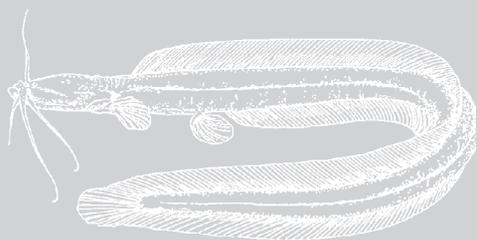


L'habitat des poissons



L'habitat correspond au lieu où vit l'espèce et à son environnement immédiat à la fois biotique et abiotique. Depuis longtemps, les écologistes, soucieux de développer des modèles explicatifs et prévisionnels, s'interrogent sur cette question fondamentale : comment peut-on expliquer qu'un individu soit présent dans un lieu donné à un moment donné ? En effet, les différentes espèces de poissons ne sont pas distribuées au hasard dans les systèmes aquatiques mais elles se répartissent en fonction de leurs exigences biologiques et écologiques. La connaissance des facteurs responsables de la répartition des espèces devrait permettre également de comprendre comment se structurent les peuplements.

La notion d'habitat

Parmi les nombreux paramètres pouvant caractériser l'habitat, il faut considérer qu'un poisson, à chacune des étapes de son existence, doit faire face à trois exigences fondamentales (LÉVÊQUE, 1995 a) :

- ▶ se protéger des contraintes du milieu (courant, oxygène, température, etc.) ainsi que des prédateurs et éventuellement des compétiteurs, de manière à assurer sa survie ;
- ▶ se nourrir dans les meilleures conditions afin d'assurer sa croissance et sa maturation sachant que les besoins alimentaires varient au cours du développement ;
- ▶ se reproduire à l'état adulte, dans les conditions les plus favorables, de manière à assurer la survie de l'espèce. Le poisson est ainsi amené à se déplacer (migrations) et à développer éventuellement des formes de protection des œufs (soins parentaux).

Les milieux aquatiques, et notamment les milieux lotiques, sont caractérisés par une grande variabilité spatiale et temporelle en raison des fluctuations de débit et de niveau de l'eau qui modifient considérablement la nature et l'étendue des volumes utilisables par les poissons. En réalité, dans cet environnement très variable, on peut prendre comme hypothèse que le poisson va rechercher en permanence des compromis, de manière à optimiser les trois exigences de base mentionnées ci-dessus. À titre d'exemple, les compromis peuvent être de quitter l'abri pour se nourrir en s'exposant aux prédateurs, ou de migrer pour se reproduire dans des zones pauvres en ressources alimen-

taires mais favorables au développement des œufs et des larves. Un des problèmes majeurs pour tout poisson est alors de savoir comment partager son temps et utiliser son énergie pour se nourrir et (ou) se reproduire de manière à ce que le succès de la reproduction soit maximal. Ainsi, en minimisant l'énergie nécessaire à la recherche et à la capture des proies, le poisson aura plus d'énergie à consacrer à la croissance et au métabolisme (HART, 1986). Cette recherche de compromis aurait pour objectif d'optimiser ce qu'il est convenu d'appeler le « *fitness* », c'est-à-dire la contribution relative d'un individu aux futures générations. Face aux différentes options qui leur sont offertes dans le milieu naturel, les animaux ne choisissent pas au hasard mais accomplissent au contraire les activités qui assurent un succès reproducteur plus élevé (PULLIAM, 1989). Ces options peuvent amener l'individu à des comportements apparemment coûteux en énergie dans un premier temps, mais rentables à long terme pour la survie des jeunes. C'est le cas chez les espèces qui effectuent de longues migrations de reproduction.

Au cours de sa vie, et en fonction de son activité journalière ou saisonnière, une même espèce pourra donc occuper successivement et temporairement plusieurs types de biotopes afin d'accomplir son cycle biologique. L'habitat, par définition le milieu géographique propre à la vie d'une espèce animale et végétale, sera donc défini ici comme l'ensemble des biotopes nécessaires à l'accomplissement du cycle biologique d'un poisson. Il a une dimension spatiale et temporelle, liée pour partie à la variabilité du milieu et aux exigences biologiques et écologiques des espèces.

Échelles spatiales et temporelles et concept de système hiérarchique

Les milieux aquatiques sont des systèmes complexes dont les différentes composantes abiotiques et biotiques ont des dynamiques spatiales et temporelles très variées. Pour essayer de démêler cette complexité, les écologistes se réfèrent souvent à la notion d'échelle, afin de mieux rendre compte de la variabilité temporelle et de l'hétérogénéité spatiale, dans le but de dégager des lois générales permettant de prévoir l'évolution des écosystèmes.

En ce qui concerne les échelles temporelles tout d'abord, le temps de génération d'une bactérie (quelques heures) est bien différent de celui d'un crustacé planctonique (1 mois), et celui d'un poisson (1 à 10 ans) est souvent bien plus important que celui des invertébrés. En termes de dynamique des populations, les temps de réaction à des perturbations seront différents selon les organismes considérés. Ainsi, les milieux nouvellement créés, ou qui viennent de subir une perturbation majeure, seront colonisés plus rapidement par les organismes ayant un temps de génération court que par les organismes à temps de génération long.

Toujours dans le domaine des échelles temporelles, certains phénomènes peuvent également se manifester sur des périodes plus ou moins longues. Ainsi, les tendances climatiques à long terme peuvent se surimposer à des

Échelle de temps	Durée	Événements physiques (exemples)	Phénomènes biologiques (exemples)
100 000	100 millénaires	Orogenèse, glaciations	Évolution des espèces
10 000	10 millénaires	Changements climatiques	Extinction des espèces, zones refuges
1 000	Millénaire	Captures de rivières	Échanges entre bassins
100	Siècle	Crue centenaire	
10	Décennie	Impacts de l'homme	Durée de vie du poisson
1	Année	Cycle hydrologique	Cycle de reproduction, activité migratoire
0,1	« Mois »	Cycle lunaire	Cycle d'activité
0,01	« Jour »	Cycle journalier	Cycle nyctéméral, cycle d'alimentation
0,001	« Heure »	Perturbation accidentelle	Processus physiologiques

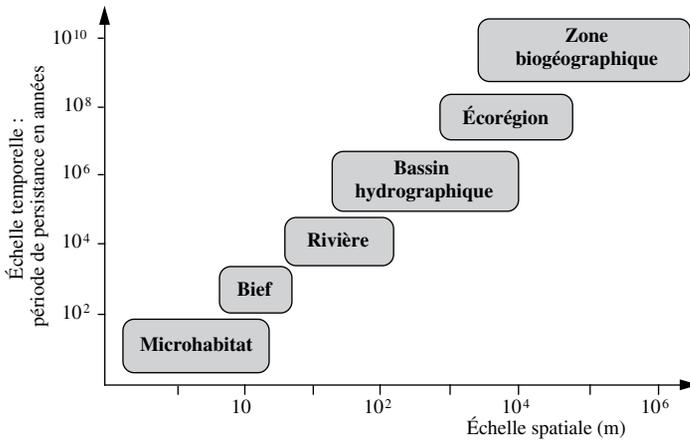
TABLEAU XXXVII

Relations théoriques entre les échelles temporelles, les événements physiques et les phénomènes biologiques (d'après MAGNUSON, 1990).

variations saisonnières, de telle sorte qu'un système peut être en cours d'évolution lente sans que l'on s'en rende compte, car le phénomène est difficile à mettre en évidence si l'on ne dispose pas de longues séries d'observations. On a pu parler ainsi de « présent invisible » (MAGNUSON *et al.*, 1983) pour qualifier ces changements qui ne sont décelables qu'avec de longues séries d'observations (tabl. XXXVII). À l'échelle de la décennie, par exemple, la pente d'une rivière peut paraître stable, alors qu'à l'échelle du millénaire elle est probablement variable.

