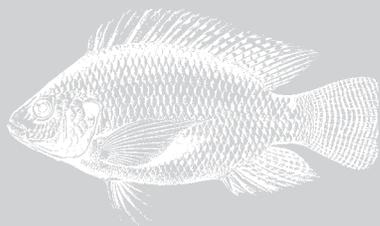


Les introductions
d'espèces dans
les milieux naturels
et leurs conséquences



Alors que, pendant des siècles, les introductions d'espèces de poissons ont été encouragées un peu partout dans le monde, afin d'améliorer la production ichtyologique, elles sont devenues depuis quelques décennies l'objet de controverses parmi les scientifiques et les gestionnaires des milieux aquatiques. En effet, l'introduction de nouvelles espèces a parfois des conséquences importantes sur les peuplements ichtyologiques autochtones. Certains prétendent que l'homme ne doit pas jouer les apprentis sorciers et que toute introduction est *a priori* susceptible de causer des dégâts irréversibles à la faune en place. D'autres considèrent au contraire que la nature n'a pas forcément bien fait les choses et que l'introduction d'espèces dans le but d'améliorer la production de la pêche se justifie dans un certain nombre de cas. Ce débat entre les tenants de la conservation et ceux de la production est loin d'être clos, et doit nous inciter à la prudence.

Objectifs des introductions

De nombreuses espèces de poissons d'origines très différentes ont été introduites dans les eaux intérieures africaines (tabl. LI). SATIA et BARTLEY (1997) estiment que 139 espèces appartenant à 87 genres et 46 familles ont été introduites dans 42 pays africains. Les espèces le plus fréquemment introduites sont la carpe, la truite arc-en-ciel, le black-bass, le tilapia du Nil et la carpe chinoise. L'Afrique a accueilli des espèces provenant de tous les continents, à l'exception de l'Océanie et de l'Antarctique. Les buts poursuivis par ces introductions sont divers et ont été détaillés par WELCOMME (1988), MOREAU *et al.* (1988), OGUTU-OHWAYO et HECKY (1991), LÉVÊQUE (1997 b). En réalité, un peu plus de 20 espèces seulement provenant d'autres continents ont été introduites en Afrique, notamment en Afrique du Nord, en Afrique du Sud et à Madagascar.

Introduite pour la pêche sportive, la truite (*Salmo trutta*), originaire d'Europe, s'est maintenant acclimatée dans divers milieux aquatiques d'altitude. C'est également le cas pour le black-bass (*Micropterus salmoides*), originaire des États-Unis, acclimaté au Kenya et à Madagascar. Parmi les Cyprinidae, la carpe (*Cyprinus carpio*), originaire d'Europe, ainsi que le cyprin doré (*Carassius auratus*) ont également été introduits dès le XIX^e siècle à Madagascar. Des espèces asiatiques comme le gourami (*Osphronemus goramy*), introduit au milieu du XIX^e siècle, et le fibata, *Channa* sp. (d'après LOWE-McCONNELL, 1987), d'introduction récente, peuplent maintenant les eaux malgaches.

TABLEAU LI

Sélection d'espèces de poissons introduites dans les eaux africaines.

Espèces	Pays destinataire	Provenance	Année	Objectifs	Source
<i>Aristichthys nobilis</i>	Égypte	USA	1975	contrôle végétation	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Astatoreochromis alluaudi</i>	Côte d'Ivoire	Ouganda	1969	contrôle mollusques	LAZARD, 1990 a
<i>Clarias gariepinus</i>	Côte d'Ivoire	Centrafrique	1973	aquaculture	WELCOMME, 1988
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Égypte	Hong-Kong	1969	aquaculture, contrôle végétation	WELCOMME, 1988
	Éthiopie	Japon	1975	aquaculture, contrôle végétation	WELCOMME, 1988
	Kenya	Japon	1969	aquaculture, contrôle végétation	WELCOMME, 1988
	Côte d'Ivoire	France	1979	contrôle végétation ; petits barrages	
	Soudan	Inde	1975	canaux d'irrigation	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Cyprinus carpio</i> carpe	Égypte	Indonésie	1934	aquaculture ; lacs de barrage	WELCOMME, 1988
	Éthiopie	Italie	1936	aquaculture ; lacs de barrage	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
	Côte d'Ivoire	Italie	1976	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Nigeria	Autriche/Israël	1954-1976	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Soudan	Indes	1975	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Rwanda	Israël	1960	aquaculture	WELCOMME, 1988
<i>Eupomotis gibbosus</i> perche soleil	Maroc	France	1937	occuper une niche vide	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Gambusia affinis</i> gambusie	Centrafrique	?	1958	contrôle des moustiques	WELCOMME, 1988
	Madagascar	USA	1929	contrôle des moustiques	WELCOMME, 1988
	Soudan	Italie	1929	contrôle des moustiques	WELCOMME, 1988
<i>Heterotis niloticus</i>	Centrafrique	Cameroun	1956	aquaculture	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
	Côte d'Ivoire	Cameroun	1958	aquaculture, pêche artisanale	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> carpe argentée	Égypte	Japon	1962	expérimentation	WELCOMME, 1988
	Éthiopie	Japon	1975	peupler des barrages	WELCOMME, 1988
<i>Ictalurus punctatus</i> poisson-chat	Nigeria	USA	1970-1976	aquaculture	WELCOMME, 1988
<i>Lates niloticus</i> capitaine	Lac Victoria	Lac Albert	1960	occuper une niche vide	WELCOMME, 1988
	Lac Kyoga	Lac Albert	1955	occuper une niche vide	
<i>Lepomis macrochirus</i>	Maroc	USA	1960	peupler des barrages	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Lepomis microlophus</i>	Afrique du Sud	USA	1937	acclimaté en rivière	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Limnothrissa miodon</i>	Lac Kivu	Lac Tanganyika	1958-1960	occuper une niche vide	SPLIETHOFF <i>et al.</i> , 1983
	Lac Kariba	Lac Tanganyika		occuper une niche vide	
<i>Micropterus dolomieu</i>	Zimbabwe	USA		acclimaté en rivière	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Micropterus salmoides</i> black-bass	Égypte	Europe	1949	contrôle des tilapias en élevage	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
	Lac Naivasha	USA	1929	occuper une niche vide	WELCOMME, 1988
<i>Oncorhynchus mykiss</i> truite arc-en-ciel	Éthiopie	Kenya	1967	pêche sportive	WELCOMME, 1988
	Kenya	Afrique du Sud	1910	pêche sportive	WELCOMME, 1988
	Soudan	Kenya	1947	?	
<i>Oreochromis alcalicus grahami</i>	Lac Nakuru	Lac Natron	1953-1960	occuper une niche vide	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Oreochromis aureus</i>	Côte d'Ivoire	Israël	1981	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
	Côte d'Ivoire	Égypte	1988	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
	Bénin	Israël	1983	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
<i>Oreochromis esculentus</i>	Rwanda	Lac Victoria	1950	pêche artisanale	WELCOMME, 1988
<i>Oreochromis leucostictus</i>	Lac Victoria	Lac Albert	1954	pêche artisanale	WELCOMME, 1988
	Lac Naivasha	Lac Victoria	1956	pêche artisanale	SIDDIQUI, 1979

