTER J.C.H., 1984** —
Diel and seasonal physico-chemical fluctuations in a small natural West African lake. *Freshwat. Biol.*, 14 : 597-610.
- HARPER D.M., PHILLIPS G., CHILVERS A., KITAKA N., MAVUTI K., 1993** —
Eutrophication prognosis for Lake Naivasha, Kenya. *Verhand. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 25 : 861-865.
- HARRISON K., CRIMMEN O., TRAVERS R., MAIKWEKI J., MUTORO D., 1989** —
Balancing the scales in Lake Victoria. *Biologist*, 36 : 189-191.
- HART P.B.J., 1986** —
« Foraging in teleost fishes ». In Pitcher T.J. éd. : *The behaviour of teleost fishes*. London, Croom Helm : 211-235.
- HARVEY S.C., CAMPOS-RAMOS R., KENNEDY D.D., EZAZ M.T., BROMAGE N.R., GRIFFIN D.K., PENMAN D.J., 2002** —
Karyotype evolution in Tilapia : mitotic and meiotic chromosome analysis of *Oreochromis karongae* and *O. niloticus* x *O. karongae* hybrides. *Genetica*, 115 (2) : 169-177.
- HAUSER L., CARVALHO G.R., PITCHER T.J., 1995** —
Morphological and genetic differentiation of the African clupeid *Limnothrissa miodon*, 34 years after its introduction to Lake Kivu. *J. Fish Biol.*, 47 suppl. A : 127-144.
- HAVENS K.E., BULL L.A., WARREN G.L., CRISMAN T.L., PHILIPS E.J., SMITH J.P., 1996** —
Food web structure in a subtropical lake ecosystem. *Oikos*, 75 : 20-32.
- HECHT D., ZWAY P., 1984** —
On the stunted moçambique tilapia *Oreochromis mossambicus* Peters, 1852 Pisces, Cichlidae of the Matiovila Hot Spring, Kruger National Park. *Koedoe*, 27 : 25-38.
- HECHT T., OELLERMANN L., VERHEUST L., 1996** —
« Perspectives on clariid catfish culture in Africa ». In LEGENDRE M., PROTEAU J.-P., éd. : *The biology and culture of catfishes*. *Aquat. Living Resour.*, 9, hors série : 197-206.
- HECKY R.E., 1991** —
« The pelagic ecosystem ». In COULTER G.W., éd. : *Lake Tanganyika and its life*. London, Oxford University Press, Natural History Museum Publications : 90-110.
- HECKY R.E., BUGENYI F.W.B., 1992** —
Hydrology and chemistry of the African Great Lakes and water quality issues : problems and solutions. *Mitteil. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 23 : 45-54.
- HECKY R.E., BUGENYI F.W.B., OCHUMBA P., TALLING J.F., MUGIDDE R., GOPHEN M., KAUFMAN L., 1994** —
Deoxygenation of the deep water of Lake Victoria, East Africa. *Limnol. Oceanogr.*, 39 : 1476-1481.
- HECKY R.E., KLING H.J., 1987** —
Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa. *Arch. Hydrobiol. Beich. Ergebn. Limnol.*, 25 : 197-228.
- HEILIGENBERG W., 1974** —
Processes governing behavioral states of readiness. *Adv. anim. Behav.*, 5 : 173-200.
- HELFERT M.R., WOOD C.A., 1986** —
Geotimes, 31 : 4.
- HEM S., 1982** —
L'aquaculture en enclos : adaptation au milieu lagunaire ivoirien. *Aquaculture*, 27 : 261-272.

- HEM S., 1991 —
Acadja-Hosha en Égypte. Ottawa, CRDI, 29 p., multigr.
- HEM S., AVIT J.L.B.F., 1994 —
First results on « acadja-enclos » as an extensive aquaculture system West Africa. *Bull. mar. Sci.*, 55 : 1040-1051.
- HEM S., LEGENDRE M., TREBAOL L., Cisse A., OTEME Z., MOREAU Y., 1994 —
« L'aquaculture lagunaire ».
In DURAND J.-R., DUFOUR P., GUIRAL D., ZABI S.G., éd. : *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. Tome 2 : *Les milieux saumâtres*. L'exemple de la lagune Ébrié. Paris, Orstom : 455-508.
- HENDERSON H.F., WELCOMME R.L., 1974 —
The relationship of yield to morpho-edaphic index and numbers of fishermen in African inland fisheries. Rome, FAO, Cifa Occas. Pap., 1, 19 p.
- HENKEN A.M.,
BRUNINK A.M., RICHTER C.J.J., 1987 —
Differences in growth rate and feed utilization between diploid and triploid African catfish, *Clarias gariepinus* Burchell, 1822. *Aquaculture*, 63 : 233-242.
- HENNIG W., 1950 —
Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, Deutscher Zentralverlag.
- HENNIG W., 1966 —
Phylogenetic Systematics. Urbana University, Illinois.
- HERT E., 1986 —
On the significance of egg-spots in an African mouthbrooder *Haplochromis elegans*, Trewavas, 1933. *Annls Mus. r. Afr. centr.*, 251 : 25-26.
- HERT E., 1989 —
The function of egg-spots in an African mouth-brooding cichlid fish. *Anim. Behav.*, 37 : 726-732.
- HEUTS M.J., 1951 —
Ecology, variations and adaptation of the blind African cave fish *Caecobarbus geertsii* Blgr. *Ann. Soc. r. Zool.*, Belgique, 82 : 155-230.
- HEUTS M.J., LELEUP N., 1954 —
La géographie et l'écologie des grottes du Bas-Congo. Les habitats de *Caecobarbus geertsii* Blgr. *Ann. Mus. r. Congo belge*, Tervuren, 35, 71 p.
- HICKLEY P., BAILEY R.G., 1986 —
Fish communities in the perennial wetland of the Sudd, southern Sudan. *Fresh. Biol.*, 16 : 695-709.
- HICKLEY P., BAILEY R.G., 1987 a —
Fish communities in the eastern, seasonal floodplain of the Sudd, southern Sudan. *Hydrobiologia*, 144 : 243-250.
- HICKLEY P., BAILEY R.G., 1987 b —
Food and feeding relationships of fish in the Sudd swamps. *J. Fish Biol.*, 30 : 147-159.
- HINCHEE R., 1977 —
Selected aspects of the biology of Lake Pontchartrain, Louisiana. Thesis, Louisiana State University, Baton Rouge, LA, 74 p.
- HOCUTT C.H., 1989 a —
Seasonal and diel behaviour of radio-tagged *Clarias gariepinus* Burchell in Lake Ngezi, Zimbabwe. *J. Zool., Lond.*, 219 : 181-199.
- HOCUTT C.H., 1989 b —
Behaviour of a radio-tagged *Tilapia rendalli* Boulenger in Lake Ngezi, Zimbabwe. *J. Limnol. Soc. S. Afr.*, 14, 2 : 124-126.
- HOCUTT C.H.,
SEIBOLD S.E., JESSEN R.V., 1994 —
Potential use of biotelemetry in tropical continental waters. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27, 2 : 77-95.
- HOLCIK J., 1984 —
Some considerations on the role of introduced species of fish in the management of inland fisheries. *EIFAC Tech. Pap.*, 42 suppl. vol. 2 : 488-495.
- HOLLY M., 1930 —
Synopsis der Süßwasserfische Kameruns. *Sber. Akad. Wiss. Wien.*, 139, 3-4 : 195-281.
- HOPKINS C.D., 1981 —
On the diversity of electric signals in a community of mormyrid electric fishes in West Africa. *Amer. Zool.*, 21 : 211-222.
- HOPKINS C.D., 1986 —
« Behavior of Mormyridae ».
In Bullock T.H., Heiligenberg W., éd. : *Electroreception*. New York, Wiley : 527-576.
- HOPSON A.J., 1972 —
A study of the Nile perch Lates niloticus L. Pisces : Centropomidae in Lake Chad. London, Overseas Research Publications, 19, 93 p.
- HOPSON A.J., éd., 1982 —
Lake Turkana. A report on the findings of the Lake Turkana Project 1972-1975. London, Overseas Development Administration, 6 vol., 1614 p.

- HOPSON A.J., FERGUSON J.D., 1982** —
« The food of zooplanktivorous fishes ». In HOPSON A.J., éd. : *Lake Turkana. A report of the findings of the Lake Turkana Project 1972-1975*. London, Overseas Development Administration : 1505-1561.
- HOREMANS B., 1992** —
Analyse économique des pêcheries burundaises du lac Tanganyika. Projet régional PNUD/FAO pour la planification des pêches continentales PPEC, RAF/87/099-TD/40/92, 69 p.
- HORI M., 1983** —
Feeding ecology of thirteen species of *Lamprologus* Teleostei, Cichlidae coexisting on a rocky shore of lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan*, 20 : 129-149.
- HORI M., 1987** —
« Mutualism and commensalism in a fish community in Lake Tanganyika ». In Kawano S., Connell J.H., Hidaka T., éd. : *Evolution and coadaptation in biotic communities*. University of Tokyo Press : 219-239.
- HORI M., 1997** —
« Structure of littoral fish communities organized by their feeding activities ». In KAWANABE H., HORI M., NAGOSHI M., éd. : *Fish communities in Lake Tanganyika*. Kyoto University Press : 275-298.
- HORI M., YAMAOKA K., TAKAMURA K., 1983** —
Abundance and microdistribution of cichlids on a rocky shore in Lake Tanganyika. *Afr. Stud. Monogr., Kyoto Univ.*, 3 : 25-38.
- HORN M.H., ALLEN L.G., 1985** —
« Fish community ecology in southern California bays and estuaries ». In YÁÑEZ-ARANCIBIA A., éd. : *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons*. Mexico, Editorial Universitaria : 169-190.
- HORWITZ R.J., 1978** —
Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol. Monogr.*, 48 : 307-321.
- HOWARD-WILLIAMS C., 1975** —
Vegetation changes in a shallow African lake : response of the vegetation to a recent dry period. *Hydrobiologia*, 47 : 381-397.
- HOWARD-WILLIAMS C., 1979** —
« The distribution of aquatic macrophytes in Lake Chilwa : annual and long-term environmental fluctuations ». In KALK M., McLACHLAN A.J., HOWARD-WILLIAMS C., éd. : *Lake Chilwa : studies of change in a tropical ecosystem*. The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 35 : 105-122.
- HOWELL P., LOCK M., COBB S., 1988** —
The Jonglei canal : Impact and opportunity. Cambridge, Cambridge University Press.
- HOWES G.J., 1984** —
A review of the anatomy, taxonomy, phylogeny and biogeography of the African neoboline cyprinid fishes. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.*, 47 : 151-185.
- HOWES G.J., 1987** —
The phylogenetic position of the Yugoslavian cyprinid fish genus *Aulopyge* Heckel, 1841, with an appraisal of the genus *Barbus* Cuvier, Cloquet, 1861 and the subfamily Cyprinidae. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.*, 52 : 165-196.
- HUBER J.H., 1999** —
Updates to the phylogeny and systematics of the African lampeye schooling Cyprinodonts (Cyprinodontiformes, Aplocheilichthyidae). *Cybbium*, 23 (1) : 53-77.
- HUBERT N., BONILLO C., PAUGY D., 2005 a** —
Does elision account for molecular saturation ; case study based on mitochondrial ribosomal DNA among Characiform fishes (Teleostei : Ostariophysi). *Mil. Mphyl. Evol.*, 35 : 300-308.
- HUBERT N., BONILLO C., PAUGY D., 2005 b** —
Early divergence among Alestidae (Teleostei, Ostariophyses, Characiformes) : mitochondrial evidences and congruence with morphological data. *C. R. Biologies*, 328 : 477-491.
- HUET M., 1949** —
Aperçu des relations entre la pente et la population des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 : 333-351.
- HUGHES N.F., 1992** —
Nile perch, *Lates niloticus*, predation on the freshwater prawn, *Caridina nilotica*, in the Nyanza Gulf, Lake Victoria, East Africa. *Env. Biol. Fish.*, 33 : 307-309.
- HUGHES R.H., HUGHES J.S., 1992** —
Répertoire des zones humides d'Afrique. Gland et Cambridge, UICN, Nairobi, PNUE, Cambridge, CMCS, 808 p.
- HUGUENY B., 1989** —
West African rivers as biogeographic islands : species richness of fish communities. *Æcologia*, 79 : 236-243.

HUGUENY B., 1990 a —

Richesse des peuplements de poissons dans le Niandan Haut Niger, Afrique en fonction de la taille de la rivière et de la diversité du milieu. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23 : 351-364.

HUGUENY B., 1990 b —

Geographic range of west African freshwater fishes : role of biological characteristics and stochastic processes. *Acta oecologica*, 11 : 351-375.

HUGUENY B., LÉVÊQUE C., 1994 —

Freshwater fish zoogeography in west Africa : faunal similarities between river basins. *Env. Biol. Fish.*, 39 : 365-380.

HUGUENY B., PAUGY D., 1995 —

Unsaturated fish communities in African rivers. *Amer. Nat.*, 146, 1 : 162-169.

HUGUENY B., PERSAT H., BAGLINIÈRE J.-L.,

BOËT P., CARREL G., OLIVIER J.-M., PAUGY D.,

PONT D., TRAORÉ K., 1995 —

Long-term variability in riverine fish assemblages : results from French and West African rivers. *Bull. fr. Pêche Pisc.*, 337-338-339 : 93-99.

HUGUENY B., POUILLY M., 1999 —

Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *J. Fish. Biol.*, 54 : 1310-1325.

HULOT A., 1956 —

Aperçu sur la question de la pêche industrielle aux lacs Kivu, Édouard et Albert. *Bull. Agr. Congo belge*, 47 : 875-858.

HUSTLER C.W., 1991 —

The ecology of fish-eating birds on Lake Kariba, with special reference to the diving Pelecaniformes. PhD thesis, University of Zimbabwe.

HYATT K.D., 1979 —

« Feeding strategy ». In Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R., éd. : *Bioenergetics and growth*. New York, Academic Press, vol. VIII, 786 p.

HYNES H.B.N., 1950 —

The food of freshwater sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius* with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, 19 : 36-58.

HYSLOP E.J., 1980 —

Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17 : 411-429.

HYSLOP E.J., 1986 —

The food habits of four small-sized species of Mormyridae from the floodplain pools of the Sokoto-Rima river basin, Nigeria. *J. Fish Biol.*, 28 : 147-151.

IKUSEMIJU K., 1976 —

Distribution, reproduction and growth of the catfish, *Chrysichthys walkeri* Günther in the Lekki Lagoon, Nigeria. *J. Fish Biol.*, 8 : 453-458.

ILES T.D., 1960 —

« An opinion as to the advisability of introducing a non-indigenous zooplankton feeding fish into Lake Nyasa ». In CCTA/CSA : *Third Symposium on Hydrology and Inland Fisheries. Problems of major lakes*. Lusaka, August 1960. *Publs Cons. Sci. Afr. S. Sahara*, 63, 165 p.

ILES T. D., 1960 —

A group of zooplankton feeders of the genus *Haplochromis* (Cichlidae) in Lake Nyasa. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 13 : 257-280.

ILLIES J., BOTOSANEANU L., 1963 —

Problèmes et méthodes de la classification de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitteil. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 12 : 1-57.

ILTIS A., LEMOALLE J., 1983 —

« The aquatic vegetation of Lake Chad ». In CARMOUZE J.-P., DURAND J.-R., LÉVÊQUE C., éd. : *Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 53 : 125-143.

IM B.H., 1977 —

Étude de l'alimentation de quelques espèces de Synodontis Poissons, Mochocidae du Tchad. Thèse, univ. Paul Sabatier, Toulouse, 150 p.

IRVINE F.R., 1947 —

The fish and fisheries of the Gold Coast. London, Crown Agents for the Colonies, 352 p.

ITA E.O., 1984 —

« Kainji Nigeria ». In KAPETSKY J.M., PETR T., éd. : *Status of African Reservoir fisheries*. Rome, FAO, Cifa Tech. Pap., 10 : 43-103.

- JACKSON P.B.N., 1986 —
« Fish of the Zambezi system ».
In DAVIES B.R., WALKER K.F., éd. :
The ecology of river systems.
Dordrecht, W. Junk Publ. : 269-288.
- JACKSON P.B.N., 1989 —
Prediction of regulation effects
on natural biological rhythms
in south-central African freshwater
fishes. *Regulated rivers : research
and management*, 3 : 205-220.
- JACKSON P.B.N., ILES T.D.,
HARDING D., FRYER G., 1963 —
*Report on a Survey of Northern Lake
Nyassa by the Joint Fisheries Research
Organization*, 1953-55, Govt Princer,
Zomba, Malawi.
- JACKSON P.B.N.,
MARSHALL B.E., PAUGY D., 1988 —
« Fish communities in man-made lakes ».
In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO
G.W., éd. : *Biology and ecology of
African freshwater fishes*. Paris,
Orstom, Travaux et documents, 216 :
325-350.
- JACKSON P.B.N.,
SSENTONGO G.W., 1988 —
« Fisheries Science in Africa ».
In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO
G.W., éd. : *Biology and ecology of
African freshwater fishes*. Paris,
Orstom, Travaux et documents, 216 :
427-448.
- JALABERT B.,
KAMMACHER P., LESSENT P., 1971 —
Déterminisme du sexe chez
les hybrides entre *Tilapia macrochir*
et *Tilapia nilotica*. Étude de la sex ratio
dans les croisements des hybrides
de première génération par les espèces
parentes. *Annls Biol. anim. Biochem.
Biophys.*, 11 : 155-165.
- JALABERT B., MOREAU J.,
PLANQUETTE P., BILLARD R., 1974 —
Déterminisme du sexe chez *Tilapia
macrochir* et *Tilapia nilotica* : action de
la méthyltestostérone dans
l'alimentation des alevins sur la
différenciation sexuelle. Proportion des
sexes dans
la descendance des mâles « inverses ».
Annls Biol. anim. Biochem. Biophys.,
14 : 729-739.
- JALABERT B., ZOHAR Y., 1982 —
« Reproductive Physiology in cichlid
fishes, with particular reference
to *Tilapia* and *Sarotherodon* ». In :
The biology and culture of tilapias.
Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 7 : 129-140.
- JAMES N.P.E., BRUTON M.N., 1992 —
Alternative life-history traits associated
with reproduction in *Oreochromis
mossambicus* Pisces : Cichlidae
in small water bodies
of the eastern Cape, South Africa.
Env. Biol. Fish., 34 : 379-392.
- JANVIER P., 1986 —
« L'impact du cladisme sur la recherche
dans les Sciences de la Vie et
de la Terre ». In Tassy P., coord. :
L'ordre et la diversité du vivant. Paris,
Fayard/Fondation Diderot : 99-120.
- JAUNCEY K., ROSS B., 1982 —
A guide to tilapia feeds and feeding.
Institute of Aquaculture, University
of Stirling, Scotland, 111 p.
- JOHANNES R.E., 1978 —
Reproductive strategies of coastal
marine fishes in the tropics.
Env. Biol. Fish., 3, 1 : 65-84.
- JOHNELS A.G., 1954 —
Notes on fish from Gambia River.
Arkiv. Zool., 6 : 326-411.
- JOHNELS A.G., SVENSSON G.S.O., 1954 —
On the biology of *Protopterus annectens*
Owen. *Arkiv. Zool.*, 7 : 131-164.
- JOHNSON T.C., ODADA E.O., éd., 1996 —
*The limnology, climatology
and paleoclimatology of the East African
lakes*. Gordon and Breach, 456 p.
- JOHNSON T.C.,
SCHOLZ C.A.Z., TALBOT M.R., KELTS K.,
RICKETTS R.D., NGOBI G., BEUNING K.,
SSEMMANDA I., MCGILL J.W., 1996 —
Late Pleistocene dessication of Lake
Victoria and rapid evolution of cichlid
species. *Science*, 273 : 1091-1093.
- JUBB R.A., 1965 —
Freshwater fishes of the Cape Province.
Ann. Cape Prov. Mus., Nat. Hist., 4 : 1-72.
- JUBB R.A., 1967 —
Freshwater fishes of Southern Africa.
Cape Town, A.A. Balkema, 248 p.
- JUNK W.T., 1982 —
Amazonian floodplains : their ecology,
present and potential use.
Rev. Hydrobiol. trop., 15 : 285-302.
- JUNK W.J.,
BAYLEY P.B., SPARKS R.E., 1989 —
« The flood pulse concept in river-
floodplain systems ». In DODGE D.P.,
éd. : *Proceedings of the International
Large River Symposium*.
Canadian Special Publication in Fisheries
and Aquatic Sciences, 106 : 110-127.

K

- KALK M., McLACHLAN A.J., HOWARD-WILLIAMS C., éd., 1979** —
Lake Chilwa. Studies of change in a tropical ecosystem.
 The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 35, 462 p.
- KANDEM TOHAM A., 1998** —
Fish biodiversity of the Ntem river Basin (Cameroon) : taxonomy, ecology and conservation. PhD thesis, Katholieke Universiteit Leuven, Faculty of Sciences, 350 p.
- KAPETSKY J.M., 1974** —
 « The Kafue River floodplain : an example of preimpoundment potential for fish production ». In BALON E.K, COCHE A.G., éd. : *Lake Kariba : a man-made tropical ecosystem in Central Africa.*
 The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 35 : 497-523.
- KAPETSKY J.M., 1981** —
Some considerations for the management of coastal lagoon and estuarine fisheries. Rome, FAO, Fisheries Technical Papers, 218, 48 p.
- KAPETSKY J.M., PETR T., éd., 1984** —
Status of African Reservoir fisheries.
 Rome, FAO, Cifa Tech. Paper 10, 326 p.
- KAPLAN R.H., COOPER W.S., 1984** —
 The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics : an application of the "adaptive coin-flipping" principle. *Am. Nat.*, 123 : 393-410.
- KARENGE L.P., KOLDING L., 1995** —
 « Evaluation of species changes in other African lakes with introduced fish species ». In PITCHER T.J., HART P.J.B., éd. : *The impact of species changes in African Lakes.*
 London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 18 : 245-275.
- KASTOUN E., 1971** —
 Das Verhalten des Zitterwelses *Malapterurus electricus* Gmelin im homogenen Gleichstromfeld. *Experientia*, 27 : 1176-1177.
- KASTOUN E., 1972** —
 Das Verhalten des Zitterwelses, *Malapterurus electricus* Gmelin, im elektrischen Feld. PhD, univ. Köln, 56 p.
- KAUFMAN L., 1992** —
 Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems. The lessons of Lake Victoria. *BioScience*, 42 : 846-858.
- KAWABATA H., MIHIGO N.Y.K., 1982** —
 Littoral fish fauna near Uvira, north-western end of Lake Tanganyika. *Afr. St. Monogr., Kyoto Univ.*, 2 : 123-133.
- KAWANABE H., HORI M., NAGOSHI M., éd., 1997** —
Fish communities in Lake Tanganyika.
 Kyoto University Press, 298 p.
- KÉBÉ A., LY B., ISEBOR C., DA FONSECA L., TAMOIKIN M., NIANG S., PANDARÉ D., BOUSSO T., 1992** —
 Ichtyologie et investigations ichtyoplanctoniques dans l'estuaire du fleuve Sénégal. *Rapp. Dakar, Tech. EPEEC* : 3-14.
- KEENLEYSIDE M.H.A., éd., 1991 a** —
Cichlid fishes behaviour, ecology and evolution. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 2, 378 p.
- KEENLEYSIDE M.H.A., 1991 b** —
 « Parental care ». In KEENLEYSIDE M.H.A., éd. : *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution.* London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series 2 : 191-208.
- KEITH P., VIGNEUX E., BOSC P., 1999** —
Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de La Réunion. Patrimoines naturels (MNHN/SPN), 39, 136 p.
- KENNEDY V.S., éd., 1980** —
Estuarine perspectives. New York, Academic Press, 537 p.
- KENNISH M.J., 1990** —
Ecology of estuaries. Vol. 2 : Biological aspects. Boca Raton, CRC Press, 391 p.
- KERDCHUEN N., 1992** —
L'alimentation artificielle d'un silure africain, Heterobranchus longifilis Teleostei, Clariidae. Incidence du mode d'alimentation et première estimation des besoins nutritionnels.
 Paris, Orstom, Travaux et documents microfichés, 88, 182 p.
- KERDCHUEN N., LEGENDRE M., 1991** —
 Influence de la période et de la fréquence de nourrissage sur la croissance et l'efficacité alimentaire d'un silure africain, *Heterobranchus longifilis* Teleostei, Clariidae. *Aquat. Living Resour.*, 4 : 241-248.
- KERDCHUEN N., LEGENDRE M., 1994** —
 Larval rearing of an African catfish, *Heterobranchus longifilis* Teleostei, Clariidae : a comparison between natural and artificial diet. *Aquat. Living Resour.*, 7 : 247-253.

- KIENER A., 1963 —
Poissons, pêche et pisciculture à Madagascar. Nogent-sur-Marne, Centre technique forestier tropical, Publ. 24, 244 p.
- KIENER A., 1978 —
Écologie, physiologie et économie des eaux saumâtres. Paris, Masson, 206 p.
- KIMPE P. DE, 1964 —
Contribution à l'étude hydrobiologique du Luapula-Moero. *Ann. Mus. r. Afr. centr.*, in-8°, 12, 238 p.
- KING R.P., 1989 —
Distribution, abundance, size and feeding habits of *Brienomyrus brachyistius* Gill, 1862 Teleostei : Mormyridae in a Nigerian rainforest system. *Cybium*, 13, 1 : 25-36.
- KIRK R., 1967 —
The fishes of Lake Chilwa. *J. Soc. Malawi*, 20 : 1-14.
- KIRSHBAUM F., 1984 —
Reproduction of weakly electric teleosts : just another example of convergent development ? *Env. Biol. Fish.*, 10 : 3-14.
- KIRSHBAUM F., 1987 —
Reproduction and development of the weakly electric fish, *Pollimyrus isidori* Mormyridae, Teleostei in captivity. *Env. Biol. Fish.*, 20 : 11-31.
- KITCHELL J.F., O'NEIL R.V.V., WEBB D., GALLEPP G.W., BARTELL J.F., KOONCE J.F., ASMUS B.S., 1979 —
Consumer regulation of nutrient cycling. *BioScience*, 29 : 28-34.
- KLING G.W., 1987 —
Seasonal mixing and catastrophic degassing in tropical lakes, Cameroon, West Africa. *Science*, 237 : 1022-1024.
- KLING G.W., 1988 —
Comparative transparency, depth of mixing and stability of stratification in lakes of Cameroon, West Africa. *Limnol. Oceanogr.*, 33, 1 : 27-40.
- KLING G.W., TUTTLE M.L., EVANS W.C., 1989 —
Safety of Cameroonian lakes. *Nature*, 337 : 215.
- KNAAP M. VAN DER, 1994 —
Status of fish stocks and fisheries of thirteen medium-sized African reservoirs. Rome, FAO, Cifa Tech. Pap., 26.
- KNEIB R.T., 1987 —
Predation risk and use of intertidal habitats by young fishes and Shrimp. *Ecology*, 68, 2 : 379-386.
- KNIGHT M.E., TURNER G.F., RICO C., VAN OPPEN M.J.H., HEWIT, G.M., 1998 —
Microsatellite paternity analysis on captive lake Malawi cichlids supports reproductive isolation by direct mate choice. *Molec. Ecol.*, 7 : 1605-1610.
- KOHDA M., 1995 —
Territoriality of male cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Ecol. Fresh. Fish*, 4 : 180-184.
- KOLDING J., 1989 —
The fish resources of Lake Turkana and their environment. Thesis, University of Bergen, and final report of project KEN-043 Trial Fishery 1986-1987, NORAD, Oslo, 262 p.
- KOLDING J., 1992 —
A summary of Lake Turkana : an ever-changing mixed environment. *Mitteil. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 23 : 25-35.
- KOLDING J., 1994 —
On the ecology and exploitation of fish in fluctuating tropical freshwater systems. PhD, Department of Fisheries and Marine Biology, University of Bergen.
- KÖNINGS A., 1988 —
Tanganyika cichlids. Zevenhuizen, Verduijn Cichlids and Lake Fish Movies, 272 p.
- KÖNINGS A., 1990 —
Cichlids and all the fishes of Lake Malawi. Neptune City New Jersey, Tropical Fish Hobbyist Publ., 485 p.
- KÖNINGS A., 1992 —
The Cichlids yearbook. Vol. 3. Zevenhuizen, Verduijn Cichlids.
- KÖNINGS A., 1995 —
Malawi cichlids in their natural habitat. Germany, Cichlid Press.
- KOP P.P.A., HEUTS B.A., 1973 —
An experiment on sibling imprinting in the jewel fish *Hemichromis bimaculatus* Gill 1862, Cichlidae. *Rev. Comp. Animal*, 7 : 63-76.
- KORNFIELD I.L., 1991 —
« Genetics ». In KEENLEYSIDE M.H.A., éd. : *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution*. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 2 : 103-128.
- KORNFIELD I.L., RITTE U., RICHLER C., WAHRMAN J., 1979 —
Biochemical and cytological differentiation among cichlid fishes of the Sea of Galilee. *Evolution*, 33 : 1-14.

- KOTTELAT M., 1989** —
Zoogeography of the fishes
from Indochinese inland waters
with an annotated checklist.
Bull. Zool. Mus., 12 : 1-54.
- KOUASSI N., 1973** —
Note sur la biologie de *Chrysichthys*
nigrodigitatus et de *Chrysichthys velifer*.
Projet PNUD/AVB/FAO, IVC 526,
Développement de la pêche du lac
de Kossou.
- KRAMER B., 1974** —
Electric organ discharge interaction
during interspecific agonistic behaviour
in freely swimming mormyrid fish.
J. comp. Physiol., 93 : 203-235.
- KRAMER B., 1978** —
Spontaneous discharge rythms and
social signalling in the weakly electric
fish *Pollimyrus isidori* Cuvier et
Valenciennes Mormyridae, Teleostei.
Behav. Ecol. Sociobiol., 4 : 61-74.
- KRAMER B., éd., 1990** —
Electrocommunication in Teleost
Fishes : Behavior and Experiments. New
York, Springer, 240 p.
- KRAMER B., éd., 1996** —
Electroreception and Communication in
Fishes. Stuttgart, Gustav Fischer, 119 p.
- KRAMER B., BAUER R., 1976** —
Agonistic behaviour and electric
signalling in a mormyrid fish,
Gnathonemus petersii. *Behav. Ecol.*
Sociobiol., 1 : 45-61.
- KRAMER D.L., 1983** —
The evolutionary ecology of respiratory
modes in fishes : an analysis based
on the cost of breathing.
Env. Biol. Fishes, 9 : 145-158.
- KRAMER D.L., 1987** —
Dissolved oxygen and fish behaviour.
Env. Biol. Fish., 18 : 81-92.
- KROMER J.L.,
INSALI P., GOMES M., 1994** —
Rio Grande de Buba : bio-écologie
et paramètres environnementaux.
Rapport UICN/ministère des Pêches
de Guinée-Bissau, 119 p.
- KRYANOV E.Y., GOLUBTSOV A.S., 1993** —
Karyotypes of three *Garra* species
from Ethiopia. *J. Fish Biol.*, 42 : 465-467.
- KÜHME W., 1963** —
Chemisch ausgelöste Brutpflege
und Schwarmreaktion bei *Hemichromis*
bimaculatus Pisces. *Z. Tierpsychol.*, 20 :
688-704.
- KÜHME W., 1964** —
Eine chemisch ausgelöste
Schwarmreaktion bei jungen Cichliden
Pisces. *Naturwissenschaften*, 51 :
120-121.
- KUWAMURA T., 1986** —
Parental care and mating systems
of cichlid fishes in Lake Tanganyika :
a preliminary field survey. *J. Ethol.*, 4 :
129-146.
- KUWAMURA T., 1987 a** —
Distribution of fishes in relation
to the depth and substrate at Myako,
east-middle coast of Lake Tanganyika.
Afr. St. Monogr., Kyoto Univ., 7 : 1-14.
- KUWAMURA T., 1987 b** —
Male mating territory and sneaking
in a maternal mouthbrooder,
Pseudosimochromis curvifrons Pisces,
Cichlidae. *J. Ethol.*, 5 : 203-206.
- KUWAMURA T., 1997** —
« The evolution of parental care and
mating systems among Tanganyikan
cichlids ». In KAWANABE H., HORI M.,
NAGOSHI M., éd. : *Fish communities*
in Lake Tanganyika. Kyoto University
Press : 57-86.

L

- LAË R., 1992 a** —
Les pêcheries artisanales lagunaires
ouest-africaines : échantillonnage
et dynamique de la ressource
et de l'exploitation. Paris, Orstom,
Études et thèses, 201 p.
- LAË R., 1992 b** —
Influence de l'hydrologie sur l'évolution
des pêcheries du delta central du Niger,
de 1966 à 1989. *Aqu. Liv. Res.*, 5 :
115-126.
- LAË R., 1992 c** —
Impact des barrages sur les pêcheries
artisanales du delta central du Niger.
Cahiers Agricultures, 2 : 14-21.
- LAË R., 1994** —
« Modifications des apports en eau
et impact sur les captures de poisson ».
In QUENSIÈRE J., éd. : *La pêche*
dans le delta central du Niger. Approche
pluridisciplinaire d'un système
de production halieutique. Paris,
Karthala/Orstom, vol. I : 255-265.
- LAË R., 1995** —
Climatic and anthropogenic effects
on fish diversity and fish yields
in the Central delta of the Niger River.
Aqu. Liv. Res., 8 : 43-58.

