

Communautés *des lacs profonds*



La faune ichtyologique des grands lacs d'Afrique de l'Est mobilise l'intérêt des scientifiques depuis le début des années 1980, lorsqu'ils se sont aperçus que la survie de certaines espèces endémiques était menacée par les activités humaines, telles la pêche, l'introduction d'espèces exotiques, ou l'eutrophisation des eaux. Ces lacs hébergent en effet la faune lacustre la plus riche au monde et constituent de véritables laboratoires naturels pour l'étude de l'évolution. Les processus de spéciation qui sont à l'origine de cette grande diversification d'espèces, en particulier chez les Cichlidae, ont été discutés dans les pages 89 à 104.

Les peuplements de poissons dans les lacs profonds sont structurés par deux grandes catégories de contraintes : la profondeur et la nature des fonds.

En effet, beaucoup d'espèces ont en général une préférence pour une plage de profondeurs qui leur est spécifique. Dans ces milieux stratifiés (voir p. 11), la profondeur de la thermocline et (ou) de l'oxycline conditionne également l'extension des peuplements qu'ils soient pélagiques ou benthiques ; de nombreuses espèces effectuent aussi des migrations verticales en fonction du cycle nycthéral.

La nature des fonds joue un rôle particulièrement important pour les espèces benthiques, les plus nombreuses. Le littoral des lacs Tanganyika et Malawi est une alternance de zones rocheuses, sableuses ou vaseuses, ce qui paraît avoir joué un rôle considérable dans la spéciation, en participant à l'isolement de populations d'espèces strictement inféodées à un type de substrat. Les pentes rocheuses des grands lacs ont parfois été comparées aux récifs coralliens. L'abondance des refuges dans ces zones rocheuses explique probablement l'existence d'une faune diversifiée de Cichlidae, en dépit des nombreux prédateurs piscivores.

Sur la base de la distribution des espèces, on distingue, de manière schématique, un certain nombre de communautés :

- ▶ les communautés pélagiques, qui vivent en pleine eau, loin des côtes ; elles comprennent parfois des espèces qui font des incursions temporaires en eau profonde à partir des communautés littorales ;
- ▶ les communautés littorales, qui vivent à proximité des côtes et à une profondeur n'excédant pas 30 à 40 m ; selon la nature des fonds, on parlera de communauté lithophile (vivant sur les fonds rocheux), de communauté psammophile (vivant sur les fonds sableux), etc. ;

- ▶ **les communautés benthiques ou démersales, qui vivent à proximité du fond et font suite en profondeur aux communautés littorales ;**
- ▶ **les communautés bathypélagiques, qui vivent en profondeur mais en pleine eau.**

Ces catégories correspondent bien entendu à la simplification d'une réalité bien plus complexe. Si chaque communauté a ses propres caractéristiques en ce qui concerne la nature et la proportion des espèces, elle est néanmoins en interaction avec ses voisines, et il existe de nombreuses zones de transition possédant des peuplements de type intermédiaire. Dans chaque communauté, il existe des espèces étroitement sténotopes, qui sont confinées à leur habitat spécifique, ainsi que des espèces dites eurytopes, qui ont une plasticité beaucoup plus grande en termes d'habitat et qui peuvent se déplacer d'un milieu à un autre. Ainsi, certaines espèces lithophiles peuvent faire des incursions occasionnelles sur les fonds sableux ou vaseux. En outre, les activités de type cyclique spécifiques à chaque espèce, qu'elles soient saisonnières ou journalières, spatiales ou temporelles, sont également des facteurs à prendre en compte dans l'étude des communautés de poissons.

Les communautés du lac Tanganyika

Le lac Tanganyika est le plus ancien des lacs d'Afrique de l'Est (environ 20 millions d'années) et possède la faune ichtyologique la plus diversifiée. Cette faune qui a évolué pendant des millions d'années est encore intacte. La majeure partie des Cichlidae est endémique et de nombreuses espèces sont encore à découvrir. Mais il existe également une riche faune de poissons non-Cichlidae dans le bassin du lac Tanganyika (145 espèces selon DE VOS et SNOEKS, 1994). La riche faune de Cichlidae provient probablement d'une forte et rapide spéciation à partir des souches de base des *Lamprologus* et *Haplochromis* (voir p. 89).

Les communautés du lac Tanganyika ont fait l'objet d'études approfondies au cours des deux dernières décennies. BRICHARD (1978) et plus récemment KÖNINGS (1988) ont largement contribué à améliorer les connaissances sur les poissons et leur distribution. Une équipe japonaise a étudié la biologie et l'écologie de nombreuses espèces de Cichlidae, et mené des recherches sur les communautés lithophiles (KAWABATA et MIHIGO, 1982 ; HORI *et al.*, 1983 ; YAMAOKA, 1983 ; KUWAMURA, 1987 a ; KAWANABE *et al.*, 1997). On s'est également intéressé à la communauté de poissons pélagiques du fait de son exploitation (COULTER, 1970, 1981, 1991 b).

Par comparaison avec les autres lacs d'Afrique de l'Est, la faune du Tanganyika est unique, pour plusieurs raisons :

- ▶ l'existence de plusieurs foules d'espèces dans d'autres groupes que les Cichlidae : Mastacembelidae, Claroteidae, Mochokidae, Centropomidae, etc. ;
- ▶ l'existence d'une véritable communauté pélagique constituée de Clupeidae et des grands prédateurs ;
- ▶ l'existence de Cichlidae pondeurs sur substrat, autres que les tilapias, alors que dans les autres lacs la plupart des Cichlidae sont des incubateurs buccaux ;
- ▶ l'absence de certaines familles, tels les Mormyridae, dans le lac lui-même ;

► l'absence, ainsi que dans le lac Kivu, de larves de *Chaoborus*, prédateur du zooplancton, qui sont abondantes dans les autres lacs.

Les peuplements de poissons du bassin du lac Tanganyika appartiennent aux quatre grands ensembles.

La communauté pélagique

La communauté pélagique est composée principalement de six espèces endémiques. Deux Clupeidae – *Stolothrissa tanganyicae* et *Limnothrissa miodon* – occupent la zone pélagique où ils vivent en bancs et consomment le phytoplancton et le zooplancton (fig. 132). Ils servent de nourriture à des prédateurs piscivores qui sont essentiellement quatre espèces du sous-genre *Luciolates*, appartenant au genre *Lates*. Les jeunes de *Lates mariae*, *L. microlepis* et *L. angustifrons* vivent dans la végétation littorale où ils se nourrissent de crevettes et d'insectes, et gagnent le large à leur maturité. *Lates stappersii* est complètement pélagique et passe toute sa vie dans les trente mètres supérieurs de la masse d'eau. On observe également dans la zone pélagique un petit Cyprinidae de moins de 100 mm, *Chelaethiops minutus*, dont les jeunes vivent près du littoral, mais dont les adultes sont pélagiques. À l'inverse des Clupeidae, *C. minutus* ne forme pas de bancs.

Les communautés littorales et sublittorales

Les communautés littorales et sublittorales vivent le long des côtes et à une profondeur ne dépassant pas 40 m, où les Cichlidae sont dominants. La majeure partie de la zone littorale est pentue et rocheuse, avec de place en place des plages de sable ou de gravier, et des embouchures de rivière qui peuvent jouer un rôle de barrière écologique pour des espèces très sténotopes. Par rapport à la zone pélagique, pauvre en espèces, les communautés de poissons littoraux sont beaucoup plus riches et de structure plus complexe.