Des problèmes similaires se posent pour les échelles spatiales. Par exemple, la richesse spécifique en poissons dans un bassin versant est fonction de la surface considérée (voir p. 263). En outre, de nombreuses espèces ont des répartitions discontinues, en mosaïque, de telle sorte que la probabilité de les observer dépend de l'échelle à laquelle on travaille. Enfin, compte tenu de la variabilité et de l'hétérogénéité de l'environnement, des espèces peuvent disparaître dans certaines régions, alors qu'elles prospèrent dans d'autres, selon que les conditions écologiques deviennent ou non défavorables dans le temps. Il y a bien entendu, comme on le voit dans le dernier exemple, d'étroites interactions entre les échelles spatiales et temporelles. La présence d'une espèce dans une région fort éloignée de sa zone de distribution actuelle est parfois l'héritage d'une situation historique dans laquelle l'espèce avait une répartition beaucoup plus large que de nos jours (voir p. 75).

La structure et la composition d'un peuplement de poissons, à une échelle spatiale donnée et à un moment donné, sont donc le résultat d'un ensemble de phénomènes qui interagissent à différentes échelles spatiales et temporelles sur chacune des populations constitutives du peuplement. Pour mieux appréhender ces situations, on fait souvent appel à la notion de structure hiérarchique : dans des milieux hétérogènes, il est possible de considérer qu'une zone étudiée est composée de sous-unités, elles-mêmes parfois décomposables en unités plus petites. Une illustration de cette notion de hiérarchie dans les systèmes lotiques a été proposée par FRISSELL *et al.*, 1986 (fig. 116), sous forme d'une série d'échelles spatio-temporelles emboîtées. Le principe de ces organisations hiérarchiques est que les niveaux supérieurs ont des dynamiques plus lentes et imposent des contraintes sur les niveaux inférieurs. Ainsi, un bassin hydrographique sera situé dans une zone biogéographique, ce qui explique la

**FIGURE 116**

Échelles spatiales et temporelles et hiérarchies dans les écosystèmes lotiques. L'échelle temporelle correspond à une période théorique (période de persistance) durant laquelle on peut considérer que le niveau hiérarchique considéré reste relativement stable (adapté d'après FRISSELL *et al.*, 1986).

composition en espèces des peuplements, et plusieurs bassins peuvent appartenir à une écorégion dont les caractéristiques abiotiques sont relativement homogènes. De même, à l'intérieur d'une rivière, on pourra distinguer différents biefs, eux-mêmes comportant plusieurs types de microhabitat.

Une question fondamentale est associée aux notions d'échelle et de hiérarchie : les problèmes que l'on pourra envisager de résoudre dépendent de l'échelle à laquelle on situe les recherches. Ainsi, on ne peut traiter des questions de biogéographie en considérant un seul bassin versant, ni travailler sur les migrations si l'on reste cantonné à l'étude d'un bief. En réalité, il est difficile d'extrapoler à d'autres niveaux hiérarchiques les résultats que l'on obtient à une échelle spatio-temporelle, sachant que les paramètres pertinents pour travailler à un niveau ne le sont pas toujours à d'autres. Ainsi, la biogéographie permet d'expliquer pourquoi telle espèce se trouve dans tel bassin, mais c'est la nature du substrat ou l'hydrologie qui pourront expliquer la présence de l'espèce dans un bief donné. Cette question des changements d'échelle est cependant un enjeu important des recherches écologiques, car il est indispensable de connaître les contraintes imposées par les niveaux supérieurs, afin d'interpréter correctement les observations effectuées à un niveau hiérarchique inférieur.

Se protéger et se reposer : le microhabitat

Dans une rivière, la répartition des espèces en fonction des différents biotopes n'est pas aléatoire. L'étude des paramètres physiques d'un biotope et des espèces qui le colonisent permet de déterminer les relations entre facteurs du milieu et individus, et d'identifier les préférences d'une espèce en termes de facteurs écologiques. Le microhabitat se définit comme l'endroit où un poisson trouve les conditions de température, de courant, de profondeur, de substrat, d'abri, etc. qui lui sont les plus favorables pour réduire ses dépenses énergétiques et se reposer en étant protégé le mieux possible des prédateurs. Les changements d'habitat au cours du développement sont liés à l'évo-

lution des performances des poissons en termes de capacités physiques et physiologiques. Les données de microhabitat sont donc recueillies pour des stades de développement déterminés en réunissant suffisamment d'informations pour décrire les préférences écologiques de ce stade.

Dans les rivières, on distingue classiquement les espèces rhéophiles qui recherchent les eaux courantes et les espèces qui préfèrent les eaux dormantes. Ces préférences sont à mettre en relation avec les capacités de nage plus ou moins développées selon les espèces, ainsi qu'avec des exigences physiologiques, par exemple en ce qui concerne la teneur des eaux en oxygène. Dans cet esprit, des courbes d'habitat préférentiel ont été établies pour quelques espèces de poissons de la rivière Sabie, affluent du Limpopo, dans le parc Kruger (GORE *et al.*, 1992). Les juvéniles de *Serranochromis meridianus* et *Barbus viviparus* habitent les mares stagnantes mais *B. viviparus* est légèrement tolérant à de faibles vitesses de courant (jusqu'à 60 cm/s). Ces deux espèces préfèrent les mares relativement profondes (jusqu'à 2,5 m) au fond de gravier ou de sable. Inversement, *Chiloglanis swierstrai* fréquente les zones de rapides en eau peu profonde (moins de 50 cm) sur fond de galets, avec des vitesses de courant comprises entre 35 et 150 cm/s (fig. 117).

En utilisant les préférences d'habitat en termes de vélocité du courant, il est possible de prévoir la surface disponible pour une espèce pour diverses valeurs de débit de la rivière. Ainsi, sur un bief de 300 m de la rivière Sabie, lorsque le débit s'accroît de 2 à 8 m³/s, la surface disponible pour *C. swierstrai* et *S. meridianus* augmente considérablement (fig. 118), alors qu'elle demeure constante au-delà de 3,5 m³/s pour *B. viviparus*.

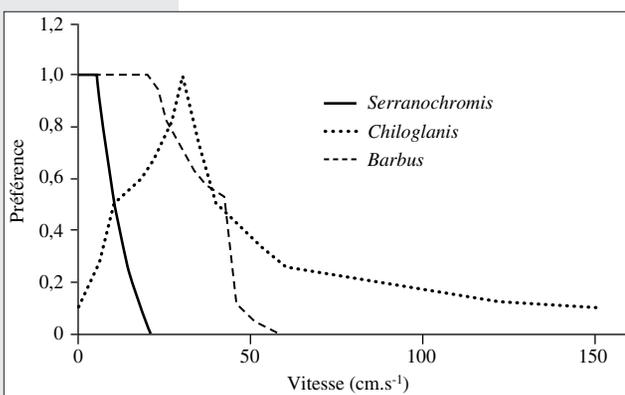
POUILLY (1993) a pu étudier également de cette manière l'organisation des peuplements de poissons de trois petits cours d'eau de Guinée au cours de la saison sèche, en déterminant le profil écologique des espèces, c'est-à-dire leurs préférences par rapport à certains facteurs tels que le courant, la profondeur, le type de substrat, etc.

La sélection de certains types d'habitat est à mettre également en relation avec la nécessité de trouver des abris pour échapper aux prédateurs. Ainsi, dans de nombreuses rivières africaines, on estime que les zones inondées fournissent aux juvéniles de nombreuses espèces qui se reproduisent durant la crue des

zones d'abri par rapport aux grands prédateurs ichtyophages, lesquels ont du mal à se mouvoir dans les milieux encombrés de végétation. Il est vrai que ces zones sont également particulièrement favorables au développement d'espèces planctoniques adaptées aux besoins alimentaires des juvéniles.

Dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, de nombreux Cichlidae endémiques ont parfois des exigences très spécifiques en termes de

FIGURE 117
Préférence d'habitat par rapport à la vitesse moyenne du courant pour trois espèces de la rivière Sabie, parc Kruger (d'après GORE *et al.*, 1992).



microhabitat. En particulier, de nombreuses espèces inféodées aux zones rocheuses utilisent les anfractuosités comme refuge et microhabitat. D'autres microhabitats originaux dans le lac Tanganyika sont les lits de coquilles vides de Gastéropodes qui occupent de grandes surfaces entre 10 et 35 m de profondeur sur fond sableux, là où la pente est faible. De nombreuses espèces de Cichlidae, principalement des *Lamprologiines*, utilisent ces coquilles comme refuge, mais également pour se reproduire (RIBBINK, 1991). Les formes juvéniles de *Chrysichthys* et *Caecomastacembelus* trouvent également des abris dans les coquilles vides.

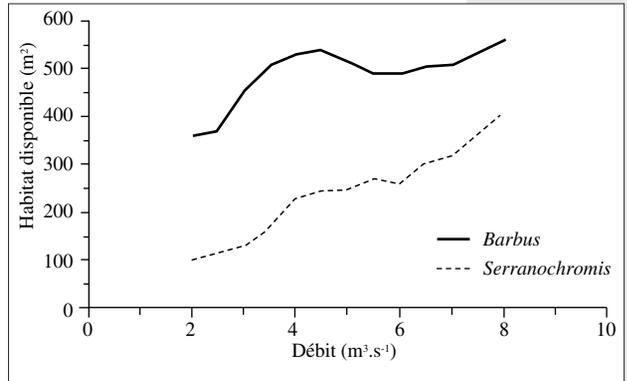


FIGURE 118

L'habitat disponible pour *Serranochromis meridianus* et *Barbus viviparus* est fonction du débit de la rivière Sabie au site d'étude (d'après GORE *et al.*, 1992). L'habitat disponible est exprimé en surface utilisable (m²) pour 300 m de cours et le débit en m³.s.

La recherche de la nourriture

Une raison essentielle pour un poisson de fréquenter certains types de milieu est l'opportunité d'y trouver la nourriture adaptée à sa taille et à ses exigences physiologiques. Cette relation entre taille, régime alimentaire et conditions écologiques est un paramètre important pour comprendre l'occupation de l'espace par une espèce.

Changements de régime alimentaire et d'habitat au cours du développement

Au cours de leur existence, la taille et le poids des poissons changent considérablement et il est d'usage de distinguer différentes périodes au cours du développement (BALON, 1985, 1990) :

- ▶ la période embryonnaire commence avec la fertilisation et se caractérise par une nutrition exclusivement endogène à partir du vitellus de l'œuf ;
- ▶ la période larvaire débute avec le passage graduel mais rapide d'une alimentation endogène à une alimentation exogène ; cette période larvaire se caractérise par la présence d'organes larvaires temporaires ;
- ▶ la période juvénile débute lorsque les nageoires sont bien différenciées et que tous les organes temporaires ont été remplacés par des organes définitifs, et se termine avec la maturation des premiers gamètes ; c'est généralement une période de croissance rapide parfois caractérisée par une coloration spécifique ;
- ▶ la période adulte débute avec la maturation des premiers gamètes. Elle se caractérise par une diminution du taux de croissance somatique.

Les différentes phases du développement correspondent à des besoins nutritionnels, des comportements alimentaires et des exigences écologiques, physiologiques et biologiques différentes, ce qui suppose dans beaucoup de cas la fréquentation de biotopes différents (LAUZANNE, 1975 b ; WINEMILLER, 1989). Les

juvéniles de petite taille, peu vagiles, ne peuvent exploiter que des particules de petite taille également, telles que le phytoplancton ou le zooplancton. Avec l'augmentation de la taille du poisson et de ses capacités de déplacement, la taille et la nature des proies évoluent. Chez les poissons ichtyophages à l'état adulte, des changements morphologiques associés à une plus grande spécialisation s'accompagnent de changements dans la taille et la nature des proies.

Les conséquences sont importantes sur le plan de l'habitat. En effet, les proies ne sont pas distribuées au hasard dans les milieux aquatiques et leur disponibilité peut varier au cours de l'année. Dans les milieux fluviaux, par exemple, les proies planctoniques sont essentiellement abondantes dans les milieux calmes, c'est-à-dire dans les annexes fluviales où les juvéniles de beaucoup d'espèces vont trouver les conditions qui leur sont favorables tant sur le plan de la nutrition que sur celui des conditions physiques de l'habitat. L'existence et l'étendue de ces milieux sont étroitement dépendantes de l'hydrologie et notamment du niveau de l'eau. Il faut donc qu'il y ait une bonne synchronisation entre d'une part l'apparition des larves et d'autre part l'existence de proies favorables dans l'habitat correspondant (hypothèse du « *match-mismatch* » de CUSHING, 1982).

Stratégies de recherche et de partage de la nourriture et ségrégation spatiale des espèces

Les stratégies alimentaires peuvent être vues comme des systèmes de prise de décision pour répondre à des questions du type : où un individu doit-il se nourrir, vers quelle proie doit-il diriger sa recherche ? (CÉZILLY *et al.*, 1991). Le poisson doit ainsi décider du moment où il va se nourrir, du lieu et de la durée de la période de nutrition, des proies qui sont les plus adéquates (taille et valeur nutritionnelle), de la manière dont il va rechercher ces proies et les capturer. Il s'agit de faire face efficacement à différentes contraintes de l'environnement comme la compétition, la raréfaction de la nourriture, les variations imprévisibles de la ressource.

Un axiome fondamental est que les stratégies alimentaires ont été façonnées au cours de la sélection naturelle, et que toute décision tend à optimiser certaines variables, comme le taux d'assimilation de l'énergie qui est en dernier ressort corrélé au concept de « *fitness* » (PYKE, 1984). Mais un certain nombre de résultats font penser que les poissons ont également la possibilité d'apprendre et de pratiquer des comportements alternatifs qui leur permettent d'être plus efficaces dans la recherche des proies et de vivre plus longtemps (HART, 1986).

Dans les milieux habités par de nombreuses espèces appartenant au même groupe trophique et ayant des régimes alimentaires relativement proches, les stratégies peuvent être d'occuper des habitats spatialement différents afin de réduire la compétition entre espèces. C'est le cas dans le lac Victoria, où on a montré chez les haplochromines zooplanctophages qu'il existait des phénomènes de ségrégation spatiale qui permettaient un isolement écologique des espèces (GOLDSCHMIDT *et al.*, 1990). Outre une répartition horizontale souvent bien différenciée pour chacune des espèces dans le golfe de Mwanza, le type

de fond, l'exposition au vent et la profondeur de la colonne d'eau sont également des facteurs importants qui participent à la ségrégation des espèces (fig. 119). La plupart des juvéniles des zooplanctonivores se rencontrent seulement dans les eaux peu profondes (moins de 9 m), où ils trouvent un abri vis-à-vis des prédateurs. Quant aux espèces ayant des aires de distribution géographique qui se recouvrent largement, c'est en fonction de la profondeur qu'elles vont s'isoler, compte tenu parfois de migrations verticales obéissant à des rythmes circadiens différents.

Malgré le fait que des haplochromines piscivores sont présents dans tous les principaux types d'habitat du lac Victoria, beaucoup ont une distribution limitée à certains types de substrat (VAN OIJEN, 1982). Les juvéniles sont en général dans des zones peu profondes et moins exposées que leurs parents. Quelques espèces habitent seulement les fonds sableux dont la profondeur n'excède pas 6 m. En outre, les adultes de beaucoup d'espèces, dans le golfe de Mwanza, ont une distribution différente en fonction de la profondeur, certaines n'étant présentes qu'en surface et d'autres en profondeur (fig. 120).