- LAË R., 1997 —
Estimation des rendements de pêche des lacs africains au moyen de modèles empiriques. *Aqu. Liv. Res.*, 10 : à paraître.
- LAË R., Ecoutin J.M., MENDY A., RAFFRAY J., WEIGEL J.Y., SADIO O., DJOBE O., 2004 —
Effects of a targeted shrimp (*Penaeus notialis*) exploitation on fish catches in the Gambia estuary. *Aquatic Living Resources*, 17 (1) : 75-85.
- LAË R., MAÏGA M., RAFFRAY J., TROUBAT J.-J., 1994 —
« Évolution de la pêche ». In QUENSIÈRE J., éd. : *La pêche dans le delta central du Niger. Approche pluridisciplinaire d'un système de production halieutique*. Paris, Karthala/Orstom, vol. I : 143-164.
- LAË R., MORAND P., 1994 —
« Typologie des cycles d'activités halieutiques ». In QUENSIÈRE J., éd. : *La pêche dans le delta central du Niger. Approche pluridisciplinaire d'un système de production halieutique*. Paris, Karthala/Orstom, vol. I : 287-294.
- LAË R., WEIGEL J.-Y., 1994 —
« Adaptabilité des pêcheurs aux changements environnementaux et économiques ». In QUENSIÈRE J., éd. : *La pêche dans le delta central du Niger. Approche pluridisciplinaire d'un système de production halieutique*. Paris, Karthala/Orstom, vol. I : 295-310.
- LAË R., WEIGEL J.-Y., 1995 —
Diagnostic halieutique et propositions d'aménagement : l'exemple de la retenue de Sélingué Mali. FAO, PAMOS, MLI/91/005, 73 p.
- LAGLER K.F., KAPETSKY J.M., STEWART D.J., 1971 —
The fisheries of the Kafue river flats, in Zambia, in relation to the Kafue Gorge dam. Central Fish. Res. Inst. Chilanga, Zambia. FAO, UNDP/ORO Project 365020 FI : ST/ZAM 11. Tech. Rep., 1, 161 p.
- LAMARQUE P., 1968 —
« Électrophysiologie du poisson soumis à l'action d'un champ électrique ». In Vibert R., éd. : *Applications de l'électricité à la biologie et à l'aménagement des pêches continentales*. Paris, Inra Éditions : 87-110
- LAMARQUE P., THÉREZIEN Y., CHARLON N., 1975 —
Études des conditions de pêche à l'électricité dans les eaux tropicales. I. Études conduites à Madagascar et en Zambie. *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci.*, Biarritz, 10 : 403-554.
- LANKFORD R.R., 1977 —
« Coastal lagoons of Mexico : their origin and classification ». In Wiley M., éd. : *Estuarine Processes*. New York, Academic Press, vol. II : 182-215.
- LANZING W.J.R., 1974 —
Sound production in the cichlid *Tilapia mossambica* Peters. *J. Fish Biol.*, 64 : 341-347.
- LASKER R., 1989 —
« Les déterminants du recrutement ». In Troadec J.-P., éd. : *L'Homme et les ressources halieutiques*. Brest, Ifremer : 189-222.
- LASSERRE G., 1979 —
Bilan de la situation des pêches aux Pangalanes Est zone Tamatave-Andrevoranto et au lac Anony : perspective et aménagement. Rapport PNUD, FAO, MAG. 76/002.
- LAUZANNE L., 1970 —
La sélection des proies chez *Alestes baremoze* Pisces, Characidae. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 4 : 71-76.
- LAUZANNE L., 1972 —
Régimes alimentaires des principales espèces de poissons de l'archipel oriental du lac Tchad. *Verh. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 18 : 636-646.
- LAUZANNE L., 1975 a —
La sélection des proies chez trois poissons malacophages du lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 9 : 3-7.
- LAUZANNE L., 1975 b —
Régimes alimentaires d'*Hydrocyon forskalii* Pisces, Characidae dans le lac Tchad et ses tributaires. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 9 : 105-121.
- LAUZANNE L., 1976 —
Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 10 : 267-310.
- LAUZANNE L., 1977 —
Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'alimentation des poissons du lac Tchad. Thèse doctorat d'État, Paris VI, 284 p.
- LAUZANNE L., 1983 —
« Trophic relationships of fishes in Lake Chad ». In CARMOUZE J.-P., DURAND J.-R., LÉVÊQUE C., éd. : *Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 53 : 489-518.
- LAUZANNE L., LOUBENS G.,

- LE GUENNEC B., 1991 —
Liste commentée des poissons
de l'Amazonie bolivienne.
Rev. Hydrobiol. trop., 24, 1 : 61-76.
- LAVOUÉ S., 2001 —
*Phylogénie moléculaire des poissons
électriques de la superfamille des
Mormyridae (Osteogomphina, Teleostei)*.
Thèse MNHN, Paris, 207 p.
- LAVOUÉ S., MIYA M., INOUE J.G., SAITOH K.,
ISHIGURO N.B., NISHIDA M., 2005 —
Molecular systematics of the
gonorynchiform fishes (Teleostei) based
on whole mitogenome sequences :
implications for higher-level relationship
within the Otocephala. *Mol. Phyl. Evol.*
- LAZARD J., 1990 a —
Transferts de poissons
et développement de la production
piscicole. Exemple de trois pays
d'Afrique subsaharienne.
Rev. Hydrobiol. trop., 23 : 251-265.
- LAZARD J., 1990 b —
« L'élevage du tilapia en Afrique.
Données techniques sur sa pisciculture
en étang ». In LAZARD J., MORISSENS P.,
PARREL P., AGLINGLO C., ALI I.,
ROCHE P., éd. : *Méthodes artisanales
d'aquaculture du tilapia en Afrique*.
Nogent-sur-Marne, CTFT : 5-22.
- LAZARD J., LEGENDRE M., 1994 —
La pisciculture africaine : enjeux
et problèmes de recherche. *Cahiers
Agricultures*, 3 : 83-92.
- LAZARD J.,
MORISSENS P., PARREL P., AGLINGLO C.,
ALI I., ROCHE P., éd., 1990 a —
*Méthodes artisanales d'aquaculture
du tilapia en Afrique*. Nogent-sur-Marne,
CTFT, 82 p.
- LAZARD J.,
MORISSENS P., PARREL P., 1990 b —
« La pisciculture artisanale du Tilapia en
Afrique : analyse de différents systèmes
d'élevage et de leur niveau
de développement ». In LAZARD J.,
MORISSENS P., PARREL P., AGLINGLO C., ALI
I., ROCHE P., éd. : *Méthodes artisanales
d'aquaculture du tilapia en Afrique*.
Nogent-sur-Marne, CTFT : 67-82.
- LAZARD J., WEIGEL J.-Y.,
STOMAL B., LECOMTE Y., 1991 —
*Pisciculture en Afrique subsaharienne.
Situations et projets dans des pays
francophones. Propositions d'actions*.
Paris, ministère de la Coopération et du
Développement, CID/DOC, 155 p.
- LAZZARO X., 1987 —
A review of planktivorous fishes :
their evolution, feeding behaviours,
selectivities and impacts. *Hydrobiologia*,
146 : 97-167.
- LECOINTRE G., 1994 —
Aspects historiques et heuristiques
de l'ichtyologie systématique.
Cybiurn, 18 : 339-430.
- LECOINTRE G., LE GUYADER H., 2001 —
Classification phylogénétique du vivant.
Paris, Belin, 543 p.
- LEGENDRE M., 1992 —
*Potentialités aquacoles des Cichlidae
Sarootherodon melanothron, Tilapia
guineensis et Clariidae Heterobranchus
longifilis autochtones des lagunes
ivoiriennes*. Paris, Orstom, Travaux et
documents microfichés, 89, 83 p.
- LEGENDRE M., ALBARET J.-J., 1991 —
Maximum observed length
as an indicator of growth rate in tropical
fishes. *Aquaculture*, 94 : 327-341.
- LEGENDRE M., ÉCOUTIN J.-M., 1989 —
Suitability of brackish water tilapia
species from the Ivory Coast for lagoon
aquaculture. I. Reproduction.
Aqu. Liv. Res., 2 : 71-79.
- LEGENDRE M., ÉCOUTIN J.-M., 1996 —
« Aspects de la stratégie de reproduction
de *Sarootherodon melanothron* :
comparaison entre une population
naturelle lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire
et différentes populations d'élevage ». In
PULLIN R.S.V., LAZARD J., LEGENDRE M.,
AMON-KOTHIAS J.B., PAULY D., éd. :
*Le troisième symposium international
sur le tilapia en aquaculture* Iclarm, CRO,
Orstom, Cirad. Manilla, Iclarm, Conf.
Proc., 41 : 360-374.
- LEGENDRE M., JALABERT B., 1988 —
« Physiologie de la reproduction ». In
LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO
G.W., éd. : *Biologie
et écologie des poissons d'eau douce
africains*. Paris, Orstom, Travaux
et documents, 216 : 153-187.
- LEGENDRE M.,
LINHART O., BILLARD R., 1996 —
« Spawning and management
of gametes, fertilized eggs and embryos
in Siluroidei ». In LEGENDRE M.,
PROTEAU J.-P., éd. : *The biology
and culture of catfishes*. *Aquat. Living
Resour.*, 9, hors série : 59-80.
- LEGENDRE M., OTÉMÉ Z.J., 1995 —
Effect of varying latency period
on the quantity and quality of ova after
hCG-induced ovulation in the African
catfish, *Heterobranchus longifilis*
Teleostei, Clariidae. *Aquat. Living
Resour.*, 8 : 309-316.

- LEGENDRE M., PROTEAU J.-P., éd., 1996 —
The biology and culture of catfishes.
Aquat. Living Resour., 9, hors série, 235 p.
- LEGENDRE M., TEUGELS G.G.,
CAUTY C., JALABERT B., 1992 —
A comparative study on morphology,
growth rate and reproduction of *Clarias*
gariiepinus, *Heterobranchus longifiliis*
and their reciprocal hybrids Pisces,
Clariidae. *J. Fish Biol.*, 40 : 59-79.
- LEGENDRE M., TRÉBAOL L., 1996 —
« Efficacité de l'incubation buccale
et fréquence de ponte de *Sarotherodon*
melanotheron en milieu d'élevage
lagune Ébrié, Côte-d'Ivoire ». In
PULLIN R.S.V., LAZARD J., LEGENDRE M.,
AMON-KOTHIAS J.B., PAULY D., éd. :
*Le troisième symposium international
sur le tilapia en aquaculture* Iclarm,
CRO, Orstom, Cirad. Manilla, Iclarm,
Conf. Proc., 41 : 375-386.
- LEGETT W.C., 1986 —
« The dependence of fish larval survival
on food and predator densities ». In
Skreslet S., éd. : *The role of freshwater
outflow in coastal marine ecosystems*.
Springer-Verlag, NATO ASI series, G7 :
117-137.
- LEHMAN J.T., BRANSTRATOR D.K., 1993 —
Effects of nutrients and grazing
on the phytoplankton of Lake Victoria.
*Verhand. Internat. Verein. theor. angew.
Limnol.*, 25 : 850-855.
- LEK S., LEK S., 1977 —
Écologie et biologie de *Micralestes*
acutidens Peters, 1852 Pisces,
Characidae du bassin du lac Tchad. *Cah.*
Orstom, sér. Hydrobiol., 11 : 255-268.
- LEK S., LEK S., 1978 —
Régime alimentaire d'*Ichthyoborus besse*
besse Joannis, 1835 Pisces,
Citharinidae du bassin du lac Tchad.
Cybiu, 3, 3 : 59-75.
- LEK S., 1979 —
Biologie des petits Mormyridae
du bassin tchadien. Thèse doctorat
3^e cycle, univ. P. Sabatier, Toulouse, 117 p.
- LELEK A., EL ZARKA S., 1973 —
Ecological comparison of the
preimpoundment and
postimpoundment fish faunas of the
river Niger and Kainji Lake, Nigeria.
Geophys. Monogr., 17 : 655-660.
- LEMOALLE J., 1981 —
Photosynthetic production
and phytoplankton in the euphotic zone
of some African and temperate lakes.
Rev. Hydrobiol. trop., 14 : 31-37.
- LEMOALLE J., 1991 —
*Éléments d'hydrologie du lac Tchad
au cours d'une période de sécheresse
1973-1989*. Rome, FAO, Rapport
sur les pêches, n° 445 : 54-61.
- LENANTON R.J., HODGKIN E.P., 1985 —
« Life history strategies of fish in some
temperate Australian estuaries ». In
YAÑEZ-ARANCIBIA A., éd. : *Fish
community ecology in estuaries and
coastal lagoons*. Mexico, Editorial
Universitaria : 277-285.
- LENFANT C., JOHANSEN K., 1968 —
Respiration in the African lungfish
Protopterus aethiopicus. I. Respiratory
properties of blood and normal patterns
of breathing and gas exchange.
J. exper. Biol., 49 : 437-452.
- LEROUX M., 1994 —
« Interprétation météorologique
des changements climatiques observés
en Afrique depuis 18 000 ans ». In
Alexandre J., De Dapper M.,
Symoens J.J., éd. : *Colloquium Climatic
Change and Geomorphology
in tropical environments* Brussels,
6 May 1992. Brussels, Académie royale
des sciences d'outre-mer : 207-225.
- LÉVÊQUE C., 1972 —
Mollusques benthiques du lac Tchad.
Écologie, étude des peuplements
et estimation des biomasses.
Cah. Orstom, sér. Hydrobiol., 6 : 3-45.
- LÉVÊQUE C., 1989 a —
Remarques taxinomiques sur quelques
petits *Barbus* Pisces, Cyprinidae
d'Afrique de l'Ouest première partie.
Cybiu, 13 : 165-180.
- LÉVÊQUE C., 1989 b —
Remarques taxinomiques sur quelques
petits *Barbus* Pisces, Cyprinidae
d'Afrique de l'Ouest seconde partie.
Cybiu, 13 : 197-212.
- LÉVÊQUE C., 1989 c —
« The use of insecticides in
the Onchocerciasis Control Programme
and aquatic monitoring in West Africa ». In
Bourdeau P., Haines J.A., Klein W.,
Krishna Murti C.R., éd. : *Ecotoxicology
and climate*. Chichester, John Wiley
and Sons, SCOPE 38, IPCS Joint
Symposia 9 : 317-335.
- LÉVÊQUE C., 1990 —
Relict tropical fish fauna in Central
Sahara. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*,
1 : 39-48.
- LÉVÊQUE C., 1994 —
« Biodiversité des poissons africains ». In
TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F.,
ALBARET J.-J., éd. : *Diversité biologique*

des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques. Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool., Tervuren, 275 : 7-16.

LÉVÊQUE C., 1995 a —

L'habitat : être au bon endroit au bon moment ? Bull. fr. Pêche Pisc., 337-339 : 9-20.

LÉVÊQUE C., 1995 b —

Role and consequences of fish diversity in the functioning of African freshwater ecosystems : a review. Aqu. Liv. Res., 8 : 59-78.

LÉVÊQUE C., 1997 a —

Biodiversity dynamics and conservation : the freshwater fish of tropical Africa. Cambridge, Cambridge University Press, 438 p.

LÉVÊQUE C., 1997 b —

Introductions de nouvelles espèces de poissons dans les eaux douces tropicales : objectifs et conséquences. Bull. fr. Pêche Pisc., 344-345 : 79-91.

LÉVÊQUE C., BRUTON M.N.,

SSENTONGO G.W., éd., 1988 —

Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains / Biology and ecology of African freshwater fishes. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216, 508 p.

LÉVÊQUE C., DEJOUX C., ILTIS A., 1983 —

Limnologie du fleuve Bandama Côte-d'Ivoire. Hydrobiologia, 100 : 113-141.

LÉVÊQUE C.,

DURAND J.-R., ÉCOUTIN J.-M., 1977 —

Relations entre le rapport P/B et la longévité des organismes. Cah. Orstom, sér. Hydrobiol., 11, 1 : 17-31.

LÉVÊQUE C., GUÉGAN J.-F., 1990 —

Les grands *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) d'Afrique de l'Ouest : révision systématique et parasitofaune branchiale. Rev. Hydrobiol. Trop., 23 : 41-65.

LÉVÊQUE C., HERBINET P., 1980 —

Caractères méristiques et biologie de *Schilbe mystus* Pisces, Schilbeidae en Côte-d'Ivoire. Cah. Orstom, sér. Hydrobiol., 13, 3-4 : 161-170.

LÉVÊQUE C., HERBINET P., 1982 —

Caractères méristiques et biologie d'*Eutropius mentalis* dans les rivières de Côte-d'Ivoire Pisces, Schilbeidae. Rev. Zool. afr., 96 : 366-392.

LÉVÊQUE C., PAUGY D. (eds), 1999 —

Les poissons des eaux continentales africaines : diversité, écologie, utilisation par l'homme. Paris, IRD Éditions, 521 p.

LÉVÊQUE C.,

PAUGY D., TEUGELS G.G., éd., 1990 —

Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Paris, Orstom/MRAC, Faune tropicale, 28, vol. I, 384 p.

LÉVÊQUE C.,

PAUGY D., TEUGELS G.G., 1991 —

Annotated checklist of the freshwater fishes of the Nilo-Sudan river basins in Africa. Rev. Hydrobiol. trop., 24 : 131-154.

LÉVÊQUE C.,

PAUGY D., TEUGELS G.G., éd., 1992 —

Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Paris, Orstom/MRAC, Faune tropicale, 28, vol. II, 526 p.

LÉVÊQUE C., PAUGY D.,

TEUGELS G.G., ROMAND R., 1989 —

Inventaire taxonomique et distribution des poissons d'eau douce des bassins côtiers de Guinée et de Guinée-Bissau. Rev. Hydrobiol. trop., 22 : 107-127.

LÉVÊQUE C., QUENSIÈRE J., 1988 —

« Les peuplements ichtyologiques des lacs peu profonds ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. : Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 303-324.

LEWIS D.S.C., 1981 —

Preliminary comparisons between the ecology of haplochromine cichlid fishes of Lake Victoria and Lake Malawi. Neth. J. Zool., 31 : 746-761.

L'HÔTE Y., MAHÉ G., SOMÉ B.,

TRIBOULET J.P., 2002 —

Analysis of a Sahelian annual rainfall index from 1896 to 2000 : the roughs continues. Hydrological Sciences, 47 (4) : 563-572.

LIGTVOET W., WITTE F., 1991 —

« Perturbation through predator introduction : effects on the food web and fish yields in Lake Victoria East Africa ». In Ravera O., éd. : Terrestrial and aquatic ecosystems. Perturbation and Recovery. New York, Ellis Horwood : 263-268.

LINNAEUS C., 1758 —

Systema Naturae. Tome 1. Holmiae, 10^e édition, 823 p.

LISSMANN H.W., 1951 —

Continuous electrical signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus* Cuv. Nature, 167 : 201-202.

LITTERICK M.R., GAUDET J.J.,

- KALFF J., MELACK J.M., 1979 —
The limnology of an African lake, lake Naivasha, Kenya. Workshop on African limnology, Nairobi, Kenya, 74 p.
- LIVINGSTON R.J., 1976 —
 Diurnal and seasonal fluctuations of organisms in a north Florida estuary. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 4 : 373-400.
- LIVINGSTON R.J., 1984 —
 Trophic response of fishes to habitat variability in coastal seagrass systems. *Ecology*, 65, 4 : 1258-1275.
- LIVINGSTONE D.A.,
 ROWLAND M., BAILEY P.E., 1982 —
 On the size of african riverine fish faunas. *Am. Zool.*, 22 : 361-369.
- LOCK J.M., 1982 —
 « The biology of siluriform fishes in Lake Turkana ». In HOPSON A.J., éd. : *Lake Turkana. A report of the findings of the Lake Turkana Project 1972-1975*. London, Overseas Development Administration : 1021-1281.
- LONERAGAN N.R.,
 POTTER I.C., LENANTON R.C.J., 1989 —
 Influence of site, season and year on contributions made by marine, estuarine, diadromous and freshwater species to the fish fauna of temperate Australian estuary. *Marine Biology*, 103 : 461-479.
- LONGHURST A.R., 1957 —
 The food of the demersal fish of a West African estuary. *J. Amer. Ecol.*, 26 : 369-387.
- LOSSEAU-HOEBEKE M., 1992 —
The biology of four haplochromine species of Lake Kivu Zaire with evolutionary implications. Thesis, Department of Ichthyology, Rhodes University, Grahamstown.
- LOUBENS G., 1966 —
Biologie de Polydactylus quadrifilis dans le Bas Ogooué Gabon. Thèse, univ. Paris, 20 p.
- LOUBENS G., 1969 —
 Étude de certains peuplements ichtyologiques par des pêches au poison. Première note. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 3 : 45-73.
- LOUBENS G., 1970 —
 Étude de certains peuplements ichtyologiques par des pêches au poison. Seconde note. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 4 : 45-61.
- LOUBENS G., 1974 —
 Quelques aspects de la biologie des *Lates niloticus* du Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 8 : 3-21.
- LOUIS M.,
 LAM HOAI T., LASSERRE G., 1985 —
 Résultats préliminaires sur le recrutement en poissons dans deux lagunes des mangroves de Guadeloupe : Belle-Plaine et Manche-à-Eau. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 4 : 249-265.
- LOWE R.H., 1952 —
Report on the Tilapia and other fish and fisheries of Lake Nyasa, 1945-1947. London, Fish. Publ. Col. Office, 1, 2, 126 p.
- LOWE R.H., 1953 —
 Notes on the ecology and evolution of Nyasa fishes of the genus *Tilapia* with a description of *T. saka* Lowe. *Proc. Zool. Soc., Lond.*, 122 : 1035-1041.
- LOWE R.H., 1958 —
 Observations on the biology of *Tilapia nilotica* Linné in East African waters. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 57 : 130-170.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1985 —
 « The biology of the river systems with particular reference to the fishes ». In GROVE A.T., éd. : *The Niger and its neighbours*. Rotterdam, Balkema : 101-140.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1987 —
Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge, Cambridge University Press, Tropical Biology series, 382 p.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1988 —
 « Broad characteristics of the ichthyofauna ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. : *Biology and ecology of African freshwater fishes*. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 93-110.
- LOWE-McCONNELL R.H., 1996 —
 Fish communities in the African Great lakes. *Env. Biol. Fish.*, 45 : 219-235.
- LOWE-McCONNELL R.H., ROEST F.C.,
 NTAKIMAZI G., RISCH L., 1994 —
 « The African Great lakes ». In TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd. : *Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques*. Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool., Tervuren, 275 : 87-94.
- LUQUET P., 1990 —
 « Alimentation des tilapias ». In Lazard J., Jalabert B., Doudet T., éd. : *L'aquaculture des tilapias : du développement à la recherche*. Cah. sci. CTFT, 10 : 29-38.

M

- MACARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967** —
The theory of island biogeography.
 Princeton New Jersey, Princeton University Press.
- MACHENA C., 1995** —
 « Recent developments in the fisheries of lake Kariba Zambia/Zimbabwe ». In CRUL R.C.M., ROEST F.C., éd. : *Current status of fisheries and fish stocks of four largest African reservoirs.* Rome, FAO, Cifa Tech. Pap., 30 : 41-79.
- MACHENA C., KOLDING J., SANYANGA R.A., 1993** —
 « A preliminary assessment of the trophic structure of lake Kariba, Africa ». In CHRISTENSEN V., PAULY D., éd. : *Trophic models of aquatic ecosystems.* Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 26 : 130-137.
- MACLENNAN D.N., SIMMONDS E.J., 1992** —
Fisheries Acoustics. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series 5.
- MAGNUSON J.J., 1990** —
 The invisible present. *BioScience*, 40 : 495-501.
- MAGNUSON J.J., 1991** —
 Fish and fisheries ecology. *Ecological Applications*, 1 : 13-26.
- MAGNUSON J.J., BOWSER C.J., BECKEL A.L., 1983** —
 The invisible present : long-term ecological research on lakes. *L @ S Magazine*, University of Wisconsin, Madison Fall : 3-6.
- MAHBOUDI M., AMEUR R., CROCHET J.-Y., JAEGER J.-J., 1984** —
 Implications paléogéographiques de la découverte d'une nouvelle localité Éocène à Vertébrés continentaux en Afrique nord-occidentale : El Kohol sud-oranais, Algérie. *Geobios*, 17 : 625-629.
- MAHÉ G., 1993** —
Les écoulements fluviaux sur la façade atlantique de l'Afrique. Étude des éléments du bilan hydrique et variabilité interannuelle. Analyse de situations hydroclimatiques moyennes et extrêmes. Paris, Orstom, Études et thèses, 438 p.
- MAHÉ G., LERIQUE J., OLIVRY J.-C., 1990** —
 Le fleuve Ogooué au Gabon. Reconstitution des débits manquants et mise en évidence de variations climatiques à l'équateur. *Hydrol. cont.*, 5 : 105-124.
- MAISEY J.G., 2000** —
 Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, 21 : 281-314.
- MALAISSÉ F., 1976** —
Écologie de la rivière Luanga. Cercle hydrobiologique de Bruxelles, 151 p.
- MALEY J., 1987** —
 Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Paleoecology of Africa*, 18 : 307-334.
- MALEY J., 1989** —
 « Late quaternary climatic changes in the African rain forest : forest refugia and the major role of sea surface temperature variations ». In Leinen M., Sarnthein M., éd. : *Paleoclimatology and paleometeorology : modern and past patterns of global atmospheric transport.* Dordrecht, Kluwer Academic Publishers : 585-616.
- MAMONEKE V., TEUGELS G.G., 1993** —
 Faune des poissons d'eaux douces de la réserve de la Biosphère de Dimonika Mayombe, Congo. *Ann. Mus. r. Afr. Centr., Sc. Zool.*, 272, MRAC-Unesco, 126 p.
- MANN K.H., 1982** —
Ecology of coastal waters, a system approach. Oxford, Blackwell Scientific Publications, Studies in Ecology, 8, 322 p.
- MARAIS J.F.K., 1982** —
 The effects of river flooding on the fish populations of two eastern Cape estuaries. *S. Afr. J. Zool.*, 17 : 96-104.
- MARAIS J.F.K., 1984** —
 Feeding ecology of major carnivorous fish from four eastern Cape estuaries. *S. Afr. J. Zool.*, 19 : 210-223.
- MARSH A.C., 1981** —
A contribution to the ecology and systematics of the genus Petrotilapia Pisces, Cichlidae in Lake Malawi. MSc. thesis, Rhodes University, South Africa.
- MARSH B.A., MARSH A.C., RIBBINK A.J., 1986** —
 Reproductive seasonality in a group of rock-frequenting cichlid fishes in Lake Malawi. *J. Zool., London, A*, 209 : 9-20.
- MARSHALL B.E., 1979** —
 Observations on the breeding biology of *Sarotherodon macrochir* Boulenger in Lake Mollwaine, Rhodesia. *J. Fish Biol.*, 14, 4 : 419-424.

- MARSHALL B.E., 1982** —
« The fishes of Lake Mcllwaine ». In THORNTON J.A., éd. : *Lake Mcllwaine. The eutrophication and recovery of a tropical African man-made lake*. The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 49 : 156-188.
- MARSHALL B.E., 1984 a** —
« Kariba Zimbabwe/Zambia ». In KAPETSKY J.M., PETR T., éd. : *Status of African Reservoir fisheries*. Rome, FAO, Cifa Tech. Pap., 10 : 106-153.
- MARSHALL B.E., 1984 b** —
Small pelagic fishes and fisheries in African inland waters. Rome, FAO, Cifa Tech. Pap., 14, 25 p.
- MARSHALL B.E., 1988** —
A preliminary assessment of the biomass of the pelagic sardine *Limnothrissa miodon* in Lake Kariba. *J. Fish Biol.*, 32 : 155-165.
- MARSHALL B.E., HEIDEN J.T. VAN DER, 1977** —
The biology of *Alestes imberi* Peters Pisces : Characidae in Lake Mcllwaine, Rhodesia. *Zool. afr.*, 12 : 329-346.
- MARTENS K.F., COULTER G., GODDEERIS B., 1994** —
« Speciation in ancient lakes, 40 years after Brooks ». In MARTENS K.F., GODDEERIS B., COULTER G., éd. : *Speciation in ancient lakes*. Arch. Hydrobiol., 44 : 75-96.
- MARTENS K.F., GODDEERIS B., COULTER G., éd., 1994** —
Speciation in ancient lakes. Arch. Hydrobiol., 44, 508 p.
- MATTHES H., 1964** —
Les poissons du lac Tumba et de la région d'Ikela. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. Zool.*, 126, 204 p.
- MATTHES H., 1985** —
L'état des stocks et la situation des pêches au lac Itasy. Rapport préparé pour le projet Développement des pêches continentales et de l'aquaculture. FAO, DP/MAG/82/014.
- MAVUTI K.M., 1983** —
Studies on the community structure, population dynamics and production of the limnetic zooplankton of a tropical lake, Lake Naivasha, Kenya. PhD thesis University of Nairobi, 209 p.
- MAVUTI K.M., 1990** —
Ecology and role of zooplankton in the fishery of Lake Naivasha. *Hydrobiologia*, 208 : 131-140.
- MAVUTI K.M., MOREAU J., MUNYANDORERO J., PLUSNIER P.D., 1996** —
Analysis of trophic relationships in two shallow equatorial lakes : Lake Naivasha Kenya and Lake Ihema Rwanda using a multispecies trophic model. *Hydrobiologia*, 321 : 89-100.
- MAY R.C., 1974** —
« Larval mortality in marine fishes and the critical period concept ». In Blaxter J.H.S., éd. : *The early life-history of fish*. New York, Springer-Verlag : 3-19.
- MAYR E., 1942** —
Systematics and the origin of species. New York, Columbia University Press.
- MAYR E., 1988** —
Towards a new philosophy of biology : observations of an evolutionist. Cambridge, Harvard University Press.
- MBEGA J.-D., TEUGELS G.G., 2003** —
Guide de détermination des poissons du bassin inférieur de l'Ogôoué. Namur, E.T.E.C., Presses Univ., 165 p.
- MCDOWALL R.M., 1976** —
The role of estuaries in the life cycle of fishes in New Zealand. *Proc. New Zealand Ecol. Soc.*, 23 : 27-32.
- MCDOWALL R.M., 1987** —
The occurrence and distribution of diadromy among fishes. *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 1 : 1-13.
- MCGINLEY M.A., TEMME D.H., GEBER M.A., 1987** —
Parental investment in offspring in variable environments : theoretical and empirical considerations. *Am. Nat.*, 130 : 370-398.
- McHUGH J.L., 1985** —
« The estuarine ecosystem integrated ». In YAÑEZ-ARANCIBIA A., éd. : *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons*. Mexico, Editorial Universitaria : 9-17.
- McKAYE K.R., 1981** —
Field observation on death feigning : a unique hunting behavior by the predatory cichlid, *Haplochromis livingstoni* of Lake Malawi. *Env. Biol. Fish.*, 6, 3-4 : 361-365.
- McKAYE K.R., 1983** —
Ecology and breeding behavior of a cichlid fish, *Cyrtocara eucinostomus*, on a large lek in Lake Malawi, Africa. *Env. Biol. Fish.*, 8 : 81-96.
- McKAYE K.R., 1989** —
« Behavioural aspects of Cichlids reproductive strategies : Patterns of territoriality and brood defence in Central American substratum spawners

- and African mouth brooders ». In Potts G.W., Wootton R.J., éd. : *Fish reproduction. Strategies and tactics*. London, Academic Press, third edition : 243-273.
- McKAYE K.R., 1991 —**
« Sexual selection and the evolution of the cichlid fishes of Lake Malawi ». In KEENLEYSIDE M.H.A., (éd.) : *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution*. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 2 : 241-257.
- McKAYE K.R., MARSH A., 1983 —**
Food switching by two specialized algae-scraping cichlid fishes in Lake Malawi, Africa. *Oecologia*, 56 : 245-248.
- McKAYE K.R., MUGHOHO D.E., STAUFFER J.R., JR, 1994 —**
Sex-role differentiation in feeding and defence of young by a parental catfish, *Bagrus meridionalis*. *Anim. Behav.*, 48 : 587-596.
- McKAYE K.R., STAUFFER J.R., JR, 1988 —**
Seasonality, depth and habitat distribution of breeding males of *Oreochromis* spp. « Chambo » in Lake Malawi National Park. *J. Fish Biol.*, 33 : 825-834.
- McLEOD A.A.Q.R., 1982 —**
« The biology of *Lates longispinis* Worthington in Lake Turkana ». In HOPSON A.J., éd. : *Lake Turkana. A report of the findings of the Lake Turkana Project 1972-1975*. London, Overseas Development Administration : 1305-1329.
- McLUSKY D.S., 1993 —**
Marine and estuarine gradients. An overview. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 27, 2-4 : 489-493.
- MEE L.D., 1978 —**
« Coastal lagoons ». In Riley J.P., Chester R., éd. : *Chemical Oceanography*. New York, Academic Press, 7 : 441-490.
- MEFIT-BATBIE, 1983 —**
Development studies in the Jonglei canal area. Final report to Government of the Democratic Republic of the Sudan. Glasgow, 4 vol., 719 p.
- MENZ A. (ed.), 1995 —**
The fishery potential and productivity of the pelagic zone of Lake Malawi/Niassa. Chatham, UK: Natural Resources Institute.
- MENZ A., BULIRANI A., GOODWIN C.M., 1995 —**
« Acoustic estimation of fish biomass ». In Menz A., éd. : *The fishery potential and productivity of the pelagic zone of Lake Malawi/Niassa*. Chatham, Natural Resource Institute : 307-349.
- MÉRONA B. DE, 1980 —**
Écologie et biologie de *Petrocephalus bovei* Pisces, Characidae dans les rivières de Côte-d'Ivoire. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 13 : 117-127.
- MÉRONA B. DE, 1981 —**
Zonation ichthyologique du bassin du Bandama Côte-d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 : 63-75.
- MÉRONA B. DE, 1983 —**
Modèle d'estimation rapide de la croissance des poissons. Application aux poissons d'eau douce d'Afrique. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 : 103-113.
- MÉRONA B. DE, HECHT T., MOREAU J., 1988 —**
« Croissance des poissons d'eau douce africains ». In LEVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. : *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 191-219.
- MERRON G.S., HOLDEN K.K., BRUTON M.N., 1990 —**
The reproductive biology and early development of the African pike, *Hepsetus odoe*, in the Okavango delta, Botswana. *Env. Biol. Fish.*, 28 : 215-235.
- MEUNIER F.-J., TRÉBAOL L., 1987 —**
Données histologiques sur les mâchoires pharyngiennes de *Trachinotus teraia* Cuvier 1832, Carangidae Ostéichthyen, Perciforme d'Afrique tropicale. *J. Biol. Buc.*, 15 : 239-248.
- MEYER A., 1987 —**
Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlosoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes. *Evolution*, 41 : 1357-1359.
- MEYER A., 1993 —**
Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African fishes. *Trends Ecol. Evol.*, 8 : 279-284.
- MEYER A., KOCHER T.D., BASASIBWAKI P., WILSON A.C., 1990 —**
Monophyletic origin of lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature*, 347 : 550-553.
- MEYER A., WILSON A.C., 1990 —**
Origin of Tetrapods inferred from their mitochondrial DNA affiliation to lungfish. *J. Mol. Evol.*, 31 : 359-364.

