

L'alimentation de *Brycinus leuciscus* (Teleostei: Characidae) au Mali: aspects qualitatifs, quantitatifs et comportementaux

Mitra Anne Ghazai *, Vincent Bénech ** et Didier Paugy ***

L'alimentation de *Brycinus leuciscus* a été étudiée dans une mare alimentée par le fleuve Niger près de Bamako. Dans cet habitat, cette espèce possède un régime omnivore dans lequel la quantité de proies allochtones augmente en saison des pluies. Elle se nourrit surtout durant la photophase. Des observations en aquarium montrent que la détection des proies est essentiellement visuelle. Le rythme alimentaire nycthéméral semble modulé par la lunaison, la réplétion stomacale étant plus faible durant la pleine lune. Cela pourrait être lié à la formation de bancs à cette période, et donc à un antagonisme entre l'activité alimentaire individuelle et le grégarisme social.

Feeding of *Brycinus leuciscus* (Teleostei: Characidae) in Mali: some qualitative, quantitative and behavioural aspects. The feeding of *Brycinus leuciscus* has been studied in a pool adjacent to the Niger River near Bamako. In this habitat, this species is omnivorous and the quantity of allochthonous preys is increasing during the rainy season. It feeds mainly during day time. Aquarium observations show that prey location is mainly visual. The lunation seems to modulate the diel feeding rhythm. The stomachal surfeit is lower during the full moon phase. It might be related to the increased tendency for schooling at this period, and thus could point to an antagonism between individual feeding activity and social gregariousness.

Introduction

Dans un système fluvial soudano-sahélien, les ressources alimentaires des poissons sont soumises à de fortes variations saisonnières. Pour les espèces non ichtyophages, l'étiage correspond à une période de disette à laquelle succède une période d'abondance avec l'arrivée des pluies et de la crue (Daget, 1952).

Brycinus leuciscus (Günther, 1867) est un petit Characidae, appelé localement Tinéni dans la région du Delta central du Niger, qui atteint

environ 10 cm de longueur standard maximale. Cette espèce grégaire effectue des migrations latérales: du fleuve vers les zones inondées à la période des hautes eaux, dans le sens inverse à la décrue. Des migrations longitudinales ont lieu ensuite dans le lit mineur du fleuve; ce sont les plus spectaculaires car des bancs importants remontent le courant sur de longues distances. La formation et la dissociation des bancs de Tinénis sont réglées de façon très précise par les phase de la lune (Daget, 1954). L'activité de *B. leuciscus* apparaît donc particulièrement sensible à l'in-

* Laboratoire d'Éthologie, Université de Rennes I, 35042 Rennes cedex, France
** ORSTOM, Laboratoire d'Hydrobiologie, BP 2528, Bamako, Mali
*** ORSTOM, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Ichtyologie, 43 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

ORSTOM Fonds Documentaire
N° : 34228, ex 1
Date : B M P 53

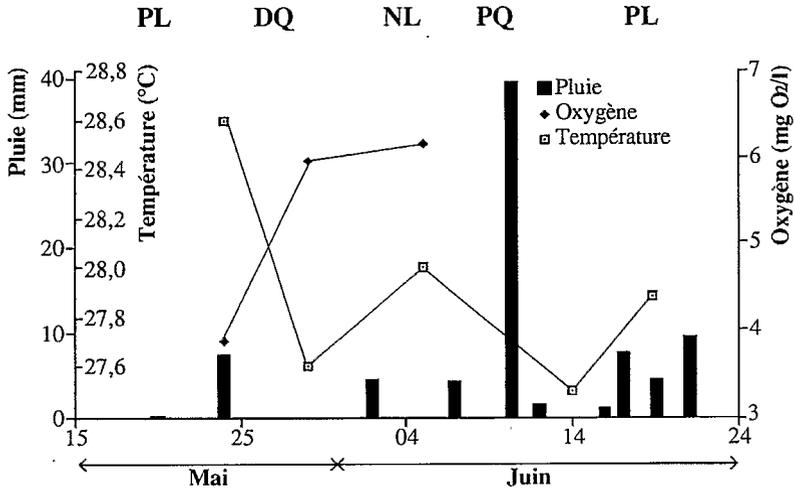


Fig. 1. Pluviosité journalière, évolution de la température moyenne et de la teneur en oxygène moyenne de l'eau durant la période d'étude (18 mai au 20 juin 1989).

