

***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***

Didier PAUGY (1)

RÉSUMÉ

La présente étude porte sur la structure trophique des communautés de poissons subsistant dans quelques mares résiduelles du Baoulé (haut bassin du Sénégal) au Mali.

Il est d'abord montré que les espèces limnivores et phytophages possèdent un intestin significativement plus long que les espèces des autres catégories trophiques, notamment les carnivores et les omnivores. Ce sont ces dernières espèces qui, d'un strict point de vue alimentaire, devraient s'adapter le mieux puisque peu spécialisées. On doit donc s'attendre à voir subsister dans ce type de biotopes des espèces généralistes ou opportunistes capables d'adapter leur régime aux ressources alimentaires disponibles.

De fait, en ce qui concerne le régime alimentaire des espèces subsistant dans les mares résiduelles, il ressort assez clairement que les affinités de régime alimentaire pour différentes espèces sont plus fortes à l'intérieur d'un même prélèvement qu'entre mêmes espèces d'échantillons différents. Cela signifie que pour survivre dans des conditions extrêmes, les espèces adaptent, dans certaines limites, leur régime aux ressources dominantes disponibles. On peut ainsi montrer que face à une faible variabilité de nourriture, liée également à une moindre quantité, les espèces utilisent la ressource la plus abondante, et à l'inverse lorsque les proies deviennent nombreuses, les poissons s'alimentent à partir d'un nombre de taxons plus important.

MOTS CLÉS : Tropical — Eaux continentales — Poissons — Écologie — Adaptation.

ABSTRACT

THE ECOLOGY OF FISHES IN A TEMPORARY TROPICAL STREAM
(BAOULÉ, A TRIBUTARY OF THE UPPER SENEGAL R. IN MALI) : ENVIRONMENTAL AND DIET ADAPTATION

We have studied the trophic structure of the fish assemblage which remains in the residual ponds of the Baoulé river in Mali (upper Senegal basin).

There is a correlation between the diet and the gut length relative to body length : the relative gut length of limnivorous and phytophagous species is significantly longer than that of other trophic groups such as carnivores or

(1) Orstom, Département Eaux Continentales, 213 rue La Fayette, 75480 Paris cedex 10, France.

omnivores. In terms of diet, generalists (i.e. omnivores) or species which may exhibit some trophic flexibility could have a better adaptive advantage than others. Consequently, the more opportunistic species, with respect to the available resources, are the best adapted to survive in residual ponds.

The study of the feeding habits of the fish species which remain in the residual ponds indicates that there is a higher degree of diet affinities between different species of the same sample than between the same species in different samples. Therefore to survive in severe environmental conditions, the species choose to adapt, within limits, their diet to the dominant available resources. We demonstrated that, when the food is scarce, opportunistic fishes can feed upon the more abundant resource, and, conversely, when the food is abundant, individuals can feed upon a greater prey variety.

KEYWORDS: Tropical — Inland waters — Fishes — Ecology — Adaptability.

Les pressions sélectives qui s'exercent sur un peuplement tendent à imposer aux espèces qui le composent une stratégie adaptative optimale. En terme de valeur adaptative, cela implique, notamment, l'exploitation la plus efficace possible des ressources alimentaires disponibles.

Les habitudes alimentaires des poissons montrent une vaste gamme d'adaptations puisqu'ils occupent pratiquement tous les niveaux trophiques depuis les détritivores jusqu'aux carnivores. La plupart des espèces font preuve d'une importante plasticité alimentaire qui leur permet de s'adapter au mieux aux conditions environnementales, même si leur morphologie (forme du corps et/ou de la bouche, position de celle-ci, dentition...) est parfois adaptée à un régime spécifique.

Il est généralement admis que les animaux partagent leurs ressources selon trois axes principaux qui sont l'habitat, les ressources alimentaires et le temps (PIANKA, 1969; ROSS, 1986). En ce qui concerne les poissons, ROSS (1986), montre que la structure de leurs communautés paraît plus influencée par un facteur trophique (57 %), que par un facteur temporel (11 %) ou lié à l'habitat (32 %). Quelques exemples illustrent l'aspect primordial du facteur trophique. En Amérique centrale, par exemple, certaines espèces «réduisent» le spectre de leur alimentation ce qui restreint le chevauchement de leur niche durant l'étiage lorsque les ressources alimentaires deviennent moins abondantes (ZARET, RAND, 1971). Il a aussi été montré que le chevauchement des niches est moindre dans les régions où la productivité est faible (GASCON, LEGGETT, 1977). La pression sélective de l'alimentation et le partage des ressources permettent également de fournir des informations sur les relations qui lient les espèces et leur habitat (WERNER *et al.*, 1981), et cela durant tout leur cycle biologique ou leur ontogénèse.

La capacité qu'ont les espèces d'élargir leur niche trophique est certainement la meilleure stratégie qu'elles peuvent mettre en œuvre pour s'adapter aux conditions extrêmes. Ainsi, en zone tropicale les conditions, tant d'habitat que d'alimentation,

peuvent devenir très difficiles pour les poissons, notamment à l'étiage lorsque ne subsistent plus que quelques mares résiduelles où demeurent concentrés les individus susceptibles de repeupler la rivière lors de la remontée des eaux.

Le but de cette note est de préciser et de mettre en exergue la plasticité de comportement alimentaire que peuvent développer les espèces face aux conditions difficiles qu'elles sont susceptibles de rencontrer. Pour cela, nous avons pris l'exemple des peuplements de quelques mares résiduelles de faible superficie qui subsistent lors de l'étiage du Baoulé, affluent du haut Sénégal au Mali.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation du milieu

HYDROGRAPHIE

Le Baoulé (bassin versant de 59 500 km²) se forme à l'extrémité sud-est du plateau Mandingue (Mali), à une trentaine de kilomètres au nord de la vallée du Niger. Il coule d'abord plein nord, puis, au-delà du 14^e parallèle nord, il dessine une grande boucle et prend une direction sud-ouest pour se jeter dans le Bakoye (fig. 1).

Le Baoulé supérieur est un ancien bassin endoréique dont le cours se perdait dans la vaste cuvette de sédimentation du Hohd, près d'une longue vallée morte «La vallée du Serpent». Cette dernière n'est toutefois pas un ancien lit du Baoulé car son fond s'élève en s'éloignant du cours actuel de la rivière actuelle (MICHEL, 1973). L'actuelle «grande boucle du Baoulé correspond certainement à un coude de capture» (DARS, 1955), qui se serait produite par déversement, probablement après la phase aride de l'Ogolien (— 18 000 B.P. : Paléolithique moyen). Sa vallée étant barrée par les ergs ogoliens, le Baoulé se serait alors jeté, lors d'une très forte crue dans la vallée d'un petit affluent droit du Bakoye, le Goumaniko (MICHEL, 1973b).

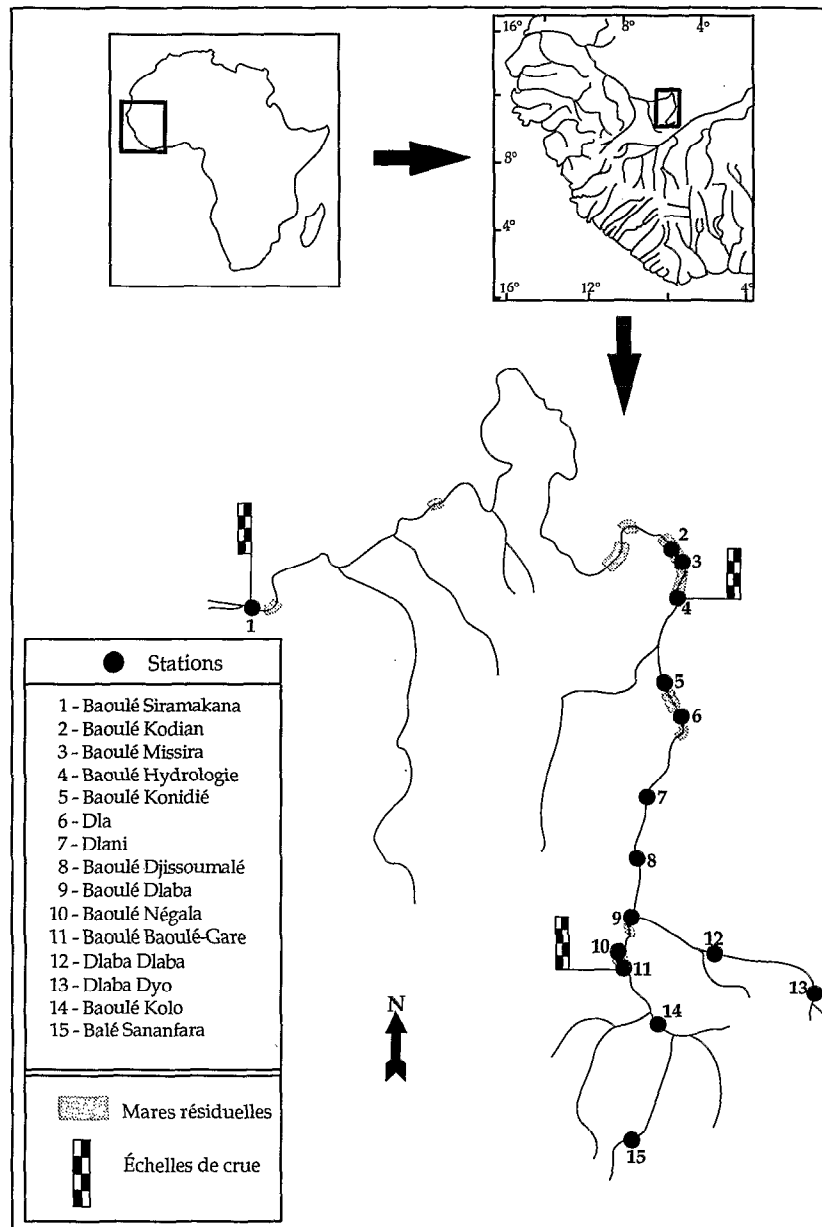


FIG. 1. — Baoulé : situation géographique, emplacement des stations échantillonnées, des échelles de crue et des mares résiduelles durant l'étiage maximal.