- MICHEL P., 1973** —
Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie étude géomorphologique.
Paris, Orstom, Mémoires, 63, 752 p.
- MICHELE J.-L., TAKAHASHI C.S., 1977** —
Comparative cytology of *Tilapia rendalli* and *Geophagus brasiliensis* Cichlidae, Pisces. *Cytologia*, 42, 3-4 : 535-537.
- MICHOD R.E., 1979** —
Evolution of life histories in response to age mortality factors. *Am. Nat.*, 113 : 531-550.
- MILLARD N.A.H., HARRISON A.D., 1952** —
The ecology of South African estuaries. Part V : Richard's Bay. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 34 : 157-179.
- MILLER J.-M.,**
CROWDER L.B., MOSER M.-L., 1985 —
Migration and utilization of estuarine nurseries by juvenile fishes : an evolutionary perspective. *Contr. mar. Sci.*, 27 suppl. : 338-352.
- MILLER J.-M., DUNN M.-L., 1980** —
« Feeding strategies and patterns of movement in juvenile estuarine fishes ». In KENNEDY V.S., éd. : *Estuarine perspectives*. New York, Academic Press : 437-448.
- MILLER P.-J.,**
WRIGHT J., WONGRAT P., 1989 —
An Indo-pacific goby Teleostei ; Gobioidae from West Africa, with systematic notes on *Butis* and related eleotridine genera. *J. nat. Hist.*, 23 : 311-324.
- MINA M.V., 1991** —
Microevolution of fishes. Academy of Sciences of the USSR 1986. Translated from Russian. New Delhi, Amerind Publishing.
- MINA M.V., MIRONOVSKY A.N., DGEBUADZE Y., 1996** —
Lake Tana large barbs : phenetics, growth and diversification. *J. Fish Biol.*, 48 : 383-404.
- Mo T., 1991** —
Anatomy, relationships, and systematics of the Bagridae Teleostei : Siluroidei with a hypothesis of siluroid phylogeny. Koeltz Scientific Books, These Zoologicae, 17, 216 p.
- MOAL R.-A., éd., 1981** —
Manuel des pêches maritimes tropicales. Paris, ministère de la Coopération et du Développement, SCET-International.
- MOK M., 1975** —
Biométrie et biologie des *Schilbe* Pisces, Siluriformes du bassin tchadien. II. Biologie comparée des deux espèces. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 9 : 33-60.
- MOLLER P., 1976** —
Electric signals and schooling behavior in a weakly electric fish, *Marcusenius cyprinoides* L. Mormyriiformes. *Science*, 193 : 342-343.
- MOLLER P., 1995** —
Electric fishes : History and behavior. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 17, 584 p.
- MOLLER P., SERRIER J., 1986** —
Species recognition in mormyrid weakly electric fish. *Anim. Behav.*, 34 : 333-339.
- MOLLER P.,**
SERRIER J., BOWLING D., 1989 —
Electric organ discharge displays during social encounter in the weakly electric fish *Brienomyrus niger* L. Mormyridae. *Ethology*, 82 : 177-191.
- MONTEIRO C.C., 1989** —
La faune ichtyologique de la lagune Ria Formosa Sud Portugal. Répartition et organisation spatio-temporelle des communautés : application à l'aménagement des ressources. Thèse doct., univ. des sciences et techniques du Languedoc, 219 p.
- MONTEIRO C.,**
LASSERRE G., LAM HOAI T., 1990 —
Organisation spatiale des communautés ichtyologiques de la Ria Formosa Portugal. *Oceanologica Acta*, 13 : 79-96.
- MOORE D.,**
BRUSHER H.A., TRENT L., 1970 —
Relative abundance, seasonal distribution and species composition of demersal fishes of Louisiana and Texas, 1962-1963. *Contr. mar. Sci.*, 15 : 45-70.
- MORAN P., KORNFIELD I., REINTHAL P. N., 1994** —
Molecular systematics and radiation of the haplochromine cichlids (Teleostei : Perciformes) of Lake Malawi. *Copeia* : 274-288.
- MOREAU J., 1979** —
Biologie et évolution des peuplements de Cichlidae Pisces introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse doctorat d'État, Institut national polytechnique, Toulouse, 345 p.
- MOREAU J., 1980** —
Le lac Alaotra à Madagascar, 50 ans d'aménagement des pêches. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 13 : 171-179.

- MOREAU J., 1982** —
Étude du cycle reproducteur de *Tilapia rendalli* et *Sarotherodon macrochir* dans un lac tropical d'altitude : le lac Alaotra Madagascar. *Acta Oecologica*, 3 : 3-22.
- MOREAU J., ARRIGNON J., JUBB R.A., 1988** —
« Les introductions d'espèces étrangères dans les eaux continentales africaines. Intérêt et limites ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. : *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 395-425.
- MORIARTY D.J.W., 1973** —
The physiology of digestion of blue green algae in the cichlid fish *Tilapia nilotica*. *J. Zool., Lond.*, 171 : 25-39.
- MOSES B., 1987** —
The influence of flood regime on fish catch and fish communities of the Cross River floodplain ecosystem, Nigeria. *Env. Biol. Fish.*, 18 : 51-65.
- MOTWANI M.P., KANWAI Y., 1970** —
« Fish and fisheries of the coffer dammed right channel of the River Niger at Kainji ». In Visser S.A., éd. : *Kainji : a Nigerian man-made lake. Vol. 1 : Ecology*. Ibadan, Nigerian Institute of Social and Economic Research, Kainji Lake Studies : 27-48.
- MOYLE P.B., CECHE J.J., 1982** —
Fishes : An introduction to ichthyology. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 593 p.
- MRAJA A.H.S., 1982** —
« The biology of *Barbus bynni* in Lake Turkana ». In HOPSON A.J., éd. : *Lake Turkana : a report of the findings of the Lake Turkana Project 1972-1975*. London, Overseas Development Administration : 817-827.
- MROWKA W., 1987** —
Egg stealing in a mouthbrooding cichlid fish. *Anim. Behav.*, 35 : 923-924.
- MUGIDDE R., 1993** —
The increase in phytoplankton primary productivity and biomass in Lake Victoria Uganda. *Verhand. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 25 : 846-849.
- MULDER P.F.S., 1973** —
Aspects on the ecology of *Labeo capensis* and *Labeo umbratus* in the Vaal River. *Zool. afr.*, 8 : 15-24.
- MUNRO A.D., 1990** —
« Tropical freshwater fish ». In MUNRO A.D., SCOTT A.P., LAM T.J., éd. : *Reproduction and seasonality in teleosts : environmental influences*. Boca Raton Florida, CRC Press : 145-239.
- MUNRO A.D., SCOTT A.P., LAM T.J., éd., 1990** —
Reproductive seasonality in teleosts : environmental influences. Boca Raton Florida, CRC Press, 254 p.
- MURPHY G.I., 1968** —
Patterns in life history and the environment. *Am. Nat.* 102 : 391-403.
- MURRAY A.M., 2000** —
The Paleozoic, Mesozoic and early Cenozoic fishes of Africa. *Fish Fisheries*, 1 : 111-145.
- MYERS G.S., 1951** —
Freshwater fishes and East Indian zoogeography. *Stanf. Ichthyol. Bull.*, 4 : 11-21.
- N**
- NAGELKERKE L.A.J., SIBBING F.A., 2000** —
The large barbs (*Barbus* spp, Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis*. *Netherland Journal of Zoology*, 50 (2) : 179-214.
- NAGELKERKE L.A.J., SIBBING F.A., BOOGAART J.G.M. VAN DER, LAMMENS E.H.R.R., OSSE J.W.M., 1994** —
The barbs *Barbus* spp. of Lake Tana : a forgotten species flock ? *Env. Biol. Fish.* 39 : 1-21.
- NAKAI K., KAWANABE H., GASHAGAZA M.M., 1994** —
Ecological studies on the littoral cichlid communities of Lake Tanganyika : the coexistence of many endemic species. *Arch. Hydrobiol.*, 44 : 373-389.
- NAWAR G., 1960** —
A study of the fecundity of the Nile mormyrid *Hyperopisus bebe* Lacépède. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 13 : 603-606.
- NAWAR G., YOAKIM E.G., 1964** —
A study on the fecundity of the Nile Schilbeidae, *Schilbe mystus* Linnaeus, 1762. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 13, 73 : 1-3.
- NAYYAR R.P., 1966** —
Karyotype studies in thirteen species of fishes. *Genetica*, 37 : 78-92.
- NÉDELEC C., PORTIER M., PRADO J., 1979** —
Techniques de pêche. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 43 : 147-288.

- NEILAND A.E., VERINUMBE I., 1991 —
Fisheries development and resource-
usage conflict : a case-study
of deforestation associated
with the Lake Chad fishery in Nigeria.
Envir. Conserv., 18, 2 : 111-117.
- NEIRA F.J.,
BECKLEY L.E., WHITFIELD A.K., 1988 —
Larval development of the Cape
silverside, *Atherina breviceps* Cuv.
and Val. 1835 Teleostei : Atherinidae
from Southern Africa. *S. Afr. J. Zool.*,
23 : 176-183.
- NELISSEN M.H.J., 1977 —
Rhythms of activity of some Lake
Tanganyika cichlids. *Ann. Soc. r. Zool.,
Belgique*, 107 : 147-154.
- NELISSEN M.H.J., 1978 —
Sound production by some Tanganyikan
cichlid fishes and a hypothesis
for the evolution of their communication
mechanisms. *Behaviour*, 64 : 137-147.
- NELISSEN M.H.J., 1991 —
« Communication ».
In KEENLEYSIDE M.H.A., éd. : *Cichlid
fishes : behaviour, ecology and
evolution*. London, Chapman and Hall,
Fish and Fisheries series, 2 : 225-240.
- NELSON J.S., 1994 —
Fishes of the World. Chichester, New
York, John Wiley and Sons, third
edition, 600 p.
- NELSON W.G., BONSDORFF E., 1990 —
Fish predation and habitat complexity :
are complexity thresholds real ?
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 141 : 183-194.
- NG H.H., 2004 —
The *Microsynodontis* (Teleostei :
Siluriformes : Mochokidae) of the lower
Guinea region, west central Africa, with
the description of eight new species.
Zootaxa, 531 : 1-52.
- NICHOLS J.T., GRISCOM L., 1917 —
Fresh water fishes of the Congo basin
obtained by the American Museum
Congo expedition, 1909-1915. *Bull.
Amer. Mus. nat. Hist.*, 37, 25 : 653-756.
- NICHOLS M., ALLEN G., 1981 —
« Suspended sediment transport
in coastal lagoons and estuaries ».
In : *Coastal lagoon research. Present
and future*. Paris, Unesco, Technical
Papers in Marine Science, 33 : 27-80.
- NIKOLSKY G.V., 1963 —
The ecology of fishes. New York,
Academic Press, 352 p.
- NOAKES D.L.G., BALON E.K., 1982 —
« Life histories of tilapias :
an evolutionary perspective ».
In Pullin R.S.V., Lowe-McConnell
R.H.(eds) : *The biology and culture of
tilapias*, Manila, Iclarm, Conf. Proc., 7 :
61-82.
- NOBLE G.K., CURTIS B., 1939 —
The social behavior of the Jewel Fish,
Hemichromis bimaculatus Gill. *Bull.
Amer. Mus. nat. Hist.*, 76 : 1-46.
- NORDBY C.S., ZEDLER J.B., 1991 —
Response of fish and macrobenthic
assemblages to hydrologic disturbances
in Tijuana estuary and Los Peñasquitos
lagoon, California. *Estuaries*, 14 1 :
80-93.
- NORRIS S.M., 2002 —
A revision of the African electric
catfishes, Family Malapteruridae
(Teleostei, Siluriformes), with erection
of a new genus and descriptions of
fourteen new species, and an annotated
bibliography. *Mus. r. Afr. centr., Ann.
Sc. Zool.*, 289, 155 p.
- NORTHCOTE T.G., 1979 —
« Migratory strategies and production in
freshwater ». *In* Gerking S.D., éd. :
Ecology of freshwater fish production.
Oxford, Blackwell Scientific
Publications : 326-359.
- NORTHCOTE T.G., 1988 —
Fish in the structure and function
of freshwater ecosystems :
a « top-down » view. *Can. J. Fish.
Aquat. Sci.*, 45 : 361-379.
- NUÑEZ RODRIGUEZ J.,
OTÉMÉ Z.J., HEM S., 1995 —
Comparative study of vitellogenesis of
two African catfish species
Chrysichthys nigrodigitatus Claroteidae
and *Heterobranchius longifilis* Clariidae.
Aquat. Living Resour., 8 : 291-296.
- NWADIARO C., OKODIE P., 1987 —
Feeding habits of the African bagrid
Chrysichthys filamentosus in a Nigerian
Lake. *Jap. J. Ichthyol.*, 33 : 376-383.
- OBERDORFF T.,
GUÉGAN J.-F., HUGUENY B., 1995 —
Global scale patterns of fish species
richness in rivers. *Ecography*, 18 :
345-352.

- OCHI H., 1993 a —
Mate monopolization by a dominant male in a multi-scale social group of a mouthbrooding cichlid, *Ctenochromis horei*. *Jap. J. Ichthyol.*, 40 : 209-218.
- OCHI H., 1993 b —
Maintenance of separate territories for mating and feeding by males of a maternal mouthbrooding cichlid, *Gnathochromis pfefferi*, in Lake Tanganyika. *Jap. J. Ichthyol.*, 40 : 173-182.
- ODUM W.E.,
COPELAND B.J., McMAHAN E.A., 1974 —
Coastal ecological system in the United States. Washington DC, The Conservation Foundation, vol. 1-4, 1980 p.
- ODUM W.E., HEALD E.J., 1975 —
« The detritus-based food web of an estuarine mangrove community ». In Cronin L.E., éd. : *Estuarine research*. New York, Academic Press : 265-287.
- OELLERMANN L.K., SKELTON P., 1990 —
Hexaploidy in yellowfish species *Barbus*, Pisces, Cyprinidae from southern Africa. *J. Fish Biol.*, 37 : 105-115.
- OFORI-DANSON P.K., 1992 —
Ecology of some species of catfish *Synodontis* Pisces, Mochocidae in the Kpong Headpond in Ghana. *Env. Biol. Fish.*, 35 : 49-61.
- OGARI J.T.N., 1982 —
« The biology of *Haplochromis macconeli* Greenwood in Lake Turkana ». In HOPSON A.J., éd. : *Lake Turkana. A report of the findings of the Lake Turkana Project 1972-1975*. London, Overseas Development Administration : 1369-1375.
- 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*. *Env. Biol. Fish.*, 27 : 81-96.
- OGUTU-OHWAYO R., HECKY R.E., 1991 —
Fish introductions in Africa and some of their implications. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48 suppl. 1 : 8-12.
- OIJEN M.J.P. VAN, 1982 —
Ecological differentiation among the haplochromine piscivorous species of Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 32 : 336-363.
- OIJEN M.J.P. VAN, 1991 —
A systematic revision of the piscivorous haplochromine Cichlidae Pisces, Teleostei of Lake Victoria East Africa. Part I. *Zool. Verh.*, 272 : 1-95.
- OIJEN M.J.P. VAN, 1996 —
The generic classification of the haplochromine cichlids of Lake Victoria, East Africa. *Zool. Verh.*, 302 : 57-110.
- OIJEN M.J.P. VAN, WITTE F., 1996 —
Taxonomical and ecological description of a species complex of zooplanktivorous and insectivorous cichlids from Lake Victoria. *Zool. Verh.*, 302 : 1-56.
- OIJEN M.J.P. VAN,
WITTE F., WITTE-MAAS E.L.M., 1981 —
An introduction to ecological and taxonomic investigations on the haplochromine cichlids from Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 31 : 149-174.
- OKACH J.O., DADZIE S., 1988 —
The food, feeding habits and distribution of a silurid catfish, *Bagrus docmac* Forskal in the Kenya waters of Lake Victoria. *J. Fish Biol.*, 32 : 85-94.
- OKEDI J., 1969 —
Observations on the breeding and growth of certain mormyrid fishes from Lake Victoria basin. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 79 : 34-64.
- OKEDI J., 1970 —
A study of the fecundity of some mormyrid fishes from L. Victoria. *East Afr. Agric. Forest. J.*, 35 : 436-442.
- OKORIE O., 1973 —
Lunar periodicity and the breeding of *Tilapia nilotica* in the northern part of Lake Victoria. *E. Afr. Freshwat. Fish. Res. Org., Ann. Rep.*, appendix E : 50-58.
- OLIVEIRA A.M.E., 1976 —
Composição e distribuição da ictiofauna, nas águas estuarinas del rio Jaguaribe Ceara, Brasil. *Arq. Ciên. Mar.*, 16 1 : 9-18.
- OLIVRY J.-C., 1986 —
Fleuves et rivières du Cameroun. Orstom, Monographies hydrologiques, n° 9, 733 p.
- OLIVRY J.-C.,
BRICQUET J.-P., MAHÉ G., 1993 —
« Vers un appauvrissement durable des ressources en eau de l'Afrique humide ? » In Gladwelle J.L., éd. : *Hydrology of warm humid regions*. Proceedings of the Yokohama Symposium, July 1993. IAHS Publ., 216 : 67-78.
- OLIVRY J.-C.,
BRICQUET J.-P., MAHÉ G., 1995 —
« Les études du PEGI sur le bassin du Congo-Zaïre dans le contexte déficitaire des ressources en eau de l'Afrique humide ». In Olivry J.-C., Boulègue J., éd. :

- Grands bassins fluviaux périatlantiques : Congo, Niger, Amazone.* Actes du colloque Orstom/PEGI-INSU/CNRS, Paris, 22-24 novembre 1993. Paris, Orstom, Colloques et séminaires : 3-12.
- OLIVRY J.C., BRICQUET, J.P., MAHÉ, G., 1998 —**
Variabilité de la puissance des crues des grands cours d'eau d'Afrique intertropicale et incidence de la baisse des écoulements de base au cours des deux dernières décennies. *Proceedings de la Conférence internationale d'Abidjan sur la variabilité des ressources en eau en Afrique au xx^e siècle*, IAHS Publication n° 252, 189-197.
- OLIVRY J.-C., CHOURET A., VUILLAUME G., LEMOALLE J., BRICQUET J.-P., 1996 —**
Hydrologie du lac Tchad. Paris, Orstom, Monographies hydrologiques, 12, 266 p.
- OSBORNE L.L., WILEY M.J., 1992 —**
Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49 : 671-681.
- OTÉMÉ J.Z., 1995 —**
« L'aquaculture du silure *Heterobranchus longifilis* Valenciennes, 1840, en Côte-d'Ivoire : bilan et perspectives ». In Agnès J.-F., éd. : *Compte rendu de l'atelier Biodiversité et Aquaculture en Afrique*, Abidjan Côte-d'Ivoire, 21-25 novembre 1994. CRO Abidjan, UE, Orstom : 5-11.
- OTÉMÉ J.Z., GILLES S., 1995 —**
Élevage larvaire du silure africain *Heterobranchus longifilis* : évaluation quantitative des besoins en proies vivantes des larves. *Aquat. Living Resour.*, 8 : 351-354.
- OTÉMÉ J.Z.,**
HEM S., LEGENDRE M., 1996 —
« Nouvelles espèces de poissons-chats pour le développement de la pisciculture africaine ». In LEGENDRE M., PROTEAU J.-P., éd. : *The biology and culture of catfishes.* *Aquat. Living Resour.*, 9, hors série : 207-217.
- OTERO O., GAYET M., 2001 —**
Palaeoichthyofaunas from the lower Oligocene and Miocene of the Arabian plate : palaeoecological and palaeobiogeographical implications. *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 165 : 141-169.
- OTOBO F.O., 1978 a —**
The reproductive biology of *Pellonula afzeluisi* Johnels and *Sierrathrissa leonensis* Thys van den Audenaerde in Lake Kainji, Nigeria. *Hydrobiologia*, 61 : 99-112.
- OTOBO F.O., 1978 b —**
Commercial fishery in the middle Niger, Nigeria. *FAO Tech. Pap./Doc. Tech. CPCA*, 5 : 185-208.
- OWEN R.B., CROSSLEY R., JOHNSON T.C., TWEEDLE D., KORNFIELD I., DAVISON S., ECCLES D.H., ENGSTROM D.E., 1990 —**
Major low levels of Lake Malawi and implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proc. R. Soc. London, B*, 240 : 519-553.
- OZOUF-COSTAZ C., FORESTI F., 1992 —**
Fish cytogenetic research : advances, applications and perspectives. *Neth. J. Zool.*, 42 : 277-290.
- P**
- PALLER M., REICHERT M., DEAN J.M., 1996 —**
Use of the fish communities to assess environment impacts in South Carolina coastal plain streams. *Transactions of American Fisheries Society*, 125 : 633-644.
- PALOMARES M.L.D.,**
HORTON K., MOREAU J., 1993 —
« An ECOPATH II model of the lake Chad system ». In CHRISTENSEN V., PAULY D., éd. : *Trophic models of aquatic ecosystems.* Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 26 : 153-158.
- PANDARÉ D., 1987 —**
« Faune ichtyologique de la Casamance en saison humide ». In : *Étude des estuaires et lagunes du Sénégal.* Dakar, Rapport de EPEEC : 77-88.
- PANDARÉ D., CAPDEVILLE B., 1986 —**
« Faune ichtyologique de la Casamance ». In : *Étude des estuaires du Sénégal : Casamance et Joal-Fadiouth.* Dakar, Rapport de EPEEC : 59-88.
- PANDARÉ D., NIANG S., 1989 —**
Situation de l'ichtyofaune en Casamance et étude préliminaire de quelques plans d'eau en relation avec le cours d'eau principal. Dakar, Rapp. Fin. EPEEC : 13-19.
- PANDARÉ D., ROMAND R., 1989 —**
Feeding rates of *Aphysemion geryi* Cyprinodontidae on mosquito larvae in the laboratory and in the field. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 : 251-258.

- PANFILI J., DURAND J.D., MBOW A., GUINAND B., DIOP K., KANTOUSSAN J., THIOR D., THIAW O., ALBARET J.J., LAË R., 2004 —
Influence of salinity on life-history traits of the bonga shad (*Ethmalosa fimbriata*, Pisces, Clupeidae) : comparison between Gambia and Saloum estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, 270 : 241-257.
- PANFILI J., MBOW A., DURAND J.D., DIOP K., DIOUF K., THIOR D., NDIAYE P., LAË R., 2004 —
Influence of salinity on the life-history traits of the West African black-chinned tilapia (*Sarotherodon melanotheron*, Pisces, Cichlidae) : comparison between the Gambia and Saloum estuaries. *Aquatic Living Resources*, 17 (1) : 65-74.
- PARK E.H., 1974 —
A list of chromosome numbers of fishes. *Coll. Rev. Coll. Lib. Arts and Sciences. Seoul Nat. Univ.*, 20 : 346-372.
- PARREL P., ALI I., LAZARD J., 1986 —
Le développement de l'aquaculture au Niger : un exemple d'élevage du Tilapia en zone sahélienne. *Bois For. Trop.*, 212 : 71-94.
- PATERSON H.E., 1985 —
« The Recognition Concept of species ». In Vrba E.S., éd. : *Species and speciation*. Pretoria, Transvaal Museum, Transvaal Museum Monographs, 4 : 21-29.
- PAUGY D., 1978 —
Écologie et biologie des *Alestes baremoze* Pisces, Characidae des rivières de Côte-d'Ivoire. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 12 : 245-275.
- PAUGY D., 1980 a —
Écologie et biologie des *Alestes imberi* Pisces, Characidae des rivières de Côte-d'Ivoire. Comparaison méristique avec *Alestes nigricauda*. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 13 : 129-141.
- PAUGY D., 1980 b —
Écologie et biologie des *Alestes nurse* Pisces, Characidae des rivières de Côte-d'Ivoire. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 13 : 143-159.
- PAUGY D., 1982 a —
Synonymie d'*Alestes rutilus* Boulenger, 1916 avec *A. macrolepidotus* Valenciennes, 1849. Biologie et variabilité morphologique. *Rev. Zool. afr.*, 96 : 286-315.
- PAUGY D., 1982 b —
Synonymie d'*Alestes chaperti* Sauvage, 1882 avec *Alestes longipinnis* Günther, 1864 Pisces, Characidae. *Cybiu*, 3, 6, 3 : 75-90.
- PAUGY D., 1986 —
Révision systématique des Alestes et Brycinus africains Pisces, Characidae. Paris, Orstom, Études et thèses, 295 p.
- PAUGY D., 1994 —
Écologie des poissons tropicaux d'un cours d'eau temporaire Baoulé, haut bassin du Sénégal au Mali : adaptation au milieu et plasticité du régime alimentaire. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 : 157-172.
- PAUGY D., 2002 —
Reproductive strategies of fishes in a tropical temporary stream of the Upper Senegal basin : Baoulé River in Mali. *Aquat. Living Resour.*, 15 : 25-35.
- PAUGY D., BÉNECH V., 1989 —
Poissons d'eau douce des bassins côtiers du Togo Afrique de l'Ouest. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 : 295-316.
- PAUGY D., GUÉGAN J.-F., 1989 —
Note à propos de trois espèces d'*Hydrocynus* Pisces, Characidae du bassin du Niger, suivie de la réhabilitation de l'espèce *Hydrocynus vittatus* Castelnau, 1861. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 : 63-69.
- PAUGY D., GUÉGAN J.-F., AGNÈSE J.-F., 1990 —
Three simultaneous and independent approaches to the characterization of a new species of *Labeo* Teleostei, Cyprinidae from West Africa. *Can. J. Zool.*, 68 : 1124-1131.
- PAUGY D., LÉVÊQUE C., TEUGELS G.G., 2003 a —
Poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Tome 1, IRD Éditions, coll. Faune et Flore tropicales, 40, 457 p.
- PAUGY D., LÉVÊQUE C., TEUGELS G.G., 2003 b —
Poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. Tome 2, IRD Éditions, coll. Faune et Flore tropicales, 40, 815 p. + cédérom.
- PAUGY D., LÉVÊQUE C., TEUGELS G.G., ROMAND R., 1989 —
Freshwater fishes of Sierra Leone and Liberia : annotated checklist and distribution. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23 : 329-350.
- PAUGY D., TRAORÉ K., DIOUF P.S., 1994 —
« Faune ichtyologique des eaux douces d'Afrique de l'Ouest ». In TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd. :

- Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques.* Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool., Tervuren, 275 : 35-66.
- PAULY D., 1975 —**
On the ecology of a small West-African lagoon. Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch, 24 : 46-62.
- PAULY D., SORIANO-BARTZ M.L., PALOMARES M.L.D., 1993 —**
« Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state modelling of ecosystems ». In CHRISTENSEN V., PAULY D., éd. : *Trophic models of aquatic ecosystems*. Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 26 : 1-13.
- PEASE C.M., BULL J.J., 1988 —**
A critique of methods for measuring life history trade-offs. J. Evol. Biol., 1 : 293-303.
- PELLEGRIN J., 1921 —**
Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française. Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara. Mém. Soc. Sci. nat. Maroc, 1, 2 : 1-216.
- PELLEGRIN J., 1923 —**
Les poissons des eaux douces de l'Afrique occidentale du Sénégal au Niger. Paris, Larose, Publications du Comité d'études historiques et scientifiques de l'Afrique occidentale française, 375 p.
- PELLEGRIN J., 1930 —**
Les Cyprinidés cavernicoles d'Afrique. Arch. Zool. ital., Padova, 16 : 622-629.
- PELLEGRIN J., 1933 —**
Les poissons des eaux douces de Madagascar et des îles voisines. Tananarive, Mémoire de l'Académie malgache, 14, 222 p.
- PERROT C.-H., 1989 —**
Le système de gestion de la pêche en lagune Aby au XIX^e siècle Côte-d'Ivoire. Cah. Sci. Hum., 25, 1-2 : 177-188.
- PERSON L., ANDERSON J., WAHLSTROEM E., EKLOEV P., 1996 —**
Size-specific interactions in lake systems : Predator gape limitation and prey growth rate and mortality. Ecology, 77 : 900-911.
- PETERS N., 1963 —**
Embryonale Anpassungen oviparer Zahkarpfen aus periodische austrocknenden Gewässern. Internat. Rev. ges. Hydrobiol., 48 : 257-313.
- PETIT-MAIRE N., 1989 —**
« Interglacial environments in presently hyperarid Sahara : palaeoclimatic implications ». In Leinen M., Sarnthein M., éd. : *Paleoclimatology and paleometeorology : modern and past patterns of global atmospheric transport*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers : 637-661.
- PETIT-MAIRE N., éd., 1991 —**
Paléoenvironnements du Sahara. Lacs holocènes à Taoudenni Mali. Paris-Marseille, Éditions du CNRS, 242 p.
- PETIT-MAIRE N., 1994 —**
« Les variations climatiques au Sahara : du passé au futur ». In Alexandre J., De Dapper M., Symoens J.J., éd. : *Colloquium Climatic Change and Geomorphology in tropical environments* Brussels, 6 May 1992. Brussels, Académie royale des sciences d'outre-mer : 149-166.
- PETIT-MAIRE N., REYSS J.-L., FABRE J., 1994 —**
Un paléolac du dernier interglaciaire dans une zone hyperaride du Sahara malien 23° N. C.R. Acad. Sci., Paris, 319, série 2 : 805-809.
- PETR T., 1986 —**
« The Volta river system ». In DAVIES B.R., WALKER K.F., éd. : *The ecology of river systems*. Dordrecht, W. Junk Publ. : 163-199.
- PETTS G.E., 1984 —**
Impounded rivers : perspectives for ecological management. Chichester, John Wiley and Sons, 326 p.
- PETTS G.E., IMHOF J.G., MANNY B.A., MAHER J.F.B., WEISBERG S.B., 1989 —**
« Management of fish populations in large rivers : A review of tools and approaches ». In DODGE D.P., éd. : *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences, 106 : 578-588.
- PHILIPPART J.-C., RUWET J.-C., 1982 —**
« Ecology and distribution of tilapias ». In : *The biology and culture of tilapias*. Manilla, Iclarm, Conf. Proc., 7 : 15-59.
- PHILIPS P.C., 1983 —**
Diel and monthly variation in abundance, diversity and composition of littoral fish populations in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 31 2 : 297-306.
- PIANKA E.R., 1970 —**
On r- and K-selection. Am. Nat., 104 : 592-597.
- PIMM S.L., 1982 —**
Food Webs. London, Chapman and Hall.

- PINTO L., 1988 —
Population dynamics and community structure of fish in the mangroves of Pagbilao, Philippines. *J. Fish Biol.*, 33 Suppl : 35-43.
- PITCHER T.J., HART P.J.B., 1995 —
The impact of species changes in African lakes. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 18.
- PLANQUETTE P.,
KEITH P., LE BAIL P.-Y., 1996 —
Atlas des poissons d'eau douce de Guyane. Paris, IEGB, MNHN, Inra, CSP, ministère de l'Environnement, coll. du Patrimoine naturel, vol. 22, 429 p.
- PLISNIER P.D.,
MICAHA J.-C., FRANCK V., 1988 —
Biologie et exploitation des poissons du lac Ihema bassin Akagera, Rwanda. Presses universitaires de Namur, ORTPN-AGCD, Cecodel, Uneced FNDP, 212 p.
- PLIYA J., 1980 —
La pêche dans le sud-ouest du Bénin. Paris, Agence de coopération culturelle et technique, 296 p.
- PLUMSTEAD E.E., 1990 —
Changes in ichthyofaunal diversity and abundance within the Mbashe estuary, Transkei, following construction of a river barrage. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 9 : 399-407.
- POLL M., 1938 —
Poissons du Katanga bassin du Congo récoltés par le Professeur Paul Brien. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 30 : 389-423.
- POLL M., 1957 —
Redescription du *Gymnallabes tihoni* Poll, 1944, Clariidae microphage du Stanley-Pool. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 55 : 237-248.
- POLL M., 1967 —
Contribution à la faune ichthyologique de l'Angola. Companhia de diamantes de Angola Museo de Dundo, Publicações culturais, 75, 381 p.
- POLL M., 1971 —
Révision des *Synodontis* africains Famille Mochocidae. *Ann. Mus. r. Afr. centr.*, 191, 493 p.
- POLL M., 1976 —
Exploration du Parc National de l'Upemba. Mission G.F. de Witte : Poissons. Fondation pour favoriser les recherches scientifiques en Afrique, 73, 127 p.
- POLL M., 1986 —
Classification des cichlidae du lac Tanganyika : tribus, genres et espèces. *Acad. r. Bel., Mém. classe sci., coll. in 8°, 27^e série*, t. XLV, fasc. 2 : 1-163.
- POLL M., GOSSE J.-P., 1963 —
Contribution à l'étude systématique de la faune ichthyologique du Congo central. *Ann. Mus. r. Afr. centr., in-8° Zool.*, 116 : 41-101.
- POLOVINA J.J., 1984 —
Model of a coral reef ecosystem. I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3 : 1-11.
- POLOVINA J.J., 1985 —
An approach to estimating an ecosystem box model. *U.S. Fish. Bull.*, 83 : 457-460.
- POLOVINA J.J., OW M.D., 1983 —
ECOPATH : a user's manual and program listings. Honolulu, NOAA, National Marine Fisheries Service, Adm. Rep., H-83-23, 46 p.
- POTTER I., BECKLEY L.E.,
WHITFIELD A.K., LENANTON R.C.J., 1990 —
Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate western Australia and southern Africa. *Env. Biol. Fish.*, 28 : 143-178.
- POUILLY M., 1993 —
Habitat, écomorphologie et structure des peuplements de poissons dans trois petits cours d'eau tropicaux de Guinée. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 26 : 313-325.
- POUILLY M., LINO F., YUNOKI T., 2004 —
«Peces de las lagunas». In Pouilly M., Beck S., Moraes M., Ibañez C. (eds) : *Diversidad biológica en la llanura de inundación del Río Mamoré. Importancia ecológica de la dinámica fluvial*. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Santa Cruz, Bolivia : 321-358.
- POURCHET M., PINGLOT J.-F.,
MALEY J., MELIERES M.A., 1988 —
Another gas burst in a Cameroon lake ? *Nature*, 334 : 655.
- POUYAUD L., 1994 —
Génétique des populations de tilapias d'intérêt aquacole en Afrique de l'Ouest. Relations phylogénétiques et structurations populationnelles. Thèse, université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier II, 156 p.
- POUYAUD L., AGNÈSE J.-F., 1995 —
Phylogenetic relationships between 21 species of three tilapiine genera *Tilapia*, *Sarotherodon* and *Oreochromis* using allozyme data. *J. Fish Biol.*, 47 : 26-38.

PRUNET P., BORNANCIN M., 1989 —
Physiology and salinity tolerance
in tilapia : an update of basic and applied
aspects. *Aqu. Liv. Res.*, 2 : 91-97.

PULLIAM H.R., 1989 —
« Individual behavior and
the procurement of essential resources ». *In*
Roughgarden J., May R.M.,
Levin S.A., éd. : *Perspectives
in ecological theory*. Princeton
New Jersey, Princeton University
Press : 25-38.

PULLIN R.S.V.,
LAZARD J., LEGENDRE M.,
AMON-KOTHAS J.B., PAULY D., éd., 1996 —
*Le troisième symposium international
sur le tilapia en aquaculture* Iclarm,
CRO, Orstom, Cirad. Manilla, Iclarm,
Conf. Proc., 41, 575 p.

PULLIN R.S.V.,
LOWE-McCONNELL R.H., éd., 1982 —
The biology and culture of tilapias.
Iclarm Conf. Proc. 7, Manilla,
Philippines, 432 p.

PYKE G.H., 1984 —
Optimum foraging theory :
a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*,
15 : 523-575.

Q

QUENSIÈRE J., éd., 1994 —
*La pêche dans le delta central du Niger.
Approche pluridisciplinaire d'un système
de production halieutique*. Paris,
Karthala/Orstom, vol. I, 496 p.

QUINN N.J., KOJIS B.L., 1986 —
Annual variation in the nocturnal
necton assemblage of a tropical estuary.
Est. Coast. Shelf Sci., 22 : 63-90.

R

RAB P., 1981 —
Karyotypes of two African barbels
Barbus bariloides and *Barbus
holotaenia*. *Folia Zoologica*, 30 : 181-194.

RAB P., MACHORDOM A.,
PERDICES A., GUÉGAN J.-F., 1996 —
Karyotypes of three small *Barbus*
species Cyprinidae from Guinea
Western Africa followed by a review
on karyology of African small *Barbus*.
Caryologia, 48 : 299-307.

RAB P., MACHORDOM A.,
RÁBOVÁ M., DOADRIO I., 2000 —
Karyotype of African bariliine fish
Raiamas steindachneri (Osteichthyes,

Cyprinidae). *Folia Zoologica*, 49 (1) :
75- 80.

RABELAHATRA A., 1988 —
*Études nationales pour
le développement de l'aquaculture
en Afrique*. 22. Madagascar. Rome,
FAO, Circ. Pêches, 770/22, 82 p.

RAHM P.-H. DE, 1996 —
« Poissons des eaux intérieures
de Madagascar ». *In* Lourenço W.R.,
éd. : *Biogéographie de Madagascar*.
Paris, Orstom, Colloques et séminaires :
423-440.

RANKIN C.H., 1984 —
*Social behavior in the electric catfish
Malapterurus electricus : the role of
behavioral and electric organ discharge
displays in intra- and interspecific
interactions*. PhD thesis, The City
University of New York, 150 p.

