
LES POISSONS, BIOLOGIE ET PEUPELEMENTS

Jean-Jacques ALBARET

Introduction

On peut, très schématiquement, scinder le développement des recherches ichthyologiques lagunaires en trois périodes correspondant à des approches différentes, plus ou moins successives et complémentaires.

Dans un premier temps, et en faible nombre, se sont développés fort logiquement des travaux de type exploratoire et d'inventaire systématique. Comme le rappellent DAGET et ILTIS (1965), les premiers poissons récoltés en Côte-d'Ivoire pour être envoyés au Muséum national d'histoire naturelle de Paris provenaient de la lagune d'Assinie, aujourd'hui lagune Aby (Mission scientifique de Chaper, SAUVAGE, 1882).

Il faut ensuite attendre les missions de Gruvel et les descriptions que fit PELLEGRIN (1911 et 1920) du matériel rapporté pour trouver à nouveau des informations sur l'ichtyofaune lagunaire qui a finalement été remarquablement décrite sous ses aspects systématiques et biogéographiques dans l'ouvrage de synthèse de DAGET et ILTIS (1965) consacré aux poissons des eaux douces et saumâtres de la Côte-d'Ivoire et base de tous les travaux en ichthyologie développés ultérieurement.

Plus nombreuses sont les recherches et les publications réalisées dans un second temps sur la biologie, et parfois l'écologie, des principales espèces d'intérêt commercial :

- les mâchoirons *Chrysichthys walkeri* (la taxinomie originale est conservée pour l'instant) et *C. nigrodigitatus*, CHAUVET (1972), DIA (1975), AMON KOTHIAS et DIA (1977) ;
- l'éthmalose *Ethmalosa fimbriata*, ALBARET et GERLOTTO (1976), GERLOTTO (1976 et 1979), ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE (1982), CHARLES-DOMINIQUE (1982), NIELAND (1980) ;
- *Tylochromis jentinkii*, AMON KOTHIAS (1980, 1981 et 1982a, b) ;
- *Elops lacerta*, HIÉ DARÉ (1980 et 1982) ;
- *Pomadasys jubelini*, FANTODJI et N'DIAYE (1981).

Enfin, sont apparues des recherches à vocation plus synécologique sur les peuplements d'une région lagunaire ou plus récemment à l'échelle de la lagune. Elles portent sur la répartition et le fonctionnement des peuplements en relation avec l'évolution spatiotemporelle des conditions environnementales (DAGET et DURAND, 1968 ; ALBARET et ÉCOUTIN, 1990) et l'étude des relations interspécifiques, trophiques notamment, mais aussi sur l'écobiologie comparée des espèces de plusieurs grands groupes ou familles lagunaires : les Mugilidae (ALBARET et LEGENDRE, 1985), les Gerreidae (ALBARET et DESFOSSEZ, 1988), les Cichlidae (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989). L'ensemble de ces résultats trouvant une application dans les domaines de la préservation de l'environnement, de l'halieutique (cf. IV-2) et surtout de l'aquaculture lagunaire (cf. IV-4) (ALBARET et LEGENDRE, 1985 ; LEGENDRE et ALBARET, 1990), domaines qui, en retour, apportent des éléments concernant la biologie, l'écologie et la physiologie des espèces.

Les travaux en ichtyologie lagunaire — d'ailleurs peu abondants en regard de ceux effectués dans d'autres domaines — sont relativement récents et datent pour l'essentiel de la période postérieure au percement du canal de Vridi. On ne pourra donc retracer les effets sur les peuplements en poissons des modifications successives du paysage naturel lagunaire : percement du canal d'Assagny (1939), de celui d'Assinie (1957) et surtout du canal de Vridi (1950), cause de la fermeture permanente de la passe de Bassam quelques années plus tard (cf. I-2). C'est, en quelque sorte, la résultante biologique de ces divers bouleversements environnementaux qui est présentée dans ce qui suit.

Inventaire ichtyofaunistique et classification systématique

DAGET et ITIS (1965) avaient identifié 105 espèces de poissons en lagune Ébrié grâce aux observations et aux récoltes effectuées pendant de nombreuses années par le Laboratoire de biologie lagunaire de l'Ifan et la Section de pêche et pisciculture lagunaire des Eaux et Forêts.

Plus récemment, le « Programme d'étude des peuplements de poissons de la lagune Ébrié » mené au Centre de recherches océanographiques d'Abidjan a permis d'en recenser 145 ⁽¹⁾. Parmi les espèces signalées par DAGET et ITIS, huit ne figurent pas dans les relevés récents, ce qui porte à 153 le nombre des espèces aujourd'hui signalées de la lagune Ébrié (tabl. I). Parmi ces huit espèces, quatre sont de petite taille et peu « accessibles » aux engins de pêche utilisés, trois sont des formes à très forte affinité dulçaquicole notamment deux Mormyridae dont la présence en lagune peut être considérée comme exceptionnelle et enfin une espèce a un statut douteux : *Antennarius pardalis*.

Avec le mémoire de DAGET et ITIS (1965), les ichthyologues disposent pour la Côte-d'Ivoire (mais aussi plus largement pour une grande partie de cette région d'Afrique de l'Ouest) d'un précieux ouvrage de référence, notamment en matière de systématique et de taxinomie. Une grande partie des 54 000 poissons provenant des milieux saumâtres et doux examinés par ces auteurs est déposée au Muséum de Paris.

La taxinomie a été actualisée en prenant pour référence les Cloffa 1 et 2 (DAGET *et al.*, 1984, 1986) pour les formes continentales, l'ouvrage de SERET (1986) et les fiches FAO d'identification des espèces de l'Atlantique centre-est (FISCHER *et al.*, 1981) pour les formes marines.

Toujours largement utilisé, l'ouvrage de DAGET et ITIS (1965) nécessitait néanmoins une mise à jour. Elle a été réalisée par TEUGELS *et al.* (1988) pour les poissons d'eau douce. Pour les milieux estuariens, nous nous limiterons ici à signaler les principales évolutions ou à énumérer les problèmes encore en suspens concernant les espèces ou familles les plus courantes en lagune.

⁽¹⁾ Cette évaluation repose sur les résultats de pêches expérimentales au filet tournant effectuées périodiquement en 65 stations réparties sur l'ensemble du système Ébrié (voir ALBARET et LEGENDRE, 1985, pour plus de précisions). D'importants compléments ont été apportés par des chalutages expérimentaux, des pêches de bordure (électricité, senne moustiquaire), des relevés d'« acadja » et des enquêtes auprès des pêcheurs artisans.

- CLUPEIDAE : bien que parfois délicate la distinction des « grands » Clupeidae présents en lagune — *Ethmalosa fimbriata*, *Ilisha africana*, *Sardinella aurita* et *S. maderensis* — ne pose aucun réel problème systématique. En revanche, l'identification des petites espèces (*Cynothrissa*, *Laeviscutella*, *Pellonula*) reste problématique tant au niveau des genres que des espèces. Une révision systématique des Clupeidae d'Afrique centrale et de l'Ouest a été faite par GOURENE (1988).
- BAGRIDAE : cette famille n'est représentée que par un seul genre en lagune Ébrié, le genre *Chrysichthys*. Classiquement, deux espèces — *C. walkeri* et *C. nigrodigitatus* — étaient reconnues dans les lagunes de Côte-d'Ivoire. Cependant l'étude récente des peuplements ichtyologiques et le développement de l'élevage lagunaire de ces espèces ont conduit à distinguer une troisième espèce sur la base de critères morphologiques, méristiques et biologiques, espèce qui avait été rapportée à *C. filamentosus* d'après la description de BOULENGER (1911). RISCH (1981) a réhabilité *Chrysichthys maurus*, espèce à laquelle doivent désormais être rattachés les *C. walkeri* de la lagune Ébrié, puis, dans sa révision générale du genre *Chrysichthys* (RISCH, 1986), il considère *C. filamentosus* comme un synonyme de *C. auratus*.
L'identification des trois espèces est surtout délicate chez les formes juvéniles.
- CLARIIDAE : les espèces du genre *Clarias* ont fait l'objet d'une révision récente (TEUGELS, 1986). La nouvelle taxinomie a été adoptée au tableau I.
- ANTENNARIIDAE : le statut de l'espèce *Antennarius pardalis* demeure incertain.
- CARANGIDAE : l'identification des formes adultes et subadultes ne pose guère de problèmes contrairement aux stades juvéniles. On peut noter de nombreux changements récents dans la nomenclature tant au niveau du genre que de l'espèce (*Vomer setapinnis* devient *Selene dorsalis*, *Lichia amia* devient *Hypacanthus amia*, *Lichia glauca* devient *Trachinotus ovatus*, par exemple). L'appellation *Trachinotus falcatus* (in BLACHE et al., 1970) est réservée à une espèce ouest-atlantique (SERET, comm. pers.) et remplacée par *T. teraia*.
- CICHLIDAE : de nombreuses modifications dans la taxinomie et dans la systématique de cette famille ont été proposées. Nous avons suivi TREWAVAS (1983) pour la distinction générique des espèces pratiquant l'incubation buccale (*Sarotherodon* et *Oreochromis*). Dans les lagunes de Côte-d'Ivoire, *Sarotherodon melanotheron* (ex-*Tilapia heudelotii*) est représenté par la sous-espèce *S. melanotheron melanotheron*.
- MUGILIDAE : de deux espèces identifiées par DAGET et LITIS (1965) le nombre des « mulets » est passé à cinq, et une clé de détermination a été proposée pour les trois *Liza* et les deux *Mugil* de la lagune Ébrié (ALBARET et LEGENDRE, 1985).

Richesse spécifique globale

Sans prétendre à l'exhaustivité, ne serait-ce que parce qu'une biocénose est rarement figée dans un milieu ouvert, nous pensons l'inventaire présenté au tableau I très complet et le chiffre global de 153 espèces comme une bonne estimation de la richesse spécifique totale de la lagune Ébrié.

Une rapide comparaison (tabl. II) avec d'autres milieux aquatiques doux ou saumâtres de Côte-d'Ivoire d'une part, estuariens et lagunaires ailleurs en Afrique ou dans le monde tropical d'autre part, indique qu'à ce niveau encore superficiel d'investigation la richesse spécifique de la lagune Ébrié est la plus forte enregistrée. L'effort d'échantillonnage (durée globale, couverture spatiotemporelle, diversité des techniques de prospection) et de détermination systématique expliquent en partie que l'on atteigne en lagune Ébrié cette valeur élevée ⁽¹⁾ qui reflète cependant une réalité bioécologique.

Il est courant, en écologie, de chercher à préciser la capacité biotique d'un écosystème en fonction de son étendue. Pour les cours d'eau de Côte-d'Ivoire, DAGET et LITIS (1965) ont mis en évidence une relation entre la surface du bassin versant et le nombre d'espèces y vivant, relation permettant, entre autres,

⁽¹⁾ Mais la lagune Ébrié n'est pas le seul milieu à avoir attiré l'attention de générations d'ichthyologues.

Condrichthyes	OSTEOGLOSSIFORMES	<i>Clarias gariepinus</i>
MYLIOBATIFORMES	12 OSTEOGLOSSIDAE	<i>Heterobranchus isopterus</i>
1 DASYATIDAE	<i>Heterotis niloticus</i>	<i>Heterobranchus longifilis</i>
<i>Dasyatis margarita</i>	13 NOTOPTERIDAE	22 MALAPTERURIDAE
<i>Urogymnus africanus</i>	<i>Papyrocranus afer</i>	<i>Malapterurus electricus</i>
Osteichthyes	MORMYRIFORMES	23 MOCHOKIDAE
POLYPTERIFORMES	14 MORMYRIDAE	<i>Synodontis bastiani</i>
2 POLYPTERIDAE	<i>Marcusenius ussheri</i>	<i>Synodontis schall</i>
<i>Polypterus endlicheri</i>	<i>Marcusenius furcoidens</i>	24 ARIIDAE
ELOPIFORMES	<i>Mormyrus hasselquistii</i>	<i>Arius latiscutatus</i>
3 ELOPIDAE	<i>Mormyrus rume</i>	LOPHIIFORMES
<i>Elops lacerta</i>	<i>Petrocephalus bovei</i>	25 ANTENNARIIDAE
4 MEGALOPIDAE	CYPRINIFORMES	<i>Antennarius occidentalis</i>
<i>Tarpon atlanticus</i>	15 HEPSETIDAE	<i>Antennarius pardalis</i>
ALBULIFORMES	<i>Hepsetus odoe</i>	ATHERINIFORMES
5 ALBULIDAE	16 CHARACIDAE	26 HEMIRHAMPHIDAE
<i>Albula vulpes</i>	<i>Brycinus imberi</i>	<i>Hemirhamphus balao</i>
ANGUILLIFORMES	<i>Brycinus longipinnis</i>	<i>Hyporhamphus picarti</i>
6 MURAENIDAE	<i>Brycinus macrolepidotus</i>	27 EXOCEIIDAE
<i>Lycodontis afer</i>	<i>Brycinus nurse</i>	<i>Fodiator acutus</i>
7 CONGRIDAE	<i>Hemigrammopetersius intermedius</i>	28 BELONIDAE
<i>Uroconger lepturus</i>	17 DISTICHODONTIDAE	<i>Strongylura senegalensis</i>
8 OPHICHTHYIDAE	<i>Distichodus rostratus</i>	29 CYPRINODONTIDAE
<i>Dalophis cephalopeltis</i>	18 CYPRINIDAE	<i>Aplocheilichthys rancureli</i>
<i>Myrophis plumbeus</i>	<i>Barbus ablabes</i>	<i>Aplocheilichthys spilauchen</i>
9 HETERENCHELIDAE	<i>Barbus waldroni</i>	<i>Epiplatys chaperti</i>
<i>Pytonichthys macrurus</i>	<i>Labeo coubie</i>	GASTEROTEIFORMES
CLUPEIFORMES	SILURIFORMES	30 FISTULARIIDAE
10 CLUPEIDAE	19 BAGRIDAE	<i>Fistularia petimba</i>
<i>Odaxothrissa</i> sp.	<i>Chrysichthys auratus</i>	31 SYNGNATHIDAE
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	<i>Chrysichthys maurus</i>	<i>Enneacampus kaupi</i>
<i>Ilisha africana</i>	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	<i>Microphis brachyurus</i>
<i>Laeviscutella dekimpei</i>	20 SCHILBEIDAE	SCORPAENIFORMES
<i>Pellonula leonensis</i>	<i>Parailia pellucida</i>	32 PLATYCEPHALIDAE
<i>Sardinella aurita</i>	<i>Schilbe mystus</i>	<i>Grammolites gruvelli</i>
<i>Sardinella maderensis</i>	<i>Schilbe mandibularis</i>	33 SCORPAENIDAE
11 ENGRAULIDAE	21 CLARIIDAE	<i>Scorpaena angolensis</i>
<i>Engraulis crasiolus</i>	<i>Clarias anguillaris</i>	34 TRIGLIDAE
	<i>Clarias ebiensis</i>	<i>Lepidotrigla cadmani</i>

DACTYLOPTERIFORMES

35 DACTYLOPTERIDAE

Cephalacanthus volitans

CHANNIFORMES

36 CHANNIDAE

Parachanna obscura

PERCIFORMES

37 SERRANIDAE

*Cephalopholis nigri**Epinephelus aeneus**Epinephelus esonue*

38 APOGONIDAE

Apogon imberbis

39 PRIACANTHIDAE

Priacanthus arenatus

40 ECHENEIDAE

Echeneis naucrates

41 CARANGIDAE

*Alectis alexandrinus**Alectis ciliaris**Caranx hippos**Caranx senegallus**Chloroscombrus chrysurus**Decapterus rhonchus**Hemicaranx bicolor**Lichia amia**Selene dorsalis**Trachinotus ovatus**Trachinotus teraia*

42 LUTJANIDAE

*Lutjanus dentatus**Lutjanus goreensis*

43 GERREIDAE

*Eucinostomus melanopterus**Gerres nigri*

44 HAEMULIDAE

*Brachydeuterus auritus**Plectorhynchus macrolepis**Pomadasys jubelini**Pomadasys incisus**Pomadasys rogeri*

45 SPARIDAE

*Dentex canariensis**Sparus coeruleostictus**Boops boops*

46 LETHRINIDAE

Lethrinus atlanticus

47 SCIAENIDAE

*Pseudolithus elongatus**Pseudolithus senegalensis**Pseudolithus typus**Pteroscion peli*