Baoulé : geographical situation, position of the sample sites, water gauges and residual ponds during the maximal low water.

CLIMAT ET HYDROLOGIE

En zone sahélo-soudanienne, certaines rivières cessent de couler ou s'assèchent plus ou moins partiellement durant l'étiage. Tel est le cas du Baoulé, affluent du haut Sénégal (fig. 2), qui, à la fin de la saison sèche, n'est plus constitué que d'un chapelet de mares de superficies et de profondeurs variables

dont la somme ne représente plus qu'une collection d'eau d'environ 50 km, soit moins de 10 % de la longueur totale du cours d'eau (fig. 1).

L'ensemble du bassin du Sénégal se situe dans le domaine tropical *sensu stricto*, de l'hémisphère boréal, caractérisé par l'alternance de deux grandes saisons annuelles : la saison des pluies d'été et la sai-

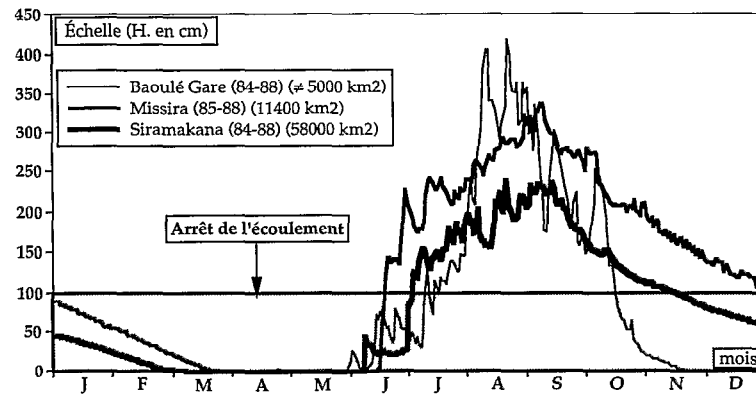


FIG. 2. — Baoulé : régimes hydrologiques dans le haut, le moyen et le bas cours (voir emplacement des stations en fig. 1).
Baoulé : hydrological regime for the upper, medium and lower course (see the sites position on fig. 1).

son sèche d'hiver. Cette alternance climatique marquée caractérise le régime hydrologique de ce fleuve qui peut être considéré comme « tropical pur » (RODIER, 1964). Dans son ensemble, le cours du Baoulé est situé entre les isohyètes 750 mm au nord et 1 000 mm au sud (MICHEL, 1973), ce qui le situe entièrement dans la zone sahélo-soudanienne qui se caractérise, entre autres, par une absence de pluie durant plusieurs mois consécutifs. Cette absence, jointe à de fortes températures et à une évaporation élevée engendre une importante sécheresse qui se répercute aussi bien sur l'écoulement des eaux que sur la nature et la densité du couvert végétal. Ainsi, le long du cours, l'étroite forêt-galerie, composée d'espèces hygrophiles verdoyantes, se limite le plus souvent à un rideau d'arbres localisé le long des berges, contrastant avec les branchages défeuillés de la végétation de la savane desséchée qui le jouxte.

Dans cette région, la décrue s'amorce dès que les pluies diminuent, soit à partir de septembre. En théorie, les vitesses de tarissement sont pondérées par les apports de la nappe alluviale qui soutiennent, en partie, les débits des fleuves au cours de la période d'assèchement. Toutefois, depuis quelques années les déficits pluviométriques enregistrés n'ont pas permis un renforcement suffisant de la nappe phréatique, qui va semble-t-il en s'amenuisant. De ce fait son rôle de soutien à l'étiage est moindre, ce qui accroît la vitesse de tarissement et, fait grave, provoque un étiage précoce indépendant, ou presque, de la hauteur et de la durée de la crue (OLIVRY *et al.*, 1993). Outre une décrue plus rapide et donc certainement préjudiciable à la vie aquatique, il se pose également un problème au niveau de la végétation qui souffre de cette carence, les racines ne trouvant plus les ressources en eau nécessaires et suffisantes dans une nappe déficitaire.

Dans un cas extrême comme celui-ci, les poissons sont évidemment soumis à des conditions très drastiques puisque, selon les années, l'écoulement des eaux ne dure que quatre à cinq mois (juillet-novembre) dans le cours moyen, cette période pouvant être réduite à trois, voire même deux mois, dans le haut cours (fig. 2). Dès les premières pluies, la montée des eaux est assez rapide, ce qui permet aux poissons de repeupler les biefs asséchés, tant par l'amont que par l'aval, phénomène primordial pour les hauts cours totalement asséchés.

Enfin, en ce qui concerne le degré d'anthropisation du milieu, la quasi-totalité du cours du Baoulé se situe dans un parc national, ce qui *a priori* exclut tout prélèvement de faune. Néanmoins, quelques pêcheurs braconniers effectuent des pêches aux filets maillants en fin d'étiage. Nous avons pu constater qu'il s'agissait de pêcheurs itinérants possédant des véhicules équipés d'une glacière de plus de 1 mètre cube et passant d'une mare à la suivante. L'impact qu'exerce ces pêcheurs existe, mais n'est pas drastique, seules les grandes espèces commerciales les intéressent. On peut donc considérer que l'impact sur la communauté ichthyologique est relativement faible et que les conditions demeurent presque naturelles.

ICHTYOFAUNE

De par sa composition spécifique, l'ichtyofaune du bassin du Sénégal, dont fait partie le Baoulé, appartient à la région biogéographique sahélo-soudanienne (ROBERTS, 1975; HUGUENY, 1990; HUGUENY, LÉVÊQUE, 1994; PAUGY *et al.*, 1994). Cet ensemble comprend les grands bassins de la zone sahélienne que sont le Niger-Bénoué, le Tchad, la Volta et la Gambie, auxquels se rapprochent également les bas-

sins atlantiques que sont l'Ouémé, l'Ogun et la Cross. Jusqu'à présent, 120 espèces ont été recensées pour l'ensemble du bassin du Sénégal. Un certain nombre ne se rencontre que dans le bas cours dulcaquicole, d'autres sont inféodées aux milieux saumâtres. Ainsi, en théorie, un peu moins de cent espèces sont susceptibles d'être capturées dans le Baoulé, mais en réalité seules une cinquantaine d'espèces sont rencontrées régulièrement.

Techniques d'échantillonnage

En période de hautes eaux, les prélèvements sont traditionnellement effectués à l'aide de trois batteries de filets de différentes tailles de mailles (deux batteries de multi- et une batterie de monofilaments). Mais lorsqu'il ne reste plus que des petites mares résiduelles, nous effectuons un échantillonnage plus exhaustif, en utilisant en premier lieu des petites sennes, type senne de plage, puis un ichtyotoxique à base de roténone. Les poissons sont capturés avant qu'ils ne meurent dès leur remontée à la surface, ce qui permet de connaître assez précisément leur bol alimentaire avant que la digestion ne soit trop avancée. Pour les plus gros spécimens, la mort n'intervient cependant qu'avec un certain retard. Dans ce cas, les spécimens sont évidemment pris en compte pour l'analyse de la composition du peuplement en place, mais les contenus stomacaux ne sont pas analysés.

Analyses des données

La plupart des résultats ont été traités par Analyses Factorielles des Correspondances (CHESSEL, DOLÉDEC, 1992) à partir des matrices « importance pondérale des espèces de poissons / date et lieu des prélèvements » en ce qui concerne les peuplements et des matrices « pourcentage d'occurrence des proies / espèces de poissons par prélèvement », en ce qui concerne l'alimentation de ces derniers.

Nous avons éliminé les espèces de poissons représentées par un seul exemplaire ainsi que les taxons proies peu consommés (< 5 % de l'occurrence totale). Nous avons ensuite effectué une Analyse Factorielle des Correspondances (CHESSEL, DOLÉDEC, *op. cit.*) sur un tableau comprenant 44 échantillons (espèces/prélèvements) et 18 types de proies, résultats exprimés en pourcentage d'occurrence pondérée (centrage par ligne pour que chaque espèce pèse d'un poids égal dans l'analyse).

La diversité alimentaire a été calculée en utilisant l'indice de Brillouin ($H_b = \frac{(\ln N! - \sum \ln n_i!)}{N}$)

qu'il est recommandé d'employer lorsque les calculs sont effectués à partir de collectes estimées (MAGRAN, 1988). Mais comme le type d'indice de diversité en usage est fonction à la fois de la richesse spécifique et du nombre d'effectifs de chaque espèce, il convient de calculer aussi la régularité (2) (SCHERRER, 1984; FRONTIER, PICHOD-VIALE, 1991), qui représente l'équirépartition des effectifs pour chacune des espèces présentes. Ce paramètre

($R = \frac{H_b'}{H_{b' \max}}$, avec H_b' : diversité observée et

$H_{b' \max}$: diversité maximale pour un nombre de taxon identique soit $\log_2 S$) est obligatoire lorsque les échantillons ont des richesses et des effectifs différents. En effet des peuplements à physionomie apparemment très divergente peuvent néanmoins présenter une diversité identique.