RANKIN C.H., MOLLER P., 1986 —
Social behavior of the African electric
catfish *Malapterurus electricus*, during
intra- and interspecific encounters.
Ethology, 73 : 177-190.

RANKIN C.H., MOLLER P., 1992 —
Temporal patterning of electric organ
discharge in the African electric catfish,
Malapterurus electricus Gmelin. *J. Fish
Biol.* 40 : 49-58.

RAWSON D.S., 1952 —
Mean depth and fish production in large
lakes. *Ecology*, 33 : 513-521.

REBELO J.E., 1992 —
The Ichthyofauna and abiotic hydrological
environment of the Ria de Aveiro,
Portugal. *Estuaries*, 15 3 : 403-413.

RÉGIER H.A., WELCOMME R.L.,
STEEDMAN R.J., HENDERSON H.F., 1989 —
« Rehabilitation of degraded river
ecosystems ». *In* DODGE D.P., éd. :
*Proceedings of the International Large
River Symposium*. Canadian Special
Publication in Fisheries and Aquatic
Sciences, 106 : 86-97.

REID G. McG., 1985 —
*A revision of African species
of Labeo Pisces, Cyprinidae*. Cramer
Publ., Th. Zool., 6, 322 p.

REINTHAL P.N., 1993 —
Evaluating biodiversity and conserving
Lake Malawi cichlid fish fauna. *Conserv.
Biol.*, 7 : 712-718.

REINTHAL P.N., STIASSNY M.L.J., 1991 —
The freshwater fishes of Madagascar :
a study of an endangered fauna with
recommendations for a conservation
strategy. *Conserv. Biol.*, 5 : 231-243.

- REIZER C., 1974 —
Définition d'une politique d'aménagement des ressources halieutiques d'un écosystème aquatique complexe par l'étude de son environnement abiotique, biotique et anthropique. Le fleuve Sénégal moyen et inférieur. Doctorat en sciences de l'environnement, Fondation universitaire luxembourgeoise, Arlon, 4 vol., 525 p.
- REIZER C., 1984 —
Les pêches continentales du fleuve Sénégal. CISE-FUL, 25 p.
- REIZER C., 1988 —
 Les pêches continentales du fleuve Sénégal. Environnement et impact des aménagements. *Annales Sciences zoologiques du Musée royal de l'Afrique centrale de Tervuren*, Belgique, vol. 254, 379 p.
- REMANE A., SCHLIEPER C., 1971 —
Biology of brackish water. New York, Wiley, 372 p.
- RESENDEZ-MEDINA A., 1979 —
 Estudios ictiofaunísticos en lagunas costeras del golfo de México y mar Caribe, entre 1966 y 1978. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. México*, 50, ser. Zool., 1 : 633-646.
- RESINK J.W., VOORTHUIS P.K., HURK R. VAN DEN, PETERS R.C., OORDT P.G.W.J. VAN, 1989 —
 Steroid glucuronides of the seminal vesicle as olfactory stimuli in African catfish, *Clarias gariepinus*. *Aquaculture*, 83 : 153-166.
- REYNOLDS J.D., 1974 —
 Biology of small pelagic fishes in the new Volta Lake in Ghana. Part 3 : Sex and reproduction. *Hydrobiologia*, 45 : 489-508.
- REZNICK D.A., 1985 —
 Cost of reproduction : an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44 : 257-267.
- RIBBINK A.J., 1977 —
 Cuckoo among Lake Malawi cichlid fish. *Nature*, 267 : 243-244.
- RIBBINK A.J., 1988 —
 « Evolution and speciation of African Cichlids ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., (eds) : *Biology and ecology of African freshwater fishes*. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 35-51.
- RIBBINK A.J., 1990 —
 Alternative life-history styles of some African cichlid fishes. *Env. Biol. Fish.*, 28 : 87-100.
- RIBBINK A.J., 1991 —
 « Distribution and ecology of the cichlids of the African Great Lakes ». In KEENLEYSIDE M.H.A., éd. : *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution*. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 2 : 36-59.
- RIBBINK A.J., 1994 —
 « Lake Malawi ». In MARTENS K.F., GODDEERIS B., COULTER G., éd. : *Speciation in ancient lakes*. *Arch. Hydrobiol.*, 44 : 27-33.
- RIBBINK A.J., CHAN T.Y., 1989 —
 Sneaking in *Pseudocrenilabrus philander* and the prevalence of sneaking in lacustrine and riverine Haplochromines. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. zool.*, 257 : 23-28.
- RIBBINK A.J., ECCLES D., 1988 —
 « Fish communities in the East African Great Lakes ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. : *Biology and ecology of African freshwater fishes*. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 277-301.
- RIBBINK A.J., MARSH A.C., MARSH B., SHARP B.J., 1980 —
 Parental behaviour and mixed broods among cichlid fish of Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.*, 15 : 1-6.
- RIBBINK A.J., MARSH A.C., MARSH B.A., SHARP B.J., 1983 a —
 The zoogeography, ecology and taxonomy of the genus *Labeotropheus* Ahl 1927 Pisces, Cichlidae of Lake Malawi. *Zool. J. Linn. Soc.*, 79 : 223-243.
- RIBBINK A.J., MARSH B.A., MARSH A.C., RIBBINK A.C., SHARP B.J., 1983 b —
 A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.*, 18 : 149-310.
- RICKER W.E., 1954 —
 Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 11 : 559-653.
- RIDLEY M., 1989 —
 The cladistic solution to the species problem. *Biology and Philosophy*, 4 : 1-16.
- RIEDEL D., 1962 —
 Der Margaritensee Sudabessinien zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Abessinischen Graben-See. *Arch. Hydrobiol.*, 58 : 435-466.
- RIGLER F.H., 1982 —
 The relation between fisheries management and limnology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111 : 121-132.
- RISCH L., 1986 —
Het gemnuss Chrysichthys Bleeker 1858,

- en aanverwante genera Pisces, Siluriformes, Bagridae. Een systematishe, morfologishe, anatomische en zoogeografische studie.* Thèse, université catholique de Louvain, 506 p.
- RISER J., PETIT-MAIRE N., 1986** —
Paléohydrographie du bassin d'Arouane à l'Holocène. *Rev. Géol. dyn. Géogr. phys.*, 27 : 205-212.
- ROBERTS T.R., 1975** —
Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57 : 249-319.
- ROBERTS T.R., 1990** —
Mimicry of prey by fin-eating fishes of the African characoid genus *Eugnathychthys* Pisces : Distichodontidae. *Ichtyol. Explor. Freshwaters*, 1, 1 : 23-31.
- ROBERTSON A.I., DUKE N.C., 1990** —
Mangrove fish communities in tropical Queensland, Australia : spatial and temporal patterns in densities, biomass and community structure. *Mar. Biol.*, 104 : 369-379.
- ROBINSON A.H., ROBINSON P.K., 1969** —
A comparative study of the food habits of *Micralestes acutidens* and *Alestes dageti* Pisces, Characidae from the northern basin of Lake Chad. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*, sér. A, 31 : 951-964.
- RODELLI M.R., GEARING J.N., MARSHALL N., SASEKUMAR A., 1984** —
Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Ecologia*, 61 : 326-333.
- RODRIGUEZ G., 1975** —
« Some aspects of the ecology of tropical estuaries » . In Golley F.B., Medina E., éd. : *Tropical ecological systems*. New York, Springer-Verlag : 313-333.
- RODRIGUEZ G., STONER A.W., 1990** —
The epiphyte community of mangrove roots in a tropical estuary : distribution and biomass. *Aquat. Bot.*, 36 : 117-126.
- ROFF D.A., 1984** —
The evolution of life history parameters in teleosts. *Can. J. Fisher. Aquat. Sc.*, 41 : 989-1000.
- ROMAN B., 1966** —
Les poissons des hauts bassins de la Volta. *Ann. Mus. r. Afr. centr.*, in-8°, 150, 191 p.
- ROMAN B., 1971** —
Peces de Río Muni, Guinea Ecuatorial Aguas dulces y salobres. Barcelona, Fundación La Salle de Ciencias naturales, 295 p.
- ROSEN D.E., FOREY P.L., GARDINER B.G., PATTERSON C., 1981** —
Lungfishes, Tetrapods, palaeontology, and plesiomorphy. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 167 : 159-276.
- ROSS S.W., ÉPPERLY S.P., 1985** —
« Utilization of shallow estuarine nursery areas by fishes in Pamlico sound and adjacent tributaries, North Carolina ». In YÁÑEZ-ARANCIBIA A., éd. : *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons*. Mexico, Editorial Universitaria : 207-233.
- ROSSITER A., YAMAGISHI S., 1997** —
« Intraspecific plasticity in the social system and mating behaviour of a lek-breeding cichlid fish ». In KAWANABE H., HORI M., NAGOSHI M., éd. : *Fish communities in Lake Tanganyika*. Kyoto University Press : 193-218.
- ROTHSCHILD B.J., 1989** —
« La variabilité des écosystèmes halieutiques : au-delà de la relation recrutement-stock ». In Troadec J.-P., éd. : *L'Homme et les ressources halieutiques*. Brest, Ifremer : 131-154.
- ROWLAND W.J., 1978** —
Sound production and associated behavior in the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus*. *Behaviour*, 64 : 125-36.
- RUSOCK H.I., SCHEIN M.W., 1977** —
Effect of age and experience on the filial behaviour of *Tilapia mossambica* fry Pisces : Cichlidae. *Behaviour*, 61 : 276-303.
- RUSOCK H.I., SCHEIN M.W., 1978** —
Effect of socialization on adult social preferences in *Tilapia mossambica* *Sarotherodon mossambicus* ; Pisces : Cichlidae. *Anim. Behav.*, 26 : 148-159.
- RUWET J.-C., VOSS J., 1966** —
L'étude des mouvements d'expression chez les *Tilapia* Poissons Cichlidés. *Bull. Soc. r. Sci., Liège*, 35, 11-12 : 778-800.
- RZÓSKA J., éd., 1976** —
The Nile, biology of an ancient river. The Hague, W. Junk, Monographiae Biologicae, 29, 417 p.

- KORNFIELD I., éd. : *Evolution of fish species flocks*. Orono Maine, University of Maine at Orono Press : 185-202.
- SAGLIO P., 1992 —
La communication chimique chez les poissons. *La Recherche*, 248 : 1282-1293.
- SAGUA V.O., 1978 —
The effect of Kainji dam, Nigeria, upon the fish production in the River Niger below the dam at Faku. *FAO Tech. Pap./Doc. Tech. CPCA*, 5 : 209-224.
- SAGUA V.O., 1979 —
Observations on the food and feeding habits of the African electric fish *Malapterurus electricus* Gmelin. *J. Fish Biol.*, 15 : 61-69.
- SARGENT R.C., GROSS M.R., 1986 —
« Williams principle : an explanation of parental care in teleost fishes ». In Pitcher T.J., éd. : *The behaviour of teleost fishes*. London, Croom Helm : 275-293.
- SATIA B.P., BARTLEY D.M., 1997 —
Introductions of aquatic organisms in Africa. *FAO Aquacult. Newl.* : 14-17.
- SATO J., 1986 —
A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Nature*, 323 : 58-59.
- SAUVAGE H.E. 1880 —
Étude sur la faune ichthyologique de l'Ogôoué. *Arch. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2, 3 : 5-56.
- SCHACHTER D., 1969 —
Écologie des eaux saumâtres. *Verh. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 17 : 1052-1068.
- SCHAEFER M.B., 1954 —
Some aspects of the dynamics of population important to the management of commercial marine fisheries. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 1, 2 : 27-56.
- SCHAEFFER W.M., 1974 a —
Selection for optimal life histories : the effects of age structure. *Ecology*, 55 : 291-303.
- SCHAEFFER W.M., 1974 b —
Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am. Nat.*, 108 : 783-790.
- SHEEL J.J., 1968 —
Rivulins of the old world. Neptune City New Jersey, Tropical Fish Hobbyist Publ., 480 p.
- SHEEL J.J., 1972 —
Cytotaxonomic studies : The *Aphyosemion elegans* group. *Z. zool. Syst. Evolutionforschung*, 10 : 122-127.
- SHEEL J.J., 1981 —
Notes on certain groups of Killifish. *Brit. Killifish Ass., Killi News*, 185 : 55-58 ; 186 : 65-68.
- SCHLESSINGER D.A., RÉGIER H.A., 1982 —
Climatic and morphoedaphic indices of fish yields from natural lakes. *Trans. amer. Fish. Soc.*, 111 : 141-150.
- SCHLIEWEN U.K.,
TAUTZ D., PÄÄBO S., 1994 —
Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature*, 368 : 629-632.
- SCHULTZ D.L., 1991 —
Parental investment in temporally varying environments. *Evol. Ecol.*, 5 : 415-427.
- SCHÜLTZ L.P., 1942 —
The freshwater fishes of Liberia. *Proc. U.S. Nation. Mus.*, 92, 3152 : 301-348.
- SCHWANCK E., 1987 —
Lunar periodicity in the spawning of *Tilapia mariae* in the Ethiop River, Nigeria. *J. Fish Biol.*, 30 : 533-537.
- SEAMAN M.T., SCOTT W.E.,
WALMSLEY R.D., WAAL B.C.W. VAN DER,
TOERIEN D.F., 1978 —
A limnological investigation of Lake Liambezi, Caprivi. *J. Limnol. Soc. S. Afr.*, 4 : 129-144.
- SEDBERRY G.R., CARTER J., 1993 —
The fish community of a shallow tropical lagoon in Belize, Central America. *Estuaries*, 16, 2 : 198-215.
- SEEHAUSEN O., 1996 —
Lake Victoria rock cichlids : taxonomy, ecology and distribution. Zevenhuizen, Verduijn Cichlids.
- SEEHAUSEN O., VAN ALPHEN J.J.M.,
WITTE F., 1997 —
Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science*, 277 : 1808-1811.
- SERENO P.C., DUTHEIL D.B.,
IAROCHE M., LARSSON H.C.E.,
LYON G.H., MAGWENE P.M., SIDOR C.A.,
VARRICCHIO D.J., WILSON J.A., 1996 —
Predatory dinosaurs from the Sahara and late Cretaceous faunal differentiation. *Science*, 272 : 986-991.
- SÉRÉT B., 1983 —
« Faune ichthyologique du Bandiala et du Diomboss ». In : *Atelier d'étude des mangroves au sud de l'estuaire du Saloum : Diomboss-Bandiala Sénégal*. Rapp. Fin. EPEEC : 125-146.

- SERRUYA C., POLLINGER U., 1983 —
Lakes of the warm belt. Cambridge University Press, 569 p.
- SERVANT M., 1973 —
Séquences continentales et variations climatiques : évolution du bassin du Tchad au Cénozoïque supérieur. Paris, Orstom, Travaux et documents, 159, 573 p.
- SEYOUN S., 1990 —
Allozyme variations in subspecies of *Oreochromis niloticus*. *Isozymes Bull.*, 23 : 97.
- SHARP B.J., 1981 —
An ecological survey of territoriality in four cichlid species resident on rocky shores near Monkey Bay, Lake Malawi. MSc. thesis, Rhodes University, South Africa.
- SHAW P.W., TURNE, G.F., IDID M.R., ROBINSON R.L., CARVALHO G.R., 2000 —
Genetic population structure indicates sympatric speciation of Lake Malawi pelagic cichlids. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267 : 2273-2280.
- SIBBING F.A., NAGELKERKE L.A.J., 2001 —
Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Rev. Fish. Biol. Fish.*, 10 : 393-437.
- SIDDIQUI A.Q., 1977 —
Reproductive biology, length-weight relationship and relative condition of *Tilapia leucosticta* Trewavas in Lake Naivasha, Kenya. *J. Fish Biol.*, 10 : 251-260.
- SIDDIQUI A.Q., 1979 —
Changes in fish species composition in Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia*, 64 : 131-138.
- SIEMENS M. VON, 1990 —
Broodcare or egg cannibalism by parents and helpers in *Neolamprologus brichardi* Poll 1986 Pisces : Cichlidae : a study on behavioural mechanisms. *Ethology*, 84 : 60-80.
- SIFEDDINE A., LAGGOUN-DÉFARGE F., LALLIER-VERGÈS E., DISNAR J.R., WILLIAMSON D., GASSE F., GIBERT E., 1995 —
La sédimentation organique lacustre en zone tropicale sud au cours des 36 000 dernières années lac Tritrivakely, Madagascar. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 321, 11a : 385-391.
- SIMON T.P., JANKOWSKI R., MORRIS C., 2000 —
Modification of an index of biotic integrity for assessing vernal ponds and small palustrine wetlands using fish, crayfish, and amphibian assemblages along southern Lake Michigan. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 3 : 407-418.
- SIMPSON B.R.C., 1979 —
The phenology of annual killifishes. *Symp. Zool. Soc. London*, 44 : 243-261.
- SJÖLANDER S., FERNÖ A., 1973 —
Sexual imprinting on another species in a cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *Rev. Comp. Animal*, 7 : 77-81.
- SKELTON P.H., 1986 —
« Fish of the Orange-Vaal system ». In DAVIES B.R., WALKER K.F., éd. : *The ecology of river systems*. Dordrecht, W. Junk Publ. : 143-161.
- SKELTON P.H., 1993 —
A complete guide to the freshwater fishes of Southern Africa. Southern Books Publishers, 388 p.
- SKELTON P.H., 1994 —
« Diversity and distribution of freshwater fishes in East and Southern Africa ». In TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd. : *Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques*. Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool., 275, Tervuren : 95-131.
- SKELTON P.H., BRUTON M.N., MERRON G.S., WAAL B.C.W. VAN DER, 1985 —
The fishes of the Okavango drainage system in Angola, South West Africa and Botswana : taxonomy and distribution. *Ichth. Bull. J.L.B. Smith Instit. Ichth.*, 50 : 1-21.
- SKELTON P.H., CAMBRAY J.A., 1981 —
The freshwater fishes of the middle and lower Orange River. *Koedoe*, 24 : 51-66.
- SLOBODKIN L.B., RAPOPORT A., 1974 —
An optimal strategy of evolution. *Quart. Rev. Biol.*, 49 : 181-200.
- SLOOTWEG R., 1989 —
Proposed introduction of *Astatoreochromis alluaudi*, an East African mollusc-crushing cichlid, as a means of snail control. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. Zool.*, 257 : 61-64.

- SMITH C.C., FRETWELL S.D., 1974 —
The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.*, 108 : 499-506.
- SMITH R.F.,
SWARTZ A.H., MASSMANN W.H., 1966 —
A symposium on estuarine fisheries. *Amer. Fish. Soc. Spec. Publ.*, 3 : 1-154.
- SMITS J.D. WITTE F., POVEL D.E., 1996 a —
Differences between inter- and intraspecific architonic adaptations to pharyngeal mollusc crushing in cichlid fishes. *Biol. J. Linn. Soc.*, 59: 367-387.
- SMITS J.D. WITTE F., VAN VEEN F.G., 1996 b —
Functional changes in the anatomy of the pharyngeal apparatus of *Astatoreochromis alluaudi* (Pisces, Cichlidae), and their effects on adjacent structure. *Biol. J. Linn. Soc.*, 59 : 389-409.
- SNOEKS J., 1994 —
The haplochromines Teleostei, Cichlidae of Lake Kivu East Africa.
A taxonomic revision with notes on their ecology. *Ann. Kon. Mus. Mid. Afr. Zool. Wetensch.*, 270 : 1-222.
- SODSUK P., McANDREW B.J., 1991 —
Molecular systematics of three tilapiine genera *Tilapia*, *Sarotherodon* and *Oreochromis* using allozyme data. *J. Fish Biol.*, 39, suppl. A : 301-308.
- SOTO-GALERA E., DIAZ-PARDO E., LOPEZ-LOPEZ E., LYONS, J., 1998 —
Fish as indicators of environmental quality in the Rio Lerma Basin, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 3 : 267-276.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1977 —
Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.*, 46 : 337-365.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1988 —
Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52 : 3-18.
- SOUTHWOOD T.R.E., MAY R.M., HASSEL M.P., CONWAY G.R., 1974 —
Ecological strategies and population parameters. *Am. Nat.*, 108 : 791-804.
- SPARKS J.S., STIASSNY M.L.J., 2003 —
«Introduction to the freshwater fishes». In Goodman S.M., Benstead J.P. (eds) : *The natural history of Madagascar*. University of Chicago Press, Chicago and London : 849-882.
- SPLIETHOFF P.C.,
DE LONGH H.H., FRANK V.C., 1983 —
Success of the introduction of the freshwater clupeid *Limnothrissa miodon* Boulenger in lake Kivu. *Fish. Manag.*, 14 : 17-31.
- SQUIRE A., 1981 —
The effect of environmental factors on communication and spacing in weakly electric fish. PhD thesis, The City University of New York, New York, 108 p.
- SSENTONGO G.W., 1988 —
« Population structure and dynamics ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. : *Biology and ecology of African freshwater fishes*. Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 363-377.
- STAGER J.C.,
REINTHAL P.N., LIVINGSTONE D.A., 1986 —
A 25 000 years history for Lake Victoria, east Africa and some comments on its significance for the evolution of cichlid fishes. *Fresh. Biol.*, 16 : 15-19.
- STATZNER B., HIGHLER B., 1986 —
Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Fresh. Biol.*, 16 : 127-139.
- STAUCH A., 1966 —
Le bassin camerounais de la Bénoué et sa pêche. Paris, Orstom, Mémoires, 15, 152 p.
- STEARNS S.C., 1977 —
The evolution of life history traits : a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8 : 145-171.
- STEARNS S.C. 1983 a —
The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life history traits in mammals. *Oikos* 41 : 173-187.
- STEARNS S.C., 1983 b —
A natural experiment in life history evolution : field data on the introduction of mosquito fish (*Gambusia affinis*) to Hawaii. *Evolution*, 37 : 601-617.
- STEARNS S.C., 1992 —
The evolution of life histories. Oxford University Press, 249 p.
- STEARNS S.C., KOELLA J.C., 1986 —
The evolution of phenotypic plasticity in life history traits : predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, 40 : 893-913.
- STEINDACHNER F., 1870 —
Zur Fischfauna des Senegal. *Sber. Akad. Wiss. Wien*, 60 : 669-714, 945-995, 533-583.
- STEINDACHNER F., 1895 —
Die Fische Liberia's. *Notes Leyden Mus.*, 16, 1-96.

- STEWART K.M., 2001 —
The freshwater fish of Neogene Africa (Miocene-Pleistocene) : systematics and biogeography. *Fish Fisheries*, 2 : 177-230.
- STIASNY M.L.J., 1981 —
Phylogenetic versus convergent relationships between piscivorous cichlid fishes from Lakes Malawi and Tanganyika. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Zool.*, 40 : 67-101.
- STIASNY M.L.J., 1987 —
Cichlid familial intrarelationships and the placement of the Neotropical genus *Cichla* Perciformes, Labroidei. *J. nat. Hist.*, 21 : 1311-1331.
- STIASNY M.L.J., 1989 —
A taxonomic revision of the African genus *Tylochromis* Labroidei, Cichlidae ; with notes on the anatomy and relationships of the group. *Annls Mus. r. Afr. centr.*, 258, 161 p.
- STIASNY M.L.J., 1991 —
« Phylogenetic interrelationships of the family Cichlidae : an overview ». In KEENLEYSIDE M.H.A., éd. : *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution*. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 2 : 1-35.
- STIASNY M.L.J., GERSTNER C.L., 1992 —
The parental care behaviour of *Paratilapia polleni* Perciformes, Labroidei, a phylogenetically primitive cichlid from Madagascar, with a discussion of the evolution of maternal care in the family Cichlidae. *Env. Biol. Fish.*, 34 : 219-233.
- STIASNY M.L.J., RAMINOSOA N., 1994 —
« The fishes of the inland waters of Madagascar ». In TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd. : *Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques*. Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool., Tervuren, 275 : 133-149.
- STONER A.W., 1986 —
Community structure of the demersal fish species of laguna Joyuda, Puerto Rico. *Estuaries*, 9 2 : 142-152.
- STURMBAUER C., MEYER A., 1992 —
Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. *Nature*, 358 : 578-581.
- SULLIVAN J.P., LAVOUÉ S., HOPKINS C.D., 2002 —
Discovery and phylogenetic analysis of a riverine species flock of African electric fishes (Mormyridae : Teleostei). *Evolution*, 56 (3) : 597-616.
- SULLIVAN J.P., LAVOUÉ S., ARNEGARD M.E., HOPKINS C.D., 2004 —
AFLPs resolve phylogeny and reveal mitochondrial introgression within a species flock of African electric fish (Mormyroidea : Teleostei). *Evolution*, 58 (4) : 825-841.
- SUTCLIFFE W.H., 1973 —
Correlation between seasonal river discharge and local landings of American lobster *Homarus americanus* and Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* in the Gulf of St. Lawrence. *J. Fish Res. Bd Canada*, 30 : 856-859.
- SUTHERLAND W.J., 1992 —
Genes map the migratory route. *Nature*, 360 : 625-626.
- SVENSSON G.S.O., 1933 —
Freshwater fishes of the Gambia River British West Africa. Results of the Swedish Expedition 1931. *Kung. Sv. Vetensk. Handl.*, 12 : 1-102.
- SYDENHAM D.H.J., 1977 —
The qualitative composition and longitudinal zonation of the fish fauna of the River Ogun. *Rev. Zool. afr.*, 91 : 974-996.
- SYKES J.E., MANOOCH C.S., 1978 —
« Estuarine predator-prey relations ». In Clepper H., éd. : *Predator-prey systems in fisheries management*. International Symposium on predator-prey systems in fish communities and their role in fisheries management. Atlanta, Ga., July 24-27 : 93-101.
- SZABO T., 1974 —
« Anatomy of the specialized lateral line organs of electrosensation ». In Fessard A., éd. : *Handbook of Sensory Physiology*. Vol. III/3 : *Electrosensory and other specialized receptors in Lower Vertebrates*. Berlin, Springer : 13-58.
- T
TACON P. 1995 —
Contrôle de la reproduction chez la femelle tilapia Oreochromis niloticus (Poissons, Cichlidés) : interactions entre les phénomènes de comportement parental et l'ovogenèse, et rôle des facteurs endocriniens. Thèse de Doctorat, université de Rennes I, 107 p.
- TAKAMURA K., 1983 —
Interspecific relationship between two aufwuchs eaters *Petrochromis polyodon*

- and *Tropheus moorei* Pisces : Cichlidae of Lake Tanganyika, with a discussion on the evolution and functions of a symbiotic relationship. *Physiol. Ecol. Japan*, 20 : 59-69.
- TAKAMURA K., 1984 — Interspecific relationships of aufwuchs-eating fishes in Lake Tanganyika. *Env. Biol. Fishes*, 10 : 225-241.
- TAKAMURA K., 1997 — « Foraging dependence in the littoral fish community ». In KAWANABE H., HORI M., NAGOSHI M., éd. : *Fish communities in Lake Tanganyika*. Kyoto University Press : 137-148.
- TALBOT M.M.J., 1982 — *Aspects of the ecology and biology of Gilchristella aestuarius* G and T Pisces : *Clupeidae in the Swartkops estuary, Port Elizabeth*. MSc thesis, University of Port Elizabeth, 128 p.
- TALBOT M.R., 1980 — « Environmental responses to climatic change in the West African Sahel over the past 20 000 years ». In WILLIAMS M.A.J., FAURE H., éd. : *The Sahara and the Nile*. Rotterdam, Balkema : 37-62.
- TALLING J.F., 1992 — Environmental regulation in African shallow lakes and wetlands. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 25 : 87-144.
- TALLING J.F., LEMOALLE J. 1998 — *Ecological dynamics of tropical inland waters*. Cambridge, Cambridge University Press, 441 p.
- TALLING J.F., TALLING I.B., 1965 — The chemical composition of African lake waters. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 50 : 421-463.
- TAYLOR M.H., 1990 — « Estuarine and intertidal teleost ». In MUNRO A.D., SCOTT A.P., LAM T.J., éd. : *Reproduction and seasonality in teleosts : environmental influences*. Boca Raton Florida, CRC Press : 109-124.
- TEUGELS G.G., 1986 — A systematic revision of the African species of the genus *Clarias* Pisces, Clariidae. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. zool.*, Tervuren, 247, 199 p.
- TEUGELS G.G., DENAYER B., LEGENDRE M., 1990 — A systematic revision of the African catfish genus *Heterobranchus* Pisces, Clariidae. *Zool. J. Linn. Soc.*, 98 : 237-257.
- TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., 1994 — « Diversité biologique des poissons d'eaux douces de la Basse Guinée et de l'Afrique Centrale ». In TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd. : *Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques. Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool.*, Tervuren, 275 : 67-85.
- TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd., 1994 — Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique. Synthèses géographiques. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool.*, Tervuren, 275, 177 p.
- TEUGELS G.G., LÉVÊQUE C., PAUGY D., TRAORÉ K., 1988 — État des connaissances sur la faune ichtyologique des bassins côtiers de Côte-d'Ivoire et de l'Ouest du Ghana. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 : 221-237.
- TEUGELS G.G., OZOUF-COSTAZ C., LEGENDRE M., PARRENT M., 1992 — A karyological analysis of the artificial hybridization between *Clarias gariepinus* Burchell, 1822 and *Heterobranchus longifilis* Valenciennes, 1840 Pisces, Clariidae. *J. Fish Biol.*, 40 : 81-86.
- TEUGELS G.G., REID G. MCG., KING R.P., 1992 — Fishes of the Cross River Basin Cameroon-Nigeria. Taxonomy, zoogeography, ecology and conservation. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. zool.*, Tervuren, 266, 132 p.
- TEUGELS G.G., RISCH L., DE VOS L., THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1991 — Generic review of the African bagrid catfish genera *Auchenoglanis* and *Parauchenoglanis* with description of a new genus. *J. nat. Hist.*, 25 : 499-517.
- TEUGELS G.G., THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1992 — « Cichlidae ». In LÉVÊQUE C., PAUGY D., TEUGELS G.G., éd. : *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Paris, Orstom/MRAC, Faune tropicale, 28, vol. II : 714-779.
- THIERO YATABARY N., 1983 — Contribution à l'étude du régime alimentaire de *Synodontis schall* Bloch-Schneider, 1801 dans le delta central du fleuve Niger. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 : 277-286.
- THOLLOT P., 1989 — *Les poissons de mangrove de Nouvelle-Calédonie : caractérisation du peuplement et relations avec les autres communautés ichtyologiques du lagon. Résultats préliminaires : mangrove de Déama avril-mai 1987*. Nouméa,

- Orstom, Rapports scientifiques et techniques. Sciences de la mer, 52, 58 p.
- THOLLOT P., 1992 —
Importance des mangroves pour la faune ichtyologique des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. *Cybiurn*, 16 : 331-344.
- THOMAS D.H.L., JIMOH M.A., MATTHES H., 1993 —
« Fishing ». In Hollis G.E., Adams W.M., Aminu-Kano M., éd. : *The Hadejia-Nguru Wetlands : Environment, economy and sustainable development*. Gland, IUCN : 97-115.
- THOMAS D.S.G., SHAW P.A., 1988 —
Late cenozoic drainage evolution in the zambesi basin : geomorphological evidence from the Kalahari rim. *J. Afr. Earth Sci.*, 7 : 611-618.
- THOMPSON A.B., 1999 —
Simulation of reproductive rate, prey selection and the survival of pelagic fish of the African Great Lakes. *Hydrobiologia*, 407 : 207-218.
- THOMPSON A.B., ALLISON E.H., NGATUNGA B.P., 1995 —
« Spatial and temporal distribution of fish in the pelagic waters ». In Menz A., éd. : *The fishery potential and productivity of the pelagic zone of Lake Malawi/Niassa*. Chatham, Natural Resource Institute : 201-232.
- THOMPSON A.B., ALLISON E.H., NGATUNGA B.P., 1996 a —
Distribution and breeding biology of offshore cichlids in Lake Malawi/Niassa. *Environmental Biology of Fishes*, 47 : 235-254.
- THOMPSON A.B., ALLISON E.H., NGATUNGA B.P., 1996 b —
Distribution and breeding biology of offshore pelagic cyprinids and catfish in Lake Malawi/Niassa. *Environmental Biology of Fishes*, 47 : 27-42.
- THOMPSON K.W., 1981 —
Karyotypes of six species of African Cichlidae Pisces, Perciformes. *Experientia*, 37 : 351-352.
- THORNTON J.A., éd., 1982 —
Lake Mcllwaine. The eutrophication and recovery of a tropical African man-made lake. The Hague, W. Junk Publ., Monographiae Biologicae, 49, 251 p.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1963 —
La distribution géographique des *Tilapia* au Congo. *Bull. Séances Acad. r. Sci. Outre-Mer*, 9 : 570-605.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1966 —
Les *Tilapia* Pisces, Cichlidae du Sud-Cameroun et du Gabon. Étude systématique. *Ann. Mus. r. Afr. centr., Sci. zool.*, Tervuren, 153, 98 p.
- THYS VAN DEN AUDENAERDE D.F.E., 1967 —
The freshwater fishes of Fernando Poo. Verhandelungen van de Koninklijke Vlaamse Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, 29, 100, 167 p.
- TIERCELIN J.-J., MONDEGUER A., GASSE F., HILLAIRE MARCEL C., HOFFERT M., LARQUE P., LÉDÉE V., MARESTANG P., RAVENUE C., RAYNAUD J.-F., THOUVENY N., VINCENS A., WILLIAMSON D., 1988 —
25 000 ans d'histoire hydrologique et sédimentaire du lac Tanganyika, Rift est-africain. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 307 : 1375-1382.
- TIERCELIN J.-J., SCHOLZ C.A., MONDEGUER A., ROSENDAHL B.R., RAVENNE C., 1989 —
Discontinuités séismiques et sédimentaires dans la série de remplissage du fossé du Tanganyika, Rift est-africain. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 309, série II : 1599-1606.
- TITO DE MORAIS A., TITO DE MORAIS L., 1994 —
The abundance and diversity of larval and juvenile fish in a tropical estuary. *Estuaries*, 17, 1B : 216-225.
- TOBOR J.G., 1972 —
The food and feeding habits of some lake Chad commercial fishes. *Bull. Inst. fond. Afr. noire, sér. A*, 34, 1 : 179-211.
- TOEWS D.R., 1975 —
Limnology of Lake Bangweulu. Rome, FAO Report FR : DP/SAM/681511/7/REV : 1.
- TOEWS D.R., GRIFFITH J.S., 1979 —
Empirical estimates of potential fish yield for the lake Bangweulu system, Zambia, Central Africa. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 108 : 241-252.
- TOGUYENI A., 1996 —
La croissance différentielle liée au sexe chez le tilapia Pisces : Cichlidae, Oreochromis niloticus Linnaeus, 1758. Contribution des facteurs génétiques, nutritionnels, comportementaux et recherche d'un relais endocrinien. Montpellier, Cirad-EMVT, 158 p.
- TOKITA M., OKAMOTO T., HILIDA T., 2005 —
Evolutionary history of African lungfish : a hypothesis from molecular phylogeny. *Mol. Phyl. Evol.*, 35 : 281-286.
- TONN W.M., 1990 —
Climate change and fish communities : a conceptual framework. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 119 : 337-352.