48 MULLIDAE

Pseudupeneus prayensis

49 MONODACTYLIDAE

Monodactylus sebae

50 EPHIPPIDAE

Drepane africana

51 POMACENTRIDAE

Chromis chromis

52 CICHLIDAE

*Tylochromis jentinki**Sarotherodon melanothron**Oreochromis niloticus**Tilapia mariae**Tilapia guineensis**Hemichromis fasciatus**Hemichromis bimaculatus**Thysochromis ansorgii**Chromidotilapia guntheri*

53 MUGILIDAE

*Liza dumerili**Liza falcipinnis**Liza grandisquamis**Mugil cephalus**Mugil curema*

54 SPHYRAENIDAE

Sphyraena afra

55 POLYNEMIDAE

*Galeoides decadactylus**Polynemus quadrifilis**Pentanemus quinquarius*

56 SCARIDAE

Scarus hoefleri

57 BLENNIIDAE

Blennius cf. goreensis

58 GOBIIDAE

*Bathygobius soporator**Gobioides ansorgii**Nematogobius maindroni**Porogobius schlegelii**Yongeichthys thomasi**Gobionellus occidentalis**Chonophorus lateristriga*

59 ELEOTRIDAE

*Dormitator lebretonis**Bostrychus africanus**Eleotris daganensis**Eleotris senegalensis**Eleotris vittata*

60 PERIOPHTHALMIDAE

Periopthalmus barbarus

61 ANABANTIDAE

Ctenopoma kingsleyae

62 ACANTHURIDAE

Acanthurus monroviae

63 TRICHIURIDAE

Trichiurus lepturus

64 SCOMBRIDAE

Scomberomorus tritor

65 STROMATEIDAE

Stromateus fiatola

PLEURONECTIFORMES

66 BOTHIDAE

Citharichthys stampflii

67 SOLEIDAE

*Synaptura lusitanica**Pegusa triophthalmus*

68 CYNOGLOSSIDAE

Cynoglossus senegalensis

69 SYNODONTIDAE

Saurida brasiliensis

TETRAODONTIFORMES

70 TETRAODONTIDAE

*Ephippion guttiferum**Lagocephalus laevigatus**Sphoeroides spengleri*

71 DIODONTIDAE

Diodon maculatus

TABLEAU II

Comparaison de la richesse spécifique (R) de la lagune Ébrié avec celle d'autres milieux aquatiques tropicaux

Nom	Type	Localisation	Surface (km ²)	R	Source
Ébrié	Syst. lagun.	Côte-d'Ivoire	566	153	Présente étude
Aby	Lagune	"	424	82	CHARLES-DOMINIQUE (1993)
Agnéby	Riv. forestière	"		67	AIBARET et MERONA (1978)
Comoé	Fl. soud.-sahel.	"		82	MASLIN-LENY <i>et al.</i> (1979)
Sassandra	"	"		91	PAUGY <i>et al.</i> (1979)
Bandama	"	"		116	PAUGY et LÉVÊQUE (1977)
					MERONA <i>et al.</i> (1978)
Plateau cont.	Marin côtier	"		>172	CAVERIVÈRE (1982)
Bas-Ogooué	Estuaire	Gabon		66	LOUBENS (1966)
Sakumo	Lagune	Nigeria		20	PAULY (1975)
Casamance	Estuaire	Sénégal		85	AIBARET (1987)
Poelela	Lagune	Afr. du Sud	65	12	BLABER (1988)
Nhlangé (Kosi)	"	"	31	37	"
Sibaya	"	"	65	18	"
Santa Lucia	"	"	300	108	"
Swartvlei	"	"	11	25	"
Pangalanes	8 petites lag.	Madagascar	2 27	10 43	LASSERRE (1979)
Richards' Bay	Lagune	Afr. du Sud		74	MILLARD et HARRISON (1952)
Tchad	Lac	Afr. centrale	18 000	120	CARMOUZE <i>et al.</i> (1983)
Sainte-Lucie	Estuaire	Golfe Mexique		83	CHAVEZ (1979)
Nichupte	Lagune	"		37	"
Tuxpan	"	"		126	"
Alvarado	"	"		71	"
Laguna Madre	"	"		111	"
Tamiahua	"	"		49	"
Mandinga	"	"		24	"
La Mancha	"	"		42	"
Tabasco	Syst. lagunaire	"		62	RESENDEZ-MEDINA (1981)
Tamiahua	Lagune	"		56	RESENDEZ-MEDINA (1979)
Zontecopopan	"	"		50	"
Terminos	"	"		92	"
Jaguaribe	Estuaire	Brésil		86	OLIVEIRA (1976)
Huizache-Caimanero	Lagune	Mexique - Pacifique		44	WARBUTON (1978)

TABLEAU III

Comparaison de la distribution en espèces, genres et familles des poissons d'eau douce africains et des poissons de la lagune Ébrié

	Nombre d'espèces	Nombre de genres	Nombre de familles
Eaux douces africaines (POL 1973)	2 510	280	44
Lagune Ébrié	153	121	71

d'évaluer la capacité théorique d'un bassin. La première et la plus importante des conditions restrictives qui font que ce modèle ne s'applique pas aux lagunes (à la lagune Ébrié du moins) stipule que « les écosystèmes doivent constituer des ensembles isolés de façon que, sur leurs limites, leurs faunes ne subissent aucune pression de la part des faunes voisines ».

Leurs dimensions ont, certes, une influence sur la richesse spécifique des milieux lagunaires (tabl. II) mais, bien plus, cette richesse nous paraît devoir être reliée à l'importance de ses interfaces avec les milieux aquatiques adjacents (surface de contact, volumes transités, etc.).

La forte richesse spécifique de la lagune Ébrié s'expliquerait donc à la fois par ses grandes dimensions, sa diversité morpho-édaphique et par sa large ouverture aux écosystèmes marins et continentaux :

- le canal de Vridi constitue une communication permanente vers l'océan par laquelle transitent (dans les deux sens) des masses d'eau considérables (cf. I-4) ;
- les affluents sont multiples et surtout diversifiés puisque la lagune Ébrié reçoit la Comoé, grand fleuve de type soudano-sahélien, mais aussi des petits fleuves côtiers « forestiers » (la Mé, l'Agnéby). Elle est, en outre, bordée de nombreux marécages.

On a donc, d'une part, un milieu dont la « capacité d'accueil » est élevée (par sa diversité morpho-édaphique multipliée par la variété des conditions hydroclimatiques) et, d'autre part, un vaste potentiel de peuplement composé de formes marines côtières, de formes estuariennes et de formes continentales variées. Une partie très importante des espèces marines côtières est susceptible d'entrer en lagune (ALBARET ET ÉCOUTIN, 1990) selon des modalités et pour des durées variables. C'est également par la mer que les espèces estuariennes, euryhalines, et dont l'endémicité est faible, peuvent coloniser les milieux lagunaires. Nous verrons plus avant que ces formes, marines et estuariennes, sont les plus nombreuses en lagune Ébrié. On peut alors penser que les dimensions de l'interface avec le milieu marin ont une influence primordiale sur la richesse faunistique lagunaire.

Plus encore que la richesse spécifique, le nombre des familles ($N = 71$) est remarquable. À titre de comparaison, POLL (1973) évalue à 44 le nombre des familles (y compris 6 familles marines) comprenant toutes les espèces de poissons d'eau douce du continent africain. Le tableau III illustre la répartition comparée des espèces en genres et familles de l'ensemble des poissons d'eau douce africains et de l'ichtyofaune lagunaire. Les 71 familles sont inégalement représentées et beaucoup le sont par un seul genre et même par une seule espèce (tabl. I) ; à l'opposé 10 d'entre elles regroupent 41,8 % des espèces recensées (fig. 1). Quatre familles sont particulièrement bien représentées, dont 3 (les Carangidae, 11 espèces, les Clupeidae et les Gobiidae, 7 espèces chacune) sont marines et une, les Cichlidae (9 espèces), d'origine continentale. Toutes sont connues pour compter des formes bien adaptées à la vie estuarienne.

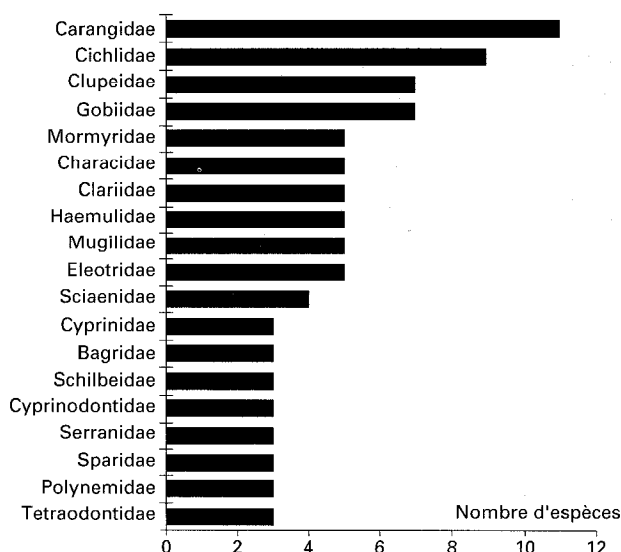


Figure 1
Classement, en nombre d'espèces, des
familles les mieux représentées
en lagune Ébrié.

Composition des peuplements

Plus, sans doute, que pour tout autre type de milieu aquatique, les spécialistes se sont heurtés aux problèmes de la définition et de la classification des milieux estuariens et lagunaires. D'abord et surtout fondées sur la salinité — dont la valeur taxologique est parfois réfutée (GUÉLORGET et PERTHUISOT, 1983) —, les diverses classifications proposées ont été maintes fois remaniées (voir KIENER, 1978, pour revue). Des classifications similaires, fondées sur les performances osmorégulatrices, ont été proposées pour les organismes qui peuplent ces milieux (KIENER, 1978).

Il apparaît à l'usage que ces classifications, indispensables pour décrire d'abord puis pour appréhender certains aspects fonctionnels des peuplements, ne sont guère satisfaisantes. Outre le degré d'euryhalinité, les caractéristiques fondamentales du cycle bioécologique de l'espèce (ou de la population) doivent être prises en compte : lieu de reproduction, répartition (abondance, régularité), existence de plusieurs écophases. Une telle classification de l'ichtyocénose constitue une forme de conclusion et de synthèse à l'étude d'un milieu ; elle demande de plus une certaine connaissance de la répartition et de la biologie des espèces dans les écosystèmes adjacents (ici l'océan et les affluents). Bien que globalement polyvalente, elle devra être revue dans le détail pour certaines espèces afin d'être adaptée à l'ichtyofaune d'autres milieux saumâtres ouest-africains.

À partir d'un point central, les formes exclusivement estuariennes, les différentes catégories créées se répartissent dans les deux directions marine et continentale (fig. 2).

FORMES ESTUARIENNES STRICTES (E.)

Dans cette catégorie sont regroupées les espèces présentes exclusivement ⁽¹⁾ en milieu lagunaire où se déroule la totalité du cycle biologique. C'est une catégorie relativement peu fournie où l'on peut très schématiquement distinguer deux sous-groupes.

Le premier est constitué de petites espèces, en général véritablement sédentaires car inféodées à un habitat particulier (coquilles d'huîtres, bois morts, palétuviers...). Leur abondance est mal connue car elles sont peu vulnérables aux engins de capture utilisés, que ce soit en pêche professionnelle ou expérimentale. Leur biologie, leur écologie et leur systématique restent, pour la même raison, bien souvent à préciser. Les Blenniidae, Gobiidae, Eleotridae, Periophthalmidae de même qu'une espèce de Cyprinodontidae, *Aplocheilichthys spilauchen*, appartiennent à ce groupe.

Le second est constitué d'espèces de taille moyenne souvent commercialisées et dont la biologie et l'écologie ont été abondamment étudiées : *Tylochromis jentinki*, *Sarotherodon melanotheron*, *Tilapia guineensis*, *Gerres nigri*.

Un exemple de ces formes totalement estuariennes est fourni par *Tylochromis jentinki jentinki*, objet d'une étude très complète d'AMON KOTHAS (1980, 1981, 1982 a et b).

T. j. jentinki est une espèce typiquement estuarienne dont le cycle biologique se déroule **complètement et uniquement** en eau saumâtre. Il s'agit d'une espèce faiblement euryhaline. Les abondances les plus fortes sont relevées dans les régions à faible salinité (1 à 5 g . l⁻¹) qui fournissent plus de 90 % des captures annuelles évaluées à 300 tonnes. Les captures au-delà de 25 g . l⁻¹ sont rares et nulles au-delà de 32 g . l⁻¹ en lagune Ébrié. De plus, l'espèce n'apparaît plus dans la liste ichtyofaunistique de la Casamance (ALBARET, 1987) alors qu'elle y figurerait avant la sursalure permanente de ce milieu. Les sexes sont séparés et il existe un net dimorphisme sexuel. La saison de reproduction s'étale d'août à février avec une ponte principale en novembre induite par l'élévation du niveau des eaux lagunaires. La taille des mâles et des

⁽¹⁾ Certaines de ces espèces totalement euryhalines peuvent exceptionnellement pénétrer assez haut dans le cours des fleuves ou s'aventurer en mer, ce qui selon DAGET et ILTIS (1965) explique que ces formes aient une répartition très étendue de l'embouchure du Sénégal à celle du Zaïre.

femelles à la première maturité est d'environ 160 mm. La fécondité est faible (1 100 œufs par kg) mais le taux de survie est élevé du fait de l'incubation buccale pratiquée par la femelle qui n'effectuerait qu'une ponte par saison de reproduction. La croissance est relativement lente par rapport à d'autres Cichlidae. Le régime alimentaire est constitué en grande partie de mollusques tel *Corbula trigona*.

Le « profil » ainsi dessiné n'est pas celui de toutes les espèces de cette catégorie. Ainsi *S. melanotheron* et *T. guineensis* sont-ils totalement euryhalins (0 à plus de 80 g . l⁻¹ en Casamance). Ils ont une reproduction pratiquement continue et une fréquence de ponte parfois élevée (le premier est un incubateur buccal, le second construit un nid et protège sa progéniture), leur régime alimentaire est plus ou moins omnivore à forte tendance phytophage. Les points communs à ces trois espèces sont une croissance lente, une fécondité unitaire faible à très faible et une protection très poussée des œufs et larves ainsi qu'un comportement territorial marqué.

FORMES ESTUARIENNES D'ORIGINE MARINE (E.m.)

Ce sont également des espèces caractéristiques de l'ensemble des milieux estuariens et lagunaires d'Afrique de l'Ouest, où ils constituent un groupe très important tant par le nombre des espèces qui le constituent que par leurs biomasses respectives. Il s'agit d'espèces d'origine marine parfaitement adaptées aux conditions lagunaires. La différence avec certains représentants du groupe précédent réside dans la présence d'individus, voire d'une population ou d'une écophase, obligée en mer. La reproduction a lieu en lagune mais peut également survenir en milieu marin. Les principaux représentants de cette catégorie se trouvent chez les Mugilidae (*Liza grandisquamis* et *L. falcipinnis*), les Haemulidae (*Pomadasys jubelini*), les Clupeidae (*Ethmalosa fimbriata*), les Carangidae (*Trachinotus teraia*), les Scianidae (*Pseudolithus elongatus*)...

L'importance économique et le rôle écologique de ces espèces, en particulier *Ethmalosa fimbriata*, au sein de l'écosystème lagunaire ont suscité de nombreuses études.

Ethmalosa fimbriata peut être présentée comme l'espèce type de cette catégorie. Étudiée en Côte-d'Ivoire par GERLOTTO (1976, 1979) et par ALBARET et GERLOTTO (1976) elle a fait l'objet d'un exposé synoptique réalisé par CHARLES-DOMINIQUE (1982) qui insiste sur l'extrême adaptation de ce Clupeidae aux conditions très variables des milieux estuariens et lagunaires. L'espèce tolère des taux de salinité très élevés (de 0 à plus de 80 g . l⁻¹ en Casamance, ALBARET, 1987) y compris au moment de la reproduction (jusqu'à 66 g . l⁻¹ en Casamance) qui s'étale sur une grande partie de l'année. La taille à la première maturité, en lagune Ébrié, est de 13 cm pour les mâles et de 14 cm pour les femelles, exceptionnellement 8,1 et 8,4 cm (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982). La fécondité est de l'ordre de 500 000 ovocytes par kilogramme de femelle.

Le régime alimentaire, de type planctophage, est lié aux disponibilités alimentaires du milieu. Les gros individus, de plus de 20 cm, sont rares en lagune.

En mer, où semblent demeurer les gros adultes, les ethmaloses sont rarement en quantité significatives devant la Côte-d'Ivoire. Elles représentent, au contraire, le plus fort tonnage (500 à 3 500 t par an) pour les pêches lagunaires (cf. IV-2).

