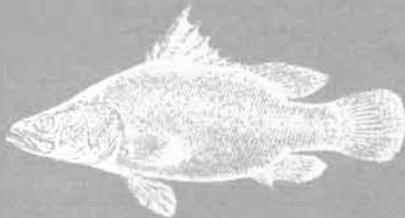


Richesse
en espèces
des peuplements
de poissons



La composition qualitative d'un peuplement est le résultat d'un équilibre dynamique entre des phénomènes comme la spéciation et les processus de colonisation et de dispersion d'une part, qui tendent à augmenter la richesse spécifique, et les phénomènes d'extinction d'autre part, qui tendent au contraire à réduire cette richesse spécifique (fig. 101). Ces divers phénomènes biologiques sont eux-mêmes dépendants de facteurs biotiques et abiotiques qui ont un rôle déterminant pour le nombre et la nature des espèces susceptibles de cohabiter dans un environnement donné.

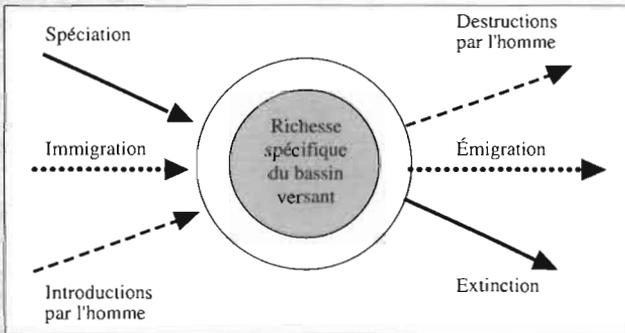


FIGURE 101
La richesse en espèces de poissons d'un bassin hydrographique est le résultat d'un équilibre dynamique entre des phénomènes qui ont tendance à accroître et d'autres qui ont tendance à réduire le nombre d'espèces présentes.

Les facteurs abiotiques

Depuis longtemps, les écologistes cherchent à mettre en évidence des relations entre la composition spécifique des peuplements et les caractéristiques physiques des milieux. Cette démarche, qui nécessite souvent une approche comparative, postule qu'une bonne connaissance des exigences écologiques des espèces est nécessaire si l'on veut dévelop-

per des modèles permettant de prévoir la composition et l'évolution des peuplements à partir des caractéristiques abiotiques du milieu.

Au cours des dernières années, ce domaine de l'écologie a beaucoup progressé sur le plan des concepts, avec notamment la prise en compte de l'histoire des milieux et plus généralement des échelles spatio-temporelles, ainsi qu'avec les réflexions qui ont été conduites sur la notion d'habitat.

DU CONTINENTAL AU LOCAL : UN MODÈLE CONCEPTUEL POUR EXPLIQUER LA RICHESSE DES COMMUNAUTÉS DE POISSONS

La richesse en espèces dans un bassin versant est le résultat de nombreux facteurs historiques et contemporains. Pour expliquer la relation existant entre la composition spécifique d'un bassin et l'ensemble des espèces observées dans la région où se trouve le bassin, TONN (1990) a proposé un cadre théorique

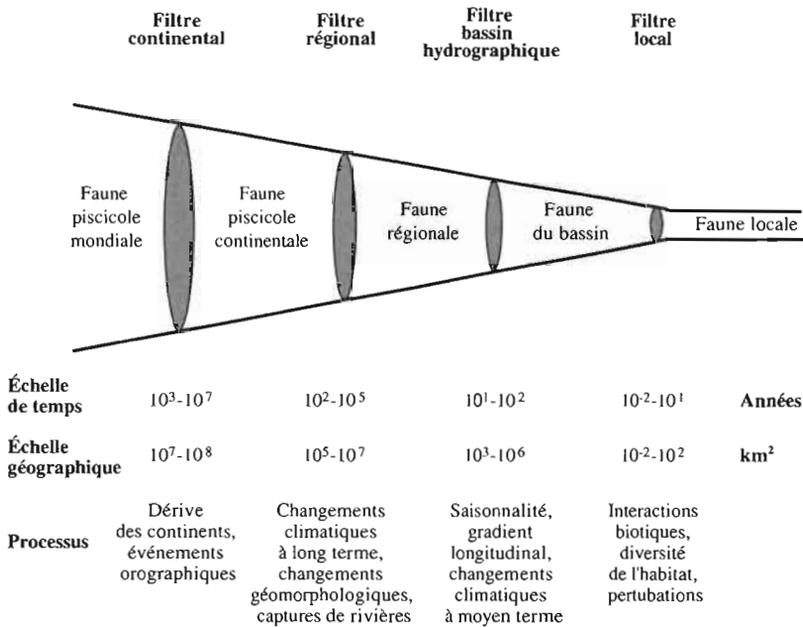


FIGURE 102

Modèle conceptuel expliquant que la composition des peuplements ichthyologiques est le résultat de facteurs opérant à des échelles de temps et d'espace différentes qui constituent une série de filtres (d'après TONN, 1990).

qui part du principe que la composition spécifique locale est le résultat d'une série de filtres agissant à différentes échelles de temps et d'espace. Les espèces doivent franchir ces filtres successifs pour être présentes dans le bassin considéré (fig. 102).

