

B. de Mérona

**ZONATION ICTHYOLOGIQUE
DES RIVIÈRES
EN AFRIQUE**



**RÉUNION DE TRAVAIL SUR
LA LIMNOLOGIE AFRICAINE**

Nairobi, 16-23 décembre 1979



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

ZONATION ICHTYOLOGIQUE
DES RIVIÈRES EN AFRIQUE

Bernard de MERONA *

* Hydrobiologiste, ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 Paris, FRANCE.

SUMMARY -

The longitudinal zonation of watercourses has been for many years a central problem preoccupying hydrobiologists, owing to the innumerable applications possible in fish farming, hydrological installations, faunistic control following pollution, etc.

Using data on temperate zone rivers and some data on tropical rivers, Illies and Botosaneanu are able to propose a general pattern. A river consists of the Krenon (source area), the Rhitron (mountain area with a sharp gradient) and the Potamon (plain area). Each of these areas is of variable importance and can be divided into sub-areas.

Data available show that African rivers follow this pattern quite clearly, but the fact that it exists does not make the problem of classifying rivers any simpler.

Two main types of rivers may be distinguished :

- Those with their source in the mountains and descending a sharp gradient, in which a clear zonation pattern for fishes may be seen. A high-plateau zone is followed by a cascade zone and then a plain zone.
- Rivers with a gradual and regular gradient along the whole course. In this case, their external aspect remains unchanged and only the source zone and the estuarine area differ by their fish communities.

Finally, as in rivers of temperate zones, the distribution of fish is mainly determined by the physical characteristics of the habitat. Among these, the slope gradient, and consequently the speed of the current, seem to play a predominant role.

SOMMAIRE

I - INTRODUCTION	1
1) Exposé critique des méthodes	1
1-1 - Echantillonnage	
1-2 - Expression des données	
1-3 - Description des données	
2) Etude de l'évolution des caractéristiques des peuplements	8
3) Zonation des rivières de zone tempérée	8
II - ETUDES DE ZONATION EN AFRIQUE	11
III - DISCUSSION GENERALE - CONCLUSION	17
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	25

I - INTRODUCTION

Depuis de nombreuses années, la zonation des rivières est au coeur des préoccupations des ichthyologues. La rivière constitue un milieu variable, varié et complexe et il est naturel que la démarche d'un chercheur soit de vouloir mettre de l'ordre dans cette diversité pour arriver à une meilleure connaissance. Mais, au delà de cette curiosité scientifique, classer et zoner les cours d'eau s'est avéré avoir de multiples applications. La pêche artisanale ou sportive, la contrôle des pollutions, les aménagements hydrologiques des cours sont parmi les plus importantes.

Les méthodes utilisées dans ce genre d'études sont très variées, les plus simples comme les plus sophistiquées sont relevées dans les travaux. Cette variété est le premier écueil dans la comparaison et la synthèse des apports sur ce sujet et une mise au point est nécessaire, aussi bien pour la discussion d'études antérieures que pour la réalisation de nouveaux travaux.

1 - Exposé critique des méthodes

1-1 - Echantillonnage.

Toutes les méthodes d'échantillonnage sont employées. Elles doivent être choisies en fonction du milieu à échantillonner, mais aussi d'un certain nombre d'impératifs propres aux problèmes de zonation. En effet, en raison des variations saisonnières dans les conditions hydrologiques des rivières, l'ensemble des prélèvements tout au long du cours d'eau étudié doit être fait à la même époque. Les pêches doivent donc être rapides. Par ailleurs, les milieux peuvent être extrêmement différents, de la source à l'embouchure, et les méthodes employées peuvent être également différentes, ce qui pose le problème de la comparaison entre échantillons et donc de la manière d'exprimer les données.

1-2 - Expression des données.

Les données sont présentées sous forme de tableaux à double entrée : échantillon ou station / espèce. Ce sont, soit des présences-absences, soit des données semi-quantitatives, soit des données brutes, soit encore des données relatives en prises par unité d'effort. Chacun de ces modes d'expression présente des inconvénients. La signification de l'absence d'une espèce dans un échantillon est très discutable, elle ne peut en particulier être une preuve de l'absence dans le peuplement. En données semi-quantitatives, la perte d'information est importante, et en données brutes, il est dangereux de comparer des prélèvements, soit que le type d'échantillonnage ait été différent, soit que la richesse des milieux à comparer soit sans commune mesure.

L'expression idéale des données est bien sûr les prises par unité d'effort mais elle implique d'une part un moyen d'échantillonnage commun pour tous les prélèvements et d'autre part la possibilité de définir une unité d'effort satisfaisante.

1-3 - Description des données.

Les résultats sont illustrés de différentes manières. Les figures les plus fréquemment rencontrées sont doubles. Dans une partie supérieure, la rivière est représentée avec les stations prospectées, soit sous forme de carte schématique, soit sous forme de profil. Dans la partie inférieure est portée la liste des espèces avec les occurrences dans chacune des stations (fig. 1).

Les occurrences sont quelquefois remplacées par des segments représentant l'aire de distribution des espèces (fig. 2). L'épaisseur des traits peut être proportionnelle à l'abondance de l'espèce.

Une représentation différente est proposée par Illies (1953) pour les communautés d'invertébrés, mais pourrait être utilisable pour des peuplements de poissons particulièrement riches (par exemple bassin du Zaïre). Il s'agit de porter sur un système d'axes pour chaque station le nombre d'espèces présentes dans les autres stations (fig. 3).

Il est également possible de porter directement sur la carte du cours d'eau l'abondance des espèces sous forme de carrés dont la couleur varie en fonction du nombre d'individus (fig. 4).

Lorsque les différences entre les stations n'apparaissent pas simplement (structure complexe des peuplements, différences dans la composition relative...), il est nécessaire de recourir à des procédés statistiques.

Pour évaluer les rapprochements entre stations ou entre espèces, tout un arsenal de distances peut être utilisé. La plus facile d'emploi et la plus pondérée est indéniablement le coefficient de corrélation. Il présente l'énorme avantage de pouvoir être testé statistiquement. Bien sûr, un certain nombre de contraintes sont attachées à l'utilisation du test, en particulier, il est nécessaire que les distributions soient normales. En ce qui concerne les échantillons dans des populations de poissons, ce n'est jamais le cas, cependant une transformation simple telle que $\log(1+x)$ permet d'obtenir une normalisation approximative et ainsi d'utiliser les valeurs seuils au moins à titre indicatif.

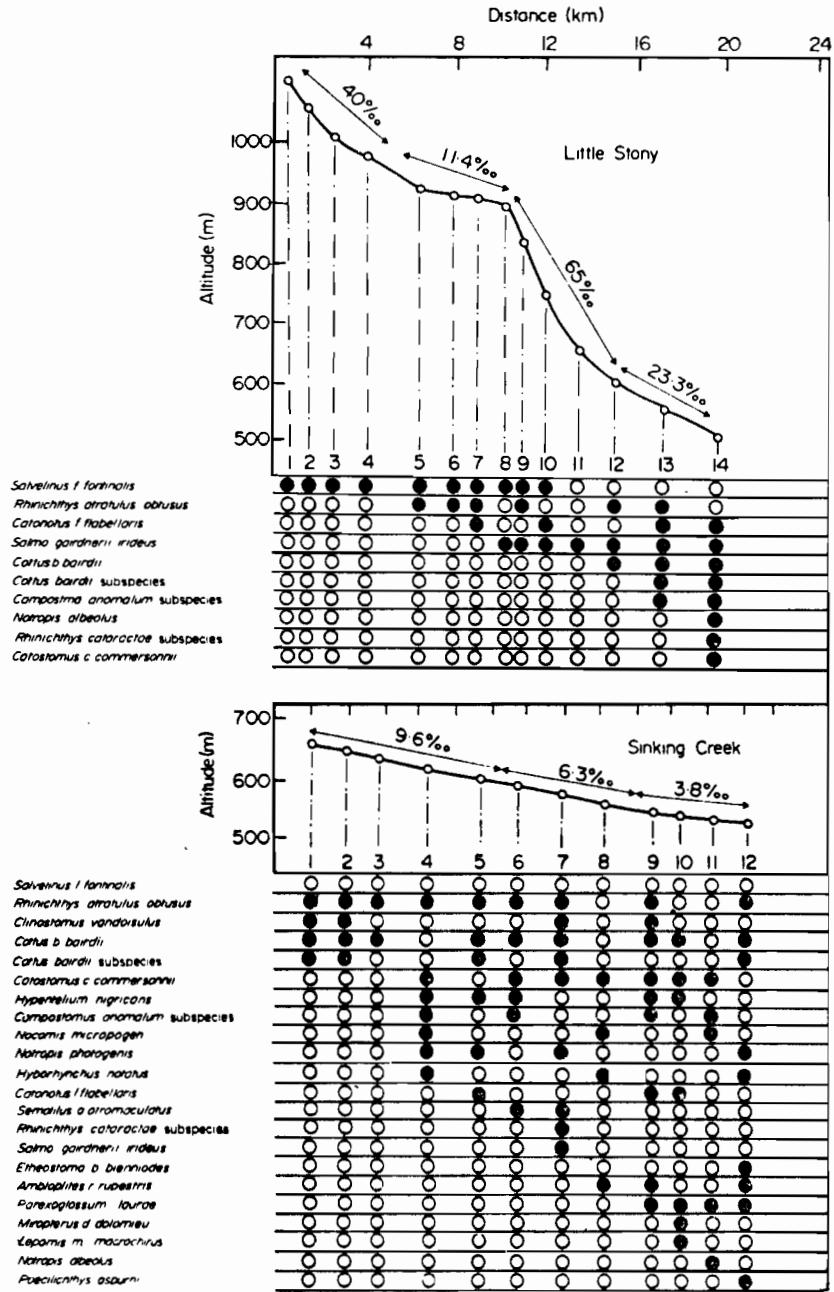


Figure 1 - Distribution longitudinale des poissons dans deux cours d'eau de Virginie, en relation avec l'altitude et le gradient (d'après Burton et Odum, 1945).