LES PEUPELEMENTS DE POISSONS ET LA SUPERFICIE DES MARES

En fin d'étiage, les mares ont des caractéristiques morphologiques différentes. Quelques-unes conservent une dimension (longueur ≥ 1 km) et une profondeur (≥ 2 m) respectables, d'autres sont plus modestes (de l'ordre de l'hectare) et moins profondes (de l'ordre de 1 m en moyenne), ou petites (quelques 100 m²) et très peu profondes (quelques dizaines de cm). Enfin, certaines d'entre elles s'assèchent totalement.

La composition et la structure des peuplements de poissons demeurant dans les mares les plus profondes sont sensiblement identiques à ce que l'on observe en périodes de hautes et de moyennes eaux dans le lit majeur (observations personnelles). Bien que très peu nombreuses (deux ou trois), elles servent certainement de réservoir principal permettant aux espèces de recoloniser le milieu lors de la remontée des eaux.

Les résultats que nous présentons proviennent de prélèvements qui, pour la plupart, ont été réalisés dans deux mares de Missira (fig. 1), de taille, petite (750-900 m²; 0,3-0,5 m) et moyenne (6 000-9 000 m²; 1 m), situées à quelques centaines de mètres l'une de l'autre, pour éviter un biais lié à la distribution des espèces le long du bassin versant. Trois prélèvements ont été effectués en plein étiage dans chacune des

(2) Plusieurs auteurs préfèrent le terme de régularité (traduction littérale de *evenness* dû à Pielou in FRONTIER, PICHOD-VIALE, 1991) à celui d'équitabilité qui peut prêter à confusion à cause d'un autre paramètre de diversité nommé *equitability*.

	mars			avril		
	85	86	87	86	87	88
<i>C. auratus</i>						
<i>T. zillii</i>						
<i>S. mystus</i>						
<i>B. nurse</i>						
<i>H. forskalii</i>						
<i>B. macrolepidotus</i>						
<i>H. bimaculatus</i>						
<i>B. macrops</i>						
<i>L. niloticus</i>						
<i>R. senegalensis</i>						
<i>B. docmac</i>						
<i>A. baremoze</i>						
<i>S. galilaeus</i>						
<i>S. schall</i>						
<i>H. bebe</i>						
<i>B. leuciscus</i>						
<i>B. spurelli</i>						
<i>L. senegalensis</i>						
<i>S. ocellifer</i>						
<i>D. rostratus</i>						
<i>M. anguilloides</i>						
<i>M. electricus</i>						
<i>Epiplatys sp1</i>						
<i>B. punctitaeniatus</i>						
<i>Aplocheilichthys sp.</i>						
<i>C. anguillaris</i>						

	mars			avril		
	85	86	87	86	87	88
<i>M. rume</i>						
<i>L. cowbie</i>						
<i>A. occidentalis</i>						
<i>P. isidori</i>						
<i>N. fasciatus</i>						
<i>L. parvus</i>						
<i>L. roseopunctatus</i>						
<i>B. ablabe</i>						
<i>M. senegalensis</i>						
<i>M. elongatus</i>						
<i>S. violaceus</i>						
<i>C. latus</i>						
<i>H. longifilis</i>						
<i>B. occidentalis</i>						
<i>H. fasciatus</i>						
<i>P. bovei</i>						
<i>G. niloticus</i>						
<i>Barbus sp.</i>						
<i>Garra ornata</i>						
<i>P. bichir</i>						
<i>M. mento</i>						
<i>B. macinensis</i>						
<i>B. cf pobeguini</i>						
<i>Epiplatys sp. 2</i>						
<i>Lepto. niloticus</i>						

FIG. 3. — Baoulé : présence (grisé) ou absence (blanc) des espèces en fonction des biotopes (mares distinctes) et des dates d'échantillonnage (volumes en eau disponibles différents). Cadre gris foncé (Cyprinidae), cadre gris clair (Mormyridae).
 Baoulé : presence (greyish) or absence (white) of species in the isolated ponds in relation with sampling date (different available volumes of water). Dark grey (Cyprinidae), pale grey (Mormyridae).

deux mares. Dans la plus importante, qui s'isole complètement en avril, l'eau subsiste en permanence. La richesse spécifique des trois prélèvements que nous avons effectués en avril (1986, 87 et 88), varie entre 35 et 37 espèces (fig. 3). Pour l'autre mare (la plus petite), située quelques centaines de mètres en aval, qui s'isole beaucoup plus tôt puis qui se tarit dès avril-mai, nous avons échantillonné trois fois en mars, mais à des niveaux d'assèchement différents selon les années. En effet, si la surface inondée n'était plus que de quelques centaines de mètres cubes en 1985 et 1986, elle était encore importante en 1987. En terme de richesse spécifique, les deux prélèvements effectués peu avant l'assèchement étaient assez pauvres (17 espèces en 1985 ; 15 espèces en 1986). Celui effectué plus tôt dans l'année (1987), avec une surface en eau encore assez importante, était presque deux fois plus riche (30 espèces). L'analyse factorielle des correspondances (cf. p. 161) montre bien qu'il y a d'abord un effet station,

puisqu'il y a deux récoltes effectuées dans des mares de peu d'importance situées beaucoup plus en amont (Djissoumalé et Négala) s'isolent par rapport aux deux stations de Missira (fig. 4). De même, les captures des deux mares en voie d'assèchement (Missira 2, mars 1985 et mars 1986) s'isolent, tandis que le prélèvement effectué sur le même site, alors que la mare était moins asséchée (Missira 2, mars 1987), fait la transition avec les collections d'eau plus importantes (Missira 1, avril 1986, 1987 et 1988). La richesse et la composition spécifiques varient selon la surface d'eau disponible (fig. 5) et vraisemblablement suivant les conditions environnementales qui lui sont associées (fig. 3). En ce qui concerne les espèces, on remarquera la totale disparition des *Labeo* spp., abondants en conditions normales, encore relativement nombreux lorsque la quantité d'eau est suffisante et que des rochers parsèment le biotope, puis totalement absents lorsque l'eau devient rare et que le substrat n'est plus qu'un

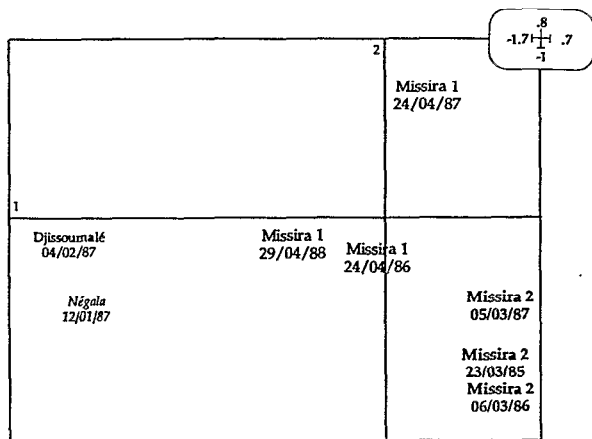


FIG. 4. — Baoulé : peuplements ichthyologiques de quatre mares résiduelles (voir localisation des stations en fig. 1). Analyse factorielle des correspondances effectuée à partir de huit échantillons distincts (dates et/ou lieux).

Baoulé : ichthyological assemblages of four residual ponds (see the sites position on fig. 1). Correspondence Factorial Analysis computed for eight distinct samples (dates and/or sites).

mélange de sable et de vase. En ce qui concerne ce genre, il est difficile de dire si sa raréfaction puis sa disparition sont liées au manque de substrat adéquat, source unique de nourriture par le périphyton qui s'y développe, ou s'il s'agit d'une carence en oxygène, puisqu'il a déjà été constaté que *L. senegalensis* était une espèce sensible à un déficit en oxygène (BÉNECH, LEK, 1981). L'autre phénomène important est la diminution puis la disparition de la quasi-totalité des espèces de Mormyridae, et nous avons pu

observer cela dans une autre station, située 100 kilomètres en amont, échantillonnée à l'aide de filets maillants. En ce qui concerne ce groupe, on sait que la plupart des espèces sont sensibles à la diminution de la concentration en oxygène dissous, puisque cela a déjà été mis en évidence en Afrique tropicale pour certaines espèces de cette famille (BÉNECH, LEK, *op. cit.*).

COMPOSITION TROPHIQUE DES COMMUNAUTÉS DE POISSONS

Relation longueur de l'intestin/longueur standard des espèces continentales d'Afrique intertropicale

On a souvent écrit et montré pour de nombreux groupes de vertébrés qu'il y avait généralement une relation positive entre la longueur de l'intestin et le type de régime alimentaire des espèces (GRASSÉ, DEVILLERS, 1965). En ce qui concerne les poissons, les travaux insistant sur la relation entre la longueur du tube digestif et la nature de la nourriture sont assez nombreux, quels que soient les milieux considérés (pour une revue assez complète, on pourra se reporter à KAPOOR *et al.*, 1975 et GEISTDOERFER, 1981).

Toutefois, si les travaux ne sont pas rares, peu concernent encore les espèces tropicales, africaines en particulier. De ce point de vue, seuls les Cichlidae du lac Tanganyika ont été particulièrement bien étudiés. FRYER et ILES (1972), comme les autres auteurs, montrent qu'il existe également une relation entre la longueur relative de l'intestin et le régime alimentaire des espèces (fig. 6). Il est cependant difficile de généraliser ces observations aux lacs

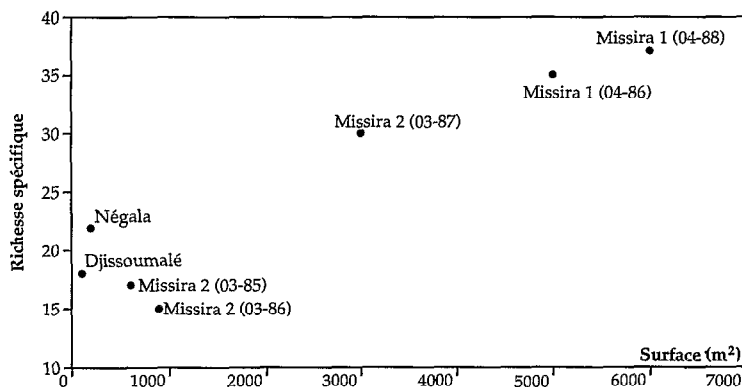


FIG. 5. — Baoulé : relation entre la surface des mares échantillonnées et leur richesse spécifique respective.
Baoulé : relation between the pond area and the fish specific richness.

