

Régimes
alimentaires et
réseaux trophiques.....



Pour tout animal, la nourriture est la source unique d'acquisition d'énergie qu'il utilisera ensuite à des fins diverses. La recherche des aliments est donc une activité essentielle pour le poisson qui y consacre une part importante de son temps, voire même l'essentiel de son activité.

Un problème majeur pour tout poisson est de décider du moment où il va se nourrir, du lieu et de la durée de la période d'alimentation, des proies qui sont les plus adéquates (taille et valeur nutritionnelle), de la manière dont il va rechercher ces proies et les capturer. De ce point de vue, certains considèrent les stratégies alimentaires comme des systèmes de prise de décision (CÉZILLY *et al.*, 1991). Un axiome fondamental est qu'elles 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). Ainsi, 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 le succès reproducteur le plus élevé (PULLIAM, 1989). Les stratégies de recherche de la nourriture sont, en corollaire, les adaptations qui permettent aux poissons de faire face, le plus efficacement, aux différentes contraintes de l'environnement, telles la compétition, la raréfaction de la nourriture, les variations imprévisibles des ressources.

Un certain nombre de résultats permettent également de penser que les poissons possèdent aussi la faculté d'apprendre et d'utiliser des comportements alternatifs qui les autorisent à être plus efficaces dans la recherche des proies, et donc de vivre plus longtemps (HART, 1986).

Régimes alimentaires et catégories trophiques

La caractérisation du régime alimentaire d'un poisson suppose une description qualitative et quantitative des proies contenues dans les estomacs. La méthode d'évaluation la plus simple est celle de la présence-absence d'un type de proie dans les estomacs, à partir de laquelle on calcule le *pourcentage d'occurrence* qui est le rapport du nombre d'estomacs où la proie est présente par rapport au nombre d'estomacs étudiés.

La méthode numérique consiste à compter le nombre d'individus d'une catégorie de proies pour l'ensemble de l'échantillon, puis à l'exprimer en pourcentage du nombre total de proies.

**AVANTAGES COMPARÉS DES MÉTHODES UTILISÉES
POUR L'ANALYSE DES CONTENUS STOMACaux**

Méthode	Avantages	Défauts
Occurrence	Simple, aisée, rapide	Rudimentaire Ne prend pas en compte le volume et l'abondance relative des proies
Numérique	Simple, rapide	Ne prend pas en compte le volume de chaque proie Proies de faible taille digérées plus rapidement que celles de grande taille Difficulté de dénombrer les proies en cours de digestion
Volumétrique	Permet de connaître le volume respectif de chaque type de proie Donne l'image la plus représentative du bol alimentaire	Difficulté et longueur de mise en œuvre Difficulté pour séparer les taxons après ingestion et (ou) début de digestion
Pondérale Gravimétrique	Permet de connaître ultérieurement la valeur calorique de chaque type de proie	Longue à mettre en œuvre Source possible d'erreurs Surestime la contribution des proies de grande taille
Subjective ▸ dominances ▸ points	Permet d'intégrer rapidement plusieurs paramètres Intègre les méthodes numérique et volumétrique	Trop subjective Difficulté de comparaison selon les utilisateurs et (ou) les « codeurs »

(d'après HYNES, 1950 et HYSLOP, 1980)

Les méthodes volumétrique ou pondérale (gravimétrique) consistent à déterminer l'importance relative en volume ou en poids d'une catégorie de proies par rapport au volume total (ou au poids total) de l'ensemble des proies.

Les méthodes subjectives consistent à attribuer des points à chaque proie en fonction de sa présence ou de sa dominance par rapport à l'ensemble des estomacs examinés.

LAUZANNE (1976) a proposé d'utiliser un indice alimentaire (IA) qui utilise, à la fois, le pourcentage d'occurrence (% OC) et la méthode volumétrique (% V) :

$$IA = \frac{\% OC \times \% V}{100}$$

Cet indice qui varie de 0 à 100 permet de déterminer les préférences et de comparer l'importance relative de différentes proies dans le régime alimentaire. Il est utile pour comparer les régimes alimentaires d'une même espèce en fonction de la taille, des saisons ou du biotope, et il se prête bien à une représentation graphique très parlante (fig. 69).

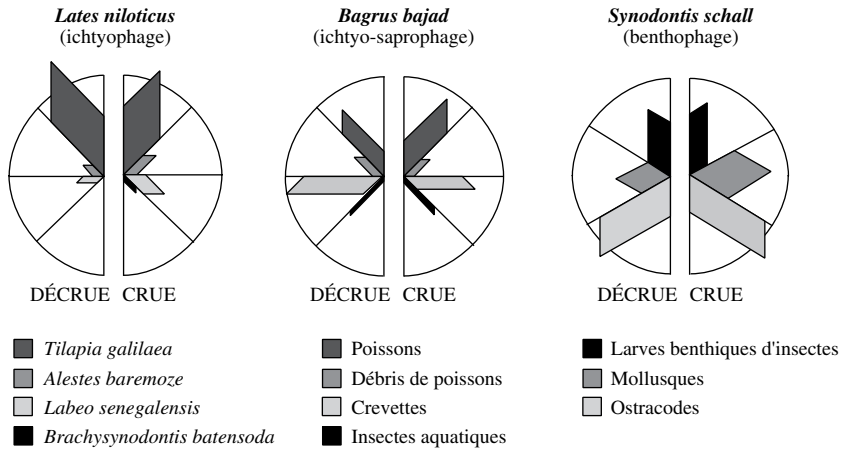
Il y a eu différentes tentatives pour identifier de grandes catégories de régimes alimentaires chez les poissons. La classification proposée pour le lac Tchad par LAUZANNE (1977, 1983) peut dans une large mesure s'appliquer aux peuplements ichtyologiques des cours d'eau africains.

Consommateurs primaires dominants

- ▮ les phytoplanctonivores qui filtrent et consomment les algues phytoplanctoniques ; l'exemple type est *Sarotherodon galilaeus* ;
- ▮ les consommateurs de macrophytes comme *Brycinus macrolepidotus* ;

FIGURE 69

Composition du bol alimentaire de *Bagrus bajad*, *Synodontis schall* et *Lates niloticus* dans le lac Tchad (d'après LAUZANNE, 1976).



► les brouteurs qui consomment la couche superficielle du sédiment composée généralement d'algues sédimentées, ou le périphyton poussant sur les substrats rocheux ; *Labeo senegalensis*, *Citharinus citharus*, *Distichodus rostratus* appartiennent à cette catégorie ;

► les détritivores comme certains tilapias.

Consommateurs secondaires dominants

► les zooplanctonivores qui filtrent le zooplancton sur leurs branchies (*Alestes baremoze*, *Brachysynodontis batensoda*, *Hemisynodontis membranaceus*) ;

► les benthivores consommant principalement les invertébrés benthiques (*Synodontis schall*, *S. clarias*, *Heterotis niloticus*) ; quelques espèces comme *Tetraodon lineatus* se nourrissent essentiellement de mollusques ;

► les consommateurs de surface se nourrissant principalement des retombées d'invertébrés terrestres (*Brycinus macrolepidotus*).

Consommateurs terminaux

► strictement piscivores, se nourrissant exclusivement de poissons vivants (*Lates niloticus*, *Hydrocynus brevis*) ;

► partiellement piscivores, consommant également des crevettes ou d'autres invertébrés : *Schilbe mystus*, *Bagrus bajad*, *Hydrocynus forskalii* (jeunes essentiellement).

En réalité les espèces se nourrissent des proies qu'elles trouvent dans le milieu où elles vivent et le régime alimentaire peut changer d'un endroit à l'autre ou d'une saison à l'autre. Il en résulte que la classification ci-dessus n'est valable que dans ses grandes lignes (primaires, secondaires, terminaux). Cette faculté d'adaptation vis-à-vis de la ressource permet, en Afrique occidentale, de ne plus considérer que six grandes catégories trophiques : limivores, micro- et macrophytophages, zooplanctophages, invertivores, omnivores et ichtyophages (PAUGY, 1994).

L'étude du régime alimentaire des espèces de poissons d'Afrique a fait l'objet d'assez nombreux travaux (tabl. XXVIII).

TABLEAU XXVIII

Résumé des principaux résultats concernant les régimes alimentaires dominants des principales espèces de poissons de l'Afrique nord-tropicale.

■ Consommation presque exclusive ■ Consommation importante ■ Consommation régulière mais non dominante

Espèces	Bassins	Références bibliographiques	Phytoplancton	Pélicules superficielles	Végétation	Zooplancton	Insectes terrestres	Insectes aquatiques	Mollusques	Autre benthos	Détritus végétaux	Crevettes	Poissons	Détritus poissons et écailles
Consommateurs primaires														
<i>Citharinus citharus</i>	Lac Tchad	13		■										
<i>Citharinus latus</i>	Sudd	6		■										
<i>Citharinus latus</i>	Niger	3				■								
<i>Citharinus citharus</i>	Niger	3												
<i>Citharinus eburneensis</i>	Bandama	3												
<i>Citharidium ansorgii</i>	Niger	3												
<i>Citharinops distichoides</i>	Niger	3												
<i>Distichodus brevipinguis</i>	Kainji	2				■								
<i>Distichodus engycephalus</i>	Kainji	2				■								
<i>Distichodus engycephalus</i>	Sénégal	25												
<i>Distichodus rostratus</i>	Kainji	2												
<i>Distichodus rostratus</i>	Sudd	6												
<i>Distichodus rostratus</i>	Sénégal	25												
<i>Labeo niloticus</i>	Sudd	6												
<i>Labeo parvus</i>	Bandama	20												
<i>Labeo parvus</i>	Sénégal	25												
<i>Labeo senegalensis</i>	Lac Tchad	13												
<i>Labeo senegalensis</i>	Sénégal	25												
<i>Labeo roseopunctatus</i>	Sénégal	25												
<i>Oreochromis niloticus</i>	Lac Turkana	5												
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Sudd	6												
<i>Tilapia zillii</i>	Sudd	6												
Consommateurs secondaires														
<i>Polypterus senegalus</i>	Sudd	6							■					
<i>Heterotis niloticus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Heterotis niloticus</i>	Sudd	6												
<i>Hyperopisus bebe</i>	Lac Tchad	12												
<i>Brienomyrus brachyistius</i>	Mono	26												
<i>Brienomyrus brachyistius</i>	Cross	11												
<i>Brienomyrus niger</i>	Lac Tchad	15												
<i>Brienomyrus niger</i>	Chari	15												
<i>Brienomyrus niger</i>	Nigeria	9												
<i>Hyperopisus bebe</i>	Sénégal	25												
<i>Marcusenius mento</i>	Sénégal	25												
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Sénégal	25												
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Sénégal	25												
<i>Mormyrus rume</i>	Sénégal	25												
<i>Marcusenius brucii</i>	Mono	26												
<i>Marcusenius bruyerei</i>	Bandama	20												
<i>Marcusenius furcidens</i>	Bandama	20												
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Mono	26												
<i>Mormyrus rume</i>	Mono	26												