LONGITUDINAL DISTRIBUTION OF GOMBAK R. FISH

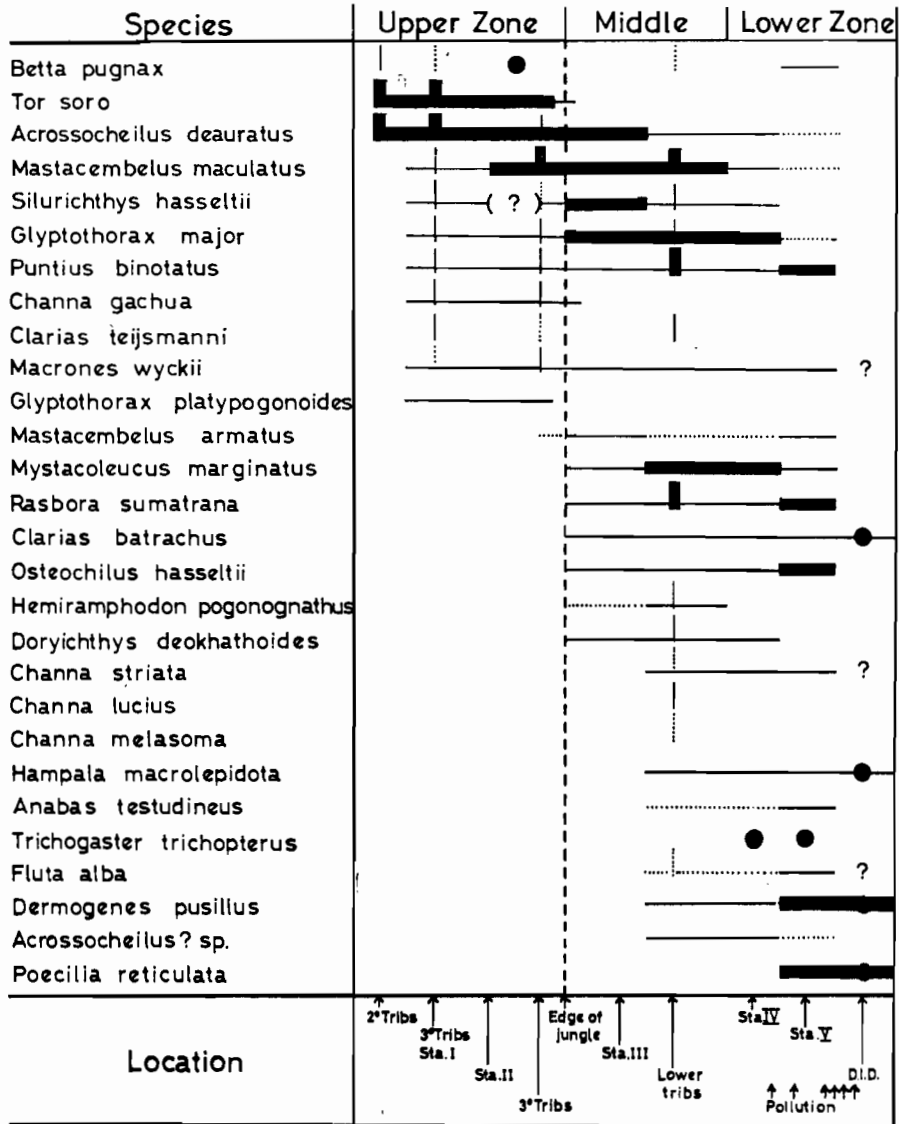


Figure 2 - Distribution longitudinale des Poissons de la Gomback (Malaisie). Pointillés : occurrence rare ; trait fin : espèce constante ; trait épais : plus de 10 % des captures ; traits verticaux : occurrence dans les affluents ; cercles : espèces observées mais non capturées (d'après Bishop, 1973).

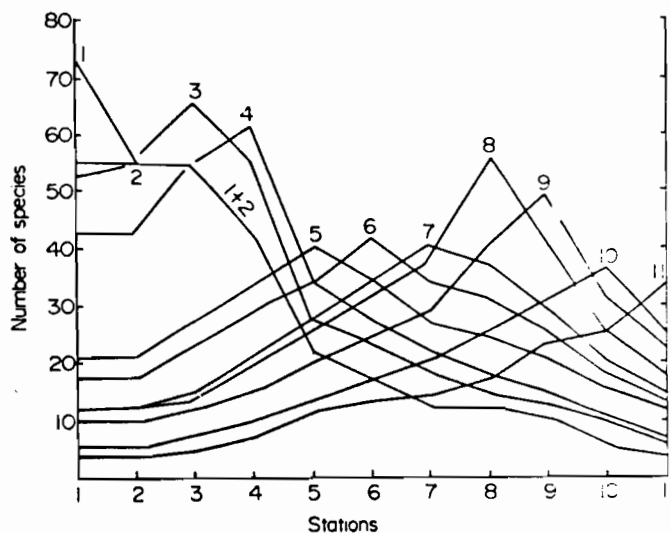


Figure 3 - Nombre d'espèces dans quatre ordres d'insectes trouvés dans chaque station de la Fulda, et nombre des mêmes espèces présentes dans les autres stations (d'après Illies, 1953).

La matrice de corrélation obtenue est difficile à visualiser, surtout si elle est de dimensions élevées. Différentes méthodes permettent de l'interpréter.

- Polygones inscrits : il s'agit de placer sur un cercle les différents prélèvements et de réunir d'un trait ceux qui ont une corrélation supérieure à un seuil fixé (Daget, 1976) (fig. 5).

Dans certains cas il est possible de remplacer le cercle par une carte de la région où ont été effectués les prélèvements (Albaret et Mérona, 1978).

- Classifications hiérarchiques : dendrogrammes. Partant des corrélations les plus élevées, le problème consiste en la construction pas à pas d'un arbre hiérarchisé (fig. 6). A chaque étape, les corrélations des points avec les groupes déjà formés se calculent par une formule d'algorithme :

$$d_{i-jk} = \alpha d_{i-j} + \beta d_{i-k} + \gamma d_{j-k} - \delta \left| d_{i-j} - d_{i-k} \right|$$

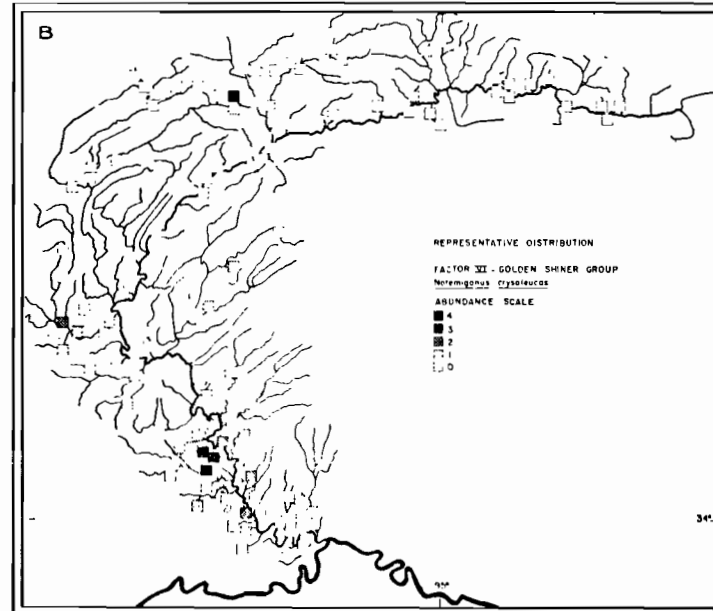
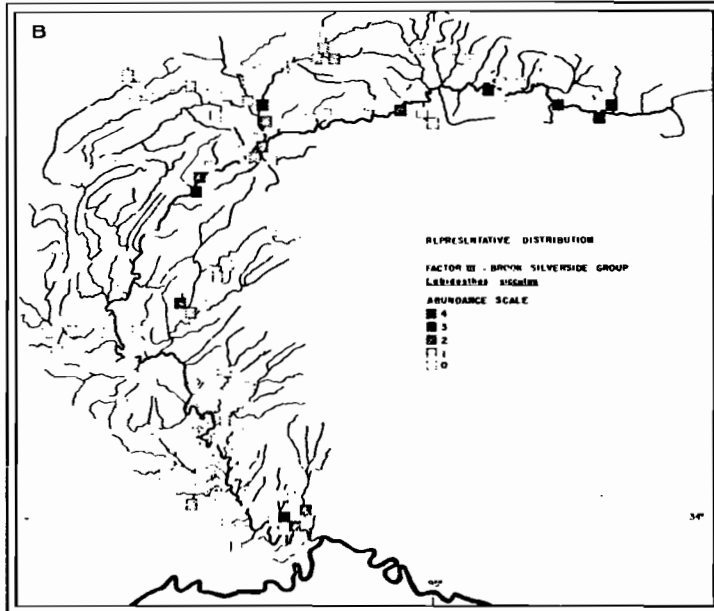
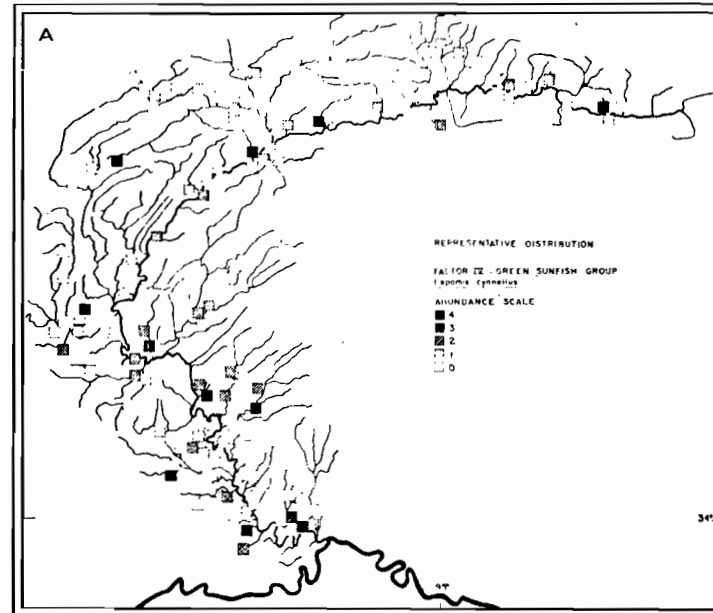
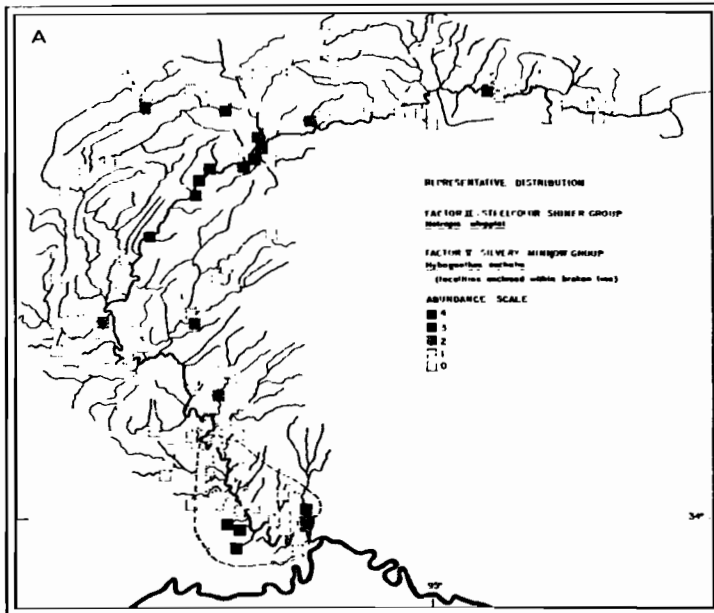


Figure 4 - Abondance, dans 131 prélèvements dans la Kiamichi, des espèces présentant la plus forte corrélation avec les facteurs II et V, III, IV et VI de l'analyse en composantes principales (d'après Echelle et Schnell, 1976).