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU LI (fin)

Sélection d'espèces de poissons introduites dans les eaux africaines.

Espèces	Pays destinataire	Provenance	Année	Objectifs	Source
<i>Oreochromis macrochir</i>	Madagascar	Congo	1955	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Ghana	Kenya	1962	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Côte d'Ivoire	Cameroun	1957	aquaculture, hybridation	LAZARD, 1990 a
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Égypte	Thaïlande	1954	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Côte d'Ivoire	Mozambique	1982	aquaculture lagunaire, hybrides	LAZARD, 1990 a
	Bénin	Côte d'Ivoire	1984	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
	Lac Victoria		1961		WELCOMME, 1967
<i>Oreochromis niloticus</i>	Centrafrique	Congo	1957	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Côte d'Ivoire	Burkina	1957	aquaculture, petits barrages	WELCOMME, 1988
	Côte d'Ivoire	Ouganda	1968	aquaculture	LAZARD, 1990 a
	Lac Ayamé		1962	pêche artisanale	WELCOMME, 1988
	Lac Kossou		1971	pêche artisanale	WELCOMME, 1988
	Côte d'Ivoire	Égypte	1988	aquaculture lagunaire	WELCOMME, 1988
	Sierra Leone	Volta	1978	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Lac Kyoga	Lac Albert	1957	pêche artisanale	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
	Bénin	Côte d'Ivoire	1979	aquaculture ; hybrides	LAZARD, 1990 a
	Lac Victoria		1954, 1956	pêche	WELCOMME, 1967
<i>Oreochromis spirulus</i>	Bénin	Kenya	1986	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
<i>O. spirulus niger</i>	Lac Naivasha	rivière Athi	1925	occuper une niche vide	SIDDIQUI, 1979
<i>O. urolepis hornorum</i>	Côte d'Ivoire	Malaisie	1967	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Côte d'Ivoire	USA	1982	aquaculture lagunaire	LAZARD, 1990 a
	Bénin	Brésil	1972	aquaculture étang	LAZARD, 1990 a
<i>Osphronemus goramy</i>	Côte d'Ivoire	Singapour	1957	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Madagascar	Maurice	1957		MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Phaliboceros caudomaculatus</i>	Afrique du Sud	Brésil	1956	peupler des lacs artificiels	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Poecilia reticulata</i> guppy	Kenya	Ouganda	1950	contrôle des moustiques	WELCOMME, 1988
	Ouganda	USA	1950	contrôle des moustiques	WELCOMME, 1988
<i>Rutilus rutilus</i> gardon	Maroc	France		peupler des lacs artificiels	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
<i>Salmo trutta</i> truite fario	Kenya	Royaume-Uni	1921-1949	pêche sportive	WELCOMME, 1988
<i>Tilapia rendalli</i>	Centrafrique		1953	aquaculture	
	Côte d'Ivoire	RDC	1957	aquaculture	LAZARD, 1990 a
	Soudan		1960	contrôle végétation	
	Lac Victoria	Kenya	1952		
	rivière Tana		1955	aquaculture ; pêche	
Liberia	RDC	1960			
<i>Tilapia zillii</i>	Éthiopie	Ouganda	1974	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Côte d'Ivoire	Congo	1957	aquaculture	WELCOMME, 1988
	Lac Victoria	Lac Albert	1954	occuper une niche vide	WELCOMME, 1988
	Lac Kyoga		1956	pêche artisanale	
	Lac Naivasha		1956		SIDDIQUI, 1979
<i>Tinca tinca</i> tanche	Maroc	France	1935	peupler des lacs artificiels	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
	Afrique du Sud	Royaume-Uni	1910	peupler des lacs artificiels	MOREAU <i>et al.</i> , 1988

Pêche sportive

Quelques espèces de poissons ont été introduites dans diverses parties du monde pour développer la pêche sportive (fig. 144). Parmi les exemples les plus spectaculaires, citons la truite, *Salmo trutta*, native d'Europe et qui a été intro-

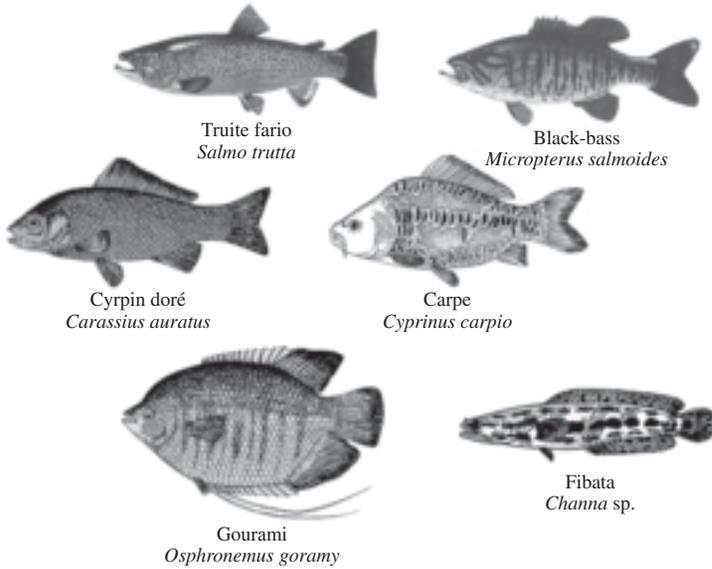


FIGURE 144
Plusieurs espèces d'origine étrangère ont été introduites dans divers pays d'Afrique.