fluence lunaire. Bénech & Quensière (1983) ont montré l'influence du cycle de la lune sur l'activité des poissons de la zone soudano-sahélienne et mettent en évidence son interaction avec celle du cycle nycthéral qui induit aussi son propre rythme d'activité alimentaire. Il nous a également paru judicieux d'entreprendre une étude de l'alimentation de *B. leuciscus* pendant la période de transition saison sèche / saison des pluies (mai-juin) pour évaluer l'influence et l'interférence des cycles lunaire et nycthéral sur l'activité alimentaire de cette espèce au cours d'un changement saisonnier d'alimentation.

Matériel et méthodes

L'étude a été réalisée dans une petite mare résiduelle, d'environ 8000 m², située dans une île du Niger à deux kilomètres en amont de Bamako. La profondeur maximale est de deux mètres, le substrat sablo-limoneux et la végétation aquatique très réduite limitée aux bordures. Le choix de ce milieu restreint a permis de limiter cette étude à un même groupe de poissons. Le protocole d'échantillonnage de *B. leuciscus* et les observations sur le milieu ont été définis de façon à pouvoir établir une éventuelle relation entre la variation de l'alimentation et les changements saisonniers, lunaires et nycthéraux.

La période d'échantillonnage s'est déroulée

du 19 mai au 22 juin 1989, c'est-à-dire sur un cycle lunaire complet débutant et finissant par une phase de pleine lune, la première se situant en saison sèche et la dernière en saison des pluies (Fig. 1). Les données pluviométriques ont été fournies par le centre météorologique de Bamako. Durant ce laps de temps, le niveau d'eau de la mare s'est élevé d'une dizaine de centimètres, principalement à la suite de la forte pluie du 10 juin. La température moyenne de la couche d'eau a varié entre 28,6°C (30 mai) et 27,5°C (14 juin) (Fig. 1), et l'écart thermique entre la surface et le fond a atteint 4°C. Sous l'influence de la pluie la conductivité est passée de 112 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ fin mai-début juin (maximum annuel) à 88 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ le 22 juin. Enfin le pH, mesuré le matin à 8 h 30, a évolué entre 7,0 (26 mai) et 7,8 (21 juin).

Les Tinénis sont capturés à l'aide d'un épervier à petites mailles (10 mm de côté) de quatre mètres de diamètre. Les captures peuvent être considérées comme aléatoires car la turbidité de l'eau ne permet pas de repérer les poissons avant de lancer l'épervier. A chaque phase lunaire nous avons réalisé un plan d'échantillonnage sur 24 heures. Une dizaine de poissons sont capturés toutes les deux heures. La pêche est arrêtée au bout d'une heure même si ce nombre n'est pas atteint. Le nombre de lancers réalisés en une heure a varié de deux à 31.

Au laboratoire les poissons sont pesés (au dg près) et mesurés (longueur standard en mm),

Tableau 1. Variations des contenus stomacaux de *Brycinus leuciscus* en fonction des différentes phases lunaires; PL, pleine lune; DQ, dernier quartier; NL, nouvelle lune; PQ, premier quartier; % N, pourcentages numériques de chaque proie; % Oc., pourcentages d'occurrence; (1), Nématodes non parasites.