FORMES ESTUARIENNES D'ORIGINE CONTINENTALE (E.c.)

Symétrique du groupe précédent par rapport au type E., se trouve un groupe d'espèces d'origine continentale parfaitement adaptées au milieu lagunaire où elles sont représentées par des populations permanentes, souvent abondantes et omniprésentes. La reproduction a lieu en lagune mais également dans les milieux continentaux fluviaux et lacustres où elles sont également représentées.

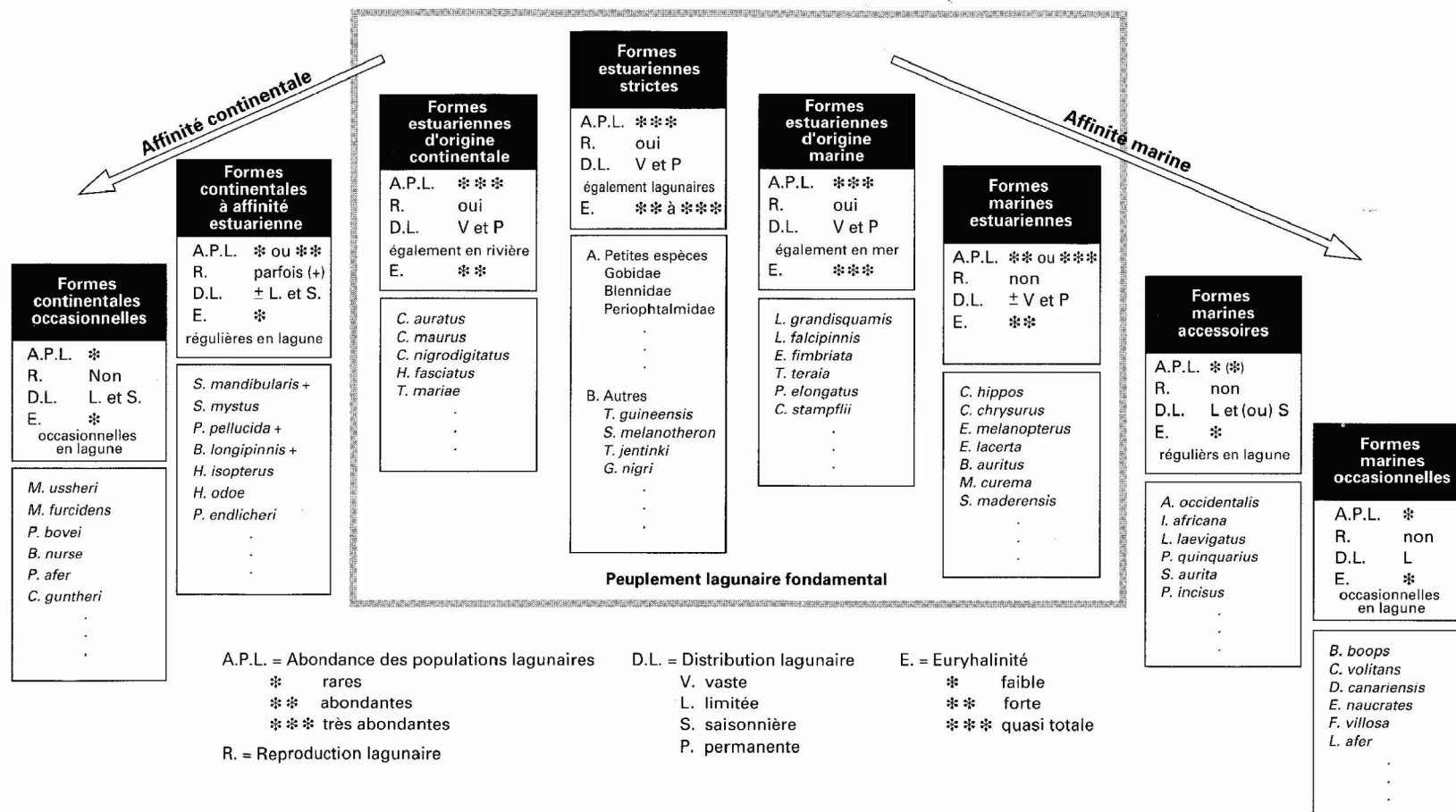


Figure 2

Les grandes catégories dans les peuplements de poissons de la lagune Ébrié.

Comme pour le groupe précédent les relations entre les « stocks » lagunaires et extralagunaires d'une même espèce sont mal connues. S'agit-il d'une même population panmixtique, de populations bien séparées, de sous-espèces voire d'espèces différentes ?

Les principaux représentants de ce groupe des espèces estuariennes continentales, moins fourni que son homologue marin, sont les Bagridae (*Chrysichthys nigrodigitatus*, *C. maurus*, *C. auratus*), le Clariidae *Clarias ebraiensis* et le Cichlidae *Hemichromis fasciatus*.

La biologie (surtout la croissance) des *Chrysichthys* a été étudiée par DIA (1975, 1982) en vue de leur utilisation pour l'aquaculture lagunaire.

C. maurus occupe tout l'espace lagunaire mais est surtout abondant dans les secteurs extrêmes, I à l'est, V et VI à l'ouest où sont capturés les plus gros individus (taille maximale observée = 373 mm). Ses effectifs diminuent lorsque l'on se rapproche du canal de Vridi. Il a été capturé dans des eaux à taux de salinité variant de 0 à 35 g . l⁻¹ mais paraît sensible aux conditions d'hypersalinité (quasi-disparition en Casamance). Son régime alimentaire, étudié par KONAN (1983), est constitué principalement de mollusques benthiques (*Corbula trigona*). La reproduction s'effectue surtout dans les secteurs oligohalins de la lagune dans des caches (bambous creux, anfractuosités de rochers...). La taille de première maturité se situe vers 130-140 mm et le sex-ratio est sensiblement équilibré.

FORMES MARINES - ESTUARIENNES (M.E.)

Avec ce groupe, qui n'a pas de véritable homologue continental, prend fin la « symétrie » évoquée précédemment, la diversité et l'abondance des formes marines étant nettement supérieures à celles des formes continentales.

Il se distingue du groupe E.m. par l'absence de reproduction lagunaire (mais un début de maturation sexuelle peut avoir lieu). Il s'agit également d'espèces marines ayant une large répartition spatiotemporelle en lagune correspondant à des aptitudes osmorégulatrices poussées. Elles sont représentées par des populations permanentes et abondantes. Les écophases juvéniles sont souvent largement dominantes voire exclusives. Les adultes de quelques-unes de ces espèces (*Polynemus quadrifilis*, *Sphyræna afra*...) pénètrent cependant en lagune où ils font (ou ont fait) l'objet de pêches particulières et saisonnières. Outre les espèces déjà citées on peut signaler certains Carangidae (*Caranx hippos*, *Caranx senegallus*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Trachinotus ovatus*, *Selene dorsalis*), Lutjanidae (*Lutjanus goreensis*), Gerreidae (*E. melanopterus*), Haemulidae (*Brachydeuterus auritus*), Mugilidae (*Mugil curema*), Serranidae (*Epinephelus aeneus*)...

Le cas de *Elops lacerta*, étudié par HIE DARÉ (1980, 1982) en ce qui concerne l'alimentation et la croissance, est un peu particulier. Il s'agit, comme les autres espèces de ce groupe, d'un poisson amphibiotique exclusivement thalassotoque. *E. lacerta* pénètre en lagune sous forme d'une larve leptocéphale puis y effectue sa métamorphose à une taille d'environ 8 mm. Toute la phase juvénile se développe ensuite en milieu lagunaire avant une migration catadrome de reproduction qui peut survenir dès 17 cm de longueur à la fourche. La taille maximale observée en lagune est de 36 cm ; elle est exceptionnelle car les individus de plus de 30 cm sont très rares. L'ensemble du cycle et particulièrement la phase lagunaire des larves et juvéniles ont un caractère obligatoire qui n'est pas la règle pour les autres espèces du groupe.

E. lacerta est un prédateur vorace se nourrissant des formes juvéniles de plusieurs espèces de poissons, beaucoup de Clupeidae et particulièrement des ethmaloses. Les crevettes *Penaeus* entrent également pour une part importante dans son alimentation.

Les espèces des quatre groupes présentés constituent les éléments fondamentaux de l'ichtyocénose de la lagune Ébrié (mais aussi plus largement des lagunes et estuaires d'Afrique de l'Ouest). Elles constituent la base même des peuplements lagunaires par leur permanence, leur abondance (ou, à défaut, leur régularité), et par le rôle essentiel qu'elles tiennent dans l'écologie et l'économie halieutique de ces écosystèmes.

Les groupes suivants sont constitués d'espèces souvent qualifiées de complémentaires, accessoires, occasionnelles, rares... Leur nombre et leur diversité est variable suivant le type, la taille, les caractéristiques hydroclimatiques du milieu considéré. Elles sont nombreuses et variées en lagune Ébrié.

FORMES MARINES ACCESSOIRES (M.a.)

Ce sont des espèces régulièrement capturées en lagune bien que rarement très abondantes et dont la présence est très limitée dans l'espace (à proximité de la communication avec l'océan) et (ou) dans le temps (saison sèche en général).

C'est notamment le cas de *Antennarius occidentalis*, *Fodiator acutus*, *Ilisha africana*, *Lagocephalus laevigatus*, *Sparus coeruleostictus*, *Pomadasys incisus*, *Pentanemus quinquarius*, *Sardinella aurita*, *Trichiurus lepturus*... Ces espèces ne sont, pour la plupart, pas capturées à des salinités inférieures à 20 g . l⁻¹. Principalement les phases juvéniles de ces espèces pénètrent en lagune, certaines, cependant, peuvent y accomplir leur maturation (cas de *Trichiurus lepturus* notamment).

Ce sont des formes littorales auxquelles une relative euryhalinité permet de pénétrer en lagune pour des raisons trophiques essentiellement. Le secteur III de la lagune pouvant alors (**mais seulement pour ce groupe d'espèces**) être considéré comme un diverticule marin.

FORMES MARINES OCCASIONNELLES (M.o.)

Ce sont des espèces toujours très rares, voire exceptionnelles dans les captures, et uniquement localisées à proximité du canal de Vridi. Parmi ces « visiteurs » plus ou moins inattendus figurent des espèces comme : *Boops boops*, *Chromis chromis*, *Cephalacanthus volitans* (grondin volant), *Dentex canariensis*, *Diodon maculatus* (poisson-porc-épic), *Echeneis naucrates* (remora), *Fistularia villosa* (poisson-trompette), *Lycodontis afer* (murène), *Scarus hoefleri* (poisson-perroquet), *Scorpaena angolensis* (rascasse)...

Nous avons déjà souligné que la richesse spécifique, les abondances (biomasses) et la diversité des cycles biologiques étaient nettement plus grandes sur l'axe marin du schéma (fig. 2) que sur l'axe continental. Ainsi l'équivalent du groupe M.E. n'existe pas et l'on peut se limiter à distinguer deux groupes chez les représentants véritablement continentaux de l'ichtyofaune lagunaire.

FORMES CONTINENTALES À AFFINITÉ ESTUARIEENNE (C.)

Nous avons réuni dans ce groupe des formes continentales essentiellement guinéennes ou indifférentes (au sens de DAGET et LITS, 1965) qu'une certaine tolérance aux basses salinités (moins de 5 g . l⁻¹) autorise à pénétrer en milieu saumâtre. Certaines, tel *Schilbe mandibularis*, le plus euryhalin, ont une large répartition lagunaire en période de crue. D'autres, parfois en abondance notable (*Parailia pellucida*, *Schilbe mystus*), restent cantonnées aux secteurs continuellement dessalés à proximité des fleuves (Comoé, Agnéby). Outre les Schilbeidae déjà cités, on note des Characidae : *Brycinus longipinnis* et *B. macrolepidotus*, certains Clariidae (*Clarias gariepinus*, *Heterobranchus longifilis*), ainsi que *Hepsetus odoe*, *Ctenopoma kingsleyae*, *Polypterus endlicheri*...

FORMES CONTINENTALES OCCASIONNELLES (C.o.)

On réunit dans ce groupe (équivalent à la catégorie M.o.) les espèces dont la présence est exceptionnelle en milieu lagunaire et toujours très limitée dans le temps (crue) et l'espace (secteur I, voisin du débouché de la Comoé). La plupart restent localisées dans des eaux totalement douces, notamment les Mormyridae (*Marcusenius ussheri*, *M. fuscus*, *Petrocephalus bovei*) ou très légèrement salées (*Brycinus nurse*, *B. imberi*, *Pelmatochromis guntheri*, *Papyrocranus afer*, *Hemichromis bimaculatus*...).

LA REPRODUCTION

Depuis le début des recherches sur les milieux saumâtres, les biologistes ont eu tendance à considérer, d'une manière très générale, les lagunes et estuaires comme des lieux de transit, des « nourriceries » pour les stades juvéniles d'espèces exogènes, marines principalement ; l'accomplissement du cycle biologique n'étant admis que pour quelques espèces dites sédentaires et accessoires, de petite taille, et bien souvent considérées comme de peu d'importance écologique et économique. La rigueur et la haute variabilité environnementales, obstacles physiologiques présumés à la reproduction, sont les arguments le plus souvent avancés pour expliquer l'absence ou la faiblesse de l'activité génésique lagunaire. En fait, de récents résultats tendent à montrer que les lagunes et estuaires, du moins ceux situés en milieu tropical, sont le lieu d'une importante activité de reproduction pour une gamme très large d'espèces de poissons.

En lagune Ébrié, les études concernant la biologie de la reproduction se situent à plusieurs niveaux. Celle de l'éthmaloïse (ALBARET et GERLOTTO, 1976), celle de *Tylochromis jentinki* (AMON KOTHAS, 1980) et celle des tilapias, *Tilapia guineensis* et *Sarotherodon melanotheron* (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1989) ont fait l'objet d'études très détaillées. Mais la reproduction a également été abordée dans le cadre d'études plus larges sur la biologie et l'écologie d'une espèce ou d'un groupe d'espèces : *Trachinotus teraia* (TRÉBAOL, 1987), les Mugilidae (ALBARET et LEGENDRE, 1985), les Gerreidae (ALBARET et DESFOSSEZ, 1988). Certains aspects de la physiologie et de l'éthologie de la reproduction des *Chrysichthys* ont été approfondis par HEM (1986) en vue de maîtriser la reproduction contrôlée de ces espèces en captivité. Enfin, pour l'ensemble des espèces lagunaires, des informations sont fournies sur la taille de première maturité, la maturation, les zones et périodes de reproduction et les conditions écologiques de sa réalisation par les résultats du programme d'étude des peuplements ichthyologiques de la lagune Ébrié.

Identification des espèces à reproduction lagunaire

L'essentiel des résultats résumés ici repose sur l'évaluation du stade sexuel par référence à des échelles de maturité fondées sur l'observation de critères macroscopiques. Ces échelles adaptées à la diversité des processus de maturation dérivent de celle créée par DURAND et LOUBENS (1970). Les avantages et inconvénients de cette méthode ont été discutés par ailleurs (ALBARET, 1977). En quelques cas, des compléments ont été apportés par le suivi de l'évolution du rapport gonado-somatique (RGS) et, dans le cas de l'éthmaloïse, également par des études histologiques et d'abondance d'œufs et de larves dans le milieu.

Au total, plus de trente espèces se reproduisent en lagune Ébrié (tabl. IV). De nombreuses autres (colonne 2 du tableau IV) peuvent y accomplir la maturation de leurs produits génitaux jusqu'au stade précédant leur émission et, occasionnellement, pour certaines d'entre elles, y pondre. D'autres, enfin, regroupées à la colonne 3 du tableau IV, présentes sous leur forme juvénile, peuvent accomplir un début de première maturation sexuelle sans que celle-ci aboutisse en milieu lagunaire.

Dans cette colonne ont également été rangées quelques espèces dont la maturation, parfois jusqu'à un stade avancé, ne se réalise que pour l'un des sexes en lagune (cas de *Galeoides decadactylus*, espèce à hermaphrodisme protandrique, et de *Scomberomorus tritor*).

Sur les dix espèces les plus abondantes dans notre échantillon, seulement trois (*Sardinella maderensis*, *Chloroscombrus chrysurus* et *Elops lacerta*) ne se reproduisent jamais en lagune.

Zones, périodes et conditions écologiques de la reproduction

La zone de reproduction d'une espèce n'est pas toujours équivalente à son aire de répartition dans un milieu donné. Plusieurs schémas peuvent être distingués en lagune Ébrié.