La richesse spécifique observée localement porte l'empreinte de processus historiques qui se sont manifestés parfois à une échelle globale. Ainsi, pour l'Afrique, le filtre continental a débuté avec la séparation du Gondwana et la faune actuelle de poissons est le résultat de phénomènes de spéciation et d'extinction intervenus ultérieurement. On a mis en évidence un effet de la richesse continentale sur la richesse spécifique d'une rivière (OBERDORFF *et al.*, 1995). Par exemple, pour des caractéristiques environnementales comparables (superficie, débit, productivité du milieu), les rivières d'Amérique du Sud sont plus riches que les rivières africaines, ce qui est vraisemblablement le résultat de facteurs historiques qui ont favorisé une plus grande diversification des espèces en Amérique du Sud depuis que ce continent est séparé de l'Afrique.

À une échelle régionale, la composition qualitative et quantitative de l'ichtyofaune résulte d'événements historiques, qui ont permis ou non la dispersion des espèces et la colonisation des bassins hydrographiques, ou ont conduit au contraire à l'extinction d'espèces présentes dans ces bassins. La succession de nombreux événements climatiques et l'existence de zones refuges, où certaines espèces ont pu subsister, ont façonné les différentes provinces ichthyologiques reconnues en Afrique (voir p. 69).

Dans chaque région, différents bassins hydrographiques peuvent être identifiés, séparés les uns des autres par des barrières infranchissables pour les pois-

Les poissons des eaux continentales africaines

Rivières	Nombre d'espèces	Surface (km ²)	Débit moyen annuel (m ³ .s ⁻¹)	Rivières	Nombre d'espèces	Surface (km ²)	Débit moyen) annuel (m ³ .s ⁻¹)
Zaire	690	3 457 000	40 487	Nipoué	63	11 920	
Nil	127	3 349 000	2 640	Bia	37	9 730	81
Niger	207	1 125 000	6 100	Agnébi	56	8 520	50
Sénégal	110	441 000	687	Mano	45	8 260	
Volta	147	398 371	1 260	Jong	65	7 750	
Bandama	91	97 000	392	Kolenté	58	7 540	
Comoé	90	78 000	206	Boubo	38	4 690	32
Gambie	89	77 000	170	Mé	39	3 920	32
Sassandra	71	75 000	513	San Pédro	22	3 310	31
Ouémé	92	50 000	220	Néro	18	985	16
Cross	111	48 000		Dodo	15	850	
Cavally	62	28 850	384	Mungo	32	4 570	
Tominé	55	23 200		Wouri	51	11 500	308
Ogun	67	22 370		Sanaga	124	135 000	2 060
Mono	53	22 000	104	Nyong	77	27 800	443
Sewa	61	19 050		Lobé	28	2 305	102
Moa	44	18 760		Ntem	94	31 000	348
St Paul	76	18 180		Ogôoué	184	205 000	4 758
Konkouré	74	16 470	353	Niari	87	56 000	913
Loffa	35	13 190					

TABEAU XXXVII

Nombre d'espèces de poissons, surface du bassin versant et débit moyen annuel pour quelques rivières africaines.

sons. Ces bassins ont pu communiquer dans le passé (et le feront probablement dans l'avenir), en raison de phénomènes de capture, ainsi que d'événements orogéniques, ou de changements climatiques qui ont pu être à l'origine, par exemple, de crues importantes. Le nombre d'espèces dans un bassin est ainsi le résultat d'un équilibre entre des processus de colonisation et d'extinction, qui dépendent de l'histoire passée du bassin, et des processus de spéciation qui dépendent quant à eux du potentiel évolutif des familles présentes et de la durée de l'isolement du bassin.

Finalement, à l'échelle locale, ce sont des facteurs contemporains, qu'ils soient abiotiques (physiques, chimiques, climatiques) ou biotiques (compétition, prédation, maladies), qui jouent un rôle déterminant dans la composition des communautés (assemblages), chacun de ces assemblages étant un sous-ensemble du pool régional. La richesse spécifique est fonction de la diversité des habitats et les interactions biotiques jouent un rôle beaucoup plus important à cette échelle qu'aux autres échelles.

L'intérêt de ce modèle conceptuel est d'attirer l'attention sur le fait que des phénomènes intervenant à grande échelle ont une influence directe sur les communautés locales. En gardant ce modèle à l'esprit, nous allons considérer essentiellement deux échelles spatiales, celle du bassin versant et celle de la station, pour lesquelles nous avons suffisamment d'informations en Afrique.