La communauté littorale des fonds rocheux comprend beaucoup d'espèces fortement lithophiles qui ont des préférences marquées en ce qui concerne la profondeur et le substrat en termes de microhabitat (fig. 133).

On observe dans ces milieux côtiers les foules d'espèces de différentes familles de poissons. Les poissons-chats sont représentés par les Mochokidae (dix espèces de *Synodontis*), les Malapteruridae (l'espèce largement répandue sur le continent, *Malapterurus electricus*), les Clariidae (*Heterobranchus*). Les Bagridae et les Claroteidae sont bien représentés par les *Chrysichthys*, les *Bagrus* et les genres endémiques *Phyllonemus* et *Lophiobagrus* représentés par des espèces de petite taille qui se cachent dans les crevasses. La plupart des *Caecomastacembelus* vivent dans les rochers, ainsi que certaines espèces de Cyprinidae comme *Varicorhinus* et les jeunes *Labeo*. Chez les Cichlidae, le groupe des Lamprologines, le taxon du lac Tanganyika qui contient le plus d'espèces, peut constituer plus de 50 % des espèces de la communauté littorale.

La guildes des consommateurs de périphyton est dominée par deux espèces territoriales, *Tropheus moorii* et *Petrochromis polyodon*, mais beaucoup d'autres espèces de Cichlidae utilisent la même ressource : *Petrochromis*, *Simochromis*, *Telmatochromis*, *Ophthalmotilapia*, *Asprotilapia* (TAKAMURA, 1984 ; HORI, 1987 ;

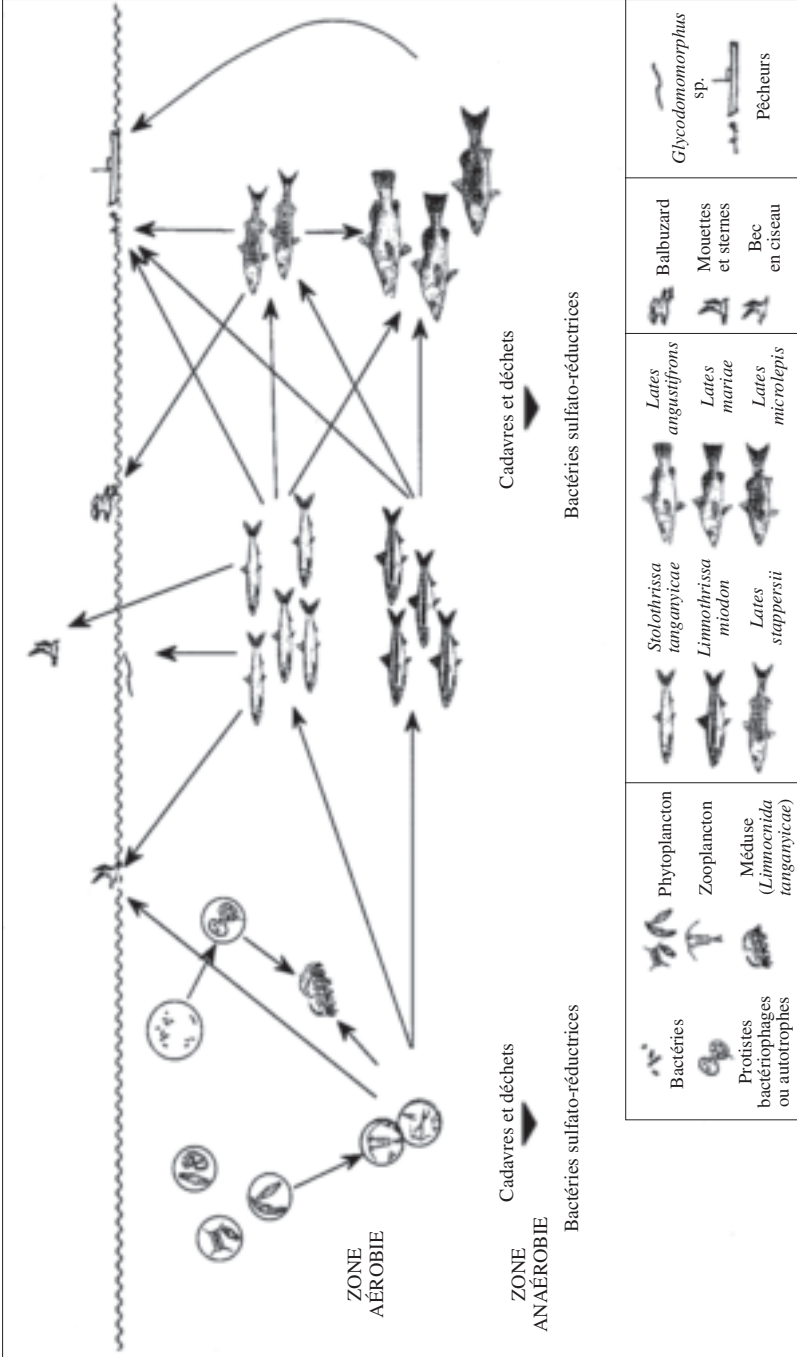


FIGURE 132
Réseau trophique simplifié de la communauté pélagique du lac Tanganyika, indiquant les principaux types de préférences alimentaires.

FIGURE 133

Représentation schématique de l'occupation des substrats rocheux littoraux du lac Tanganyika par différentes espèces de poissons.

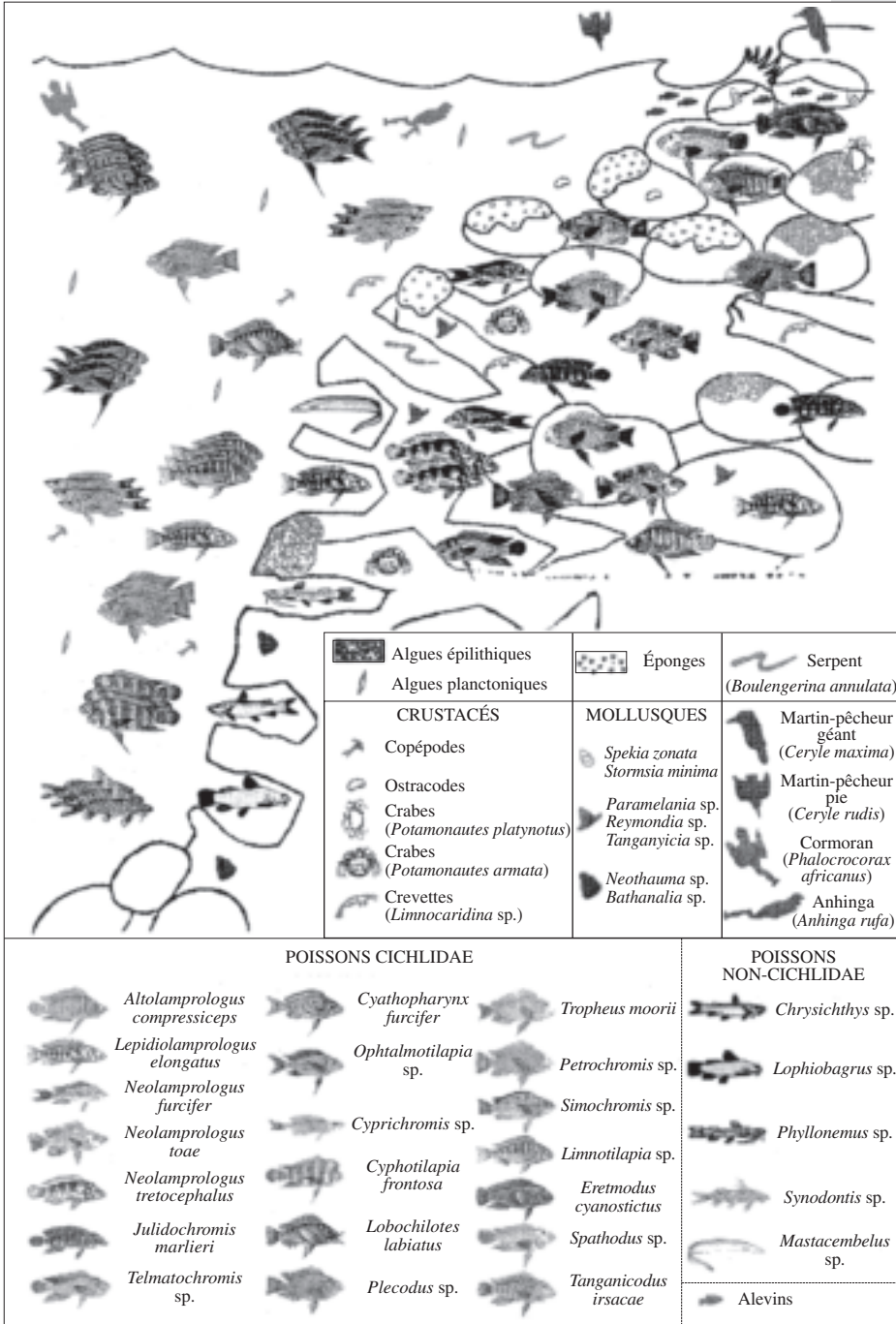
YUMA, 1993). Le nombre d'espèces prédatrices dans la communauté littorale des fonds rocheux paraît plus grand dans le lac Tanganyika que dans le lac Malawi (RIBBINK, 1991). Le genre *Lamprologus* (pondeur sur substrat) comprend plusieurs espèces carnivores qui coexistent sur les berges rocheuses (HORI, 1983). Certaines sont des prédateurs benthiques, d'autres des piscivores, la forme du corps variant en fonction de leurs habitudes alimentaires. Plusieurs espèces qui remplissent des rôles écologiques apparemment similaires ont une répartition souvent limitée à des localités géographiques isolées les unes des autres (RIBBINK *et al.*, 1983 a).