Les formes continentales (C.), comme *Brycinus longipinnis*, *Schilbe mandibularis* et *Parailia pellucida* ont une reproduction lagunaire limitée à la région la plus orientale (secteur I) et à proximité de l'embouchure des fleuves et rivières (Comoé : extrémité est du secteur II et Agnéby en secteur IV). C'est également

TABLEAU IV

Liste des espèces ayant une activité sexuelle en milieu lagunaire Ébrié

Reproduction lagunaire	Maturation avancée lagunaire	Début de maturation lagunaire
<i>Brycinus longipinnis</i>	<i>Antennarius occidentalis</i>	<i>Brachydeuterus auritus</i>
<i>Aplocheilichthys spilarchen</i>	<i>Apogon imberbis</i>	<i>Drepane africana</i>
<i>Chrysichthys auratus</i>	<i>Chromidotilapia guntheri</i>	<i>Eucinostomus melanopterus</i>
<i>Chrysichthys maurus</i>	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	<i>Galeoides decadactylus</i>
<i>Citarichthys stampflii</i>	<i>Dasyatis margarita</i>	<i>Marcusenius bruyerei</i>
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	<i>Eleotris senegalensis</i>	<i>Plectorhynchus macrolepis</i>
<i>Eleotris daganensis</i>	<i>Fodiator acutus</i>	<i>Pomadasys incisus</i>
<i>Eleotris vittata</i>	<i>Hemirhamphus balao</i>	<i>Sardinella maderensis</i>
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	<i>Heterobranchus isopterus</i>	<i>Scomberomorus tritor</i>
<i>Gerres nigri</i>	<i>Hyporhamphus picarti</i>	<i>Sphyræna afra</i>
<i>Gobionellus occidentalis</i>	<i>Liza dumerili</i>	
<i>Hemichromis fasciatus</i>	<i>Mugil curema</i>	
<i>Liza falcipinnis</i>	<i>Petrocephalus bovei</i>	
<i>Liza grandisquamis</i>	<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	
<i>Monodactylus sebae</i>	<i>Schilbe mystus</i>	
<i>Parailia pellucida</i>		
<i>Pellonula leonensis</i>		
<i>Pseudotolithus elongatus</i>		
<i>Pomadasys jubelini</i>		
<i>Porogobius schlegelii</i>		
<i>Sarotherodon melanothron</i>		
<i>Schilbe mandibularis</i>		
<i>Strongylura senegalensis</i>		
<i>Tilapia guineensis</i>		
<i>Tilapia mariae</i>		
<i>Trachinotus teraia</i>		
<i>Trichiurus lepturus</i>		
<i>Tylochromis jentinki</i>		
<i>Yongeichthys occidentalis</i>		

vers et dans les embouchures des cours d'eau que se reproduisent les *T. mariae* ; l'aire de reproduction et l'aire de répartition coïncident dans ce cas.

À l'opposé, certaines espèces du groupe E.m. (Estuariennes marines) tels *Pterocyron peli*, *Pseudotolithus elongatus* et *Liza grandisquamis* ont pour aire de reproduction le secteur maritime de la lagune (schématiquement, le secteur III). C'est également dans cette zone que les espèces du groupe M.E. des colonnes 2 et 3 du tableau IV effectuent leur maturation sexuelle avant la migration vers l'océan.

Enfin, beaucoup d'espèces et en particulier les formes estuariennes (groupe E.) ont une aire de reproduction (maturation et ponte) très vaste couvrant même dans certains cas l'ensemble du système lagunaire Ébrié. C'est le cas de *Liza falcipinnis*, *Monodactylus sebae*, *Tilapia guineensis*, *Sarotherodon melanothron*, *Tylochromis jentinki*, *Chrysichthys maurus* et *C. auratus*, *Pellonula leonensis*, *Strongylura senegalensis*... En ce qui concerne *Ethmalosa fimbriata* et *Gerres nigri*, seul le secteur I ne fait pas partie de l'aire d'activité sexuelle. Parmi toutes ces espèces certaines paraissent totalement indifférentes quant au lieu de ponte mais d'autres ont une zone préférentielle de reproduction : le secteur III pour beaucoup d'entre elles dont *G. nigri*, *E. fimbriata*, *P. jubelini* ; le secteur II pour *P. leonensis* ; les secteurs I, IV et V pour *T. jentinki*...

D'une manière générale, les périodes d'activité sexuelle sont très étalées dans le temps, voire continues. Ainsi certaines espèces comme *Monodactylus sebae*, *T. guineensis*, *S. melanotheron* peuvent-elles, en lagune Ébrié, se reproduire partout et tout le temps.

On note cependant un pic de reproduction en saison sèche (janvier, février, mars surtout) pour beaucoup d'espèces : *P. jubelini*, *C. stampflii*, *G. nigri*, *E. fimbriata*, *T. teraia*... Ces périodes de plus forte activité sexuelle, que traduisent les variations de la proportion d'individus matures, sont plus ou moins marquées selon les espèces ; elles sont très nettes chez l'ethmalose par exemple. Un second pic de maturation, de moindre importance, est souvent observé en août-septembre (petite saison sèche), en particulier chez *E. fimbriata*, *G. nigri* et *P. jubelini* (ALBARET et GERLOTTO, 1976 ; ALBARET et DESFOSSEZ, 1988).

À l'opposé, pour d'autres espèces (*T. jentinki*, *S. mandibularis*, *P. pellucida*, les *Chrysichthys*...) la reproduction a lieu durant la saison des pluies et la crue. Chez *T. jentinki* la ponte principale de novembre semble induite par l'élévation du niveau des eaux lagunaires (AMON KOTHIAS, 1982a, b). Chez les *Chrysichthys* le facteur primordial de maturation paraît être la baisse de température liée à la saison des pluies, la salinité pouvant avoir un rôle secondaire (HEM, 1986).

À cet étalement spatiotemporel de la reproduction correspond une large tolérance physiologique vis-à-vis des conditions écologiques de la reproduction. Pour de nombreuses espèces, celle-ci peut, en particulier, survenir dans une large gamme de salinité. Des poissons comme *M. sebae*, *C. stampflii*, *L. falcipinnis*, *T. guineensis*, *S. melanotheron* sont capables de se reproduire dans toute la gamme des salinités rencontrée en lagune Ébrié.

L'étude d'un milieu hypersalé (ALBARET, 1987) a montré que, pour les trois dernières espèces citées, la limite supérieure (plus de 80 g . l⁻¹) se situait bien au-delà de ce qu'on peut observer en lagune Ébrié.

Pour certaines espèces cependant la reproduction ne se fait qu'en milieu très dessalé, en général moins de 1 g . l⁻¹ (*S. mandibularis*, *T. mariae*) ou, au contraire, en milieu suffisamment salé, plus de 10 à 12 g . l⁻¹ pour *C. senegalensis*, *P. elongatus*, plus de 15 g . l⁻¹ pour *P. peli* et plus de 17,5 g . l⁻¹ pour *T. lepturus*.

Pour quelques espèces, dont *G. nigri*, on a pu montrer qu'en lagune Ébrié l'évolution de la salinité reflète mieux que tout autre paramètre l'évolution de la proportion d'individus en fin de maturation et en ponte (fig. 3).

Les résultats de LEGENDRE (comm. pers.) sur la survie larvaire de *Heterobranchus longifilis* et ceux de TRÉBAOL (1987) sur la motilité du sperme de *Trachinotus teraia* incitent cependant à ne pas assimiler possibilité de reproduction et plein succès de celle-ci. Dans l'un et l'autre cas, une péjoration du rendement de la reproduction est observée avec respectivement une augmentation ou une diminution de la salinité.

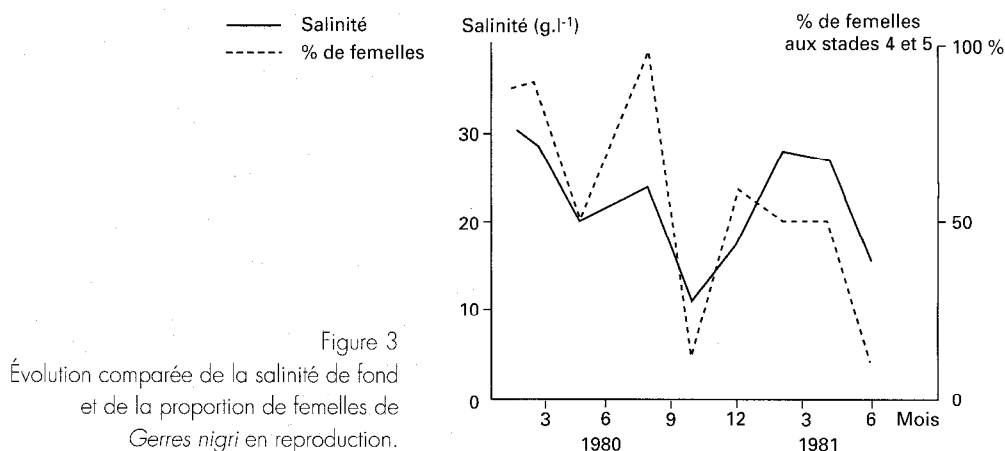


TABLEAU V

Taille à la première maturité d'espèces à reproduction (ou maturation) lagunaire
M : mâles, F : femelles, PPM : plus petit individu mature, L50 : longueur à la fourche (ou à défaut, totale)
à laquelle 50 % des poissons ont atteint la maturité sexuelle

Espèces		PPM (mm)	L50 (mm)
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	F	180	195
<i>Chrysichthys maurus</i>	M	100-110	120-130
	F	100-110	140
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	M	140-150	
	F	200-210	
<i>Citharichthys stampflii</i>	F		100-120
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	F	335	380-400
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	M	82	120
	F	92	130
<i>Galeoides decadactylus</i>	M	125	155
<i>Gerres nigr</i>	M	62	72
	F	70	82
<i>Hemichromis fasciatus</i>	F	80	
<i>Labeo coubie</i>	F	220	
<i>Liza falcipinnis</i>	M	188	230-270
	F	214	230-270
<i>Liza grandisquamis</i>	M	120	123
	F	131	140
<i>Mugil curema</i>	M	192	212
	F	209	222
<i>Plectorhynchus macrolepis</i>	M	250	
<i>Polypterus endlicheri</i>	F	320	
<i>Pomadasys jubelini</i>	M	130	150
	F	160	170
<i>Pseudotolithus elongatus</i>	M	172	190-200
	F	195	220-230
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	M		190
	F		(225)
<i>Pteroscion peli</i>	M	120	140-150
	F	142	150-160
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	M	148	
	F	146	180
<i>Schilbe mandibularis</i>	M	125	
	F	139	
<i>Schilbe mystus</i>	M	115	
	F	(145)	
<i>Sphyræna afra</i>	M	340	
<i>Tilapia guineensis</i>	M	120	180
	F	120	160
<i>Trachinotus teraia</i>	M	275-300	
	F	225-250	
<i>Trichiurus lepturus</i>	M	525	600
	F	555	660
<i>Tylochromis jentinki</i>	M	143	158
	F	147	158

Taille de première maturité, fécondité, développement larvaire

La taille de première maturité (TM1), ici la longueur (à la fourche, LF) à laquelle 50 % des individus, mâles ou femelles séparément, ont atteint un stade avancé de leur maturation sexuelle (supérieur ou égal au stade 3 de l'échelle adoptée), est connue pour pratiquement toutes les espèces se reproduisant en lagune. Les principaux résultats sont regroupés au tableau V. Employée dans de nombreux modèles de dynamique des populations, prise en compte pour l'évaluation du potentiel aquacole des espèces, la TM1 est également, en écologie, un élément de comparaison des stratégies développées par une même espèce dans des milieux différents. CHARLES-DOMINIQUE (1982) rappelle à ce propos que LONGHURST (1965) distingue chez l'ethmalose deux sortes de population :

- les populations plus ou moins enclavées vivant dans des milieux ayant une ouverture restreinte sur la mer et caractérisées par une TM1 faible de 10 à 14 cm (lagune de Lagos, lagune Ébrié, lac Nokoué...);
- les populations estuariennes qui ont une phase marine marquée, principalement pendant les saisons de crues, pour lesquelles la TM1 est de 16 à 18 cm (Sénégal, Gambie, Sierra Leone, delta du Niger...).

Les caractéristiques de la ponte de plusieurs espèces pour lesquelles les stades embryonnaires et larvaires sont connus ont été rassemblées dans le tableau VI qui illustre la diversité des stratégies rencontrées. Le développement larvaires de l'ethmalose, espèce la plus abondante dans l'ichtyoplancton lagunaire, est reproduit à la figure 4.

TABLEAU VI

Principales caractéristiques de la ponte chez quelques espèces de poissons en lagune Ébrié

D. ov. = diamètre des ovocytes en pré-ponte (mm), RGS = rapport gonado-somatique moyen en fin de maturation, F = nombre d'œufs pondus par gramme de poids de corps

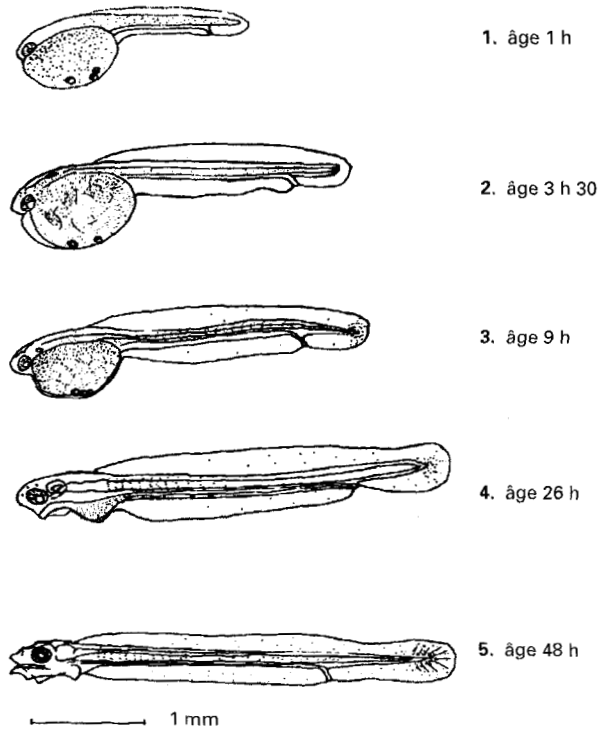
Espèces	D.ov.	RGS	F	Source des données
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	0,9	6,8	150 à 300	ALBARET et GERLOTTO (1976)
<i>Tylochromis jentinki</i>	5	3,8	1,1	AMON KOTHAS, (1982a, b)
<i>Trachinotus teraia</i>	0,7	1 à 3,8	298	TRÉBAOL (1987)
<i>Tilapia guineensis</i>	1,6		4,8	LEGENDRE et ÉCOUTIN (1989)
<i>Sarotherodon melanothron</i>	3,5		0,6	LEGENDRE et ÉCOUTIN (1989)
<i>Heterobranchius longifilis</i>	1,2 à 1,5		26 à 88	LEGENDRE (1986)

Conclusion

La lagune Ébrié est le lieu d'une importante activité de reproduction. La maturation, ou la maturation puis la ponte, y sont réalisées par près de cinquante espèces débordant largement la catégorie des espèces estuariennes « sédentaires » (E.).

L'activité reproductrice est très étalée dans le temps et dans l'espace avec, cependant, des périodes de moindre activité centrées sur les saisons sèches ou pluvieuses suivant l'origine continentale ou marine des espèces. C'est en secteur maritime (secteur III) que paraît se développer l'activité sexuelle maximale pour de nombreuses espèces et particulièrement dans certaines baies telle celle de Cocody (cf. III-1, fig. 2).

Les exigences environnementales, notamment en matière de salinité, sont généralement très faibles. L'euryhalinité de la plupart des espèces au moment de la reproduction est remarquable. Certaines semblent même capables de se reproduire dans deux milieux différents, mer et lagune (*E. fimbriata*, *P. jubelini*...). Mais deux types de questions se posent concernant d'une part l'efficacité de la reproduction (survie embryonnaire et larvaire) suivant les conditions environnementales et, d'autre part, l'existence de populations distinctes limitées à un type de milieu ou, au contraire, de populations panmictiques composées d'individus parfaitement euryhalins et eurybiotes y compris au moment de la reproduction.