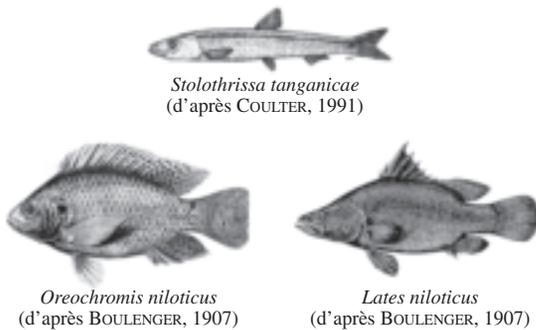
duite dans divers milieux africains (BAGLINIÈRE et MAISSE, 1991) où elle était susceptible de s'établir, tels que les petits cours d'eau ou les lacs d'altitude. Le black-bass, *Micropterus salmoides*, ainsi que d'autres espèces de Centrarchidae d'origine nord-américaine ont également été introduits dans des eaux relativement fraîches (MOREAU *et al.*, 1988).

L'introduction controversée de *Lates niloticus* (fig. 145) dans le lac Victoria (voir encadré « Le lac Victoria : un système écologique perturbé ») aurait été également en partie motivée par le désir de développer la pêche sportive.

Aquaculture

Plus d'une centaine d'espèces de poissons ont fait l'objet d'introductions à des fins d'aquaculture dans le monde, mais peu de ces introductions concernent l'Afrique tropicale. La carpe (*Cyprinus carpio*) (fig. 144) est l'une des rares espè-

FIGURE 145
Trois des principales espèces africaines ayant fait l'objet d'introductions dans d'autres milieux pour améliorer la pêche : le Clupeidae zooplanctonivore pélagique *Stolothrissa tanganicae*, le Cichlidae omnivore *Oreochromis niloticus*, le prédateur ichtyophage *Lates niloticus*



ces non indigènes qui aient fait l'objet de diverses tentatives d'élevage dans plusieurs pays africains. De nombreuses espèces de tilapias ont également été transférées en divers points du continent africain (MOREAU *et al.*, 1988 ; LAZARD, 1990 a) ou introduites un peu partout dans le monde (voir « L'aquaculture »). Dans la zone intertropicale, *Oreochromis niloticus* (fig. 145) et, dans une moindre mesure, *Oreochromis mossambicus* constituent actuellement l'essentiel de la production aquacole.

Améliorer la productivité des milieux naturels

Les gestionnaires des pêches sont souvent tentés d'introduire des espèces dans le but d'améliorer la production d'un écosystème aquatique, en particulier lorsqu'ils estiment que certaines niches écologiques sont vacantes et que les ressources d'un milieu ne sont pas exploitées au mieux par les poissons indigènes.

Ainsi, *Limnothrissa miodon* et *Stolothrissa tanganicae* (fig. 145), deux petits Clupeidae endémiques du lac Tanganyika, ont été introduits dans le lac Kivu en 1958-1960, où ils ont occupé une niche restée vacante en exploitant le zooplancton pélagique. Cette introduction est considérée comme un succès du point de vue économique (SPLIETHOFF *et al.*, 1983) et a permis l'établissement d'une pêcherie au début des années 1980.

L'introduction d'espèces a parfois été justifiée également par la création de nouveaux habitats. Ainsi, les espèces fluviales qui préfèrent le plus souvent les eaux courantes ne sont pas toujours aptes à se développer dans les réservoirs. On peut alors rechercher des espèces qui sont susceptibles de coloniser ces nouveaux milieux et de mieux utiliser leurs ressources. C'est pourquoi *Limnothrissa miodon* a été introduit dans le lac Kariba (un réservoir artificiel), afin de mieux utiliser le zooplancton de la zone pélagique. Il s'y est bien établi et occupe maintenant l'ensemble du lac où il sert notamment de nourriture à *Hydrocynus vittatus* et a permis le développement d'une pêcherie (MARSHALL, 1984 b). La production de la pêche, qui était de 1 000 tonnes en 1974, est passée à 24 000 tonnes en 1985 (MARSHALL, 1988).

L'introduction d'*Heterotis niloticus* et d'*Oreochromis niloticus* dans le lac de Kossou, en Côte d'Ivoire, avait également pour but de favoriser la colonisation de cette retenue par des poissons mieux adaptés aux conditions lacustres (LAZARD, 1990 a) ; les deux espèces s'y sont bien établies, sans conséquences apparentes jusqu'ici pour la faune autochtone.

Pour justifier les introductions, les gestionnaires des pêches mettent en avant d'autres exemples jugés positifs pour le développement de la pêche. Ainsi, l'introduction de diverses espèces de tilapias d'origine africaine (en particulier *Oreochromis mossambicus*) dans les lacs naturels et les réservoirs artificiels a permis d'améliorer la pêche de subsistance dans de nombreux pays asiatiques (FERNANDO, 1991 ; FERNANDO et FURTADO, 1975 ; HOLCIK, 1984). Les tilapias (*Oreochromis* sp. et *Sarotherodon* sp.) sont de très bonnes espèces colonisatrices en raison à la fois de leurs caractéristiques biologiques (espèces pratiquant des soins parentaux), de leur grande tolérance physiologique et de leur capacité à se nourrir d'algues et de détritus, qui sont des ressources souvent mal exploitées dans beaucoup de systèmes tropicaux (PHILIPPART et RUWET, 1982). Ils ont été introduits en Afrique dans les nombreuses petites retenues agropastorales qui ont été construites au cours des deux dernières décennies.