Dans les anfractuosités offertes par le milieu rocheux, on trouve un autre vertébré, le naja aquatique *Boulengerina annulata*, qui se nourrit de poissons et dont la morsure est mortelle pour l'homme.

La densité et la diversité des espèces dans ces milieux rocheux sont importantes. Dans un cadrat de 20 x 20 m sur la berge nord-ouest du lac, HORI *et al.* (1983) ont compté environ 7 000 individus appartenant à 38 espèces, soit environ 18 individus par mètre carré. Le groupe des zooplanctophages (2 espèces) était le plus abondant avec plus de 50 % des individus, suivi par la guildes des omnivores (7 espèces) et celle des mangeurs de périphyton (15 espèces), représentant respectivement 21 % et 18 % du nombre d'individus. Les zoobenthivores et les piscivores, bien que représentant 14 espèces, ne constituaient que 4 % du nombre total d'individus.

Dans la zone influencée par le ressac, une autre guildes de Cichlidae ressemblant à des gobies s'est constituée, avec des espèces des genres *Eretmodus*, *Spathodus* et *Tanganicodus* adaptées à la vie dans les zones battues par les vagues (YAMAOKA *et al.*, 1986). C'est là que l'on rencontre également le Cyprinidae *Varicorhinus* et de jeunes *Luciolates*. Des microhabitats très particuliers sont constitués par les lits de coquilles de gastéropodes qui occupent de grandes surfaces entre 10 et 35 m de profondeur, là où la pente est faible, souvent à la limite entre les substrats rocheux et sableux. Une guildes de Cichlidae (une dizaine d'espèces), principalement des Lamprologines, utilise ces coquilles comme refuge et lieu de reproduction (RIBBINK, 1991).

La population des Cichlidae habitant ces milieux rocheux littoraux du lac Tanganyika présente des exemples remarquables d'évolution convergente avec les espèces du lac Malawi, bien que les taxons soient complètement différents. C'est le cas en particulier pour les genres *Petrochromis*, *Tropheus* et *Tanganicodus* dans le lac Tanganyika et respectivement les genres *Petrotilapia*, le complexe d'espèces *Pseudotropheus tropheops* et *Labidochromis* dans le lac Malawi. Cependant, alors que les espèces lithophiles du lac Malawi sont des incubateurs buccaux, une grande proportion de celles du lac Tanganyika sont des pondeurs sur substrat.



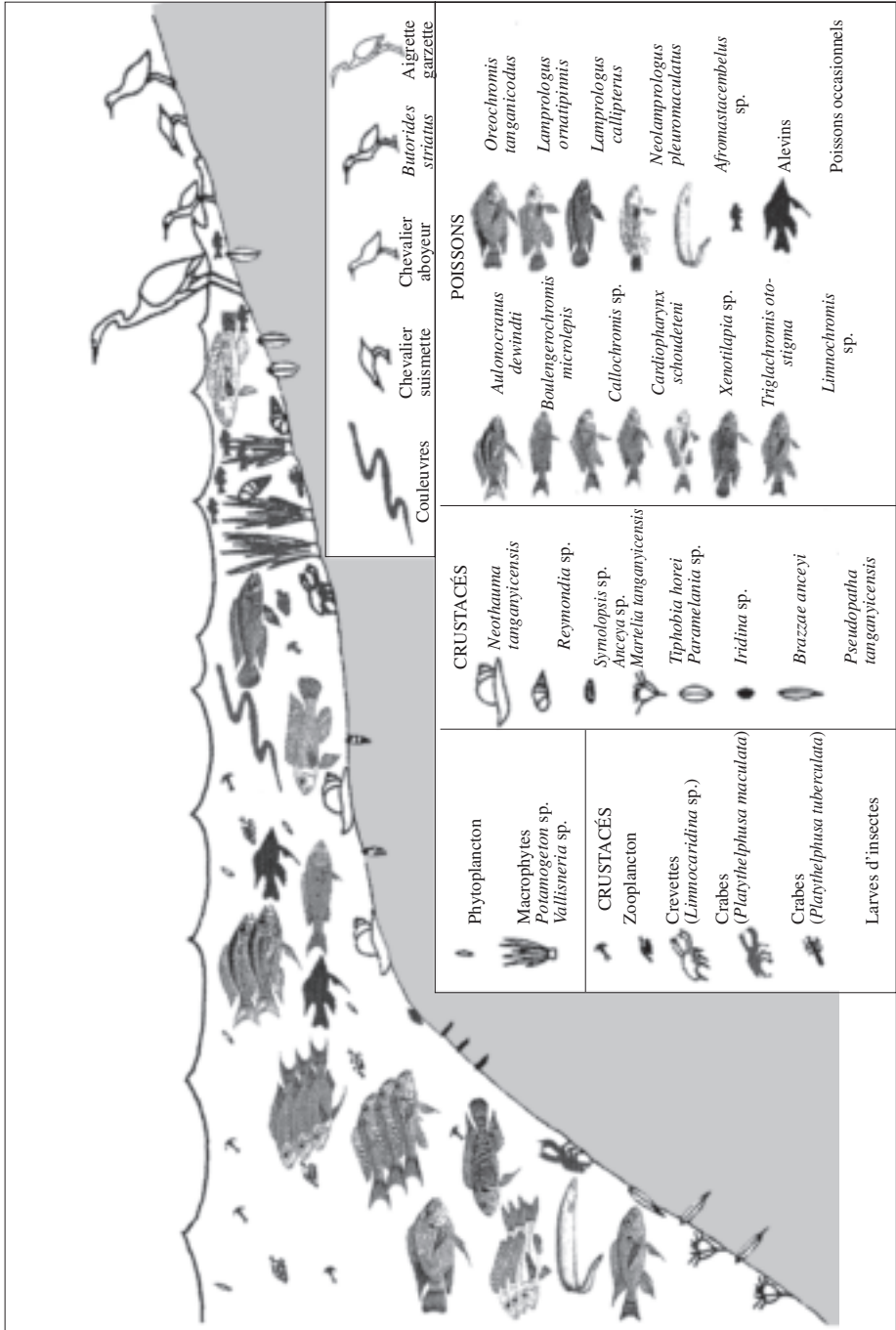


FIGURE 134

Représentation schématique de l'occupation des plages sableuses littorales du lac Tanganyika par différentes espèces de poissons.