Références bibliographiques

ADEBISI, 1981	1
ARAWANO, 1982	2
DAGET, 1962 a	3
GHAZAI <i>et al.</i> , 1991	4
HARBOTT, 1982	5
HICKLEY et BAYLEY, 1987 b	6
HOPSON, 1982	7
HOPSON <i>et al.</i> , 1982	8
HYSLOP, 1986	9
IM, 1977	10
KING, 1989	11
LAUZANNE, 1975 a	12
LAUZANNE, 1976	13
LAUZANNE, 1977	14
LEK, 1979	15
LEK et LEK, 1977	16
LEK et LEK, 1978	17
LOCK, 1982	18
MCLEOD, 1982	19
MÉRONA, <i>non pub.</i>	20
MRAJA, 1982	21
NWADIARO et OKODIE, 1987	22
OGARI, 1982	23
PANDARÉ et ROMAND, 1989	24
PAUGY, 1994	25
PAUGY et BÉNECH, 1989	26
ROBINSON et ROBINSON, 1969	27
SAGUA, 1979	28
THIERO YATABARY, 1983	29
TOBOR, 1972	30
VIDY, 1976	31

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XXVIII (suite)

■ Consommation presque exclusive ■ Consommation importante ■ Consommation régulière mais non dominante

Espèces	Bassins	Références bibliographiques	Phytoplancton	Pellicules superfeltes	Végétation	Zooplancton	Insectes terrestres	Insectes aquatiques	Mollusques	Autre benthos	Détritus végétaux	Crevettes	Poissons	Débris poissons et écailles
Consommateurs secondaires														
<i>Petrocephalus bane</i>	Lac Tchad	15				■		■						
<i>Petrocephalus bovei</i>	Mono	26					■	■						
<i>Petrocephalus bovei</i>	Bandama	20						■						
<i>Petrocephalus bovei</i>	Chari	15						■						
<i>Petrocephalus bovei</i>	Lac Tchad	15				■		■						
<i>Petrocephalus bovei</i>	Nigeria	9						■						
<i>Petrocephalus bovei</i>	Sénégal	25						■						
<i>Pollimyrus adspersus</i>	Nigeria	9				■		■						
<i>Pollimyrus isidori</i>	Lac Tchad	15				■		■						
<i>Pollimyrus isidori</i>	Chari	15						■						
<i>Alestes baremoze</i>	Lac Tchad	13				■		■						
<i>Alestes baremoze</i>	Lac Turkana	7				■		■						
<i>Alestes baremoze</i>	Sénégal	25						■						
<i>Alestes dentex</i>	Lac Tchad	13			■	■		■						
<i>Alestes dentex</i>	Sudd	6						■					■	
<i>Micralestes acutidens</i>	Chari	16						■						
<i>Micralestes acutidens</i>	Lac Tchad	27				■		■						
<i>Brycinus leuciscus</i>		4						■						
<i>Brycinus longipinnis</i>	Mono	26						■						
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Mono	26					■	■						
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Lac Tchad	13				■		■						
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Sénégal	25						■						
<i>Brycinus nurse</i>	Mono	26						■						
<i>Brycinus nurse</i>	Sénégal	25						■						
<i>Brycinus imberi</i>	Mono	26						■						
<i>Micraleste acutidens</i>	Sudd	6						■						
<i>Nannocharax fasciatus</i>	Sénégal	25						■						
<i>Barbus ablabe</i>	Mono	26						■						
<i>Barbus macrops</i>	Sénégal	25						■						
<i>Barbus chlorotaenia</i>	Mono	26						■						
<i>Barbus callipterus</i>	Mono	26						■						
<i>Barbus bynni</i>	Lac Turkana	21						■						
<i>Barbus sacratus</i>	Sénégal	25						■						
<i>Leptocypris niloticus</i>	Sénégal	25						■						
<i>Raiamas senegalensis</i>	Sénégal	25						■						
<i>Raiamas steindachneri</i>	Sénégal	25						■						
<i>Chrysichthys auratus</i>	Mono	26						■						
<i>Chrysichthys auratus</i>	Nigeria	22						■						
<i>Chrysichthys auratus</i>	Sénégal	25						■						
<i>Chrysichthys maurus</i>	Bandama	20						■						
<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Sénégal	25						■						
<i>Clarotes laticeps</i>	Sudd	6						■						
<i>Schilbe mystus</i>	Bandama	20						■						
<i>Schilbe mystus</i>	Mono	26						■						
<i>Schilbe mandibularis</i>	Bandama	31						■						
<i>Amphilius atesuensis</i>	Bandama	20						■						
<i>Amphilius atesuensis</i>	Sénégal	25						■						

Références bibliographiques

- ADEBISI, 1981 1
- ARAWANO, 1982 2
- DAGET, 1962 a 3
- GHAZAI *et al.*, 1991 a 4
- HARBOTT, 1982 5
- HICKLEY et BAYLEY, 1987 b 6
- HOPSON, 1982 7
- HOPSON *et al.*, 1982 8
- HYSLOP, 1986 9
- IM, 1977 10
- KING, 1989 11
- LAUZANNE, 1975 a 12
- LAUZANNE, 1976 13
- LAUZANNE, 1977 14
- LEK, 1979 15
- LEK et LEK, 1977 16
- LEK et LEK, 1978 17
- LOCK, 1982 18
- MCLEOD, 1982 19
- MÉRONA, *non pub.* 20
- MRAJA, 1982 21
- NWADIARO et OKODIE, 1987 22
- OGARI, 1982 23
- PANDARÉ et ROMAND, 1989 24
- PAUGY, 1994 25
- PAUGY et BÉNECH, 1989 26
- ROBINSON et ROBINSON, 1969 27
- SAGUA, 1979 28
- THIERO YATABARY, 1983 29
- TOBOR, 1972 30
- VIDY, 1976 31

TABLEAU XXVIII (fin).

Espèces	Bassins	Références bibliographiques	Phytoplancton	Pellicules superfielles	Végétation	Zooplancton	Insectes terrestres	Insectes aquatiques	Mollusques	Autre benthos	Détritus végétaux	Crevettes	Poissons	Détritus poissons et écailles
Consommateurs secondaires														
<i>Clarias agboyiensis</i>	Mono	26						■						
<i>Heterobranchius isopterus</i>	Mono	26						■						
<i>Heterobranchius isopterus</i>	Sénégal	25												
<i>Brachysynodontis batensoda</i>	Lac Tchad	13				■								
<i>Hemisynodontis membranaceus</i>	Lac Tchad	13				■								
<i>Synodontis clarias</i>	Lac Tchad	12												
<i>Synodontis frontosus</i>	Sudd	6		■										
<i>Synodontis schall</i>	Lac Tchad	13												
<i>Synodontis schall</i>	Lac Turkana	18												
<i>Synodontis schall</i>	Niger	29												
<i>Synodontis schall</i>	Bandama	20												
<i>Synodontis frontosus</i>	Lac Tchad	10												
<i>Synodontis frontosus</i>	Lac Tchad	30												
<i>Synodontis frontosus</i>	Chari	10												
<i>Synodontis obesus</i>	Mono	26												
<i>Synodontis ocellifer</i>	Sénégal	25												
<i>Synodontis schall</i>	Sénégal	25												
<i>Notobranchius</i>	Sudd	6				■								
<i>Aphyosemion geryi</i>	Riv. Guinée	24												
<i>Chromidotilapia guentheri</i>	Bandama	20												
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	Sénégal	25												
<i>Nematogobius maindroni</i>	Sénégal	25												
<i>Ctenopoma petherici</i>	Sudd	6												
<i>Mastacembelus nigromarginatus</i>	Bandama	20												
<i>Tetraodon lineatus</i>	Lac Tchad	14												
Consommateurs terminaux														
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Ogun R.	1												
<i>Gymnarchus niloticus</i>	Lac Tchad	30												
<i>Hepsetus odoe</i>	Ogun R.	1												
<i>Hydrocynus brevis</i>	Lac Tchad	13												
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Lac Tchad	13												
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Lac Turkana	8												
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Sénégal	25												
<i>Ichthyoborus besse</i>	Lac Tchad	17												
<i>Bagrus bajad</i>	Lac Tchad	13												
<i>Bagrus bajad</i>	Lac Turkana	18												
<i>Bagrus docmac</i>	Lac Turkana	18												
<i>Schilbe niloticus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Schilbe niloticus</i>	R. Mono	26												
<i>Schilbe uranoscopus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Schilbe uranoscopus</i>	Lac Turkana	18												
<i>Schilbe mystus</i>	Sénégal	25												
<i>Malapterurus electricus</i>	Lac Kainji	28												
<i>Parachanna obscura</i>	Sudd	6												
<i>Parachanna obscura</i>	Sénégal	25												
<i>Lates niloticus</i>	Lac Tchad	13												
<i>Lates niloticus</i>	Sénégal	25												
<i>Lates longispinis</i>	Lac Turkana	19												
<i>Haplochromis macconneli</i>	Lac Turkana	23												
<i>Hemichromis fasciatus</i>	Ogun R.	1												
<i>Hemichromis fasciatus</i>	Sénégal	25												