Un autre exemple est celui du lac Kyoga où *Lates niloticus* et *Oreochromis niloticus* ont été introduits au cours des années 1950 et ont rapidement prospéré (GEE, 1969). En 1977, ils constituaient chacun environ 40 % de la pêche artisanale estimée à 167 000 tonnes, alors qu'elle n'était que de 4 500 tonnes en 1956. En 1985, la situation était un peu différente, *O. niloticus* constituant 78 % des captures contre seulement 17 % pour *L. niloticus* (OGUTU-OHWAYO, 1990).

Contrôle biologique

L'introduction d'espèces de poissons a été pratiquée pour lutter contre les vecteurs de maladies. Quelques espèces comme *Gambusia affinis* ou *Poecilia reticulata* ont été utilisées dans différentes régions d'Afrique pour essayer de contrôler les moustiques vecteurs du paludisme. On a également proposé d'utiliser le Cichlidae malacophage *Astatoreochromis alluaudi*, originaire d'Afrique de l'Est, pour lutter contre les vecteurs de bilharziose (SLOOTWEG, 1989). Cette espèce a été introduite en différents endroits d'Afrique sans que des effets écologiques aient été enregistrés, mais sans que son efficacité en tant qu'agent de contrôle ait été réellement prouvée non plus. Enfin, des poissons africains sont parfois utilisés pour lutter contre la végétation aquatique, comme *Tilapia rendalli* qui a été introduit par exemple dans des canaux d'irrigation au Soudan.

Introductions accidentelles

Les introductions d'origine accidentelle (ou supposée telle) sont assez fréquentes. Beaucoup d'espèces introduites à des fins d'aquaculture, si ce n'est la totalité, se sont échappées des piscicultures à l'occasion d'événements incontrôlables comme des crues exceptionnelles, alors que leur présence dans le milieu naturel n'était pas désirée. Ce serait le cas à Madagascar pour le fibata, *Channa striatus*, poisson d'origine asiatique qui s'est répandu dans de nombreux milieux aquatiques après qu'une crue eut détruit la station de pisciculture où l'espèce était stockée.

On considère également que le transport de poissons par le ballast des bateaux est une source non négligeable de transferts. C'est l'hypothèse qui a été avancée par MILLER *et al.* (1989) pour expliquer l'introduction dans les mangroves de basse Guinée d'un Eleotridae (*Butis koilomatodon*) originaire de l'Indo-Pacifique.

Les transferts de poissons d'aquarium n'étant pas contrôlés, il y a de plus en plus d'introductions qualifiées d'accidentelles de ces espèces dans les milieux aquatiques un peu partout dans le monde. Il s'agit souvent d'individus qui ont été relâchés par des aquariologistes amateurs dans le milieu naturel.

ÉVOLUTION GÉNÉTIQUE DES ESPÈCES INTRODUITES

Les espèces introduites dans de nouveaux milieux conservent-elles leurs caractéristiques génétiques ou peut-on observer une évolution dans un laps de temps relativement court ? La réponse à cette question dépend en partie des techniques utilisées.

Limnothrissa miodon a été introduit en 1959 dans le lac Kivu à partir de populations du lac Tanganyika. HAUSER *et al.* (1995) ont montré 34 ans après que la population transplantée se différencie de la population d'origine, tant sur le plan morphologique que génétique. Si aucune diversité des allozymes n'a été observée, la population du Kivu possède par contre une diversité plus faible de l'ADN mitochondrial (*mtDNA haplotype diversity*). Cet appauvrissement, qui suggère un effet fondateur, serait imputable à une forte mortalité des individus après l'introduction (quelques dizaines de milliers), de telle sorte que la population actuelle serait issue de seulement quelques dizaines d'individus survivants. Cette réduction de la variabilité en ADN mitochondrial, qui contrôle les enzymes nécessaires à la physiologie des cellules, pourrait en théorie avoir des conséquences sur l'adaptabilité physiologique de l'espèce.

**LE LAC VICTORIA :
UN SYSTÈME ÉCOLOGIQUE PERTURBÉ**

Un des exemples les plus spectaculaires de modification des peuplements ichtyologiques sous l'effet des activités humaines est celui du lac Victoria, où des centaines d'espèces endémiques de Cichlidae sont actuellement menacées ou ont disparu. L'histoire de ce qui a pu être considéré comme un désastre écologique est complexe et fait intervenir différents facteurs, comme nous allons essayer de le montrer brièvement.

Tout commence au début des années 1960 lorsque, après de sérieuses controverses (FRYER, 1960), le capitaine (*Lates niloticus*) fut introduit délibérément dans le lac Victoria pour améliorer la pêche artisanale et encourager la pêche sportive. Cette espèce prédatrice s'est bien adaptée à son nouveau milieu, au point de constituer à l'heure actuelle l'essentiel de la pêche commerciale (OGUTU-OHWAYO, 1990). En plus du *Lates*, quatre espèces de tilapias ont également été introduites dans le lac Victoria durant les années 1950 :

Oreochromis niloticus et *O. leucostictus* pour renforcer le stock de tilapias indigènes qui était surexploité, *Tilapia zillii* pour consommer les macrophytes qui n'étaient pas utilisés par les espèces importantes commercialement, et *Tilapia melanopleura* par accident. Au début des années 1980, de nombreux scientifiques se mirent à dénoncer les conséquences désastreuses de l'introduction du *Lates* sur la faune de Cichlidae endémiques (BAREL *et al.*, 1985 ; COULTER *et al.*,