RELATION ENTRE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE, LA SURFACE DU BASSIN VERSANT ET LE DÉBIT DU FLEUVE

Il existe une relation empirique, bien connue en écologie, entre le nombre d'espèces rencontrées sur une île et sa surface. Elle s'exprime le plus souvent par la formule $S = cA^z$, où S est le nombre d'espèces, A la surface, c une constante et z la pente de la droite de régression entre S et A . Après DAGET et

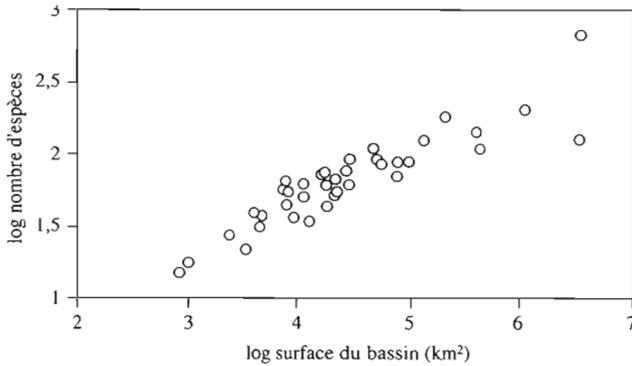


FIGURE 103

Relations entre le nombre d'espèces de poissons recensées dans un bassin hydrographique et la superficie du bassin versant (en km²) (d'après HUGUENY, 1990 b).

ILTIS (1965) et WELCOMME (1979), et en utilisant des données actualisées pour une quarantaine de bassins d'Afrique de l'Ouest, HUGUENY (1989) a montré que la relation était du type $S = cA^{0,32}$, où A est la superficie du bassin versant (tabl. XXXVII, fig. 103).

LIVINGSTONE *et al.* (1982) ont également montré que le débit à l'embouchure était un meilleur prédicteur de la richesse spécifique des rivières africaines que la superficie. Ce résultat a été confirmé par HUGUENY (1989, 1990 b) (fig. 104), mais un meilleur modèle est obtenu en combinant les deux variables de la manière suivante :

$$\text{Ln (richesse spécifique)} = 0,245 \text{ Ln (débit)} + 0,135 \text{ Ln (surface)} + 1,504.$$

Comment expliquer la relation entre surface et nombre d'espèces qui a été mise en évidence à maintes reprises en conditions d'insularité ? Certains pensent que le faible nombre d'espèces dans les petites îles correspond à un taux d'extinction des espèces plus élevé à cause de l'effectif réduit des populations. Mais une autre explication, assez convaincante (WILLIAMSON, 1988), est que la diversité des habitats est plus grande lorsque la surface du bassin augmente, et que les peuplements sont d'autant plus riches que les habitats sont plus diversifiés. En pratique, il est très difficile de séparer l'effet de ces deux facteurs. Cependant, si l'on sépare les cours d'eau en deux groupes, d'une part les fleuves qui sont de véritables îles sans possibilité de contact avec d'autres cours d'eau, d'autre part des rivières qui sont en contact avec le reste du bassin versant dans lequel elles sont situées, il est possible de tester si la richesse spécifique est, au moins en partie, déterminée par

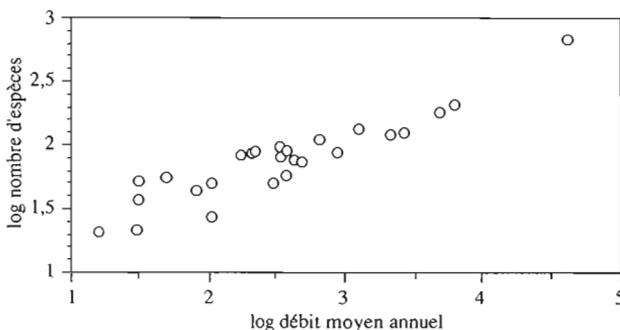


FIGURE 104

Relations entre le nombre d'espèces de poissons connues dans un bassin hydrographique et le débit moyen annuel du fleuve à l'embouchure (exprimé en m³/s) (données provenant du tableau XXXVII).

des processus d'extinction et d'immigration. En effet, cela revient à comparer une situation insulaire (fleuve) avec une situation continentale (rivière), sachant que sur une île on rencontre moins d'espèces que dans une zone continentale comparable, car les risques d'extinction des populations y sont plus élevés et la probabilité d'une recolonisation y est plus faible, voire nulle. Dans ces conditions, on s'attend, toutes choses étant égales par ailleurs, à ce que le nombre d'espèces soit plus important dans les rivières que dans les fleuves. C'est ce que l'on observe pour les cours d'eau d'Afrique de l'Ouest et d'Afrique centrale, une fois que l'effet conjoint de la superficie et du débit est pris en compte.

Cet effet est cependant peu marqué et ne peut expliquer à lui seul la relation aire-espèces. Deux autres facteurs doivent être pris en compte également :

► l'existence, dans une grande rivière, d'une modification de la composition des peuplements de poissons le long du gradient amont-aval, de telle sorte qu'il est probable que les petits fleuves ne présenteront pas de conditions favorables à la survie des espèces du cours inférieur d'un grand fleuve ;

► la plus grande sensibilité des petits bassins versants à des changements climatiques de grande échelle ; par exemple, suite à une longue période de sécheresse sur la zone sahélienne, le fleuve Casamance, d'une longueur de seulement 300 km, a probablement perdu la majorité des quelques espèces strictement d'eau douce signalées au début du siècle, en raison d'une augmentation de la salinité sur la plus grande partie de son cours (ALBARET, 1987).