Références bibliographiques

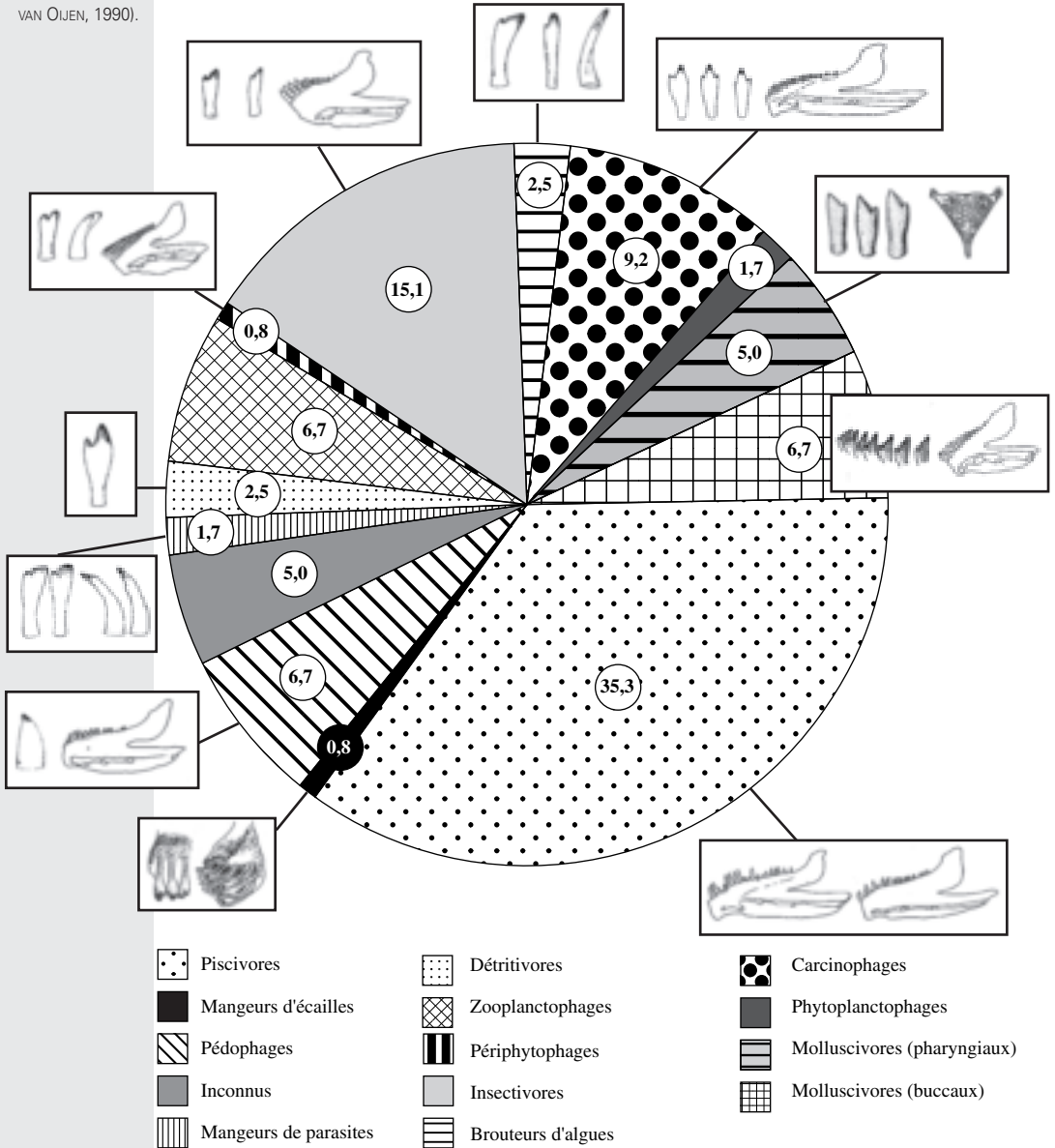
ADEBISI, 1981	1
ARAWANO, 1982	2
DAGET, 1962 a	3
GHAZAI <i>et al.</i> , 1991	4
HARBOTT, 1982	5
HICKLEY et BAYLEY, 1987 b	6
HOPSON, 1982	7
HOPSON <i>et al.</i> , 1982	8
HYSLOP, 1986	9
IM, 1977	10
KING, 1989	11
LAUZANNE, 1975 a	12
LAUZANNE, 1976	13
LAUZANNE, 1977	14
LEK, 1979	15
LEK et LEK, 1977	16
LEK et LEK, 1978	17
LOCK, 1982	18
MCLEOD, 1982	19
MÉRONA, <i>non pub.</i>	20
MRAJA, 1982	21
NWADIARO et OKODIE, 1987	22
OGARI, 1982	23
PANDARÉ et ROMAND, 1989	24
PAUGY, 1994	25
PAUGY et BÉNECH, 1989	26
ROBINSON et ROBINSON, 1969	27
SAGUA, 1979	28
THIERO YATABARY, 1983	29
TOBOR, 1972	30
VIDY, 1976	31

FIGURE 70

Proportion des différents groupes trophiques parmi les Haplochrominae du lac Victoria et relations entre les types de régime alimentaire et de dentition (source : WITTE et VAN OIJEN, 1990).

Dans les grands lacs d'Afrique de l'Est, les poissons ont développé de véritables spécialisations trophiques dans le cadre des radiations adaptatives. Il semble que toutes les ressources disponibles soient utilisées par les Cichlidae, certaines étant d'ailleurs utilisées par eux seuls. On est donc amené à distinguer de nombreuses catégories trophiques (WITTE et VAN OIJEN, 1990; YAMAOKA, 1991) (fig. 70) :

- ▶ détritiques/phytoplanctonivores consommant des débris benthiques ainsi qu'un mélange d'éléments planctoniques et benthiques ;
- ▶ phytoplanctonivores ;
- ▶ brouteurs d'algues poussant sur les rochers (épilithiques) ou sur les plantes (épiphytiques) ;



- ▶ phytophages consommant les plantes ;
- ▶ molluscivores consommant bivalves et gastéropodes, certains ayant des os pharyngiens extrêmement développés qui leur permettent de broyer les coquilles ;
- ▶ zooplanctonivores ;
- ▶ insectivores ;
- ▶ consommateurs de crevettes et de crabes ;
- ▶ piscivores ;
- ▶ pédophages se nourrissant d'embryons et de larves d'autres espèces ;
- ▶ lépidophages consommant essentiellement les écailles d'autres espèces ;
- ▶ consommateurs de parasites externes...

Adaptations morphologiques aux régimes alimentaires

Si les espèces ont été amenées à occuper des niches écologiques équivalentes dans différents types d'écosystèmes, elles ont théoriquement dû présenter des réponses adaptatives similaires si la pression sélective est identique. En ce qui concerne le régime alimentaire, les scientifiques ont donc émis l'hypothèse qu'il pouvait exister une corrélation entre la morphologie générale des espèces et leur régime alimentaire. En ce qui concerne les poissons africains, les études concernant la relation morphologie et régime alimentaire sont encore peu nombreuses, la plupart ne fournissant jusqu'alors que des descriptions du régime général des taxons étudiés. Toutefois, quelques études montrent qu'il existe effectivement une relation significative entre le régime alimentaire et la morphologie des espèces (WINEMILLER *et al.*, 1995 ; HUGUENY et POUILLY, 1999). Plus précisément, certaines caractéristiques morphologiques semblent être associées à la nature du régime alimentaire. Ce sont par exemple :

- ▶ la grandeur de la bouche et la taille du corps qui caractérisent les piscivores ;
- ▶ la longueur des intestins qui est corrélée au régime détritivore ;
- ▶ l'orientation ou la position de la bouche qui expliquent à la fois les régimes benthique et détritivore.

Des résultats identiques ont été obtenus à partir d'observations effectuées au sein d'une même famille (WINEMILLER *et al.*, 1995) ou au sein d'une communauté composée de différents taxons appartenant à différentes familles (HUGUENY et POUILLY, 1999). Ils semblent donc réfuter l'idée courante selon laquelle les études écomorphologiques ne fournissent des résultats valides que lorsqu'elles sont limitées à des comparaisons entre familles (DOUGLAS et MATTHEWS, 1992).

Plus précisément, nous donnons dans la suite du chapitre des exemples où il existe une corrélation étroite entre le régime alimentaire et différentes caractéristiques morphologiques.

Morphologie de la tête et de la bouche

L'extraordinaire spéciation des Cichlidae des grands lacs africains, unique au monde, est le résultat de comportements et de préférences écologiques spécialisées. La spécialisation morphologique la plus nette concerne les adaptations du crâne pour collecter différentes catégories de proies. C'est au niveau des mâchoires que l'on observe les modifications adaptatives les plus importantes, depuis les mandibules allongées du piscivore *Rhamphochromis* aux robustes mâchoires carrées de *Labeotropheus* qui racle les algues sur les rochers (fig. 71).

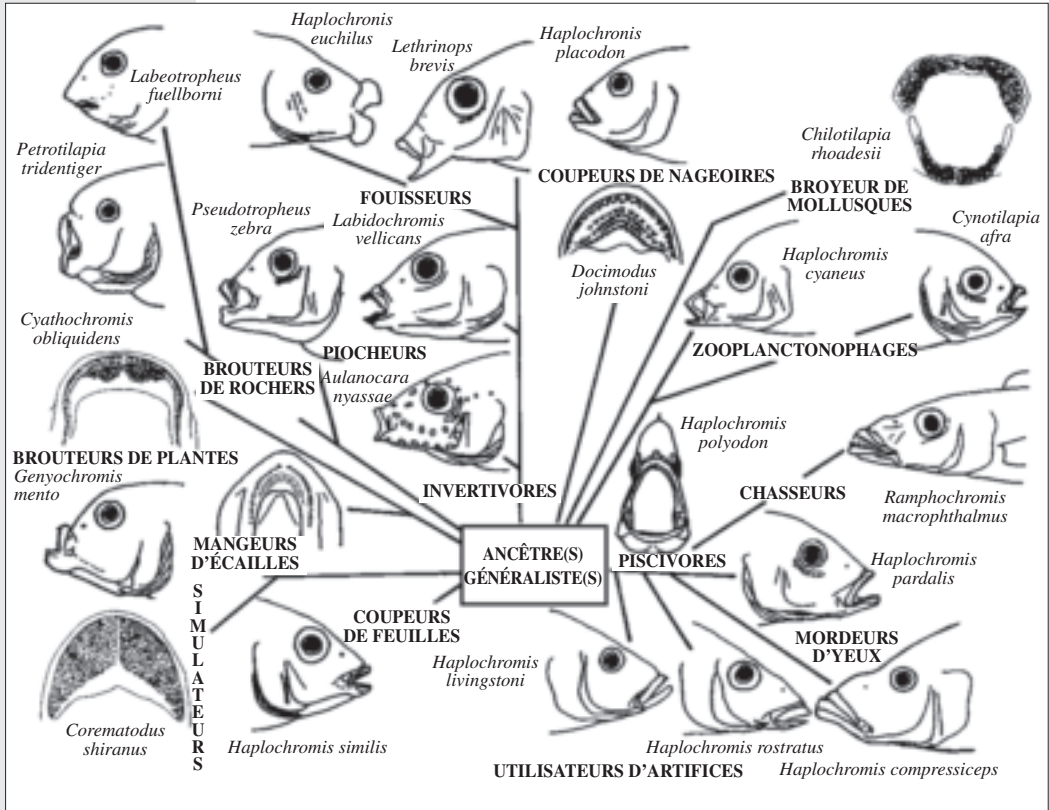


FIGURE 71

Exemple de radiation adaptative (adaptation morphologique de la forme de la bouche) chez quelques Cichlidae du lac Malawi (redessiné d'après FRYER et ILES, 1972).

Chez certaines espèces de Cyprinidae, il y a des adaptations morphologiques au niveau de la bouche. Ainsi, chez *Varicorhinus*, la bouche est infère et les lèvres sont cornées (ou kératinisées) pour racler les algues sur les rochers. Le système buccal complexe des *Labeo* est également une adaptation pour se nourrir d'algues épibenthiques par un mécanisme de succion.

Longueur de l'intestin

Il existe une certaine corrélation entre le type de nourriture et la longueur relative de l'intestin par rapport à la longueur du corps. Les poissons ichtyophages comme *Lates* ou *Hydrocynus* ont en général un estomac large et un intestin court, alors que les poissons limivores et phytophages n'ont pas d'estomac et possèdent des intestins beaucoup plus longs que le corps (tabl. XXIX). Mais, de manière générale, les poissons omnivores, zooplanctonivores ou invertivores ont des intestins assez courts, faisant en général moins de trois fois la longueur du corps, et il ne semble pas y avoir de relations significatives entre ces régimes et la longueur de l'intestin (PAUGY, 1994).