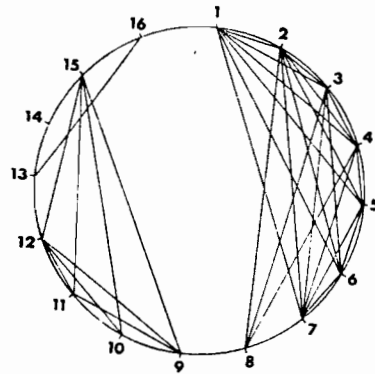


Figure 5 - Interprétation d'une matrice de similitude d'ordre 16 par la méthode des polygones inscrits (d'après Daget, 1976).

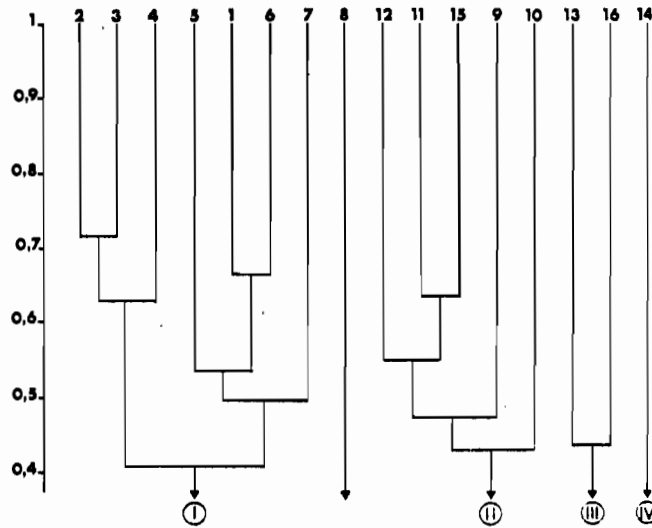


Figure 6 - Dendrogramme représentant une matrice de similitude d'ordre 16 ($\beta = -0,25$) d'après Daget, 1976).

Enfin, des méthodes plus globales de représentation des prélèvements ou des espèces ont été utilisées pour des études de zonation : ce sont les méthodes d'analyses de données. Il s'agit de projeter les points définis par un nombre élevé de dimensions sur les axes qui prennent en compte le maximum de variabilité.

Des exemples d'utilisation de ces méthodes peuvent être trouvés dans les travaux d'Echelle et Schnell (1976), Lévêque et Gaborit (1972), Vermeaux (1976 et 1977), Mérona (1979), Durand (1973).

L'analyse des correspondances présente l'avantage de donner une représentation conjointe des sujets et des observations et de pouvoir placer sur le graphe des données concernant les paramètres physico-chimiques (fig. 7 et 8).

2 - Étude de l'évolution des caractéristiques des peuplements

Au lieu de caractériser le peuplement par sa composition spécifique, il peut être suffisant pour distinguer des zones d'étudier certains indices tels que la richesse spécifique, la diversité, l'équitabilité.

Le seul nombre des espèces présentes dans l'échantillon peut suffire à mettre en évidence une succession écologique dans un cours d'eau (Sheldon, 1968). Le plus souvent cependant, les auteurs utilisent des indices de diversité pris dans le sens de la quantité d'information apportée par un échantillon. Beaucoup de travaux ont discuté la validité de différents indices parmi lesquels Debénédictis (1973), Pielou (1966), Kaesler et Herricks (1976), Laxton (1978), Routledge (1979).

L'indice le plus utilisé est l'indice de Shannon donné par la formule :

$$I_{Sh} = - \sum p_i \cdot \log_2 p_i$$

p_i : fréquences relatives de chaque espèce dans l'échantillon.

L'équitabilité qui est une sorte de diversité relative à la richesse est parfois utilisée pour les comparaisons entre peuplements.

3 - Zonation des rivières de zone tempérée

Les premiers travaux sur le sujet, dans les rivières européennes, définissent un certain nombre de zones par l'espèce de poisson dominante (Borne, 1877 ; Nowicki, 1889). Des études ultérieures tentent de décrire les caractéristiques physiques de ces zones ou même leur peuplement d'invertébrés (Thieneman, 1912 et 1925 ; Carpenter, 1925 ; Huet, 1954 et 1962 ; Muller, 1951 ; Macan, 1961).

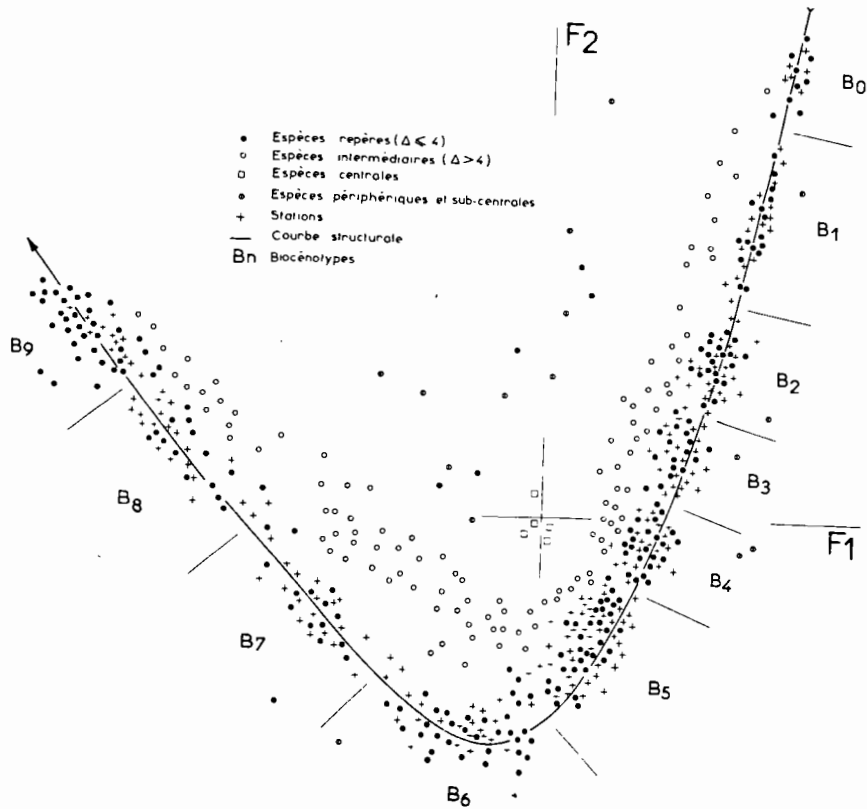


Figure 7 - Représentation dans le plan des facteurs 1 et 2 de l'analyse des correspondances, des espèces et des stations du réseau hydrographique franc-comtois (d'après Vermeaux, 1976).

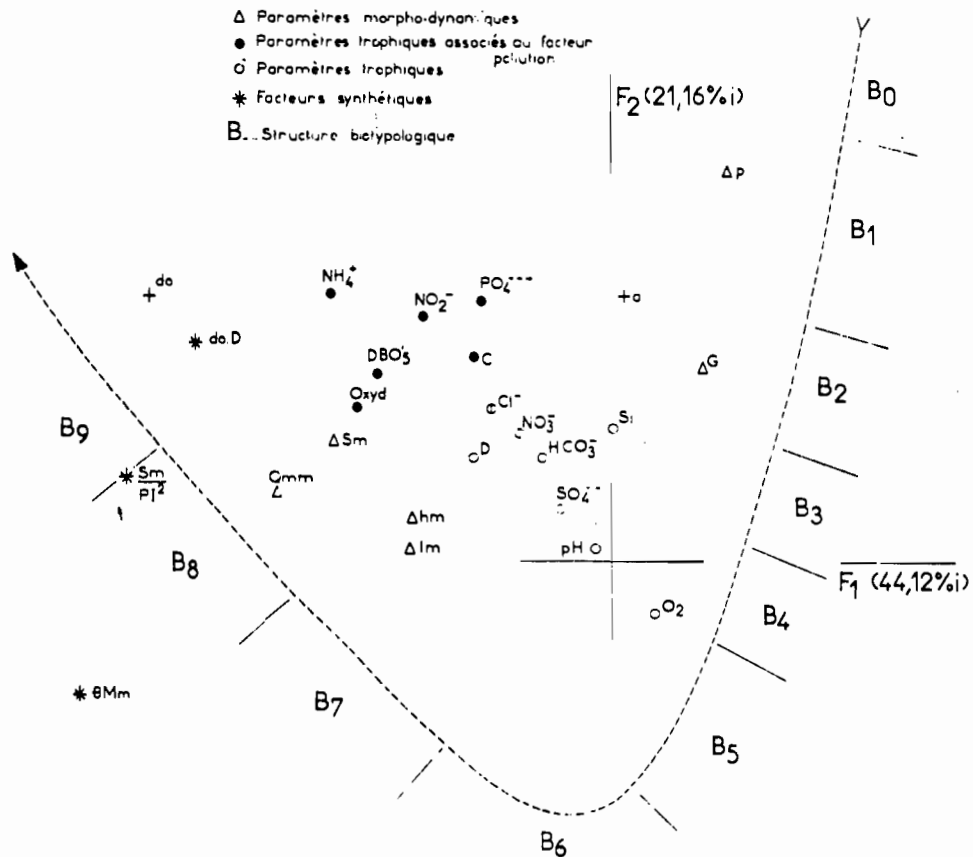


Figure 8 - Représentation dans le plan des facteurs 1 et 2 de l'analyse des correspondances sur les stations du réseau hydrographique franc-comtois, des paramètres physicochimiques (d'après Vermeaux, 1977).

A la suite de ces travaux, il est bien établi que les caractéristiques physiques attachées à une portion de cours de rivière conditionnent la composition spécifique des peuplements de poissons. Le facteur le plus important, de l'avis de beaucoup d'auteurs, est la vitesse du courant en ce qu'elle modifie ou même détermine un grand nombre d'autres caractères. C'est ainsi que des torrents à fond de rochers, on passe progressivement aux larges rivières à fond vaseux. De même, les eaux cascadantes sont beaucoup plus oxygénées que des eaux dormantes. La température est, dans les eaux courantes, beaucoup moins soumise aux variations atmosphériques.