En ce qui concerne le débit, cette variable peut jouer de deux manières sur la richesse spécifique d'un bassin. Premièrement, le débit peut être un meilleur estimateur de la surface d'habitats disponibles que ne l'est la superficie du bassin versant. En effet, à superficie égale, le chevelu d'une rivière, et donc la surface réelle de la rivière, est certainement positivement relié au débit. Deuxièmement, comme l'ont souligné LIVINGSTONE *et al.* (1982), le débit est relié positivement aux précipitations reçues par le bassin, qui déterminent en grande partie la productivité primaire du milieu. Des études récentes (WRIGHT *et al.*, 1993) démontrent une relation positive entre le nombre d'espèces présentes sur une aire donnée et la quantité d'énergie disponible, évaluée par l'évaporation potentielle ou réalisée, la productivité primaire nette ou des estimations de ces variables. Cette relation a été vérifiée à l'échelle mondiale pour un échantillon de 292 fleuves et rivières dans lequel une relation positive existe entre la richesse spécifique et une estimation de la productivité primaire nette du bassin versant (OBERDORFF *et al.*, 1995). Le mécanisme invoqué pour expliquer cette relation est que la densité des populations, et donc leur probabilité de survie sur le long terme, augmentent avec l'énergie disponible.

Il existe néanmoins des différences importantes entre certains bassins ayant des surfaces équivalentes. Ainsi, le Nil (127 espèces) est considérablement plus pauvre en espèces que le Zaïre (690 espèces). Cette différence est atténuée, mais persiste, si l'on prend en compte le débit. Dans ce cas, une explication de nature historique est vraisemblable. Les changements climatiques du Quaternaire, et notamment de sévères périodes de sécheresse, auraient entraîné l'extinction de nombreuses espèces dans le Nil. Le rétablissement d'une plus grande richesse de l'ichtyofaune n'a pu se faire compte tenu du laps de temps trop court (à l'échelle géologique) qui n'a pas permis la spéciation ou la reco-

lonisation à partir d'autres bassins. Le Zaïre situé sous l'équateur n'a pas subi quant à lui de situations aussi difficiles, et la faune a donc pu être préservée en grande partie tout en poursuivant son évolution. Cette explication avancée pour le Nil vaut également pour les autres grandes rivières sahéliennes comme le Chari, le Niger, le Sénégal, qui ont de manière générale une faune plus pauvre que celle des rivières situées en zone équatoriale ou forestière humide. Pour le Zaïre, la spéciation a certainement été un facteur d'enrichissement non négligeable, comme en témoigne la valeur très élevée du pourcentage d'espèces endémiques de ce bassin (aux alentours de 70 %).

RICHESSSE SPÉCIFIQUE LOCALE ET GRADIENT LONGITUDINAL DANS LES COURS D'EAU

Pour un grand nombre de groupes zoologiques, il existe une relation positive entre la richesse (ou la diversité) spécifique locale et la diversité ou la complexité du milieu. Chez les poissons d'eau douce africains, on a mis en évidence que la richesse spécifique des peuplements du Niandan (affluent du Niger) augmente avec la profondeur maximale (paramètre lui-même lié à la taille de la rivière) et la diversité du courant (HUGUENY, 1990 a). Ce phénomène peut mettre en jeu plusieurs facteurs mais leur action est difficile à quantifier en l'absence d'expérimentations *in situ*. On peut cependant faire l'hypothèse que les milieux ayant une large gamme d'habitats sont susceptibles d'héberger un plus grand nombre d'espèces. D'autre part, les interactions spécifiques sont probablement moins intenses dans des milieux complexes à diversité structurale élevée, qui permettent un meilleur partage des ressources entre les espèces compétitrices et offrent plus de zones refuges aux espèces proies.

De nombreux auteurs ont mis en évidence l'existence d'un accroissement de la richesse spécifique le long d'un gradient longitudinal dans les cours d'eau. C'est le cas en Afrique pour la rivière Niandan (HUGUENY, 1990 a), le Mono (PAUGY et BÉNECH, 1989) et l'Ogun (SYDENHAM, 1977). On explique généralement cette observation par une diversification de plus en plus grande des habitats de l'amont vers l'aval. En fait, pour des rivières dont la pente est faible et régulière, comme on en rencontre beaucoup dans les pénéplaines d'Afrique de l'Ouest, la diversité de l'habitat varie assez peu selon le gradient amont-aval. Dans ces rivières, la richesse spécifique augmente en fonction de la profondeur dans les hauts cours, mais, dès que la profondeur dépasse un ou deux mètres, l'effet du gradient amont-aval n'est plus très marqué. L'augmentation de la richesse en fonction de la profondeur résulte essentiellement de l'impossibilité pour les grandes espèces de se maintenir dans des milieux peu profonds. Ainsi, dans les ruisseaux de l'amont, on ne trouve que des petites espèces adaptées aux eaux courantes, alors que plus en aval, la taille de la rivière augmentant, on rencontre à la fois des radiers et des vasques d'eau calme, et des habitats plus profonds permettant à des espèces de plus grande taille de coloniser le milieu.