Les communautés des *plages sableuses et vaseuses* sont moins bien connues. Sur les fonds sableux (fig. 134), on rencontre des espèces caractéristiques appartenant aux genres *Callochromis*, *Xenotilapia* et *Cardiopharynx*, qui vivent en bancs de plusieurs centaines d'individus.

Les communautés d'eau profonde

Les communautés de poissons benthiques d'eau profonde sont dominées elles aussi par les Cichlidae. Au-delà de 20 m de profondeur, les surfaces rocheuses sont rares et le fond est généralement sableux ou vaseux. En dessous de 100 m, le fond est essentiellement vaseux. La teneur des eaux en oxygène est le principal facteur qui limite la distribution de la faune en profondeur : l'eau peut être oxygénée jusqu'à 250 m dans le bassin sud, alors que dans le bassin nord la teneur en oxygène diminue rapidement en dessous de 60 m. Sur le plan écologique, ce milieu profond est l'habitat le plus stable du lac car il est peu influencé par la turbulence des eaux ou les variations du niveau, à l'inverse des systèmes littoraux.

Les communautés benthiques profondes sur les pentes rocheuses, par ailleurs peu nombreuses, sont une extension des communautés des zones littorales. On y trouve en particulier de nombreuses espèces appartenant au groupe des Lamprologines, dont le genre *Lamprologus* et *Cyphotilapia frontosa* qui est une des espèces les plus grandes (250-300 mm) (fig. 133). *Caecomastacembelus cunningtoni* est une espèce de Mastacembelidae qui descend jusqu'à 100 m de profondeur. Les Cichlidae de petite taille sont nombreux. Ce sont pour une grande part des pondeurs sur substrat spécialisés dans la prédation de petits invertébrés.

Les zones de talus à fond vaseux couvrent des surfaces importantes. Les Cichlidae sont dominants en nombre d'espèces, mais la biomasse des poissons non-Cichlidae est plus élevée. Certaines espèces passent toute leur vie en eau profonde, alors que d'autres effectuent des migrations périodiques vers le littoral (COULTER, 1991 b) (fig. 134). La faune des Cichlidae comprend : plusieurs espèces de *Bathybates*, piscivores de taille moyenne (20 à 30 cm), de nombreuses espèces de *Trematocara*, qui sont des poissons de petite taille (10 cm), se nourrissant de plancton et d'invertébrés, et qui effectuent des migrations nocturnes vers le littoral ; un ensemble de quatorze espèces du genre *Xenotilapia*, de petite taille, mangeurs d'invertébrés ; des *Perissodus* mangeurs d'écailles ; le grand prédateur *Boulengerochromis microlepis* qui atteint 800 mm de long ; un ensemble d'espèces appartenant aux genres *Limnochromis*, *Triglachromis*, *Haplotaxodon*, etc.

Parmi les espèces benthiques non-Cichlidae, on signalera les six espèces de *Chrysichthys* endémiques du lac, *Bathybagrus*, abondant entre 40 et 80 m dans le sud du lac, quelques espèces de *Synodontis*.

Quelques espèces ont été capturées dans les eaux profondes pauvrement oxygénées, à 120 m de profondeur : les Cichlidae *Hemibates stenosoma*, *Bathybates ferox*, *Bathybates fasciatus*, *Xenochromis hecqui*, *Gnathochromis permaxillaris*, deux *Chrysichthys*, le Clariidae *Dinotopterus cunningtoni* qui effectue des migrations en surface la nuit pour consommer des Clupeidae, et *Lates mariae* (COULTER, 1966, 1991 b). Ces espèces pourraient s'être adaptées aux faibles concentrations en oxygène (entre 1 et 3 g/m³), et trois d'entre elles

(*Hemibates stenosoma*, *Chrysichthys stappersii* et *Lates mariae*) qui ont été capturées en dessous de 200 m peuvent vraisemblablement survivre temporairement dans des eaux anoxiques (COULTER, 1991 b).

On a reconnu l'existence d'un groupe d'espèces bathypélagiques vivant au-dessus du fond (COULTER, 1991 b) et qui appartiennent toutes à la famille des Cichlidae : espèces des genres *Trematocara*, *Greenwoodochromis*, *Haplotaxodon*, *Cyprichromis*, *Gnathochromis*, *Tangachromis*. Elles sont de petite taille (moins de 200 mm) et zooplanctonivores. Elles présentent des spécialisations comme l'existence de gros yeux et des faibles épines, et toutes sont des incubateurs buccaux. *Bathybates fasciatus* et *B. leo* qui consomment surtout des Clupeidae sont également présents dans la communauté bathypélagique.

C'est dans les communautés ichtyologiques des tributaires du lac et des marécages qui leur sont associés que l'on rencontre 103 des 145 espèces de non-Cichlidae présentes dans le bassin du lac Tanganyika (DE VOS et SNOEKS, 1994). La plupart sont connues de la rivière Malagarasi. La majorité des espèces est représentée par les Cyprinidae (*Barbus*, *Raiamas*), les Mormyridae (neuf espèces), les Alestidae et les Mochokidae.

Les recherches sur les modes d'utilisation des ressources dans les communautés de Cichlidae du lac Tanganyika montrent, comme pour d'autres lacs, que beaucoup d'espèces qui présentent des exigences écologiques comparables sont en fait bien séparées en ce qui concerne l'utilisation des ressources communes indispensables à l'alimentation ou à la reproduction (NAKAI *et al.*, 1994). Par exemple, plusieurs espèces piscivores exploitent les mêmes ressources alimentaires mais chacune utilise une technique de chasse différente. Cette ségrégation est probablement un des mécanismes responsables de la biodiversité observée et de son maintien, et peut expliquer la coexistence de beaucoup d'espèces très proches les unes des autres.

Les communautés du lac Malawi

Le lac Malawi (autrefois lac Nyassa) est similaire par beaucoup d'aspects au lac Tanganyika et on y retrouve les mêmes grands types d'habitats et de communautés. Mais il est, semble-t-il, un peu plus jeune (2 à 10 millions d'années). Les recherches écologiques sur les poissons remontent aux travaux de LOWE (1952, 1953) sur les tilapias et de FRYER (1959) sur l'écologie des *mbuna*, terme local qui désigne l'ensemble de Cichlidae vivant sur les berges rocheuses. Les travaux détaillés de RIBBINK *et al.* (1983 a) ont permis de progresser de manière substantielle dans la connaissance des peuplements de poissons des milieux rocheux.