Cependant, d'autres paramètres peuvent avoir leur importance tels que la composition ionique, le pH, ou même des facteurs biologiques. Macan (1961) développe l'importance du comportement des espèces, de la prédation, de l'abondance en phytoplancton, etc.

Toutes ces études ont été faites sur des rivières de zone tempérée (européenne ou américaines) et les zonations proposées sont difficilement généralisables en ce qu'elles sont sous-tendues par un schéma classique de rivière de montagne soumise à une alternance saisonnière de température. Dans le souci de proposer un schéma applicable à l'ensemble des rivières mondiales, Illies et Botosaneanu (1963) établissent une partition des cours d'eau en deux grandes zones. Le Rhithron, zone montagneuse à forte pente, et le Potamon, zone de plaine à dénivelé faible. Chacune de ces parties est elle-même subdivisée par les auteurs en Epi, Meta, Hypo, Rhithron et Potamon.

Cette zonation s'appuie principalement sur des considérations faunistiques. Selon la rivière étudiée, certaines de ces zones peuvent être absentes, d'autres très étendues.

Pourtant, il s'est avéré que certains cours d'eau ne pouvaient être décrits par ce schéma. D'une part, les limites entre zones ne sont pas brutales, mais le plus souvent il existe des interzones qui peuvent être aussi étendues que les zones elles-mêmes. D'autre part, la succession des zones peut être tout à fait variable en fonction du relief rencontré (Sommani, 1953 ; Huet, 1949 et 1962). C'est pourquoi d'autres approches ont été tentées. Des études de la distribution des espèces individuelles (Shelford, 1911 ; Burton et Odum, 1945), ou des groupes d'espèces associées (Stevenson *et al.*, 1974 ; Echelle et Schnell, 1976 ; Vermeaux, 1976 et 1977) donnent une image plus détaillée et plus précise, mais en même temps plus complexe de la zonation.

D'autres travaux se sont intéressés à la diversité des peuplements et mettent en évidence des variations de cet indice le long du cours des rivières (Sheldon, 1968 ; Whiteside et Mc Natt, 1979 ; Harrel *et al.*, 1967 ; Deacon et Bradley, 1972). Elle augmente généralement des hauts cours vers les bas cours. Cependant, certains auteurs ont pu montrer que la diversité spécifique était en fait liée à la diversité de l'habitat (Gormann et Karr, 1978 ; Tramer et Rogers, 1973 ; Shelford, 1911). Celle-ci est naturellement assez délicate à appréhender et n'est pas nécessairement liée à la position le long de la rivière du biotope considéré.

Dans la zone intertropicale, et particulièrement en Afrique, le problème revêt une grande importance. Les eaux douces sont en général très productives et elles fournissent une grande part de l'alimentation protéique humaine. Il est donc absolument nécessaire de connaître ces milieux en vue de leur exploitation rationnelle et de leur protection.

Les figures 9, 10 et 11 donnent une image de l'hydrographie du continent africain, ainsi que de la répartition des pluviosités et des zones de végétation.

II - ÉTUDES DE ZONATION EN AFRIQUE

Deux types principaux de cours d'eau ont fait l'objet d'études de zonation. Il s'agit d'une part de rivières qui présentent le long de leur cours une succession de faciès faciles à différencier, et d'autre part de rivières dont l'aspect est approximativement identique de la source à l'embouchure. Les premières sont des rivières de montagne dont le dénivelé est important et où des ruptures de pente entraînent des modifications brutales dans la vitesse du courant et la nature du substrat.

Dans les bassins du Congo Oriental, Marlier (1954), étudiant un grand nombre de cours d'eau, constate généralement l'existence d'une succession de zones : zone de ruisseau relativement calme entre 2500 et 1500 m, zone de cascades entre 1500 et 1000 m, puis zone de plaine en deçà. Il relie ces zones à la présence d'espèces de poissons caractéristiques et propose le schéma de zonation suivant (fig. 12) :

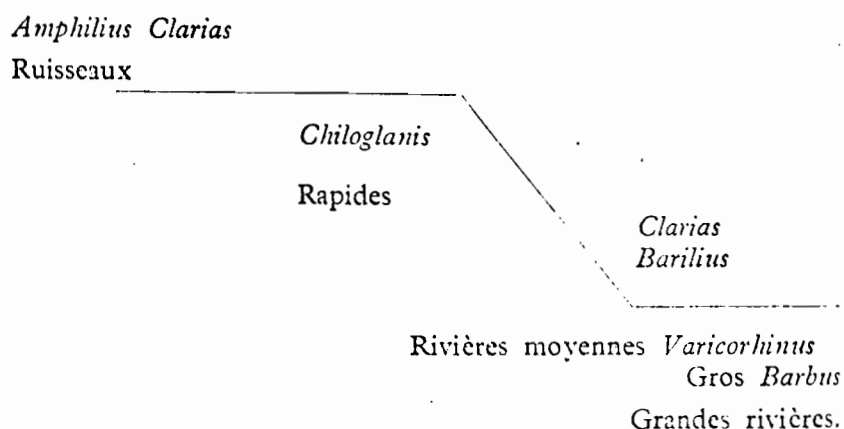


Figure 12 - Schéma de zonation des poissons dans les rivières du Congo oriental (d'après Marlier, 1954).

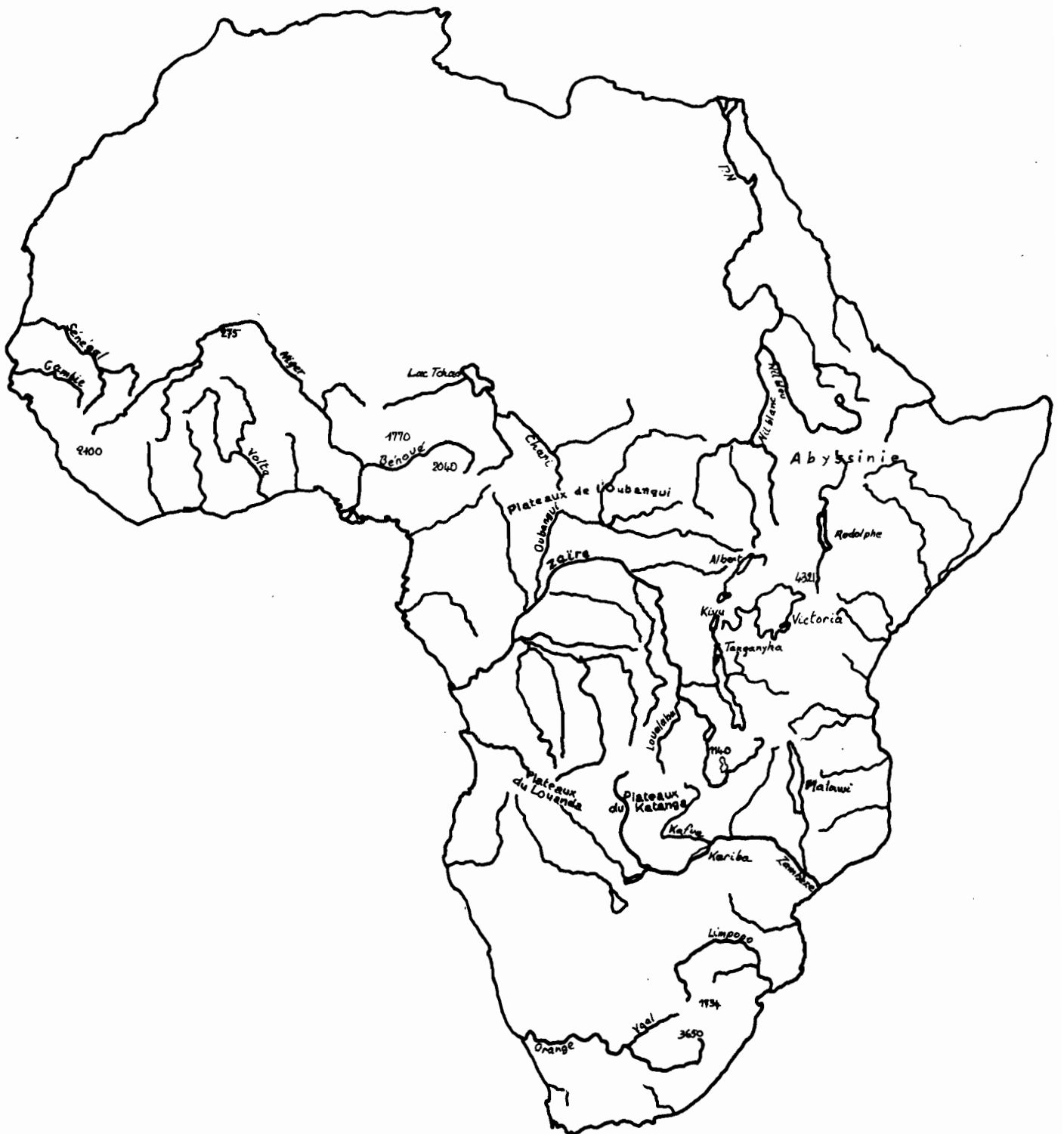


Figure 9 - Hydrographie du Continent Africain.