Dans les bassins dont le réseau amont est constitué de rivières temporaires, l'augmentation de la richesse en espèces de l'amont vers l'aval n'est pas aussi marquée. C'est le cas par exemple pour le Bandama (MÉRONA, 1981) où il n'y a pas de relation nette entre richesse spécifique et distance à la source.

L'étude des fleuves et rivières a suscité l'émergence d'un certain nombre de concepts pour rendre compte du fonctionnement particulier de ces écosystèmes. On peut citer pour mémoire le « *river continuum concept* » (VANNOTE *et al.*, 1980), le « *patch dynamic concept* » (TOWNSEND, 1989) et le « *flood pulse concept* » (JUNK *et al.*, 1989). Bien que parfois d'une grande valeur heuristique, ces concepts sont rarement assez précis pour être applicables à la diversité locale des peuplements de poissons.

Il semble désormais acquis que des facteurs régionaux et historiques, dont le rôle avait été sous-estimé auparavant, doivent être pris en compte pour expliquer la structure des peuplements à l'échelle locale. Ainsi, pour les fleuves de Côte-d'Ivoire, il existe une relation linéaire entre le nombre d'espèces présentes dans un bassin versant et le nombre d'espèces qui cohabitent localement à l'échelle d'une vasque. Cette relation suggère qu'il n'y a pas saturation locale des peuplements due aux interactions biotiques (compétition, prédation). En effet, si c'était le cas, le nombre d'espèces susceptibles de cohabiter serait totalement déterminé à l'échelle locale par le partage des ressources entre espèces compétitrices et les relations proies-prédateurs, et la richesse régionale (c'est-à-dire le nombre d'espèces potentiellement colonisatrices) n'aurait qu'un effet marginal. La relation observée entre richesse locale et richesse régionale suggère au contraire que des processus d'extinction-recolonisation agissent à l'échelle du bassin versant. Dans ces conditions, l'exclusion d'une espèce à l'échelle locale, suite à une perturbation ou suite à des interactions avec d'autres espèces présentes, n'est pas définitive et peut être compensée dans le court terme par une recolonisation à partir de sites où elle est encore présente. Il existe quelques études (DETENBECK *et al.*, 1992 ; OSBORNE et WILEY, 1992) qui suggèrent que la richesse locale des peuplements est sous la dépendance de l'intensité des immigrations, mais de telles études restent à réaliser dans les rivières africaines.

Le rôle de la variabilité hydrologique dans la structuration des peuplements a été souligné à diverses reprises. En particulier, une relation négative entre la variabilité hydrologique et la richesse spécifique a été observée dans des rivières nord-américaines (HORWITZ, 1978), mais des études aussi précises ne sont pas disponibles pour les rivières africaines. HUGUENY *et al.* (1995) ont constaté une grande variabilité interannuelle de la richesse spécifique locale dans quelques rivières africaines, qui pourrait résulter de la variabilité des conditions hydrologiques.

INFLUENCE DE LA QUALITÉ DE L'HABITAT ET DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ

Tous les organismes présentent des limites de tolérance aux facteurs de l'environnement et disparaissent lorsque ceux-ci deviennent trop sévères. Il arrive ainsi que la salinité, la teneur des eaux en oxygène ou la température dépassent les limites compatibles avec la vie des poissons. Si le phénomène est temporaire et limité dans l'espace, les poissons peuvent recoloniser les zones concernées depuis les zones adjacentes moins perturbées. Mais si le phénomène concerne l'ensemble du système aquatique, la recolonisation ne peut avoir lieu que par la réintroduction des espèces ou à l'occasion de connexions physiques entre bassins, comme cela se produit de temps à autre à l'échelle géologique.

Dans l'estuaire de la Casamance, en 1984-1985, à la suite d'une période de sécheresse sur la zone sahélienne, la salinité a augmenté pour atteindre des valeurs de 90 ‰, bien supérieures à celle de l'eau de mer, ce qui n'avait pas été relevé depuis que les observations ont commencé au début du siècle. On a pu observer l'existence d'un gradient aval-amont à la fin de la saison sèche (ALBARET, 1987), le long duquel la richesse spécifique diminue très rapidement, deux espèces seulement (*Sarotherodon melanotheron* et *Tilapia guineensis*) étant capables de survivre dans les conditions les plus extrêmes (fig. 105). Des pêches expérimentales n'ont permis de récolter que quelques Cyprinodontidae, des *Clarias*, et *Hemichromis bimaculatus* dans le cours supérieur. De nombreuses espèces d'eau douce telles que *Hepsetus odoe*, des Cyprinidae des genres *Labeo* et *Barbus*, des Characidae (*Brycinus*), des Citharinidae, ou *Malapterurus electricus*, qui avaient été signalées auparavant en Casamance, ont peut-être disparu, dans la mesure où les affluents du cours supérieur qui auraient pu servir de zone refuge étaient eux-mêmes à sec au cours de la saison sèche.