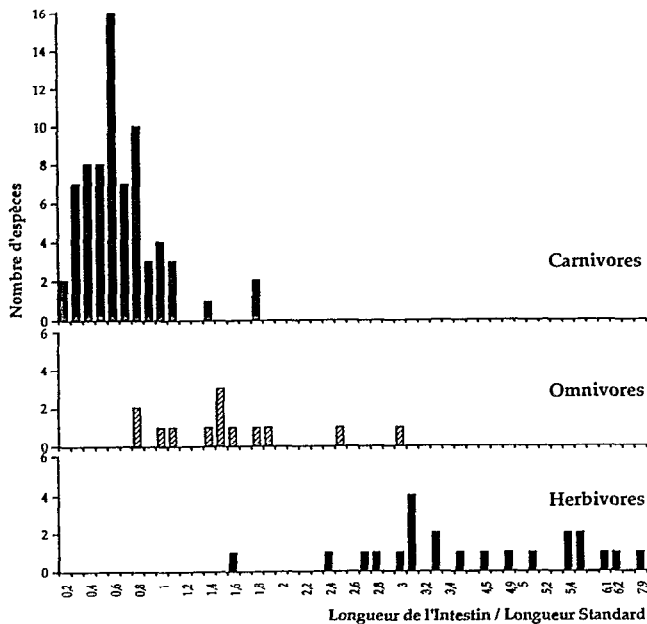


FIG. 6. — Lac Tanganyika : relation entre la longueur relative de l'intestin et le régime alimentaire chez les Cichlidae (d'après FRYER et ILES, 1972).

Lake Tanganyika : relation between the relative gut length and the diet of Cichlid fishes (after FRYER and ILES, 1972).

de la Rift Valley, où l'ichtyofaune est très diversifiée et d'un point de vue alimentaire très spécialisée, et aux cours d'eau africains en général où la spéciation est moindre et les régimes souvent plus généralistes. Une des raisons de cette différence réside certainement dans le fait que, dans les grands lacs, la nourriture est disponible tout au long de l'année, alors qu'elle est plus saisonnière dans les cours d'eau inter-tropicaux (LOWE McCONNEL, 1991). Cela est d'autant plus vrai que l'on se situe en zone sahélo-soudanienne, comme c'est le cas pour le Baoulé, et que l'étiage très prononcé correspond généralement à une période où les ressources en nourriture se raréfient ou manquent, au moins en ce qui concerne certains groupes « proies ».

Nos propres observations, ajoutées à ce que nous avons pu trouver dans la littérature, nous ont permis de rassembler des connaissances concernant le régime alimentaire et la longueur intestinale de 80 espèces africaines inter-tropicales, pour la plupart fluviales (annexe I).

D'après nos observations tirées de l'analyse des contenus stomacaux des espèces rencontrées en Afrique occidentale, nous avons réparti les espèces en six grandes catégories trophiques : limnivores (7 espèces), micro- et macrophytophages (21 espèces), zooplanctophages (3 espèces), omnivores (15 espèces), invertivores (28 espèces) et ichtyophages (3) (6 espèces). Il ressort assez clairement que les limnivores et les phytophages possèdent, comme il fallait s'y attendre, un intestin plus long que les autres catégories (fig. 7). Pour les autres guildes, il n'existe, en revanche, pas de différence significative entre les longueurs relatives moyennes des intestins, même si les omnivores possèdent généralement un tractus un peu plus long. Si l'on considère que les omnivores comptent certainement parmi les espèces les mieux adaptées pour survivre en cas de disette (en terme de diversité et non d'abondance), on doit alors admettre que ce sont certainement les limnivores et certains phytophages qui ont le moins de chances de survivre dans les milieux prospectés lors de cette étude, leur régime et leurs adaptations morphologiques étant par trop spécifique. Ainsi, la structure de la bouche et des lèvres des *Labeo* les contraignent de toute évidence à un

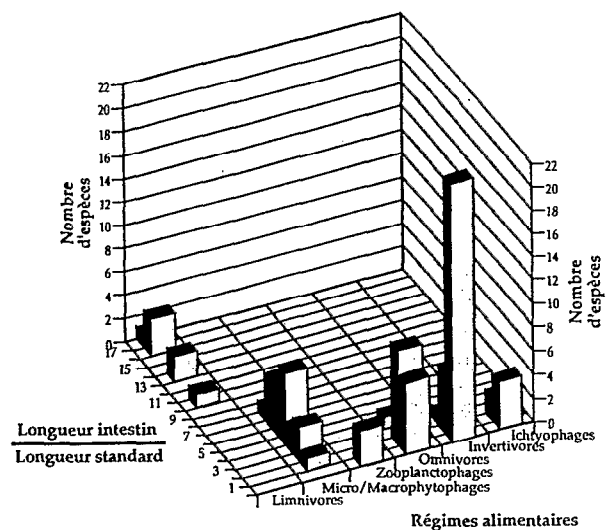


FIG. 7. — Relation entre la longueur relative de l'intestin et le régime alimentaire chez différentes espèces rencontrées en Afrique (hors du lac Tanganyika) (voir Annexe).

Relation between the relative gut length and the diet of different african fish species (except Lake Tanganyika) (see Annex).

(3) Il s'agit d'espèces dont les adultes possèdent un régime ichtyophage strict.

broutage périphytonique. Cela explique certainement la différence importante qui existe entre la morphologie intestinale de ces espèces et celle des autres. En effet, certaines espèces microphages comme les *Citharinus* ou certains Cichlidae (*Tilapia* s.l.) possèdent des dents qui leur permettent à l'occasion de se nourrir d'autres éléments. Cette possibilité qui leur est donnée peut, en partie, expliquer que la dimension moyenne de leur intestin est plus faible.

Si certaines espèces, comme les Cichlidae des grands lacs d'Afrique de l'Est par exemple, paraissent *a priori* présenter un haut degré de spécialisation alimentaire, l'examen de leur anatomie fonctionnelle met en évidence leur capacité d'adopter un régime plus large que ne le suggère leur apparente spécialisation (LIEM, 1980), qui peut de ce fait paraître parfois simplement facultative. C'est ainsi que plusieurs auteurs se posent la question de savoir pourquoi certaines espèces se spécialisent alors qu'elles sont en mesure de s'alimenter à partir de ressources multiples. Une réponse possible est qu'en cas de raréfaction de certains aliments, les individus capables de se nourrir à partir d'une ressource non accessible aux autres en tirent forcément un avantage adaptatif. Ainsi, l'évolution favoriserait les organismes s'offrant la possibilité de survivre dans des conditions de sévère compétition intraspécifique (RIBBINK, 1990). Dans ce cas, certains Cichlidae réputés spécialistes peuvent aussi être généralistes ce qui leur procure un double avantage. De telles adaptations n'ont semble-t-il pas encore été mises en évidence ailleurs, ce qui conduit d'autres auteurs à estimer qu'en fonction des circonstances, le fait d'être spécialiste ou généraliste permet de tirer ou non des avantages (LOWE-McCONNEL, *op. cit.*).

En ce qui concerne les mares que nous étudions, outre les problèmes peut-être liés à l'hypoxie, on peut donc certainement imaginer que les *Labeo* ont un certain mal, voire une impossibilité, à survivre, dû aux difficultés de se nourrir dans certains biotopes durant de trop longues périodes (trois à quatre mois). Cela d'autant que ces espèces en difficulté (nourriture et habitat) deviennent certainement une cible plus facile pour les prédateurs. À l'inverse, on doit pouvoir s'attendre à voir subsister plus facilement toutes les espèces capables d'adapter leur régime aux ressources disponibles.

Plasticité du régime alimentaire des poissons de l'Afrique sahélio-soudanienne

Les poissons montrent souvent une importante faculté d'adaptation aux conditions extérieures. Ainsi, par exemple, contrairement à d'autres groupes (insectes, oiseaux, mammifères) dont la croissance est déterminée (ce qui signifie que les adultes ont une

taille fixée), celle des poissons est beaucoup plus variable et le plus souvent dépendante des caractéristiques du milieu. Un des paramètres de cette qualité du milieu est, entre autres, la quantité et la qualité des ressources alimentaires disponibles. Si l'on considère les espèces généralistes, celles-ci ont la possibilité de se nourrir à partir de presque toute ressource vacante. Au contraire, les espèces spécialisées peuvent, si leur alimentation spécifique fait défaut, soit disparaître, soit migrer vers un habitat où les conditions alimentaires sont plus favorables (ce qui nécessite évidemment la possibilité de se mouvoir librement), soit enfin dans certaines limites, adapter leur régime en fonction des proies disponibles.

Les changements de régime sont assez bien connus chez les poissons généralistes (KEAST, 1978), mais ils existent aussi chez des espèces réputées plus spécialisées. Ainsi, en zone tropicale, dans le lac Victoria certains Cichlidae typiquement zooplanctophages, insectivores ou détritivores, ne se nourrissent pratiquement plus que de Diatomées, lorsque celles-ci deviennent surabondantes (WITTE, 1984). D'autres exemples existent, ainsi des études menées en laboratoire montrent que certaines espèces (*Cichlasoma minckleyi*) possèdent des morphes trophiques différentes uniquement en période de disette (LIEM, KAUFMAN, 1984). Essayons donc de savoir ce qui se passe dans les mares résiduelles des bassins sahélo-soudaniens.