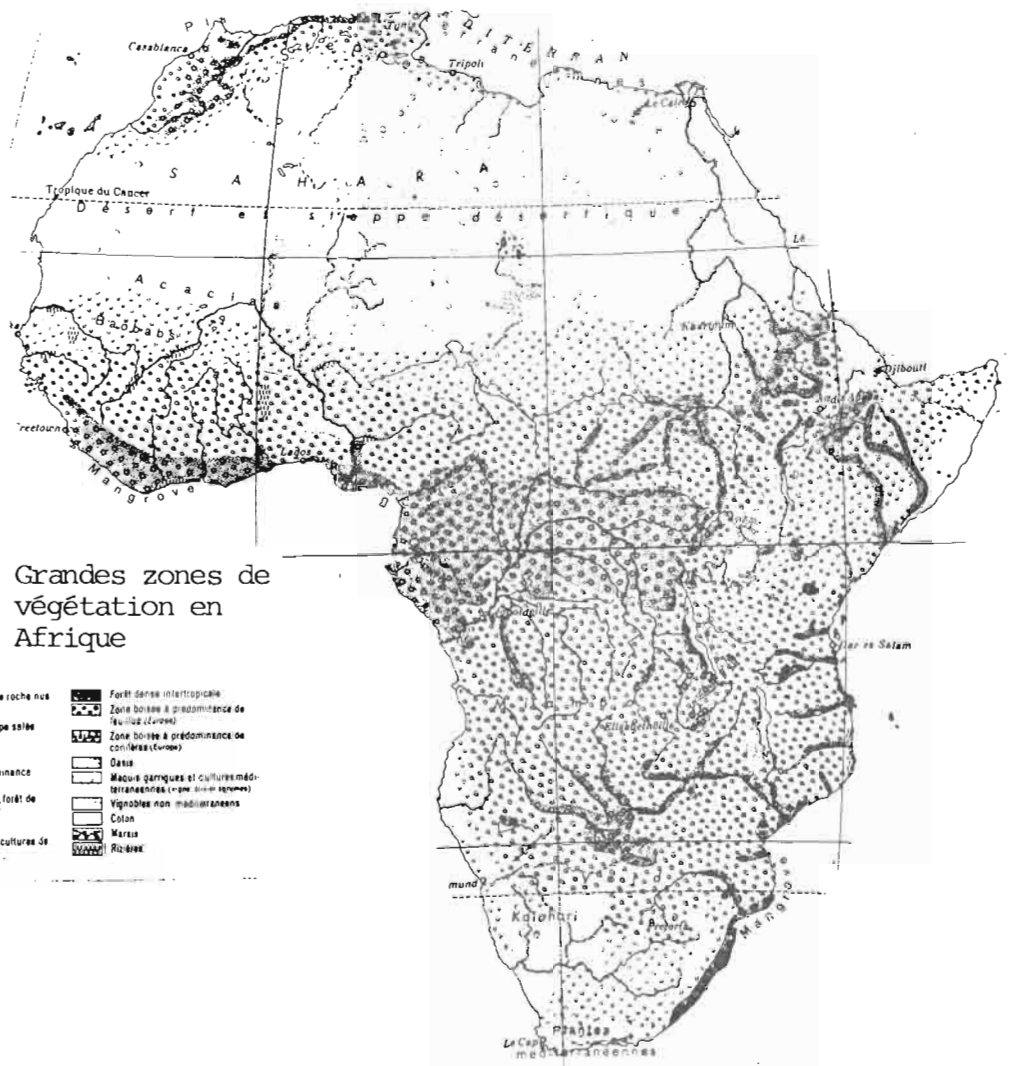


Figure 10 - Grandes zones de végétation en Afrique



Figure 11 - Pluviométrie en Afrique

Précipitations annuelles et saisons de pluies



L'auteur note par ailleurs une richesse spécifique croissante à mesure que l'on descend le cours. La taille des espèces augmente également des ruisseaux vers les rivières.

Malaisse (1976) a entrepris une étude écologique très complète d'un bassin de la même région (la Luanza) et retrouve et précise les résultats de son prédécesseur.

Il divise la rivière en trois parties :

- la région du plateau (1690 à 1310 m), de pente 11,3 p. mille ;
- la région des contreforts (1310 à 995 m), de pente 71 p. mille, séparée de la première par une chute de 22 m de haut ;
- la région de plaine (995 à 975 m), de pente 1,1 p. mille, qui comprend une dépression marécageuse et une plaine proprement dite.

La répartition de l'ensemble de la faune et de la flore est dégagée, et un schéma de zonation s'appuyant sur la distribution des poissons est proposé (fig. 13). Ce schéma est tout à fait conforme aux premiers résultats de Marlier.

Dans les bassins d'Afrique du Sud, Harrison et Elsworth (1958), Ollif (1960) déterminent des zonations longitudinales nettes et Harrison (1965) tente d'appliquer le schéma proposé par Illies et Botosaneanu (1963). Sur les six rivières passées en revue, seul le Zambèze présente une organisation un peu particulière (tabl. I). Sur ce fleuve, la zone de source et le Rhithron sont absents.

Les zonations sont basées principalement sur la composition de la faune d'invertébrés, mais Ollif (1960) donne quelques indications sur les espèces de poissons rencontrées : *Salmo gairdnerii* et *Amphilius natalensis* sont signalés de la partie inférieure de la zone de torrent (Hyporhithron), *Labeo rubromaculatus* et *Barbus marequensis* dans la "rejuvenated zone", ces deux dernières espèces et *Clarias gariepinus* dans la "sand bed zone". Enfin, des espèces d'eau saumâtre ou salée sont trouvées dans la zone estuarienne, appartenant aux familles *Gobiidae*, *Mugilidae* et *Sparidae*. Par ailleurs, une espèce apparaît seulement liée à la nature du biotope. Il s'agit de *Labeo cylindricus* capturé dans les rapides.

Développant cet aspect de préférendum d'habitat, Gaigher (1973) étudie sur la Limpopo, la distribution des espèces en distinguant trois types d'habitat et quatre zones d'altitude.

Cinq groupes d'espèces sont mis en évidence :

- des espèces ubiquistes que l'on trouve à toutes les altitudes et dans des milieux variés ;
- des espèces à large distribution, mais absentes des torrents froids d'altitude ;
- des espèces des cours moyen et inférieur affectionnant surtout les eaux calmes ;
- des espèces du haut cours et du cours moyen ;
- des espèces à distribution très limitée et/ou très spécialisées dans leur habitat.

Dans le même ordre d'idées, Farquharson (1962) s'intéressant à la distribution des Cyprinidae en Afrique du Sud, met en évidence, en plus de différences spécifiques de bassin à bassin, des distributions limitées de certaines espèces à l'intérieur de la même rivière.

Dans les mêmes bassins, Balon (1974) étudie la zonation longitudinale d'un affluent du Zambèze en aval des chutes Victoria : le Kalomo.

ÉCOLOGIE DE LA RIVIÈRE LUANZA

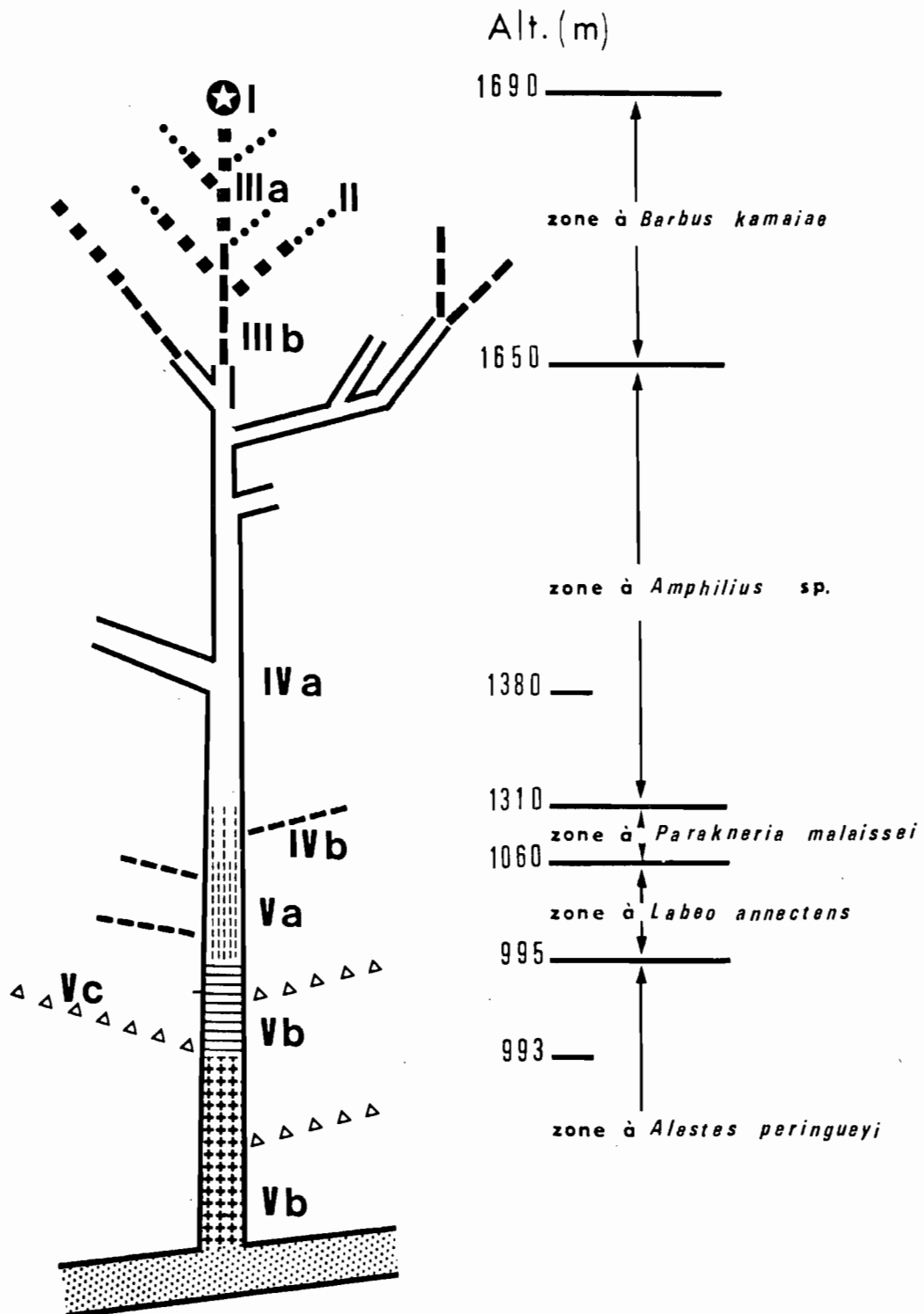


Figure 13 - Zonation théorique pour un cours d'eau du versant oriental du plateau des Kundelungu (d'après Malaisse, 1976).

Table 1. ILLIES' RIVER ZONES AND SOUTHERN AFRICAN RIVERS

	GREAT BERG Harrison & Elsworth 1958	TUGELA Oliff, 1960	VAAL	ORANGE	SABIE Eastern Transvaal	ZAMBEZI
ILLIES' ZONES MOUNTAIN SOURCE	Zone I Mountain Source Zone 2. Waterfalls	Zone 1. Source	(Elands River)	Sunqu or Upper Orange		Absent
Altitude, metres	1525-1220	3050-2290	3335-3050	3353-3050	2150	
EPIRHITHRON	Zone II Mountain Torrent	Zone 3 Mountain Torrent	(Elands River)	Sunqu or Upper Orange		Absent
Altitude, metres	1220-305	2290-1525	(Similar to Tugela)	3050-2740	2130-1525	
Length, km.	9.7	6.9		16?	?	
METARHITHRON	Zone III A Upper Foothill Hard Bottom Zone	Zone 4 Foothill Torrent Zone	(Elands)			Absent
Altitude, metres	305-152			2740-2130		
Length, km.	6.4			25?		
HYPORHITHRON	Zone III B Lower Foothill Hard Bottom Zone	Ditto	(Source of Klein Vaal)			Absent
Altitude, metres	152-90	1524-1230	down to 1525	2130-1830	2130-1525	
Length, km.	40	17		40?	16	
EPIPOTAMON	Lower end of Zone III and Zone IV Foothill Soft Bottom Zone	Zone 5 Valley Sand Red Zone including rejuvenation zone 910-550 m fr. 114 km	Source of Vaal at 1680 m 960 km to Orange confluence confluence at 1070 m Rejuvenation at Augrabies Falls, 120 m drop in 26 km.			Source at 1525 m Rejuvenation at Suapuma cataracts and other places, specially Victoria Falls, 64 km of rapids.
Altitude, metres	91 to almost sea level	1230 to almost sea level	1830 to 91		1524 - c. 91	1524 to 240
Length, km.	193	488	2010		322	2898
METAPOTAMON					Joins Incomati	Below Kebrabasa Rapids to Lupuata Gorge 244-122
Altitude, metres						320
Length, km.						
	Zone V	Absent	Very short, if present, and se- verely scoured out seasonally (Brown, 1956)			
HYPOPOTAMON	Flood Plain					Lupuata Gorge to sea. 122 to almost sea level
Altitude, metres	Almost sea level		90 to sea level		90 to almost sea level	320
Length, km.	16		45		320	

Tableau 1 - Application du schéma de zonation d'Illies aux rivières d'Afrique du Sud (d'après Harrison, 1965).