La diminution de la teneur des eaux en oxygène est également à l'origine de la disparition d'un certain nombre d'espèces, en particulier dans les milieux marécageux. C'est ainsi que, dans les lacs peu profonds à la limite de l'assèchement, trois espèces seulement sont capables de subsister : un Cyprinidae (*Barbus*), un poisson-chat (*Clarias*) et un Cichlidae (*Oreochromis*). Une telle situation a été enregistrée dans le lac Ngami (JACKSON, 1989) où *B. paludinosus*, *C. gariepinus* et *O. andersoni* étaient les dernières espèces observées avant l'assèchement. Dans le lac Chilwa (FURSE *et al.*, 1979), *B. paludinosus*, *C. gariepinus* et *O. shiranus chilwae* sont les seules espèces observées dans les eaux marécageuses. Il y a de nombreux autres exemples de ce type.

Dans les milieux ouverts, les espèces qui ont été éliminées localement sont capables de recoloniser le système une fois que les conditions hydrologiques s'améliorent, à partir de zones périphériques plus clémentes où elles ont trouvé refuge. Mais il existe également des lacs actuellement isolés, possédant un réseau hydrographique limité, où ne subsistent que les espèces les plus résistantes. C'est le cas de différents lacs de la vallée du Rift en Éthiopie (lacs Ziway, Awasa, Langano, Chala, Abyata) qui sont peuplés seulement par *Clarias mossambicus*, *O. niloticus* et quelques espèces de *Barbus* (LÉVÊQUE et

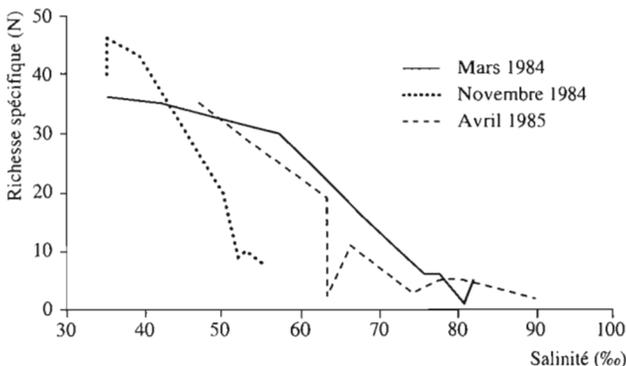


FIGURE 105
 Changements dans la richesse spécifique en poissons le long d'un gradient de salinité dans la rivière Casamance (Sénégal) à trois saisons différentes (d'après ALBARET, 1987).

QUENSIÈRE, 1988). C'est le cas également du lac Baringo (Kenya) où n'existent que *C. mossambicus*, *O. niloticus*, *B. gregori* et *Labeo cylindricus* (WORTHINGTON et RICARDO, 1936). Ces lacs ont hébergé une faune plus diversifiée dans le passé, mais ont connu des périodes de quasi-assèchement en raison de fluctuations climatiques, avec pour conséquence l'élimination de la plupart des espèces à l'exception des plus résistantes aux conditions anoxiques. Le peuplement de ces lacs est resté fortement appauvri lorsque les conditions se sont améliorées, étant donné l'absence de zone refuge où la faune ichtyologique aurait pu subsister en période extrême.

Facteurs biotiques

Il y a différentes manières d'interpréter la distribution géographique des espèces. On peut considérer par exemple qu'il y a des barrières que les espèces sont incapables de franchir, et qu'elles ne peuvent donc pas occuper l'ensemble d'une zone géographique. On peut dire également qu'à un moment donné toutes les espèces ont eu les mêmes chances de coloniser la zone considérée et que la distribution actuelle est le résultat du hasard. Mais il est également logique de penser que les différences observées dans la distribution des espèces peuvent être liées aux caractéristiques biologiques intrinsèques des espèces et à leur capacité à se disperser, à résister aux conditions adverses de l'environnement ou à être de meilleurs compétiteurs que d'autres. Ces approches ne sont pas antagonistes mais complémentaires et l'une ou l'autre peut être plus ou moins pertinente selon l'espèce ou la situation considérée.

CAPACITÉ DE DISPERSION DES POISSONS AFRICAINS

Dans la province nilo-soudanienne, il existe une grande homogénéité de la faune de poissons qui est la conséquence de fréquents échanges entre les rivières qui ont eu lieu dans le passé. Potentiellement, toute cette province a donc eu la possibilité d'être colonisée par l'ensemble des espèces qui y sont présentes, et il est possible d'y tester l'hypothèse selon laquelle les espèces ont des potentialités de colonisation différentes en fonction de leurs caractéristiques biologiques (HUGUENY, 1990 b).

On constate effectivement qu'il existe un grand nombre d'espèces ayant une distribution géographique limitée (fig. 106). Cette courbe est très similaire à la courbe de fréquence des tailles établie pour 295 espèces nilo-soudanienues (fig. 107). En réalité, il y a une corrélation significative entre la taille et l'amplitude de l'aire de répartition, estimée d'après le nombre de rivières où l'espèce est connue (HUGUENY, 1990 b). Les grands poissons seraient plus adaptés que les petits à parcourir de longues distances en raison de leur meilleure capacité de nage.