Croissance des larves d'ethmalose de l'éclosion à 48 h

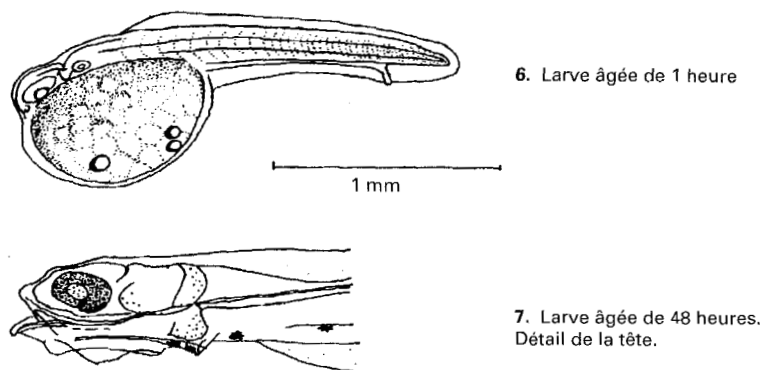


Figure 4

Caractéristiques des principaux stades du développement larvaire de l'ethmalose (ALBARET et GERLOTTO, 1976).

La diversité des comportements (et des stratégies) de reproduction est élevée, de la dispersion dans le milieu d'œufs très nombreux mais avec peu de réserves vitellines (*Liza*, *Ethmalosa*) jusqu'à la prise en charge vigilante des œufs (peu nombreux et bourrés de vitellus), des larves et des alevins par les parents qui pratiquent l'incubation buccale chez les *Sarotherodon* et les *Tylochromis* en passant par toutes sortes de « solutions intermédiaires » : recherche de zones écologiquement favorables au développement des œufs et larves, pontes fixées et cachées dans des anfractuosités du rocher ou des bambous creux (*Chrysichthys*), construction de nid dans le substrat et surveillance de la ponte et des formes juvéniles (*Tilapia guineensis*).

Les modalités de la reproduction ne sont pas figées et une espèce peut réagir en fonction des modifications drastiques que peut subir son environnement. En baie de Biétri, baie fortement polluée de la lagune Ébrié, ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE (1982) observent une diminution importante de la taille de première maturité de l'ethmalose (8,1 cm pour les mâles, 8,4 cm pour les femelles contre 13 et 14 cm ailleurs en lagune Ébrié). LEGENDRE et ÉCOUTIN (1989) observent pour leur part des variations de la fécondité unitaire, de la taille des ovocytes, et de la fréquence des pontes en fonction des conditions de vie (milieu naturel, captivité, saison) des *T. guineensis*. De telles adaptations constituent vraisemblablement un important facteur de résilience pour ces espèces.

RÉGIMES ALIMENTAIRES ET SCHÉMA TROPHIQUE

L'alimentation de quelques espèces de poissons de la lagune Ébrié a fait l'objet d'études détaillées : *Elops lacerta* (HIÉ DARÉ, 1980), *Ethmalosa fimbriata* (NIELAND, 1980 ; LAZZARO, comm. pers.), *Chrysichthys walkeri* (*C. maurus*) et *C. nigrodigitatus* (KONAN, 1983).

Dans d'autres cas, l'alimentation a été abordée dans le cadre plus général d'études consacrées à la biologie et l'écologie de certaines espèces ou groupes d'espèces : *Tylochromis jentinki* (AMON KOTHIAS, 1982a, b) *Trachinotus teraia* (TRÉBAOL, 1987), les Gerreidae (ALBARET et DESFOSSEZ, 1988), les Mugilidae (ALBARET et LEGENDRE, 1985). Ces études permettront d'examiner plus en détail quelques cas d'espèce. Une vision d'ensemble des préférences alimentaires des principales espèces lagunaires (tabl. VII) est donnée par les résultats de l'étude qualitative et semi-quantitative des contenus stomacaux d'une soixantaine d'espèces réalisée dans le cadre du programme d'étude des peuplements ichtyologiques. L'ensemble de ces résultats a pu être comparé, au moins partiellement, à ceux obtenus en mer en Côte-d'Ivoire (LE LOUEFF et INTÈS, 1973), au Sénégal (CADENAT, 1954) ou dans d'autres milieux estuariens d'Afrique de l'Ouest (LONGHURST, 1957 ; FAGADE et OLANIYAN, 1973).

Le tableau VII appelle certaines précisions. Dans la deuxième colonne (poissons juvéniles) ont été regroupés les larves, les alevins et formes juvéniles des grandes espèces mais aussi les adultes des petites espèces (*Porogobius schlegelii*, *Gobionellus occidentalis*, *Pellonula leonensis* surtout), soit tous les individus inférieurs à 80 ou 90 mm.

Il apparaît que les prédateurs sont très largement majoritaires puisque ichtyophages, malacophages, mangeurs de gros crustacés et insectivores confondus représentent plus de 80 % des espèces étudiées.

Les poissons entrent dans 64 % des régimes alimentaires (dans 79 % des régimes de prédateurs). La prédation s'exerce surtout sur les formes juvéniles et sur les petites espèces qui apparaissent onze fois en tant qu'aliment principal. Les jeunes Clupeidae (*E. fimbriata*, *P. leonensis*) et les Gobiidae (*P. schlegelii* et *G. occidentalis*) sont les proies les plus fréquentes.

Les mollusques sont présents dans 39 % des régimes alimentaires (dans 48 % des contenus stomacaux de prédateurs). Les bivalves constituent les proies les plus importantes, ils apparaissent cinq fois à titre principal dans l'alimentation d'une espèce et l'espèce *Corbula trigona* est de loin la plus abondante.

Les crustacés sont les proies les plus répandues dans les contenus stomacaux, ils apparaissent chez 41 espèces soit près de 70 % des formes étudiées et plus de 85 % des prédateurs. Au sein de ce groupe, les crevettes sont largement dominantes, elles apparaissent trente-six fois dont sept en tant qu'aliment principal. Ce sont surtout des pénéides (postlarves, formes juvéniles et subadultes) mais aussi des mysidacés et des *Leucifer* parfois en quantités importantes.

TABLEAU VII
Régimes alimentaires des poissons de la lagune Ébrié

PROIES	POISSONS			MOLLUSQUES				CRUSTACÉS			PLANCTON MICROBENTHOS		DIVERS				
	œufs	juvéniles	adultes	bivalves	céphal.	gastér.	indét.	crevettes	crabes	autres	zoo.	phyto.	débris organ.	sable	insectes	autres	
ESPÈCES																	
<i>Brycinus macrolepidotus</i>															xx	gr.	
<i>Antennarius occidentalis</i> *		x						x		x							
<i>Arius latiscutatus</i>		x					x	x	x								
<i>Brachydeuterus auritus</i> *		x						x			x						
<i>Caranx hippos</i> *		x	x					xx	x	x							
<i>Cephalacanthus volitans</i>		x					x	x	x	x							
<i>Cloroscombrus chrysurus</i> *		x			x			x	x	x	x		x				
<i>Chrysichthys maurus</i> *		x		xx		x		x			x		x				
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i> *				xx				x	x	x	x		x				
<i>Chrysichthys auratus</i> *				x							x						
<i>Citharichthys stampflii</i> *		xx						xx	x	x							
<i>Cynoglossus senegalensis</i> *		x					x	x	x								
<i>Dasyatis margarita</i>				x				x	x	x						an.	
<i>Eleotris senegalensis</i>		x					x										
<i>Eleotris vittata</i>		x	x				x	x									
<i>Elops lacerta</i> *		xx	x	x	x		x	xx		x							
<i>Epinephelus aeneus</i> *		xx	x		x			xx	x	x							
<i>Ethmalosa fimbriata</i> *											xx	xx	x	x		an.	
<i>Eucinostomus melanopterus</i> *	x			x		x		x		x	x		x		x		
<i>Galeoides decadactylus</i> *		x						xx	x	x							
<i>Gerres nigri</i> *	x			x		x	x			x	x		x	x	x		
<i>Gobioides ansorgii</i>													x				
<i>Gobionellus occidentalis</i> *												x	x				
<i>Hemichromis fasciatus</i> *		xx						x	x	x			x				
<i>Hepsetus odoe</i>		x															
<i>Ilisha africana</i> *		xx						x									
<i>Lagocephalus laevis</i>		x			x			x									
<i>Liza dumerili</i>												x	x	x			
<i>Liza falcipinnis</i> *											x	xx	x	x		an., al.	
<i>Liza grandisquamis</i> *	x										x	xx	xx	x			
<i>Lutjanus goreensis</i>		x	x					x	x								
<i>Monodactylus sebae</i> *		x						x			x				x		
<i>Mugil curema</i> *												x	x	x		al.	
<i>Pellonula leonensis</i> *		xx						x					x		x (x)		
<i>Pentanemus quinquarius</i>		x						x		x							
<i>Grammoplites gruveli</i>										x							

PROIES	POISSONS			MOLLUSQUES				CRUSTACÉS			PLANCTON MICROBENTHOS		DIVERS			
	œufs	juvéniles	adultes	bivalves	céphal.	gastér.	indét.	crevettes	crabes	coques	zoo.	phyto.	débris organ.	sable	insectes	coques
<i>Plectorhynchus macrolepis</i>		x						x								
<i>Polynemus quadrifilis</i> *	x	x						xx	x							
<i>Polypterus endlicheri</i>								x								
<i>Pomadasys incisus</i>		x														
<i>Pomadasys jubelini</i> *		x		x		x		x	x							
<i>Porogobius schlegelii</i> *	x	x					x					x	x	x		
<i>Priacanthus arenatus</i>								x	x	x						an.
<i>Pseudotolithus elongatus</i> *		xx						xx								
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>		x						x	x	x						
<i>Pseudupeneus prayensis</i>							x			x						
<i>Pteroscion peli</i> *		x			x		x	x		x						
<i>Sardinella maderensis</i> *	x							x			xx		x			an.
<i>Sarotherodon melanotheron</i> *											x	xx	xx			al.
<i>Schilbe mandibularis</i> *		xx	x				x			x			x	x	xx	gr.
<i>Schilbe mystus</i>		x														
<i>Scomberomorus tritor</i> *		xx	x													
<i>Selene dorsalis</i> *		xx						x			x					
<i>Sphyræna piscatorum</i> *		xx	xx					x								
<i>Strongylura senegalensis</i> *		xx	x												x	
<i>Tilapia guineensis</i> *							x				x	xx	x	x		al.
<i>Trachinotus teraia</i> *		x		xx				x	x				x			
<i>Trichiurus lepturus</i> *		x	xx					x					x			
<i>Tylochromis jentinki</i> *		x		xx		x		x				x	x			

gr. : graines, an. : annélides, al. : filaments algaux ; x présent régulièrement, xx dominant.

* : espèces en abondance notable dans les peuplements lagunaires.

Les éléments du plancton et du microbenthos ont été regroupés dans le tableau VII. L'ensemble ainsi constitué est divisé en deux fractions : animale et végétale. Il est en effet souvent délicat de déterminer la nature planctonique ou benthique des micro-organismes proies (qui peuvent d'ailleurs être l'un puis l'autre suivant un rythme nycthéméral). Une connaissance suffisante de l'éthologie de la plupart des espèces permettra, sans avoir recours à la nature exacte des proies, de distinguer les poissons filtreurs planctonophages de ceux se nourrissant sur le fond (*bottom-feeders* des Anglo-Saxons). Plus importante pour le schéma global, est la distinction entre zoomicrophages et phytomicrophages établie au tableau VII. Le zooplancton et (ou) le microbenthos apparaissent quinze fois dans le régime alimentaire des espèces étudiées (dont deux fois seulement à titre principal). Le phytoplancton et le microphytobenthos n'apparaissent que dans neuf régimes alimentaires mais dans cinq à titre principal.

Aux éléments du microbenthos sont régulièrement associés dans les contenus stomacaux des débris organiques (présents dans 16 cas au tableau VII). Selon ODUM et DE LA CRUZ (1963), ce terme (*organic detritus*) regroupe « tout type de matériel d'origine biologique à différents stades de décomposition ». Dans la présente étude les particules considérées mesurent de quelques dizaines de microns à quelques millimètres. Des insectes, essentiellement d'origine terrestre, interviennent sept fois dans les régimes alimentaires dont deux à titre principal pour des espèces continentales (*Brycinus macrolepidotus* et *Schilbe mandibularis*). Ils sont également très abondants dans les estomacs de *Pellonula leonensis*.

Certaines des espèces figurant au tableau VII sont peu fréquentes ou même rares en lagune. Aussi, dans la perspective d'identifier les principales voies de transfert d'énergie, n'ont été prises en compte à la figure 5 que la quarantaine d'espèces constituant l'essentiel de l'ichtyomasse lagunaire telle qu'elle a pu être appréhendée par les diverses techniques d'échantillonnage utilisées (espèces marquées d'un astérisque au tableau VII).

Ces résultats ont un caractère très général. Ils ne tiennent pas compte, en particulier, de l'évolution qualitative et quantitative du régime alimentaire avec la taille (l'âge, les écophases) des individus d'une même espèce. Ainsi, BLABER et WHITFIELD (1977) ont étudié l'évolution du régime alimentaire avec l'augmentation en taille des formes juvéniles de onze espèces de mullets. La séquence observée est la suivante : zooplancton puis zooplancton et microbenthos et enfin microbenthos composé en grande partie d'organismes et de débris végétaux. De même, *Chrysichthys maurus*, malacophage à l'état adulte, serait selon KONAN (1983) zooplanctonophage dans sa phase juvénile. D'une manière plus générale, on

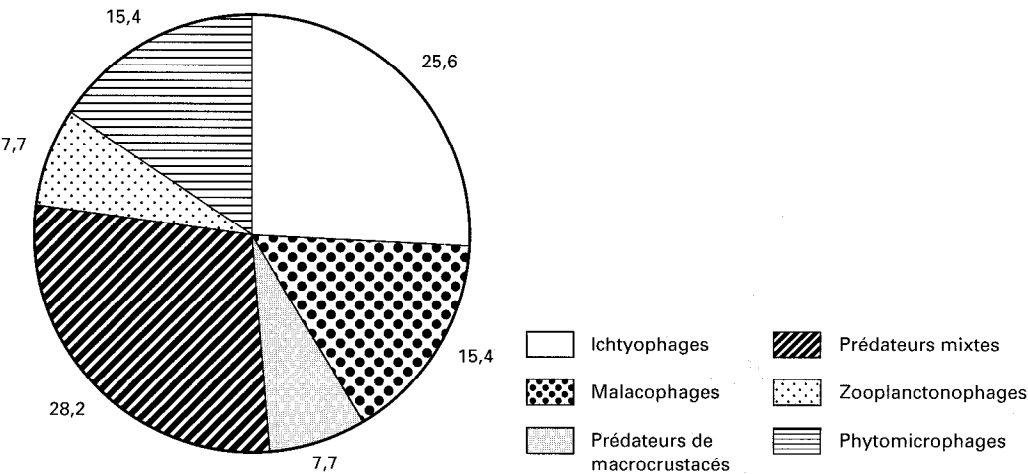


Figure 5
Répartition des espèces lagunaires dans les différentes catégories trophiques (pourcentage).

peut considérer avec CARR et ADAMS (1973) que la plupart — si ce n'est toutes — des espèces lagunaires passent durant leur phase juvénile par un stade planctonophage plus ou moins long et marqué. Dans tous les cas étudiés par ces auteurs (21 espèces), le zooplancton était consommé en quantités mesurables alors que le phytoplancton n'apportait pas de contribution significative aux contenus stomacaux. On peut donc considérer que la prédation exercée sur le zooplancton (plus largement sur la microfaune) est d'une certaine manière sous-estimée au tableau VII et à la figure 5, qui ne prennent pas en compte les formes larvaires et juvéniles inférieures à 60-70 mm.

On retiendra que l'ichtyofaune de la lagune Ébrié se caractérise par une très forte proportion de prédateurs (voisine de 80 %) dont la majorité n'est pas « spécialisée » (prédateurs mixtes). Lorsque spécialisation il y a, elle se fait soit aux dépens des poissons (formes juvéniles et petites espèces), soit à ceux des mollusques (bivalves). Les prédateurs lagunaires sont de taille petite ou moyenne. Les grands prédateurs sont rares et au-delà d'une taille de 10 à 12 cm il est fort improbable qu'un poisson finisse dans l'estomac d'un gros *Sphyræna* ou d'un *Polynemus*. Bien que n'étant la nourriture préférentielle que dans 8 % des cas, les crustacés (crevettes pénéides et mysidacés essentiellement) entrent dans la quasi-totalité des régimes alimentaires des prédateurs et constituent donc pour les poissons une source alimentaire capitale.