Nous avons analysé les contenus stomacaux des espèces capturées dans trois mares du Baoulé (station de Missira) et dans une mare du Niger (station de Souldougou, 20-30 kilomètres en aval de Bamako). Tous ces prélèvements ont été effectués entre mars en juin (période d'étiage), dans des mares de superficie et de profondeur différentes.

Il ressort assez clairement que la diversité alimentaire des différentes espèces est essentiellement sous la dépendance du milieu et donc des proies disponibles. Cela est aussi vrai si l'on considère toutes les espèces que si l'on ne prend en compte que les espèces communes aux différentes mares (fig. 8 et 9). Cela montre que les espèces, pour survivre dans des conditions parfois extrêmes, adaptent, dans certaines limites, leur régime aux ressources dominantes disponibles. Ainsi, nous pouvons voir que la diversité de l'alimentation en rapport avec la richesse en proies ingérées est vraisemblablement dépendante des proies disponibles (fig. 10). En ce qui concerne l'alimentation des espèces confinées dans les petites mares du Baoulé, on note toujours une régularité élevée ($\geq 0,83$), souvent égale à un, notamment lorsque la richesse est peu élevée. Si l'on tient compte de l'ensemble des échantillons ($n = 44$), on note une corrélation négative significative entre la richesse spécifique et la régularité. En revanche, si l'on ne consi-

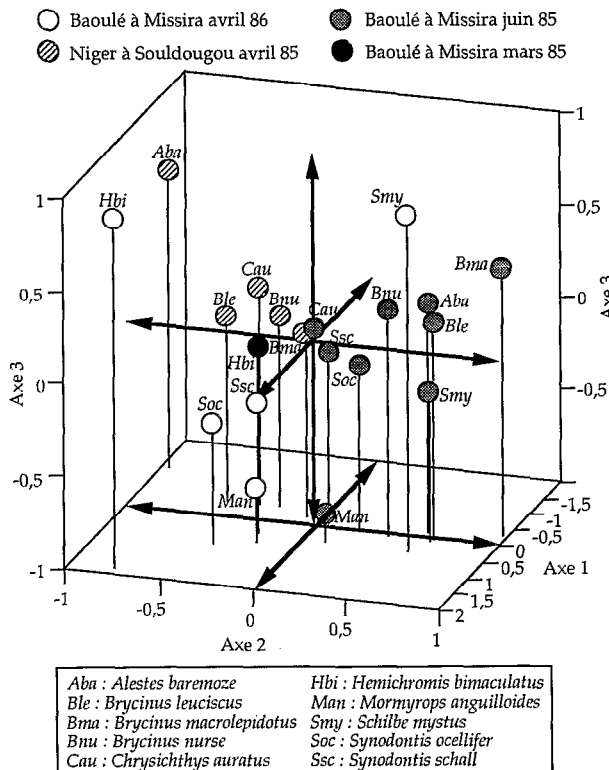


FIG. 8. — Baoulé : analyse factorielle des correspondances à partir d'une matrice de 20 échantillons (espèces/prélèvement) et 18 types de proies. Représentation spatiale sur les trois premiers axes des espèces communes à différentes mares.

Baoulé : Correspondence Factorial Analysis computed from the matrix of 20 samples (species/catches) and 18 preys taxa. Spatial representation on the three first axes of common species from different pools.

dère que ceux dont la richesse est supérieure à huit (espèces d'une mare ayant ingéré plus de huit catégories de taxons-proies, soit 26), on ne note plus de corrélation entre la régularité et la richesse spécifique. Cela semble donc signifier que face à une faible variété de nourriture, liée également à une moindre quantité, les prédateurs utilisent la ressource la plus abondante, et qu'à l'inverse si les proies sont qualitativement, et certainement quantitativement, plus abondantes, les poissons s'alimentent à partir de beaucoup plus de types de proies. On peut donc dans le premier cas craindre une compétition d'autant plus accrue que la quantité et la qualité de la ressource est faible.

DISCUSSION - CONCLUSIONS

Dans un système comme celui du Baoulé, les poissons doivent, durant l'étiage, faire face à trois contraintes majeures : les diminutions de la teneur en oxygène et de la quantité de nourriture disponible, et l'augmentation de la prédation (4). Lorsque la surface en eau diminue, la concentration en poissons s'élève, au moins au début, ce qui favorise évidemment la prédation par les poissons carnassiers. Par ailleurs, la diminution de la couche d'eau facilite certainement aussi une prédation externe, de la part des oiseaux par exemple.

Bien qu'en règle générale les poissons tropicaux paraissent, par rapport aux espèces des zones tempérées, plus tolérants à l'hypoxie (Wootton, 1991), nous avons vu que certaines formes, plus que d'autres, pouvaient souffrir d'une diminution de concentration en oxygène. Pour contourner cette difficulté, certaines espèces, comme les *Clarias* ou les *Glenopoma*, ont développé des adaptations particulières qui leur permettent d'avoir une respiration plus ou moins aérienne. Toutefois, ce mode d'accommodation n'existe pas chez la majorité des espèces. Certaines ont cependant la faculté d'utiliser le film d'eau de la couche superficielle qui est enrichi en oxygène en raison des échanges gazeux qui existent avec l'atmosphère. Les poissons qui agissent ainsi ne présentent pas forcément d'adaptations morphologiques particulières. Néanmoins, il est vraisemblable que l'utilisation optimale de ce mince apport oxygéné est favorisé si les poissons possèdent certaines caractéristiques telles qu'une tête relativement aplatie, une bouche tournée vers le haut et une petite taille (KRAMER, 1983).

Parmi les espèces les plus courantes, nous avons vu que deux groupes, *Labeo* spp. et Mormyridae, semblaient plus particulièrement sensibles et disparaissaient lorsque les conditions devenaient par trop extrêmes. Toutes les espèces appartenant à ce genre ou à cette famille possèdent une bouche infère. Cette particularité morphologique rend difficile une utilisation pratique du film superficiel enrichi en oxygène, d'où peut-être leur raréfaction puis leur disparition. Ce qui, éventuellement, ne serait pas le cas des *Synodontis* qui possèdent également une bouche infère mais qui ont la particularité de nager souvent sur le dos et de venir souvent en contact avec la surface. La carence en oxygène est certainement importante mais il existe un autre facteur limitant majeur, la diminution de nourriture disponible tant quantitativement que qualitativement.

(4) Puisque le Baoulé est entièrement situé dans un parc national, l'ensemble de la faune est théoriquement protégé de la pêche et de la chasse.

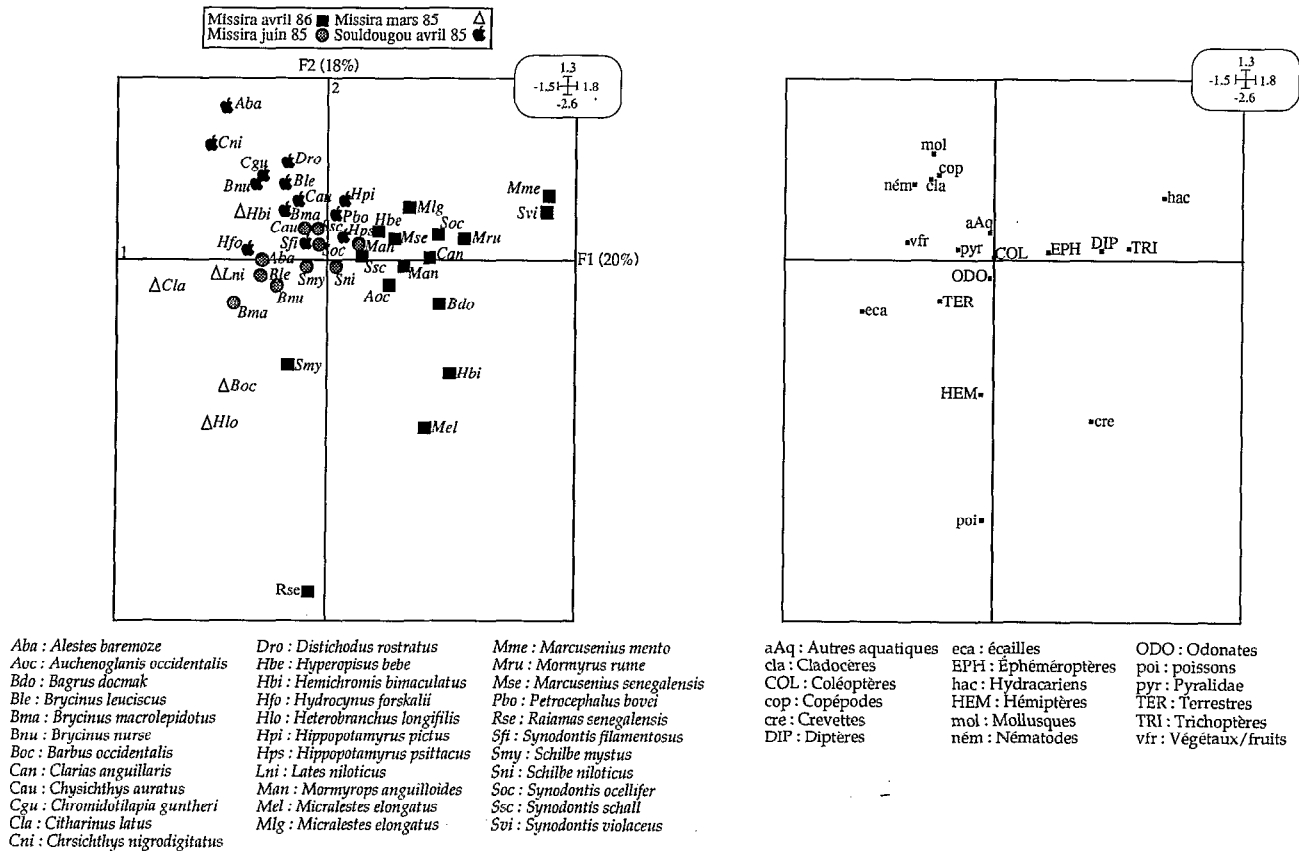


FIG. 9. — Baoulé : analyse factorielle des correspondances effectuée à partir d'une matrice de 44 échantillons (espèces/prélèvement) et 18 types de proies. A gauche : représentation des espèces/prélèvement ; à droite : représentation des proies.
 Baoulé : Correspondence Factorial Analysis computed from the matrix 44 samples (species/catches) and 18 preys taxa.
 Left : species/catches representation ; Right : preys representation.