	PL		DQ		NL		PQ		PL	
	19-22/05/89		27-30/05/89		03-06/06/89		10-14/06/89		18-20/06/89	
	% N	% Oc.								
Ephéméroptères	2,86	1,85	0,60	1,72					1,08	2,70
Trichoptères	2,86	1,85								
Diptères	42,86	20,37	17,37	29,31	24,16	20,75	2,28	12,07	13,98	18,92
Odonates			0,60	1,72	0,67	1,89			2,15	5,41
Hétéroptères	48,57	22,22	77,25	67,24	64,43	58,49	27,04	58,62	65,59	72,97
Coléoptères					2,68	7,55	0,98	5,17	2,15	5,41
Hydracariens									2,15	5,41
Hyménoptères	2,86	1,85			2,01	5,66			1,08	2,70
Isoptères							67,10	22,41	3,23	2,70
Nématodes (1)			4,19	6,90	6,04	5,66	2,61	12,07	8,60	16,22
<i>Nombre total de proies</i>	35		167		149		307		93	
Autres invertébrés aquatiques		11,11								
Autres invertébrés terrestres		1,85		1,72		1,89		3,45		5,41
Débris végétaux		31,48		82,76		83,02		70,69		91,89
Ecailles				3,45		1,89		3,45		5,41
Copépodes		27,78		34,48		37,74		15,52		45,95
Cladocères		88,89		53,45		18,87		25,86		18,92
Gravillons		18,52		50,00		83,02		86,21		51,35
<i>Nombre d'estomacs examinés</i>	54		58		53		58		37	

puis le sexe est déterminé. L'estomac est prélevé, pesé au dixième de gramme, puis formolé. En ce qui concerne l'analyse qualitative du contenu stomacal, on place celui-ci dans l'alcool à 70° puis tous les éléments sont triés sous la loupe binoculaire. Les proies sont identifiées grâce à leur tête sclérifiée qui, en général, demeure en bon état, puis elles sont dénombrées.

L'analyse de l'activité alimentaire est basée sur le suivi du coefficient de réplétion stomacale:

$$R = 100 \times PE/PT$$

avec PE: poids du contenu stomacal et PT: poids du corps. Il eût été plus pertinent d'utiliser la formule: $100 \times PE / (PT-PE)$, mais la comparaison de ces deux rapports, par un test U (Mann & Whitney, 1947) ($p = 0,95$), a montré qu'il n'existait pas de différence significative. Il est donc légitime de retenir le coefficient R. Ce coefficient a été calculé toutes les deux heures lors d'un cycle nyctéméral réparti sur trois jours, soit le premier jour de 6 h 00 à 12 h 00, le second de 14 h 00 à 20 h 00 et le troisième de 22 h 00 à 4 h 00.

Les insectes aériens qui tombent à l'eau constituent une source de nourriture allochtone pour *B. leuciscus*, c'est pourquoi à chaque phase

lunaire, un piégeage lumineux est réalisé le soir de 19 h 00 à 19 h 30 afin d'estimer la composition du peuplement d'insectes aux abords de la mare. Une lampe à gaz attire les insectes qui tombent dans un bac contenant de l'eau et un produit mouillant tensioactif (Elouard & Forge, 1978). Ils sont recueillis et conservés dans de l'alcool à 90°

Tableau 2. Fréquences relatives des différents taxons d'insectes capturés au piège lumineux en fonction des phases lunaires; PL, pleine lune; DQ, dernier quartier; NL, nouvelle lune; PQ, premier quartier.