Organes électriques

Il existe des adaptations très particulières comme celles du poisson électrique *Malapterurus electricus*, poisson piscivore, qui utilise son organe électrique afin d'envoyer de fortes décharges (environ 400 volts) qui paralysent les proies qu'il capture. Ce qui explique que ce soit un prédateur très efficace de petits poissons (SAGUA, 1979).

L'ORGANE ÉLECTRIQUE DES *MALAPTERURUS*
 (SOURCE : FRESSARD, 1958)

Les *Malapterurus* africains sont capables, comme près de 250 espèces de poissons marins et dulçaquicoles, d'envoyer un courant électrique dans l'espace conducteur environnant. La force de la décharge électrique produite par les *Malapterurus* est importante puisqu'elle peut atteindre 450 volts, valeur qui classe cette espèce parmi celles présentant les décharges les plus élevées. Seule l'anguille électrique (*Electrophorus electricus*) d'Amazonie émet des décharges plus fortes (550 volts). Des observations précises ont montré que le *Malapterurus* fait un usage constant et coordonné de sa décharge dans son comportement alimentaire. Ainsi, mis en présence d'une proie, le *Malapterurus* qui n'avait fourni

jusqu'alors aucune décharge en donna 110 en l'espace de deux heures. Dans ces conditions, les petits poissons finissent par être rendus inertes, voire asphyxiés par arrêt de leur respiration. Par la suite, le prédateur vient souvent toucher sa proie avec l'extrémité antérieure de son organe, en même temps qu'il incurve son corps du même côté comme pour former une boucle de courant d'efficacité maximale. Puis, ayant rejeté et rattrapé plusieurs fois sa victime, il l'avale, continuant pendant ce temps d'émettre quelques trains de décharges. Finalement, lorsque l'animal est rassasié, plus aucun stimulus, même provoqué, ne paraît capable de le faire réagir et plus aucune réponse électrique n'est décelable.

Espèce	Nom commun	Habitat	Puissance de la décharge (V)
<i>Raja undulata</i>	Raie	Marin	4
<i>Torpedo marmorata</i>	Torpille	Marin	45
<i>Torpedo californica</i>	Torpille	Marin	50
<i>Uranoscopus scaber</i>		Marin	0,2-0,4
<i>Astroscopus</i> spp.		Estuarien	5-50
<i>Apteronotus albifrons</i>		Continental	0,0003-0,001
<i>Electrophorus electricus</i>	Gymnote	Continental	115 (200 mm)
<i>Electrophorus electricus</i>	Gymnote	Continental	500 (1 000 mm)
<i>Gymnarchus electricus</i>	Gymnarque	Continental	3-7
<i>Malapterurus electricus</i>	Malapterure	Continental	30 (50 mm)
<i>Malapterurus electricus</i>	Malapterure	Continental	350 (500 mm)
Mormyres	Mormyre	Continental	0,1
<i>Mormyrus kannume</i>	Mormyre	Continental	2

(Sources : FRESSARD, 1958 ; KRAMER, 1990 ; MOLLER, 1995)

Forme du corps et types d'alimentation

Les modes d'alimentation ont une forte influence sur la morphologie, notamment sur la position et la forme de la bouche.

WEBB (1984) a étudié les relations entre la morphologie de la locomotion et la niche alimentaire et a reconnu trois grandes catégories de mécanismes locomoteurs (fig. 72).

► Ceux qui tirent parti d'une nourriture dispersée dans l'espace et qui doivent se mouvoir rapidement pour exploiter le plus grand volume au moindre coût. Ce sont des macrophages et des filtreurs qui possèdent, en particulier, un corps fusiforme, un pédoncule caudal étroit, une queue généralement très échancrée. L'exemple type pour les poissons africains est *Alestes baremoze* qui filtre le zooplancton en milieu lacustre (LAUZANNE, 1970) et est un excellent nageur capable d'effectuer des migrations sur de longues distances.

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XXIX

Longueur relative de l'intestin et régime alimentaire dominant chez quelques espèces de poissons africains (d'après PAUCY, 1994).
LI ; longueur de l'intestin ; LS : longueur standard.

Espèces	Guides	LI/LS	Espèces	Guides	LI/LS
Notopteridae			<i>Garra dembensis</i>	Micro/macrophyt.	4,50
<i>Papycrocranus afer</i>	Omnivore	0,18	<i>Labeo horie</i>	Limivore	16,75
Mormyridae			<i>Labeo lineatus</i>	Limivore	16,10
<i>Brienomyrus brachyistius</i>	Invertivore	0,45	<i>Labeo niloticus</i>	Limivore	16,90
<i>Hyperopisus bebe</i>	Invertivore	0,67	<i>Labeo parvus</i>	Limivore	10,00
<i>Marcusenius mento</i>	Invertivore	0,55	<i>Labeo roseopunctatus</i>	Limivore	13,39
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Invertivore	0,74	<i>Labeo senegalensis</i>	Limivore	13,36
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Invertivore	0,46	<i>Labeo variegatus</i>	Limivore	17,00
<i>Mormyrus rume</i>	Invertivore	0,78	<i>Leptocypris modestus</i>	Invertivore	0,93
<i>Petrocephalus bovei</i>	Invertivore	0,68	<i>Leptocypris niloticus</i>	Invertivore	0,52
Alestidae			<i>Opsaridium chrystyi</i>	Invertivore	0,73
<i>Alestes baremoze</i>	Omnivore	0,89	<i>Raiamas moorei</i>	Invertivore	0,73
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Omnivore	1,16	<i>Raiamas steindachneri</i>	Invertivore	0,32
<i>Brycinus nurse</i>	Omnivore	1,31	Claroteidae		
<i>Hydrocynus forskalii</i>	Ichtyophage	0,85	<i>Auchenoglanis occidentalis</i>	Invertivore	0,88
<i>Hydrocynus vittatus</i>	Ichtyophage	1,06	<i>Chrysichthys auratus</i>	Invertivore	1,98
Distichodontidae			Schilbeidae		
<i>Distichodus engycephalus</i>	Micro/macrophyt.	4,71	<i>Schilbe mystus</i>	Omnivore	0,86
<i>Distichodus niloticus</i>	Micro/macrophyt.	2,77	Amphiliidae		
<i>Distichodus rostratus</i>	Micro/macrophyt.	2,79	<i>Amphilius atesuensis</i>	Invertivore	0,51
<i>Hemistichodus mesmaekersi</i>	Invertivore	0,42	Clariidae		
<i>Hemistichodus vaillanti</i>	Invertivore	0,37	<i>Clarias anguillaris</i>	Omnivore	0,86
<i>Ichthyoborus besse</i>	Ichtyophage	1,10	<i>Heterobranchus isopterus</i>	Omnivore	1,32
<i>Nannocharax fasciatus</i>	Invertivore	0,43	Mochokidae		
<i>Nannocharax lineomaculatus</i>	Invertivore	0,37	<i>Synodontis ocellifer</i>	Invertivore	2,18
<i>Nannocharax occidentalis</i>	Invertivore	0,34	<i>Synodontis schall</i>	Invertivore	1,96
<i>Nannocharax ansorgii</i>	Invertivore	0,52	Channidae		
<i>Paradistichodus dimidiatus</i>	Micro/macrophyt.	1,83	<i>Parachanna obscura</i>	Ichtyophage	0,55
<i>Xenocharax spilurus</i>	Omnivore	1,83	Centropomidae		
Citharinidae			<i>Lates niloticus</i>	Ichtyophage	0,52
<i>Citharidium ansorgii</i>	Micro/macrophyt.	5,67	Cichlidae		
<i>Citharinops distichoides</i>	Micro/macrophyt.	4,48	<i>Chromidotilapia guntheri</i>	Omnivore	3,01
<i>Citharinus citharus</i>	Micro/macrophyt.	6,13	<i>Haplochromis adolphifrederici</i>	Invertivore	1,68
<i>Citharinus congicus</i>	Micro/macrophyt.	4,40	<i>Haplochromis astatodon</i>	Micro/macrophyt.	2,84
<i>Citharinus eburneensis</i>	Micro/macrophyt.	7,00	<i>Haplochromis gracilor</i>	Omnivore	1,56
<i>Citharinus gibbosus</i>	Micro/macrophyt.	5,29	<i>Haplochromis graueri</i>	Invertivore	1,92
<i>Citharinus latus</i>	Micro/macrophyt.	6,78	<i>Haplochromis kamiranzovu</i>	Micro/macrophyt.	3,05
<i>Citharinus macrolepis</i>	Micro/macrophyt.	4,46	<i>Haplochromis nigroides</i>	Omnivore	1,88
Cyprinidae			<i>Haplochromis olivaceus</i>	Micro/macrophyt.	3,32
<i>Raiamas senegalensis</i>	Invertivore	0,38	<i>Haplochromis paucidens</i>	Invertivore	1,42
<i>Acapoeta tanganicae</i>	Micro/macrophyt.	5,00	<i>Haplochromis scheffersi</i>	Omnivore	1,72
<i>Barbus anoplus</i>	Omnivore	0,80	<i>Hemichromis fasciatus</i>	Ichtyophage	0,78
<i>Barbus macrops</i>	Omnivore	0,82	<i>Oreochromis mossambicus</i>	Micro/macrophyt.	6,80
<i>Barbus sacratus</i>	Omnivore	1,63	<i>Sarotherodon galilaeus</i>	Micro/macrophyt.	6,54
<i>Chelaethiops elongatus</i>	Zooplancophage	0,75	<i>Tilapia zillii</i>	Micro/macrophyt.	5,03
<i>Chelaethiops minutus</i>	Zooplancophage	0,70	Gobiidae		
<i>Coptostomobarbus wittei</i>	Zooplancophage	0,80	<i>Nematogobius maindroni</i>	Invertivore	0,37
<i>Garra congoensis</i>	Micro/macrophyt.	4,50			

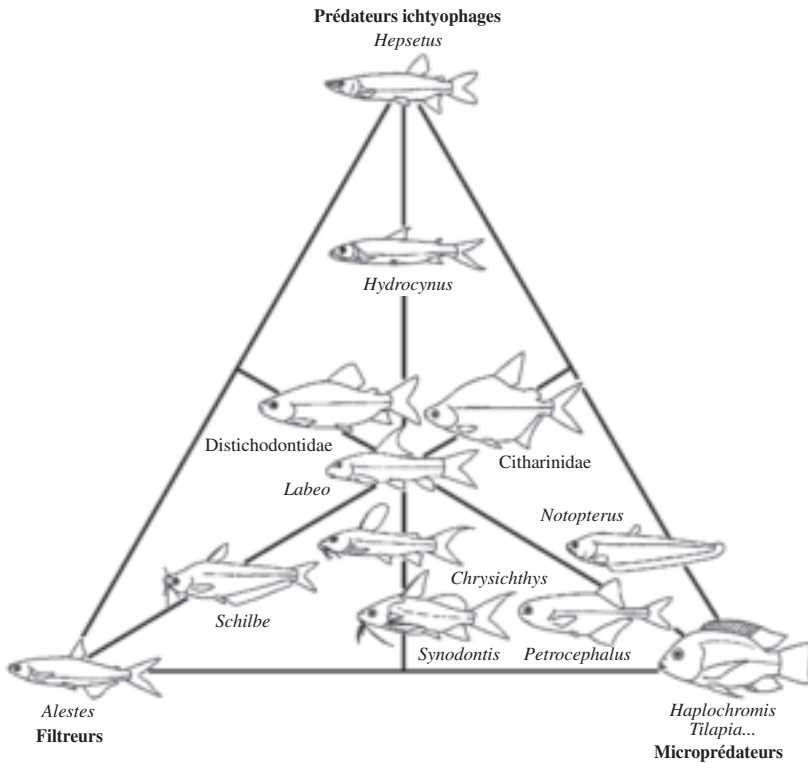


FIGURE 72
Diagramme ternaire « fonction-morphologie » représentant les différents types de nage des poissons. Les sommets du triangle correspondent à trois grands modes d'acquisition de la nourriture ; plus on se rapproche du centre, plus les espèces sont généralistes (adapté d'après WEBB, 1984).