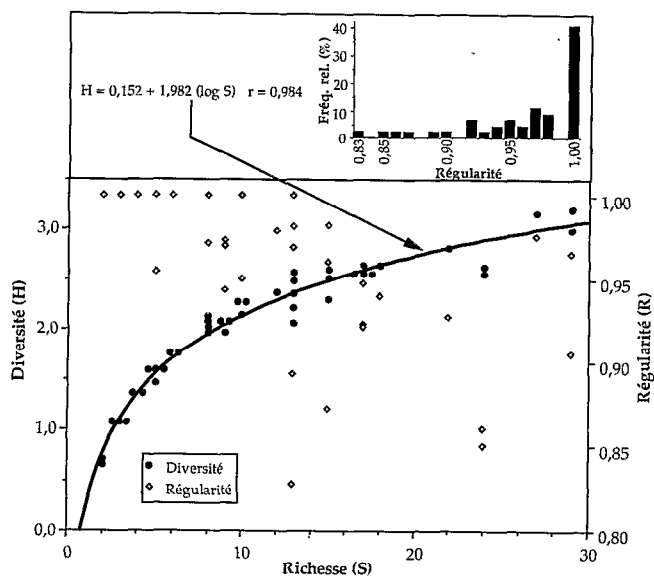


FIG. 10. — Baoulé : relation entre la diversité (H) ou la régularité (R) de l'alimentation et la richesse (S) en proies ingérées.
 Baoulé : relation between the diversity (H) or the regularity (R) of feeding and the richness (S) of ingested preys.

Nous avons pu voir que chez certaines espèces, la morphologie de l'intestin (ici la longueur relative) reflétait une base alimentaire spécifique. Bien que quelques travaux aient démontré que chez différentes populations (ODUM, 1970), voire au sein d'une même population (SIBLY, 1981), la longueur relative de l'intestin pouvait varier avec un changement de régime alimentaire, il n'en demeure pas moins vrai qu'à chaque fois il s'agit d'espèces plus ou moins omnivores et que les variations constatées sont assez limitées même si elles sont significatives. La longueur relative de l'intestin est une conséquence du régime qui, lui, est lié à d'autres caractéristiques morphologiques, de la bouche ou des dents par exemple. En ce qui concerne la longueur relative de l'intestin, on peut distinguer trois grandes catégories : la première dont l'intestin est au moins dix fois supérieur à la longueur standard comprend les *Labeo* spp. qui sont des limnivores (périphytonophages) stricts ; la seconde, dont l'intestin est deux à huit fois supérieur à la longueur standard comprend les herbivores (*Tilapia s.l.*, *Citharinus*, *Distichodus*) ; enfin la troisième dont la longueur de l'intestin est moins de trois fois (quatre fois pour certains omnivores) supérieure à la longueur standard comprend toutes les autres espèces. Ce sont évidemment celles de ce dernier groupe et à un moindre degré celles appartenant au précédent, qui, d'un strict point de vue alimentaire, s'adapteront le mieux puisqu'elles semblent les moins spécialisées et donc capables de tirer au mieux parti de ressources quantitativement limitées. Les ichtyophages, qui peuvent être considérés comme des spécialistes, ne rencontrent pas de problèmes de nourriture, car la concentration en espèces augmente avec la diminution de volume d'eau qui limite les refuges potentiels des proies. On doit donc s'attendre à voir subsister dans ce type de biotopes les espèces capables d'adapter leur régime en fonction des ressources alimentaires disponibles. Cela est primordial car l'enjeu n'est pas simplement la survie de quelques individus mais surtout la capacité d'engendrer une génération future « (...) organism can be seen as playing a game against Nature, in which success is not judged by how large the winnings are, but rather by how long the player can stay in the game » (SLOBODKIN, RAPOPORT, 1974).

En ce qui concerne le Baoulé lorsque l'étiage s'installe, les mares résiduelles vont évoluer selon quatre grandes tendances. Compte tenu des deux facteurs essentiels, nourriture et oxygène, les peuplements en poissons présenteront une structure et une diversité que l'on peut résumer comme suit :

- scénario n° 1 : à l'étiage maximal, la superficie (plusieurs hectares) et la profondeur (1-3 mètres) de la mare demeurent importantes. Dans ce cas, toutes les espèces sont capables de survivre ;

- scénario n° 2 : à l'étiage maximal, la superficie (de l'ordre d'un hectare) et la profondeur (en moyenne de l'ordre de un mètre) de la mare sont moyennes. *A priori*, pas de problèmes majeurs d'oxygène, en revanche il est possible que la disponibilité en nourriture soit insuffisante. Les espèces à régime spécialisé (*Labeo* spp. par exemple) peuvent disparaître ;

- scénario n° 3 : à l'étiage maximal, la superficie (quelques centaines de mètres carrés) et la profondeur (quelques dizaines de centimètres) de la mare sont faibles. Ici, ne subsistent que les espèces généralistes tolérantes à une assez faible teneur en oxygène ;

- scénario n° 4 : à l'étiage maximal, la mare finit par se tarir et toutes les espèces (sauf peut-être *Protopterus* (5)) disparaissent.

Le scénario n° 1, qui est le plus favorable, est malheureusement le moins fréquent puisque nous n'avons recensé que cinq à six mares de ce type sur l'ensemble du cours.

La densité de populations humaines est quasiment nulle le long de cette rivière. De plus, comme nous l'avons déjà dit, la pêche y est théoriquement interdite. Ainsi, l'ichtyofaune est protégée et conservée durant les deux à trois mois très critiques durant lesquels elle doit survivre. On peut facilement imaginer ce que provoquerait assez rapidement une pêche intensive dans ces milieux peu nombreux, de petite taille et très fragiles.

Indépendamment d'autres facteurs, un cycle climatique marqué doit avoir un effet limitant vis-à-vis de la disponibilité en nourriture. Cette restriction trophique explique alors peut-être en partie que la richesse spécifique est, proportionnellement, plus faible en Afrique sahélo-soudanienne qu'en Afrique forestière ou en Amazonie. Ainsi, pour survivre les poissons sont amenés à être plus généralistes. Cette augmentation du nombre des généralistes entraîne de fait un élargissement de la niche trophique de chacun d'eux, ce qui accroît les chevauchements et en conséquence augmente la compétition. À l'inverse, une nourriture toujours disponible limite la largeur de la niche trophique et favorise la diversification du régime et donc des espèces spécialistes. À cet égard, il a déjà été montré, notamment en zone tropicale, qu'il y avait une corrélation positive entre la diversité des guildes trophiques et la pérennité des

(5) Signalée du bassin du Sénégal, nous n'avons personnellement jamais capturé cette espèce.

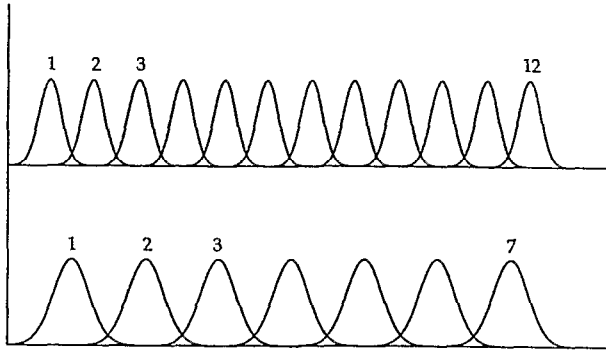


FIG. 11. — Relation entre la diversité spécifique et la dimension des niches trophiques.
Relation between specific diversity and trophic niche size.

ressources alimentaires (ANGERMEIER, KARR, 1983). Le facteur trophique est certainement une des raisons ayant favorisé la spéciation et donc la richesse

spécifique dans les grands lacs africains (LOWE-McCONNELL, *op. cit.*) (6). Donc, la diversité spécifique des prédateurs peut être accrue si la taille des niches trophiques respectives est réduite (fig. 11). Dans le cas des lacs tropicaux, il existe évidemment un facteur espace, mais on peut supposer aussi une influence alimentaire puisque la quantité de nourriture est toujours plus ou moins constante. On doit donc considérer que la disponibilité en nourriture, c'est-à-dire la pérennité de la ressource, est un des facteurs cruciaux responsable de la diversité spécifique et ainsi lui associer la persistance du milieu. D'ailleurs, la pérennité de l'environnement est un des facteurs importants favorisant la spéciation et donc la diversité (WOOTTON, *op. cit.*).

REMERCIEMENTS

Le présent travail a été réalisé grâce à un financement conjoint de l'OMS (Programme de lutte contre l'Onchocercose), de l'Orstom et du Piren (Programme PEDALO).

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 26 juin 1995

(6) On peut aussi citer l'exemple des *Orestias* du lac Titicaca.