Les microphages ne représentent qu'un peu plus de 20 % des espèces mais parmi leurs représentants se trouvent quelques-unes des formes les plus abondantes en lagune avec en premier lieu l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata*) dont LAZZARO (comm. pers.) a montré l'opportunisme alimentaire, l'espèce adaptant son régime aux disponibilités en plancton du milieu en exerçant sa prédation aussi bien sur les organismes du phytoplancton que du zooplancton ou même du microbenthos.

Les Mugilidae, espèces essentiellement phytophages et détritivores, représentent avec l'espèce précédente et les tilapias (*Tilapia guineensis* et *Sarotherodon melanotheron*) les principaux consommateurs primaires au sein de l'ichtyofaune qui en compte fort peu. Comme les tilapias, les mullets utilisent la microflore benthique (et occasionnellement la micro- et la méiofaune) et sont comme eux aptes à consommer (lyse et digestion des cellules) les algues bleues et les bactéries (PAYNE, 1978 ; MORIARTY, 1976). Pour Moriarty, il est clair que les bactéries ont dans l'alimentation de *Mugil cephalus* une importance aussi grande que les diatomées. Ce que confirme l'opinion d'auteurs comme DAY et YANEZ-ARANCIBIA (1982) et FENCHEL (1971) ; selon ce dernier « plus que les détritus eux-mêmes, ce seraient les bactéries et les micro-organismes qui leur sont associés qui constituent la source alimentaire principale des détritivores ». On peut à ce sujet dès à présent souligner l'importance de la voie détritique (détritus → bactéries → détritivores → carnivores → bactéries) dans le réseau trophique lagunaire, voie dont les crevettes sont un maillon capital (mais elles participent également à la voie : producteurs primaires → herbivores → carnivores → bactéries).

On retiendra encore la rareté des chaînes linéaires et des relations prédateur/proie exclusives ou seulement très déterminées. L'ensemble des espèces montre au contraire une faible spécialisation alimentaire, une forte adaptabilité voire un grand opportunisme trophique.

CARACTÉRISTIQUES DÉMOGRAPHIQUES PRINCIPALES DES POPULATIONS

Structures en tailles

Faute de date de naissance définie, de cohortes particulièrement abondantes et distinctes et donc de filiations modales cohérentes, la croissance des espèces lagunaires est souvent délicate sinon impossible à établir par l'analyse des structures démographiques. De même, les marques de croissance sur les tissus durs (écailles, os, otolithes), bien que souvent nombreuses, sont difficiles à interpréter. En conséquence, peu d'espèces ont fait l'objet d'études de croissance : *T. jentinki* (AMON KOTHAS, 1982), *E. fimbriata* (GERLOTTO, 1976), *C. nigrodigitatus* (DIA, 1975), *E. lacerta* (HIÉ DARÉ, 1982). On retiendra également l'étude de la croissance des tilapias en semi-captivité effectuée par LEGENDRE (1983, 1986).

Aussi LEGENDRE et ALBARET (1990) se fondant sur la relation positive entre la taille maximale observée (TMO) et la taille à 1 an et 2 ans suggèrent d'utiliser la TMO comme outil d'évaluation rapide de la croissance en l'absence de données de base.

Les structures en tailles, établies pour toutes les espèces capturées en lagune globalement et par sexe, fournissent une image de la structure des populations lagunaires et permettent d'en distinguer schématiquement trois types principaux :

- des populations, parfois très abondantes, constituées uniquement, ou essentiellement, de formes juvéniles (fig. 6 a) ;
- des populations à structure plurimodale constituées de formes juvéniles, de préadultes et de jeunes reproducteurs, les gros adultes étant absents ou rares en lagune (fig. 6 b) ;
- des populations également plurimodales comprenant l'ensemble des phases du cycle biologique de l'espèce (fig. 6 c).

Décomposées par sexe, les distributions de fréquences des tailles révèlent dans un certain nombre de cas un décalage (léger chez les jeunes, plus important chez les adultes) entre les groupes modaux correspondant aux mâles et aux femelles. Dans le cas général, la différence de taille est en faveur des femelles, systématiquement plus grandes que les mâles (fig. 7). Parmi les diverses espèces étudiées

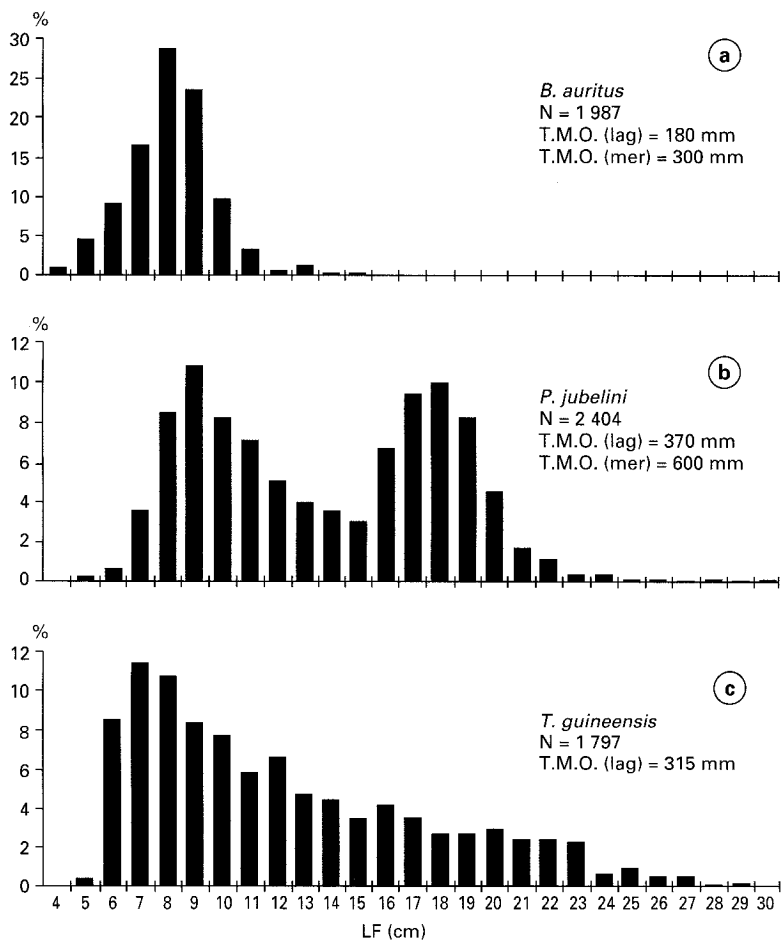


Figure 6
Exemples de structures en taille :
populations a) juvénile ; b) plurimodale incomplète (la population des adultes est marine) ;
c) plurimodale complète.

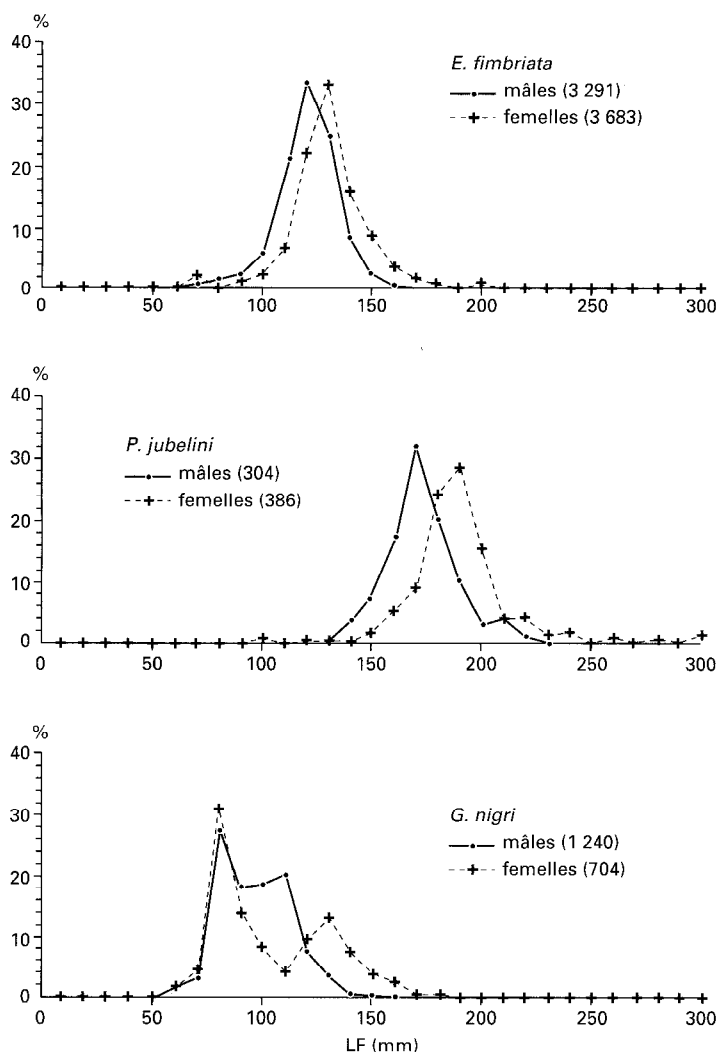


Figure 7

Décomposition par sexe des distributions de fréquences de tailles chez plusieurs espèces de poissons de la lagune.

seul *T. guineensis* présente une situation inverse. Ces différences relevées tant dans les distributions cumulées que mensuelles sont généralement interprétées comme le résultat d'une croissance différente des deux sexes, interprétation d'ailleurs confirmée lorsque la croissance de l'espèce a été étudiée.

Proportion des sexes

Le sex-ratio de nombreuses espèces (tabl. VIII) s'écarte de la valeur dite « normale » de l'égalité numérique entre les sexes (sex-ratio génotypique égal à 1). Certaines espèces à hermaphroditisme successif n'étant pratiquement représentées en lagune que par l'un des sexes (*Galeoides decadactylus*, par exemple).

Pour une proportion relativement importante des espèces étudiées, on a pu mettre en évidence l'existence d'une relation sex-ratio - taille particulière. Quelques exemples très caractéristiques sont donnés à la figure 8. Ces relations, dont l'interprétation est délicate, peuvent résulter de l'interaction de plusieurs phénomènes (GARCIA et ALBARET, 1977), mais la croissance différentielle liée au sexe observée (ou suggérée par les distributions des fréquences de tailles et les TM1 et TMO différentes pour les deux sexes) peut être retenue comme facteur explicatif principal.

TABLEAU VIII

Pourcentages de mâles et de femelles de quelques populations lagunaires (toutes époques, tous secteurs confondus)

Espèces	Nb. observés	M	F
<i>Brachydeuterus auritus</i>	275	63,6	36,4
<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	1 312	57,3	42,7
<i>Chrysichthys maurus</i>	1965	52,6	47,4
<i>Chrysichthys filamentosus</i>	507	47,7	52,3
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	74 056	59,6	40,4
<i>Galeoides decadactylus</i>	141	92,9	7,1
<i>Gerres nigri</i>	10 614	65,1	34,9
<i>Gobionellus occidentalis</i>	89	23,6	76,4
<i>Hemichromis fasciatus</i>	311	30	70
<i>Liza falcipinnis</i>	98	52	48
<i>Liza grandisquamis</i>	620	72,1	27,9
<i>Monodactylus sebae</i>	587	49,9	50,1
<i>Mugil curema</i>	117	54,7	45,3
<i>Pellonula leonensis</i>	812	30,3	69,7
<i>Polynemus quadrifilis</i>	198	77	23
<i>Pomadasys incisus</i>	53	30,2	69,8
<i>Pomadasys jubelini</i>	2 590	56,4	43,6
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	79	73,4	26,6
<i>Pseudotolithus elongatus</i>	1 140	58	42
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	995	50,4	49,6
<i>Schilbe mandibularis</i>	311	42,8	57,2
<i>Tilapia guineensis</i>	902	47,2	52,8
<i>Tilapia mariae</i>	46	39,1	60,9
<i>Trichiurus lepturus</i>	50	26	74
<i>Tylochromis jentinki</i> *	3 244	48,1	34,9

* d'après AMON KOTHAS, 1982a, b.

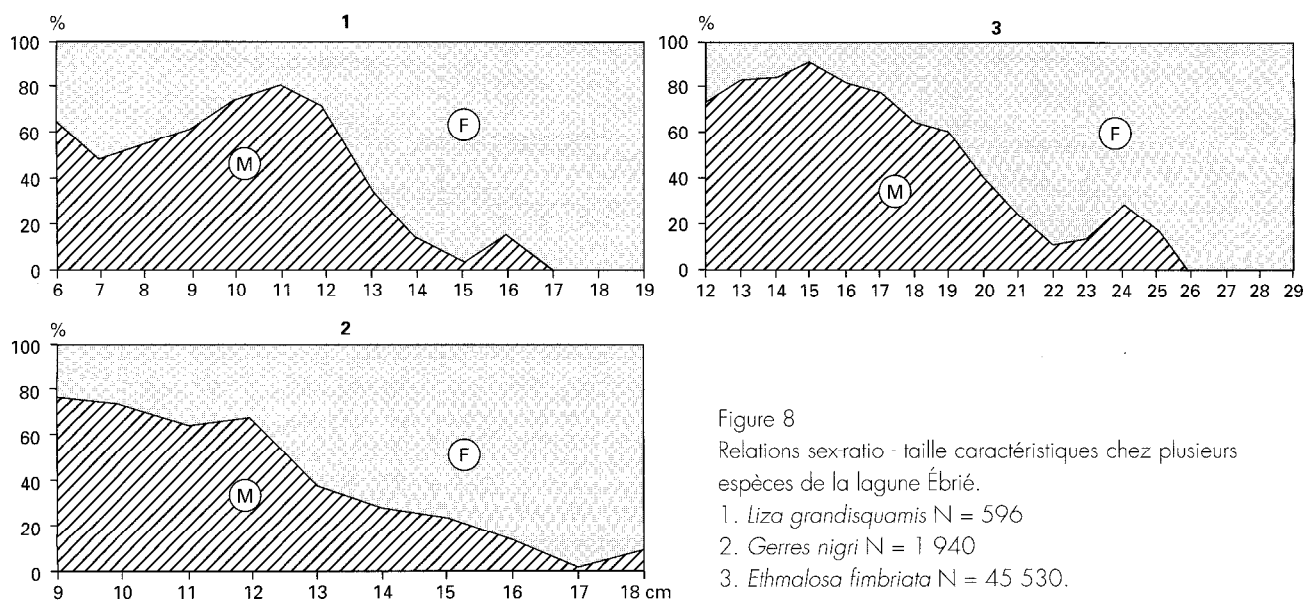


Figure 8

Relations sex-ratio - taille caractéristiques chez plusieurs espèces de la lagune Ébrié.

1. *Liza grandisquamis* N = 5962. *Gerres nigri* N = 1 9403. *Ethmalosa fimbriata* N = 45 530.

Schémas de peuplement, organisation des communautés

Le recrutement des populations de poissons lagunaires se fait à partir de trois origines distinctes : les formes juvéniles d'espèces marines et continentales qui pénètrent en lagune à un stade plus ou moins avancé de leur développement d'une part et, d'autre part, les formes juvéniles des espèces qui s'y reproduisent obligatoirement, régulièrement ou occasionnellement.

Des communautés vont s'organiser à partir de ces différentes sources de peuplement en fonction des cycles bioécologiques des espèces (en premier lieu de leurs aptitudes écophysologiques), des « possibilités d'accueil » du milieu (les disponibilités trophiques en particulier) et des relations interspécifiques.

Compte tenu de la diversité et de la variabilité environnementales de la lagune Ébrié, on doit s'attendre à y trouver des degrés d'organisation très inégaux dans les communautés de poissons suivant la zone lagunaire et la saison considérées. Des indices simples et néanmoins synthétiques, fréquemment utilisés en écologie, permettent une première approche de cette variété dans les structures de peuplement ; ce sont, outre la richesse spécifique déjà mentionnée, la diversité spécifique et l'équitabilité ⁽¹⁾.

En ce qui concerne les peuplements de la lagune Ébrié, ces indices ont été calculés à partir des distributions d'abondance des espèces dans les échantillons récoltés à la senne tournante ⁽²⁾ selon un protocole et des modalités bien définis (ALBARET et LEGENDRE, 1985). La reproductibilité de cette méthode a permis de considérer chaque coup de senne comme une unité d'effort de pêche stable et les abondances tant spécifiques que globales ont été estimées par les prises (en effectifs et en poids) par unité d'effort (= une opération de pêche).