- TOWNSEND C.R., 1989 —
The patch dynamics concept of stream community ecology. *J. North Amer. Benthol. Soc.*, 8 : 36-50.
- TRAVERS R.A., 1984 —
A review of the Mastacembeloidei, a suborder of synbranchiform teleost fishes. Part II : Phylogenetic analysis. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Zoology*, 47 : 83-150.
- TRÉBAOL L., 1990 —
Biologie et potentialités aquacoles du Carangidé Trachinotus teraia en milieu lagunaire ivoirien.
Thèse doctorat, IAPG.
- TRÉBAOL L., 1991 —
Biologie et potentialités aquacoles du Carangidé Trachinotus teraia en milieu lagunaire ivoirien. Paris, Orstom, coll. Études et thèses, 313 p.
- TREWAVAS E., 1962 —
Fishes of the crater lakes in the northwestern Cameroons. *Bonner Zool. Beitr.*, 13 : 146-192.
- TREWAVAS E., 1983 —
Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia. London, British Museum of Natural History, 583 p.
- TREWAVAS E., 1992 —
« Spawning techniques in mouthbrooders ». Fertilization in mouthbrooding cichlids. In KÖNINGS A., éd. : *The Cichlids yearbook*. Zevenhuizen, Verduijn Cichlids, vol. 3 : 93-96.
- TREWAVAS E.,
GREEN J., CORBET S.A., 1972 —
Ecological studies on crater lakes in West Cameroon fishes of Barombi Mbo. *J. Zool., London*, 167 : 41-95.
- TURNER G.F., 1994 —
« Fishing and the conservation of the endemic fishes of Lake Malawi ». In MARTENS K.F., GODDEERIS B., COULTER G., éd. : *Speciation in ancient lakes*. Arch. Hydrobiol., 44 : 481-494.
- TURNER G.F., 1996 —
Offshore cichlids of Lake Malawi. Cichlid Press.
- TURNER G.F., 1999 —
« Explosive speciation of African cichlid fishes ». In Magurran A.E., May R.M. (eds) : *Evolution of Biological Diversity*, Oxford, UK, Oxford University Press : 113-119.
- TURNER G.F., SEEHAUSEN O., KNIGHT M E., ALLENDER C.J., ROBINSON R.L., 2001 a —
How many species of cichlid fishes are there in African Lakes? *Molecular Ecology*, 10 : 793-806.
- TURNER G.F., ROBINSON R.L., NGATUNGA B.P., SHAW P.W., CARVALHO G.R., 2001 b —
« Pelagic fishes of lake Malawi/Nyasa ». In Coleman R M. (eds) : *Cichlid Research State of the Art*, Special issue of the Journal of Aquaculture et Aquatic Sciences.
- TURNER G.F., ROBINSON R.L., NGATUNGA B.P., SHAW P.W., CARVALHO G.R., 2002 —
« Pelagic cichlid fishes of Lake Malawi/Nyasa : biology, management and conservation ». In Cowx I., (eds) : *Management and Ecology of Lake and River Fisheries*, Oxford, Fishing News Books, Blackwell Science.
- TURNER J.L., 1982 —
Lake flies, water fleas and sardines. FAO Fishery Expansion Project, Malawi FI : DP/MLW/75/O19, Technical report I : 165-182.
- TWEDDLE D., 1992 —
Conservation and threats to the resources of Lake Malawi. *Mitteil. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.*, 23 : 17-24.
- TWILLEY R.R.,
LUGO A.E., PATTERSON C., 1986 —
Litter production and turnover in basin mangrove forests in Southwest Florida. *Ecology*, 67 : 670-683.
- U**
- ULYEL A.P., 1991 —
Ecologie alimentaire des Haplochromis spp. Teleostei ; Cichlidae du lac Kivu en Afrique centrale. PhD thesis, University of Leuven.
- University of Idaho, 1971 —
Ecology of fishes in the Kafue River. Report prepared for FAO/UN acting as executing agency for UNDP. Moscow Idaho, University of Idaho, FI : SF/ZAM 11, Technical report 2, 66 p.
- University of Michigan, 1971 —
The fisheries of the Kafue River Flats, Zambia, in relation to the Kafue Gorge Dam. Report prepared for FAO/UN acting as executing agency for UNDP. Ann Arbor, Michigan, University of Michigan, FI : SF/ZAM 11 : Tech. Rep. 1, 161 p.
- URUSHIDO T., TAKAHASHI E.,
TAKI Y., KONDO N., 1977 —
A karyotype study of polypterid fishes, with notes on their phyletic relationships. *Proc. Jap. Acad.*, 53 : 95-98.

UYENO T., 1973 —

A comparative study of chromosomes in the teleostean fish order Osteoglossiformes. *Jap. J. Ichthyol.*, 20 : 211-217.

V

VALDES-MUNOZ E., 1981 —

Estructura y diversidad de la ictiofauna de los manglares de Punta del Este, Isla de la Juventud. *Ciencias Biológicas*, 6 : 111-124.

VAN COUVERING J.A.H., 1982 —

Fossil Cichlid fish of Africa. London, The Paleontological Association, Spec. pap. Paleontol., 29, 103 p.

VAN DEN BOSSCHE J.P.,

BERNACSEK G.M., 1990 —

Source book for the inland fishery resources of Africa. Vol. 1 and 2. Rome, FAO, Cifa Tech. Pap., 18/1, 18/2, 411 p., 240 p.

VAN DEN BOSSCHE J.P.,

BERNACSEK G.M., 1991 —

Source book for the inland fishery resources of Africa. Vol. 3. Rome, FAO, Cifa Tech. Pap., 18/3, 219 p.

VAN DER WAAL B.C.W., 1980 —

Aspects of the fisheries of Lake Liambezi, Caprivi. *J. Limnol. Soc. S. Afr.*, 6 : 19-31.

VAN DER WAAL B.C.W.,

SKELTON P., 1984 —

Checklist of fishes of Caprivi. *Madoqua*, 13 : 303-321.

VANNI M.J., 1996 —

« Nutrient transport and recycling by consumers in lake food webs : implications for algal communities ». In Polis G.A., Winemiller K.O., éd. : *Food webs, integration of patterns and dynamics*. New York, Chapman and Hall : 81-95.

VANNOTE R.L.,

MINSHALL G.W., CUMMINS K.W.,

SEDELL J.R., CUSHING C.E., 1980 —

The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.

VAN OPPEN M.J.H., TURNER G.F.,

RICCO C., DEUTSCH J.C.,

IBRAHIM K.M., R.L., R., G.M., H., 1997 —

Unusually fine-scale structuring found in rapidly speciating Malawi cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 264 : 1803-1812.

VAN OPPEN M.J.H., TURNER G.F.,

RICCO C., ROBINSON R.L., DEUTSCH J.C.,

GENNER M.J., HEWITT G.M., 1998 —

Assortative mating among rock-dwelling cichlid fishes supports high estimates of species richness from Lake Malawi. *Molecular Ecology*, 7 : 991-1001.

VARESCHI E., 1978 —

The ecology of Lake Nakuru Kenya. I. Abundance and feeding of the lesser flamingo. *Æcologia*, 32 : 11-35.

VARESCHI E., 1979 —

The ecology of Lake Nakuru Kenya. II. Biomass and spatial distribution of fish *Tilapia grahami* Boulenger = *Sarotherodon alcalinum grahami* Boulenger. *Æcologia*, 37 : 321-335.

VARESCHI E., JACOBS J., 1984 —

The ecology of Lake Nakuru Kenya. V. Production and consumption of consumer organisms. *Æcologia*, 61 : 83-98.

VARLEY F., 1978 —

Le régime de la lagune Ébrié Côte-d'Ivoire. Traits physiques essentiels. Paris, Orstom, Travaux et documents, 83, 164 p.

VERDEAUX F., 1986 —

Du pouvoir des génies au savoir scientifique : les métamorphoses de la lagune Ébrié Côte-d'Ivoire. *Cah. Et. afr.*, 101-102 : 145-171.

VERDEAUX F., 1989 —

Généalogie d'un phénomène de surexploitation : lagune Aby Côte-d'Ivoire 1935-1982. *Cah. Sci. hum.*, 25, 1-2 : 191-211.

VERDEAUX F., 1994 —

« Le contexte socio-écologique ». In DURAND J.-R., DUFOUR P., GUIRAL D., ZABI S.B., éd. : *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire*. Tome 2 : *Les milieux saumâtres. L'exemple de la lagune Ébrié*. Paris, Orstom : 367-398.

VERNBERG W.B., VERNBERG F.J., 1976 —

Physiological adaptations of estuarine animals. *Oceanus*, 19 : 48-54.

VERVOORT A., 1979 —

Karyotype and DNA content of *Phractolaemus ansorgei* Blgr Teleostei, Gonorynchiformes. *Experientia*, 35 : 479-480.

VERVOORT A., 1980 —

The karyotypes of seven species of *Tilapia* Teleostei, Cichlidae. *Cytologia*, 45, 4 : 651-656.

VIDY G., 1976 —

Étude du régime alimentaire de quelques poissons insectivores dans les rivières de Côte-d'Ivoire. Recherche de l'influence des traitements insecticides effectués dans le cadre

- de la lutte contre l'onchocercose.
Bouaké, Orstom, Rapport n° 2, 29 p.
- VIDY G., DARBOE F.S., MBEY E.M., 2004 —
Juvenile fish assemblages in the creeks
of the Gambia Estuary. *Aquatic Living
Resources*, 17 (1) : 56-64.
- VINER A.B., SMITH I.R., 1973 —
Geographical, historical and physical
aspects of Lake George. *Proc. R. Soc.,
Lond.*, B, 184 : 235-270.
- VINIYARD G.L., O'BRIEN W.J., 1976 —
Effects of light and turbidity
on the reactive distance of bluegill
Lepomis macrochirus. *J. Fish. Res. Bd
Can.*, 33 : 2845-2849.
- VOLCKAERT F.A.M., GALBUSERA P.H.A.,
HELLEMANS B.A.S., VAN DEN HAUTE C.,
VANSTAEN D., OLLEVER F., 1994 —
Gynogenesis in the African catfish
Clarias gariepinus. I. Induction
of meiogynogenesis with thermal and
pressure shocks. *Aquaculture*, 128 :
221-233.
- Voss J., 1977 —
Les livrées ou patrons de coloration
chez les poissons Cichlidés africains.
Rev. fr. Aquariol., 4 : 34-80.
- Voss J., éd., 1981 —
Color patterns of African cichlids.
Neptune City New Jersey, Tropical Fish
Hobbyist Publ., 125 p.
- Voss J., 1983 —
Changements de livrées et stratégies de
reproduction chez les poissons Cichlidés
et Labridés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 :
215-223.
- VRBA E.S., 1980 —
Evolution, species and fossils : how
does life evolve ? *Afr. J. Sci.*, 76 : 61-84.
- VREVEN E.J., 2001 —
*A systematic revision of the African
spiny-eels (Mastacembelidae,
Synbranchiformes). Volume 1-VII*. PhD
thesis, Katholieke Universiteit Leuven,
Faculty of Sciences, 2 312 p.
- WAGNER P.R., 1973 —
*Seasonal biomass, abundance,
and distribution of estuarine dependent
fishes in Caminada Bay system
of Louisiana*. PhD dissertation,
Los Angeles State University, 192 p.
- WALLACE J.H., 1975 —
The estuarine fishes of the east coast
of South Africa. 1. Species composition
and length distribution in the estuarine
and marine environments. 2. Seasonal
abundance and migrations. *Invest. Rep.
oceanogr. Res. Inst.*, 40, 72 p.
- WALLACE J.H., ELST R.P VAN DER, 1975 —
The estuarine fishes of east coast
of South Africa. 4. Occurrence of
juvenile in estuaries. Ecology, estuarine
dependence and status. *Invest. Rep.
oceanogr. Res. S. Afr.*, 42, 63 p.
- WALTER B., TRILLMICH F., 1994 —
Female aggression and male peace-
keeping in a cichlid fish harem : conflict
between and within the sexes in
Lamprologus ocellatus. *Behav. Ecol.
Sociobiol.*, 34 : 105-112.
- WANINK J.H., GOUDSWAARD P.C., 1994 —
Effects of Nile perch *Lates niloticus*
introduction in Lake Victoria, East Africa,
on the diet of the pied kingfisher *Ceryle
rudis*. *Hydrobiologia*, 279-280 : 367-373.
- WANINK J.H., WITTE F., 2000 —
The use of perturbation as a natural :
effects of predator introduction on the
community structure of
zooplanktivorous fish in Lake Victoria.
Advances in Ecological Research, 31 :
553-570.
- WARBUTON K., 1978 —
Community structure, abundance and
diversity of fish in a Mexican coastal
lagoon system. *Estuarine and costal
marine science*, 7 : 497-519.
- WARD J.V., STANFORD J.A., 1979 —
The ecology of regulated rivers. New
York, Plenum Press, 398 p.
- WATANABE W.O.,
KUO C.M., HUANG M.-C., 1985 —
Salinity tolerance of Nile tilapia fry
Oreochromis niloticus spawned and
hatched at various salinities.
Aquaculture, 48 : 159-176.
- WEBB P.W., 1984 —
Body form, locomotion and foraging
in aquatic vertebrates. *Am. Zool.*, 24 :
107-120.
- WELCOMME R.L., 1967 —
Observations on the biology of
the introduced species of *Tilapia* in Lake
Victoria. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 76 : 249-279.
- WELCOMME R.L., 1972 a —
The inland waters of Africa. Rome, FAO,
Fish. Tech. Pap., 1, 117 p.
- WELCOMME R.L., 1972 b —
An evaluation of the acadjas method
of fishing as practiced in the lagoons
of Dahomey West Africa.
J. Fish Biol., 4 : 39-55.

W

- WELCOMME R.L., 1979** —
Fisheries ecology of floodplain rivers.
 London, Longman, 317 p.
- WELCOMME R.L., 1985** —
River fisheries. Rome, FAO, Fish. Tech. Pap., 262, 330 p.
- WELCOMME R.L., 1986** —
 The effects of the Sahelian drought on the fishery of the central delta of the Niger River. *Aquacult. Fish. Man.*, 17 : 147-154.
- WELCOMME R.L., 1988** —
International introductions of inland aquatic species. Rome, FAO, Fish. Tech. Pap., 294, 318 p.
- WELCOMME R.L., 1989** —
 « Review of the present state of knowledge of fish stocks and fisheries of African rivers ». In DODGE D.P., éd. : *Proceedings of the International Large River Symposium.* Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences, 106 : 515-532.
- WELCOMME R.L., 1992** —
 The conservation and environmental management of fisheries in inland and coastal waters. *Neth. J. Zool.*, 42 : 176-189.
- WELCOMME R.L., HAGBORG D., 1977** —
 Towards a model of a floodplain fish population and its fishery. *Env. Biol. Fish.*, 2 : 7-22.
- WELCOMME R.L., MÉRONA B. DE, 1988** —
 « Fish communities of rivers ». In LÉVÊQUE C., BRUTON M.N., SSENTONGO G.W., éd. : *Biology and ecology of African freshwater fishes.* Paris, Orstom, Travaux et documents, 216 : 251-276.
- WELCOMME R.L., RYDER R.A., SEDELL J.A., 1989** —
 « Dynamics of fish assemblages in river systems. A synthesis ». In DODGE D.P., éd. : *Proceedings of the International Large River Symposium.* Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences, 106 : 569-577.
- WENG H.T., 1988** —
 Trawl-caught fish in Moreton bay, Australia : value, dominance, diversity and faunal zonation. *Asian Fisheries Science*, 2 : 43-57.
- WESTBY G.W.M., 1984** —
 Electroreception and communication in electric fish. *Sci. Prog. Oxf.*, 69 : 291-313.
- WESTBY G.W.M., KIRSHBAUM F., 1978** —
 Emergence and development of the electric organ discharge in the mormyrid fish *Pollimyrus isidori*. II. Replacement of the larval by the adult discharge. *J. comp. Physiol.* 127A : 45-59.
- WHITE E., 1983** —
The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/Unso vegetation map of Africa. Paris, Unesco.
- WHITE E.I., 1937** —
 The fossil fishes of the terraces of Lake Bosumtwi, Ashanti. *Bull. Geol. Surv., Gold Coast*, 8 : 47-58.
- WHITEHEAD P.J.P., 1959** —
 The anadromous fishes of Lake Victoria. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 59 : 329-363.
- WHITFIELD A.K., 1980 a** —
 « Food chains in lake St Lucia ». In BRUTON M.N., COOPER K.H., éd. : *Studies on the ecology of Maputaland.* Grahamstown, Rhodes University, Durban, Natal Branch of Wildlife Society of Southern Africa : 427-431.
- WHITFIELD A.K., 1980 b** —
 A quantitative study of trophic relations within the fish community of the Mhlunga Estuary, South Africa. *Est. Coast. mar. Sci.*, 10 : 417-435.
- WHITFIELD A.K., 1983** —
 Factors influencing the utilization of southern African estuaries by fishes. *S. Afr. J. Sci.*, 79 : 362-365.
- WHITFIELD A.K., 1988** —
 The fish community of the Swartvlei estuary and the influence of food availability on resource utilization. *Estuaries*, 11 : 160-170.
- WHITFIELD A.K., 1990** —
 Life-history styles of fishes in South African estuaries. *Env. Biol. Fishes*, 28 : 295-308.
- WHITFIELD A.K., 1993** —
 Fish biomass estimates from the littoral zone of an estuarine coastal lake. *Estuaries*, 16 : 280-289.
- WHITFIELD A.K., 1994 a** —
 Fish species diversity in southern African estuarine systems : an evolutionary perspective. *Env. Biol. Fish.*, 40 : 37-48.
- WHITFIELD A.K., 1994 b** —
 « A review of ichthyofaunal biodiversity in Southern African estuarine systems ». In TEUGELS G.G., GUÉGAN J.-F., ALBARET J.-J., éd. : *Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique.* Synthèses géographiques. Ann. Mus. r. Afr. centr., Zool., Tervuren, 275 : 149-163.

- WHITFIELD A.K., 1996 —**
A review of factors influencing fish utilization of South African estuaries. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* : 51-137.
- WHITFIELD A.K., BLABER S.J.M., 1978 a —**
Food and feeding ecology of piscivorous fishes in three southern African estuaries with differing freshwater inputs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 105 : 257-267.
- WHITFIELD A.K., BLABER S.J.M., 1978 b —**
Resource segregation among iliophagous fish in lake St Lucia, Zululand. *Env. Biol. Fishes*, 3 : 293-296.
- WHITFIELD A.K., BLABER S.J.M., CYRUS D.P., 1981 —**
Salinity ranges of some southern African fish species occurring in estuaries. *S. Afr. J. Zool.*, 16 : 151-155.
- WHITFIELD A.K., BRUTON M.N., 1989 —**
Some biological implications of reduced fresh water inflow into eastern Cape estuaries : a preliminary assessment. *S. Afr. J. Sci.*, 85 : 691-694.
- WHITFIELD A.K., ELLIOTT M., 2002 —**
Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries : a review of progress and some suggestions for the future. *Journal of Fish Biology*, 61 : 229-250.
- WHITFIELD A.K., KOK H.M., 1992 —**
Recruitment of juvenile marine fishes into permanently open and seasonally open estuarine systems on the southern coast of South Africa. *Ichthyol. Bull.*, 57 : 1-39.
- WHITLEY J.R., 1974 —**
Some aspects of water quality and biology of the Missouri River. *Trans. Miss. Acad. Sci.*, 7-8 : 60-72.
- WHITTAKER R.H., GOODMAN D., 1979 —**
Classifying species according to their demographic strategy : 1-Population fluctuations and environmental heterogeneity. *Am. Nat.*, 113 : 185-200.
- WHITTAKER R.H., LIKENS G.E., 1973 —**
Primary production : the biosphere and man. *Human Ecol.*, 1 : 357-369.
- WICKBOM T., 1945 —**
Cytological studies on Dipnoi, Urodela, Anura and Emys. *Hereditas*, 31 : 241.
- WICKLER W., 1962 —**
« Egg-dummies » as natural releasers in mouth-brooding cichlids. *Nature*, 194 : 1092-1094.
- WILBUR H.M., TINKLE D.W., COLLINS J.P., 1974 —**
Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *Am. Nat.*, 108 : 805-817.
- WILHELM W., 1980 —**
The disputed feeding behaviour of a paedophagous Haplochromine Cichlid Pisces observed and discussed. *Behaviour*, 74 : 310-323.
- WILLIAM E.O., ÉRIC J.L., 1972 —**
Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bull. mar. Sci.*, 22 : 671-737.
- WILLIAMS M.A.J., FAURE H., éd., 1980 —**
The Sahara and the Nile. Balkema, Rotterdam, 607 p.
- WILLIAMSON M., 1988 —**
« Relationship of species number to area, distance and other variables ». In Myers A.A., Giller P.S., éd. : *Analytical biogeography*. London, Chapman and Hall : 91-115.
- WILSON E.O., 1993 —**
La diversité de la vie. Paris, Odile Jacob.
- WILSON R.P., MOREAU Y., 1996 —**
« Nutrient requirements of catfishes Siluroidei ». In LEGENDRE M., PROTEAU J.-P., éd. : *The biology and culture of catfishes*. *Aquat. Living Resour.*, 9, hors série : 103-111.
- WINEMILLER K.O., 1989 —**
Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Env. Biol. Fish.*, 26 : 177-199.
- WINEMILLER K.O., 1992 —**
Life history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos*, 63 : 318-327.
- WINEMILLER K.O., ROSE K.A., 1992 —**
Patterns of life-history diversification in North American fishes : implications for population regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49 : 2196-2218.
- WINEMILLER K.O., KELSO-WINEMILLER L.C., BRENKERT A.L., 1995 —**
Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. *Env. Biol. Fishes*, 44 : 235-261.
- WINKLER D.W., WALLIN K., 1987 —**
Offspring size and number : a life history model linking effort per offspring and total effort. *Am. Nat.*, 129 : 708-720.
- WITTE F., 1981 —**
Initial results of the ecological survey of the haplochromine cichlid fishes from the Mwanza Gulf of Lake Victoria Tanzania : breeding patterns, trophic and species distribution, with recommendations for commercial trawl-fisher. *Neth. J. Zool.*, 31 : 175-202.

- WITTE F., 1984 —
« Ecological differentiation in lake Victoria Haplochromines : comparison of Cichlid species flock in African lakes ». In ECHELLE A.A., KORNFIELD I., éd. : *Evolution of fish species flocks*. Orono Maine, University of Maine at Orono Press : 155-167.
- WITTE F., GOLDSCHMIDT T., GOUDSWAARD P.C., LIGTVOET W., OIJEN M.P.J. VAN, WANINK J.H., 1992 a —
Species extinction and concomitant ecological changes in Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 42 : 214-232.
- WITTE F., GOLDSCHMIDT T., WANINK J., OIJEN M.P.J. VAN, GOUDSWAARD K., WITTE-MAAS E., BOUTON N., 1992 b —
The destruction of an endemic species flock : quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Env. Biol. Fish.*, 34 : 1-28.
- WITTE F., OIJEN M.J.P. VAN, 1990 —
Taxonomy, ecology and fishery of Lake Victoria haplochromine trophic groups. *Zool. Verh., Leiden*, 262 : 1-47.
- WOLFARTH G.W., HULATA G.I., 1981 —
Applied genetics of tilapias. Manila, Iclarm, Studies and Reviews, 6, 26 p.
- WOODWELL G.M., WINSTER C.F., ISSACSON P.A., 1977 —
DDT residues in an east coast estuary : a case biological concentration of a persistent insecticide. *Science*, 156 3776 : 821-824.
- WOOTTON R.J., 1979 —
Energy cost of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44 : 133-159.
- WOOTTON R.J., 1984 —
A functional biology of sticklebacks. London, Croom Helm.
- WOOTTON R.J., 1989 —
« Introduction : strategies and tactics in fish reproduction ». In Potts G.W., Wootton R.J., éd. : *Fish reproduction. Strategies and tactics*. London, Academic Press, third edition : 1-12.
- WOOTTON R.J., 1990 —
Ecology of Teleost fishes. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 1, 404 p.
- WOOTTON R.J., 1992 —
Fish ecology. Glasgow, Blackie and Son, 212 p.
- WORTHINGTON E.B., 1932 —
Scientific results of the Cambridge expedition to the east African lakes, 1930-1932. 2. Fishes other than Cichlidae. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, 38 : 121-134.
- WORTHINGTON E.B., 1933 —
Inland waters of Africa. The results of two expeditions to the great lakes of Kenya and Uganda, with accounts of their biology, native tribes and development. London, Mac Millan, 259 p.
- WORTHINGTON E.B., RICARDO C.K., 1936 —
Scientific results of the Cambridge expedition to east African lakes, 1930-31. 15. The fish of Lake Rudolf and Lake Baringo. *J. Linn. Soc., Zool.*, 39 : 353-389.
- WORTHINGTON S., WORTHINGTON E.B., 1933 —
Inland waters of Africa. London, Mac Millan, 259 p.
- WOURMS J.P., 1972 —
The developmental biology of annual fishes. III. Pre-embryonic and embryonic diapause of variable duration in the eggs of annual fishes. *J. exper. Zool.*, 182 : 389-414.
- WRIGHT D.H., CURRIE D.J., MAURER B.A., 1993 —
« Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales ». In Ricklefs R.E., Schluter D., éd. : *Species diversity in ecological communities : historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press : 66-74.
- Y**
- YAMAOKA K., 1983 —
Feeding behaviour and dental morphology of algae scraping cichlids Pisces, Teleostei in Lake Tanganyika. *Afr. St. Monogr., Kyoto Univ.*, 4 : 77-89.
- YAMAOKA K., 1991 —
« Feeding relationships ». In KEENEYSIDE M.H.A., éd. : *Cichlid fishes : behaviour, ecology and evolution*. London, Chapman and Hall, Fish and Fisheries series, 2 : 150-172.
- YAMAOKA K., HORI M., KURATANI S., 1986 —
Eco-morphology of feeding in « goby-like » cichlid fish in Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan*, 23 : 17-29.
- YAMÉOGO L., TAPSOBA J., CALAMARI D., 1991 —
Laboratory toxicity of potential blackfly larvicides on some African fish species in the Onchocerciasis Control Programme area. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 21 : 248-256.
- YANAGISAWA Y., 1993 —
Long-term territory maintenance by female *Tropheus duboisi* Cichlidae

involving foraging during the mouth-brooding period. *Ecol. Freshwater Fish*, 2 : 1-7.

YANAGISAWA Y., NISHIDA M., 1991 —
The social and mating system of the maternal mouthbrooder *Tropheus moorii* Cichlidae in Lake Tanganyika. *Jap. J. Ichthyol.*, 38, 3 : 271-281.

YANAGISAWA Y., NSHOMBO M., 1983 —
Reproduction and parental care of the scale-eating cichlid fish *Perissodus microlepis* in Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan*, 20 : 23-31.

YAÑEZ-ARANCIBIA A., éd., 1985 —
Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons. Mexico, Editorial Universitaria, 654 p.

YAÑEZ-ARANCIBIA A.,
AMEZCUA-LINEARES F., DAY W.D., 1980 —
« Fish community structure and function in Terminos Lagoon, a Tropical estuary in the southern Gulf of Mexico ». In KENNEDY V.S., éd. : *Estuarine perspectives*. New York, Academic Press : 465-482.

YAÑEZ-ARANCIBIA A.,
LARA-DOMINGUEZ A.L., SANCHEZ-GIL P.,
MALDONADO I.V., ABAD M.C.G.,
ALVAREZ-GUILLEN H., GARCIA M.T.,
HERNANDEZ D.F., LINEARES F.A., 1985 —
« Ecology and evaluation of fish community in coastal ecosystems : estuary-shelf interrelationships in southern Gulf of Mexico ». In YAÑEZ-ARANCIBIA A., éd. : *Fish community ecology in estuaries and*

coastal lagoons. Mexico, Editorial Universitaria : 475-498.

YAÑEZ-ARANCIBIA A., NUGENT R.S., 1977 —
The ecological role of fishes in estuaries and coastal lagoons. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. Mexico*, 4, 1 : 107-114.

YUMA M., 1993 —
« Competitive and cooperative interactions in Tanganyikan fish communities ». In Kawanabe H., Cohen J., Iwasaki K., éd. : *Mutualism and Community Organisation : Behavioural, Theoretical and Food Web Approaches*. Oxford, Oxford University Press : 213-227.

YUMA M., KONDO T., 1997 —
« Interspecific relationships and habitat utilization among benthivorous cichlids ». In KAWANABE H., HORI M., NAGOSHI M., éd. : *Fish communities in Lake Tanganyika*. Kyoto University Press : 87-104.

Z

ZAHNER E., 1977 —
A karyotype analysis of fifteen species of the family Cichlidae. PhD dissertation, St John's University, New York.

I ndex



Index des noms de Poissons

Les numéros de page en romain se rapportent au texte,
les numéros de page en **gras** se rapportent aux figures,
les numéros de page en *italique* se rapportent aux tableaux.

A

- Ablette 103
- Abramis brama* 103
- Acanthomorpha **132**, 132
- Acapoeta tanganicae 202
- Acipenseridae 49
- Acipenseriformes 49
- Acipenseroides 129
- Actinistiens (Actinistia) 129, **130**
- Actinoptères (Actinopteri) ... 128
- Actinoptérygiens (Actinopterygii) .. 49, 128-130
- Aeschynomene elaphroxylon* 22, 26
- Aethiomastacembelus* ... 57
- A. nigromarginatus* 155, 158, 184, 197, **313**, 318
- Afromastacembelus* **328**
- Agnathes 51
- Albulidae 49
- Albuliformes 49
- Alburnus* 103
- Alepisauroides **132**
- Alestes* 56, 72, 74, 79, 103, 144, 161, **203**, 319, 319, 338, 412, 424, 439
- A. baremoze* **114**, 114, 117, **144**, 146, 149, 150, 152, 157, **164**, 178, **180**, 181, 182, 183, 194, 196, 201, 202, 205, 208, 210, **214**, 215, 255, 259, 261, 291, **292**, 293, 299, 304, **313**, 313, 318, 344, 346, 347, 349, 409, 439
- A. baremoze baremoze* **114**
- A. baremoze éburneensis* ... **114**
- A. baremoze sudanensis* **114**
- A. dentex* 183, 196, 255, 259, 261, 293, 317, 344, 345, 346, 347, 439
- A. deserti* 72
- A. junneri* 72, 79
- Alestidae 48, 49, 56, 61, 63, 65, 68, 68, 72, 74, 78, 79, 103, 114, 117, 144, **146**, 146, 152, 156, 157, 167, 173, 178, 183, 202, 215, 251, 271, 291, **313**, 313, 316, 317, 318, 319, 319, 330, 351, 424, 433, 444
- Alticorpus «geoffreyi»* 154, 157
- A. macrocleithrum* 154, 157
- A. mentale* 154, 157
- A. pectinatum* 154, 157
- Altolamprologus compressiceps* **245**, **248**, **327**
- Ambassidae (Chandidae) . 50
- Amie 128, 129
- Amiiformes 51
- Amniataba caudavittatus* 373
- Amphiliidae 49, **52**, 61, 63, 65, 78, 153, 157, 184, 202, 318, 318
- Amphilius* 318
- A. atesuensis* 153, 157, 184, 196, 202, 318
- Anabantidae 50, 61, 63, 65, 69, 87, 132, 144, 155, 161, 174, 219, 252, 316
- Anguilla* 161, 392, 393
- A. anguilla* 72
- A. marmorata* 392
- A. mossambica* 392
- Anguille(s) 290, 392
- Anguillidae 49, 63, 65
- Anguilliformes .. 49, 51, **132**
- Anisus* 205
- Antennarius occidentalis* 373
- Aphyosemion*... 93, 221, 237
- Aphyosemion obscurum* 119
- Aphyoplatys duboisi* 119
- A. ahli* 119
- A. arnoldi* 119, 223
- A. batesii* 223
- A. bivittatum* 119, **231**
- A. bualanum* 119
- A. calliurum* 119
- A. cameronense* 119, **145**, 151
- A. chrystyi* 93, 119
- A. cognatum* 93
- A. elegans* 93
- A. exiguum* 119
- A. fallax* 223
- A. filamentosum* 119
- A. franzwerneri* 119
- A. gardneri* 119
- A. geryi* 197, 210
- A. guineense* 119
- A. gulare* 119
- A. hertzegi* 151
- A. labarrei* 119
- A. louessense* 119
- A. lujae* 119
- A. melanopteron* 93
- A. mirabile* 119
- A. punctatum* **145**, 151
- A. rectoogoense* 93
- A. roloffii* 119
- A. scheeli* 119
- A. schoutedeni* 93
- A. sjoestedti* 119
- A. walkeri* 119, 223

Aplocheilidae 50, 57, 145, **231**, 237
Aplocheilichthys antinorii 348
A. eduardensis 350
A. macrophthalmus 119
A. normani 119
A. spilauchen 373
Apogon imberbis 373
Apogonidae 50
Apteronotus albifrons 201
Arapaima gigas 67
Argentinoidei **132**
Ariidae.. 50, 63, 144, 174, 252
Aristichthys nobilis 383
Arius 72, 372
A. gigas 78, 411
A. latisculatus 367
Asprotilapia 324
Astatoreochromis alluaudi ..
..... **118**, 154, 350, 383, 387
Astatotilapia 232
A. bloyeti **118**
A. brownae 228, 229
A. burtoni
..... 119, **118**, 228, **241**, 250
A. calliptera **118**
Astroscomus 201
Atherinidae 50, 373
Atheriniformes ... 50, 51, **132**
Auchenoglanis 56,
72, 118, 124, 261, 346, 444
A. biscutatus 183, 317
A. occidentalis 119,
124, 153, 196, 202, 259, 318
Aulonocara «blue orange» ..
..... 154, 157
A. huesheri 119
A. kornelia 119
A. «cf. macrochir» .. 154, 157
A. «minutus» 154, 157
A. nyassae **200**
A. «rostratum deep»
..... 154, 157
A. stuartgranti 119
Aulonocranus dewindti... **328**
Aulopoidei **132**
Austroglanididae 46, 49

B

Bagridae 46, 49, 61, 63,
64, 65, 68, **69**, 72, 119, **124**,
124, **146**, 157, 183, 317,
319, 319, 324, 335, 351,
398, 424, 427, 433, 444
Bagrus 72, 118, 444
B. bajad
124, 153, 183, **194**, 194,
197, 210, **214**, 215, 259,
261, 293, 317, 346, 349
B. docmak 72, 119,
124, 153, 157, 197, 301,
314, 337, 349, 350, 388
B. meridionalis
..... 182, 239, 242, 335
Balitoridae
(=Homalopteridae) 49
Barbeau 390
Barbopsis devecchi
..... 223, 224
Barbus 40, 72, 74,
84, 94, 98, 259, 271, 273,
282, **283**, 307, **313**, 313,
317, 330, 338, 338, 351
B. ablabes 119, 157, 196
B. altianalis
..... 72, 292, 319, 433
B. anema 119
B. anoplus 202
B. apleurogramma
..... 40, 82, 83
B. bigornei 119
B. bynni.....
72, 114, **116**, 119, 196, 291
B. bynni bynni **116**, 349
B. bynni occidentalis
..... 40, 82, 83, 114, **116**, 119
B. bynni waldroni
..... 114, **116**, 318
B. callensis 84
B. callipterus 196
B. capensis 119
B. chlorotaenia 196
B. deserti 40, 83
B. ethiopicus 119
B. eurystomus 335
B. gregori 272, 348
B. holotaenia 119
B. intermedius 119
B. johnstonii 333
B. kersteni 350