D'après les résultats ci-dessus, il semble que la possession d'organes accessoires de respiration ne joue pas de rôle important dans les capacités de dispersion des espèces, comme on pouvait le penser auparavant (LOWE-McCONNELL, 1988).

L'un des résultats importants est la relation inverse établie entre la richesse spécifique d'une rivière et l'amplitude moyenne de l'aire de répartition des espèces

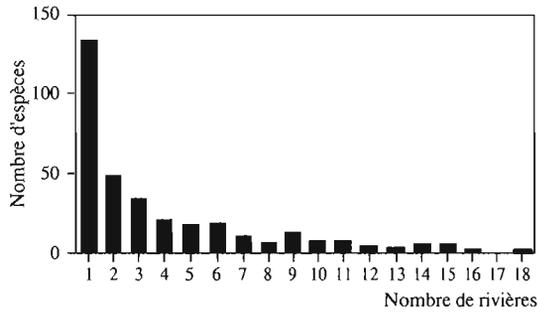


FIGURE 106

Distribution de fréquence du nombre d'espèces de poissons en fonction de l'amplitude de leur distribution (exprimée par le nombre de rivières colonisées) (d'après HUGUENY, 1990 b).

qui l'habitent. Autrement dit, moins il y a d'espèces dans une rivière, plus celles-ci sont globalement présentes dans un grand nombre de rivières (HUGUENY, 1990 b).

SPÉCIATION

La richesse en espèces d'un bassin hydrographique est en partie liée à l'existence d'espèces endémiques qui ont évolué à l'intérieur de ce bassin. On considère en général qu'une faune comprenant une grande proportion d'espèces endémiques est le résultat d'une longue période d'isolement du milieu qu'elle colonise, ce qui implique au minimum, dans le cas des milieux aquatiques, qu'ils ne se sont pas asséchés. Ainsi, la riche faune de Cichlidae endémiques des grands lacs d'Afrique de l'Est serait due à leur ancienneté (plusieurs millions d'années) et au fait qu'il n'y a pas eu de possibilités d'échanges entre ces lacs. Le phénomène des foules d'espèces (*species flocks*), particulièrement spectaculaire chez les Cichlidae africains, se rencontre également dans d'autres groupes comme les *Chrysiichthys* et les *Caecomastacembelus* dans le lac Tanganyika (DE VOS et SNOEKS, 1994).

Mais l'endémisme n'est pas seulement limité aux grands lacs d'Afrique de l'Est, il se rencontre assez couramment en milieu fluvial. Par exemple, le groupe des *Synodontis* comprend 110 espèces dont beaucoup sont endémiques d'un bassin hydrographique (40 sont endémiques du Zaïre, 7 du Niger, 6 du lac Tanganyika, 5 du Nil, 3 de l'Ogôoué) ou d'un petit nombre de bassins voisins. Ce groupe pourrait constituer un excellent modèle d'étude des phénomènes de colonisation et de spéciation des bassins fluviaux africains. Il y a également parmi les Cyprinidae un grand nombre de *Barbus* endémiques de cours d'eau.

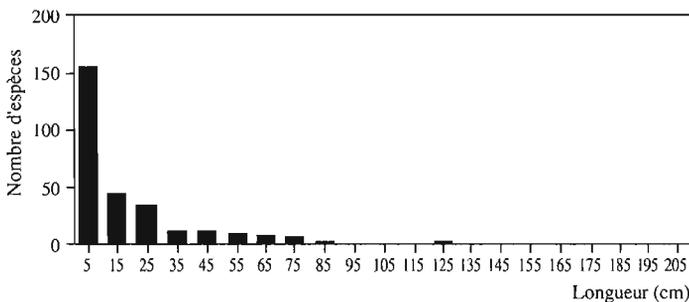
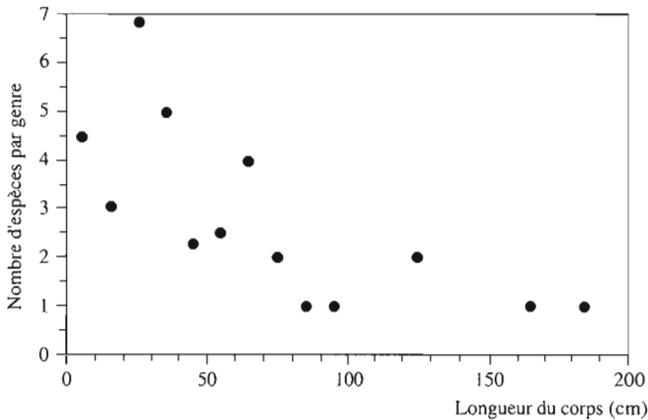


FIGURE 107

Distribution de fréquence des tailles de 295 espèces de poissons nilo-soudaniens (d'après HUGUENY, 1990 b).

Les espèces de petite taille, qui ont une capacité de dispersion plus faible, sont également celles qui ont un temps de génération plus rapide. On peut donc s'attendre à un taux de spéciation plus grand chez ces espèces, ainsi qu'on a pu l'observer en Afrique de l'Ouest où le nombre moyen d'espèces dans un genre est plus élevé pour les espèces de petite taille (fig. 108).