RÉFÉRENCES

- ANGERMEIER (P.L.), KARR (J.R.), 1983. — Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Env. Biol. Fish.*, 9 (2) : 39-57.
- BÉNECH (V.), LEK (S.), 1981. — Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (2) : 153-168.
- CAMBRAY (J.), 1983. — The feeding habits of minnows of the genus *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) in Africa, with special reference to *Barbus anoplus* Weber. *J. Limnol. Soc. sth. Afr.*, 9 (1) : 12-22.
- CHESSEL (D.), DOLÉDEC (S.), 1992. — ADE, version 3.4 : HyperCard® Slacks and QuickBasic MicroSoft® Programme library for the Analysis of Environmental Data. Écologie des Eaux Douces et des Grands Fleuves, URA CNRS 1451, Université Claude Bernard Lyon 1, 69622 Villeurbanne cedex.
- DAGET (J.), 1958. — Le genre *Paradistichodus* (Poissons, Characiformes). *Bull. IFAN*, 20 : 1360-1378.
- DAGET (J.), 1960. — Le genre *Xenocharax* (Characiformes). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 61 : 35-48.
- DAGET (J.), 1961. — Note sur les *Nannocharax* (Poissons, Characiformes) de l'Ouest africain. *Bull. IFAN*, 23 : 165-181.
- DAGET (J.), 1962a. — Le genre *Citharidium* (Poissons, Characiformes). *Bull. IFAN*, 24 : 505-522.
- DAGET (J.), 1962b. — Le genre *Citharinus* (Characiformes). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 66 : 81-106.
- DAGET (J.), 1967. — Le genre *Ichthyborus* (Poissons, Characiformes). *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 1 : 139-154.
- DAGET (J.), 1968. — Le genre *Hemistichodus* (Poissons, Characiformes). *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 2 (2) : 11-20.
- DARS (R.), 1955. — Sur un phénomène de capture observé dans le boucle nord du Baoulé, affluent du Sénégal (Soudan). *Rev. Géom. dyn. Fr.*, t. 6 : 262-265 et *Bull. Dir. féd. Mines Géol. Afr. occ. fr., Dakar*, n° 20 : 131-141.
- FRONTIER (S.), PICHOD-VIALE (D.), 1991. — *Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Paris, Masson, Coll. d'Écologie, n° 21, 392 p.
- FRYER (G.), ILES (T.D.), 1972. — *The Cichlid fishes of the great lakes of Africa : their biology and evolution*. Edinburgh, Oliver and Boyd, 641 p.
- GASCON (D.), LEGGETT (W.C.), 1977. — Distribution, abundance, and resource utilization of littoral zone fishes in response to a nutrient/production gradient in Lake Memphremagog. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34 : 1105-1117.
- GEISTDOERFER (P.), 1981. — Morphologie et histologie de l'appareil digestif des Macrouridæ (Téléostéens). I. Morphologie de l'appareil digestif. *Cybiu* 5 (2) : 3-44.
- GIRGIS (S.), 1952. — On the anatomy and histology of the alimentary tract of an herbivorous bottom-feeding cyprinoid, *Labeo horie* (Cuvier). *J. Morphol.*, 90 : 317-362.
- GRASSÉ (P.P.), DEVILLERS (C.), 1965. — *Précis de sciences biologiques. Zoologie*, tome 2 : *Vertébrés*. Paris, Masson & Co. éd., 1130 p.
- HOFER (R.), 1988. — Morphological adaptations of the digestive tract of tropical cyprinids and cichlids to diet. *J. Fish Biol.*, 33 : 399-408.
- HUGUENY (B.), 1990. — *Biogéographie et structure des peuplements de poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest : approches quantitatives*. Paris, Orstom, TDM, 65 : 296 p.
- HUGUENY (B.), LÉVÊQUE (C.), 1994. — Freshwater fish zoogeography in west Africa : faunal similarities between river basins. *Env. Biol. Fishes*, 39 : 365-380.
- JACOBSHAGEN (E.), 1913. — Untersuchungen über das Darm-system der Fische und Dipnoer. II : Materialien zur vergleichenden Anatomie des Darmkanals der Teleostomen nebst einer einleitenden Uebersicht. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 49 : 373-810.
- KAPOOR (B.G.), SMIT (H.), VERIGHINA (I.A.), 1975. — « The alimentary canal and digestion in teleosts ». In RUSSEL (F.S.), YONGE (M.), éd. : *Advances in Marine Biology*, 13. Academic Press, London (U.K.) and New York (U.S.A.) : 109-239.
- KEAST (A.), 1978. — Trophic and spatial interrelationships in the fish species of an Ontario temperate lake. *Env. Biol. Fish.*, 3 : 7-31.
- KING, 1989. — Distribution, size and feeding habits of *Eriomyrus brachyistius* (Gill, 1862) (Teleostei : Mormyridae) in a nigerian rainforest stream. *Cybiu*, 13 (1) : 25-36.
- KRAMER (D.L.), 1983. — The evolutionary ecology of respiratory mode in fishes : analysis based on the cost of breathing. *Env. Biol. Fish.*, 9 : 145-158.

- LAUZANNE (L.), ILTIS (A.), 1975. — La sélection de la nourriture chez *Tilapia galilaea* (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 9 (3) : 193-199.
- LIEM (K.F.), 1980. — Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoire of cichlid fishes. *Am. Zool.*, 20 : 295-314.
- LIEM (K.F.), KAUFMAN (L.S.), 1984. — « Intraspecific macroevolution : functional biology of the polymorphic Cichlid species, *Cichlasoma minckleyi* ». In ECHELLE (A.A.), KORNFIELD (I.), éd. : *Evolution of fish species flocks*. Univ. of Marine Press, Orono, Maine : 203-216.
- LOWE-McCONNEL (R.H.), 1991. — *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press, 382 p.
- MAGURAN (A.E.), 1988. — *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Ltd, London, 179 p.
- MATTHES (H.), 1963. — A comparative study of the feeding mechanisms of some African Cyprinidae. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 33 : 3-35.
- MICHEL (P.), 1973. — *Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Étude géomorphologique*. Paris, Orstom, Mémoires, 63, t. 1 et 2, 752 p. + cartes.
- NWADIARO, OKORIE, 1987. — Feeding habits of the african bagrid, *Chrysichthys filamentosus* in a Nigerian lake. *Jap. J. Zool.*, 33 (4) : 376-383.
- ODUM (W.E.), 1970. — « Utilization of direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus* ». In STEELE (J.H.), éd. : *Marine Food Chains*. Oliver & Boyd, Edinburgh : 222-240.
- OLIVRY (J.-C.), BRICQUET (J.-P.), MAHÉ (G.), 1993. — « Vers un appauvrissement durable des ressources en eau de l'Afrique humide ? ». In GLADWELL (J.S.), éd. : *Hydrology of warm humid regions*. Proceedings of the Yokohama Symposium, July 1993, *IAHS Publ.*, 216, 510 p : 67-78.
- 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.), éd. : *Diversité Biologique des Poissons des Eaux Douces et Saumâtres d'Afrique*. *Ann. Mus. r. Afr. Centr.*, 177 : 35-66.
- PIANKA (E.R.), 1969. — Sympatry of desert lizard (*Ctenotus*) in western Australia. *Ecology*, 50 : 1012-1030.
- RIBBINK (A.J.), 1990. — Alternative life-history styles of some African cichlid fishes. *Env. Biol. Fish.*, 28 : 87-100.
- ROBERTS (T.A.), 1975. — Geographical distribution of african freshwater fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 57 : 249-319.
- RODIER (J.), 1964. — Régimes hydrologiques de l'Afrique noire à l'Ouest du Congo. Paris, Orstom, Mémoires, 6, 137 p.
- ROSS (S.T.), 1986. — Resource partitioning in fish assemblages : a review of field studies. *Copeia*, 2 : 352-388.
- ROWNTREE (W.S.), 1903. — On some points in the visceral anatomy of the Characinae, with an enquiry into the relations of the ductus pneumaticus in the Physostomi generally. *Trans. Lin. Soc. Lond., 2nd ser., Zool.*, 9 : 47-81.
- SCHERRER (B.), 1984. — *Biosatistique*. Gaëtan Morin Ed., Boucherville, Canada, 850 p.
- SIBLY (R.M.), 1981. — Strategies of digestion and defecation. In TOWNSEND (C.R.), CALOW (P.), éd. : *Physiological Ecology*. Blackwell, Oxford : 109-139.
- SLOBODKIN (L.B.), RAPOPORT (A.), 1974. — An optimal strategy of evolution. *Q. Rev. Biol.*, 49 : 181-200.
- TEUGELS (G.G.), MCG. REID (G.), KING (P.), 1992. — Fishes of the Cross river basin (Cameroon - Nigeria). Taxonomy, Zoogeography, Ecology and conservation. *MRAC, Ann. Sc. Zool.*, 266 : 1-132.
- ULYEL (A.-P.), 1991. — *Écologie alimentaire des Haplochromis spp. (Teleostei : Cichlidae) du lac Kivu en Afrique centrale*. Thèse de Doctorat, Université Catholique de Louvain, 271 p.
- VERIGHINA (I.A.), MEDANI (J.I.), 1968. — The structure of the digestive tract in *Distichodus niloticus* (L.) and *Distichodus rostratus* (Günth.) in relation to feeding habits. *Voprosy ikhtiologii*, 8 : 710-721.
- WERNER (E.E.), MITTELBACH (G.G.), HALL (D.J.), 1981. — The role of foraging profitability and experience in habitat use of the bluegill sunfish. *Ecology*, 64 : 1540-1548.
- 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*. Univ. of Marine Press, Orono, Maine : 155-167.
- WOOTTON (R.J.), 1991. — *Ecology of teleost fishes*. Chapman & Hall, London, 404 p.
- ZARET (T.M.), RAND (A.S.), 1971. — Competition in tropical stream fishes : support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 : 336-342.