La faune du lac Malawi, moins bien connue que celle du lac Tanganyika, paraît cependant plus riche en ce qui concerne les Cichlidae (REINTHAL, 1993). Le lac Malawi possède, en effet, une richesse spécifique, en poissons, plus grande que n'importe quel autre lac au monde (FRYER et ILES, 1972 ; RIBBINK, 1988 ; TURNER, 1996). Selon les dernières estimations, 500 à 1 000 espèces de poissons vivaient dans le lac Malawi (KONINGS, 1995 ; VAN OPPEN *et al.*, 1998 ; TURNER *et al.*, 2001a), mais seul un tiers de ces espèces est formellement décrit ou simplement catalogué par des « cheironym » (RIBBINK *et al.*, 1983).

À l'exception de 44 espèces appartenant à neuf autres familles, tous ces poissons font partie de la famille des Cichlidae. Si l'on exclut les *chambo* (*Oreochromis* spp.), tous les Cichlidae du lac Malawi sont très étroitement apparentés et descendent probablement d'un seul ancêtre commun (MEYER, 1993 ; MEYER *et al.*, 1990 ; MORAN *et al.*, 1994). Cette extraordinaire diversité de Cichlidae, connue sous le terme d'essaims d'espèces (voir p. 89), aurait évolué sur une échelle de temps exceptionnellement courte. Il est intéressant à noter que plus de 99 % de ces Cichlidae sont endémiques du lac Malawi. Plus surprenant encore, il existe également un fort degré d'endémicité au sein même du lac, où de nombreuses espèces peuplent uniquement certaines îles ou portions du lac (RIBBINK ET ECCLES, 1988 ; ECCLES ET TREWAVAS, 1989 ; RIBBINK, 1991). Par ailleurs, les communautés benthiques et pélagiques du lac Malawi sont presque exclusivement constituées de Cichlidae et de quelques poissons-chats, ce qui contraste fortement avec les situations des deux autres lacs. Toutes ces caractéristiques ont conduit la communauté scientifique à s'intéresser de près à ce qui constitue, à ce jour, l'exemple le plus spectaculaire de radiation rapide chez les vertébrés avec les *Haplochromis* du lac Victoria (TURNER 1999). La question, commune aux lacs Tanganyika et Victoria, est de savoir comment autant d'espèces de poissons, aussi étroitement apparentées et écologiquement proches, peuvent coexister dans un même lac ; elle prend, dans le lac Malawi, une dimension supplémentaire.

La communauté pélagique

Jusqu'à une époque récente, on pensait que les communautés très complexes de Cichlidae avaient colonisé tous les habitats disponibles dans le lac Malawi, à l'exception de la zone pélagique. Les raisons avancées étaient leur dépendance vis-à-vis du substrat pour les aspects reproductifs et leur inefficacité en tant que zooplanctophages (FRYER ET ILES, 1972). Les espèces zooplanctophages du groupe des *utaka* (*Copadichromis* spp.), capables de former des bancs importants au large où les upwellings conduisent au développement du plancton (ILES, 1960), n'étaient pas considérées comme « pélagiques » du fait de leurs habitudes essentiellement littorales. Un Cyprinidae, *Engraulicypris sardella*, prédateur visuel de zooplancton, était alors la seule espèce connue qui soit véritablement pélagique. Cela avait conduit certains scientifiques à proposer l'introduction de Clupeidae zooplanctophages pour consommer l'importante production de *Chaoborus*, alors considérée comme une impasse trophique. Cependant, l'existence d'une véritable communauté de poissons pélagiques, essentiellement constituée de Cichlidae *Haplochromis*, a depuis été mise en évidence dans le lac Malawi (MENZ, 1995 ; ALLISON *et al.*, 1996 ; THOMPSON *et al.*, 1996 a). Trois autres familles occupent la zone pélagique : les Cyprinidae (*Engraulicypris sardella*), les Clariidae (un groupe d'espèces piscivores et planctophages du genre *Dinotopterus*, autrefois *Bathyclarias*) et les Mochokidae (*Synodontis njassae*). Cependant, les Cichlidae représentent environ 90 % de la biomasse pélagique (THOMPSON *et al.*, 1996 a, 1996 b). Ils sont représentées par quatre genres : *Diplotaxodon* (au moins onze espèces), *Rhamphochromis* (neuf espèces), *Pallidochromis tokolosh* et *Copadichromis* (un groupe de plusieurs espèces planctophages dont seul *C. quadrimaculatus* est considéré comme véritablement pélagique) (THOMPSON

et al., 1996 a ; SHAW *et al.*, 2000 ; TURNER *et al.*, 2001 b). Une grande partie de ces espèces n'est pas encore décrite (TURNER *et al.*, 2001 b, 2002).

Les Cichlidae pélagiques occupent la couche d'eau oxygénée située entre 0 et 230 m au large des côtes. Ils ont une très large distribution dans le lac, bien que certaines espèces semblent avoir des exigences assez strictes en termes d'habitat (TURNER *et al.*, 2002). Contrairement aux espèces littorales et rocheuses, connues pour leur extrême microstructuration génétique (VAN OPPEN *et al.*, 1997), les espèces pélagiques semblent être constituées d'une seule et même population à l'échelle du lac (SHAW *et al.*, 2000 ; TURNER *et al.*, 2002). L'alimentation de toutes ces espèces est constituée essentiellement de proies vivant dans la colonne d'eau (ALLISON *et al.*, 1996, TURNER *et al.*, 2002). Les petits ou jeunes individus se nourrissent de zooplancton (crustacés principalement), de larves et de pupes de *Chaoborus* et de jeunes stades d'*E. sardella*. Les adultes et grosses espèces, souvent piscivores, consomment essentiellement des *E. sardella* adultes ou des petits Cichlidae pélagiques. Mais il semble que les Cichlidae pélagiques ne s'alimentent pas directement, ou très peu, de zooplancton. Il existe un niveau trophique intermédiaire entre le plancton et les poissons pélagiques dans le lac Malawi, constitué des larves de *Chaoborus* et du Cyprinidae *E. sardella*. L'existence de ce maillon trophique intermédiaire semble assurer une meilleure exploitation de la production secondaire (zooplancton) de la zone pélagique (ALLISON *et al.*, 1996). Les rythmes alimentaires nocturnes et diurnes des Cichlidae et des autres espèces pélagiques ont été étudiés en détail par ALLISON *et al.* (1996). Le Cyprinidae *E. sardella* et les Cichlidae s'alimentent uniquement durant la journée. Certains Cichlidae montrent des pics d'activité à l'aube et au crépuscule correspondant aux migrations verticales de leurs proies (larves de *Chaoborus* essentiellement). Le Mochokidae *Synodontis njassae* s'alimente principalement la nuit, bien qu'il soit également capable de le faire à toute heure du jour.

En fait, les quatre genres de Cichlidae du lac Malawi sont considérés comme les seuls vrais Cichlidae pélagiques au monde (TURNER *et al.* 2001 b, 2002). Les lacs Tanganyika et Victoria ne possèdent pas de réels équivalents, bien que certaines espèces présentent des tendances pélagiques. Dans le lac Victoria, l'existence d'une réelle zone pélagique est discutée (TURNER *et al.*, 2001 b) du fait de sa faible profondeur (80 m) en comparaison des lacs Malawi et Tanganyika. Quelques espèces d'*Haplochromis* zooplanctophages fréquentent les eaux peu profondes du large avec *Rastrineobola argentea* (GOLDSCHMIDT et WITTE, 1990 ; GOLDSCHMIDT *et al.*, 1990 ; WITTE et VAN OIJEN, 1990 ; WANINK et WITTE, 2000), mais ils ne forment pas une communauté pélagique aussi complexe que dans le lac Malawi. Dans le lac Tanganyika, il existe des Cichlidae benthiques qui vivent dans la colonne d'eau au-dessus du fond et qui sont appelés pour cette raison « bathypélagiques » (COULTER 1991 a). La plupart de ces espèces appartiennent au genre *Bathybates*, constitué de sept espèces piscivores, très similaires en apparence aux *Rhamphochromis* du lac Malawi (voir page 89). Mais ces espèces ne se rencontrent jamais en pleine eau au large des côtes. Bien qu'il soit le lac le plus ancien et qu'il possède la faune de poisson la plus diversifiée, le lac Tanganyika n'héberge pas de Cichlidae pélagiques.