B. kimberleyensis 157
B. macinensis 318
B. macrops..... 40, 82, 83,
119, 196, 202, 318, 406
B. microbarbis 390
B. natalensis 119
B. neglectus 350
B. neumayeri 390
B. paludonius 271, 348
B. petitjeani 119
B. pobeguini 40, 83
B. sacratus 196, 202
B. spurelli 153
B. stigmatopygus 317
B. sublineatus
..... 153, 157, 318
B. trevelyani 181
B. trimaculatus 348
B. trispilos 153, 157, 183
B. turkanae 349
B. viviparus 282, **283**
B. wurtzi 119, 318
Bariiline **69**
Bathybagrus 329
Bathybates ... 103, 329, 332
B. fasciatus 329, 330
B. ferox **104**, 329
B. leo 330
Bathyclarias gigas **126**
B. ilesi **126**
B. loweae 460
B. nyaensis **126**
B. worthingtoni **126**
Bedotiidae 50, 391
Belanophago 351
Beloniformes 50, **132**
Belontiidae 69
Black bass
..... 382, 383, **385**, 392
Bleniidae 50
Boreogadus saida 150
Boulengerella 103
Boulengerochromis
microlepis 102, **328**, 329
Brachydeuterus auritus
..... 373
Brachyoptérygiens 128

Brachysynodontis batensoda 194, 197, 205, 208, 210, **214**, 215, 219, 255, 259, 261, 262, 262, 293, **299**, 299, 344, 346, 346, 347

Brème 103

Brienomyrus 46, **47**, 98, 319

B. brachyistius 81, 195, 202

B. niger 152, 195, 219, **235**, 293, 305, 317, 346, 346

Brochet 103

Brycinus 56, 74, 79, 103, 117, 271, 319, 319, 349

B. abeli 96, **111**

B. batesii **115**

B. brevis **115**

B. carmesinus **115**

B. carolineae 96, **111**

B. dageti 111

B. ferox 349

B. grandisquamis **115**

B. imberi 96, **111**, 152, 157, 164, **165**, 167, 183, 196, **313**, 318, 348, 399

B. lateralis 400

B. leuciscus 149, 152, 163, **164**, 196, 211, 210, 291, 317, 444

B. longipinnis 152, 157, 164, 183, 196, **313**, 313, 373

B. macrolepidotus 79, 114, **115**, 149, 152, 157, 161, 164, 183, 193, 194, 196, 202, 259, 261, **313**, 313, 314, 317, 344, 346

B. minutus 349

B. nigricauda 96, **111**

B. nurse 111, 149, 153, 157, **164**, 183, 189, 196, 202, **214**, 215, 259, 261, 291, 304, **313**, 313, 314, 317, 318, 346

B. nurse dageti 111, 189

B. nurse nana 111, 189

B. poptae **115**

B. schoutedeni **115**

Buccochromis atritaeniat **240**

B. lepturus 154, 157

B. nototaenia 154, 157

B. heterotaenia 335

Bunocharax 72, 74

Butis koilomatodon 387

C

Caecobarbus geertsii 223, 224

Caecomastacembelus 57, 98, 273, 283, 324

C. brichardi 223, 224

C. cunningtoni 329

Calamoichthys 123

C. calabaricus 119, **123**, 219, 319

Callochromis **328**, 329

Campylomormyrus 319

Capitaine 383, 388, 390

Carangidae 50

Caranx senegalus 367

Carassius auratus 382, **385**, 391, 392, 392

Carcharinidae 49

Carchariniformes 49

Cardiopharynx 329

C. schoutedeni **328**

Carpe 382, 383, **385**, 385, 459, 461

C. argentée 383, 461

C. chinoise 382

C. herbivore 461

C. marbrée 461

Centrarchidae .. 50, 103, 385

Centropomidae 48, 50, 63, 65, 132, 154, 184, 202, 213, 323, 398, 423, 423

Cephalaspidomorphi 49

Ceratodidae 67

Chambo 331

Chanallabes apus 126, 223, 224

Chanidae 49

Channa 68, 382, **385**

C. striatus 387, 391, 392, 393

Channidae 50, 57, 61, 63, 64, 68, 87, 119, 131, 154, 202, 219, 316

Characiformes 49, 51, 67, **68**, 74, 131, **132**

Characinae 79

Chelaethiops 318

C. bibie 349

C. elongatus 202

C. minutus 202, 324

Chiloglanis **282**, 318

C. occidentalis 318

C. swierstrai 282

Chilotilapia rhoadesii **200**

Chlorophthalmoidei **132**

Chloroscombrus chrysurus 367

Choanates (Choanata) ... 128

Chondrichthyens (Chondrichthyes) 128, 129, 129, **130**

Chondrostei (Chondrostéens) 51, 128, **130**

Chonophorus macrorhynchus 392

Chromidotilapia 246

C. guntheri 154, 157, 184, 197, 202, 314, 373

Chromidotilapiines **124**

Chrysichthys 56, 72, 98, 118, 124, **203**, 257, 273, 283, 319, 319, 324, **327**, 329, 372, 438, 444, 463, 468

C. auratus 119, **124**, 124, 149, 153, 196, 202, 257, 261, 314, 346, 373

C. johnelsi **124**, 124

C. macrotis 72

C. maurus 119, **124**, 124, 153, 138, 183, 196, 257, 373, 406, 461

C. nigrodigitatus 124, 124, 153, 257, 373, 406, 424, 460, 461, 463, 464

C. stappersii 330

Cichlidae 40, 46, 48, 50, 57, 61, 63, 64, 65, **67**, 67, 72, 74, 78, 83, 84, 87, 90, 97-104, **97**, 116, **118**, 118, 119, 123-**124**, 124, 132, **144**, 144, 144, **146**, 154, 156, 157, 159, 161, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 171, 172, 174, 174, 178, 179, 184, 186, 187, 187, 189, 190, 199-203, 205, **200**, 202, 206, 209, 210, 220, 226-228, 229, 230-233, **231**, 237-240, **238**, 238, **240**, **241**, **242**, 242-244, **244**, **245**, 246, 246, 247, 248-252, **248**, **252**, 271, 273, 274, 282, 283, **285**, 287, 288, 301-303,

- 306, 307, 316, 317, 318, 319,
 320, 322-324, 326, 330-339,
 343, 348, 350-352, 351, 385,
 387-391, 400, 401, 412, 413,
 422, 424, 424, 427, 465, 468
- Citharichthys stampflii*
 367, 373
- Citharidium* 122
- C. ansorgii*
 78, 116, **122**, 122, 195, 202
- Citharinidae
 49, **52**, 61, 63, 65, 103, 122,
 122, 183, 202, **203**, 271,
 316, 319, 351, 398, 424
- Citharinops* 122
- C. distichodoides* 116,
122, 122, 195, 202, **214**, 344
- Citharinus* 72, 103, 122-
 123, 212, 261, 317, 400, 444
- C. citharus* **122**,
 183, 194, 195, 202, **214**, 291,
 318, 345, 346, 347, 349, 400
- C. congicus* **122**, 202
- C. eburneensis* **122**, 195,
 202
- C. gibbosus* ... **122**, 122, 202
- C. latus* .. **122**, 183, 195, 202
- C. macrolepis*
 **122**, 123, 202
- Cladistiens (Cladistia)
 128, 129, **130**
- Clariallabes* 319
- C. longicauda* **126**
- Clarias*
 40, 57, 72, 74, 126, 161, 219,
 221, 236, 259, 261, 271, 307,
 337, 346, 459, 460, 472, 469
- C. agboyiensis* **126**, 197
- C. albopunctatus* 85
- C. anguillaris* 40,
 83, 119, **126**, 153, 202, 318
- C. batrachus* **126**
- C. buettikoferi* **126**
- C. buthupogon* **126**
- C. camerunensis* **126**
- C. cavernicola* 224
- C. ebriensis* **126**
- C. fuscus* **126**
- C. gariepinus* 40,
 72, 79, 82, 83, 119, **126**, 153,
 178, 181, 183, 219, 232, 271,
 291, 293, 314, 317, 320, 335,
 348-350, 383, 388, 399, 400,
 459-461, 463-466, 469, 470
- C. gabonensis* **126**
- C. intermedius* **126**
- C. isheriensis* 460
- C. jaensis* **126**
- C. liocephalus* 338
- C. macrophthalmus* **126**
- C. maurus* **126**
- C. meladerma* **126**
- C. mossambicus*
 271, 272, 348
- C. ngamensis* **126**, 320
- C. pachynema* **126**
- C. stappersii* **126**
- C. theodora* **126**
- Clariidae 50,
 57, 61, 63, 64, 65, 68, **69**, 72,
 78, 83, 84, 87, 119, 125, 126,
 153, 183, 202, 219, 224, 316,
 318, 324, 329, 331, 335, 348,
 351, 398, 433, 464, 466, 470
- Claroteidae 46, 49,
 56, 61, 63, 64, 65, 78, 119,
124, 124, **146**, 156, 183, 202,
 317, 319, 319, 323, 324, 335,
 351, 398, .. 424, 427, 433, 444
- Clarotes* ... 72, 118, 124, 319
- C. laticeps* 72,
 119, **124**, **126**, 183, 196, 317
- Cleopatra bulimoides*
 **204**, **300**, 300
- Clinidae 50
- Clinus superciliosus* 373
- Clupeidae 49, 63,
 65, **132**, **144**, 152, 167, 173,
 206, 211, 212, 212, 213, 251,
 299, 323, 324, 331, 333, 338,
 385, 386, 400, 424, 424, **442**
- Clupeiformes ... 49, 51, 369
- Clupeomorphes
 (Clupeomorpha) ... 131, **132**
- Clupeopetersius* 351
- Cobitidae 49, 61, 63, 84
- Coelacanthes .. 129, 130, 131
- Congothrissidae 45, **52**
- Copadichromis* 331
- C. mloto* **118**
- C. chrysonotus* 244
- C. eucinostomus*
 237, 239, **240**, 240, 243
- C. quadrilineatus* .. 286, 331
- C. quadrimaculatus* .. 154, 157
- C. virginalis* 154, 157
- Coptostomobarbus wittei* ...
 202
- Corematodus shiranus*
 **200**, 248
- C. taeniatus* 248
- Craniates (Craniata)
 128, 129, 129, **130**
- Cromeria nilotica* 78
- Cromeriidae 46, 125
- Ctenochromis horei* 238
- Ctenoluciidae 103
- Ctenopharyngodon idella*
 383, 461
- Ctenopoma* 69, 219
- C. ansorgei* 159
- C. damesi* 220
- C. kingsleyae* 155
- C. muriei* . 159, 220, 317, 350
- C. petherici* 197, 317
- Cyathochromis obliquidens*
 **200**, 335
- Cyatopharynx* 237
- C. furcifer* 240, **327**
- Cynoglossidae 50, 63
- Cynoglossus senegalensis* ..
 367, 373
- Cynotilapia afra*
 154, 157, **200**
- Cyphotilapia frontosa*
 178, 181, **327**, 329
- Cyprichromis* **327**, 330
- Cyprin doré 382, **385**
- Cyprinidae
 48, 49, 53, 56, 60, 61,
 63, 64, 65, 72, 74, 78, 83, 84,
 94, 103, 111, 118, 119, 144,
146, 146, 156, 153, 157, 161,
 183, 200, 202, 214, 224, 271,
 273, 301, 316, 318, 318, 319,
 324, 326, 330, 331, 333, 338,
 338, 348, 350, 351, 382, 390,
 398, 399, 424, 433, 460, 461
- Cypriniformes 49,
 51, **68**, 72, 77, 87, 131, **132**
- Cyprinodontidae 50, 184
- Cyprinodontiformes .. 20, 40,
 48, 50, 51, 57, 61, 63, 64, 65,
67, 78, 83, 93, 117, 118, 119,
 120, **132**, 132, **144**, 144, 146,
 150, 151, 161, 219, 221, 223,
 228, 271, **313**, 313, 317, 351
- Cyprinus carpio*
 382, 383, **385**, 385,
 391, 392-393, 392-393, 461

D

Dasyatidae	49, 63
<i>Dasyatis africana</i>	72
<i>D. margarita</i> ..	367, 373, 373
<i>D. margaritella</i>	373
Denticipitidae	
..... 49, 52 , 61, 63, 132	
<i>Diapteron</i>	151, 223
<i>Dimidiochromis kiwinge</i>	240
<i>Dinotopterus</i>	
..... 98, 331, 335, 336	
<i>D. atribrancus</i>	336
<i>D. cunningtoni</i>	126 , 329
<i>D. worthingtoni</i>	333
Diodontidae	46
<i>Diplotaxodon</i>	
..... 118 , 285, 286, 331	
<i>D. apogon</i>	154, 157
<i>D. argenteus</i>	154, 157
<i>D. limnothrissa</i>	154, 157
<i>D. macrops</i>	154, 157
<i>Dipneustes</i>	
..... 128-130, 129, 130 , 131	
<i>Dipnoi</i> ..	51, 66 , 67, 129, 219
Distichodontidae	
49, 52 , 61, 63, 65, 78, 103, 153, 183, 202, 203 , 248, 316, 318, 319, 398, 399	
<i>Distichodus</i>	
..... 72, 103, 212, 317, 400	
<i>D. brevipinnis</i> ..	195, 293, 318
<i>D. engycephalus</i> ..	195, 202
<i>D. niloticus</i> ...	202, 291, 349
<i>D. rostratus</i>	
..... 183, 194, 195, 202, 214 , 259, 261, 293, 346, 346, 347	
<i>Docimodus evelynae</i> ..	207
<i>D. johnstoni</i>	200
<i>Dolichallabes</i>	
<i>microphthalmus</i> ...	223, 224
<i>Doumea</i>	318
<i>Drepane africana</i>	373

E

<i>Eaglesomia eaglesomei</i> ..	72
Echeneidae	46
Elasmobranches	51
Elasmobranchii	49

<i>Electrophorus electricus</i>	201
Eleotridae	
.... 50, 63, 78, 223, 224, 387	
<i>Eleotris daganensis</i>	373
<i>E. senegalensis</i>	373
<i>E. vittata</i>	373
Elopidae	49, 132
Elopiformes	49
Elopomorphes	
(Elopomorpha)	131, 132
<i>E. lacerta</i>	313 , 367
<i>Engraulicypris</i>	424
<i>E. sardella</i>	
..... 286, 331, 332, 333	
Engraulidae	49
<i>Enneacampus kaupi</i>	373
Ephippidae	46
<i>Epiplatys</i>	223
<i>E. annulatus</i>	119
<i>E. barmoiensis</i>	119
<i>E. bifasciatus</i>	119
<i>E. chaperi</i>	119
<i>E. dageti</i>	119
<i>E. duboisi</i>	119
<i>E. fasciolatus</i>	119
<i>E. marnoi</i>	184
<i>E. sexfasciatus</i>	119
<i>E. spilargyreus</i> ...	40, 83, 119
<i>Eretmodus</i>	326
<i>E. cyanosticus</i>	246, 327
Esocidae	50
Esociformes	50, 51
<i>Esocoides</i>	13
<i>E. lucius</i>	103
Esturgeon(s)	128, 129
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	
..... 169, 189, 367, 369, 372, 373, 374, 376, 420	
Etropliines	123, 124
<i>Eucinostomus</i>	
<i>melanopterus</i>	367, 373
<i>Eugnathichthys</i>	351
<i>E. eetveldii</i>	249
<i>E. macrotelorepis</i>	249
<i>Eupomotis gibbosus</i>	383

F

Fibata	382, 385 , 387
<i>Fodiator acutus</i>	373
<i>Fundulus heteroclitus</i> ...	150

G

<i>Gabbia</i>	205
Gadidae	150
Galaxiidae	50, 132 , 132
<i>Galeoides decadactylus</i>	
..... 367, 373	
<i>Gambusia</i>	389
<i>G. affinis</i>	383, 387
<i>G. holbrooki</i>	391, 393
Gambusie	383
Gardon	103, 384
<i>Garra</i>	318
<i>G. congoensis</i>	202
<i>G. dembeensis</i>	119, 202
<i>G. quadrimaculata</i>	119
Gasterosteidae	50, 150
Gasterosteiformes	50
<i>Gasterosteus aculeatus</i> ..	150
Gasteroteiformes	
..... 46, 51, 132	
<i>Genyochromis mento</i>	
..... 154, 158, 200	
Gerreidae	50
<i>Gerres nigris</i>	367, 373
<i>Gilchristella aestuaria</i> ..	373
Ginglymodes (Ginglymodi) ..	
..... 128, 129, 130	
<i>Glossogobius anakanensis</i>	
..... 223, 224	
<i>Gnathochromis</i>	330
<i>G. pfefferi</i>	243, 245 , 248
<i>G. premaxillaris</i>	329
<i>Gnathonemus</i>	316
<i>G. longibarbis</i>	152, 292
Gnathostomes	
(Gnathostomata) ..	128, 129
Gobiidae	
..... 50, 63, 202, 224, 373	
<i>Gobiocichla</i>	319
<i>Gobionellus occidentalis</i>	
..... 373	
<i>Gobius guineensis</i>	313
Gonorrhynchiformes	
.... 46, 49, 51, 125, 131, 132	

Gourami 382, **385**
Grasseichthyidae ... 46, 125
Greenwoodochromis ... 330
Guppie 384
Gymnallabes 318
G. typus **126**
Gymnarchidae
..... 49, 52, 61, 63, 65,
132, 219, 233, 234, 235, 316
Gymnarchus
72, 218, 219, 223, 319, 412
G. niloticus 72,
159, 173, 197, 201, **234**, 240,
261, 293, 317, 346, 346, 460
Gymnarque(s) 173, 201
Gymnophiones..... **130**
Gymnote(s) 201
Gymnotiformes 51

H

Hæmulidae
(Pomadasydidae) 50
Haikouichthys ercaicunensis
..... 127
Halécomorphes
(Halecomorpha)
..... 128, 129, **130**
Halécostomes
(Halecostomi) 128
Haplochrominae
..... 74, 159, 199, 211
Haplochromine(s)
..... 101, 102, 103,
166, 285, **286**, 301, 390, 424
Haplochromis .. 84, 118, 151,
203, 214, 228, 230, 232, **238**,
239, **251**, **302**, 323, 331, 338,
349, 352, 388-390, **390**, 425
H. adolphifrederici .. 202, 338
H. aeneocolor 350
H. angustifrons 350
H. argens 154, 136, **285**
H. astatodon 154, 202
H. callipterus 335
H. carlottae 320
H. compressiceps **200**
H. condingtoni 320
H. cyaneus **200**
H. dentex **286**
H. euchilus **200**
H. giardi 320

H. gilberti **286**
H. gracilor 202
H. graueri 202
H. heusinkveldi 154, **285**
H. kamiranzovu
..... 202, 213, 338
H. laparogramma ... 154, **285**
H. limax 350
H. livingstoni **200**
H. longirostris **286**
H. macconnelli 197, 349
H. macrognathus **286**
H. megalops **285**
H. mento **286**
H. michaeli **286**
H. mylodon 350
H. nigricans 212
H. nigripinnis 350
H. nigroides 202
H. olivaceus ... 154, 202, 338
H. pappenheimi 350
H. pardalis **200**
H. paucidens 154, 202
H. percoides **286**
H. petronius 350
H. piceatus 154, **285**
H. placodon **200**
H. plagiostoma **286**
H. polyodon **200**
H. pyrrocephalus .. 154, **285**
H. reginus 154, **285**
H. rostratus **200**
H. scheffersi 202
H. similis **200**
H. squamipinnis 350
H. taurinus 350
H. vittatus 214
Haplotaxodon 329, 330
Hemibates stenosoma
..... 329, 330
Hemichromiines **124**
Hemichromis ... 40, 84, 318
H. bimaculatus.....
... 40, 82, 83, 119, **151**, 154,
156, 184, 230, 232, 233, 271
H. fasciatus ... 134, 156, 184,
197, 202, 257, 317, 367, 373
H. letoureauxi 184

Hemiramphidae 50, 373
Hemiramphus balao 373
Hemistichodus
mesmaekersi 202
H. vaillanti 202
Hemisynodontis
membranaceus.... 119, 153,
194, 197, **214**, 215, 219, 261,
262, 262, 293, 344, 345, 346
Hepsetidae 49,
52, 61, 63, 103, 152, 157, 183
Hepsetus **203**
H. odoe 103,
152, 157, 159, 163, 172, 175,
182, 183, 197, 203, **220**, 220,
240, 271, **313**, 313, 314, 320
Heterobranchus 57,
72, 74, 261, 324, 466, 468
H. bidorsalis ... 72, **126**, 460
H. boulengeri **126**
H. isopterus
126, 153, 197, 202, 373, 460
H. longifilis
119, **126**, 178, 181, 314, 399,
460-462, 464, 466, 467, 470
Heterochromis 123, **124**
Heterotilapia multispinosa ..
..... 119
Heterotis
72, 161, 218, 219, 319, 349
H. niloticus 67,
144, 159, 172, 173, 183, 194,
195, 240, 293, 317, 320, 344,
346, 347, 383, 386, 391, 424
Hetropneuste fossilis ... **126**
Hippopotamyrus 346
H. discorhynchus 399
H. grahami 292
H. paugyi **121**
H. psittacus 152
Hydrocynus 56, 72, 200,
203, 215, 314, 319, 351,
400, 412, 439
H. brevis 117, 194, 197, **214**,
261, 293, 344, 346
H. forskalii
..... 117, 149, 153, 157, 164,
183, 194, 197, 203, 202, 206,
207, **208**, 208, 210, **214**, 255,
261, 293, 300, **313**, 313, 314,
317-319, 345, 346, 349, 424
H. somonorum 117
H. vittatus 79, 182,
202, 338, 386, 399, 400, 401

Hyperoartii 129
Hyperopisus 72
H. bebe
 149, 152, 183, 195, 202,
204, 205, **214**, 255, 261, 293,
 300, 318, 319, 344, 345, 346
Hyperotreti 129
Hypophthalmichthys molitrix
 29, 383, 461
H. nobilis 461
Hyporhamphus picarti 373

I

Ichthyoborus besse . 153, 183,
 197, 202, 208, 261, 293, 344
I. monodi 81
I. ornatus 81
I. quadrilineatus 81
Ictaluridae 49
Ictalurus punctatus 383
Ilisha africana 367

J

Julidochromis marlieri .. **327**

K

Kalyptochromis hamulodentis 72
Kneriidae
 49, **52**, 61, 63, 65, 125, 131
Konia diqume **97**
K. eisentrauti **97**
Kraemeriidae 50
Kuhliidae 50

L

Labeo 40,
 56, 72, 74, 110, 161, 200, **203**,
 212, 271, 315, 316, 318, 319,
 324, 399, 400, 411, 424, 444
L. altivelis 400, 411
L. capensis 153, 157
L. congoro 400
L. coubie **110**,
 110, 119, 149, 153, 183, **214**,
 261, 293, 344, 346, 411, 460
L. cylindricus .. 272, 333, 348
L. horie 202, 291, 349
L. lineatus 202

L. mesops 411
L. molybdinus 320
L. niloticus
 40, 82, 83, 183, 195, 202, 317
L. ogunensis 153
L. parvus
 40, 82, 83, 153, 157, 183,
 195, 202, 210, **313**, 313, 318
L. roseopunctatus
 **110**, 110, 119, 195, 202
L. senegalensis **110**,
 110, 119, **144**, 149, 153, 183,
 194, 195, 202, **214**, 255, 259,
 261, 293, 314, 345, 346, 424
L. umbratus 153, 157
L. variegatus 202
L. victorianus 292
Labeobarbus 84
Labeotropheus
 178, 179, 1107, 230, 287
L. fuelleborni ... 154, 158, **200**
L. trewavasae . 154, 158, 181
Labidochromis 326
L. vellicans **200**, 336
Lamproies
 128, 128, 129, 129
Lamprologiines **124**, 283
Lamprologini 239
Lamprologus
 288, 323, 326, 329
L. callipterus .. **245**, **248**, **328**
L. leleupi 244
L. ornatipinnis **328**
Lates 27, 48, 73, 74, 79,
 98, 102, 159, 200, 212, 213,
 215, 274, 301, 302, 304, 306,
 319, 324, 333, 337, 339, 349,
 351, 388, 389, 394, 400, 412,
 421, 423, 423, 433, 443, 444
L. angustifrons 324, **325**
L. karungae 73
L. longispinis .. 197, 210, 349
L. mariae
 324, **325**, 329, 330
L. microlepis ... **212**, 324, **325**
L. niloticus
 73, 154, 182, 184,
194, 194, 197, 202, 205, 207,
214, 214, 259, 261, 293, **302**,
 317, 320, 333, 345, 346, 349,
 383, **385**, 385, 387-390, **390**,
 424, 424, 433, 442, 443, 460

L. rhachirhincus 73
L. stappersi
 **212**, 324, **325**, 424
Latidae 74
Leiognathidae 50
Lepidiolamprologus elongatus **248**, **327**
L. fasciatus **248**
Lepidosiren 67, 125, 131
L. paradoxa 73
Lepidosirenidae 67
Lepidosireniformes 49
Lepidostée(s) 128, 129
Lepomis macrochirus .. 383
L. microlophus 383
Leptocypris modestus .. 202
L. niloticus 196, 202
Leptotilapia irvinei 319
Lethrinops argenteus
 154, 158
L. aurita **240**
L. brevis **200**
L. «deep water albus»
 154, 158
L. «deep water altus»
 154, 158
L. furcifer **248**
L. gossei 154, 158, 335
L. longimanus 154, 158
L. macracanthus 412
L. macrochir 154, 158
L. microdon 412
L. «minutus» 154
L. mylodon 104, 335
L. «oliveri» 154, 158
L. polli 154, 158
Limnochromis **328**, 329
Limnothrissa
 159, **212**, 212, 390, 400, 443
L. miodon
 167, 211, 212, 214, 299,
 324, **325**, 333, 338, 383, 386,
 400, 401, 401, 424, 424, **442**
Limnotilapia **327**
Liophobagrus 324
Liza 372
L. dumerili 367, 373
L. falcipinnis 367, 373
L. grandisquamis .. 367, 373

Lobochilotes labiatus
 **245, 327**
Lophiiformes 46, **132**
Lophiobagrus **327**
Lucioides 48, 324, 326
Lutjanidae 50

M

Macfadyena dabanensis .. 73
Malapterure(s) 201
Malapteruridae 50, **52**,
 57, 61, 63, 65, 236, 324, 398
Malapterurus
 57, 201, 236, 319
M. electricus
 197, 200, 201, 210, 232, **234**,
 237, 248, 261, 271, 318, 324
Maravichromis anaphyrmus
 335
M. labidodon **240**
M. sphaerodon 104
Marcusenius
 120, 237, 261, 319
M. brucii 195
M. bruyerei 195, 373
M. cyprinoides
 255, 293, 344, 345, 346
M. furcatus .. 152, 183, 195
M. macrolepidotus
 320, 348, 399, 400
M. mento .. 81, **121**, 195, 202
M. senegalensis **121**,
 149, 152, 164, 183, 195, 202
M. thomasi **121**
M. ussheri 152, 157, 183
M. victoriae 292
Mastacembelidae
 50, 57, 61, 63, 64,
 65, 87, 132, 155, 158, 184,
 219, 224, 318, 318, 323, 329
Mastacembeloidei ... 68, **69**
Mastacembelus ... 219, **327**
M. nigromarginatus
 (voir *Aethiomastacembelus n.*)
Mbuna
 101, 167, 330, 333, 334, 336
Megalopidae 49, **132**
Melania tuberculata
 **204**, 205, 300, 300
Melanochromis auratus
 119, 154, 158, 239

M. vermivorus 154
Melanodactylus 124
Mesoborus crocodilus ... 249
Micralestes 318
M. acutidens 153,
 157, 183, 196, **214**, 215, 349
M. occidentalis 318
Microdesmidae 50
Micropletes 68
Micropterus 348
M. dolomieu 383
M. salmoides
 348, 382, 383, **385**,
 385, 391, 392, 392, 393, 393
Microthrissa 351
Mochokidae
 50, **52**, 57, 61, 63, 64, 65, 72,
 78, 119, **146**, 153, 157, 184,
 202, 215, 262, 316, 317, 318,
 318, 319, 323, 324, 331, 332,
 335, 345, 351, 398, 400, 433
Monodactylidae 50
Monodactylus sebae
 367, 373
Monopterus 219
M. boueti 224
Mormyre(s) 201
Mormyridae
 30, 46, 48, 49, **52**,
 56, 61, 63, 64, 65, 72, 74, 78,
 110, 111, 120, **121**, **132**, 144,
146, 156, 152, 157, 159, 163,
 172, 183, 203, 202, 215, 221,
 224, 226, 227, 230, 233-235,
235, 238-240, **243**, 249, 250,
 292, 314, 315, 316, 318, 319,
 319, 323, 330, 344, 351, 398,
 399, 399, 400, 412, 433, 444
Mormyriiformes 233
Mormyrops
 120, 314, 316, 319, 319
M. anguilloides
 152, 195, 197,
 202, 314, 346, 351, 399, 400
M. caballus 81, **121**
Mormyrus
 144, **237**, 237, 319
M. cashive 183, 317
M. hasselquistii 152
M. kannume 152, 201
M. longirostris . 335, 399, 400
M. rume
 149, 152, 182, 183, 195,
 202, 261, 293, 318, 346, 347

M. tapirus 81
Moronidae 50
Mugil curema 367, 373
Mugilidae 50, 376
Muraenesocidae 49
Muraenidae 49
Myaka myaka **97**
Myctophiformes **132**
Mylacochromis 104
Mylochromis anaphyrmus ..
 154, 158, 334
Myxine(s) 129, 129
Myxinoïdes 128, **130**

N

Nandidae
 50, 61, 63, **67**, 132
Nannaethiops unitaeniatus .
 317
Nannocharax **313**
N. ansorgii 202
N. fasciatus .. 183, 196, 202
N. lineomaculatus 202
N. occidentalis 202, 318
Nderechromis cichloides.. 73
Nebulosa labiata 392
Nematogobius maindroni
 197, 202
Nematolosa vlaminghi ... 373
Neobola stellae 349
Neobolines 56
Neoceratodus 125, 131
Neolamprologus brichardi ...
 239, 243
N. fasciatus 228, **229**
N. furcifer **245, 327**
N. leleupi **248**
N. mondabu **245**
N. ocellatus 238
N. pleuromaculatus **328**
N. savoryi **245**
N. tetrocephalus ... **245, 327**
N. toae **245, 248, 327**
Neolebias **313**
 Néoptérygiens (Neopterygii)
 128
Nimbochromis livingstonii ...
 248

N. polystigma 244, 333
Nothobranchius 20, 159, 161, 197, 221, 222
N. guentheri 119, 151, 161, 222
N. kirki 119
N. melanospilus 119
N. palmquisti 119
N. patrizii 119
N. rachovii 119, 222
 Notopteridae 49, 61, 63, 64, 68, **69**, 87, 119, **132**, 152, 203, 202, 219, 316
Notopterus 68, **203**
N. afer 119
Nyassachromis «argyrosoma» 154, 158

O

Odaxothrissa losera 351
O. mento 400
Onchorhynchus mykiss 383, 391
Ophicephalus 68
 Ophichthyidae 49
Ophthalmotilapia 237, 324, **327**
O. ventralis **238**
Opsaridium chrystyi 202
O. microcephalum 333
O. microlepis 159
Oreochromis 30, 57, 96, 127, 159, 172, 212, 240, 271, **302**, 307, 319, 331, 347, 349, 386, 399, 413, 460, 467, 470
O. alcalicus 119, 154
O. alcalicus alcalicus 221, 343
O. alcalicus grahami 221, 302, 304, 343, 344, 383
O. amphimelas 221, 343
O. andersoni 181, 271
O. aureus 119, 293, 344, 346, 348, 383, 460
O. esculentus 383, 391
O. harrisae 73
O. homorum 220
O. karongae 413
O. leucostictus 116, 348, 350, 383, 388, 391

O. lidole 167
O. macrochir 116, 119, 171, 181, **251**, 384, 391, 392, 392, 393, 393, 424, 458, 460
O. mossambicus 119, 186, 187, 187, 189, 202, 220, 230, **233**, 384, 386, 391, 393, 460, **461**
O. niloticus 81, 116, 119, 124, 150, 151, 156, 154-155, 158, 161, 165, **166**, 166, **168**, 168, **169**, 169, 170, 182, 184, 186, 187, 187, **188**, 189, 195, 210, 212, 219, 259, 271, 272, 293, 302, 317, 320, 338, 344, 346, 346, 348-350, 384, **385**, 386-388, 390, 391-393, 391-393, 424, 442, 443, 458, 460, **461**, 461, 466, 468
O. placidus 220
O. saka 167, **240**
O. shiranus chilwae 271, 348
O. spirulus 384, 391
O. spirulus niger ... 116, 384
O. squamipinnis 167, **240**, 413
O. tanganicodus **328**
O. urolepis hornorum ... 384
O. variabilis **238**, 288, **289**, 391
Osmeriformes 50
Osmeroidei **132**
Osphronemidae 50
Osphronemus goramy 382, 384, **385**, 391
 Ostariophysiens/physi..... 67, 131, **132**
 Osteichthyens .. 70, 128, 129
 Osteoglossomorpha **132**
 Osteoglossidae 48, 49, 61, 63, 65, **66**, 67, 74, 87, **132**, 144, 174, 183, 219, 252, 424
 Osteoglossiformes 49, 51
 Osteoglossomorphes (Osteoglossomorpha) .. 131
Osteoglossum bicirrhosum 67
O. ferreirai 67
Otopharynx argyrosoma .. **240**
O. heterodon 240
O. «productus» 155, 158
O. speciosus 155, 158

P

Palaeochromis darestei .. 73
P. roussetti 73
Palaeodenticeps tanganyikae 73
Palaeofulu kuluensis 73
Pallidochromis tokolosh 155, 158, 331
P. buchholzi 119
 Pantodontidae 49, **52**, 61, 63, 119, **132**
Papyrocranus 218, 233
P. afer 68, 152, 202, 219
Parachanna .. 57, 68, 73, 219
P. obscura 119, 154, 197, 202, 317, 460
Paradistichodus dimidiatus 202
Paradoxoglanis 57
Parailia pellucida ... 373, 378
Paralabidochromis victoriae 336
 Paralichthyidae 50
Paratilapia **124**
P. polleni 392, 392
Parauchenoglanis 56
Pellonula 318
P. afzeluisi 152, 167
P. leonensis 373, 410
Pelmatochromis **124**
Pelvicachromis pulcher .. **231**
 Perche soleil 383
 Percidae 50, 103
 Perciformes 48, 50, 51, 68, 74, **132**, 132
 Percopsiformes 51
Perissodus 247, 329
P. microlepis 242
Petrocephalus 110, 120, **203**, 237, 261
P. bane 152, 196, 344, 345, 346
P. bovei .. **110**, 111, **112**, 112, **121**, 149, 157, 182, 183, 196, 202, 259, 293, 317, 318, 373
P. catostoma 292, 348
P. levequei **121**
P. pallidomaculatus **110**, 111, **121**
P. pellegrini **121**