▀ Ceux qui exploitent une nourriture très vagile. Il faut capturer la proie avant qu'elle ne gagne un abri et donc être capable d'accélération rapide. L'exemple typique est *Hepsetus odoe* dont le corps flexible et la dorsale très reculée lui permettent des déplacements très brefs mais fulgurants. C'est également le cas d'*Hydrocynus forskalii*. Ces espèces sont des prédateurs ichtyophages au stade adulte.

▀ Ceux qui recherchent les proies cachées dans les anfractuosités ou distribuées sur le fond, et qui ont à manœuvrer dans des espaces réduits. Ce sont les nageoires médianes et les nageoires paires qui assurent la meilleure aptitude à manœuvrer. Beaucoup de Cichlidae présentent ces caractéristiques, ainsi que les Mormyridae qui recherchent les larves d'insectes benthiques, les Notopteridae...

On ne peut pas combiner chez un poisson toutes les caractéristiques optimales lui permettant d'utiliser, à son gré, les différents types de nage. Ainsi, celle qui assure une meilleure habileté à manœuvrer n'est pas compatible avec celle qui permet une accélération rapide, par exemple. Les poissons qui appartiennent à ces trois types caractéristiques de locomotion spécialisée n'exploitent pas toutes les ressources disponibles et ne représentent qu'une petite partie des espèces.

Il existe également une autre catégorie, celle des individus à locomotion généraliste qui utilisent les particules de taille intermédiaire ou petite. Les adaptations locomotrices pour la capture de la nourriture sont moins importantes pour ces généralistes, mais d'autres adaptations, comme la succion ou l'existence de mâchoires protractiles, sont alors plus développées.

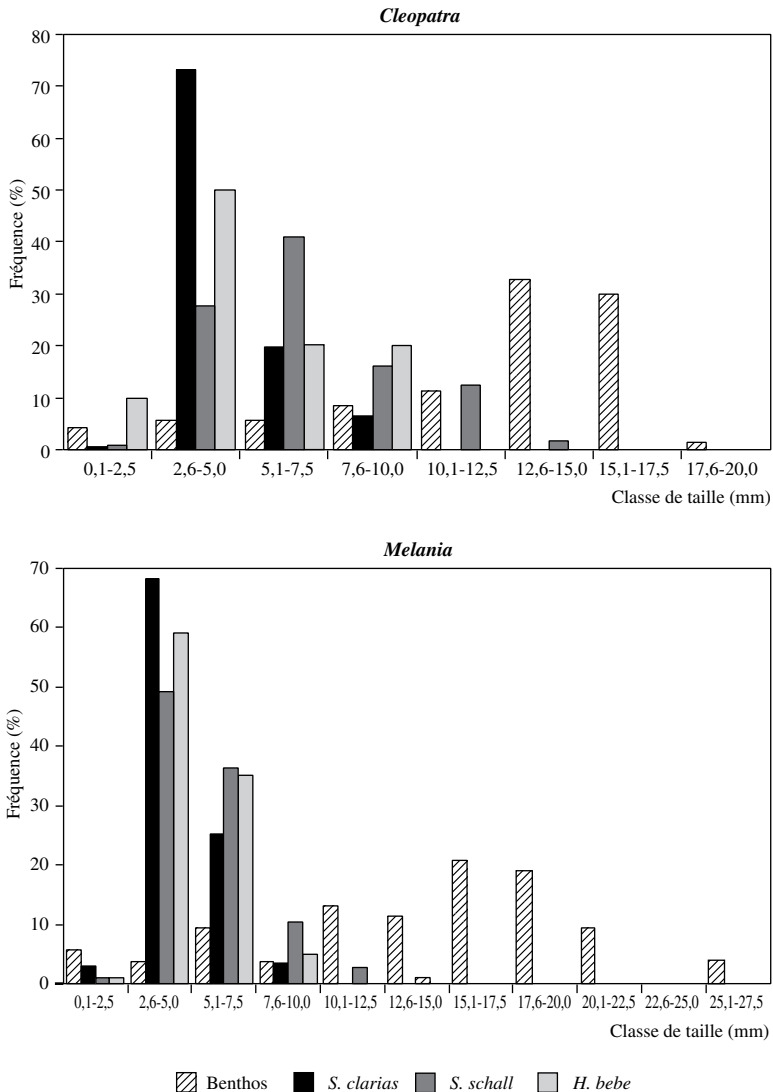
La sélection des proies

La meilleure proie pour un prédateur est théoriquement celle qui, dans un contexte donné, lui apporte le maximum d'énergie pour un coût de capture minimal.

Les poissons zooplanctonivores ont deux modes d'alimentation différents (LAZZARO, 1987) :

FIGURE 73

Comparaison de la distribution de tailles de deux espèces de mollusques benthiques du lac Tchad (*Cleopatra bulimoides* et *Melania tuberculata*), dans le benthos et dans les contenus stomacaux de trois espèces de poissons malacophages (*Synodontis clarias*, *S. schall* et *Hyperopisus bebe*) (d'après LAUZANNE, 1975 a).



- ▶ les mangeurs de particules attaquent et ingèrent des proies individuelles qui sont sélectionnées visuellement ;
- ▶ les filtreurs ne détectent pas individuellement les proies mais retiennent le plancton sur leurs filtres branchiaux. Ils sélectionnent donc leurs proies de manière passive, et l'efficacité de la filtration dépend, en grande partie, de la structure du filtre branchial et de la taille des particules.

Chez les prédateurs visuels, le problème de la sélection des proies a été assez bien étudié. Pour essayer de mettre en évidence les préférences alimentaires, on a utilisé l'indice d'électivité (E) qui a pour but de comparer le pourcentage (p_i) des proies (i) présentes dans le milieu au pourcentage (n_i) de la même proie retrouvée dans le bol alimentaire. Bien qu'imparfait, car fréquemment biaisé, l'indice d'Ivlev est le plus souvent employé. Il s'exprime par la relation

$$E = \frac{n_i - p_i}{n_i + p_i}$$
, varie de -1 à +1¹, et permet donc de déterminer si une proie est consommée ou non en fonction de son abondance dans le milieu.

Chez les filtreurs comme *Brachysynodontis batensoda*, dans le lac Tchad, la plus petite proie capturée mesure 80 μm , mais la proportion de rotifères et nauplii retenue par le filtre branchial augmente progressivement en fonction de la taille jusqu'à 260 μm . La sélection des plus grands crustacés planctoniques dépend essentiellement de leur capacité à échapper au prédateur. À cet égard, le gros cladocère *Moina micrura*, peu mobile, est facilement capturé alors que les diptomides, beaucoup plus vagiles, ne le sont presque pas (GRAS *et al.*, 1981). En revanche, les grands adultes d'*Alestes baremoze* ne retiennent pas les petits nauplii ou rotifères sur leurs filtres branchiaux, mais seulement les particules supérieures à 400 μm , et au-dessus de 880 μm tous les éléments planctoniques sont retenus (LAUZANNE, 1970). Ces deux espèces de poissons zooplanctonivores ont donc des comportements différents et ne consomment pas le même type de proies dans le milieu où ils vivent en sympatrie.

On a pu également montrer que la diminution de la proportion des crevettes *Caridina nilotica* dans les contenus stomacaux des *Lates niloticus* du lac Victoria était en partie la conséquence de l'augmentation de l'espacement entre les branchies au fur et à mesure que le poisson grandit (HUGHES, 1992). En effet, au-delà de 70 cm LT, l'espacement est trop important par rapport à la taille des crevettes pour que ces dernières soient retenues par le filtre branchial.

Les poissons benthiques peuvent également exercer une pression sélective sur les proies. Ainsi, trois espèces benthophages du lac Tchad, *Synodontis clarias*, *S. schall* et *Hyperopisus bebe*, consomment essentiellement des mollusques immatures de petite taille, comme le montre la comparaison des fréquences de taille des mollusques dans le benthos et dans le bol alimentaire des poissons prédateurs (fig. 73) (LAUZANNE, 1975 a).

Toujours dans le lac Tchad, *Tetraodon lineatus* jusqu'à 50 mm LS consomme essentiellement des microcrustacés et des larves d'insectes puis, jusqu'à 125 mm LS, des mollusques pulmonés, de taille plus importante, habitant les herbiers (*Gabbia* sp., *Anisus* sp., *Bulinus* spp.). Au-delà de 200 mm LS, *T. lineatus* ne consomme plus que des mollusques benthiques aux coquilles plus épaisses (*Bellamya unicolor*, *Melania tuberculata*, *Corbicula africana*) (LAUZANNE, 1977) (fig. 74).

NOTE 1

Une valeur 1 indique une forte sélection sur l'espèce proie, c'est-à-dire qu'une proie rare dans le milieu est trouvée en abondance dans l'estomac du poisson.

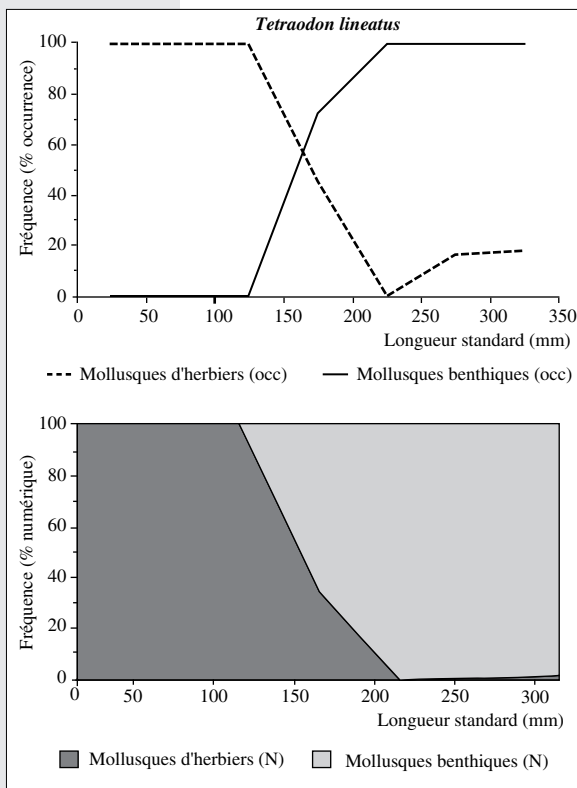


FIGURE 74

Changement de régime alimentaire de *Tetraodon lineatus* en fonction de la taille du poisson (d'après LAUZANNE, 1977).