L'auteur détermine trois zones topographiques, le haut plateau, l'escarpement, la gorge et le plancher de la vallée, et quatre groupes d'espèces. Ce sont :

- les espèces ubiquistes,
- les espèces du plateau et de l'escarpement, (voir fig. 14)
- les espèces du plateau seul,
- les espèces de la gorge.

Il relie par ailleurs la distribution des Cichlidae à la pente qui croît régulièrement de la source au confluent.

A côté de ces rivières à zonation physiographique nette, un certain nombre de cours d'eau présentent un faciès homogène sur la presque totalité de leur longueur. Des travaux sur ces types de milieux ont été effectués dans les bassins côtiers d'Afrique de l'Ouest.

Les rivières apparaissent comme une succession de vasques d'eaux calmes séparées par des seuils rocheux où l'eau est animée d'un courant (radiers). Seule une petite portion proche de la source présente un faciès différent. Il s'agit de petits ruisseaux qui se réduisent à des mares lorsque l'eau s'arrête de couler pendant l'étiage.

Dans l'Ogun (Nigeria) (Sydenham, 1978) aussi bien que dans le Bandama (Côte d'Ivoire) (Mérona, 1979), une grande partie du cours est habitée par un peuplement de poissons homogène. Seules deux zones réduites, l'une dans la partie la plus inférieure du cours, l'autre dans le cours supérieur peuvent être isolées par la présence de quelques espèces. La première zone est caractérisée par la présence d'espèces d'eaux saumâtres, mais dans l'Ogun, quelques espèces d'eaux douces y sont également attachées. L'auteur relie ce fait à la présence de forêts inondées.

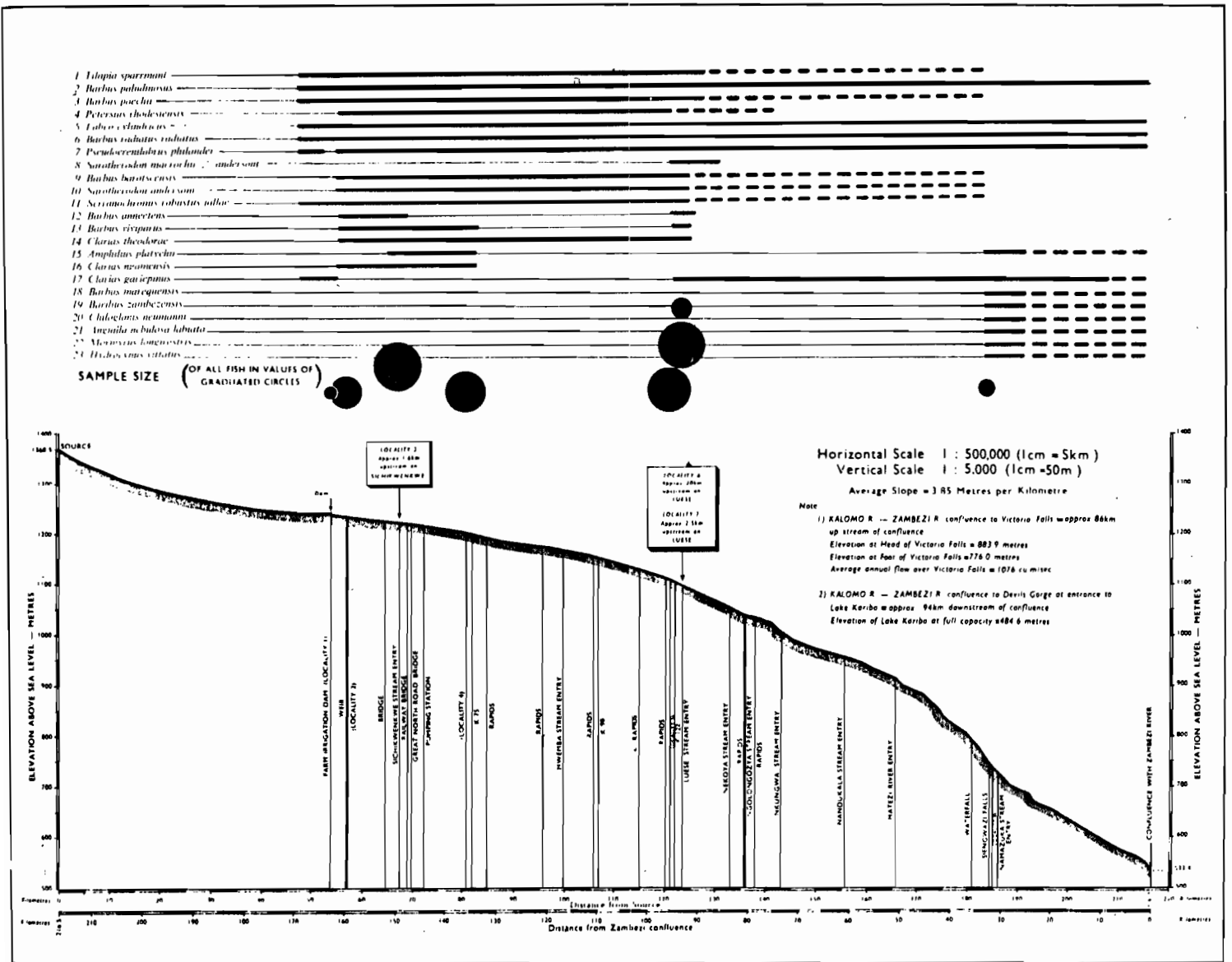
La zone de cours supérieur est caractérisée par des petites espèces de ruisseaux : *Barbus*, *Aplocheilichthys*, *Epiplatys*, *Neoloebias*. Dans le Bandama elle se prolonge en une zone présentant des milieux plus profonds et caractérisée par la présence de deux espèces.

Par ailleurs, aucune variation des caractéristiques des peuplements (richesse, diversité) en relation avec la zonation n'a pu être mise en évidence dans le bassin du Bandama. La figure 15 illustre la zonation de ce type de rivière à faible dénivelé.

On recense par ailleurs quelques travaux portant sur de petits cours d'eau de quelques kilomètres de long. Welcomme (1969), dans la Kafunta du bassin du lac Victoria relève quatre espèces réparties tout le long du cours et 15 à 250 m de l'embouchure et dans les marécages voisins. Lelek (1968), échantillonnant le cours inférieur d'une petite rivière du Ghana, note une disposition inverse dans l'abondance des Cichlidae et des espèces de *Barbus*. Les premiers étant plus abondants dans le bas cours à pente faible (fig. 16).

III - DISCUSSION GÉNÉRALE - CONCLUSION

Les résultats obtenus dans les rivières d'Afrique sont finalement assez comparables à ceux que l'on a relevés dans les cours d'eau des zones tempérées. En effet, il semble en général possible d'associer à une zone morphologiquement définie, une ou plusieurs espèces caractéristiques. A l'inverse, lorsque le faciès de la rivière est homogène, les espèces



r. 67. Elevation diagram of the Kalomo River with approximate distribution of individual fish species (solid and broken bars) and size of samples.

Figure 14 - Profil de la Kalomo et distribution approximative des espèces de poissons. Les cercles indiquent la taille des échantillons (d'après Balon, 1974).