1986). En effet, la population de ce grand prédateur s'était accrue rapidement, au point de faire disparaître les populations d'*Haplochromis* endémiques qui lui servaient de nourriture. Cette situation fut considérée comme une catastrophe écologique dans la mesure où le lac Victoria, au même titre que les lacs Tanganyika et Malawi, est un véritable laboratoire naturel de l'évolution où la spéciation est en cours de nos jours. L'introduction du *Lates* avait donc profondément perturbé ce patrimoine scientifique unique au monde. Des pêches expérimentales réalisées entre 1979 et 1990 dans le secteur sud du lac Victoria (Mwanza Gulf) montrent que, sur un total de 123 espèces d'*Haplochromis* qui avaient été capturées dans un ensemble de stations, 80 % avaient disparu des captures après 1986 (WITTE *et al.*, 1992 b). Il y a également des indications selon lesquelles les populations d'autres espèces de poissons ont régressé dans le lac Victoria après l'introduction du capitaine. C'est le cas pour *Clarias gariepinus* et *Bagrus docmak*, probablement en raison de la prédation mais aussi de la compétition avec le *Lates*. La capture d'espèces benthiques comme *Synodontis afrofisheri* et *S. victoriae* a également diminué, alors que *Schilbe intermedius* semble moins touché, probablement en raison de son comportement pélagique. Mais il est apparu rapidement que l'introduction du *Lates* n'était peut-être pas la seule cause de la disparition des Cichlidae endémiques. En particulier, les populations de ces espèces

Conséquences des introductions

L'introduction de nouvelles espèces dans un écosystème est parfois à l'origine de phénomènes de compétition qui peuvent entraîner l'élimination des espèces indigènes ou celle des espèces introduites. Mais il peut y avoir également des modifications indirectes, qui sont en général moins faciles à observer, par le biais des chaînes trophiques. Pour interpréter correctement les impacts des introductions, il faut distinguer plusieurs niveaux d'intervention :

- ▶ celui de la transplantation d'espèces d'un point à un autre d'un même bassin hydrographique ;
- ▶ celui de l'introduction par l'homme d'espèces étrangères au bassin mais provenant d'une même zone biogéographique ;
- ▶ celui de l'introduction d'espèces provenant de zones biogéographiquement différentes, voire de continents différents.

avaient déjà été sérieusement perturbées par l'utilisation de techniques de pêche prohibées et par l'introduction de nouveaux engins de pêche comme le chalut (OGUTU-OHWAYO, 1990). Dans le lac Malawi, par exemple, on a constaté que, à la suite de l'introduction de la pêche mécanisée, 20 % des espèces de Cichlidae avaient disparu des captures entre 1971 et 1974 (COULTER *et al.*, 1986). Les résultats d'une campagne d'échantillonnage dans le lac Victoria (HARRISON *et al.*, 1989) montrèrent également que les populations de Cichlidae étaient beaucoup plus abondantes et diversifiées dans les zones mises en réserve où la pêche est interdite, ainsi que dans les zones peu peuplées où la pression de pêche est plus faible. Les résultats de pêches expérimentales portant sur la période 1979-1990, dans le golfe de Mwanza, montrent en outre que le déclin des populations d'*Haplochromis* a débuté avant l'explosion des populations de *Lates* (WITTE *et al.*, 1992 a). Ces observations tendent à conforter l'hypothèse que la surexploitation pourrait être en partie responsable de la disparition apparente de certaines populations d'*Haplochromis* dans le lac Victoria (ACERE, 1988). Les limnologues se sont également aperçus que le lac Victoria est l'objet d'un impact plus diffus et sur le long terme, lié à l'intensification de l'urbanisation et du développement agricole dans le bassin versant. Cela se traduit par un processus d'eutrophisation, c'est-à-dire un accroissement des apports en éléments nutritifs (azote et phosphore) en

provenance du bassin versant, qui est à l'origine d'une augmentation considérable de la biomasse algale, celle-ci ayant été multipliée par trois à cinq en l'espace de 30 ans. On a également observé un changement des peuplements phytoplanctoniques qui sont maintenant dominés par les cyanobactéries filamenteuses, alors qu'ils étaient principalement constitués de diatomées autrefois. La production primaire a doublé et la teneur en oxygène des eaux profondes a fortement baissé, avec l'apparition de phases anoxiques saisonnières en dessous de 40 m (MUGGIDE, 1993; LEHMAN et BRANSTRATOR, 1993). Ce phénomène d'eutrophisation, qui a commencé il y a plusieurs décennies, s'est accéléré après 1960, et des fleurs d'eau sont maintenant observées, entraînant des mortalités massives de poissons (WITTE *et al.*, 1992 a). L'eutrophisation, qui modifie les conditions physiques et biologiques du lac, a bien entendu des répercussions sur la faune ichthyologique. La désoxygénation permanente ou temporaire des eaux limite en particulier les habitats disponibles pour les espèces benthiques, et les fleurs d'eau sont à l'origine de mortalités massives d'espèces pélagiques. La disparition des centaines de Cichlidae endémiques du lac Victoria est en soit un réel désastre écologique. Mais les causes de ce désastre, nous l'avons vu, sont nombreuses, et pour certaines difficiles à maîtriser dans l'état actuel d'évolution du système lacustre du lac Victoria.

Compétition avec les espèces indigènes

Les espèces introduites peuvent entrer en compétition avec les espèces indigènes, et éventuellement les éliminer. C'est particulièrement vrai lorsqu'on introduit des espèces prédatrices. L'un des cas les plus spectaculaires est celui de l'introduction dans le lac Victoria de *Lates niloticus*, un poisson piscivore pouvant atteindre plus de 100 kg. Pour certains scientifiques, ce prédateur serait à l'origine du déclin et probablement de la disparition de plusieurs espèces appartenant à une riche faune endémique de petits Cichlidae qui lui a servi de proie (voir encadré). On estime également que l'introduction du black-bass dans le lac Naivasha en 1929 pour la pêche sportive serait responsable de la disparition des quelques espèces indigènes, ainsi que des espèces introduites pour lutter contre les larves de moustiques, tels *Gambusia* et *Poecilia* sp.