FIGURE 108
Nombre d'espèces
par genre en fonction
de la taille pour
les poissons
d'Afrique de l'Ouest.



EXTINCTIONS

La disparition des espèces fait partie du processus de l'évolution. Les extinctions peuvent résulter d'événements catastrophiques liés aux facteurs abiotiques (assèchements, éruptions volcaniques, etc.) ou de processus à plus long terme entraînant la disparition d'habitats favorables à l'espèce (changements climatiques, par exemple). Mais des facteurs biotiques peuvent également être responsables de la disparition d'espèces, notamment par des phénomènes de compétition avec d'autres espèces. En réalité, nous connaissons un certain nombre d'exemples de compétition interspécifique faisant suite à des introductions volontaires d'espèces étrangères, et il est probable que des situations similaires se sont produites naturellement à l'occasion d'événements ayant permis à certaines espèces de coloniser d'autres bassins. Dans ces conditions, l'espèce peut éventuellement s'installer si elle trouve des conditions favorables et des niches écologiques vides, ou entrer en compétition avec les espèces déjà en place, avec deux alternatives : être éliminée par les espèces autochtones ou éliminer des espèces déjà en place et occupant des niches similaires. Dans une telle situation, les caractéristiques biologiques de l'espèce et ses exigences écologiques plus ou moins étroites seront des éléments déterminants.

La compétition peut se manifester dans l'accès aux ressources, notamment les ressources alimentaires. Mais elle peut se traduire également dans les relations proies-prédateurs, comme pour les Cichlidae endémiques du lac Victoria qui sont éliminés par les *Lates*.

On ne connaît pas le rôle que peuvent jouer les parasites dans ces phénomènes d'extinction car nos connaissances dans ce domaine sont pratiquement inexistantes. Néanmoins, ce rôle ne doit pas être négligé ou sous-estimé *a priori*.

Pourquoi la richesse spécifique est-elle plus grande sous les tropiques ?

La comparaison entre les rivières européennes et africaines (fig. 109) montre que la richesse spécifique est plus grande dans les rivières tropicales que dans les rivières tempérées.

Différentes hypothèses ont été émises pour expliquer ce phénomène qui a été observé chez de nombreux groupes animaux et végétaux. Ainsi, pour certains auteurs, les communautés tropicales sont plus riches car elles ont évolué dans des environnements plus stables dans le temps que celui des communautés des pays tempérés. Si ce postulat doit être nuancé, il faut admettre en effet que les régions tempérées ont connu à diverses reprises l'impact brutal des glaciations dont les effets étaient beaucoup plus atténués vers les tropiques. Cette plus grande stabilité est certainement à mettre en relation avec une plus grande pérennité des systèmes aquatiques, qui a permis dans certains cas, comme les grands lacs d'Afrique de l'Est, une forte spéciation. Au contraire, les milieux tempérés ont été considérablement bouleversés et leur faune actuelle est le plus souvent le résultat d'une recolonisation récente, de telle sorte que la spéciation n'a pu encore se manifester.

On a fait également le constat, qui découle des observations précédentes, d'une plus grande richesse phylétique de la faune tropicale. Il est de fait que les familles de poissons sont beaucoup plus nombreuses en Afrique qu'en Europe, avec en particulier des représentants de plusieurs familles considérées comme anciennes (voir p. 69).

Enfin, la proportion d'espèces de petite taille est beaucoup plus grande sous les tropiques qu'en milieu tempéré, où les espèces de taille moyenne sont au contraire dominantes. Pour MINA (1991), il faudrait voir là l'influence de la température, les petites espèces ayant plus de difficultés que les grandes à s'adapter aux basses températures de l'hiver.

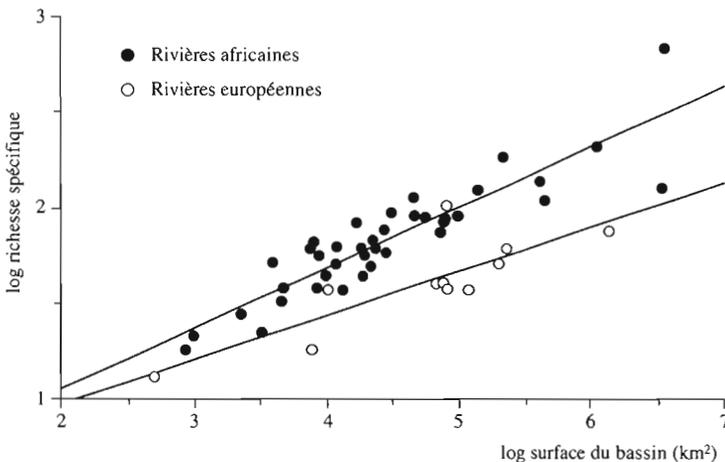


FIGURE 109

Richesse spécifique et surface du bassin hydrographique : comparaison entre les rivières européennes et les rivières africaines.