Un comportement similaire a été observé chez le poisson de lagune *Trachinotus teraia* (TRÉBAOL, 1991). Jusqu'à 125 mm LS, il se nourrit de larves de Clupeidae et de jeunes crevettes, alors que les grands individus consomment essentiellement des bivalves *Corbula trigona* en lagune Ébrié.

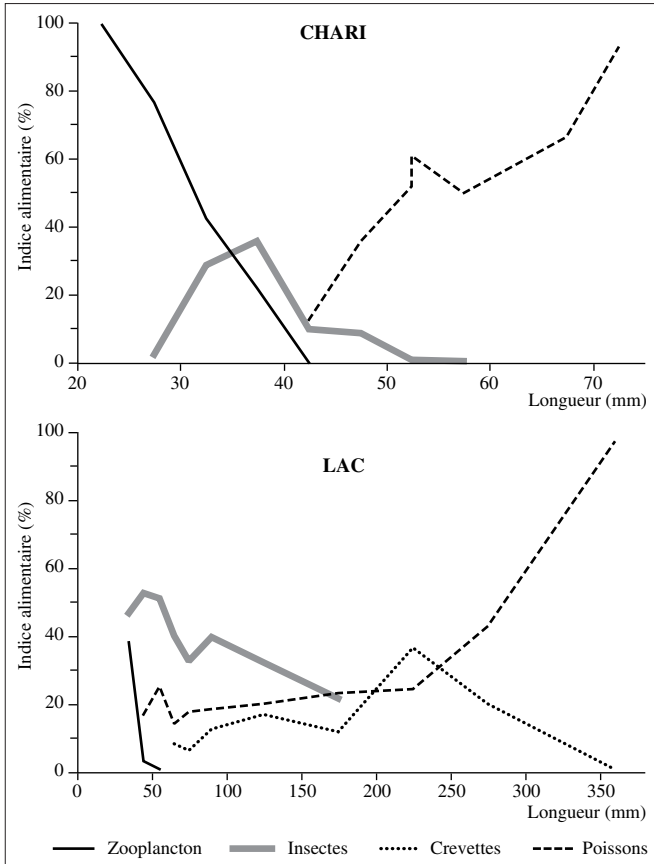
L'impact de la prédation sélective sur la dynamique des populations naturelles planctoniques ou benthiques peut donc être important.

Changements du régime alimentaire au cours du développement

Les poissons changent beaucoup en taille et en poids au cours de leur développement, et leurs besoins nutritionnels ainsi que leur comportement alimentaire varient également. Plusieurs travaux sur les poissons africains ont mis en évidence ces changements ontogéniques. Nous avons déjà parlé du cas de *Tetraodon lineatus*.

Des exemples existent aussi chez les espèces ichtyophages. Ainsi, chez *Hydrocynus forskalii*, dans le Chari, les juvéniles jusqu'à 30 mm de longueur sont strictement zooplanctonivores. Entre 30 et 45 mm, ils consomment à la fois du zooplancton et des insectes. Au-dessus de 50 mm, ils deviennent franchement piscivores. Dans l'archipel sud-est du lac Tchad, cette disposition zooplanctophage, puis insectivore et enfin ichtyophage existe également, mais la transition se fait, semble-t-il, à des tailles supérieures (LAUZANNE, 1975b) (fig. 75).

Des changements dans le régime alimentaire au cours de la croissance ont également été observés chez les Cichlidae. Ainsi, chez *Docimodus evelynae* du lac Malawi, les jeunes individus en dessous de 50 mm LS se nourrissent des champignons qu'ils prélèvent sur les autres Cichlidae. De 50 à 70-80 mm LS,

**FIGURE 75**

Évolution du régime alimentaire (indice alimentaire) d'*Hydrocynus forskalii* en fonction de la taille dans le Chari et le lac Tchad (d'après LAUZANNE, 1975 b).

ils se nourrissent de plancton, d'insectes et d'algues épiphytes. Au-delà de 80 mm, leur dentition change et ils se nourrissent alors d'écailles, de nageoires et de la peau d'autres poissons. En outre, *D. evelynae* migre en profondeur au fur et à mesure de sa croissance, de telle sorte que les Cichlidae qu'ils nettoient de leurs champignons dans les eaux peu profondes ne sont pas les mêmes que ceux qui leur servent de proie une fois adultes (RIBBINK, 1990).

Relation entre taille des prédateurs et taille des proies

Pour beaucoup de poissons, il y a une taille des proies qui réduit le coût de la capture, en fournissant un maximum d'énergie au prédateur. Ce type de relation a été surtout étudié pour des poissons piscivores, qui sont à cet égard les plus éclectiques. On observe généralement que la taille relative des proies (taille des proies rapportée à celle du prédateur) est plus importante chez les prédateurs de petite et de grande taille. La relation se présente donc sous la forme d'une courbe en U.

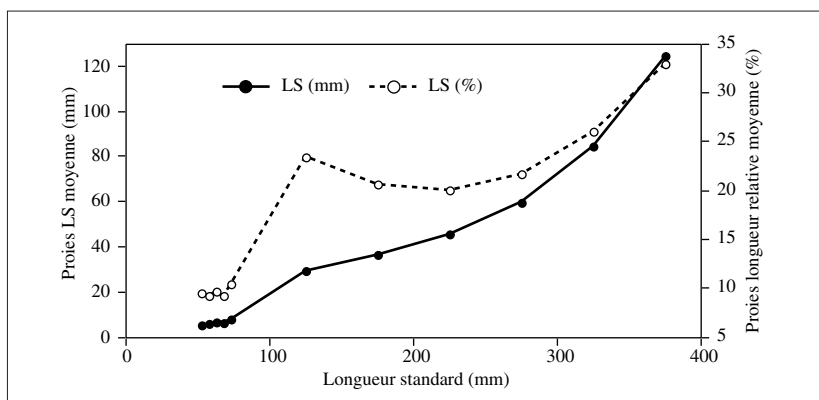
HOPSON (1972) a pu montrer que les jeunes *Lates niloticus* (30-40 mm LT) sont capables de manger des proies qui atteignent approximativement le tiers de leur taille. Pour des tailles plus importantes (30-80 cm LT), la taille relative des

proies ne dépasse pas 6 à 10 %, mais, au-delà de 85 cm LT, crevettes et petits Characidae disparaissent des contenus stomacaux alors que d'autres espèces de poissons apparaissent et que la taille relative des proies augmente pour atteindre environ 20 %.

Chez *Hydrocynus forskalii*, la taille relative des proies est d'un peu plus de 10 % pour les individus de 50-75 mm LS qui mangent des invertébrés. Mais elle varie ensuite d'environ 20 % à près de 33 % pour les individus compris entre 100 et 400 mm LS (LAUZANNE, 1975 b) (fig. 76). Chez *Ichthyborus besse*, un prédateur de dimension plus modeste, la taille relative des proies varie entre 20 et 30 % pour les individus inférieurs à 100 mm LS et de 30 à 40 % pour les individus de taille supérieure, des valeurs de 50 % ayant même été observées (LEK et LEK, 1978).

FIGURE 76

Hydrocynus forskalii: relations entre les tailles moyenne et relative des proies et celle des prédateurs (d'après LAUZANNE, 1975 b)



Variabilité des régimes alimentaires

On a observé que les régimes alimentaires d'une même espèce de poisson pouvaient varier assez considérablement selon la saison ou selon les milieux dans lesquels elle se trouve. Il semblerait en effet que les poissons soient capables d'élargir leurs préférences alimentaires en fonction de la plus ou moins grande disponibilité des proies qu'ils consomment habituellement. Autrement dit, en période de disette, ils sont moins exigeants quant à la qualité de la nourriture.

Brachysynodontis batensoda, par exemple, peut modifier ses habitudes alimentaires et son comportement selon les ressources disponibles. Dans le lac Tchad avant la sécheresse, il filtre le zooplancton qu'il consomme (LAUZANNE, 1972; TOBOR, 1972), mais il a un régime détritivore dans le Chari (BLACHE *et al.*, 1964) ou le Niger (DAGET, 1954). Quand la nourriture est composée de zooplancton et d'organismes flottants, *B. batensoda* nage sur le dos et filtre l'eau. Au contraire, lorsque la nourriture est principalement à base de détritus benthiques, le poisson nage en position ventrale et filtre le sédiment. Pendant la période d'assèchement du lac Tchad, *B. batensoda* présentait alternativement ces deux modes de comportement (IM, 1977).

Alestes baremoze est également un zooplanctonivore dans les lacs Tchad (LAUZANNE, 1976) et Turkana (HOPSON, 1982). Dans les cours d'eau, le zoo-

plancton est rare. Il devient en partie phytophage dans le Chari ainsi que dans le Niger où il consomme également des larves d'insectes (DAGET, 1952) ; dans les rivières de Côte d'Ivoire, les insectes aquatiques et les invertébrés terrestres constituent l'essentiel de sa nourriture (PAUGY, 1978).

Plus généralement, de nombreuses espèces adaptent leur régime en fonction des contraintes du milieu. Ainsi, pour des échantillons provenant de différentes mares d'un cours d'eau temporaire du Mali, il a été montré que, pour la majorité des espèces, les affinités de régime sont plus importantes à l'intérieur d'un même prélèvement qu'entre espèces identiques provenant d'échantillons différents (PAUGY, 1994). Cela signifie que, pour survivre dans des conditions parfois extrêmes, les espèces adaptent, dans certaines limites, leur régime aux ressources dominantes disponibles. On peut ainsi montrer que face à une faible diversité de la nourriture, liée également à une moindre quantité, les espèces utilisent la ressource la plus abondante, et à l'inverse, lorsque les proies deviennent plus nombreuses, les poissons s'alimentent à partir d'un nombre de taxons proies plus important. Autrement dit, la diversité de l'alimentation tributaire de la richesse des proies ingérées est vraisemblablement dépendante des proies disponibles dans le milieu (fig. 77).

Il existe une abondante littérature sur le degré de spécialisation trophique des Cichlidae endémiques des lacs d'Afrique de l'Est. Il semble que la plupart des espèces ont la capacité de consommer une gamme beaucoup plus étendue de nourriture que ne le laisse supposer, *a priori*, leur spécialisation morphologique.