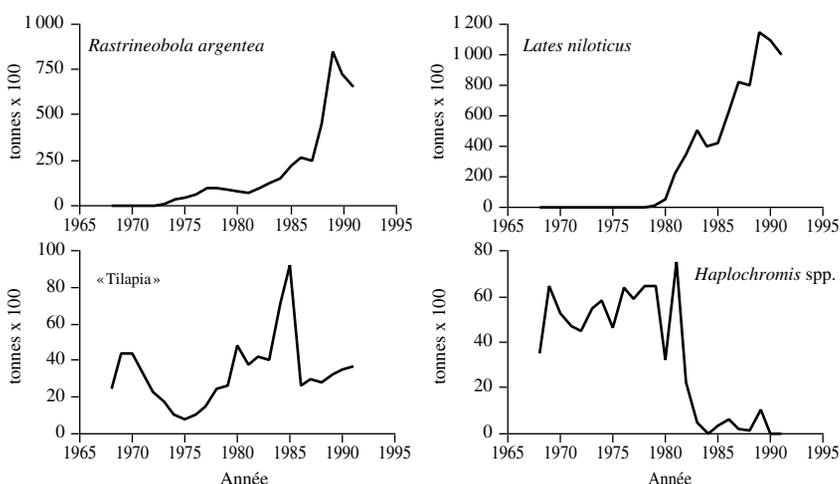
Les espèces non prédatrices peuvent également avoir un impact sur la faune indigène, comme cela a été montré dans le lac Luhondo (Rwanda) (DE Vos *et al.*, 1990). Jusqu'en 1934, trois espèces de Cyprinidae étaient connues de ce lac : un petit barbeau, *Barbus neumayeri*, et deux grandes espèces, *Barbus microbarbis* et *Varicorhinus ruandae*. *Oreochromis niloticus* a été introduit volontairement en 1935, ainsi que quelques *Haplochromis* de manière apparemment accidentelle. Dans les années 1950, *O. niloticus* était devenue l'espèce dominante mais les *Haplochromis* se sont à leur tour développés, au point d'être actuellement les plus abondants. *B. microbarbis* a lui disparu et les deux autres Cyprinidae sont maintenant cantonnés aux petits cours d'eau tributaires du lac.

Conséquences sur l'écosystème aquatique

L'introduction d'un prédateur dans un écosystème aquatique peut avoir des conséquences sur le fonctionnement biologique du système par le biais des chaînes trophiques. Un exemple spectaculaire de cascade trophique (voir p. 297) est celui consécutif à l'introduction du capitaine, *Lates niloticus*, dans le lac Victoria, qui serait responsable de la quasi-disparition dans les années 1980 du groupe détritivore/phytoplanctonivore des Haplochromines (Cichlidae endémiques), ainsi que du groupe des zooplanctonivores qui constituaient respectivement 40 % et 16 % de la biomasse de poissons démersaux (fig. 146). Les détritivores ont été remplacés par la crevette indigène *Caridina nilotica*, et les zooplanctonivores par le Cyprinidae pélagique *Rastrineobola argentea* (WITTE *et al.*, 1992 a), ces deux dernières espèces étant devenues la nourriture principale des capitaines après la disparition des Haplochromines.

L'introduction d'espèces planctoniques a, semble-t-il, des conséquences sur les peuplements zooplanctoniques. Ainsi, GREEN (1985) a constaté que *Limnotherissa*, introduit dans le lac Kariba, a réduit de 2,4 à 44 fois l'abondance du zooplancton selon les taxons considérés. Dans le lac Kivu, il y aurait eu disparition de plusieurs espèces de crustacés planctoniques de grande taille sous l'effet de la prédation, ainsi que l'a montré l'étude de prélèvements de zooplancton effectués avant et environ 20 ans après l'introduction (DE LONGH *et al.*, 1983, 1995). En 1981, les daphnies ont complètement disparu et les cyclopidés ont

FIGURE 146
Résultats
des pêches annuelles
par espèces dans
les eaux kényanes
du lac Victoria
(d'après GOPHEN
et al., 1995).



une taille moyenne beaucoup plus petite. On observe en revanche l'abondance de ciliés, de rotifères et de petites espèces de cladocères, c'est-à-dire d'espèces de petite taille. Des échantillons prélevés en 1986 ne contenaient pas d'organismes planctoniques de taille supérieure à 0,2 mm (DUMONT, 1986).

Hybridations

L'introduction dans un même plan d'eau d'espèces voisines qui ne cohabitent pas habituellement peut avoir pour conséquence une hybridation des espèces introduites. Les espèces de tilapias, en particulier, sont connues pour s'hybrider (TREWAVAS, 1983), ce qui peut entraîner des modifications génétiques pour les espèces survivantes. Par exemple, dans le lac Naivasha, *Oreochromis spilurus*, introduit en 1925, fut abondant dans les années 1950 et 1960, puis s'hybrida avec *Oreochromis leucostictus* introduit en 1956. Il en résulta la disparition d'*O. spilurus* et des hybrides (SIDDIQUI, 1977, 1979).

La disparition des espèces *O. esculentus* et *O. variabilis*, endémiques des lacs Victoria et Kyoga, pourrait être due à l'hybridation et (ou) la compétition avec les espèces introduites (*O. niloticus*, *T. zillii*). Des hybrides *O. niloticus* x *O. variabilis* ont été observés dans le lac Victoria (TREWAVAS, 1983).

Conséquences d'introductions répétées sur la faune et la pêche : le cas des lacs malgaches

La faune ichtyologique malgache est assez pauvre mais constituée de nombreuses espèces endémiques appartenant en particulier à la famille des Cichlidae et à celle des Bedotiidae (REINTHAL et STIASSNY, 1991). L'introduction d'espèces étrangères a commencé au siècle dernier (KIENER, 1963; MOREAU, 1979) et les peuplements actuels de nombreux lacs malgaches (lac Alaotra, lac Itasy, par exemple) sont constitués d'espèces provenant de divers continents (tabl. LII). Ces espèces cohabitent parfaitement et sont à l'origine d'une pêcherie assez prospère. Mais elles ont également éliminé une partie de la faune indigène.

TABLEAU LII

Liste des espèces introduites dans les eaux douces de Madagascar, origine géographique et date connue d'introduction.