Migrations trophiques

La recherche de zones favorables à l'alimentation amène les espèces à effectuer des migrations de faible amplitude pour se nourrir. Dans les lacs profonds, des espèces effectuent des migrations nyctémérales, passant le plus souvent la journée en profondeur et remontant la nuit près de la surface pour se nourrir. Ainsi, dans le lac Malawi, la distribution verticale des espèces en milieu pélagique dépend du cycle journalier. Durant le jour, la plupart des poissons se situent à des profondeurs variables : *Diotaxodon* « big eye » et *Synodontis njassae* à la limite de l'oxycline, vers 200-220 m ; *Diotaxodon* « elongate »

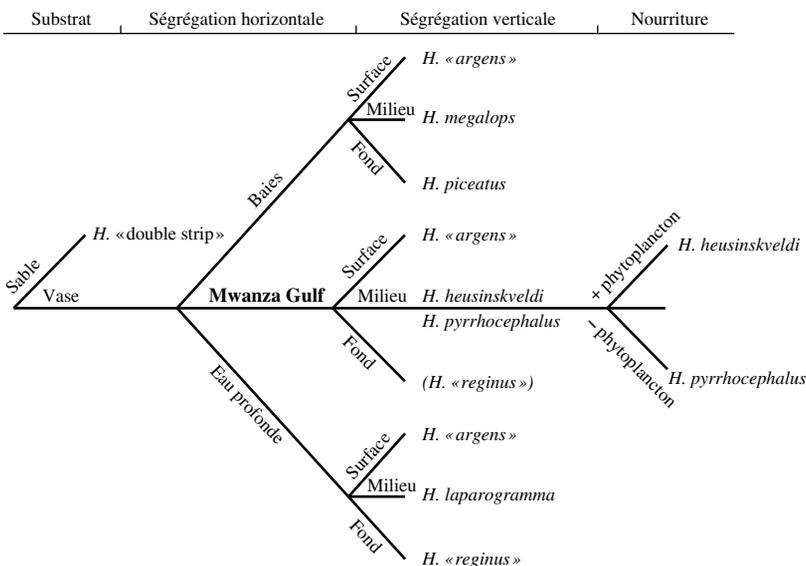
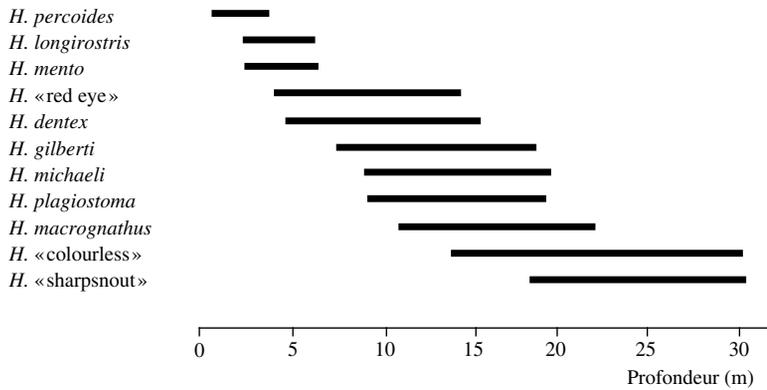


FIGURE 119

Représentation schématisque de la ségrégation écologique parmi les espèces de Cichlidae zooplanctophages du lac Victoria (d'après GOLDSCHMIDT *et al.*, 1990).

FIGURE 120

Distribution des adultes de quelques haplochromines piscivores dans le golfe de Mwanza en fonction de la profondeur (lac Victoria) (d'après VAN OIJEN, 1982).



et *Rhamphochromis ferox* entre 50 et 200 m ; *Copadichromis quadrimaculatus*, *Engraulicypris sardella* et *Rhamphochromis longiceps* dans les cent mètres superficiels. La plupart de ces espèces migrent vers la surface la nuit. Des espèces comme *S. njassae* et *Diplotaxodon « big eye »* font des migrations de 200 m (THOMPSON *et al.*, 1995).

Stratégies et lieux de reproduction

La stratégie de reproduction d'une espèce de poisson dans un environnement donné recouvre un ensemble de traits biologiques comme l'âge à la première reproduction, la relation entre taille (ou âge) et fécondité, le comportement parental, la saison de reproduction, la taille des gamètes, etc. Mais un individu peut également développer des tactiques, qui sont en réalité des variations par rapport au schéma de reproduction typique, de manière à répondre avec succès à des modifications des facteurs de l'environnement. Il s'agit alors d'un comportement adaptatif à des conditions écologiques particulières, qui a pour objectif d'assurer la survie de l'espèce.

La définition de l'habitat d'une espèce doit obligatoirement tenir compte du comportement reproducteur de cette espèce et de la nécessité de trouver les meilleures conditions pour pondre. En particulier, la ponte a lieu généralement à une période où les conditions environnementales sont en principe les plus favorables à la survie des œufs et des larves, et beaucoup d'espèces ont un cycle saisonnier de reproduction. Dans les grands fleuves tropicaux, le régime hydrologique (ou plus exactement l'ensemble des conditions climatiques qui prévalent au début de la crue) paraît constituer le principal régulateur de la reproduction. Pour beaucoup d'espèces, la ponte coïncide avec la crue (voir p. 31 et p. 147).

BALON (1985, 1990) distingue deux grands types de trajectoires ontogéniques dans les modèles de cycle biologique.

Dans le modèle indirect, les œufs sont généralement petits et produits en grand nombre. Ils donnent naissance à des jeunes larves incomplètement

développées, de petite taille, avec seulement un faible volume de vitellus qui est insuffisant pour produire le phénotype définitif. Ces jeunes larves doivent donc se nourrir sur des particules de petite taille pour achever leur développement et sont très vulnérables durant cette période.

Dans le modèle de développement direct, les poissons produisent au contraire un nombre restreint d'œufs de grande taille, avec une grande quantité de vitellus qui permet le développement de l'embryon jusqu'à un stade avancé. *Labeotropheus*, un Cichlidae incubateur buccal du lac Malawi, est un bon exemple de ce type de poisson qui libère un juvénile de grande taille (14 % de celle de l'adulte) 31 jours seulement après la fertilisation (BALON, 1977), (voir p. 177).

On a donc affaire à deux grands types de stratégies : le développement indirect consiste à produire un grand nombre d'œufs qui seront soumis à une forte mortalité, mais qui libéreront les parents pour d'autres activités dès la ponte, alors que le développement direct consiste à investir dans la survie d'un faible nombre d'individus, ce qui demande aux parents un investissement énergétique prolongé. Dans un cas (développement direct), les poissons auront un comportement de type sédentaire, éventuellement territorial. Dans l'autre cas (développement indirect), on aura affaire à des espèces nomades susceptibles de couvrir de grandes distances pour se reproduire.

Développement direct et territorialité

Un exemple de comportement très sédentaire lié à un développement direct est celui de différentes espèces de Cichlidae endémiques des grands lacs d'Afrique de l'Est. FRYER (1959) avait déjà souligné que beaucoup d'espèces littorales sont à ce point inféodées aux zones rocheuses qu'elles ne sont jamais observées à plus d'un mètre de ces milieux. Les individus matures vivent, se nourrissent et se reproduisent toute l'année dans les limites étroites de leur habitat. En outre, les gros œufs riches en vitellus donnent naissance à des jeunes de taille suffisamment grande pour utiliser la même nourriture que les parents, ce qui signifie qu'il n'y a pas besoin de stade planctonique pélagique, comme on l'observe chez les poissons de coraux (LOWE-McCONNELL, 1987), et l'espèce peut ainsi passer toute sa vie dans le même biotope. La nature sédentaire de ces Cichlidae a été démontrée expérimentalement par marquage. Certaines espèces peuvent avoir une aire de distribution limitée à quelques milliers de mètres carrés (RIBBINK *et al.*, 1983 b). En outre, des espèces transférées d'un endroit à un autre du lac restent à proximité du point d'introduction et se reproduisent à cet endroit.