	DQ	NL	PQ	PL	Total
Ephéméroptères	2,9	26,3	3,0	30,5	24,8
Trichoptères	30,4	36,1	34,9	31,9	33,3
Diptères	46,2	24,3	25,4	20,0	24,7
Hétéroptères	12,1	6,0	16,4	4,3	6,2
Hydracariens	0,0	0,0	0,0	0,5	0,3
Hyménoptères	0,0	0,0	9,9	0,0	0,4
Coléoptères	4,6	3,8	1,7	4,8	4,3
Isoptères	0,0	0,0	6,0	3,0	1,7
Homoptères	3,9	3,5	2,6	5,0	4,3
<i>Nombre d'insectes capturés</i>	697	2148	232	3060	6137

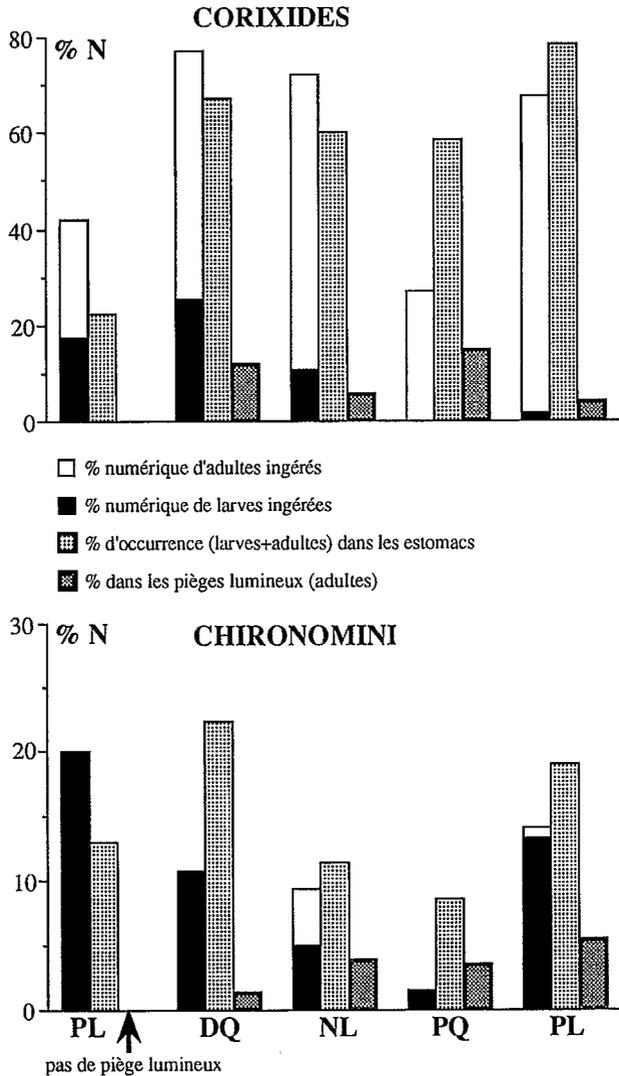


Fig. 2. *Brycinus leuciscus*: proportions relatives des deux principaux taxons ingérés en comparaison de leur importance dans les pièges lumineux; PL, pleine lune; DQ, dernier quartier; NL, nouvelle lune; PQ, premier quartier.

pour être déterminés et dénombrés ultérieurement.

Quelques observations ont été réalisées au laboratoire pour préciser le comportement de prise alimentaire. Un *B. leuciscus* est placé dans un aquarium de 18x25x35 cm soumis à l'éclairage naturel, et dans lequel la température est maintenue à 27°C. Les proies fournies proviennent de la mare. Elles sont présentées une à une au poisson et lorsqu'il n'y a pas consommation au bout de 5 minutes, la proie est retirée de

l'aquarium. Nous avons également utilisé un leurre qui, de par sa forme et sa couleur, rappelle une larve de diptère chironomide. Il s'agit d'un fil de fer rouge de 1 cm attaché à un fil transparent. Les observations sont réalisées le matin.