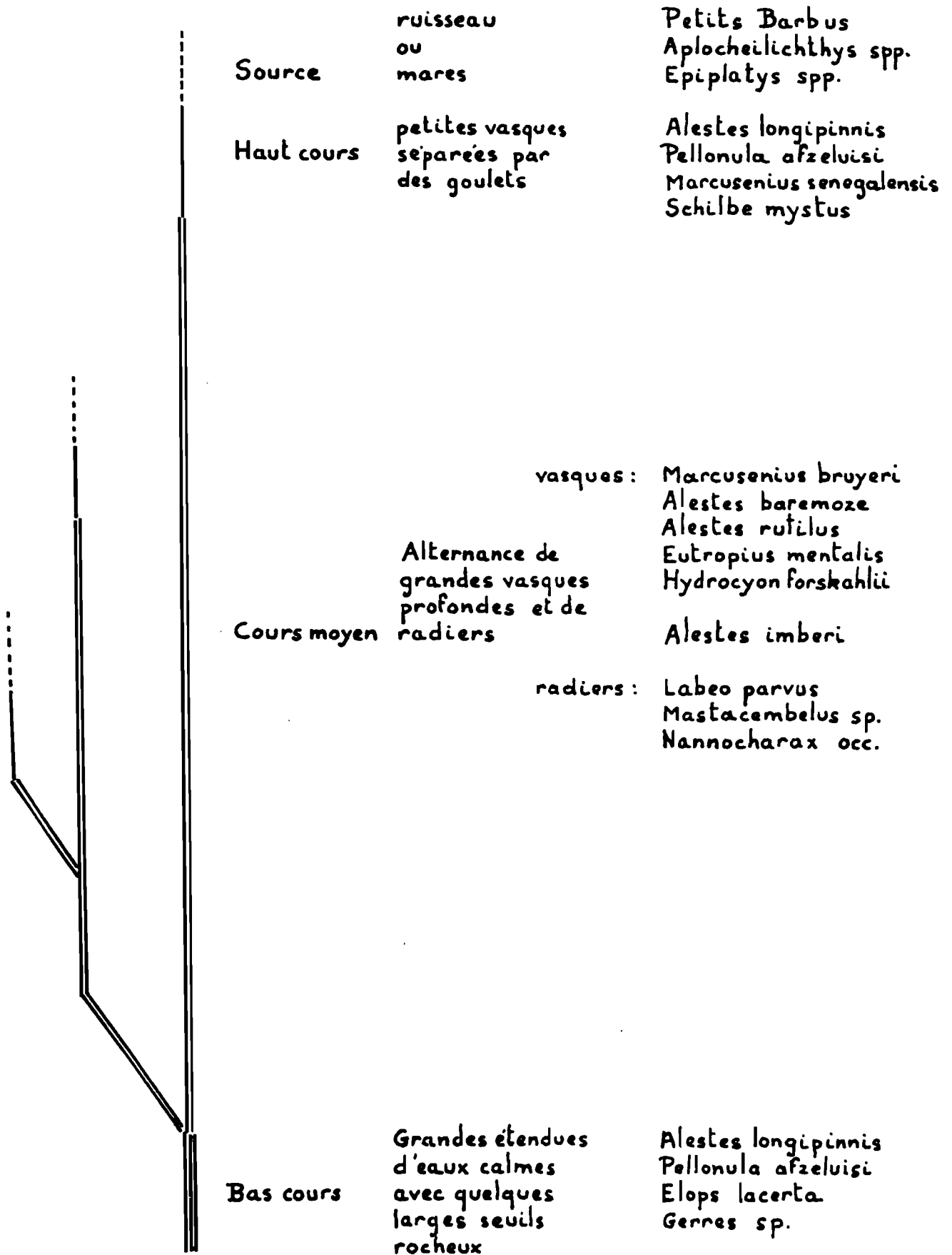


Figure 15 - Schéma de distribution des poissons dans le bassin du Bandama (Côte d'Ivoire) (d'après Mérona, 1979).

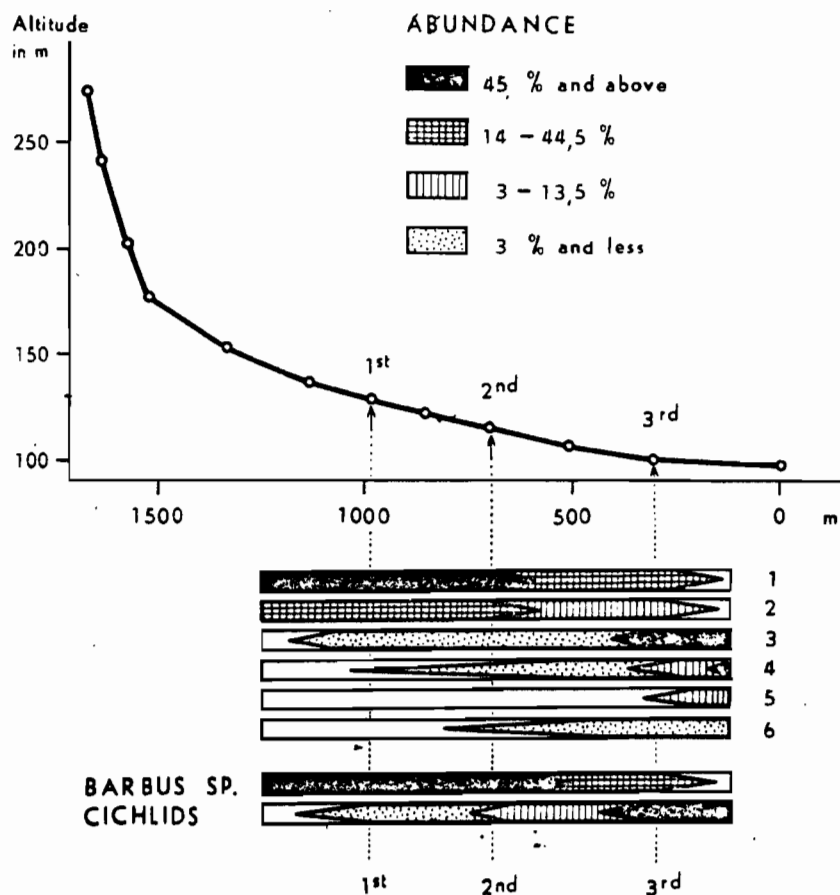


Figure 16 - Profil de l'Ebo (Ghana) et occurrence approximative des poissons. 1 : *Barbus ablaves*, 2 : *B. trispilus*, 3 : *Tilapia busumana*, 4 : *Hemichromis fasciatus*, 5 : *Pelmatochromis guentheri*, 6 : *Heterobranchus longifilis* (d'après Lelek, 1968).

sont pour la plupart uniformément réparties. De même, lorsqu'une succession de zones de pente décroissante a été déterminée, la richesse et la diversité augmentent de la source à l'embouchure. Les schémas les plus nets sont observés sur les rivières de montagne à fort dénivelé (bassins du Zaïre, du Limpopo, du Zambèze). Il semble bien que, comme pour les rivières européennes ou américaines, ce soit les différences de pente et par conséquent de vitesse du courant qui soient les facteurs principaux de la zonation.

L'utilisation de ces schémas de zonation pour la classification des rivières semble poser plus de problèmes.

Illies (1961) avait déjà tenté d'appliquer son schéma de zonation à des rivières de zones géographiques très différentes. Il donne une représentation de la répartition entre Rhithron et Potamon suivant la latitude et l'altitude (fig. 17) et un schéma de la zonation dans quelques rivières (fig. 18).

Ce système de classification est suffisamment souple pour être valable pour un grand nombre de cours d'eaux mais il ne réduit pas la grande variabilité de structure rencontrée dans les différentes rivières.

La plupart des auteurs de ces travaux sur la zonation longitudinale des poissons dans les rivières se sont interrogés sur les causes de la distribution des espèces.

Il est possible de regrouper les hypothèses avancées en trois catégories :

1. Formation géologique des rivières.

Certains travaux mettent en avant l'histoire géologique des cours d'eau. Farquharson (1962) attribue aux successions d'ères sèches et humides au Pleistocène, provoquant des variations dans la position des côtes et dans la direction des rivières, la distribution des Cyprinidae en Afrique du Sud. Selon Crass (1962), la formation des chutes d'eau peut, en outre, avoir été relativement rapide suivant la nature des terrains concernés. La pénétration des espèces en amont des chutes, qui est aujourd'hui impossible, a pu se réaliser à une époque où la composition faunistique était différente.

2. Caractéristiques physicochimiques du milieu.

Beaucoup d'études sur les rivières des zones tempérées ont développé cet aspect, passant en revue un grand nombre de caractères (voir Hawkes, 1975 ; Jackson, 1962). Dans les milieux lotiques tropicaux, Lowe Mc Connell (1975) décrit un certain nombre de facteurs. Dans le haut cours, les conditions sont dépendantes de la pente. La présence de forêts est également importante en ce qu'elle détermine les sources de nourriture. Endogènes si l'ensoleillement est important, l'alimentation est exogène dans le cas contraire. Pour illustrer ces considérations, cet auteur, en s'appuyant sur les travaux de Matthes (1964) et Gosse (1963), donne les habitats des principales espèces du Zaïre. Dans le même ordre d'idées, Clausen (1964) trouve une corrélation entre la richesse de l'eau en minéraux et la distribution de deux espèces de Cyprinodontidae au Nigeria.

Par ailleurs, l'analyse des communautés de poissons dans des portions limitées de rivières ont été menées. Gorman et Karr (1978) font état d'une corrélation positive entre la diversité de l'habitat et la diversité spécifique du peuplement. Un travail mené dans des biefs de rivières du cours moyen du Bandama (Mérona et Albaret, 1980) démontre que,

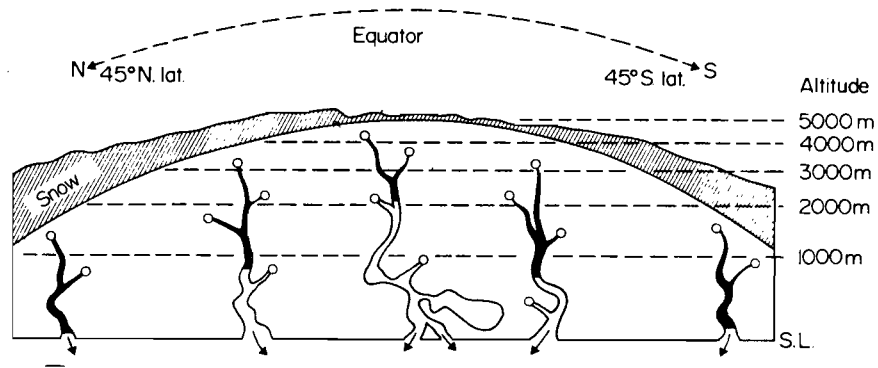


Figure 17 - Section méridienne schématique montrant les effets des conditions géographiques en fonction de l'altitude et de la latitude sur la zonation des rivières en Rhithron (noir) et Potamon (blanc) (d'après Illies, 1961).

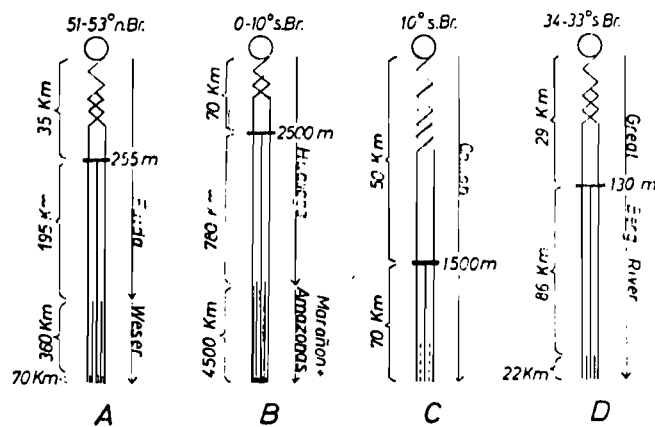


Figure 18 - Exemples d'application de la méthode d'Illies de représentation de la zonation dans différentes parties du monde (les longueurs des figures sont proportionnelles aux logarithmes des longueurs réelles)
 A : Fulda (Allemagne), B : Huallaga (Pérou-Brésil),
 C : Chillón (Pérou), D : Great Berg River (Afrique du Sud) (d'après Illies, 1961)
 ○ : Krenon, △ : Epithithron, ××× : metarhithron
 — : hyporhithron, ||| : epipotamon, |||| : metapotamon.

dans l'espace limité d'un radier, il peut exister plusieurs sous-communautés habitant des microhabitats différents.