En règle générale, le développement direct s'accompagne le plus souvent de soins parentaux, c'est-à-dire d'une aide qui est apportée par les parents et qui a pour but d'assurer une meilleure survie de l'œuf après sa formation. Cette aide peut aller de la construction de nids jusqu'à la garde des œufs et des alevins. La pratique de soins parentaux est assez répandue chez les poissons et notamment dans la famille des Cichlidae (KEENLEYSIDE, 1991 b) (voir p. 225). Leur fonction principale est de protéger les jeunes des prédateurs. On a suggéré que la pratique des soins parentaux s'est développée chez les poissons occupant des milieux caractérisés par leur imprédictibilité spatiale et temporelle

(WOOTTON, 1990), afin de limiter les dangers inhérents à cette imprédictibilité. Cette théorie mériterait cependant d'être vérifiée par des observations.

La pratique de soins parentaux peut s'accompagner de comportements territoriaux liés à la compétition et à la défense d'un territoire de reproduction. Le territoire dans ce cas devient une ressource indispensable pour pondre, ressource dont la disponibilité peut être limitée. Pour douze espèces de Cichlidae pondreuses sur substrat du lac Tanganyika appartenant au genre *Lamprologus*, c'est-à-dire des espèces très proches les unes des autres, GASHAGAZA (1991) a montré qu'elles utilisaient le milieu de manière différente pour pondre et protéger leurs jeunes. Certaines pondent à la surface des blocs, d'autres dans les crevasses, ou encore dans des trous. Cette diversité de comportements reproducteurs dans un système où la place est limitée, compte tenu de la densité des peuplements, a pour avantage de limiter la compétition entre les espèces pour l'utilisation de l'habitat.

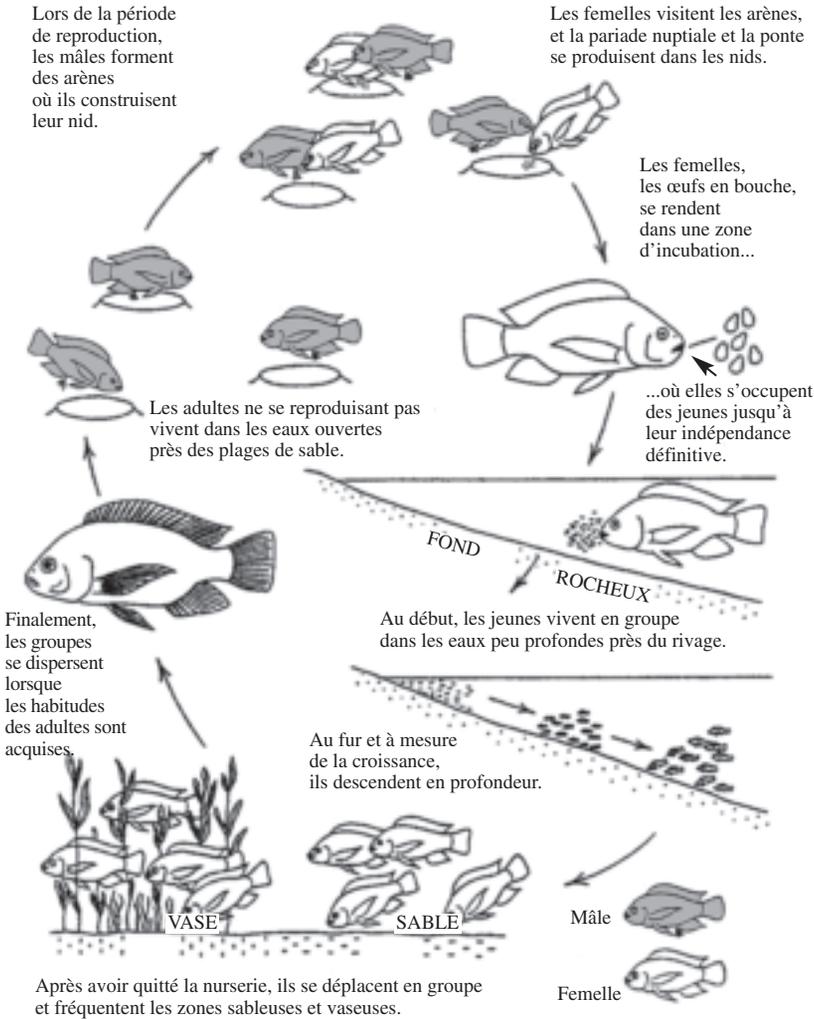
Le comportement territorial se traduit souvent par la défense d'un territoire vis-à-vis des individus conspécifiques et hétérospécifiques (voir p. 225). En étudiant le comportement de six espèces de Cichlidae herbivores, incubateurs buccaux maternels, KOHDA (1995) a mis en évidence l'existence de deux types de territoire :

- ▀ les mâles des six espèces étudiées ont un territoire restreint autour du nid (20 à 40 cm de diamètre) qu'ils gardent farouchement contre les intrus qui sont le plus souvent des mangeurs d'œufs potentiels ; ce territoire de nidification est utilisé par les femelles qui pondent leurs œufs dans le nid, après quoi elles les reprennent dans la bouche et quittent la zone ;
- ▀ il existe également autour du nid un territoire plus large, de quelques mètres carrés, dans lequel les mâles patrouillent entre 50 cm et 1 m du fond et se nourrissent. Quand une femelle pénètre dans cette zone, le mâle la courtise puis l'entraîne vers le nid. Les mâles attaquent en revanche les mâles conspécifiques et les femelles sexuellement inactives qui pénètrent dans la zone.

La pratique de l'incubation buccale est plus spécialisée et d'origine plus récente. L'avantage adaptatif est de mettre les embryons à l'abri des prédateurs et de limiter la compétition pour les sites de reproduction. On peut y voir également un moyen de se libérer de la dépendance d'un substrat pour se reproduire, quand l'espace benthique disponible est très recherché (BALON, 1978). Chez des pondreuses sur substrat qui pratiquent l'incubation buccale, le cycle d'occupation des biotopes peut être relativement complexe. Ainsi, FRYER et ILES (1972) ont décrit le cycle reproducteur d'*Oreochromis variabilis* dans le lac Victoria (fig. 121). Sur les fonds sableux, les mâles construisent des nids dans lesquels les femelles pondent. Puis elles transportent leurs œufs dans la bouche vers les zones d'incubation où les jeunes sont relâchés une fois éclos. Ils vivent d'abord en bancs dans des eaux très peu profondes sur fond rocheux, et au fur et à mesure qu'ils grandissent ils gagnent des zones plus profondes. Lorsqu'ils sont un peu plus grands, ils gagnent toujours en bancs des berges sableuses ou des herbiers. Ils acquièrent progressivement des comportements adultes avec la croissance, pour vivre dans les eaux libres au large des plages exposées. Puis les mâles construisent à leur tour des nids sur les plages sableuses et le cycle reprend.

FIGURE 121

Cycle de vie d'*Oreochromis variabilis* dans le lac Victoria montrant les différentes phases de l'occupation du milieu en fonction de l'ontogénèse (d'après FRYER et ILES, 1972).



Développement indirect et migrations de reproduction

Chez les poissons à développement indirect, la nécessité d'utiliser des biotopes distincts pour les différents stades de développement, et notamment la recherche de sites favorables à la ponte puis au bon développement des juvéniles, conduit l'espèce à effectuer des migrations qui sont parfois de grande amplitude. Une migration, selon NORTHCOPE (1979), est un déplacement entre deux habitats qui se produit de manière régulière durant la vie de l'individu et qui concerne une grande partie de la population.