- P. soudanensis* 110, 111, **121**, 152
Petrochromis .. 324, 326, **327**
P. polyodon 155, 244, **247**, 324
Petrymyzontidae 49
Petrymyzontides .. 129, **130**
Petrymyzontiformes 49
Petrotilapia 326
P. «fuscous» 155, 158
P. nigra 155
P. tridentiger **200**
Phago 351
Phalboteros caudomaculatus 384
Pholidophorus 130
Phractolaemidae 49, **52**, 61, 63, 119, 131, 219
Phractolaemus 218
P. ansorgii 119, 219
Phractura 318
P. intermedia 318
Phreatichthys andruzzii **223**, 224
Phyllonemus 324, **327**
Physalia 318
P. pellucida 167
Placidochromis «long» 155, 158
P. «platyrhyncos»... 155, 158
Placodermes 129
Platyallabes tihoni **223**, 223, 224
Plecodus **327**
P. microlepis **248**
P. straelensis **248**
Plectorhynchus macrolepis 373
Pleuronectidae 50
Pleuronectiformes 48, 50, 51, **132**, 133
Plotosidae 50
Pœcilia 389
P. reticulata 384, 387
Pœcilidae 50, 57
Pœcillothrissa moerensis 424
Poisson-chat 383, 459, 460
Pollimyrus 120, 29
P. adspersus 196
P. isidori 152, 178, 181, 196, **214**, 215, 233, **234**, 239, **243**, 249, 250, 293, 345, 346, 347, 406
P. nigricans 292
P. petricolus .. **121**, 172, 240
Polydactylus quadrifilis ... 239
Polynemidae 50
Polyodontoidei 129
Polyptère(s) 70-71, 87, 128, 129, 131, 218
Polypteridae 49, **52**, 61, 63, 65, 67, 70, 119, 123, 123, 130, 152, 183, 219, 319, 351
Polypteriformes 49
Polypterus 73, 74, 79, 123, 159, 218, 319
P. ansorgii **123**
P. bichir 123, 149, 152, 261, 293, 345, 346
P. bichir bichir **123**
P. bichir katangae **123**
P. bichir lapradii **123**
P. bichir ornatus 73
P. delhezi **123**
P. endlicheri 123, 152, 261, 320, 346
P. endlicheri conigicus .. **123**
P. endlicheri endlicheri .. **123**
P. ornatipinnis **123**
P. palmis 119, **123**
P. retropinnis **123**
P. senegalus 119, 152, 183, 195, 219, 261, 305, 317, 344, 346, 346, 348
P. senegalus meridionalis ... **123**
P. senegalus senegalus **123**
P. weeksii **123**
Pomacentridae 50
Pomadasyis incisus 373
P. jubelini 367, 373
Porogobius schlegelii 367, 373
Pristidae 49
Pristiformes 49
Pristigasteridae 49, **132**
Protacanthomorpha 132
Protomelas kirkii ... **240**, 335
P. marginatus **240**
P. taeniolatus 155
Protoptère(s) 67, 87, 131, 175, 218, 219, 221, 222
Protopteridae 48, 49, 61, 63, 65, 67, 119, 130
Protopteriformes 125
Protopterus 20, 67, 73, 74, 79, 125, 130, 131, 161, 218, 219
P. æthiopicus 73, 125, 222, 317, 350
P. amphibius 125
P. annectens .. 119, 125, 131, 172, 175, 221, **222**, 222, 240
P. dolloi 125
P. polli 73
Pseudocrenilabrus multicolor 250
P. philander .. 238, 239, 348
Pseudophoxinus 84
Pseudosimochromis curvifrons 239
Pseudotolithus elongatus ... 367, 373
P. senegalensis 367, 373
Pseudotropheus 230
P. «aggressive blue» 155, 158
P. «aggressive grey head» .. 155
P. aurora 155, 158
P. barlowi 155, 158
P. callainos 155, 158
P. heteropictus 155, 158
P. livingstoni 155, 158
P. tr. «lilac» 155, 158
P. tr. «orange chest» 155, 158
P. tr. «red cheek» .. 155, 158
P. tropheops 326
P. tropheops «blue» 155, 158
P. williamsi 155, 158
P. zebra 155, 158, **200**
P. zebra «black dorsal» 155, 158
P. zebra «red dorsal» 155, 158
P. zebra «yellow throat» 155, 158

Ptychochromines .. 123, **124**
Ptychochromis 87
P. betsileanus 392, 393
Pungu maclareni **97**

R

Raddaella batesi **145**
Raiamas 40, 319, 330
R. moorei 202, 214, 338
R. senegalensis 40, 82, 83, 153, 196, 202, 318, 349
R. steindachneri ... 196, 202
Raie(s) 129, 129, 201
Raja undulata 201
Rajiformes 49
Rastrineobola argentea
..... 301, **302**,
332, 333, 338, **390**, 390, 424
Ratsirakia lengendrei 392
Requin(s) 128, 129, 129
Rhamphochromis
..... 103, **118**, 199, 331, 332
R. ferox 286
R. longiceps 286
R. macrophthalmus
..... **104**, **200**
Rheocles alaotrensis 392
Rotengle 103
Rutilus 103
R. rutilus 384

S

S. fario 391
S. irideus 391
S. trutta .. 382, 384, 384, **385**
Salmonidae 50, 84
Salmonoidei **132**
Salmoniformes 50
Sandelia 69
Sarcoptérygiens
(Sarcopterygii)
..... 49, 128, 129, 130
Sardinella maderensis
..... 367, 369, 373
Sarotherodon
..... 40, 57, 73, 96, 127,
159, 161, 172, 212, 219, 230,
237, 349, 372, 386, 460, 467

S. caroli **97**
S. galilaeus
..... 40, 79, 82, 85, 119, 127,
156, 155, 171, 172, 184, 193,
195, 202, 210, 259, 293, 314,
320, 344, 346, 348, 349, 424
S. galilaeus borkuanus ... 83
S. galilaeus galilaeus .. 83, **97**
S. galilaeus sanagaensis .. **97**
S. linnellii **97**
S. lohbergeri **97**
S. martyni 73
S. melanotheron 81,
96, 117, 127, 155, 158, **165**,
165-172, 187, **188**, 220, 238,
246, 271, 347, 367, 373, 374,
375, 420, 460, 461, 468, 469
S. melanotheron heudeloti
..... 96
S. melanotheron leonensis
..... 96
S. melanotheron
melanotheron 96
S. melanotheron nigripinis
..... 96
S. steinbachi **97**
Scardinius 103
Scatophagidae 50
Schilbe 56,
73, 161, **203**, 259, 319, 338
S. depressirostris 399
S. intermedius
..... 107, **144**, **151**, 183,
261, **313**, 313, 314, 317, 320,
346, 373, 378, 388, 406, 410
S. mandibularis
..... **113**, 113, 153, 157, 183,
189, 196, **313**, 373, 378, 460
S. mystus 79, 106,
107, 149, 150, 153, 157, **164**,
183, 189, 194, 196, 197, 202,
214, 215, 255, 292, 293, 305,
345, 346, 347, 353, 400, 424
S. uranoscopus
150, 153, 157, 197, 210, **214**,
215, 293, 344, 346, 347, 349
Schilbeidae
49, 56, 61, 63, 64, 65, 68, **69**,
78, 87, 113, **146**, 156, 153,
157, 167, 183, 202, 316, 317,
319, 351, 398, 400, 424, 444
Sciaenidae 5
Sciaenochromis ahli . 155, 158
S. benthicola 155, 158
Scleropages 67

S. formosus 67
S. jardiinii 67
S. leichardti 67
Scomberomorus tritor
..... 367, 373
Scombridae 46
Scorpeniformes 51
Semionotiformes 51
Semlikiichthys
rhachirhynchus 73
Serenoichthys
kemkemensis 70
Serranidae 46
Serranochromis **282**, **283**
S. angusticeps 320
S. condingtoni 399
S. macrocephalus 320
S. meridianus 282, **283**
S. robustus 320
S. thumbergi 320
Serrasalminae 68
Serrasalminae 79
Sierrathrissa leonensis
..... 152, 37
Siluranodon auritus 259,
293, 305, 317, 344, 346, 347
Siluridae 49
Siluriformes
..... 48, 49, 51, **68**, 68, 87,
118, 131, **132**, 144, 399, 462
Simochromis . 161, 324, **327**
S. babaulti 233
S. diagramma 155, 233
Sindacharax 73, 74
S. deserti 73, 79
S. greenwoodi 73
S. howesei 73
S. lepersonnei 73, 79
S. lothagamensis 73
S. mutetii 73
Sinigida jacksonoides 73
Soleidae 50, 63
Sparidae 50
Spathodus 326, **327**
Spatule(s) 128, 129
Sphyaena afra 367, 373
Sphyaenidae 46
Spirulina platensis
..... 212, 302, 306

Stigmatochromis «guttatus» 155, 158
Stolothrissa 159, **212**, 212, 426
S. tanganyicae . 167, 212, 324, **325**, 333, **385**, 386, 424, 442
Stomatepia mariae **97**
S. mongo **97**
S. pindu **97**
Stomiiformes **132**
Strongylura senegalensis 373
Synbranchidae
.... 50, 61, 63, 132, 219, 224
Synbranchiiformes
.... 50, 51, **132**, 132
Synnathidae 50
Synnathiiformes..... 50
Synnathus 159
S. acus 373
Synodontis
.... 57, 73, **203**, 232, 236,
236, **244**, 244, 259, 261, 273,
318, 324, **327**, 329, 412, 444
S. afrofisheri ... 153, 338, 388
S. bastiani 119, 184, 318
S. batensoda
(voir *Brachysynodontis* b.)
S. budgetti 119
S. clarias 184,
194, 197, **204**, 205, **214**, 255,
261, **300**, 300, 344, 345, 346
S. comoensis 318
S. courteti 119
S. decorus 249
S. eupterus 153, 261
S. filamentosus 119
S. frontosus
73, 184, 197, 317, 346, 347
S. labeo 106
S. macrostigma 320
S. membranaceus
(voir *Hemisynodontis* m.)
S. multipunctatus 244
S. nigrita **236**,
259, 261, 262, 262, 293, 320
S. njassae
.... 285, 286, 331, 332, 335
S. obesus 197, **236**

S. ocellifer
78, 119, 149, 153, 197, 202
S. schall ... 73, 119, 149, 154,
157, **164**, 184, **194**, 194, 197,
202, **204**, 205, 210, **214**, 255,
261, 262, 262, 291, 293, **300**,
300, **313**, 314, 317, 346, 349
S. schoutedeni **236**
S. sorex 119
S. velifer 154
S. victoriae 388
S. violaceus 119
S. xiphias..... 106, **108**
S. zambezensis 399, 400

T

Taeniolethrins
praeorbitalis 155, 158
T. furcicauda 155
Tanche 384
Tangachromis 330
Tanganicodus 326
T. irsacae 246, **327**
Téléostéens (Teleostei)
.... 128, 129,
129, **130**, 130, 131, 170, 174
Telmatochromis ... 324, **327**
Teraponidae 50
Tetraodon 73, 319
T. lineatus 194,
197, 205, 205, **206**, 344, 347
Tetraodontidae
.... 48, 50, 63, 65, 74
Tetraodontiiformes
.... 50, 51, **132**, 133
Tétrapodes 128
Thoracochromis loati 184
Tilapia 40,
73, 84, 96, 103, 127, 161, 166,
170, **203**, 212, 230, 239, 261,
313, 318, 319, 349, 386, 388,
390, 392, 424, 425, 444, 458-
460, 462, 464-466, 469, 470
T. 3/4 392, 393, 393
T. andersoni 320
T. crassipina 73
T. dageti 116
T. fossilis 73
T. grahami 212

T. guineensis 116, 119,
155, 158, **165**, 165, 220, 257,
271, 367, 372, 373, 460, 468
T. macrochir
.... 119, 155, 320, 338
T. mariae
.... 119, 155, 161, **162**, 373
T. melanopleura
.... 73, 320, 388, 391,
T. monodi 424
T. moorei 136
T. nigra 73, 155
T. rendalli
119, 155, 338, 384, 387, 391,
392, 392, 399, 458, 460, **461**
T. sparmanni 119, 320
T. tholloni 155
T. zillii 79,
82, 83, 85, 116, 119, 156, 155,
158, 159, 182, 184, 186, 187,
189, 195, 202, 221, **242**, **246**,
259, 314, 344, 346, 348, 349,
384, 388, 391, 391, 458, **461**
Tilapiines 74, **124**
Tinca tinca 384
Torpedo californica 201
T. marmorata 201
Torpille 201
Trachinotus teraia
.... 206, 210, 367, 373
Trematocara 329, 330
Trematocranus brevisrostris .
.... 155, 158
T. microstoma **240**
T. placodon .. 158, **240**, 335
Trichiurus lepturus 373
Triglachromis 329
T. otostigma **328**
Tropheus
.... 120, 124, 161, 326
T. brichardi 233
T. duboisi 233, 243
T. moorii
233, 238, 244, **247**, 324, **327**
Truite 382
T. arc-en-ciel 382, 383
T. fario **385**
Tylochromis
.... 57, 123, **124**, 372
T. jentinki 257, 373

Typha 22

Typhleotris
madagascariensis... **223**, 224

T. pauliani 224

U

Uegitglanis zammaranoi
..... 223, 224

Uranoscopus scaber 201

Utaka 166, 331, 335

V

Varicorhinus
..... 84, 200, 324, 326

V. ruandae 390

Vossia cuspidata 22

X

Xenocharax spilurus 202

Xenochromis hecqui 329

Xenomystus 233

X. nigri 68

Xenotilapia **328**, 329

X. flavipinnis **245**

X. longispinnis 155

X. spiloptera 172

Y

Yongeichthys occidentalis ..
..... 373

Index **G**éographique

Les numéros de page en romain se rapportent au texte,
les numéros de page en **gras** se rapportent aux figures,
les numéros de page en *italique* se rapportent aux tableaux.

A

Abaya (lac) **15**, 350, 351
 Aby (lagune) .. 363, 453, 453
 Abiyata (lac) 42, 350
 Abyssinien(ne) 61, **62**
 Adrar 40, 83
 Afar 350
 Afrique centrale
 22, 85, 79, 268, 404
 Afrique de l'Est
 8, 39, 40, 46, 48, 55, 64, 70,
 81, 90, 98, 99, 100, 103, 118,
 144, 155, 160, 171, 198, 209,
 273, 275, 282, 287, 291, 310,
 322, 323, 338, 339, 352, 387,
 402, 404, 412, 421, 423, 437,
 437, 441
 Afrique de l'Ouest
 42, 53, 69, 74, 81, 84, **110**,
 118, 120, 121, 124, 194, 220,
 267-269, **274**, 274, 319, 358,
 359, **360**, 362, 362, 366, 367,
 367, **368**, 369-373, 373, 375,
 376, 379, 402, 404, 405, 406,
407-410, 421-423, **423**, 424,
 468
 Afrique du Nord
 **16**, 39, 49, 74, 84, 221, 382
 Afrique du Sud **16**, 42, 56,
 69, 85, 118, 187, 358, 359,
 363, 365, 367, 370, 371, 373,
 374, 376, 382, 383, 384, 411
 Aghien (lagune) 368
 Agnébi (riv.) 266
 Ahbé (lac) 42
 Aïr 83
 Akosombo (barrage)
 voir Volta (barrage)
 Alaoira (lac) 391-393, 392
 Albert (lac) .17, 26, 187, **188**,
 215, 350, 351, 383, 384,
 424, 425, 430, 437
 Algérie 74, 83
 Amazone (riv.) 8, 70
 Amazonie 125, 131, 201

Amérique du Nord
 68, 391, 401, 429
 Amérique du Sud
 64-67, 442
 Anambra (riv.) 433
 Angola 25, 46, 54, 55, 61,
62, 163, 422
 Ankarana 223
 Ankaratra 391
 Arabie 65
 Assal (lac) 343
 Assouan (barrage)
 voir Nasser (barrage)
 Athi (riv.) 35, 384
 Atlas 74
 Australie 64, 67, 125, 131, 374
 Autriche 383
 Awasa (lac) 25, 271, 350, 351
 Awash (riv.) 21, 29, 350
 Ayamé (barrage)
 29, 116, 384, 424

B

Ba Tha (riv.) **34**, 35
 Baardheere (barrage) **28**
 Baïkal (lac) 8
 Bakolori (barrage) **28**
 Bam (lac) 25
 Bamiléké 40
 Bandama (riv.)
 17, 19, 21, 28, 29, 63, 81,
 113, 121, 152, 153, 195, 196,
 197, 210, 266, 269, **313**, 319,
 320, **409**, **410**, 427
 Bangwéolo (lac)
 17, 22, 24, 25, 182
 Bangweulu (lac)
 voir Bangwéolo (lac)
 Baoulé (riv.)
 35, 77, 163, **164**, **209**, 314,
315
 Baringo (lac) 17, 25, 187,
 272, 348, 351, 430

Barombi Mbo (lac)
 26, 40, 97, **97**
 Barotse 431
 Bengo (riv.) 21
 Bénin 77, 81, 383, 384,
 422, 431, 441, 456, 468
 Bénoué (riv.) .29, 77, 78, **83**,
 116, 182, 412, 431
 Bermin (lac) 97
 Bia (riv.) 21, 29, 266
 Biwa (lac) 8
 Bogoria (lac) 343
 Borkou 83
 Botswana 25, 422
 Bouaké 458
 Boubo (riv.) 266
 Bradshaw (lac) 188, 190
 Brazzaville 85
 Brésil 70, 384
 Buba (riv.) 363, 367
 Buhuku (lag.) 187
 Bujuku (lac) **15**
 Bunyoni (lac) 26
 Burkina Faso 25, 35, 384, 422
 Burundi 26, 422, 437
 Buyo (barrage) 29

C

Cahora Bassa (barrage)
 28, **28**, 29, 442
 Cameroun 22, 25, 26, 27,
34, 35, 40, 54, 55, 62, 96, **97**,
 97, 255, 293, 383, 384, 404,
 422, 431, 441, 461
 Cap (prov. Du) 61, 63, 64
 Casamance .. 220, 268, **271**,
 271, 359, 363, 366, 368,
 375, 378
 Cavally (riv.)
 21, **113**, **121**, 152, 157, 266
 Centrafrique
 (Rép. centrafricaine)
 383, 384, 391, 422, 459

Chala (lac) 271
 Chari (riv.)
 19, 21, 22, 37, 63, 77, 164,
 184, 195-197, 206, **207**, 208,
 260, 269, 293, 300, 315, 319,
 320, 342-345, 347, 348
 Chilwa (lac) ... 17, 22, 24, 25,
 39, 271, 306, 307, 343, 348,
 351, 353, 425, 430
 Chiuta (lac) 25, 430
 Chobé (riv.) 351
 Comoé (riv.) 21, 81, 113, 116,
 266, 362, 371, **407-409**
 Congo 55, 384, 391, 404,
 422, 459
 Congo (RDC) 25, 26, 29, 40,
 222, 224, 384, 404, 422,
 458, 459
 Congo (riv.) 8, 15, 17, 19, 21,
 22, **34**, **36**, 40, 46, **62**, 63, 64,
 80, 81, 82, **83**, 85, 86, **122**,
 266, 268, 269, 272, 312, 350
 Corubal (riv.) 17, 21
 Côte d'Ivoire .. 29, 53, 62, 83,
 96, 114, 116, 151, 152-154,
 164, 145, 165, **166**, 166, **168**,
 168, 169, 170, 182, 183, 184,
 187, 189, 209, 257, 270, 313,
 318, 319, **360**, 362, 363, 383,
 384, 386, 402, 404, 409, 409,
 412, 422, 438, 453, 453, 458,
 459, 461, 463, 464, 468
 Côte orientale 56, 61, 63, 64
 Cross (riv.) .. 21, 62, **83**, 195,
 266, 429, 431
 Cuanza (riv.) 21, 85
 Cunene (riv.) 85
 Curling pond (lac) **15**

D

Dankali 42
 Delta central du Niger ... 17,
 21, 343, 428, **429**, 431, **433**,
 433, **436**, 438, 439, 451,
 452
 Delta inférieur du Niger ... 77
 Diamo (barrage)
 **28**, 367, 401, 403
 Dilolo (lac) 25
 Dja (riv.) 85
 Djibouti 343
 Djoudj 403
 Dodo (riv.) 266
 Douala 54

E

Ébrié (lagune)
14, 136, 165, 189, 206, 210,
 359, 363, 366, 367, 370, 378,
 403, 409, 438, 454, 461, 468
 Éburnéo-ghanéen(ne)
 61, **62**, 63
 Édouard (lac)
 17, 26, 74, 79, 187, 338,
 349, 350, 424, 425, 430
 Égypte
 29, 48, 69, 187, 221, 383,
 384, 391, 398, 409, 411, 422,
 429, 437
 El Beid (riv.) 255, 293
 Ellis (lac) **15**
 Érythrée 421
 États-Unis 382, 383, 384
 Ethiop (riv.) 161
 Éthiopie 25, 26, 29, 223,
 271, 383, 384, 422
 Europe .. 382, 383, 401, 429

F

Fatala (riv.) 359, 362, 363
 Férédougouba (riv.) **121**
 Fernando Poo 77
 Fouta-Djalon 80, 81
 France 358, 384, 391

G

Gabon 46, 55, 62, 151, 363,
 404, 422
 Galla (lacs) 350
 Gambie 53, 362, 363, 422
 Gambie (riv.) 21, 53, 62, 81,
 266, 362, 363, 367, 420
 Gauthiot (chutes) 77, 78
 Geba (riv.) 21

Gebel Aulia (barrage)
 voir Jebel Aulia (barrage)
 George (lac) **15**, 24, 25,
 187, 187, 210, 212, 306,
 307, 307, 349-352, 427
 Ghana ... 29, 41, 53, 83, 113,
 114, 237, 384, 404, 411,
 422, 429
 Ghat 83
 Giza 237
 Grèce 84
 Guiers (lac) 25, 25, 403

Guinée .. 53, 62, 78, 96, 113,
 197, 282, 314, **360**, 362,
 363, 387, 402, 404, 422
 Guinée (golfe) 79
 Guinée Bissau **360**, 363, 368
 Guinée équatoriale 422
 Guinée (basse)
 53, 61, **62**, 63, 80, 81, 85
 Guinée (haute)
 61, **62**, 63, 80, 81

H

Harbeesport (barrage) ... 411
 Himalaya 65
 Hoggar 40, 82, 83
 Hong-Kong 187, 383
 Hunyani (riv.) 29

I

Ibérique (péninsule) 84
 Ichkeul (lac) **14**
 Idku (lac) 411
 Ihema (lac)
 ... 17, 25, 152, 153, 136, 351
 Ihotry (lac) **14**
 In Becetem 70, 71
 Inde(s) ... 64, 65, 67, 68, 383
 Indien (sous-continent) ... 64
 Indonésie 383
 Iran 65
 Irebu (riv.) 350
 Israël 383
 Italie 383
 Itasy (lac) 116, 391-393, 393
 Ivindo (riv.) 151

J

Japon 383
 Jebba 432
 Jebel Aulia (barrage)
 **28**, 29, 304, 430
 Jinja 336
 Jong (riv.) .. 21, 63, **112**, 266
 Jonglei (canal de) 19, 401
 Juba (riv.) 604

K

Kaba (riv.) 21, **112-113**

Kafue (barrage) 28, 29, 320, 320, 430
 Kafue (riv.) 29, 85, 181, 427, 428, 431
 Kainji (barrage) 28, 28, 29, 152, 195, 197, 319, 320, 398, 399, 400, 424, 427, 427, 430, 432, 434
 Kalahari 15
 Kanem (lacs du) 14, 23, 343, 352
 Kariba (barrage) 28, 28, 29, 187, 211, 299, 307, 383, 386, 390, 399, 400, 401, 424, 424, 425, 427, 430, 429, 437, 437, 442, 443
 Kasai (riv.) 85
 Kazinga (riv.) 349
 Kenya 24, 25, 26, 37, 74, 116, 343, 348, 382, 383, 384, 391, 404, 411, 422, 461
 Kilotes (lac) 14, 15
 Kinnereth (lac) 187
 Kinshasa 85
 Kivu (lac) 17, 26, 26, 55, 62, 64, 65, 102, 136, 210, 213, 299, 324, 338, 383, 386, 387, 390, 405, 424, 424, 425, 430, 437, 442
 Kogon (riv.) 62
 Koka (barrage) 29
 Kolenté (riv.) 266
 Konkouré (riv.) 63, 112, 266
 Kosi System 359
 Kossou (barrage) 28, 28, 29, 117, 319, 320, 384, 386, 430
 Kouilou (riv.) 21, 222
 Kowie (lagune) 188, 190
 Kyoga (lac) 22, 25, 383, 384, 387, 391, 442

L

Lagdo (barrage) 29, 430
 Lagos (lagune) 363, 409
 Langano (lac) ... 42, 271, 350
 Languedoc 79
 Latir (lac de) 14
 Le Cap 365
 Lekki (lag.) 153

Léraba (riv.) 407-410
 Léré (lac) 25
 Lewis Tarn (lac) 15
 Liambezi (lac) 182, 351, 351
 Liberia 53, 62, 96, 113, 189, 224, 384, 404, 422
 Libye 40, 74
 Limpopo (riv.) 86, 282
 Lobé (riv.) 266
 Lofa (riv.) 266
 Logomatia 431
 Logone (riv.) 21, 22, 77, 259, 315, 319, 439
 Lokoja 432
 Lualaba (riv.) 29
 Luanga (riv.) 312
 Luapula (riv.) 314, 411
 Lufira (riv.) 29
 Luhondo (lac) 390
 Lungwe (lac) 15
 Luongo (riv.) 314

M

Madagascar 41, 56, 61, 62, 64, 67, 87, 116, 223, 224, 363, 382, 383, 384, 387, 391, 392, 402, 422, 461
 Maga (barrage) 430
 Magadi (lac) 14, 17, 25, 136, 212, 221, 302, 343, 351
 Maghreb 53, 60, 61, 74, 84
 Mahoma (lac) 15
 Maji Ndombe (lac) 25, 85
 Makarikari (marais) 15
 Malagarasi (riv.) 21, 330
 Malaisie 384
 Malawi 24, 25, 26, 422, 424
 Malawi (lac) 17, 25, 26, 39, 55, 64, 65, 78, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 118, 136, 166, 178, 179, 182, 200, 206, 210, 227, 237, 239, 240, 240, 243, 244, 248, 259, 260, 285, 287, 326, 330-336, 339, 371, 388, 389, 411-413, 424, 426, 427, 430, 437, 441, 446, 461
 Mali 29, 35, 40, 77, 152, 153, 164, 209, 209, 184, 291, 314, 315, 403, 422, 433, 438, 450
 Malombe (lac) 25, 413

Mamoré (riv.) 51
 Manantali (barrage) 28, 29, 401, 403, 424, 430
 Mano (riv.) 266
 Manyara (lac) 221, 343
 Maraoué (riv.) 320
 Mariut (lac) ... 182, 409, 411
 Markala (barrage) .. 433, 433
 Maroc 29, 69, 383, 384
 Maurice (île) 384
 Mauritanie 40, 83
 Mayo-Kebi 77, 78, 81
 Mc Ilwaine (barrage) 28, 28, 29, 29, 400, 405, 411
 Mé (riv.) 266
 Méditerranée 43, 74, 79, 84, 433
 Mékong (riv.) 51, 434
 Mill Farm (lac) 188, 190
 Mississippi (riv.) 51
 Moa (riv.) 21, 266
 Moéro (lac) 14, 17, 25, 288, 321, 323, 390, 391, 396, 424, 425
 Mono (riv.) 14, 17, 25, 314, 351, 353, 424, 425, 430, 437
 Mopti 163
 Morumbene (lagune) ... 363
 Mozambique 25, 26, 29, 56, 363, 384, 391, 421, 422
 Mtera (barrage) 430
 Mungo (riv.) 226
 Murchinson (rapides) 78
 Mwadingusha (barrage) 29, 430
 Mwanza Gulf 284, 285, 286, 336, 337, 388, 389
 Mweru (lac) voir Moéro (lac)

N

N'Zi (riv.) 320
 Nabugado (lac) 25
 Naivasha (lac) 15, 17, 25, 25, 38, 39, 116, 187, 300, 343, 348, 383, 384, 389, 391, 405, 430
 Nakuru (lac) 14, 15, 17, 25, 25, 212, 302, 303, 304, 306, 307, 307, 343, 351, 383, 411, 427, 427
 Namibie 224, 351, 422

Nangbeto (barrage) 29
 Nasser (barrage) 28,
28, 29, 398, 430, 429,
 433
 Natal 365
 Natron (lac) 14,
 17, 25, 221, 343, 351, 383
 Néro (riv.) 266
 Ngami (lac) 25, 271, 342, 343, 351, 353
 Nhlangé (lagune) ... 359, 363
 Niamey 163
 Niandan (riv.) 269, 314
 Niari (riv.) 266
 Niger 25, 40, 69, 70, 422
 Niger (delta central)
 Voir Delta central du Niger
 Niger (riv.) 15, 18, 19, 21,
 28, 29, **34**, 34, 35, **36**, 37, 39-
 41, 51, 53, 63, 77, 72, 78, 81,
82, 82, **83**, 96, 110, 112, 114,
 117, 121, 163, 172, 182, 195,
 197, 208, 209, 240, 256, 266,
 269, 273, 291, 314, 315, 317,
 319, 320, 343, 362, 363, 367,
 398, 399, 400, 411, 411, 432,
 448
 Nigeria 25, 26, 29, 161,
 195, 196, 313, 315, 362,
 363, 383, 402, 404, 409,
 411, 422, 431, 434, 461
 Nil (riv.) ... 15, 18, 19, 21, 28,
 29, 35, **36**, 40, 53, 60, 63, 64,
 69, 74, 77, 78, 81, **82**, 82,
 114, 152, 153, 183, 184, 266,
 268, 269, 273, 315, 349, 398,
 401, 427, 431, 433, 448
 Nil Blanc (riv.) **14**, 29
 Nil Bleu (riv.) 29
 Nilo-soudanien(ne)
 . 60, 61, **62**, 63, 80, 81, 103
 Nipoué (riv.)
 562, 96, 113, 121, 266
 Ntem (riv.) 21, 266
 Nyong (riv.) 21, 85, 266
 Nyos (lac) 26, 27
 Nyumba Ya Mungu
 (barrage) 29
 Nzilo (barrage) 29

O

Ogôoué (riv.) 21, **34**, 46, 55,
 63, 85, 266, 273, 363

Ogun (riv.) 77, 152, 153,
 197, 266, 269, 313, 314
 Okavango (riv.)
 15, 21, 21, 22, 56, 62, 85,
 86, **86**, 152, 163, 342
 Omo (riv.) 291, 348, 349
 Opi (lac) 26
 Orange (riv.) .. 21, 63, 85, 86
 Oshun (riv.) 21
 Oti (riv.) **407**, **408**, **410**
 Oubangui (riv.)
 24, **34**, **83**, 85, 96
 Ouémé (riv.) 21,
 21, 81, 114, 266, 315, 431,
440, 440
 Ouganda 24, 25, 26, 26, 74,
 336, 349, 383, 384, 404,
 422
 Owen (barrage) 433

P

Pa Mong (barrage) 434
 Pampana (riv.)
 voir Jong (riv.)
 Pangalanes (lagune) 363, 397
 Pangani (riv.) 29
 Paris (bassin) 79
 Poelela (lagune) 359, 363
 Pongolo (riv.) 431
 Potou (lagune) 368
 Pra (riv.) 21

Q

Qarun (lac) **14**, 221

R

Richard's Bay (lagune) .. 363
 Rift ... 15, 25, 42, 64, 79, 85,
 271, 348, 350
 Rio Muni 96
 Rokel (riv.) 21, **121**
 Rose (lac) 14
 Roseires (barrage) **28**, 29
 Royaume-Uni 384
 Ruaha Great (riv.) 21, 63
 Ruanda voir Rwanda
 Rudolf = Rodolph (lac)
 voir Turkana (lac)
 Rufanes (mare) 188, 190

Rufiji (riv.) 21
 Rukwa (lac) 17, 25
 Ruvuma (riv.) 21
 Ruwenzori (riv.) 349
 Rwanda
 25, 26, 383, 390, 422
 Rwemu (lac) 424

S

Sabie (riv.) **282**, 282, **283**
 Sahara ... 38-43, 82, 84, 310
 Sahel ... 36, 42, 43, 344, 396
 Sahélo-soudanien/Soudanien
 24, 36, 37, 114, **122**, 164,
 366
 San Pedro (riv.)
 **115**, 266
 Sanaga (riv.) .. 21, **34**, 34, 35,
36, 54, 63, **83**, 266
 Sangha (riv.) 85
 Sankarani (riv.) **410**
 Santa Lucia (lagune)
 359, 363
 Saqqarah 237
 Sassandra (riv.)
 21, 29, 63, 81, **113**, **121**,
 266
 Save (riv.) 86
 Sélingué (barrage)
 29, 424, 430, 433, **433**, 435
 Semliki (riv.) 350
 Sénégal 25, 25, 96, 152,
 153, 136, 169, **271**, **360**,
 362, 363, 366, 368, 420,
 422, 461
 Sénégal (riv.) 117, 18, 19,
 21, 22, 29, 35, **36**, 37, 42, 62,
 77, 78, 81, **82**, 110, 114, 149,
 163, 164, 195-197, **209**, 266,
 269, 291, 314, **315**, 315, 362,
 363, 367, 378, 401, 403, 432,
 431
 Sennar (barrage) **28**, 29
 Sewa (riv.) 21, 24
 Shala (lac) 42
 Shamo (lac) 350
 Shire (riv.) ... 39, 78, 85, 431
 Sibaya (lac) 153, 363
 Sidi Mohamed Ben Abdallah
 (barrage) 29
 Sierra Leone
 ... 53, 96, 384, 402, 404, 422

Sine Saloum 359, **360**, 363, 366, 368, 420
Singapour 384
Sokoto (riv.) 315
Somalie 223, 224
Soudan 29, 69, 304, 317, 383, 384, 387, 401, 422
Sri Lanka 187
St Paul (riv.) 266
Stanley Pool 223
Sudd . 21, 22, 195-197, 317, 401, 427, 431
Swartvlei (lagune) 363

T

Tana (lac) **15**, 25, 98
Tana (riv.) 21, 384
Tanganyika (lac)
..... 17, 25, 26, 40, 55, 62, 64, 65, 98-103, **104**, **118**, 118, 124, 136, 161, 167, 172, **212**, 212, 214, 215, 221, 227, **229**, 233, 238, 240, **241**, 244, **245**, 246, 247, 252, 259, 260, 273, 283, 288, 323, 324, **325**, 326, **327**, **328**, 330, 331, 332, 333, 336, 338, 339, 383, 386-388, 400, 402, 424, 425, 437, **446**
Tano (riv.) 21
Tanzanie
..... 25, 26, 29, 404, 422, 437
Taoudeni (lac) 42
Tassili 40, 83
Tchad .. 22, 25, 70, 343, 422

Tchad (lac/bassin) 22, 24, 25, 26, 36, **38**, 40-42, 53, 60, 63, 77, 78, 81, **82**, 82, 85, 111, 114, 152, 153, 136, 164, **180**, 182-184, 189, 193, 195-197, **204**, 204-206, 206, **207**, 208, 210, **214**, 215, 221, 255, 258, 261, 291, **292**, 293, 299, **299**, 300, 304, 306, 307, 342-344, 346, 347, 348, 351, 352
Thysville 222
Tibesti 40, 82, 83
Tiga (barrage) **28**
Tinkisso (riv.) 77
Titicaca (lac) 8
Tizong (lac) 26
Togo 29, 53, 81, 404, 422
Togo (lac) 359, 368, 451
Tombouctou 40
Tominé (riv.) 266
Tritrivakely (lac) 41
Tumba (lac)
..... **15**, 25, 85, 350, 351
Tunisie **16**, 70, 74, 83
Turkana (lac)
17, 24, 26, **38**, 39, 65, 111, 184, 187, **188**, 189, 195-197, 208, 210, 215, 221, 259, 291, 343, 348, 351, 424, 425, 430
Turquie 65

U

Upemba (lac) 25
USA voir États-Unis

V

Vaal (riv.) 153

Victoria (lac) .. **15**, 16, 26, 27, 39, 40, 55, 62, 64, 65, 74, 79, 82, 98, 99, 100, 102, 104, **118**, 118, 152, 136, 161, 165, 166, **198**, 205, 211, 214, 215, 227, 228, 229, 237, 239, 250, 251, 274, **285**, **286**, 288, **289**, 292, 301, **302**, 302, 304, 306, 331, 332, 333, 336, 338, 339, 343, 383, 384, 388, **390**, 404, 421, 424, 437, 443, **446**
Volta (barrage) **28**, 28, 29, 153, 136, 167, 400, 424, 430, 429
Volta (riv.) 19, 21, 28, 29, 35, 53, 62, 63, 81, **82**, 114, 167, 266, 315, 384
Volta Blanche (riv.) **410**
Volta Noire (riv.) 17, **407**, **408**
Volta Rouge (riv.) 35
Vridi (canal) 366

W

Winan Gulf (Lac) **15**
Wiwi (riv.) 411
Wouri (riv.) 266

Y

Yaérés 22, 293, 431, 439
Yobé (riv.) 347

Z

Zambèze (riv.)
15, 17, 19, 21, 28, 29, 39, 56, 61, **62**, 63, 64, 77, 78, 85, 86, 86, 96, 152, 167, 351, 442
Zambie
..... 24, 25, 26, 29, 422, 429
Zimbabwe
..... 29, 29, 411, 422, 429
Ziway (lac) 42, 271, 350, 351

Index Thématique

Les numéros de page en romain se rapportent au texte,
les numéros de page en **gras** se rapportent aux figures,
les numéros de page en *italique* se rapportent aux tableaux.