Résultats

Etude du régime alimentaire. L'observation des contenus stomacaux permet de constater que

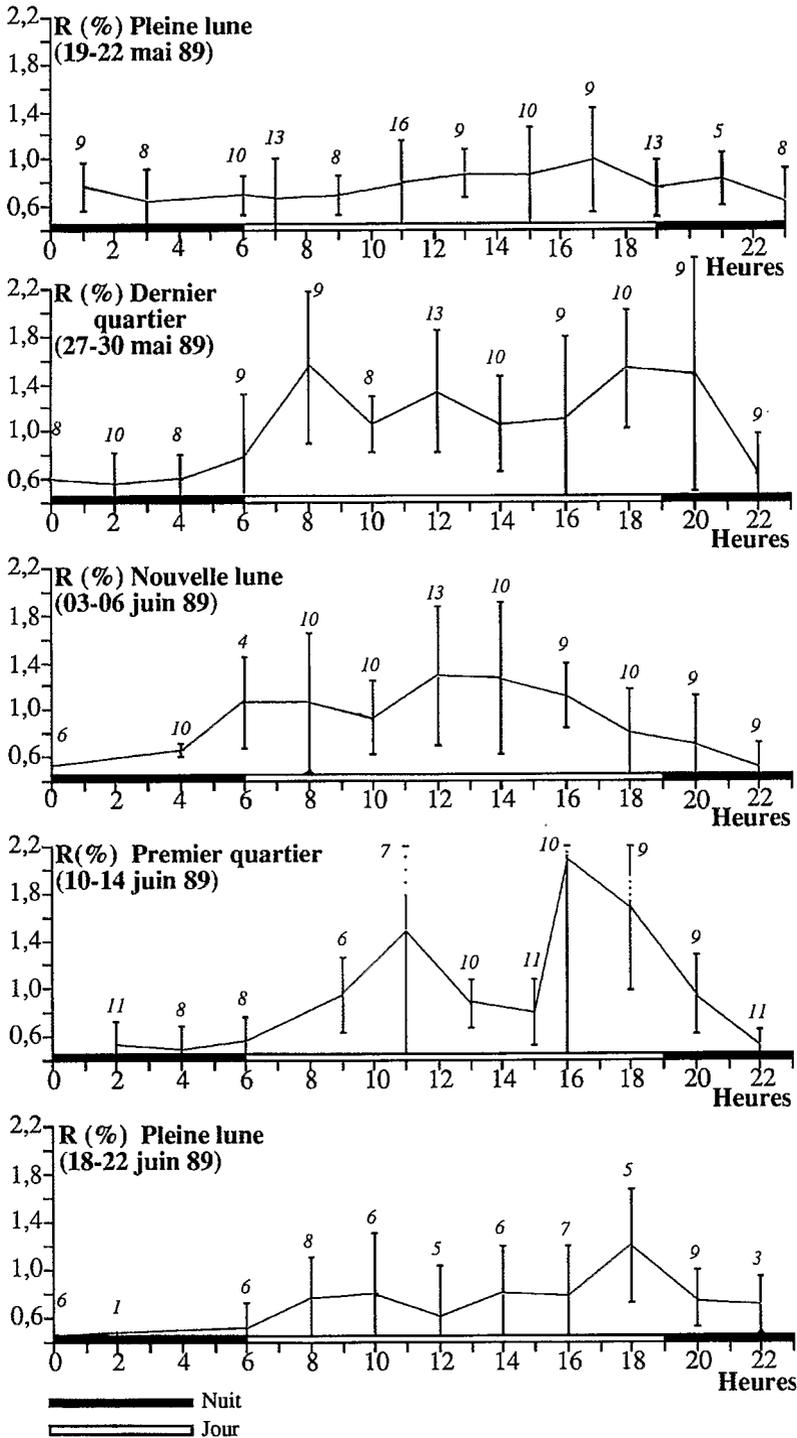


Fig. 3. Evolution nyctémérale du coefficient de réplétion (R) en fonction des différentes phases lunaires; sur les courbes, les chiffres *en italique* correspondent au nombre de poissons disséqués, les intervalles à l'écart-type.

les Tinénis se nourrissent d'insectes terrestres et aquatiques, de zooplancton (cladocères et copépodes), de plantes aquatiques, de nématodes et, occasionnellement, de petits poissons (Tab. 1). Les principaux groupes de proies sont les hétéroptères (surtout des corixidés), les isoptères et les diptères (essentiellement des Chironomini).