Année	Espèces	Provenance	Distribution	Sources
1857	<i>Osphronemus goramy</i>	Extrême-Orient	Pangalanes	KIENER, 1963
1861	<i>Carassius auratus</i>	France	très répandu	KIENER, 1963
1914	<i>Cyprinus carpio</i>	France	très répandu	KIENER, 1963
1922	<i>Salmo irideus</i>	USA	Ankaratra	KIENER, 1963
1926	<i>Salmo fario</i>	France	Ankaratra	KIENER, 1963
1929	<i>Gambusia holbrooki</i>	USA	très répandu	KIENER, 1963
1940	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Réunion		MOREAU <i>et al.</i> , 1988
1951	<i>Tilapia melanopleura</i>	Congo	très répandu	KIENER, 1963
1951	<i>Micropterus salmoides</i>	Amérique du Nord	altitudes moyennes	KIENER, 1963
1951	<i>Tilapia rendalli</i>	Congo		MOREAU, 1982
1955	<i>Tilapia zillii</i>	Kenya	peu répandu	KIENER, 1963
1955	<i>Oreochromis macrochir</i>	Congo	très répandu	KIENER, 1963
1956	<i>Oreochromis mossambicus</i>	Mozambique	très répandu	KIENER, 1963
1956	<i>Oreochromis niloticus</i>	Égypte	très répandu	KIENER, 1963
1959	<i>Cyprinus carpio</i>	France		KIENER, 1963
1963	<i>Heterotis niloticus</i>	Centrafrique	Pangalanes	MOREAU <i>et al.</i> , 1988
1975	<i>Channa striatus</i>	Asie	plusieurs lacs	RABELAHATRA, 1988

Dans le lac Alaotra, avant l'introduction d'espèces exotiques, la communauté ichtyologique était pauvre et dominée par *Paratilapia polleni*, *Rheocles alaotrensis*, *Ratsirakia legendrei* et deux anguilles (*Anguilla mossambica* et *A. marmorata*) (MOREAU, 1980). Au début du siècle, *Carassius auratus* introduit à Madagascar en 1865 est signalé dans le lac, et en 1925 *P. polleni* ainsi que *C. auratus* constituaient l'essentiel des captures de la pêche artisanale (tabl. LIII). En 1935, *Cyprinus carpio*, introduit en 1925, est une composante non négligeable des captures, et en 1954 cette espèce est largement dominante (tabl. LIII).

Puis vient une période durant laquelle trois espèces de tilapias sont introduites successivement, et deux d'entre elles (*Tilapia rendalli* et *Oreochromis macrochir*) prolifèrent au cours des années 1960, alors que les espèces indigènes et *C. auratus* régressent fortement. La diminution des tilapias dans les captures, dans les années 1970, pourrait être due à une surexploitation résultant de l'introduction des filets maillants dans la pêche à la fin des années 1960. Le black-bass *Micropterus salmoides*, introduit en 1962, ne s'est pas beaucoup développé puisqu'il ne constituait que 4 % des captures en 1975. De 1966 à 1972, des juvéniles de *Cyprinus carpio* ont été réintroduits dans le lac, ce qui peut expliquer un léger accroissement des captures.

Plus récemment, *Channa striatus*, échappé de pisciculture, s'est répandu dans les eaux naturelles malgaches. Ce prédateur d'origine asiatique pourrait avoir un impact important sur la faune ichtyologique.

Un phénomène similaire est survenu dans le lac Itasy (MOREAU, 1979) qui était habité par plusieurs espèces indigènes au début du siècle : *Anguilla mossambica*, *Anguilla nebulosa labiata*, *Anguilla marmorata*, *Ptychochromis betsileanus*, *Ratsirakia legendrei* et *Chonophorus macrorhynchus*. *Carassius auratus* fut introduit en 1899 et *Paratilapia polleni* (une espèce endémique malgache) en 1924, mais ils ne se sont pas réellement développés. En 1930, *Ptychochromis betsileanus* constituait 40 % des captures, mais en 1950-1955 *Cyprinus carpio*, qui avait été introduit en 1925-1930, constituait 80 à 85 % des captures, contre 10 % seulement pour *P. betsileanus* (tabl. LIV). *Tilapia rendalli*, introduit en 1955, remplaça rapidement *Cyprinus carpio*, et vers 1958 représentait 70 % des captures. Mais *T. rendalli* lui-même fut remplacé par *Oreochromis macrochir* qui avait été introduit en 1958 et qui constituait l'essentiel de la pêche en 1963. En 1965, l'importance d'*O. macrochir* diminua en raison de l'apparition dans les captures d'une population hybride appelée *Tilapia* 3/4, et en 1972 il avait disparu. *Tilapia* 3/4 est le résultat d'une hybridation naturelle entre *O. macrochir* et *O. niloticus*

TABEAU LIII

Évolution de la composition des captures de la pêche artisanale (en %) dans le lac Alaotra, en fonction des introductions successives d'espèces (d'après MOREAU, 1980).

Espèces	1925	1935	1954	1957	1960	1963	1966	1969	1972	1975
<i>Anguilla</i> spp.	5	5	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Paratilapia polleni</i>	75	40	5	3	2	1				
<i>Carassius auratus</i>	20	25	14	10	4	2				
<i>Cyprinus carpio</i> (1925)		30	80	40	15	14	5	11	21	21
<i>Tilapia rendalli</i> (1954)				46	23	8	10	20	16	16
<i>Oreochromis macrochir</i> (1958)					55	74	85	66	56	50
<i>Oreochromis niloticus</i> (1961)								1	3	7
<i>Micropterus salmoides</i> (1961)							1	1	3	4
Captures totales (tonnes)			1 800	2 200	2 700	3 000	3 200	2 500	2 100	2 100

TABLEAU LIV

Évolution de la composition des captures de la pêche artisanale (en %) dans le lac Itasy, en fonction des introductions successives d'espèces (d'après MOREAU, 1979).