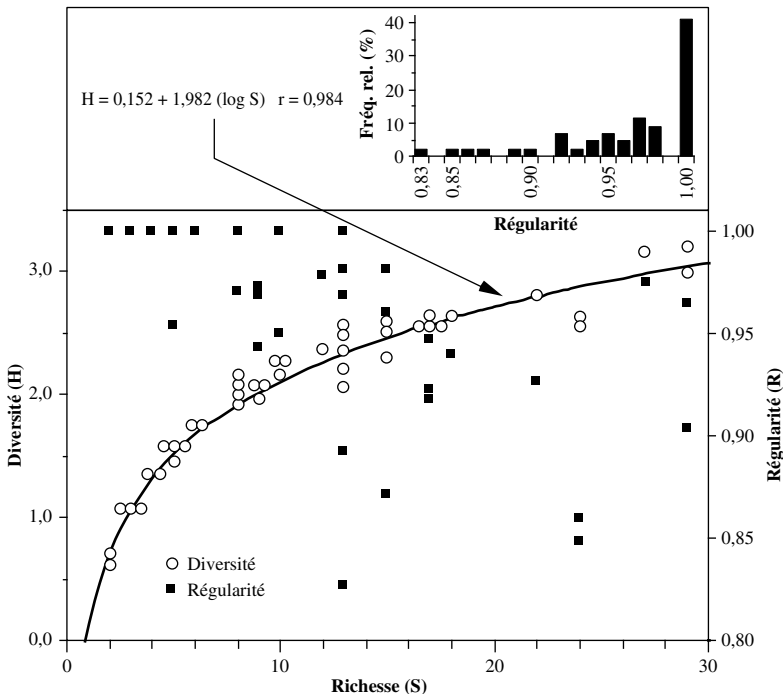


FIGURE 77

Poissons du Baoulé (haut bassin du Sénégal au Mali) : relation entre la diversité (H : indice de Shannon) ou la régularité de l'alimentation (R : rapport entre la diversité de l'échantillon et la diversité maximale théorique pour le même nombre de taxons ; parfois appelé également *équitabilité*) et la richesse (S : nombre de proies) en proies ingérées (d'après PAUGY, 1994).

Les poissons des eaux continentales africaines

TABLEAU XXX

Rythmes d'activité alimentaire pour quelques espèces de poissons africains (d'après LÉVÊQUE, 1997 a).

Espèces	Bassins	Sources	Activité
Alimentation diurne			
<i>Alestes baremoze</i>	L. Tchad	LAUZANNE, 1977	Maximum de remplissage de l'estomac l'après-midi
<i>Alestes baremoze</i>	L. Turkana	HOPSON, 1982	Se nourrit surtout le jour
<i>Brycinus leuciscus</i>	Niger	GHAZAÏ <i>et al.</i> , 1991	Essentiellement le jour, mais moins lors de la pleine lune
<i>Hydrocynus forskalii</i>	L. Turkana	HOPSON <i>et al.</i> , 1982	Se nourrit de jour, maximum dans l'après-midi
<i>Labeo parvus</i>	Bandama	MÉRONA, non publié	Se nourrit de jour, arrête de se nourrir la nuit et reprend à l'aube
<i>Lates longispinis</i>	L. Turkana	MCLEOD, 1982	Pas d'alimentation entre le crépuscule et minuit, estomac plein l'après-midi
<i>Oreochromis niloticus</i>	L. Turkana	HARBOTT, 1982	Se nourrit de jour, rythme bien marqué
<i>Oreochromis niloticus</i>	L. George	MORIARTY, 1973	Se nourrit de jour, rythme bien marqué
<i>Sarotherodon galilaeus</i>	L. Tchad	LAUZANNE, 1977	Se nourrit de jour
<i>Trachinotus teraia</i>	Lag. Ébrié	TRÉBAOL, 1991	Se nourrit de jour
Alimentation nocturne			
<i>Bagrus bajad</i>	L. Turkana	LOCK, 1982	Remplissage maximal de l'estomac la nuit mais alimentation aussi le jour
<i>Brachysynod. batensoda</i>	L. Tchad	LAUZANNE, 1977	Activité alimentaire nocturne
<i>Hydrocynus brevis</i>	L. Kivu	LOSSEAU-HOEBEKE, 1992	Se nourrit d'haplochromines la nuit et se cache dans les rochers durant le jour
<i>Malapterurus electricus</i>	R. Niger ?	BELBENOIT <i>et al.</i> , 1979	Période maximale de chasse et d'alimentation entre 4-5 h après le crépuscule
<i>Schilbe uranoscopus</i>	L. Turkana	LOCK, 1982	Remplissage maximal de l'estomac au crépuscule et au début de la nuit
<i>Syndontis schall</i>	L. Turkana	LOCK, 1982	Estomac rempli au maximum à l'aube et le matin, un peu l'après-midi
Alimentation diurne et nocturne			
<i>Aphyosemion geryi</i>	Guinée	PANDARÉ et ROMAND, 1989	Se nourrit de jour comme de nuit

En fait, beaucoup de Cichlidae du Malawi sont capables d'utiliser une ressource ou une autre, selon sa disponibilité, et sont assez opportunistes (RIBBINK, 1990). Des espèces qui broutent habituellement la couverture biologique des rochers peuvent évoluer vers une nourriture planctonique, et même consommer des œufs ou des larves d'autres espèces. Contrairement à un certain nombre d'idées reçues, la spécialisation trophique de ces Cichlidae ne limiterait pas leur spectre alimentaire, mais leur donnerait un avantage compétitif pour exploiter certains types de nourriture, notamment en période de pénurie, sachant qu'ils sont capables à tout moment de revenir à un régime plus généraliste ou opportuniste (WITTE, 1984).

D'autres groupes ont également développé cette faculté de se partager les ressources en « adaptant » leur morphologie. On peut ainsi citer l'essaim d'espèces des *Barbus* (Cyprinidae) du lac Tana où chacune des 14 espèces étudiées a développé une stratégie alimentaire particulière interdisant ainsi la compétition interspécifique. L'étude morphologique effectuée sur ces 14 espèces a d'ailleurs permis de mettre au point un modèle prédictif alimentaire (FFM : *Food-Fish Model*) dont les résultats concordent bien avec la réalité biologique observée à partir des contenus stomacaux des différents *Barbus* (SIBBING et NAGELKERKE, 2001).

Rythmes alimentaires

Beaucoup d'espèces possèdent un rythme journalier d'activité lié à l'alimentation. Elles se nourrissent habituellement le jour ou la nuit, avec parfois une préférence pour l'aube ou le crépuscule (tabl. XXX).

La plupart des activités alimentaires impliquent des mouvements d'un lieu de repos vers des zones d'alimentation, et les rythmes journaliers peuvent être liés aux rythmes des proies elles-mêmes. On a suggéré par exemple que les migrations verticales des Haplochrominae du lac Victoria étaient la conséquence des migrations des larves de *Chaoborus* qui passent la journée sur les fonds vaseux et migrent en surface la nuit pour se nourrir de zooplancton (WITTE, 1984).

De même, dans le lac Kariba, on a pu montrer que les migrations verticales du Clupeidae *Limnothrissa miodon* étaient liées à celles du Cladocère *Bosmina longirostris* dont il se nourrit principalement et qui vient en surface la nuit pour brouter le phytoplancton (BEGG, 1976).

Chez certaines espèces détectant leur proie visuellement, il peut exister une influence de la phase lunaire sur le rythme alimentaire circadien. Ainsi, chez *Brycinus leuciscus* qui se nourrit surtout durant la journée, cette activité tend à se limiter durant les phases de pleine lune, sans que pour cela l'alimentation ait une importance nocturne. En fait, il semble qu'il s'agit d'une diminution de l'activité alimentaire diurne due vraisemblablement au grégarisme préparant la phase migratoire qui suit cette phase lunaire (GHAZĀI *et al.*, 1991)..

Les chaînes et les réseaux trophiques

On peut illustrer les réseaux trophiques par des diagrammes montrant comment les différentes espèces d'une communauté interagissent dans leurs relations trophiques. Ce sont des caricatures de la nature, comme l'indique PIMM (1982), qui décrivent de manière simplifiée qui mange qui. Pour COHEN (1989), si une communauté est comparable à une ville, un réseau trophique est comme un plan de la ville qui montre quelles routes emprunte le trafic et où il peut aller.

Une chaîne trophique décrit le transfert d'énergie entre différents niveaux trophiques, qui vont des producteurs (la végétation, par exemple) aux consommateurs terminaux. Les transferts d'énergie sont soumis aux lois de la thermodynamique, c'est-à-dire qu'à chaque niveau trophique une part considérable de l'énergie est dissipée sous forme de chaleur. Les chaînes trophiques sont en général courtes et ne dépassent pas quatre à cinq niveaux trophiques.

Dans les milieux aquatiques, on distingue schématiquement deux grands types de chaîne trophique selon que la source d'énergie principale est représentée par les producteurs primaires ou les détritus :

- ▶ chaîne végétale : dans les lacs, par exemple, les chaînes trophiques de la zone pélagique partent de la production du phytoplancton ;
- ▶ chaîne détritique : au contraire, dans la zone benthique, les chaînes trophiques tirent leur origine du matériel organique, vivant ou mort, qui sédimente du milieu pélagique ou qui est d'origine allochtone.

Dans les rivières de petite taille, ce sont essentiellement les apports allochtones (retombées de feuilles ou d'insectes terrestres, par exemple) qui constituent la base des chaînes trophiques. Au contraire, dans les grands fleuves au cours plus lent, la production primaire d'origine autochtone est plus importante.

Communautés à dominante phytoplanctonivore

Les chaînes les plus courtes sont bien évidemment constituées par les poissons qui se nourrissent directement de phytoplancton. Cependant, BOWEN (1988) a souligné que la majorité des poissons africains ne consommait pas directement du matériel végétal, mais utilisait de préférence du zooplancton ou des invertébrés benthiques. Les véritables consommateurs primaires appartiennent à quelques genres seulement : *Labeo*, *Citharinus*, *Distichodus*, *Tilapia*, *Oreochromis* et *Sarotherodon*, c'est-à-dire moins de 7 % des espèces.

Dans le lac Magadi, l'espèce endémique *Tilapia grahami* se nourrit de cyanophycées. Cette espèce a été introduite dans les années 1950 dans le lac Nakuru qui était dépourvu de poissons indigènes. Elle s'est abondamment développée en exploitant les grandes biomasses de la cyanophycée *Spirulina platensis* qui constituent 95 % du régime alimentaire.

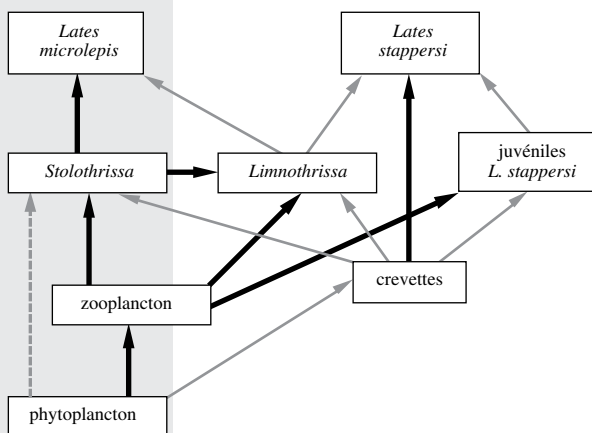
Dans le lac George où le phytoplancton est également très abondant, deux espèces phytoplanctonivores, *Oreochromis niloticus* et *Haplochromis nigripinnis*, forment l'essentiel de la biomasse en poissons (GWAHABA, 1975).