La comparaison, par des tests de Student, de la consommation moyenne par individu des principaux groupes d'invertébrés, révèle qu'il n'y a pas de différence significative entre le nombre de ces items capturés le jour et la nuit. Une comparaison globale de la composition en taxons retrouvés dans les estomacs n'est pas non plus significative, bien que comme nous le verrons plus loin, cette espèce se nourrisse plus durant la photophase.

Le piégeage lumineux n'a été réalisé qu'à partir du second cycle lunaire. Il apparaît une différence quantitative assez importante d'un cycle à l'autre (analyse de variance, seuil 1%). C'est à la nouvelle mais surtout à la pleine lune que le nombre d'insectes capturés est le plus élevé (Tab. 2). Les taxons les plus importants en nombre sont les éphéméroptères, les diptères et les trichoptères.

Parmi les insectes piégés, on constate que les poissons ne se nourrissent pratiquement pas d'éphéméroptères, de trichoptères ou d'homoptères. La variation de leurs effectifs n'a donc pas de répercussion sur les contenus stomacaux. En revanche, les poissons font une grande consommation de corixidés (larves et adultes), mais le taux d'ingestion des adultes semble indépendant de l'ampleur de leur émergence mesurée par les captures du piège lumineux (Fig. 2). Après les corixidés, les Chironomini sont les insectes les plus consommés, mais contrairement aux premiers, ce sont surtout les larves qui sont choisies (Fig. 2).

Lors du premier quartier lunaire, les corixidés et les Chironomini sont proportionnellement peu consommés en dépit de leur abondance. Cela résulte, en réalité, d'une surconsommation de termites (Tab. 1), suite à un essaimage s'étant produit après une forte pluie (Fig. 1). Les hyménoptères trouvés lors du premier quartier dans les pièges semblent aussi provenir d'un essaimage. Mais les poissons en consomment peu.

Lors d'une petite expérience, nous avons proposé diverses nourritures autochtones et allochtones à un poisson maintenu en aquarium.

Toutes les proies actives sont repérées puis attaquées. Certaines assez coriaces, comme les corixidés ou volumineuses comme les termites sont ingérées en plusieurs fois. D'autres, comme les fourmis sont systématiquement recrachées après avoir été capturées. Enfin, les plus petites et les plus tendres, comme les larves de chironomides ou d'odonates sont avalées immédiatement après préhension. Lorsque les insectes s'agitent ou se déplacent dans la colonne d'eau, ils sont plus facilement repérés et donc plus souvent attaqués. En revanche, s'ils se trouvent sur le fond, il semble que la quête se fasse au hasard, le poisson attrapant alors les proies sans précipitation. Donc le repérage visuel est prépondérant. L'utilisation du leurre (cf méthodes) apporte quelques précisions à ce sujet. Placé dans l'aquarium, le leurre en déplacement est repéré, attaqué et le poisson tente même de l'avalier. La même expérience, réalisée en plaçant le leurre hors de l'aquarium, donne des résultats comportementaux similaires. Déplacé à 10 cm de la paroi, le leurre est repéré et attaqué à plusieurs reprises. Le repérage est bien visuel et ne dépend donc pas uniquement des vibrations émises par les proies.

Cette manipulation, réalisée plusieurs fois mais avec le concours d'un seul poisson, mériterait d'être répétée. Quoiqu'il en soit, sans pouvoir généraliser, nous pensons qu'il était utile d'en dire quelques mots car rien n'est encore connu sur les moeurs alimentaires de cette espèce.