Espèces	1930	1950-55	1958	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1985
<i>Ptychochromis betsileanus</i>	40	10	0	0													
<i>Anguilla</i> spp.	50 ?			3	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Cyprinus carpio</i> (1925)		80-85		6	6	5	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	1,5
<i>Tilapia rendalli</i> (1955)			70	5	4	4	3	3	2	1	1	1	1	1	1	*	0,4
<i>Oreochromis macrochir</i> (1958)				85	86	78	56	30	10	1	1	0					
<i>Oreochromis niloticus</i> (1961)				1	2	5	8	10	15	18	24	32	39	45	50	55	57
<i>Tilapia 3/4</i>				0	0	5	25	50	66	74	68	61	54	48	43	39	38
<i>Micropterus salmoides</i> (1961)				0	0	1	1	2	2	2	2	3	3	3	3	3	1,5
Captures totales (tonnes)				1 200	850	500	300	280	84	830	450	300	290	280	280	275	625

qui avait été introduit en 1961. Cette hybridation spontanée donna naissance à des hybrides fertiles plus féconds, d'une taille identique à *O. macrochir*. Mais les populations d'*O. niloticus* se développèrent lentement et en 1975, elles représentaient 55 % des captures, suivies par celles de *Tilapia 3/4* qui commençait à présenter des signes de dégénérescence. La contribution des espèces dans les captures était en 1985 sensiblement similaire à celle de 1975 (MATTHES, 1985).

Certaines espèces ont également été introduites sans succès apparent dans le lac Itasy. C'est le cas pour *Micropterus salmoides*, introduit en 1962, *Gambusia holbrooki*, introduit vers 1950, et *Oreochromis mossambicus*, introduit en 1961 ; mais ces espèces ainsi que *O. macrochir* semblent avoir disparu (MATTHES, 1985). *Channa striatus* a été observé dans les captures en 1985 et on peut penser que cette espèce prédatrice aura un impact majeur sur les populations existantes.

Il faut noter que la surpêche ou tout au moins les changements dans les techniques de pêche ont probablement joué également un rôle dans l'évolution des populations de poissons des lacs Alaotra et Itasy. Il est cependant difficile de faire la part entre les conséquences liées aux introductions et celles résultant d'une évolution dans les modes d'exploitation des ressources.

Quelles leçons tirer des expériences passées ?

L'invasion d'écosystèmes aquatiques par de nouvelles espèces, à l'occasion d'événements géologiques ou climatiques, n'est pas une situation exceptionnelle sur le plan historique. Mais l'ampleur et la fréquence actuelles des introductions dues à l'homme inquiètent les scientifiques, dans la mesure où l'on court le risque, en quelques décennies, d'aboutir à des mélanges de faunes aux origines les plus diverses, mélanges qui n'auraient pu s'accomplir sur des millions d'années par le simple jeu des événements géologiques. Beaucoup considèrent, non sans raisons, que ces introductions d'espèces, véritable jeu de hasard, peuvent conduire dans certains cas à des désastres écologiques. Sur des bases plus ou moins intuitives, ils dénoncent donc *a priori* toute tentative d'introduction sans que leur intérêt potentiel, que ce soit sur le plan écologique ou économique, ait été correctement évalué.

Pouvons-nous dégager un certain nombre de leçons des expériences passées et avancer quelques principes qui permettraient de limiter les conséquences négatives d'introductions ? Tout d'abord, il faut retenir que les introductions sont irréversibles et qu'il n'est pas possible d'éradiquer les espèces introduites avec les moyens dont nous disposons actuellement. D'autre part, il paraît bien établi, par de nombreux exemples africains ou d'autres régions du monde, que l'introduction de grands prédateurs dans des lacs où les espèces endémiques constituent l'essentiel de la faune ichtyologique s'est souvent soldée par des impacts catastrophiques sur cette faune indigène. Le cas du lac Victoria est une illustration particulièrement dramatique de cette situation.

Lorsqu'on examine les conséquences de diverses introductions, on constate trop souvent que les informations sont anecdotiques ou fragmentaires et que les effets des espèces introduites ont pu être cachés ou amplifiés par des changements de l'environnement résultant d'autres causes. Il n'est pas non plus exclu que, dans certaines circonstances, les impacts aient pu être attribués à tort aux introductions. Inversement, on n'a probablement pas toujours pris en compte les conséquences des introductions sur d'autres éléments des systèmes biologiques concernés. En réalité, il est souvent difficile de faire la part de ce qui résulte des introductions et de ce qui est la conséquence des activités humaines sur les milieux aquatiques. Ainsi, dans le lac Victoria où le *Lates* est accusé de la disparition de nombreuses espèces endémiques, on a constaté que ces dernières avaient été fragilisées auparavant par l'introduction de nouvelles techniques de pêche (chalutage) et que le lac était également en voie d'eutrophisation, ce qui signifie qu'une part de plus en plus importante des habitats benthiques est soumise à des périodes d'anoxie, limitant ainsi l'espace disponible pour les espèces indigènes.

Il existe néanmoins un certain nombre d'exemples qui tendent à montrer que les introductions peuvent avoir des effets positifs, du moins sur la pêche, dans des milieux nouvellement créés comme les réservoirs, où les espèces fluviales ne sont pas bien adaptées pour coloniser les milieux pélagiques (FERNANDO, 1991). Ce pourrait être le cas également dans un certain nombre de régions où la faune ichtyologique est pauvre pour des raisons historiques et biogéographiques.

Pour éviter de faire des erreurs irrémédiables, mais ne pas rester inactif pour autant, une meilleure communication est indispensable entre les scientifiques et les gestionnaires. Cependant, BALON et BRUTON (1986) ont clairement indiqué les difficultés de ces procédures. Les gestionnaires sont-ils prêts à accepter des recommandations qui ne vont pas dans le sens de leurs projets ? Les scientifiques ont-ils une connaissance suffisante des problèmes pour donner des conseils clairs et univoques ? En réalité, les scientifiques ont une capacité réduite à prévoir les impacts des introductions et une certaine réticence à traiter de ces questions ou à prendre leurs responsabilités. Une recherche finalisée serait nécessaire pour mieux appréhender les conséquences des introductions, en s'appuyant sur des expériences de terrain et en utilisant toute l'information déjà disponible. Mais les gestionnaires et les politiques devraient également prendre conscience que l'absence de réglementation, ou du moins l'absence de contrôle concernant les transferts de poissons, rend actuellement possibles d'autres catastrophes écologiques comparables à celle du lac Victoria.