Les poissons effectuant des migrations de type anadrome ou catadrome sont rares en Afrique tropicale où, en revanche, les poissons potamodromes sont abondants. Ce type de migration présente un avantage adaptatif dans la mesure où il a pour objectif d'atteindre des lieux propices à la reproduction ou à l'ali-

TYPES DE MIGRATION

On distingue habituellement les migrations diadromes entre la mer et les milieux aquatiques continentaux et les migrations potamodromes qui concernent les migrations à l'intérieur des eaux douces (Mc DOWALL, 1987). Les poissons fluviaux tropicaux qui effectuent des migrations de grande amplitude pour se reproduire sont donc des espèces potamodromes. Parmi les espèces diadromes, on distingue :

- ▶ les espèces *anadromes* qui passent la plus grande part de leur vie en mer et migrent en eau douce pour se reproduire ;
- ▶ les espèces *catadromes*

qui passent principalement leur vie en eau douce et migrent en mer pour se reproduire, l'exemple type étant l'anguille ;

▶ les espèces *amphidromes* qui partagent leur vie entre les milieux marins et continentaux, sans que ces migrations soient obligatoirement liées à la reproduction.

De manière plus simple, on distingue parfois les poissons euryhalins, qui se déplacent librement entre les eaux douces et marines, et les espèces amphihalines, qui ne le font qu'à certains stades particuliers de leur vie.

mentation. Pour certains auteurs il s'agirait d'un mécanisme permettant de protéger les jeunes de la prédation, et FRYER (1965) estime que c'est un moyen d'assurer la dispersion des jeunes dans l'ensemble du système fluvial. Ces deux hypothèses sont probablement complémentaires. La ponte dans les affluents du cours supérieur permet en effet aux larves d'être entraînées par dérive avec les eaux de crue dans tous les biotopes, sur des centaines de kilomètres en aval du lieu de ponte. Les migrations amont ou aval, qui ont

pour objectif d'amener les géniteurs à proximité des plaines d'inondation afin d'y déposer leurs œufs dès que l'eau envahit ces milieux, ont également pour objectif de permettre aux larves de gagner le plus vite possible les plaines inondées où elles trouvent nourriture et abri.

Les sites les plus propices à la ponte ne sont pas toujours les sites les plus favorables pour l'alimentation, et certaines espèces ont donc à effectuer des migrations sur de longues distances entre les deux. DAGET (1960) puis WELCOMME (1985) ont fait la distinction entre les migrations longitudinales, motivées le plus souvent par la reproduction et se produisant dans le lit de la rivière, et les migrations latérales quand les poissons quittent le lit principal du fleuve pour gagner les divers habitats du lit majeur. Ces migrations latérales sont motivées à la fois par la recherche de nourriture et la reproduction.

On connaît encore mal les mécanismes responsables du déclenchement des migrations, notamment lorsqu'elles nécessitent de parcourir de longues distances. Dans la mesure où les espèces ont des comportements variés, il est probable que plusieurs mécanismes entrent en jeu, dont certains sont associés au début de la crue (WELCOMME, 1985). On ignore également par quels signaux les poissons adultes sont avertis avant les jeunes que le temps est venu de quitter les plaines inondées. Il est vrai que ces signaux ne sont pas toujours très efficaces et que des quantités importantes de poissons sont bloquées chaque année dans des mares résiduelles qui s'assèchent au cours de l'étiage. La profondeur et (ou) la concentration en oxygène de l'eau pourraient être des facteurs déterminants.

L'étude des migrations a fait l'objet de nombreux travaux qui restent cependant imprécis pour la plupart, compte tenu des difficultés à suivre réellement le déplacement des poissons dans les milieux aquatiques durant la crue. Dans les milieux nilo-soudaniens, les recherches menées dans le bassin tchadien ont

MIGRATIONS DES TINÉNIS DANS LE NIGER (d'après DAGET, 1952)

L'ensemble des observateurs, même les moins avertis, s'accordent pour dire qu'il s'agit là d'un phénomène des plus spectaculaires. Ces poissons (*Brycinus leuciscus*, Alestidae) remontent le lit mineur par vagues successives liées aux phases lunaires. Tous marchent dans le même sens, à quelques centimètres les uns des autres, et défilent, durant plusieurs heures, avec une entière régularité. Si un prédateur, ou un pêcheur, les perturbe, ils s'égayent momentanément en tout sens avant de reconstituer le banc et de reprendre leur défilé. La vitesse moyenne de la remontée n'est pas considérable, de l'ordre de 1 à 1,5 km par heure. L'ampleur du déplacement peut néanmoins être importante, puisque Daget estime que certains bancs peuvent parcourir, durant plusieurs mois, des distances avoisinant 400 km. Généralement, le banc principal proprement dit est précédé, quelque temps auparavant, de ce que les pêcheurs locaux appellent « la tête des Tinénis », groupe constitué d'individus de plus petite taille. La migration des Tinénis débute lorsque ceux-ci quittent les plaines d'inondation pour rejoindre le lit mineur. Toutefois, la migration longitudinale proprement dite ne débute que si cela coïncide avec une période de lune. En l'absence de cette dernière (les derniers jours du mois lunaire), les bancs s'arrêtent ou se dispersent, pour se reformer ensuite aux premiers jours de lune croissante. Lorsqu'ils sont gênés dans leur progression par un barrage, comme celui de Markala (région du delta central du Niger au Mali),

les bancs se désagrègent assez rapidement, leurs éléments redescendant alors vers l'aval. Ce fait essentiel montre donc que, si la phase de remontée se fait toujours en groupes serrés, la marche inverse se fait au contraire tout le temps en ordre dispersé et de manière individuelle, ou à la limite par tout petits groupes. Cette phase de dispersion du banc correspond toujours à l'obscurité liée à la fin du mois lunaire. En résumé, reprenons, en partie, le texte de Jacques DAGET : « Pour l'expliquer, nous estimons qu'il y a lieu d'invoquer un effet de groupe, les *Alestes* (dorénavant *Brycinus*) *leuciscus* n'étant stimulés à remonter le courant que s'ils se trouvent réunis en grand nombre et serrés les uns contre les autres (...). Il y aurait de plus, constamment, antagonisme entre les phénomènes suivants : congrégation par clair de lune, désagrégation par nuit obscure. À la fin du mois lunaire, la désagrégation étant prépondérante, il y a arrêt et dissociation des bancs, alors qu'aux premiers jours du mois c'est la congrégation qui l'emporte, d'où formation de bancs dont la marche se poursuit, en raison de l'effet de groupe, tant que la présence de la lune empêche la désagrégation de reprendre l'avantage. » L'influence de la lune n'est toutefois pas générale, elle doit être considérée le plus souvent comme secondaire par rapport à l'hydrologie et au nyctémère par exemple, et n'affectant que quelques espèces de façon stable et répétée (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1983).

mis en évidence des comportements très variés (voir encadré « Migrations de reproduction dans le lac Tchad » ; BÉNECH *et al.*, 1983 ; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989) (fig. 122). Des groupes de migrateurs similaires ont été observés dans le fleuve Sénégal (REIZER, 1974).

Dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, beaucoup d'espèces lacustres ont conservé l'habitude d'effectuer des migrations de reproduction dans les tributaires. Dans le lac Turkana, par exemple, *Alestes baremoze*, *Citharinus citharus*, *Distichodus niloticus* et *Barbus bynni* migrent dans la rivière Omo, alors que *Brycinus nurse*, *Labeo horie*, *Clarias gariepinus* et *Synodontis schall* migrent dans des petits affluents temporaires (HOPSON, 1982).