VARIATIONS DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE SUIVANT LES SECTEURS LAGUNAIRES

Le nombre global d'espèces recensées en lagune Ébrié ne rend pas compte des profondes différences qui existent entre ses différentes régions. La figure 9 montre une diminution progressive de la richesse spécifique au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'ouverture sur l'océan. Cette diminution n'est cependant pas symétrique de part et d'autre du canal de Vridi ; elle est plus accentuée à l'ouest qu'à l'est où figurent dans les relevés un nombre plus important d'espèces continentales appartenant aux groupes C. et C.o. (fig. 10).

ÉVOLUTION SPATIALE DE LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET DE L'ÉQUITABILITÉ

Selon LEGENDRE et LEGENDRE (1984), « la diversité spécifique est une mesure biotique d'informations multidimensionnelles, relative aux différentes dimensions d'une communauté » où l'espèce est prise comme élément de référence ; « c'est une mesure de la composition en espèces d'un écosystème, en

⁽¹⁾ On pourra se reporter à AMANIEU et LASSERRE (1982) qui présentent un exposé synthétique de la notion de structure des communautés lagunaires et de l'utilisation de ces indices.

⁽²⁾ Nous avons déjà précisé plus haut que l'abondance des petites espèces (petits Clupeidae, Gobiidae, Blenniidae) et des formes juvéniles était mal évaluée (problème de sélectivité de maille) par la senne tournante qui recrute à partir de 4 à 6 cm suivant les espèces. De même, un certain échappement est possible pour les espèces qui s'enfouissent dans le sédiment (*Synaptura lusitanica*, *Pegusa triophthalmus*) ou qui sautent par dessus le filet (mulets et tilapias). Dans ce dernier cas, l'échappement a, le plus souvent, pu être évalué par comptage. Pour les petites espèces l'occurrence dans les contenus stomacaux peut constituer un indice d'abondance indirect.

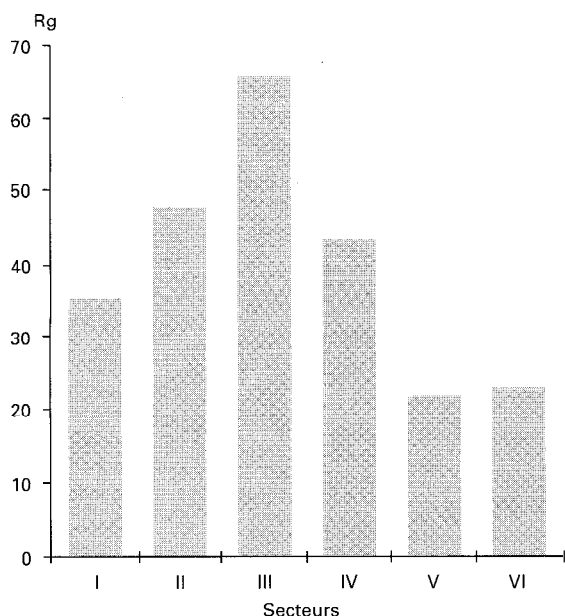


Figure 9
Variation de la richesse spécifique globale (Rg) dans les différents secteurs lagunaires.

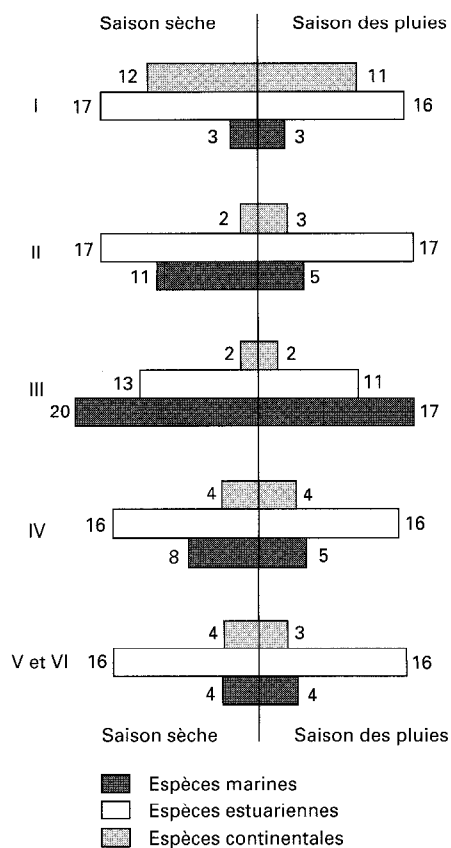


Figure 10
Variations de la composition des peuplements, en nombre d'espèces, suivant le secteur lagunaire et la saison.

termes de nombre d'espèces et de leurs abondances relatives ». L'indice de diversité de Shannon (Ish) est le plus souvent utilisé et DAGET (1976) en donne plusieurs exemples d'application à l'écologie aquatique. Ish renseigne sur le plus ou moins grand étalement de la distribution des individus regroupés en espèces (Ish est maximum lorsque toutes les espèces sont également représentées dans l'échantillon).

L'équitabilité, ou régularité, symbolisée par E est définie par DAGET (1976) comme le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale (égale à $\log_2 R$, R étant la richesse spécifique).

AMANIEU et LASSERRE (1982) conviennent que Ish mesure le degré d'organisation de la communauté et E la qualité de cette organisation. E varie entre 0 et 1 et plus il est proche de 1, plus on est en droit d'estimer que la structure de la communauté observée témoigne des ajustements progressifs des différentes espèces aux contraintes résultant de leur environnement biotique et abiotique.

Le tableau IX résume l'évolution des paramètres structuraux des communautés ichthyologiques échantillonnées dans les six secteurs lagunaires préétablis ainsi qu'en baie de Cocody, cas particulier sur lequel nous reviendrons. La diminution de la richesse spécifique vers les secteurs extrêmes, que l'on vérifie sur les valeurs moyennes après les avoir mises en évidence sur les valeurs globales, s'accompagne d'une tendance à l'augmentation de la diversité et de l'équitabilité correspondant, semble-t-il, à une plus grande structuration des communautés.

En secteur III, directement influencé par les apports océaniques, la richesse moyenne est la plus élevée contrairement à Ish et E qui y atteignent leurs plus faibles valeurs. Celles-ci peuvent être interprétées comme l'indice d'un peuplement faiblement structuré, soumis aux aléas des échanges hétérogènes avec l'océan (AMANIEU et LASSERRE, 1982, parlent de peuplements pseudo-communautaires dans de tels cas). Selon LEGENDRE (1973), la régularité de la distribution des espèces (l'équitabilité) serait inversement proportionnelle à l'activité biologique dans le milieu : plus basse est la régularité, plus élevée serait l'activité biologique (production, cycles vitaux, passage de l'énergie d'un niveau trophique à un autre, etc.). C'est

le cas du secteur III où l'équitabilité moyenne est très basse et les peuplements en constant renouvellement (transit en majorité de formes juvéniles qui confinent le système à un stade pionnier).

Ces types de peuplement à haut pouvoir de multiplication sont caractérisés par la dominance nette d'une ou d'un petit nombre d'espèces. Ceux du secteur III le sont par la dominance d'*E. fimbriata* qui représente près de 50 % des effectifs totaux. D'autres espèces, pélagiques essentiellement (*Sardinella maderensis*, *Engraulis encrasicolus*...), y font des incursions épisodiques mais en effectifs considérables (malgré sa présence limitée dans l'espace et le temps, *S. maderensis* est la seconde espèce dans les captures expérimentales globales) et contribuent largement à diminuer la diversité et l'équitabilité. Située dans ce secteur maritime, la baie de Cocody présente une situation semblable bien que très accentuée en ce qui concerne l'évolution des paramètres structuraux (fig. 12). Il s'agit d'une baie urbaine, soumise à une importante pollution organique, où la richesse spécifique demeure élevée mais où la diversité et l'équitabilité atteignent des valeurs exceptionnellement basses (tabl. IX) que l'on peut relier aux conditions environnementales très rigoureuses et très instables : fortes variations de la salinité, de l'oxygène dissous (avec des anoxies occasionnelles), de la turbidité, du pH, etc. L'ethmalose y représente plus de 80 % des poissons capturés.

Dans les secteurs extrêmes de la lagune, I et VI, les valeurs élevées de *Ish* et de *E* (tabl. X) reflètent au contraire une plus grande stabilité environnementale et le degré plus élevé de maturité et de structuration des communautés en place. Une structuration progressive marquée par une baisse du nombre d'espèces et une augmentation de *Ish* et de *E* apparaît donc au tableau IX avec toutefois une rupture dans la progression au niveau du secteur V. Ce secteur est, de loin, la région lagunaire soumise à la pression de pêche la plus intense et la plus diversifiée (cf. IV-2), pression dont les effets sur l'ichtyocénose sont difficiles à évaluer précisément, mais que traduit vraisemblablement la brusque diminution des paramètres structuraux.

TABLEAU IX

Richesse spécifique globale (*Rg*) et moyenne (*Rm*). Diversité spécifique (*Ish*) et équitabilité (*E*) moyennes (moyennes des valeurs correspondant à chaque prélèvement) ; σ : écart-type, *N* : nombre de prélèvements

Secteurs	I	II	III	IV	V	VI	Cocody
<i>Rg</i>	36	48	66	44	22	23	61
<i>Rm</i>	11,4	11,7	13,0	11,7	10,3	10,6	16
σ	2,7	4,3	5,5	3,0	2,0	2,9	4,1
<i>Ish</i>	2,13	2,05	1,87	2,20	1,98	2,28	1,31
σ	0,83	1,02	0,87	0,68	0,80	0,39	1,01
<i>E</i>	0,61	0,59	0,54	0,64	0,59	0,69	0,33
σ	0,22	0,27	0,24	0,19	0,22	0,12	0,26
<i>N</i>	22	99	78	88	11	11	71

VARIATIONS SPATIALES DE L'INDICE D'ABONDANCE

La figure 11a reproduit les variations de l'abondance des peuplements de poissons telles qu'elles ont été évaluées, en effectifs ou en biomasse, par la prise moyenne par opération de pêche dans chaque secteur lagunaire, toutes saisons confondues. Chacun des secteurs est caractérisé par un certain nombre de stations prédéterminées, choisies de manière à représenter au mieux la diversité des types environnementaux lagunaires (chenal central, baies nord, baies sud, hauts-fonds, etc.). La surface encadrée par le cercle du filet est d'environ 0,7 ha. Les régions où les effectifs sont les plus élevés sont, dans l'ordre décroissant, les secteurs II, III et VI ; à l'opposé, les secteurs I, V et surtout IV sont les moins densément peuplés. Si maintenant on considère la distribution de l'ichtyomasse (fig. 11b), le schéma d'ensemble

TABLEAU X
Distributions d'abondances relatives des 12 espèces les plus importantes dans les six secteurs lagunaires
(N = effectif global)

Secteurs	I	%	II	%	III	%	IV	%	V	%	VI	%
1	CWA	35,4	EFI	85,3	EFI	38,0	EFI	48,4	EFI	67,8	CNI	28,7
2	PHP	28,5	SEB	2,0	SEB	26,8	CST	12,7	TGU	7,2	CWA	14,3
3	CFI	8,7	CWA	1,7	CHL	13,2	ELA	12,6	ELA	5,2	EFI	10,8
4	CNI	8,2	ELA	1,6	GNI	4,9	CWA	10,1	GNI	5,1	ELA	9,8
5	EME	4,5	CST	1,3	CAS	2,9	TGU	2,5	TJE	3,1	GNI	8,1
6	ELA	3,3	GNI	1,1	CST	2,6	POQ	1,4	CWA	3,0	THE	8,1
7	PEF	3,1	PSB	0,8	GME	2,4	GNI	1,4	THE	2,1	TJE	6,3
8	TGU	0,9	THE	0,7	BAU	1,4	PJU	1,4	CST	1,7	LFI	3,5
9	SMY	0,9	PEF	0,7	CWA	1,1	CFI	1,4	HFA	1,5	GME	3,4
10	TJE	0,8	TGU	0,6	PJU	1,1	THE	1,3	GME	0,9	TGU	3,0
11	THE	0,7	CNI	0,5	ELA	0,9	GME	1,1	ACS	0,7	PJU	1,4
12	CYS	0,6	PEL	0,5	LGR	0,8	TJE	1,0	PJU	0,5	HFA	0,8
N		8 046		102 824		60 209		25 830		3 887		4 789

Codage des espèces

ACS	<i>Porogobius schlegelii</i>	HFA	<i>Hemichromis fasciatus</i>
BAU	<i>Brachydeuterus auritus</i>	LGR	<i>Liza grandisquamis</i>
CAS	<i>Caranx senegalensis</i>	PEF	<i>Pellonula leonensis</i>
CFI	<i>Chrysichthys auratus</i>	PEL	<i>Pseudotolithus elongatus</i>
CHL	<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	PHP	<i>Parailia pellucida</i>
CNI	<i>Chrysichthys nigrodigitatus</i>	PJU	<i>Pomadasys jubelini</i>
CST	<i>Citharichthys stampelii</i>	POQ	<i>Polynemus quadrifilis</i>
CWA	<i>Chrysichthys maurus</i>	PSB	<i>Monodactylus sebae</i>
CYS	<i>Cynoglossus senegalensis</i>	SEB	<i>Sardinella maderensis</i>
EFI	<i>Ethmalosa fimbriata</i>	SMY	<i>Schilbe mystus</i>
ELA	<i>Elops lacerta</i>	TGU	<i>Tilapia guineensis</i>
EME	<i>Schilbe mandibularis</i>	THE	<i>Sarotherodon melanotheron</i>
GNI	<i>Gerres nigri</i>		

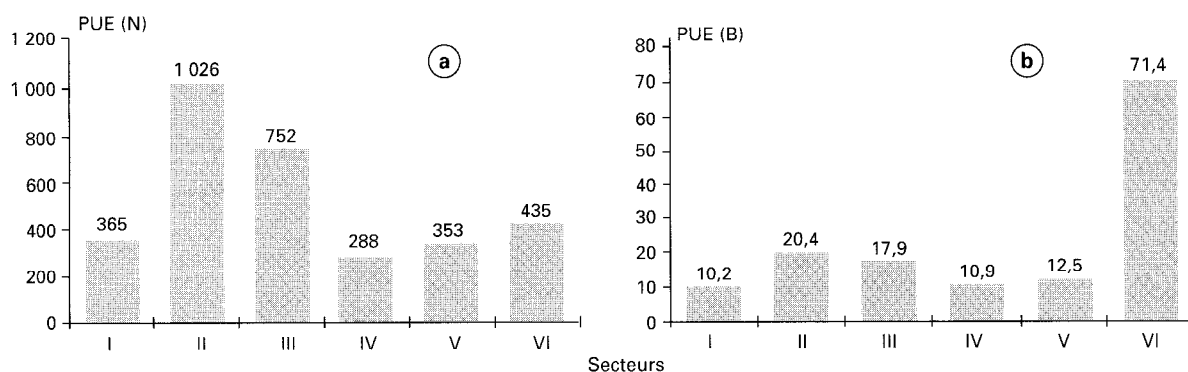


Figure 11

Variations de la PUE moyenne dans les différents secteurs lagunaires

N = effectifs (nombre de poissons par opération de pêche), B = biomasse (en kg par opération de pêche ; cf. texte).

reste bien entendu valable mais quelques modifications apparaissent dans le classement : ainsi le secteur VI vient en tête (avec une PUE supérieure à 70 kg) ce qui indique que les peuplements y sont composés, en grande partie, d'espèces et d'individus de grande taille. Ce point est confirmé par les structures en tailles des principales espèces.

VARIATIONS DANS LE TEMPS DES CARACTÉRISTIQUES DES COMMUNAUTÉS

C'est en secteur II et en secteur III que sont notées les plus fortes variations des indices calculés au tableau IX. Ces deux secteurs sont directement soumis à la double influence de la Comoé et de l'océan, donc particulièrement sensibles à l'alternance crue-étiage d'une part, marée haute-marée basse d'autre part. De plus, à certaines époques, la stratification des masses d'eau y est importante et les gradients (halins et thermiques en particulier) y sont très accentués.

La figure 12 représente les variations mensuelles de l'indice de Shannon et de l'équitabilité en baie de Cocody soumise à ce régime hydrologique. En saison sèche, les communautés semblent atteindre un certain degré d'organisation, jamais très élevé cependant dans ce secteur. En saison des pluies, au contraire, les valeurs extrêmement faibles de *Ish* et de *E* traduisent un bouleversement des peuplements et une distribution quasi aléatoire des espèces.

Cette alternance est confirmée par ALBARET et ÉCOUTIN (1990) qui étudient les variations saisonnières des peuplements en baie de Cocody sur la base de deux séries de données prélevées à près de vingt ans d'intervalle : celles de DAGET et DURAND (1968), récoltées en 1962, et leurs propres données de 1980-81. Les similitudes et différences dans la composition, la structure et les variations saisonnières des communautés sont reliées à divers facteurs environnementaux : débit de la Comoé, pluviométrie (la période étudiée est nettement déficitaire) ainsi qu'aux principaux paramètres abiotiques du milieu : température, salinité, pH, oxygène dissous, turbidité.