Quelques hypothèses ont été avancées. Les trois lacs abritent des espèces zoo-

planctophages pélagiques (ou apparentées pour le lac Victoria) n'appartenant pas à la famille des Cichlidae : *E. sardella* pour le lac Malawi, *R. argentea* pour le lac Victoria, et *L. myodon* et *S. tanganyikae* pour le lac Tanganyika. Cependant, les Cichlidae pélagiques et leurs compétiteurs « non Cichlidae » n'occupent apparemment pas les mêmes niches écologiques dans le lac Malawi (THOMPSON *et al.*, 1996 a) comme dans le lac Victoria (WANINK et WITTE, 2000). Alors que les très productifs Clupeidae ou Cyprinidae se sont adaptés pour tirer parti des petites fluctuations de ressources alimentaires (upwellings liés au vent) fréquents dans ces lacs (HECKY et KLING, 1987 ; BOOTSMA, 1993), les Cichlidae se sont adaptés à la stabilité et à la prédictibilité générales des conditions trophiques de ces grands lacs (ALLISON *et al.*, 1996 ; THOMPSON *et al.*, 1996 a). Plus que la compétition trophique, l'absence de prédation dans les zones pélagiques des lacs Malawi et Victoria pourrait expliquer l'existence de Cichlidae pélagiques. La présence des quatre espèces prédatrices du genre *Lates* dans le lac Tanganyika a été suggérée comme étant la principale raison pour l'absence de vrais cichlidés pélagiques dans le lac (THOMPSON *et al.*, 1996 a ; THOMPSON, 1999). En effet, les seuls prédateurs pélagiques dans le lac Malawi sont les Cichlidae eux-mêmes et aucun prédateur de grande taille autre que les Cichlidae n'existait dans la zone « pélagique » du lac Victoria avant l'introduction de la perche du Nil (*Lates niloticus*).

Les communautés littorales

Les berges littorales rocheuses offrent une riche variété d'habitats colonisés par des Cichlidae de petite taille mais brillamment colorés, occupant différentes niches écologiques. La surface des rochers est couverte d'un tapis de cyanobactéries et d'algues, abritant un grand nombre d'invertébrés. Ces tapis, appelés également aufwuchs, sont la source de nourriture de nombreuses espèces fréquentant les berges rocheuses.

RIBBINK *et al.* (1983 a) ont effectué une étude détaillée d'un groupe composé de dix genres très proches, connus localement sous le nom de *mbuna* et typiques des substrats rocheux. Plus de 200 espèces ont été recensées, la plupart étant sténotopes, c'est-à-dire très inféodées à un habitat spécifique, que ce soit le type de substrat ou la profondeur. En outre, beaucoup d'espèces de *mbuna* sont endémiques d'une aire géographique très limitée à l'intérieur du lac, de telle sorte que cette communauté diffère d'une région à l'autre du point de vue de la composition spécifique et de l'abondance relative des espèces constituantes (RIBBINK, 1991 ; RIBBINK *et al.*, 1983 a ; RIBBINK et ECCLES, 1988).

La communauté littorale des substrats rocheux inclut également d'autres poissons Cichlidae et non-Cichlidae. Quelques espèces ont une large distribution dans le lac : *Nimbochromis polystigma*, *Labeo cylindricus*, *Barbus johnstonii*, *Opsaridium microcephalum*, *Dinotopterus worthingtoni*. On y observe des éléments non permanents tels que des espèces psammophiles qui déposent leurs œufs et les gardent parmi les rochers, de même que les juvéniles de nombreuses espèces qui trouvent des abris parmi les rochers avant d'être de taille suffisante pour vivre dans des habitats plus exposés aux prédateurs.

À première vue, il y a un chevauchement important en ce qui concerne l'utilisation de l'espace et des ressources. Mais les *mbuna* sont des consommateurs opportunistes qui, en dehors de leur spécialisation trophique, sont capables de se

nourrir de zooplancton lorsque ce dernier est abondant. Il a été suggéré que les spécialisations trophiques poussées des diverses espèces ne s'expriment que lorsque la ressource venait à manquer (McKAYE et MARSH, 1983). En outre, beaucoup d'espèces vivent dans des limites de profondeur assez bien marquées, ou préfèrent certains types de rochers. Les espèces qui utilisent la même nourriture la collectent dans différentes parties de l'habitat (MARSH, 1981 ; SHARP, 1981). Le lieu et la manière dont les espèces se nourrissent (zonation, profondeur et microhabitats) paraissent plus importants pour le partage des ressources que les proies qu'elles consomment (LOWE-McCONNELL, 1987). Bien qu'il existe un certain degré de différenciation trophique entre espèces proches chez les *mbuna*, d'importants recouvrements sont également observés dans leurs régimes alimentaires et d'autres mécanismes tels que le comportement territorial des mâles pourraient en partie expliquer la coexistence d'espèces aussi proches avec des besoins alimentaires apparemment similaires (GENNER *et al.*, 1999 a, 1999 b, 1999 c). La complexité des communautés littorales de milieux rocheux du lac Malawi est donc à mettre en rapport avec la grande variété de microhabitats qu'ils présentent : types de roches, pente, profondeur, exposition aux vagues, ainsi que l'isolement de certaines zones rocheuses, mais également comportement territorial et reproducteur des espèces qui les composent. La plupart de ces espèces étant très sténopes, des différenciations génétiques très importantes sont observées entre populations d'une même espèce séparées de quelques centaines de mètres seulement (VAN OPPEN *et al.*, 1997). Cela suggère qu'une même espèce de *mbuna* serait organisée en milliers de sous-unités au sein desquelles une divergence génétique est en cours, favorisant ainsi les possibilités de spéciation par allopatrie. Par ailleurs, les études récentes montrent que la spéciation rapide chez les *mbuna* est certainement également due à la sélection sexuelle par choix des femelles (VAN OPPEN *et al.*, 1998 ; KNIGHT *et al.*, 1998).

Dans les zones sédimentaires littorales (substrats sableux et vaseux), les situations écologiques sont moins diverses et pourtant ces milieux hébergent également un grand nombre d'espèces qui leur sont apparemment inféodées. Il est estimé que, malgré la faible structuration de l'habitat dans la zone benthique en comparaison des zones rocheuses, la partie sud du lac abriterait à elle seule au moins 200 espèces (TURNER, 1996). Cette riche communauté benthique coexiste en partie du fait d'un important partage des ressources (BOOTSMA *et al.*, 1996 ; DUPONCHELLE *et al.*, 2005). La présence de macrophytes, la profondeur, la teneur en matière organique et la taille des particules composant le sédiment sont autant de paramètres importants qui influent sur la distribution des espèces (RIBBINK et ECCLES, 1988). La structure des dents des espèces benthiques paraît liée à l'aspect plus ou moins grossier du sédiment, et elles ont tendance à devenir plus petites et plus nombreuses lorsque le substrat devient plus fin en fonction de l'augmentation de la profondeur (RIBBINK et ECCLES, 1988).