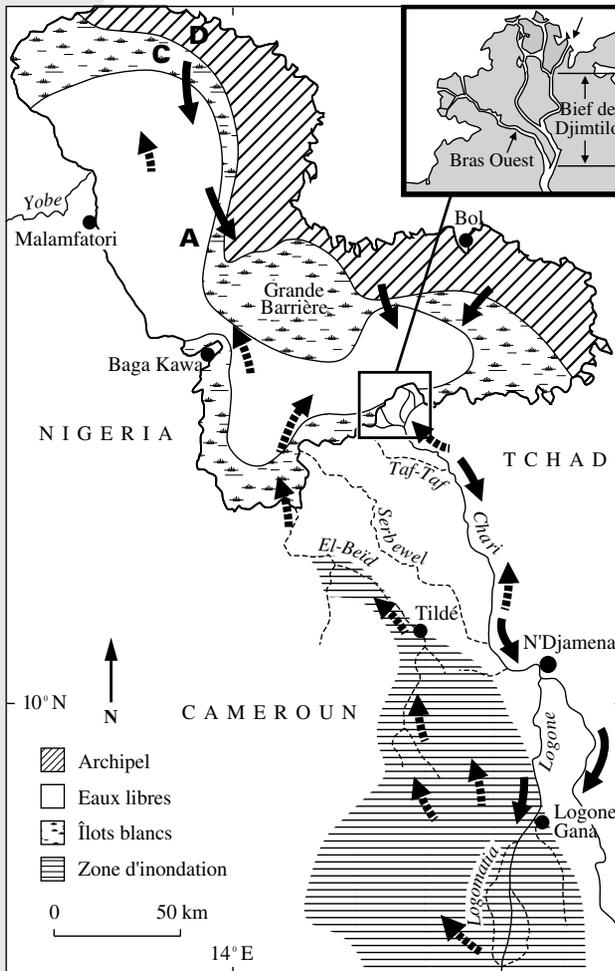


FIGURE 122

Voies de migration de reproduction d'*Alestes baremoze* dans le bassin tchadien (d'après BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989).

Généralisation de la notion d'habitat

L'habitat est une notion essentiellement dynamique qui fait intervenir les échelles spatiales et temporelles.

L'habitat, produit d'un héritage phylogénique et de stratégies adaptatives

Le lieu dans lequel vit une espèce, c'est-à-dire son environnement physique, chimique et biologique, est, pour cette espèce, le résultat de compromis entre différentes contraintes qui, pour une bonne part, sont liées à l'héritage de traits vitaux sélectionnés par l'évolution. C'est le cas par exemple pour les comportements reproducteurs, pour les exigences écologiques ou physiologiques, pour les habitudes et spécialisations alimentaires. L'héritage phylogénique fait donc peser sur l'espèce un certain nombre de contraintes abio-

Dans le lac Victoria, WHITEHEAD (1959) a également identifié des grands migrateurs comme *Barbus altianalis* qui remonte les rivières sur 80 km, et des migrateurs qui effectuent des déplacements moins importants, comme *Labeo victorinus* et *Schilbe mystus* qui migrent jusqu'à 25 km vers l'amont, ou dans les zones inondées le long des berges, pour se reproduire. De petits Mormyridae (*Marcusenius victoriana*, *Gnathonemus longibarbis*, *Hippopotamyrus grahami*, *Pollimyrus nigricans*, *Petrocephalus catostoma*) remontent le cours des affluents du nord du lac Victoria. Les poissons mûrs restent près de l'embouchure des rivières jusqu'à l'arrivée de la crue, puis migrent vers l'amont durant la nuit, avec des pics à l'aube et au crépuscule (OKEDI, 1969, 1970). Ils pondent dans des mares situées entre 8 et 24 km de l'embouchure et les jeunes restent de trois à sept mois dans ces mares.

MIGRATIONS DE REPRODUCTION DANS LE LAC TCHAD

Dans le bassin tchadien, plusieurs espèces effectuent des migrations de reproduction (fig. 116) de plus ou moins grande ampleur (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). En particulier, beaucoup d'espèces lacustres utilisent la plaine d'inondation du Nord-Cameroun (Grand Yaéré) comme nurserie. Quelques espèces entreprennent des migrations de grande ampleur au moment de la reproduction. Il s'agit notamment d'espèces pélagiques dont beaucoup sont zooplanctonivores dans le lac Tchad, comme *Alestes baremoze*, *Brachysynodontis batensoda*, *Schilbe mystus*, *S. uranoscopus*, *S. intermedius*, *Synodontis schall*, *Hyperopisus bebe*. Une grande partie des populations lacustres remonte le Chari avant la crue et se reproduit à proximité de la plaine d'inondation du Nord-Cameroun en août et septembre, c'est-à-dire 150 à 200 km en amont du lac. Les œufs et les larves se dispersent dans les zones inondées où ces dernières passeront quelques mois avant de rejoindre le lac via le Chari ou l'El Beid, un drain temporaire qui réunit le Yaéré au lac Tchad en période de crue. *Alestes dentex* paraît remonter pour se reproduire dans d'autres zones inondées situées encore plus en amont (au moins 250 à 300 km du lac). C'est le cas pour d'autres espèces comme *Hemisynodontis membranaceus* et *Labeo senegalensis*. Des espèces comme *Polypterus bichir*, *Distichodus rostratus*, *Marcusenius cyprinoides* paraissent avoir également les caractéristiques de grands migrants, mais les données recueillies sont trop limitées pour confirmer cette hypothèse. D'autres espèces effectuent des migrations de moindre amplitude. Ainsi, les populations lacustres d'*Hydrocynus forskalii* migrent dans le delta du Chari et les biefs inférieurs pour se reproduire au moment de la décrue de novembre à mars, ainsi qu'au début de la crue en juillet-août. Les *Bagrus bajad* se reproduisent également dans le delta en mai-juin. Enfin, des espèces plus ou moins sédentaires migrent du lit principal vers les zones inondées,

à la fois pour y trouver de meilleures conditions d'alimentation, des abris et des sites propices à la reproduction. Il s'agit par exemple de *Brienomyrus niger*, *Petrocephalus bovei*, *Gymnarchus niloticus*, *Heterotis niloticus*, *Ichthyborus besse*, *Clarias gariepinus* ou *Siluranodon auritus*. La migration de retour des jeunes vers le lac Tchad est une phase importante du schéma général des migrations. Une étude détaillée des dévalaisons de juvéniles au moment de la décrue a été réalisée dans l'El Beid, qui relie le Yaéré du Nord-Cameroun à la zone sud du lac Tchad (DURAND, 1971 ; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1982, 1983). Un premier groupe de juvéniles comprenant *Hyperopisus bebe*, *Marcusenius cyprinoides*, *Alestes dentex* et *Labeo senegalensis* passe en abondance de mi-novembre à mi-décembre. Il comprend d'autres espèces comme *Alestes baremoze*, *Polypterus bichir*, *Hydrocynus brevis* et *Lates niloticus* qui apparaissent début novembre, et *Heterotis niloticus*, *Distichodus rostratus*, *Oreochromis aureus* qui apparaissent jusqu'en janvier. *Mormyrus rume*, *Pollimyrus isidori* et *Distichodus brevipinnis* sont également présents durant les deux premiers mois de l'écoulement. Un deuxième groupe d'espèces est très abondant fin janvier : *Sarotherodon galilaeus*, *Brienomyrus niger*, *Clarias* spp., *Barbus* spp., ainsi qu'*Oreochromis niloticus* et *Labeo coubie*. Enfin, un troisième groupe est observé au tout début de la crue de l'El Beid, disparaît ensuite, et réapparaît en abondance en février : *Ichthyborus besse*, *Siluranodon auritus*, *Schilbe uranoscopus*, *Synodontis schall* et *Synodontis nigrita*. Le deuxième et le troisième groupes migrent vers le lac Tchad avec le drainage des eaux de la plaine d'inondation. Quelques espèces comme *Mormyrus rume*, *Pollimyrus isidori* et *Distichodus brevipinnis*, sont observées tout au long du cycle hydrologique.

tiques, biologiques et comportementales qui vont déterminer ses besoins en termes d'habitat.

La variabilité du génome permet néanmoins aux espèces de développer des tactiques, qui sont des réponses adaptatives aux modifications du milieu dans lequel vit le poisson. Cette plasticité peut être vitale pour la survie de l'espèce

qui, selon les conditions ambiantes qui lui sont offertes et auxquelles elle ne peut échapper, peut développer des comportements alternatifs.