Des réseaux trophiques relativement simples : les communautés pélagiques des grands lacs

Les relations trophiques au sein des communautés pélagiques des grands lacs sont en général relativement simples car peu d'espèces de poissons sont adaptées à la vie en pleine eau en milieu continental. Ainsi, dans le lac Tanganyika, la chaîne trophique s'organise classiquement à partir du phytoplancton, consommé essentiellement par le zooplancton (COULTER, 1991 b). Ce dernier sert de nourriture à deux espèces de Clupeidae, *Stolothrissa tanganicae* et *Limnothrissa miodon*, qui, en raison de leur étroite spécialisation à la vie pélagique, sont des espèces clés de la chaîne trophique, reliant les niveaux planctoniques à celui des prédateurs terminaux (fig. 78). Les juvéniles de *Limnothrissa* sont zooplanctonivores mais les adultes consomment également des larves et des adultes de *Stolothrissa*. Les deux Clupeidae, à leur tour, servent de proies aux consommateurs terminaux représentés par deux espèces de *Lates*. Une alternative consiste dans la chaîne phytoplancton-crevettes-poissons (fig. 78).

FIGURE 78

Chaînes trophiques dans la communauté pélagique ichtyologique du lac Tanganyika (d'après COULTER, 1991 b).
En noir : alimentation principale ;
en grisé : alimentation secondaire.



ECOPATH

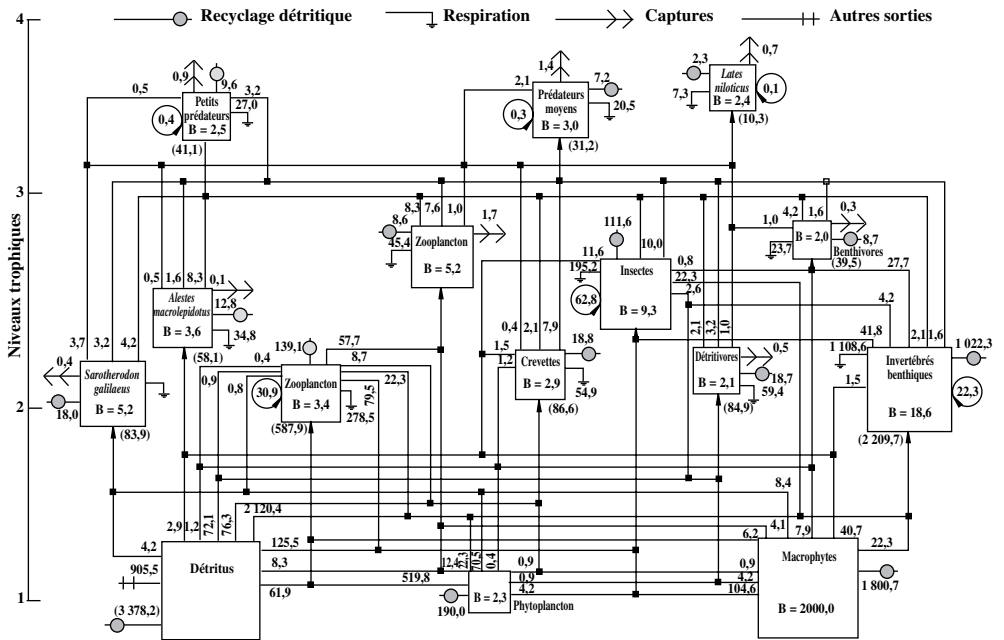
Plutôt que de se limiter à la seule description d'un réseau trophique, il est souvent utile de quantifier les transferts d'énergie qui interviennent, afin d'obtenir un bilan partiel, par niveau, ou global prenant en compte tous les intervenants supposés. Une première tentative de modélisation a abouti à la création du premier programme « Ecopath » (POLOVINA et OW, 1983 ; POLOVINA, 1984, 1985). Reprise et simplifiée, pour n'utiliser que des paramètres d'obtention aisée, caractérisant le plus fidèlement possible la consommation relative des différentes populations de poissons, une nouvelle version du premier canevas a été proposée sous le nom de modèle « Ecopath II »

(CHRISTENSEN et PAULY, 1993 ; PAULY *et al.*, 1993). À titre d'exemple, nous donnons la modélisation d'un réseau relativement complexe : le lac Tchad

(fig. 79 ; PALOMARES *et al.*, 1993). Ce modèle estime la biomasse totale à 26 t/km², chiffre raisonnable si on le compare à la valeur des captures totales qui est estimée à 6,4 t/km². De même, la dominance relative des espèces (*B. macrolepidotus* et zooplanctonivores) reflète assez bien les observations antérieures (DURAND, 1983). Ce modèle ne doit cependant pas être considéré comme universel, car il ne reflète que la phase dite « Tchad normal » de l'évolution du lac. De même, cette modélisation ne peut en aucun cas être étendue à d'autres systèmes de l'écorégion.

FIGURE 79

Ecopath II : modélisation du réseau trophique du lac Tchad durant la période « Tchad normal » (d'après PALOMARES *et al.*, 1993).



Il est intéressant de remarquer que le réseau trophique pélagique du Tanganyika présente une ressemblance avec les chaînes pélagiques marines. Ici, le crustacé planctonique principal est un copépode diaptomide comme dans le milieu marin ; de même que les Clupeidae et les *Lates* (famille des Centropomidae) qui sont eux aussi des groupes d'origine marine (HECKY, 1991).

Dans le lac Kivu, la chaîne pélagique est également simple, constituée par un poisson microphage, *Haplochromis kamiranzovu*, un poisson microprédateur,

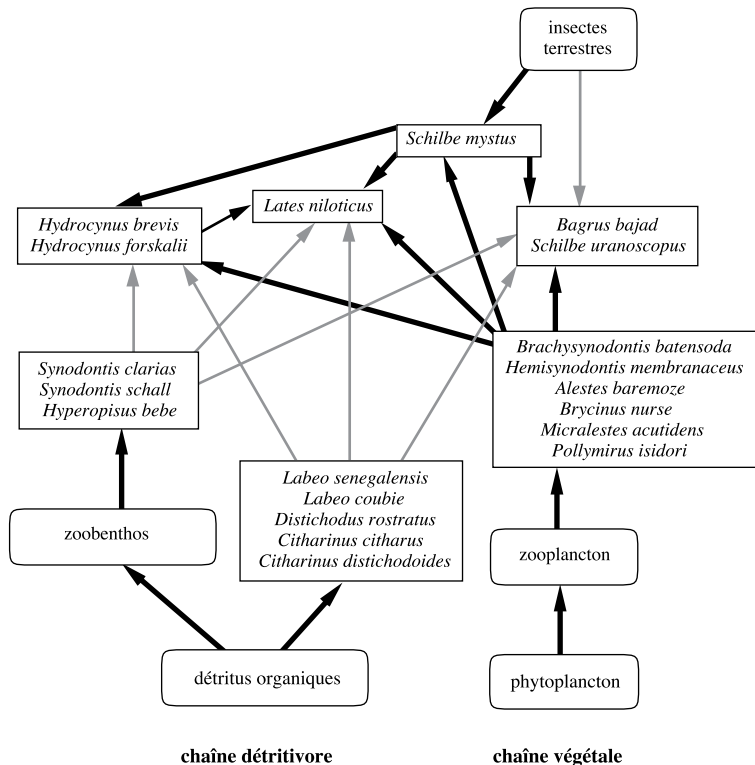
Raiamas moorei, qui se nourrit de larves d'insectes et de poissons juvéniles, et du piscivore *Haplochromis vittatus* qui consomme également des invertébrés terrestres allochtones (ULYEL, 1991). Cette chaîne pélagique s'est ensuite enrichie d'un Clupeidae, *Limnothrissa miodon*, introduit à partir du lac Tanganyika.

Parfois, sans nécessairement se compliquer, les chaînes trophiques se modifient. Un exemple frappant est à prendre dans le lac Victoria. En effet, dans certaines zones, après l'introduction de *Lates niloticus*, le stock d'*Haplochromis* spp., qui constituait primitivement la nourriture essentielle des prédateurs, a presque totalement disparu (LIGTVOET et WITTE, 1991). Depuis, même si certaines espèces subsistent, elles ne constituent plus les proies majeures, et le prédateur, devenu souvent cannibale, s'alimente presque exclusivement à partir d'une seule espèce de Cyprinidae.

Les réseaux trophiques plus complexes des lacs peu profonds

Dans le lac Tchad, avant la sécheresse du début des années 1960, les chaînes trophiques, y compris dans les eaux libres, étaient beaucoup plus complexes que dans les milieux pélagiques des grands lacs, en raison de la faible profondeur des eaux. LAUZANNE (1976, 1983) a distingué deux chaînes intimement mélangées dans les eaux libres du lac Tchad. La première, planctonique, part du phytoplancton et la seconde, benthique, est en partie d'origine détri-

FIGURE 80
Réseaux trophiques dans les eaux libres du lac Tchad (d'après LAUZANNE, 1983).



tique. Le réseau planctonique mène à des Alestidae planctonivores (*Micralestes acutidens*, *Brycinus nurse*, *Alestes baremoze*), à des Mochokidae (*Hemisynodontis membranaceus*, *Brachysynodontis batensoda*) et des Mormyridae (*Pollimyrus isidori*). Ces poissons vont servir à leur tour de proies à plusieurs espèces de prédateurs (fig. 80) qui consomment relativement peu les espèces issues de la chaîne détritivore et benthique (voir encadré « Ecopath »). Ce sont donc les poissons zooplanctonivores qui constituent ici, comme dans le lac Tanganyika, la nourriture principale des *Lates* et des *Hydrocynus*. Des observations similaires ont été faites dans le lac Turkana (HOPSON et FERGUSON, 1982).

Il est important de noter que les retombées d'invertébrés terrestres dans les eaux libres du lac Tchad, parfois à des dizaines de kilomètres des côtes, jouent un rôle important dans l'alimentation de quelques espèces comme *Schilbe mystus*, chez lequel on a observé à diverses reprises des estomacs remplis de criquets. Cette constatation a également été faite, dans une moindre mesure, chez *Schilbe uranoscopus* et chez *Bagrus bajad*. Des observations similaires avaient été faites concernant l'alimentation de *Schilbe mystus* dans le lac Albert (WORTHINGTON, 1932). *S. mystus* joue un rôle important dans l'alimentation des autres prédateurs dans le lac Tchad, et constitue d'une certaine manière le maillon principal d'une troisième chaîne trophique, celle qui relie les apports exogènes aux prédateurs terminaux.

Certaines zones de bordure du lac Victoria fournissaient, avant l'introduction de *Lates niloticus*, un exemple de réseau trophique assez complexe.