A

Acadja(s) 441, 468, 469
Allopatric(que) **95**, 95-96, 98
Amphidrome 290
Anadrome 290

C

Cambrien 127, 129
Carbonifère 127, 129
Catadrome 290
Cénozoïque 84
Crétacé 64, 65, **66**,
..... 69, 70-71, 131-132

D

Dévonien 129, 130, 131
Diversité génétique 9

E

Endémicité (...mique)
..... 8, 9, 102-104
Endoréique(s) 342, 343, **351**
Éocène 65, 70, 74, 79
Essaim d'espèces/Foule
d'espèces (*species flocks*) ...
..64, 98, 100, 103, **118**, 226,
..... 273, 304
Eutrophe (Eutrophisation) ...
..... 24, 389, 394, 404-405

F

Fitness 279, 284
Foule d'espèce
(*species flocks*) 60,
92, 95, **108**, 200, 247, 278

G

Génotype 91, 94
Gondwana
..... 64, **66**, 125, 132, 265
Gilde(s) 159, 160

H

Holocène 70, 82
Hosha 441, **441**
Hybride (...ation)
..... 100, 116-117, *119*, 391-
393, 460, 464, 465, 469, 470

I

Île (écologique) 9

J

Jurassique 64, 129

L

Laurasie 64, **66**

M

Mésozoïque 79, 85
Miocène
65, 70, 74, 79-81, **82**, 84, 85
Monogènes 110
Mutation 91, 92-93

O

Oligocène 72

P

Paléocène 131

Pangée 64, **66**
Panthalassa **66**
Parapatric(que) .. **95**, 96, 117
Péripatric(que) **95**, 96
Phénotype 94, 100
Pléistocène
..... 71, 72, 85, 86, 99, 102
Pliocène .. 72, 74, 79, 81, 85
Polymictique 24
Polyploidie
..... 93, 94, **95**, 117, 464, 469
Précambrien 47

Q

Quaternaire
..... 79, 80, 84, 268, 350

S

Salinité 13-14, 369
Sénonien 70
Spéciation
... 91, **95**, 96, **97**, 98-99, 102-
103, 118
Sympatric(que) **95**, 95-98

T

Température 13-14, 369
Tertiaire 70, 79, 85, 86
Trias 64, **66**, 129, 130
Turbidité 369, 377, 402

T*ables*

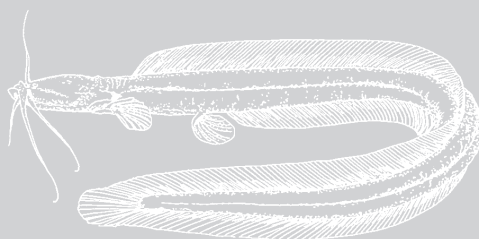


Table des encadrés

- 16 – Pluie ou température
- 26 – Du lac au marécage : le cas du lac Tchad
- 27 – Lac Victoria : un exemple d'évolution accélérée
- 27 – Nyos, un exemple extrême
- 37 – Tassement des fleuves sahélo-soudaniens
- 40 – Une faune relicte dans le Sahara
- 41 – Les sédiments des lacs enregistrent l'histoire climatique
- 41 – Des poissons sur sites
- 70-71 – Les Polyptères
- 80 – La théorie des zones refuges
- 82 – Les poissons du Sahara : témoins d'un passé humide
- 96 – Différenciation génétique des populations de *Sarotherodon melanotheron*
- 98 – Les essaims d'espèces
- 100 – Mécanismes impliqués dans la spéciation des Cichlidae des grands lacs africains
- 107 – Taxinomie
- 107 – Qui est *Schilbe mystus*
- 108 – Extrait du code international de nomenclature zoologique
- 126 – Les Clariidae : un exemple où la différenciation morphologique ne reflète pas forcément l'histoire évolutive
- 128 – Ichtyologie systématique
- 131 – Des fossiles vivants
- 145 – Les Aplocheilidae du bassin de l'Ivindo (Gabon)
- 150 – Le rapport gonado-somatique (RGS)
- 165 – Fréquences de ponte chez les Cichlidae
- 166 – Influence de la photopériode sur les cycles sexuels des Cichlidae
- 168 – Variations de reproduction induites par l'environnement chez les Cichlidae
- 170 – Réponses phénotypiques rapides des Cichlidae
- 170 – Nature des soins parentaux
- 171 – Incubation chez les Cichlidae
- 172 – Reproduction d'un incubateur buccal parental
- 173 – *Gymnarchus niloticus* fait son nid
- 173 – Le nid d'*Heterotis niloticus*
- 175 – Le nid de *Protopetrus annectens*
- 179 – Ontogénie et principales étapes du développement
- 179 – Premiers stades de développement de *Labeotropheus*
- 193 – Avantages comparés des méthodes utilisées pour l'analyse des contenus stomacaux
- 201 – L'organe électrique des *Malapterurus*
- 213 – Ecopath
- 219 – Adaptations à la respiration aérienne
- 222 – Le Protoptère
- 223 – Diapause chez les Cyprinodontiformes
- 227 – Histoire de l'éthologie des poissons africains
- 237 – Histoire des poissons électriques
- 238 – Petites femelles pour grands mâles
- 239 – Les différents systèmes reproductifs
- 244 – Les poissons « coucou »
- 246 – Les différents types d'incubation chez les Cichlidae
- 249 – Existence d'une décharge juvénile chez *Pollimyrus isidori* et acquisition de la décharge adulte
- 260 – Quelques définitions
- 290 – Types de migration
- 291 – Migrations des Tinénis dans le Niger
- 293 – Migration de reproduction dans le lac Tchad
- 387 – Évolution génétique des espèces introduites
- 388-389 – Le lac Victoria : un système écologique perturbé
- 403 – Impact des aménagements dans la basse vallée du fleuve Sénégal
- 412 – Attention... danger
- 420 – Conséquences biologiques de l'hyperhalinité dans les estuaires ouest-africains
- 432 – Poissons et pêches du fleuve Sénégal
- 439 – Pêche de décrue à Logone-Gana
- 451 – Typologie des pêcheurs
- 456 – La pêche au Bénin
- 460 – La Tilapia, un « poulet aquatique »
- 462 – *Heterobranchius longifilis* : une espèce qui a de l'avenir
- 468 – « Acadjas »
- 459 – Acadjas-enclos

Table des matières

7 – Avant-propos

11 – La diversité des milieux aquatiques

13 – Rôle des variables physico-chimiques : température et salinité

14 – L’Afrique des fleuves et l’Afrique des lacs

18 – Les principaux types de milieux aquatiques

18 – Les eaux courantes

19 – Les plaines d’inondation et les marécages

23 – Le rôle des eaux souterraines

24 – Les lacs peu profonds

25 – Les lacs profonds

28 – Les lacs de barrage

29 – Conclusion

31 – Variabilité du climat et des régimes hydrologiques

32 – Variations saisonnières du climat et du débit des fleuves

35 – Variabilité climatique et hydrologique à l’échelle de la décennie et du siècle

39 – Changements climatiques et hydrologiques à long terme

39 – Changements climatiques à l’échelle des millénaires

43 – Changements climatiques à l’échelle du million d’années

45 – Caractéristiques générales de la faune ichthyologique

48 – Composition de la faune ichthyologique africaine

51 – Principales sources d’informations taxinomiques

52 – À l’échelle du continent

53 – À l’échelle régionale

53 – Maghreb

53 – Afrique de l’Ouest

53 – Vallée du Nil

54 – Basse Guinée

55 – Congo

55 – Angola

55 – Afrique de l’Est

56 – Zambèze

56 – Côte orientale de l’Afrique

56 – Afrique du Sud

56 – Madagascar

56 – Révisions par groupes taxinomiques

59 – Distribution géographique et affinités des poissons d’eau douce africains

60 – Les provinces ichthyologiques

64 – Affinités intercontinentales des poissons africains

69 – Reconstruire le passé à partir des fossiles

75 – Biogéographie et mise en place des faunes ichtyologiques actuelles

76 – Comment les poissons se dispersent-ils ?

77 – Les communications entre bassins

77 – Autres modes de dispersion

78 – Le rôle des chutes comme barrière à la colonisation

79 – Que nous apprennent les fossiles ?

79 – Scénario biogéographique pour l'Afrique nord-tropicale

84 – Mise en place des faunes ichtyologiques en Afrique du Nord

85 – L'Afrique centrale

85 – Scénario biogéographique pour le sud de l'Afrique

87 – Madagascar

89 – La diversité des poissons africains : l'héritage de l'évolution

90 – Rappel des théories de l'évolution

90 – Du créationnisme au transformisme

91 – La théorie synthétique de l'évolution

91 – Les mécanismes de la spéciation

92 – Les mutations, moteur de l'évolution

92 – Les mutations au niveau moléculaire

93 – Les recombinaisons chromosomiques

94 – Spéciation et variabilité de l'environnement : la sélection naturelle

95 – Mode de spéciation : comment les espèces naissent-elles ?

96 – La spéciation allopatrique

96 – La spéciation sympatrique

99 – La spéciation des Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est : quels processus sont en jeu ?

99 – La fragmentation du système lacustre en plusieurs lacs de taille plus petite

101 – Des régimes alimentaires très variés

101 – Une spéciation allopatrique dans le lac lui-même

102 – Le rôle de la prédation

102 – À quelle vitesse se fait la spéciation ?

103 – Les convergences évolutives : hasard ou nécessité ?

105 – Taxinomie et systématique

107 – Qu'est-ce qu'une espèce ?

107 – Le concept typologique de l'espèce

109 – Le concept biologique de l'espèce

109 – Le concept de système spécifique de reconnaissance pour l'accouplement

110 – Espèces jumelles

110	–	<i>Labeo</i> du Sénégal et du Niger
110	–	<i>Petrocephalus</i> du Niger
111	–	Les espèces polytypiques
112	–	Les clines géographiques
112	–	Échelle régionale
113	–	Échelle ouest-africaine
114	–	Échelle subcontinentale : <i>Alestes baremoze</i> , <i>Brycinus macrolepidotus</i> et <i>Barbus bynni</i>
116	–	La question des hybrides
117	–	Génétique et notion d'espèce
117	–	Nombre et forme des chromosomes
118	–	Distances génétiques et différences morphologiques : deux phénomènes indépendants
120	–	Les principes de la classification
125	–	La notion de genre
127	–	Grands traits de la classification des poissons africains
135	–	Les stratégies démographiques
136	–	Allocation des ressources : contraintes et compromis
138	–	Une priorité : assurer sa descendance
138	–	Les grands types de stratégies démographiques
138		Les études théoriques et leurs prédictions
139		Fitness et variation de l'effort de reproduction avec l'âge
139		Fitness et investissement parental dans la descendance
140		Fitness et itéroparité/sémelparité
140		Fitness et âge de première maturation sexuelle
140		Fitness et disponibilité de la ressource
141		Fitness et fécondité
141		La plasticité phénotypique dans la théorie des histoires de vie
142		Discussion à propos de la sélection " r-K "
143		Les modèles empiriques
147	–	La reproduction
149	–	Développement des gonades et fécondité
149	–	La rapport gonado-somatique
151	–	Fécondité
156	–	Relation entre la fécondité et la longueur ou le poids des femelles
156	–	Stratégies de reproduction
159	–	Principaux modes de reproduction
162	–	Synchronisation entre la reproduction et les changements de l'environnement
163	–	Espèces à ponte unique
165	–	Espèces à pontes multiples
167	–	Flexibilité de la saison de ponte
168	–	Stratégies adaptatives
170	–	Soins parentaux

172 – Les poissons font leur nid

173 – Origine et évolution du comportement parental

177 – Croissance et ontogénie

178 – Les premiers stades du développement

179 – Estimation de la croissance

187 – Modèles de croissance

182 – Relation longueur-poids et coefficient de condition

185 – Longévité, taille et croissance

186 – Taille et âge à la première maturation

189 – Populations naines

189 – Conditions environnementales et caractéristiques du développement

191 – Régimes alimentaires et réseaux trophiques

192 – Régimes alimentaires et catégories trophiques

193 – Consommateurs primaires dominants

194 – Consommateurs secondaires dominants

194 – Consommateurs terminaux

199 – Adaptations morphologiques aux régimes alimentaires

199 – Morphologie de la tête et de la bouche

200 – Longueur de l'intestin

200 – Organes électriques

201 – Forme du corps et types d'alimentation

204 – La sélection des proies

206 – Changements du régime alimentaire au cours du développement

207 – Relation entre taille des prédateurs et taille des proies

208 – Variabilité des régimes alimentaires

211 – Rythmes alimentaires

211 – Les chaînes et les réseaux trophiques

212 – Communautés à dominante phytoplanctonivore

212 – Des réseaux trophiques relativement simples : les communautés pélagiques des grands lacs

214 – Les réseaux trophiques plus complexes des lacs peu profonds

217 – Réponses aux conditions extrêmes

218 – Adaptations au manque d'oxygène

218 – Adaptations morphologiques et physiologiques

219 – Adaptations comportementales face à la réduction de la disponibilité en oxygène

220 – Adaptations à la salinité

221 – Adaptations à la sécheresse

222 – Poissons aveugles

223 – L'électrolocation

225 – L'éthologie

226 – Fonction et structure des comportements

226 – Les fonctions des comportements

227 – Structure des comportements

228 – Les différents signaux comportementaux : la communication

228 – Signaux visuels

230 – Signaux tactiles

232 – Signaux hormonaux (chimiques)

232 – Signaux sonores

233 – Signaux électriques

236 – Écologie et comportement

236 – Comportements reproducteurs

237 – Choix et compétitions sexuels

239 – De la reproduction aux soins parentaux

242 – Vie sociale, conflit et coopération

247 – La survie : manger ou ne pas être mangé

249 – L'ontogenèse des comportements

250 – Évolution et comportement

250 – Évolution des mécanismes de nutrition

251 – Phylogénie du comportement des soins parentaux

253 – L'échantillonnage des peuplements de poissons

254 – Les techniques de pêche passives

254 – Les filets maillants

255 – Les engins de pêche traditionnels

256 – Autres techniques

256 – Les techniques de pêche actives

256 – Les sennes de rivage et les sennes de plage

257 – La pêche électrique

257 – L'épuisette électrifiée

258 – Le chalut électrifié

258 – Les ichtyotoxiques

258 – Le radiopistage

259 – Les méthodes acoustiques

260 – Autres techniques

260 – Représentativité des échantillonnages obtenus avec divers engins de pêche

262 – Conclusion

263 – Richesse en espèces des peuplements de poissons

264 – Les facteurs abiotiques

264 – Du continental au local : un modèle conceptuel pour expliquer la richesse des communautés de poissons

266 – Relation entre la richesse spécifique, la surface du bassin versant et le débit du fleuve

269 – Richesse spécifique locale et gradient longitudinal dans les cours d'eau

270 – Influence de la qualité de l'habitat et de l'hétérogénéité

272 – Les facteurs biotiques

272 – Capacité de dispersion des poissons africains

273 – Spéciation

274 – Extinctions

275 – Pourquoi la richesse spécifique est-elle plus grande sous les tropiques ?

277 – L'habitat des poissons

278 – La notion d'habitat

279 – Échelles spatiales et temporelles et concept de système hiérarchique

281 – Se protéger et se reposer : le microhabitat

283 – La recherche de la nourriture

283 – Changement de régime alimentaire et d'habitat au cours du développement

284 – Stratégie de recherche et de partage de la nourriture et ségrégation spatiale des espèces

285 – Migrations trophiques

286 – Stratégies et lieux de reproduction

287 – Développement direct et territorialité

289 – Développement indirect et migrations de reproduction

292 – Généralisation de la notion d'habitat

292 – L'habitat, produit d'un héritage phylogénique et de stratégies adaptatives

294 – La niche ontogénique et ses implications

294 – Typologie des habitats

297 – Le rôle fonctionnel des poissons

298 – Impact de la prédation par les poissons sur les communautés aquatiques

299 – La sélection des proies

300 – Changement de régime alimentaire au cours du développement

301 – Les cascades trophiques

303 – Rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes

303 – Les espèces clés de voûte

304 – Les espèces rares

305 – Recyclage des éléments nutritifs

305 – Biodiversité et réponse des écosystèmes aux perturbations

306 – Richesse spécifique et production de la pêche

307 – Les prédateurs des poissons

309 – Peuplements des cours d'eau et des biotopes associés

- 310 – Dynamique des systèmes fluviaux et conséquences pour les peuplements de poissons
- 312 – Zonation longitudinale des peuplements
- 315 – Les plaines d'inondation
- 318 – Communautés des rapides
- 319 – Estimation des biomasses

321 – Communautés des lacs profonds

- 323 – Les communautés du lac Tanganyika
 - 324 – La communauté pélagique
 - 324 – Les communautés littorales et sublittorales
 - 329 – Les communautés d'eau profonde
- 330 – Les communautés du lac Malawi
 - 331 – La communauté pélagique
 - 333 – Les communautés littorales
 - 355 – La communauté démersale d'eau profonde
- 336 – Les communautés du lac Victoria
- 338 – Les lacs Kivu et Édouard
- 338 – Conclusion

341 – Les peuplements des lacs peu profonds

- 342 – Éléments d'une typologie physico-chimique des lacs peu profonds
- 343 – Lacs endoréiques
 - 343 – Lacs de type évaporatif
 - 344 – Lacs de type fluvial
- 349 – Lacs de type ouvert
- 352 – Conclusion

355 – Les peuplements des estuaires et des lagunes

- 356 – Introduction
- 359 – Caractéristiques générales des peuplements
 - 359 – Les milieux estuariens et lagunaires : forte diversité ou milieux paucispécifiques
 - 362 – Les facteurs influençant ou régissant la diversité
 - 362 – Taille du milieu
 - 364 – Importance, nombre, diversité et permanence des interfaces
 - 364 – Diversité des habitats disponibles
 - 365 – Potentiel de peuplement (diversité des sources de colonisation)
 - 365 – Biogéographie
 - 365 – Autres facteurs susceptibles d'influencer la richesse spécifique
 - 366 – Classification des espèces en catégories écologiques
 - 367 – Les différents types de peuplements estuariens

- 368 – Organisation des communautés
- 369 – Facteurs de structuration des communautés
 - 369 – Rôle structurant des facteurs de l'environnement
 - 369 – Importance des relations interspécifiques
- 370 – Stabilité-instabilité
- 372 – Éléments de biologie et stratégies adaptatives**
 - 372 – La reproduction, les stratégies reproductives
 - 374 – Stratégies d'occupation de l'espace
 - 375 – Réseaux trophiques et stratégie d'utilisation des ressources
- 376 – Rôle fonctionnel des milieux estuariens et lagunaires**
 - 376 – Exportation de matière organique et d'énergie
 - 377 – Nourricerie
- 378 – Conclusion

381 – Les introductions d'espèces dans les milieux naturels et leurs conséquences

- 382 – Objectifs des introductions**
 - 384 – Pêche sportive
 - 385 – Aquaculture
 - 386 – Améliorer la productivité des milieux naturels
 - 387 – Contrôle biologique
 - 387 – Introductions accidentelles
- 388 – Conséquences des introductions**
 - 389 – Compétition avec les espèces indigènes
 - 390 – Conséquences sur l'écosystème aquatique
 - 391 – Hybridations
 - 391 – Conséquences d'introductions répétées sur la faune et la pêche : le cas des lacs malgaches
- 393 – Quelles leçons tirer des expériences passées ?

395 – Impacts des activités humaines

- 396 – Les modifications de l'habitat**
 - 396 – Les changements climatiques
 - 397 – Les aménagements
 - 397 – Les barrages
 - 401 – Aménagement des fleuves
 - 402 – Réduction des plaines d'inondation et des zones humides
 - 402 – Les modifications dans l'occupation des sols du bassin versant
- 404 – La pollution des eaux**
 - 404 – Eutrophisation des eaux
 - 405 – Pesticides
 - 405 – Étude de cas : programme de lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest
 - 407 – Métaux lourds
 - 409 – Bioaccumulation
- 411 – Impact de la pêche

415 – La pêche

416 – Le système pêche

417 – Approche écosystémique des pêches et indicateurs biologiques

421 – État de la pêche en Afrique

421 – Volume des captures

422 – Principales espèces pêchées

425 – Dynamique de la ressource

425 – Relation entre production biologique et biomasse

426 – Évaluation des stocks

427 – Environnement aquatique et pêche

428 – Variabilité hydrologique et variabilité de la pêche

429 – Types de milieu et production de la pêche

429 – Impact des barrages sur l'environnement et la pêche

433 – Perturbation des migrations longitudinales

434 – Réduction de la surface et de la durée de l'inondation

434 – Réduction des activités à l'étiage

434 – Protection indirecte du stock de reproducteurs

435 – Pratiques et modes de pêche

435 – Engins de pêche

435 – Les méthodes de pêche actives

437 – Les méthodes de pêche passives

439 – Saisonnalité des pratiques de pêche

440 – Évolution des techniques

441 – Biomanipulations et amélioration de la production de pêche

441 – Biomanipulation des milieux naturels

442 – Introductions d'espèces dans les systèmes aquatiques

443 – Commercialisation et transformation du poisson

445 – Modèles empiriques pour évaluer les potentialités de pêche

447 – Gestion des pêches

448 – Pêche et gestion des eaux à l'échelle du bassin

448 – Modèles halieutiques

450 – Environnement social et gestion des pêches

451 – L'exemple du delta central du Niger

453 – Historique de la gestion des pêches dans les lagunes ivoiriennes

453 – Avant 1930

454 – Période 1930-1960

455 – De 1960 à 1982

456 – Conclusion

457 – L'aquaculture

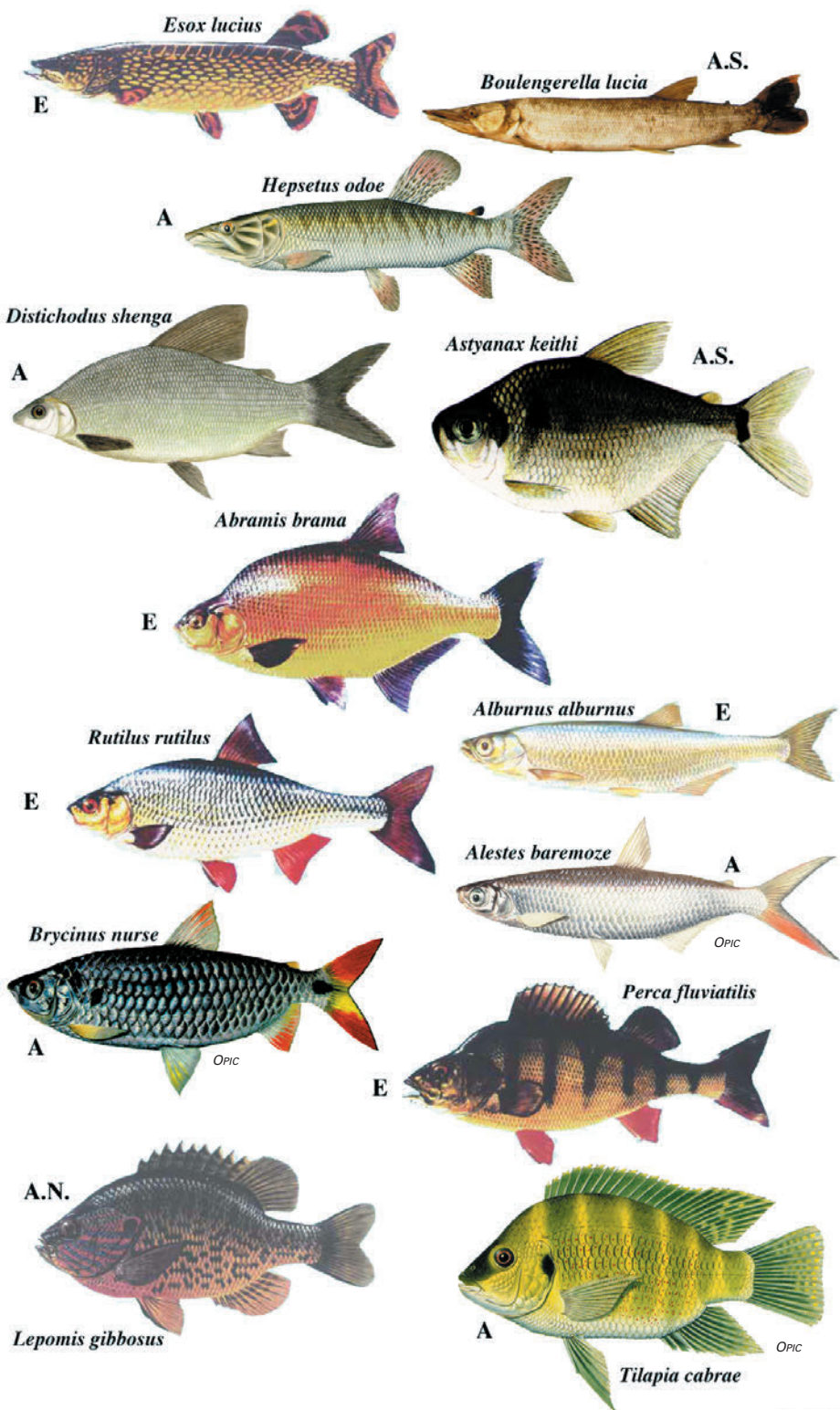
459 – Les espèces utilisées en pisciculture

461 – La maîtrise de la reproduction

462 – Induction de la maturation ovocytaire et de l'ovulation et obtention des œufs

- 464 – Contrôle du cycle sexuel
- 465 – Le contrôle du sexe
- 466 – L'alimentation
- 467 – Structure d'élevage et écosystème aquacoles
- 469 – Manipulations génétiques et aquaculture





La diversité des poissons africains : l'héritage de l'évolution

Fig. 32 – Quelques exemples de convergence de forme entre espèces de familles différentes provenant d'Afrique (A), d'Amérique du Nord (A.N.), d'Amérique du Sud (A.S.) et d'Europe (E).

B. lucia (d'après PLANQUETTE *et al.*, 1996 ; *A. keithi* (d'après BOUJARD *et al.*, 1997) ; *D. shenga* (d'après SKELTON, 1993).



Mâle



Femelle

Aphyosemion coeleste (Hubert et Radda, 1977)



Mâle



Femelle

Aphyosemion sjoestedti (Lönnberg, 1895)
(photos M. Chauche – Revue française d'aquariologie).

L'éthologie

Exemples de dimorphismes sexuels dans les livrées chez deux espèces d'*Aphyosemion*.

1



IRD/C. Levêque



IRD/J.-P. Montoroï

La pêche

Méthodes de pêches actives

1. Pirogues avec poissons séchés, venant au marché dans un village du delta du Chari, (Tchad).
2. Pêcheur lançant l'épervier (filet). Barrage anti-sel de Katouré, (basse Casamance, Sénégal).
3. Pêcheurs montrant des filets à deux mains utilisés pour les pêches d'épuisement de mares, (Delta central, 14° Nord, 4° Ouest, Mali).
4. Dans sa cour, un pêcheur montre un grand filet à deux mains. D'introduction probablement récente, ce filet est utilisé pour les pêches de décrue, (Delta central, 14° Nord, 4° Ouest, Mali).



3

IRD/Y. Poncet



4

IRD/Y. Poncet



IRD / C. Lévêque



IRD / C. Lévêque

La pêche

Méthodes de pêches passives

1. Séchage des nasses utilisées pour la pêche sur le lac du barrage de Lokpoho, près de Korhogo, (Côte d'Ivoire).
2. Mise en place des pieux constituant l'armature du barrage de claies (Tchad).
3. Un barrage de nasses *diéné* sur le mayo Dembé, près de Mopti, (Delta central, Mali).
4. Relevé des nasses *durankoro* d'un barrage sur un bras du fleuve Niger : les nasses sont secouées pour faire tomber les poissons au fond de la pirogue, (Delta central du Niger).
5. Barrage de pêche sur un chenal à la décrue. Scène de pêche, (Delta central, Mali).



IRD / Y. Poncet



IRD / Y. Poncet



IRD / H. Maiga

PÊCHE DE DÉCRUE AU LOGONE GANA, TCHAD

La pêche

1. Grandes nasses kotoko à bord d'une pirogue, avant la mise en place du barrage.
2. Nasses installées pour la pêche.
3. Vue générale du barrage de pêche avec les nasses en amont, le barrage de claies et la rangée de pirogues en aval.



1

IRD / C. Lévêque



2

IRD / C. Lévêque



3

IRD / C. Lévêque

LE TILAPIA UN POULET AQUATIQUE



IRD / M. Legendre

L'aquaculture

1. Spécimen de tilapia
Oreochromis niloticus (Cichlidae).
2. Présentation de géniteurs de silure africain
Heterobranchus longifilis (Claridae, Siluriformes)
élevés en étang, station de Fouban,
Cameroun.

HETEROBRANCHUS LONGIFILIS UNE ESPÈCE QUI A DE L'AVENIR



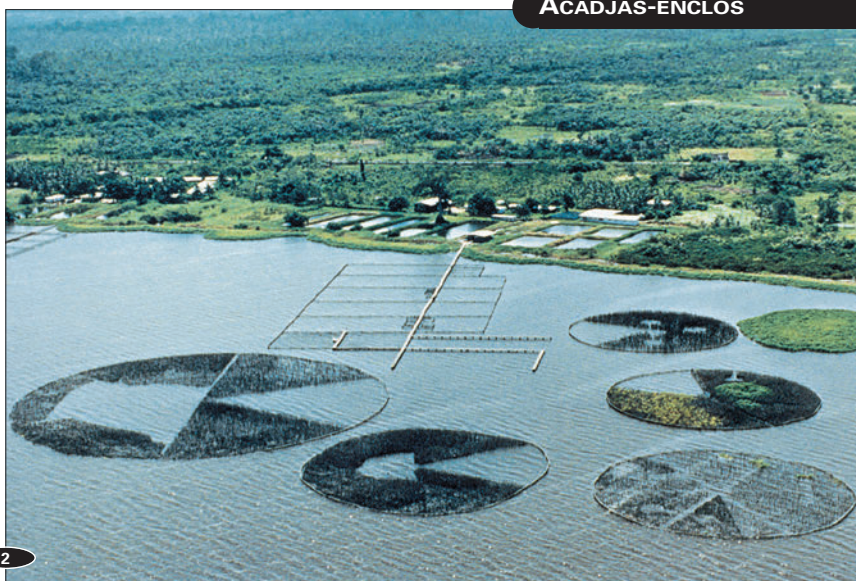
IRD / M. Legendre

ACADJAS



IRD / C. Lavéque

ACADJAS-ENCLOS



IRD / J.-B. Amou Kothias

L'aquaculture

1. Acadjas dans le lac Nokoué (Bénin).
2. Station aquacole de Layo en Côte d'Ivoire.

Les poissons constituent à la fois un héritage de l'évolution particulièrement menacé par les activités humaines et un ensemble de ressources biologiques à préserver sur le long terme. L'adoption de la Convention sur la diversité biologique marque l'attention nouvelle portée à la conservation des espèces et des milieux naturels. Même si elle n'a pas toujours l'audience médiatique qu'elle mérite, la situation des eaux continentales est souvent préoccupante. La conservation de la biodiversité aquatique nécessite donc des mesures d'urgence un peu partout dans le monde. Longtemps épargné, le continent africain est à son tour menacé par les activités humaines (industrie, urbanisation, développement agricole...).

La bonne gestion des eaux continentales est un véritable enjeu économique pour les pays d'Afrique. Cet ouvrage, synthèse de multiples activités de recherche sur les milieux aquatiques, répond à cette préoccupation majeure en rassemblant l'information existante sur les poissons africains, qui offrent une grande diversité de modèles biologiques. Il est organisé autour de six thèmes principaux : la diversité des milieux, l'origine et l'évolution, la biologie et l'écologie, la richesse et la structure des peuplements, les impacts des activités humaines sur les espèces et les peuplements ichtyologiques. Enfin, compte tenu de l'importance particulière de cette ressource naturelle en Afrique, une étude sur la pêche et la pisciculture vient compléter l'ouvrage.

MOTS CLÉS

Afrique – Poissons – Eau continentale – Écologie
Biogéographie – Peuplements – Ressources

Fish are both an evolutionary heritage particularly strongly threatened by human activities and a set of biological resources that should be conserved on a long-term basis.

The adoption of the International Convention on Biodiversity shows the new attention paid to the conservation of species and natural environments. Although it may not always receive the media attention that it deserves, the situation of continental waters is often worrying. The conservation of aquatic biodiversity requires emergency measures practically everywhere in the world. Africa was long sheltered from the problem but is now endangered by human activities (industry, urbanisation, agricultural development, etc.).

Good management of continental waters is a real economic issue for African countries. This book is a synthesis of multiple research activities concerning aquatic media and forms a response to this major preoccupation by assembling existing information on African fishes, which display a broad diversity of biological models. It is centred on six main themes: the diversity of environments, origins and ecology, biology and evolution, population richness and structure, the impacts of human activities on fish species and ichtyological populations. Finally, as this natural resource is particularly important in Africa, the book is completed by a study on fishing and fish farming.

KEYWORDS

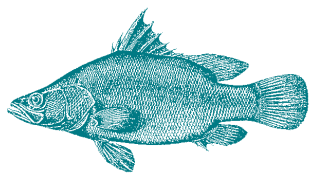
Africa – Fishes – Inland water – Ecology
Biogeography – Assemblages – Resources

IRD ÉDITIONS

213, rue La Fayette 75480 Paris cedex 10
www.ird.fr

DIFFUSION

32, avenue Henri-Varagnat 93143 Bondy cedex
fax : 01 48 02 79 09
diffusion@bondy.ird.fr



ISBN : 2-7099-1589-8

40 €