Dans le lac, il y a également des différences importantes entre les communautés benthiques, en relation avec la situation géographique. Par ailleurs, une étude récente sur deux espèces a montré que les espèces benthiques ayant une large distribution pouvaient être constituées de populations structurées le long d'un gradient sud-nord (DUPONCHELLE *et al.*, 2000). L'espèce d'eau peu profonde (*Mylochromis anaphrymus*) affiche des variations géné-

tiques, morphométriques et écologiques plus importantes que l'espèce d'eau profonde (*Lethrinops gosseii*), qui rencontre moins de barrières physiques à ses déplacements. Pour l'espèce d'eau peu profonde, les différences génétiques et morphométriques semblent liées à l'isolement géographique.

FRYER (1959) ainsi que RIBBINK et ECCLES (1988) ont reconnu une zone intermédiaire entre les zones rocheuses et sableuses, mais la plupart des espèces appartiennent apparemment aux communautés de milieux sableux, bien que quelques espèces soient apparemment plus nombreuses dans ces zones intermédiaires : *Cyathochromis obliquidens*, *Protomelas kirkii*, *Haplochromis calipterus*. Ces habitats sont comparables à des écotones dont la communauté est quelque peu conjoncturelle.

La communauté démersale d'eau profonde

Elle comprend plusieurs espèces qui ont été observées à des profondeurs de 200 à 300 m, à la limite inférieure des eaux oxygénées, et qui passent vraisemblablement quelque temps dans les zones faiblement oxygénées. C'est le cas pour quelques espèces de Cichlidae pélagiques (*utaka*, nom local), mais *Bagrus meridionalis*, *Mormyrus longirostris*, *Synodontis njassae* et *Buccochromis heterotaenia* ont été capturés également à ces profondeurs (JACKSON *et al.*, 1963, cité dans BEADLE, 1981). Au moins quatre espèces de *Dinotopterus* ont été observées jusqu'à 300 m de profondeur et il est intéressant de noter que leurs organes suprabranchiaux, utilisés pour la respiration aérienne, ont entièrement disparu.

Les recherches basées sur les résultats des chalutages démersaux (LEWIS, 1981 ; DUPONCHELLE *et al.*, 2003) ont montré que les Cichlidae pouvaient avoir une distribution restreinte et de fortes préférences en termes de profondeur : même si la liste des espèces est sensiblement la même, l'abondance relative de ces espèces diffère de manière significative avec la profondeur. Des pêches expérimentales conduites mensuellement à 6 m profondeurs (10, 30, 50, 75, 100, 125 m) sur un cycle annuel dans le sud du lac ont montré un changement important des communautés en fonction de la profondeur, changement qui serait lié à une modification de la granulométrie du substrat avec la profondeur (DUPONCHELLE *et al.*, 2003). Les Cichlidae dominent les captures à toutes les profondeurs, constituant 75 à 92 % de la biomasse. Le reste des captures est constitué essentiellement de poissons-chats (Bagridae, Claroteidae, Mochokidae et Clariidae). Cette étude souligne également qu'en dépit du nombre élevé d'espèces capturées dans les chaluts (> 150 espèces), une dizaine seulement (incluant trois poissons-chats) constituent 70 à 80 % des captures à chaque profondeur. Ce qui suggère qu'une majorité d'espèces est peu abondante voir rare. Le remplacement d'une espèce par une autre exploitant une niche écologique similaire lorsque la profondeur s'accroît a été bien illustré par une série de Cichlidae malacophages (RIBBINK et ECCLES, 1988). *Barbus eurystomus* et *Trematocranus placodon* exploitent les petits gastéropodes jusqu'à 10-15 m de profondeur. Vers 20 m, ils sont remplacés par *Maravichromis anaphrymus*, qui à son tour cède la place à *Lethrinops mylodon* en dessous de 60 m. Des exemples similaires existent pour d'autres groupes. Ainsi, *Clarias*

gariepinus, commun jusqu'à 10 m de profondeur, est remplacé par diverses espèces appartenant au genre *Dinotopterus*, l'espèce *D. atribrancus* étant limitée aux profondeurs supérieures à 90 m.

Les communautés du lac Victoria

Jusqu'aux années 1950, les recherches sur les poissons du lac Victoria concernent principalement l'inventaire et la description d'espèces. Dans les années 1960, les recherches réalisées par les scientifiques de l'Eaffro (*East African Freshwater Fisheries Research Organisation*), basée à Jinja (Ouganda), se tournèrent vers l'écologie, la conservation et la pêche. Au début des années 1970, la recherche halieutique s'orientait vers une meilleure exploitation du stock de Cichlidae. Les premiers travaux suggéraient une distribution sensiblement uniforme des Cichlidae, ce qui contrastait avec les observations faites dans les lacs Malawi et Tanganyika (FRYER et ILES, 1972). Les travaux de VAN OIJEN *et al.* (1981) montrèrent cependant que la plupart des Cichlidae avait des distributions bien spécifiques en fonction de la profondeur. Les travaux les plus récents tendent eux aussi à vérifier l'hypothèse déjà émise par d'autres observateurs selon laquelle beaucoup d'espèces ont en réalité une distribution géographique limitée (LEWIS, 1981 ; WITTE, 1984 ; RIBBINK, 1991). De nombreuses informations ont été obtenues au cours des années 1980 par la *Haplochromis Ecology Survey Team* (HEST, Pays-Bas) qui a travaillé dans le sud du lac (WITTE, 1981 ; WITTE et VAN OIJEN, 1990 ; BAREL *et al.*, 1991 ; SEEHAUSEN, 1996).

Le lac Victoria est beaucoup moins profond que les lacs Tanganyika et Malawi. En outre, il est stratifié avec une thermocline entre 7 et 10 m en saison des pluies (BEADLE, 1981). Il en résulte que la distinction entre communautés littorale et pélagique n'est pas aussi nette que dans les lacs Malawi et Tanganyika et qu'il n'y a pas l'équivalent des communautés d'eau profonde ou des communautés bathypélagiques.

Le lac Victoria a peu de zones rocheuses, mais ces dernières sont peuplées par une faune assez spécifique de Cichlidae rappelant le groupe des *mbuna* du lac Malawi (VAN OIJEN *et al.*, 1981). Une évolution parallèle dans la coloration, les dents et les mâchoires a été constatée entre les Cichlidae lithophiles du lac Victoria et du lac Malawi. C'est le cas par exemple pour *Paralabidochromis victoricae* qui est similaire à *Labidochromis vellicans* du lac Malawi. Il y a peu d'échanges entre les zones rocheuses isolées et les espèces paraissent isolées géographiquement. Dans ces zones rocheuses, beaucoup de groupes trophiques sont présents

TABLEAU XLIII

Nombre d'espèces par groupe trophique capturées entre 1979 et 1982 dans différentes stations du golfe de Mwanza, dans des échantillonnages expérimentaux au chalut benthique (d'après WITTE *et al.*, 1992 b).

Groupes trophiques	1979-1980	1981-1982
	(% nombre individus capturés)	(% nombre individus capturés)
Détritivores/phytoplanctivores	77	75
Zooplanctivores	18	23
Insectivores	2	<1
Malacophages	<1	<1
Piscivores	1	<1
Autres	1	1

(brouteurs d'algues spécialisés, généralistes, insectivores, mangeurs de crabes, molluscivores pharyngiens, paédophages, piscivores, zooplanctonivores) mais la plupart sont des brouteurs d'algues. Outre les Cichlidae, les *Clarias* sont très présents dans les fissures, ainsi que *Bagrus docmak*. Les communautés des zones rocheuses semblent avoir été épargnées par l'introduction du *Lates*, bien que des individus de près de 50 cm LS aient été capturés lors des pêches de nuit réalisées à proximité du rivage (FERMON, 1997).