Enfin, les recherches commencent à mettre en évidence l'éventualité d'un apprentissage, ce qui aurait pour conséquence d'élargir encore la possibilité pour une espèce d'occuper de nouveaux milieux.

Les conséquences en termes d'habitat sont importantes. Si l'héritage phylogénétique contraint le poisson à fréquenter un type de milieu, la variabilité génétique permettra à certains individus d'étendre la gamme des limites que l'espèce peut supporter. La sélection naturelle peut conduire à favoriser ces génotypes et donc à modifier le comportement de l'espèce vis-à-vis de l'habitat.

La niche ontogénique et ses implications

L'espèce ne peut accomplir son cycle biologique que si l'individu trouve les conditions nécessaires à sa survie et à sa croissance, à chacune des étapes de son développement. La niche ontogénique est ainsi l'ensemble des habitats et des ressources qui sont nécessaires au bon déroulement du cycle biologique. Pour les espèces à développement indirect en particulier, il doit donc y avoir une excellente synchronisation dans le temps entre l'ontogenèse et les changements du milieu. Autrement dit, il faut être au bon endroit au bon moment. Dans les grands fleuves tropicaux, c'est le cas par exemple pour les poissons des zones d'inondation, dont différentes étapes de la reproduction et du développement sont étroitement liées au cycle des événements hydrologiques et aux divers types d'habitat qui leur sont associés (fig. 123).

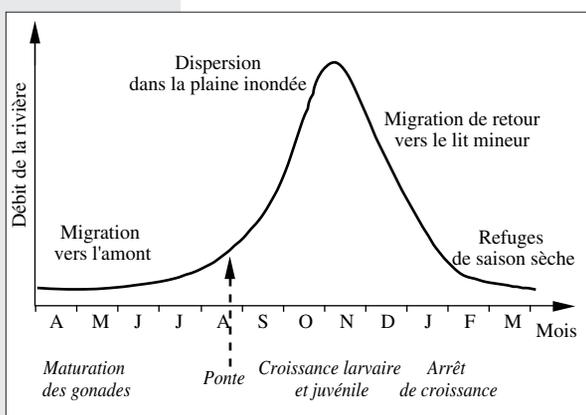


FIGURE 123

Le cycle saisonnier des événements dans une plaine inondée et leurs conséquences vis-à-vis de la biologie et de l'écologie des poissons (d'après LOWE-McCONNELL, 1985).

Une des applications pratiques de la notion de niche ontogénique pour la gestion des espèces et des espaces aquatiques est qu'il faut prendre en considération tous les milieux dont l'espèce peut avoir besoin au cours de son développement. Il ne suffit pas de pré-

server les biotopes indispensables aux adultes pour assurer la pérennité d'une espèce, il faut également s'assurer qu'elle pourra trouver les conditions favorables à la reproduction et à la croissance des larves.

Typologie des habitats

Pour des raisons pratiques et opérationnelles, la nécessité de reconnaître une typologie des habitats a amené certains auteurs à proposer un cadre conceptuel utilisant des caractéristiques physiques et géomorphologiques (FRISSELL *et al.*, 1986). Cette approche hiérarchique peut servir de référence pour l'étude des communautés de poissons à différentes échelles spatiales et temporelles (BAYLEY et LI, 1992). À grande échelle, ce sont généralement les facteurs liés au climat qui dominent, alors qu'à l'échelle locale les facteurs biotiques comme

la prédation ou la compétition peuvent avoir une influence majeure. Mais cette classification a le désavantage de ne pas mettre suffisamment l'accent sur les exigences des poissons en termes d'habitat.

Il peut en effet être utile dans ce continuum espace-temps d'identifier quelques entités ayant une signification biologique. BAYLEY et LI (1992) ont ouvert cette voie en distinguant quatre grands types d'organisation spatio-temporelle. Selon ces auteurs, le microhabitat correspond à la zone d'activité journalière : alimentation, sélection de meilleures conditions abiotiques, comportement social (grégarisme, territorialité). À l'échelle du mois, le domaine d'activité s'étend à la rivière (*home range* ou domaine vital), alors qu'à l'échelle saisonnière il peut concerner le bassin hydrographique si l'espèce effectue des migrations de grande envergure. Enfin, l'échelle régionale est celle de l'évolution (spéciation) et de la mise en place de faunes sous l'influence d'événements climatiques et géologiques (extinction, colonisation).

Cette typologie proposée par BAYLEY et LI (1992) présente l'intérêt de mettre l'accent sur la relation entre l'utilisation de l'espace et le comportement biologique. Cet effort en vue d'une meilleure définition des habitats, basée sur le comportement et les besoins du poisson, nécessite cependant d'être poursuivi car il existe un certain flou dans la définition des catégories retenues. C'est pourquoi LÉVÊQUE (1995 a) reconnaît quatre grands ensembles (fig. 124 et 125).

La zone de stabulation ou zone de repos est l'échelle la plus petite à laquelle un poisson répond à un ensemble plus ou moins complexe de stimuli biotiques et abiotiques. Il s'agit avant tout de rechercher un abri par rapport aux conditions de l'environnement et (ou) par rapport aux prédateurs. En fréquentant cette zone de repos, le poisson réduit ses dépenses énergétiques.

Autre ensemble, le domaine d'activité (*home range*) à l'intérieur duquel les rythmes biologiques et comportementaux sont conditionnés par les cycles nyctéméraux ou lunaires. Le territoire, pour les poissons territoriaux, peut être l'échelle spatiale de référence de cette catégorie. Pour les autres, il s'agit de l'ensemble des zones refuges ou de repos ainsi que des zones où l'espèce va se nourrir, ce qui suppose des migrations de faible amplitude.

Sauf accidents qui les amènent à se déplacer, de nombreuses espèces de poissons territoriaux accomplissent leur cycle biologique dans le contexte spatio-temporel de la zone d'activité. Néanmoins, cette zone d'activité varie lorsque l'environnement aquatique se modifie.

L'échelle de la niche ontogénique correspond à l'ensemble des milieux dont une espèce a besoin pour accomplir son cycle biologique. Les limites spatiales sont les limites géographiques des différents habitats occupés selon les stades de développement, y compris les zones de ponte vers lesquelles

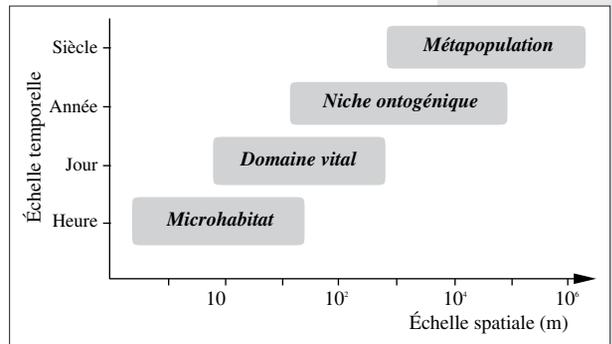


FIGURE 124
Typologie des habitats pour les poissons (d'après BAYLEY et LI, 1992 et LÉVÊQUE, 1995 a).

l'espèce effectue des migrations parfois importantes lors de la reproduction. Alors que les échelles précédentes concernaient essentiellement l'individu, la niche ontogénique concerne la population dans son ensemble.

Enfin, l'échelle régionale, celle de la métapopulation, correspond aux différents bassins hydrographiques dans lesquels l'espèce est présente. Ces bassins sont géographiquement isolés, sauf lors de périodes exceptionnelles à l'échelle géologique.

Les quatre ensembles identifiés ci-dessus correspondent à une complexification croissante dans l'utilisation de l'espace pour les fonctions biologiques (fig. 125).

FIGURE 125
Les quatre ensembles spatio-temporels permettant de définir l'habitat en relation avec les fonctions biologiques (d'après LÉVÉQUE, 1995 a).