ANNEXE

Longueur relative de l'intestin de différentes espèces africaines (hors lac Tanganyika). Données originales et bibliographiques.
Relative gut length of different fish species (except Lake Tanganyika). Original and bibliographical data.

Espèces	Familles	Guilde	L/LS	Sources
1 <i>Acapoeta tanganyicae</i>	Cyprinidae	Micro/macrophyt.	5,00	Matthes, 1963
2 <i>Alestes baremoze</i>	Characidae	Omnivore	0,89	Rowntree, 1903 et présente étude
3 <i>Amphilius alesiensis</i>	Amphiliidae	Invertivore	0,51	Présente étude
4 <i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Bagridae	Invertivore	0,88	Présente étude
5 <i>Barbus anoplus</i>	Cyprinidae	Omnivore	0,80	Cambray, 1983
6 <i>Barbus macrops</i>	Cyprinidae	Omnivore	0,82	Présente étude
7 <i>Barbus sacraus</i>	Cyprinidae	Omnivore	1,63	Présente étude
8 <i>Brienomyrus brachyistius</i>	Mormyridae	Invertivore	0,45	King, 1989
9 <i>Brycinus macrolepidotus</i>	Characidae	Omnivore	1,16	Rowntree, 1903 et présente étude
10 <i>Brycinus nurse</i>	Characidae	Omnivore	1,31	Présente étude
11 <i>Chelaethiops elongatus</i>	Cyprinidae	Zooplancetophage	0,75	Matthes, 1963
12 <i>Chelaethiops minutus</i>	Cyprinidae	Zooplancetophage	0,70	Matthes, 1963
13 <i>Chromidotilapia guntheri</i>	Cichlidae	Omnivore	3,01	Présente étude
14 <i>Chrysichthys auratus</i>	Bagridae	Invertivore	1,98	Nwadiaro & Okorie, 1987 et prés. ét.
15 <i>Citharidium ansorgii</i>	Citharinidae	Micro/macrophyt.	5,67	Daget, 1962a
16 <i>Citharinops distichoides</i>	Citharinidae	Micro/macrophyt.	4,48	Daget, 1962b
17 <i>Citharinus citharus</i>	Citharinidae	Micro/macrophyt.	6,13	Daget, 1962b
18 <i>Citharinus conicus</i>	Citharinidae	Micro/macrophyt.	4,40	Daget, 1962b
19 <i>Citharinus eburneensis</i>	Citharinidae	Micro/macrophyt.	7,00	Daget, 1962b
20 <i>Citharinus gibbosus</i>	Citharinidae	Micro/macrophyt.	5,29	Daget, 1962b
21 <i>Citharinus latus</i>	Citharinidae	Micro/macrophyt.	6,78	Daget, 1962b
22 <i>Citharinus macrolepis</i>	Citharinidae	Micro/macrophyt.	4,46	Daget, 1962b
23 <i>Clarias anguillaris</i>	Clariidae	Omnivore	0,86	Présente étude
24 <i>Coptostomobarbus wittei</i>	Cyprinidae	Zooplancetophage	0,80	Matthes, 1963
25 <i>Distichodus engycephalus</i>	Distichodontidae	Micro/macrophyt.	4,71	Présente étude
26 <i>Distichodus niloticus</i>	Distichodontidae	Micro/macrophyt.	2,77	Verigh.&Med., 1968
27 <i>Distichodus rostratus</i>	Distichodontidae	Micro/macrophyt.	2,79	Verigh.&Med., 1968 et prés. étude
28 <i>Garra congoensis</i>	Cyprinidae	Micro/macrophyt.	4,50	Matthes, 1963
29 <i>Garra dembensis</i>	Cyprinidae	Micro/macrophyt.	4,50	Matthes, 1963
30 <i>Haplochromis adolphifrederici</i>	Cichlidae	Invertivore	1,68	Ulyel, 1991
31 <i>Haplochromis astatodon</i>	Cichlidae	Micro/macrophyt.	2,84	Ulyel, 1991
32 <i>Haplochromis gracilor</i>	Cichlidae	Omnivore	1,56	Ulyel, 1991
33 <i>Haplochromis graueri</i>	Cichlidae	Invertivore	1,92	Ulyel, 1991
34 <i>Haplochromis kamiranzovu</i>	Cichlidae	Micro/macrophyt.	3,05	Ulyel, 1991
35 <i>Haplochromis nigroides</i>	Cichlidae	Omnivore	1,88	Ulyel, 1991
36 <i>Haplochromis olivaceus</i>	Cichlidae	Micro/macrophyt.	3,32	Ulyel, 1991
37 <i>Haplochromis paucidens</i>	Cichlidae	Invertivore	1,42	Ulyel, 1991
38 <i>Haplochromis scheffersi</i>	Cichlidae	Omnivore	1,72	Ulyel, 1991
39 <i>Hemichromis fasciatus</i>	Cichlidae	Ichtyophage	0,78	Présente étude
40 <i>Hemistichodus mesmaekersii</i>	Distichodontidae	Invertivore	0,42	Daget, 1968
41 <i>Hemistichodus vaillanti</i>	Distichodontidae	Invertivore	0,37	Daget, 1968
42 <i>Heterobranchius isopterus</i>	Clariidae	Omnivore	1,32	Présente étude
43 <i>Hydrocynus forskalii</i>	Characidae	Ichtyophage	0,85	Rowntree, 1903 et présente étude
44 <i>Hydrocynus vittatus</i>	Characidae	Ichtyophage	1,06	Ulyel, 1991
45 <i>Hyperopisus bebe</i>	Mormyridae	Invertivore	0,67	Présente étude
46 <i>Ichthyoborus besse</i>	Distichodontidae	Ichtyophage	1,10	Daget, 1967
47 <i>Labeo horie</i>	Cyprinidae	Limnivore	16,75	Matthes, 1963 et Girgis, 1952
48 <i>Labeo lineatus</i>	Cyprinidae	Limnivore	16,10	Matthes, 1963
49 <i>Labeo niloticus</i>	Cyprinidae	Limnivore	16,90	Matthes, 1963
50 <i>Labeo parvus</i>	Cyprinidae	Limnivore	10,00	Présente étude
51 <i>Labeo roseopunctatus</i>	Cyprinidae	Limnivore	13,39	Présente étude
52 <i>Labeo senegalensis</i>	Cyprinidae	Limnivore	13,36	Présente étude
53 <i>Labeo variegatus</i>	Cyprinidae	Limnivore	17,00	Matthes, 1963
54 <i>Lates niloticus</i>	Centropomidae	Ichtyophage	0,52	Présente étude
55 <i>Leptocypris modestus</i>	Cyprinidae	Invertivore	0,93	Matthes, 1963
56 <i>Leptocypris niloticus</i>	Cyprinidae	Invertivore	0,52	Présente étude
57 <i>Marcusenius mento</i>	Mormyridae	Invertivore	0,55	Présente étude
58 <i>Marcusenius senegalensis</i>	Mormyridae	Invertivore	0,74	Présente étude
59 <i>Mormyrops anguilloides</i>	Mormyridae	Invertivore	0,46	Présente étude
60 <i>Mormyrus rume</i>	Mormyridae	Invertivore	0,78	Présente étude
61 <i>Nannocharax fasciatus</i>	Distichodontidae	Invertivore	0,43	Daget, 1961 et présente étude
62 <i>Nannocharax lineomaculatus</i>	Distichodontidae	Invertivore	0,37	Daget, 1961
63 <i>Nannocharax occidentalis</i>	Distichodontidae	Invertivore	0,34	Daget, 1961
64 <i>Nannocharax ansorgii</i>	Distichodontidae	Invertivore	0,52	Daget, 1961
65 <i>Nematogobius maindroni</i>	Gobiidae	Invertivore	0,37	Présente étude
66 <i>Opsaridium chrystyi</i>	Cyprinidae	Invertivore	0,73	Matthes, 1963
67 <i>Oreochromis mossambicus</i>	Cichlidae	Micro/macrophyt.	6,80	Hofer, 1988
68 <i>Papyrocranus afer</i>	Notopteridae	Omnivore	0,18	Teugels et al., 1992
69 <i>Parachanna obscura</i>	Channidae	Ichtyophage	0,55	Présente étude
70 <i>Paradistichodus dimidiatus</i>	Distichodontidae	Micro/macrophyt.	1,83	Daget, 1958
71 <i>Petrocephalus bovei</i>	Mormyridae	Invertivore	0,68	Présente étude
72 <i>Raiamas moorei</i>	Cyprinidae	Invertivore	0,73	Matthes, 1963
73 <i>Raiamas senegalensis</i>	Cyprinidae	Invertivore	0,38	Présente étude
74 <i>Raiamas steindachneri</i>	Cyprinidae	Invertivore	0,32	Présente étude
75 <i>Sarotherodon galilaeus</i>	Cichlidae	Micro/macrophyt.	6,54	Lauzanne & Ilitis, 1975
76 <i>Schilbe mystus</i>	Schilbeidae	Omnivore	0,86	Présente étude
77 <i>Synodontis ocellifer</i>	Mochokidae	Invertivore	2,18	Présente étude
78 <i>Synodontis schall</i>	Mochokidae	Invertivore	1,96	Présente étude
79 <i>Tilapia zillii</i>	Cichlidae	Micro/macrophyt.	5,03	Présente étude
80 <i>Xenocharax spilurus</i>	Distichodontidae	Omnivore	1,83	Jacobshagen, 1913 et Daget, 1960