Etude de l'activité alimentaire (réplétion stomacale). Des tests U ($p = 0,95$) effectués sur les deux premiers cycles d'échantillonnage permettent de constater qu'il n'existe pas de différence significative entre les coefficients R des mâles et des femelles. Nous avons donc réuni les données des deux sexes dans les différents traitements statistiques.

— Influence du cycle nycthéral. Les variations nycthérales du coefficient R sont illustrées par la Figure 3. Pour chaque cycle d'échantillonnage nycthéral, nous avons comparé par des tests U ($p = 0,95$) les coefficients R des poissons capturés le jour avec ceux capturés la nuit. Une différence significative apparaît au premier quartier, à la nouvelle lune et au dernier quartier: les poissons se nourrissent plus le jour que la nuit. Pour les deux phases de pleine lune, la réplétion stomacale est légèrement supérieure de

jour, mais cette différence n'est pas significative. Globalement, *B. leuciscus* a donc une alimentation diurne.

- Influence des phases lunaires. Une analyse de variance effectuée sur les cinq phases lunaires montre que ceux-ci sont significativement différents:

$$F_{0,001} = 6,12 < F_{calculé} = 24,35.$$

Mais il n'existe pas de différence significative entre les deux cycles de pleine lune (Test U; $p = 0,95$). Les phases lunaires paraissent donc influencer l'activité alimentaire nycthémérale de *B. leuciscus*, cela se traduit principalement par une baisse d'activité alimentaire diurne en période de pleine lune (Fig. 3).

Discussion

Le choix d'une mare pour effectuer cette étude a permis de suivre le rythme alimentaire d'une seule et même population de *Brycinus leuciscus* vivant dans une niche trophique bien déterminée. Dans cet habitat, *B. leuciscus* est une espèce omnivore qui se nourrit essentiellement de végétaux aquatiques, de zooplancton et d'insectes. Il est possible que ceux-ci soient recherchés activement par les Tinénis. En revanche, les autres groupes paraissent capturés de façon aléatoire et représentent une alimentation occasionnelle, peut-être représentative de l'habitat. Les variations d'activité alimentaire observées sont liées d'une part au cycle nycthéméral et d'autre part à la lunaison. *Brycinus leuciscus* a une alimentation préférentiellement diurne mais se nourrit aussi durant la scotophase.

Ces observations concordent avec les remarques de Helfman (1981) qui considère que dans une communauté de poissons les espèces diurnes sont surtout herbivores, planctivores et insectivores tandis que certaines espèces prédatrices sont principalement actives au crépuscule, moment où les proies sont le plus vulnérables faute d'une bonne vision crépusculaire. Manteifel et al. (1978) précisent que le profil nycthéméral d'activité des poissons est une adaptation comportementale à l'environnement, les périodes plus ou moins favorables à la découverte et à la capture de la nourriture déterminant les rythmes journaliers. L'importance de la vision dans le repérage des proies est donc prépondérante pour ces poissons qui se nourrissent durant la photo-

phase et nos observations en aquarium sur le comportement de prise alimentaire le confirment.

L'hypothèse du rôle de la lune sur l'activité de *B. leuciscus* a déjà été émise par Daget (1952). Dans le Delta Central du Niger, il décrit une migration des ces poissons dont les bancs se dissocient vers les derniers jours du mois lunaire pour se reformer au début de la lunaison suivante. De même dans le bassin du Mékong au Cambodge, les migrations de décreuse sont réglées sur le rythme des phases lunaires (d'Aubenton, 1965). Lors d'une étude du peuplement ichtyologique de la plaine inondée du Nord-Cameroun, Bénech & Quensière (1983) ont observé une alternance des pics d'abondance de *Brycinus nurse* (activité diurne) et de *Pollimyrus isidori* (activité nocturne) en relation avec les phases lunaires. Les captures de la première espèce sont plus abondantes à la pleine lune tandis que celles de la seconde le sont lors de la nouvelle lune et du dernier quartier. Selon eux, il existe une certaine correspondance entre le rythme nycthéméral et le rythme lunaire: les espèces nocturnes sont sensibles à la nouvelle lune et les espèces diurnes ou crépusculaires à la pleine lune.