3. Inter-relations spécifiques.

Dans un milieu donné, il est possible de définir un certain nombre de niches. Celles-ci sont les places écologiques des différentes espèces dans la communauté. Théoriquement, deux espèces ne peuvent occuper la même niche. En fait, il s'avère qu'il est extrêmement difficile de déterminer ce qu'est la niche avec précision. Des espèces appartenant au même écosystème peuvent avoir des régimes alimentaires se recouvrant largement ; lorsque l'on introduit artificiellement une nouvelle espèce dans un écosystème, tout se passe comme si elle prenait sa place sans éliminer d'espèces en modifiant seulement localement l'équilibre. Zaret et Rand (1971) ont montré que tant que les ressources étaient suffisantes, deux espèces à régimes recouvrants pouvaient coexister dans le même biotope. Lorsque les ressources diminuent, l'espèce la plus adaptable, la moins spécialisée, émigre dans un autre biotope et adopte un régime différent.

Au niveau d'un bassin dans son entier, Echelle et Schnell (1976) constatent des distributions inverses d'espèces qui semblent indiquer des exclusions provenant de compétitions.

Bien sûr, ces causes paraissent souvent impliquées en même temps. Une espèce exclue d'un biotope par la compétition et trouvant un autre milieu peut se trouver isolée et s'adapter progressivement à son nouvel environnement. Par ailleurs, l'influence des activités humaines peut provoquer des bouleversements dans l'équilibre des milieux lotiques. La pollution urbaine (Tramer et Rogers, 1973), la constitution de barrages sans passe à poissons, la canalisation des rivières, la déforestation, etc. affectent à des degrés divers la zonation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBARET (J.J.), MERONA (B. de), 1978 - Observations sur la faune ichthyologique de la Maraoué avant son traitement à l'Abate. ORSTOM Bouaké, n° 20, 118 p., multigr.
- BALON (E.K.), 1974 - Fish production of the drainage area and the influence of ecosystem changes on fish distribution in Lake Kariba : A Man-made Tropical Ecosystem in Central Africa. ed. by E.K. BALON and A.G. COCHE. Dr. W. JUNK pub. The Hague. 676 p.
- BISHOP (J.E.), 1973 - Limnology of a small malayan river Sungai Gombak. D 1 Junk Pub., The Hague, 485 p.
- BORNE (V.D.M.), 1877 - Wie kann man unsere Gewässer nach der in ihnen vorkommenden Arten klassifizieren ? *Cirk. Dt. Ver.* 4.
- BURTON (G.W.), ODUM (E.P.), 1945 - The distribution of stream fish in the vicinity of Mountain Lake, Virginia. *Ecology*, 26, 182-194.
- CARPENTER (K.E.), 1925 - On the biological factors involved in the destruction of river fisheries by pollution due to lead poisoning. *Ann. appl. Biol.*, 12 : 1-13.
- CLAUSEN (H.S.), 1964 - Correlation of ichthyofaunal distribution with distribution of geological deposits and chemical composition of freshwater in Nigeria. 20 *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. Bd* 126.
- CRASS (R.S.), 1962 - Physical barriers and the dispersion of freshwater fish with particular reference to Natal. *Ann. Cape Prov. Mus.* II, 229-232.
- DAGET (J.), 1976 - Les modèles mathématiques en écologie. Masson éd., Paris, 172 p.
- DEACON (J.E.), BRADLEY (W.G.), 1972 - Ecological distribution of fishes of the Moapa River in Clark Co. Nevada. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 101 : 408-419.
- DE BENEDICTIS (P.A.), 1973 - On the correlation between certain diversity indices. *The Amer. Nat.*, 107, n° 954 : 295-302.
- DURAND (J.R.), 1973 - Application de l'analyse des correspondances à l'étude de certains peuplements ichthyologiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 7 (1) : 55-62.
- ECELLE (A.A.), SCHNELL (G.D.), 1976 - Factor analysis of species of the Kiamichi River, Oklahoma. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 105 (1) : 17-31.
- FARQUHARSON (F.L.), 1962 - The distribution of cyprinides in South Africa. *Ann. Cape Prov. Mus.* II : 233-251.

- GAIGHER (I.G.), 1973 - The habitat preferences of fishes - from the Limpopo river system, Transvaal and Mozambique. *Koedoe*, 16 : 103-116.
- GORMAN (O.T.), KARR (J.R.), 1978 - Habitat structure and Stream Fish Communities. *Ecology*, 59 (3) : 507-515.
- GOSSE (J.P.), 1963 - Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yangambi. *Ann. Mus. R. Afr. Cent. Tervuren, Sér. IN-8° Sc. Zool.*, 116 : 113-270.
- HARREL (R.C.), DAVIS (B.J.), DORRIS (T.C.), 1967 - Stream order and species diversity of fishes in an intermittent Oklahoma Stream. *Amer. Midl. Nat.*, 78 : 428-436.
- HARRISON (A.D.), 1965 - River zonation in Southern Africa. *Arch. f. Hydrobiol.*, 61 (3) : 380-386.
- HARRISON (A.D.), ELSWORTH (J.F.), 1958 - Hydrobiological studies on the Great Berg River, Western Cape Province. Part. I. General description, chemical studies and main features of the flora and fauna. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 35 : 125-226.
- HAWKES (H.A.), 1975 - River zonation and classification. In : River Ecology. ed. by B.A. WHITTON. Blackwell Scientific. Publications, 725 p.
- HUET (M.), 1949 - Aperçu des relations entre la pente et les populations des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 : 333-351.
- HUET (M.), 1954 - Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bull. fr. Pincic.*, 175 : 41-53.
- HUET (M.), 1962 - Influence du courant sur la distribution des poissons dans les eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 24 : 413-432.
- ILLIES (J.), 1953 - Die Besiedlung der Fulda (insbes das benthos der Salmoniden region) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung. *Ber. limmol. Flusstn Freudenthal*, 5 : 1-28.
- ILLIES (J.), BOTOSANEANU (L.), 1963 - Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 12 : 1-57.
- JACKSON (P.B.N.), 1962 - Ecological factors affecting the distribution of freshwater fishes in tropical Southern Africa. *Ann. Cape Prov. Mus.* II, 223-228.
- KAESLER (R.L.), HERRICKS (E.E.), 1976 - Analysis of data from biological surveys of streams : diversity and sample size. *Water Resour. Bull.*, 13 (1) : 125-135.
- LAXTON (R.R.), 1978 - The measure of diversity. *J. Theor. Biol.*, 70 : 51-67.
- LELEK (A.), 1968 - The vertical distribution of fishes in the Ebo Stream and Notes to the fish occurrence in the Lake Bosumtwi, Ashanti, Ghana. *Zool. Listy*, 17 (3) : 245-252.
- LEVEQUE (C.), GABORIT (M.), 1972 - Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances pour l'étude des peuplements en Mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (1) : 47-66.
- LOWE Mc CONNELL (R.M.), 1975 - Fish Communities in tropical fresh waters. Their distribution, ecology and evolution. *Longman Group Ltd. London*, 337 p.

- MACAN (T.T.), 1961 - Factors that limit the range of freshwaters animals. *Biol. Rev.*, 36 : 151-198.
- MALAISSÉ (F.), 1976 - Ecologie de la rivière Luanga. J.J. SYMOENS ed. Cercle hydrobiol. de Bruxelles, 151 p.
- MARLIER (G.), 1954 - Recherches Hydrobiologiques dans les rivières du Congo Oriental. II. Etude écologique. *Hydrobiologia*, 6 (3-4) : 225-263.
- MATTHES (H.), 1964 - Les poissons du lac Tumba et de la région d'Ikela. Etude systématique et écologique. *Ann. Mus. R. Afr. Cent. Terrvuren, Sér. IN-8^o. Sc. Zool.*, 126 : 1-204.
- MERONA (B. de), 1979 - Zonation longitudinale des poissons dans le bassin du Bandama. *Mem. D.E.A., Paris VII*, 47 p.
- MERONA (B. de), ALBARET (J.J.), 1980 - Répartition spatiale des poissons dans des biefs de rivière en Côte d'Ivoire (à paraître).
- MULLER (K.), 1951 - Fische und Fishregionen der Fulda. *Ber. Limnol. Flusst. Freudenthal*, 2 : 18-23.
- NOWICKI (M.), 1889 - Fishes of River systems of Wisla, Styr, Dniestr and Prut in Galicja. *Krakow, Wydż, Krajowy, Poland*, 55 p.
- OLLIF (W.D.), 1960 - Hydrobiological studies on the Tugela river System. I - The main Tugela River. *Hydrobiologia*, 14 (3,4) : 281-385.
- PIELOU (E.C.), 1966 - Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. *J. theor. Biol.*, 13 : 370-383.
- ROULEDGE (R.D.), 1979 - Diversity indices : which ones are admissible ? *J. theor. Biol.*, 76 : 503-515.
- SHELDON (A.L.), 1968 - Species diversity and longitudinal succession in stream fishes. *Ecology*, 49 : 193-198.
- SHELFORD (V.E.), 1911 - Ecological succession I. Stream fishes and the method of physiographic analysis. *Biol. Bull.*, 21 : 9-35.
- SOMMANI (E.), 1953 - Il concetto di "zona ittica" e il suo reale significato ecologico. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol. N.S.* 7 : 61-71.
- STEVENSON (M.M.), SCHNELL (G.D.), BLACK (R.), 1974 - Factor analysis of fish distribution patterns in western and central Oklahoma. *Syst. Zool.*, 23 : 202-218.
- SYDENHAM (D.H.J.), 1977 - The qualitative composition and longitudinal zonation of the fish fauna of the river Ogun. *Rev. Zool. Afr.*, 91 (4) : 974-996.
- THIENEMANN (A.), 1912 - Der Bergbach des Saanerlandes. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. Suppl.*, 4 : 1-125.
- THIENEMANN (A.), 1925 - Die Binnengewässer Mitteleuropas. *Die Binnengewässer*, 1 : 54-83.
- TRAMER (E.J.), ROGERS (P.M.), 1973 - Diversity and longitudinal zonation in fish populations of two streams entering a metropolitan area. *Amer. Midl. Nat.*, 90 : 366-374.
- VERNEAUX (J.), 1976 - Biotypologie de l'écosystème "eau courante". La structure biotypologique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 283, D : 1663-1666.

- VERNEAUX (J.), 1977 - Biotypologie de l'écosystème "eau courante". Déterminisme approché de la structure biotypologique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 284, D : 77-79.
- WELCOMME (R.L.), 1969 - The biology and ecology of the fishes of a small tropical stream. *J. Zool. Lond.*, 158 : 485-529.
- WHITESIDE (B.G.), Mc NATT (R.M.), 1972 - Fish species diversity in relation to stream order and physiochemical conditions in the Plum Creek drainage basin. *Amer. Midl. Nat.*, 88 : 90-101.
- ZARET (T.M.), RAND (A.S.), 1971 - Competition in tropical stream fishes support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 : 336-342.