La communauté de Cichlidae des zones sédimentaires littorales comprend beaucoup de groupes trophiques et contient des ensembles uniques d'espèces associées aux sédiments comme dans le lac Malawi. Avec 70 % des captures, les insectivores sont largement dominants dans les zones sableuses peu profondes (2-6 m). C'est vrai également dans une certaine mesure pour les zones peu profondes au substrat vaseux, mais avec l'accroissement de la profondeur les détritivores/phytoplanctophages deviennent dominants (plus de 80 % des captures) (WITTE et VAN OIJEN, 1990).

Une comparaison par groupe trophique des espèces de Cichlidae capturées dans des pêches expérimentales au chalut benthique (tabl. XLIII) fait apparaître une grande diversité sur les différents types de fond et peu de différences majeures entre les zones littorales et sublittorales (WITTE *et al.*, 1992 b).

D'après les pêches au chalut, 90 % de l'ensemble des Cichlidae capturés consiste en détritivores/phytoplanctivores, zooplanctonivores et insectivores (tabl. XLIV). Les piscivores, bien que représentant 40 % du nombre des espèces, ne constituent que 1 % de la biomasse (VAN OIJEN *et al.*, 1981). Cette faible proportion pourrait être le résultat d'une pression de pêche sélective sur les plus grandes espèces. En outre, bien qu'il y ait de nombreuses espèces de Cichlidae piscivores, elles sont spécialisées pour des proies différentes : différentes espèces, différentes tailles, différents stades de développement, ou encore différentes parties des proies.

TABLEAU XLIV

Proportion (pourcentage en nombre) des différents groupes trophiques d'Haplochromines dans les échantillonnages au chalut benthique, dans une station sublittorale sur fond de vase (profondeur 7-8 m) du golfe de Mwanza (d'après WITTE *et al.*, 1992 b).

Profondeur	2-6 m	2-6 m	7-8 m	10-11 m	13-14 m
Régime alimentaire	Littoral rocheux	Littoral vaseux	Zone démersale		
Détritivores/phytoplanctophages	7	6	9	9	10
Brouteurs	4	0	0	0	0
Malacophages	12	6	10	3	3
Zooplanctophages	8	10	9	9	10
Insectivores	8	6	7	3	4
Mangeurs de crevettes	0	0	1	2	1
Piscivores <i>stricto sensu</i>	14	11	7	9	9
Pédophages	4	2	2	4	4
Lépidophages	1	1	1	1	1
Parasitophages	0	0	0	0	1
Inconnu	9	1	1	0	1
Total	67	43	47	40	44

La communauté pélagique comprend de nombreux représentants des communautés benthiques littorales qui peuplent également les eaux du large peu profondes. Le petit Cyprinidae pélagique *Rastrineobola argentea* est la seule espèce de poisson non-Cichlidae qui soit spécialisée en tant que pélagique zooplanctophage (LOWE-McCONNELL, 1987), mais quelques espèces se nourrissent également d'insectes à la surface : *Alestes* spp., *Barbus* spp., *Schilbe* spp., *Synodontis afrofisheri*. Quatre espèces de Cichlidae zooplanctonivores coexistent en milieu pélagique mais leur distribution est différente en fonction de la profondeur.

Les conséquences sur la faune indigène de l'introduction d'espèces exotiques dans le lac Victoria sont discutées plus loin.

Les lacs Kivu et Édouard

Le lac Kivu est un lac de barrage naturel créé par l'éruption des volcans Virunga qui a bloqué un tributaire du lac Édouard. Cet événement est relativement récent, ce qui expliquerait la faune ichtyologique assez pauvre du lac Kivu en comparaison avec les autres grands lacs d'Afrique de l'Est (voir p. 31). Seulement 24 espèces ont été identifiées, dont treize espèces d'*Haplochromis* et trois tilapias (deux espèces introduites). Parmi les autres familles, il y a cinq Cyprinidae dont *Raiamas moorei* qui a pu être introduit du lac Tanganyika et le Clupeidae *Limnothrissa miodon*, introduit du lac Tanganyika (ULYEL, 1991).

Les communautés sont donc plus simples dans le lac Kivu que dans les autres lacs d'Afrique de l'Est, mais les mêmes types d'habitat peuvent être identifiés (ULYEL, 1991) :

► une zone littorale où les rochers sont couverts d'une végétation algale épilithique habitée par de nombreux invertébrés ; cette zone est colonisée par les jeunes de nombreuses espèces ainsi que par un insectivore *Haplochromis adolphi-frederici*, un microphytophage *Haplochromis olivaceus* et un omnivore *Clarias liocephalus* ; les tilapias *T. rendalli*, *T. macrochir*, *O. niloticus* vivent également dans cette zone littorale rocheuse ainsi que quelques espèces de *Barbus* ;

► une zone pélagique profonde d'environ 70 m, avec seulement quelques espèces dont *Limnothrissa miodon* (zooplanctophage), *Haplochromis kamiranzovu* (microphage), *Raiamas moorei* (insectivore et piscivore) et *Hydrocynus vittatus* (piscivore).

Le lac Édouard compte 77 espèces dont 60 Cichlidae.

Conclusion

Les lacs d'Afrique de l'Est sont actuellement soumis à une forte pression démographique qui se traduit notamment par une demande accrue en poisson comme source de nourriture. Les gestionnaires sont confrontés à la difficulté de gérer une pêcherie multispécifique dans des lacs de grande taille, qui sont partagés entre plusieurs pays. Or, il est maintenant démontré que les communautés de Cichlidae sont particulièrement sensibles à l'exploitation et

qu'elles ne peuvent supporter une production importante. En outre, ces communautés de Cichlidae sont encore mal connues, environ 50 % des espèces des lacs Malawi et Victoria étant encore à décrire (LOWE-McCONNELL, 1996).

Dans le lac Tanganyika, la pêche concerne surtout les poissons pélagiques, et affecte modérément les riches communautés littorales. Dans le lac Malawi, au contraire, la pêche concerne en majorité les Cichlidae (REINTHAL, 1993), et les divers modes de pêche (sennes, filets maillants, chaluts, etc.), liés à une demande croissante, représentent autant de sujets de préoccupation pour l'avenir. Un Parc naturel aquatique a été créé dans le lac Malawi. Dans le lac Victoria, enfin, les conséquences de différentes activités humaines et l'introduction du *Lates* (voir p. 381) ont déjà conduit à la raréfaction, voire la disparition, de nombreuses espèces de Cichlidae endémiques. L'eutrophisation constitue également un des facteurs préoccupants pour l'évolution des communautés des grands lacs. Ainsi, alors que les eaux du fond du lac Victoria étaient autrefois saisonnièrement renouvelées sous l'effet du vent, des études récentes montrent que, en dessous de 20 m de profondeur, les eaux sont maintenant désoxygénées durant toute l'année (KAUFMAN, 1992).

L'exceptionnelle diversité de la faune ichtyologique des grands lacs d'Afrique de l'Est, qui constitue un véritable héritage biologique, est donc fortement menacée à l'heure actuelle. Il convient au plus vite de trouver les moyens de concilier la conservation de cette faune avec les exigences compréhensibles des populations riveraines d'accéder à une ressource alimentaire exploitable.