L'influence des phases lunaires sur l'alimentation des espèces diurnes a aussi été cité par Elston & Bachen (1976) lors d'une étude des rythmes d'alimentation de *Menidia audens* aux Etats-Unis. Sur deux cycles nycthéméraux étudiés, il apparaît que, durant la nuit de pleine lune, le poisson consomme 14% de sa ration journalière. Ce pourcentage descend à 5% lorsque la nuit est sans lune. Les poissons semblent mieux détecter les proies lorsque les nuits sont claires.

D'après nos observations, *B. leuciscus* a une alimentation faible durant la pleine lune, bien que le piège lumineux révèle dans le même temps une grande disponibilité d'aliment. La première phase de pleine lune se situait avant la saison des pluies et la deuxième au début de cette saison, dans des conditions atmosphériques différentes. La pleine lune semble donc bien responsable du plus faible taux d'alimentation diurne. L'hypothèse que nous avançons est basée sur le comportement social: à la pleine lune, les poissons forment des bancs et ont une activité locomotrice plus importante. Cette activité accrue se ferait aux dépens de l'alimentation, les Tinénis se nourrissant moins lors de leurs déplacements en banc. Cette formation de banc est à rapprocher de

celles que réalisent les poissons lors de leurs migrations longitudinales dans le Niger (Daget, 1952).

Il ne nous a pas été possible de comparer les variations éventuelles d'activité des *B. leuciscus* à celles de son alimentation au cours des différentes phases lunaires. L'épervier n'est en effet pas approprié pour déterminer un indice d'activité, car c'est un engin de pêche actif. Afin de préciser les relations entre activité alimentaire et déplacement, il faudrait utiliser des engins de pêche passifs dont le taux de capture traduit l'intensité des déplacements des poissons.

Remerciements

Nous tenons à remercier R. Bigorne, L. Lauzanne et C. Lévêque qui ont accepté de lire ce manuscrit et qui y ont apporté des remarques constructives. Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme PEDALO (Poissons d'eau douce de l'Afrique de l'Ouest) financé par l'ORSTOM et le CNRS (PIREN).

Littérature citée

- d'Aubenton, F. 1965. Compte-rendu sommaire d'une mission ichthyologique au Cambodge (juin 1960 - juillet 1964). Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., 37: 128-138.
- Bénech, V. & J. Quensière. 1983. Migrations de poissons vers le Lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. II. Comportements et rythmes d'activités des principales espèces. Rev. Hydrobiol. Trop., 16: 79-101.
- Daget, J. 1952. Mémoires sur la biologie des poissons du Niger Moyen. I. Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, 14: 191-225.
- 1954. Les poissons du Niger supérieur. Mém. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, 36: 1-391.
- Elouard, J.-M. & P. Forge. 1978. Emergence et activité de vol nocturne de quelques espèces d'Ephéméroptères de Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 12: 187-195.
- Elston, R. & B. Bachen. 1976. Diel feeding cycle and some effects of light on feeding intensity of the Mississippi Silverside, *Menidia audens*, in clear lake, California. Trans. Amer. Fish. Soc., 1: 84-88.
- Helfman, G. S. 1981. Twilight activities and temporal structure in a freshwater fish community. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38: 1405-1420.
- Mann, H. B. & D. R. Whitney. 1947. On a test on whether one of two random variables is stochastically larger than other. Ann. Math. Statist., 18: 50-60.
- Manteifel, P. B., I. I. Girsu & D. S. Pavlov. 1978. On rhythms of fish behaviour. Pp. 215-224 in J. E. Thorpe (Ed.), Rhythmic activity of fishes, Academic Press, London, 312 p.

Received 28 July 1990
Revised 12 October 1990
Accepted 18 October 1990