La figure 13 reproduit l'analyse hiérarchique effectuée sur la matrice des corrélations de rang de Kendall établie à partir des distributions d'abondances spécifiques. Sans entrer dans le détail de l'interprétation, qui prend en compte les modalités d'échantillonnage sensiblement différentes aux deux époques, il apparaît que cinq grands ensembles peuvent être distingués correspondant aux saisons sèches de 1962 et de 1980-81, aux saisons des pluies et crues des mêmes époques et enfin à des mois (mai, juin, décembre) plus ou moins bien corrélés et correspondant à des périodes de transition. Les variations mensuelles d'abondance globales reflètent surtout les fluctuations d'abondance de l'éthmalose. La figure 14 montre que l'augmentation de *Ish* et de *E* en fin de saison sèche correspond d'une part à une moindre concentration de l'éthmalose dans cette zone, d'autre part à une augmentation du nombre et de la biomasse des autres espèces du peuplement (*Chloroscombrus chrysurus*, *Pseudolithus elongatus*, *Sardinella maderensis*, *Trichiurus lepturus*, etc.).

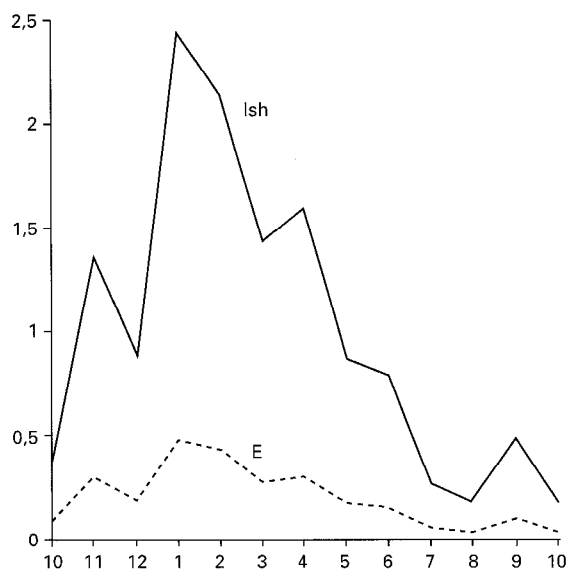


Figure 12
Variations mensuelles de la diversité (*Ish*) et de l'équitabilité (*E*) en baie de Cocody.

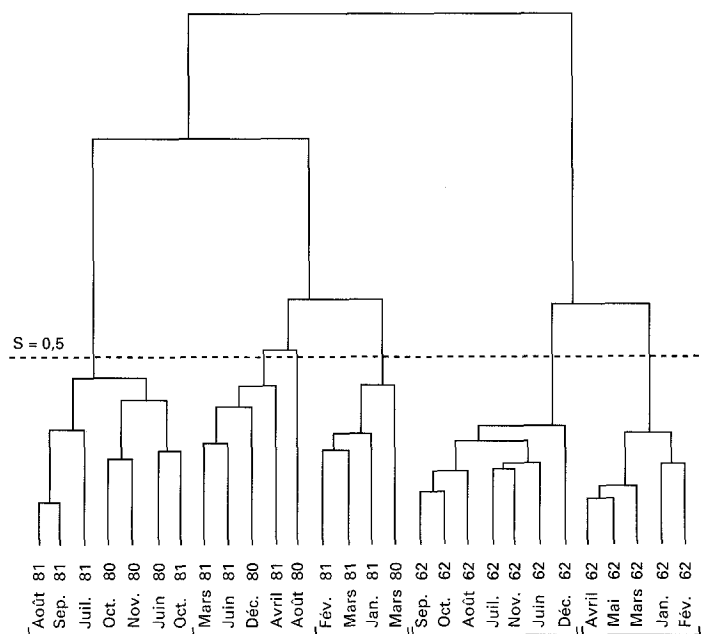


Figure 13

Analyse hiérarchique de la matrice de corrélation de Kendall calculée à partir des distributions d'abondance spécifique en baie de Cocody.

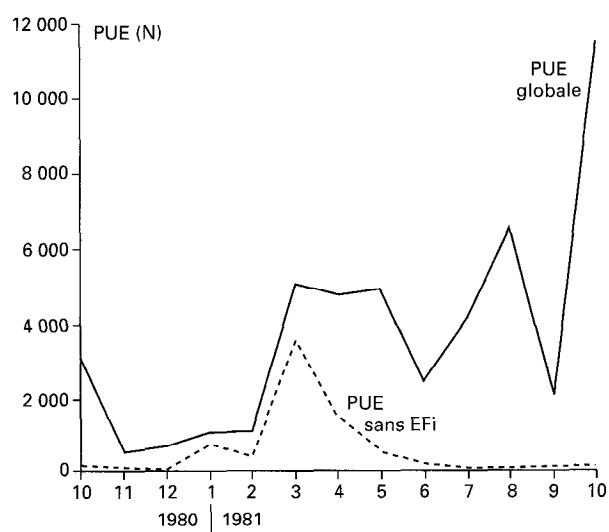


Figure 14

Mise en évidence du rôle prépondérant de l'ethmalose dans les fluctuations d'abondance des peuplements en baie de Cocody.

VARIATIONS SPATIOTEMPORELLES DE LA COMPOSITION DES PEUPELEMENTS

L'étude des paramètres structuraux renseigne sur l'évolution globale des communautés. Pour suivre les variations dans la composition de celles-ci, sans entrer dans le détail de la composition spécifique des distributions d'abondance, nous avons regroupé, sur la figure 10, les espèces en formes marines (catégories M.E. + M.a. + M.o.), estuariennes (E. + E.c. + E.m.) et continentales (C. + C.o.).

La composante estuarienne, base des peuplements lagunaires, reste stable dans l'espace (tous les secteurs de la lagune) et dans le temps. Les fluctuations saisonnières et spatiales des composantes marines et estuariennes ont une plus ou moins grande amplitude suivant le secteur considéré. Comme on pouvait l'attendre, plus on s'éloigne de l'embouchure et plus la composante marine est réduite. Dans la région proche de l'océan et dans les secteurs intermédiaires, II et IV, elle est la plus importante en saison sèche. Les formes continentales, globalement les moins nombreuses, sont peu représentées dans la région maritime, elles ne deviennent relativement nombreuses qu'en secteur I qui subit l'influence permanente de la Comoé et de la Mé mais demeurent peu abondantes à l'ouest de la lagune.

LES GRANDES ZONES ICTHYOLOGIQUES

Le plan d'échantillonnage du programme d'étude des peuplements de poissons se fondait sur un découpage *a priori* de la lagune en six secteurs (cf. I-4). Ce découpage résultait d'études préliminaires relatives à l'hydroclimat mais aussi au domaine des pêches artisanales. Aussi n'est-il pas surprenant de voir cette zonation en grande partie validée en ce qui concerne la distribution des peuplements de poissons.

Cependant, certaines modifications doivent être apportées au schéma initial et ce que nous savons maintenant de la biologie et de l'écologie des poissons de la lagune Ébrié (et de la plupart des organismes qui y résident) commande de ne plus raisonner uniquement en terme de zonation spatiale mais de considérer impérativement l'évolution saisonnière des communautés en place afin de tenter de définir des unités cohérentes ⁽¹⁾.

La région maritime correspond dans ses grandes lignes au secteur III, mais ses limites fluctuent suivant un rythme saisonnier aboutissant à une réduction de surface durant la saison des pluies et des crues et, au contraire, à une expansion lors de la saison sèche. Pendant cette dernière, les limites de ce secteur peuvent être repoussées, à l'ouest, jusqu'à la digue de Jacquerville (fig. 13) en « absorbant » plusieurs stations définies *a priori* comme appartenant au secteur IV.

Soumis aux aléas des échanges avec l'océan, les peuplements apparaissent peu structurés : nombre d'espèces élevé, composition spécifique fluctuante présentant de nombreuses espèces rares ou occasionnelles, diversité et équitabilité faibles, variabilité importante.

Les formes marines (M.E., M.a., M.o.) y sont supérieures en nombre aux formes estuariennes et continentales mais les peuplements sont dominés en permanence par l'ethmalose qui y présente cependant des variations d'abondance importantes.

Des espèces marines saisonnières comme les sardinelles (*S. maderensis* surtout) ou uniquement présentes sous leur forme juvénile comme *Chloroscombrus chrysurus* constituent également une part importante des effectifs (tabl. X).

⁽¹⁾ Diverses méthodes ont été utilisées pour cette étude, toujours en cours, de l'organisation spatiotemporelle des communautés. Une des premières voies de traitements a été la réalisation d'analyses hiérarchiques à partir de matrices de similarité ou de corrélation calculées entre stations de prélèvement ou entre espèces sur les effectifs ou les poids spécifiques. Le choix de l'algorithme de calcul est assez arbitraire et il convient d'être prudent dans l'interprétation des dendrogrammes.

L'ichtyomasse moyenne évaluée par notre indice d'abondance paraît tout à fait comparable, et parfois supérieure, à ce qui est observé dans des secteurs plus éloignés de l'embouchure. Cette ichtyomasse est surtout composée, d'une part, de migrants, d'autre part, d'espèces pouvant s'adapter à la variabilité naturelle du milieu et à des conditions environnementales parfois rigoureuses.

Les abondances (en effectif ou en biomasse) mesurées dans certaines baies de ce secteur, Cocody notamment, sont les plus fortes relevées en lagune. Constituées à 80 % d'ethmaloses elles peuvent sans doute être reliées à un certain niveau de pollution organique de ce milieu et à l'eutrophisation qui en résulte. La richesse spécifique y est encore élevée mais la diversité y est très faible. Dans d'autres baies, plus atteintes par la pollution, il semble que la richesse spécifique soit réduite et que certaines espèces telle l'ethmalose s'y maintiennent en développant certaines adaptations particulières comme la diminution de la taille de première maturité (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982).

La région intermédiaire est correspond, dans ses grandes lignes, au secteur II. Ses limites varient saisonnièrement à l'ouest et à l'est, où, durant la saison des pluies, plusieurs stations de la lagune Potou (fig. 13) peuvent lui être rattachées.

Il s'agit de la région lagunaire où les variations environnementales saisonnières et les modifications qui en résultent au sein des communautés de poissons sont les plus accentuées. De forme allongée et relativement étroite, elle peut lors de la crue être assimilée à un prolongement de la Comoé et de nombreuses espèces continentales (*Schilbe mandibularis*, *Brycinus macrolepidotus*, *Hepsetus odoe*) viennent se joindre aux formes estuariennes, majoritaires. En saison sèche, les peuplements s'apparentent largement à ceux du secteur maritime avec lequel la limite est alors assez floue.

La PUE, supérieure à 20 kg dans les pêches expérimentales, ce qui correspond schématiquement à une ichtyomasse de 29 kg par ha, est la plus forte relevée en lagune après celle du secteur VI.

Les variations saisonnières de l'ethmalose qui y est l'espèce largement dominante (70 % de l'ichtyomasse échantillonnée) sont bien marquées avec une période d'abondance maximale d'avril à juin et une période d'abondance minimale de septembre à janvier pendant laquelle les *Chrysichthys* et les tilapias constituent une part importante des captures.

La région située à l'extrémité est de la lagune, correspondant au secteur I, est moins bien connue que les précédentes car peu prospectée tant en ce qui concerne les statistiques de pêche artisanale que les campagnes de pêche expérimentale. Composée des deux petites lagunes Potou et Aghien, il s'agit d'une région lagunaire aux caractéristiques ichtyologiques bien particulières car fortement influencées par la proximité de la Comoé et de la Mé. Malgré le confinement, la richesse spécifique y demeure relativement élevée grâce à l'apport de nombreuses espèces continentales provenant de ces deux cours d'eau. Les communautés y semblent stables (notamment en lagune Aghien, peu affectée par les variations saisonnières) et bien structurées.

Les rendements des pêches expérimentales y sont les plus faibles de la lagune (1,5 kg par ha), cela étant dû, principalement, à la petite taille des poissons capturés (petites espèces et formes juvéniles d'espèces plus grandes). Les espèces dominantes sont les trois *Chrysichthys* (*C. maurus* étant le plus abondant) et des formes typiquement continentales telles *Parailia pellucida*, *Schilbe mandibularis*, *S. mystus*...

La région intermédiaire ouest correspond à peu près au secteur IV mais ne va pas plus loin à l'ouest que la digue de Jacquerville en saison sèche. Elle diffère de la région maritime voisine par sa richesse spécifique moins élevée et par une plus grande stabilité environnementale et ichtyologique. La diversité spécifique et l'équitabilité élevée traduisent un bon niveau d'organisation des peuplements qui sont dominés par les formes estuariennes tant en nombre d'espèces qu'en biomasse. Bien que l'espèce la plus abondante (avec 37 % en poids des captures en pêche expérimentale), l'ethmalose domine moins nettement les peuplements qu'en région maritime et surtout qu'en région intermédiaire est. Avec 16 kg par ha de rendement en pêche expérimentale, cette région intermédiaire ouest se situe à peine au-dessus des lagunes Potou et Aghien. L'influence de la rivière Agnéby, sensible en période de crue, reste localisée à la zone de l'embouchure.

La région terminale ouest regroupe les secteurs V et VI qui au plan de la richesse et de la composition en espèces de leurs peuplements sont pratiquement identiques (coefficient de communauté de Jaccard : 0,88). Cependant, à partir de ce fonds de peuplement commun, où dominent largement les formes estuariennes, se sont organisées des communautés dont les différences structurales sont importantes (tabl. IX). L'hypothèse d'une modification sensible des communautés naturelles liée au niveau d'exploitation halieutique élevé du secteur V paraît plausible (cf. I-4I). Les différences de rendement en pêches expérimentales et les différences de tailles des poissons capturés (plus grands en secteurs VI) semblent également aller dans ce sens. L'elthmalose n'est pas l'espèce dominante et les biomasses très élevées mesurées en secteur VI (plus de 100 kg par ha) sont principalement le fait des *Chrysichthys* et des tilapias, espèces relativement sédentaires, voire territoriales, et dont globalement la stratégie consiste à favoriser l'efficacité plutôt que la productivité (voir PIANKA, 1970).

Conclusion générale

Riche de plus de 150 espèces, l'ichtyofaune de la lagune Ébrié est bien connue dans son ensemble bien que certains points de nomenclature et de systématique restent à préciser. Cette richesse spécifique élevée par rapport à d'autres milieux aquatiques tropicaux, saumâtres ou non, ne correspond pas à l'idée reçue de pauvreté en espèces des milieux lagunaires, encore largement répandue. Elle rend compte des dimensions de la lagune Ébrié, de sa diversité morpho-édaphique, de l'importance et de la diversité des zones de contact avec les milieux voisins océaniques et continentaux couplées à un potentiel de peuplement considérable regroupant des espèces marines, continentales et estuariennes à large spectre biogéographique.

La connaissance des caractéristiques fondamentales des cycles bioécologiques des espèces a permis de les répartir en huit catégories que l'on ne peut superposer au simple tableau de leurs performances osmorégulatrices. Quatre de ces groupes, composés d'espèces largement euryhalines et eurybiotiques — les formes strictement estuariennes, les formes estuariennes d'origine marine, les formes estuariennes d'origine continentale et les formes mixtes marines-estuariennes — constituent les éléments fondamentaux de l'ichtyocénose de la lagune Ébrié (mais aussi, dans une large mesure, de celle de la plupart des milieux saumâtres d'Afrique de l'Ouest).

La lagune est le siège d'une importante activité de reproduction. Plus de trente espèces s'y reproduisent, une vingtaine d'autres y effectuent la maturation de leurs produits génitaux. L'activité reproductrice est, d'une manière générale, très étalée dans le temps et dans l'espace avec, cependant, des périodes de moindre activité centrées sur les saisons sèches ou pluvieuses suivant l'origine continentale ou marine des espèces. L'activité génésique est particulièrement développée dans le secteur maritime de la lagune, dans certaines baies notamment. L'euryhalinité de la plupart des espèces au moment de la ponte est remarquable de même que la diversité des comportements et stratégies liés à la reproduction qui, pour résumer, se traduisent par une grande plasticité et une grande adaptabilité. Les facteurs abiotiques qui contrôlent la maturation et (ou) la ponte sont nombreux et varient suivant les espèces, les principaux étant les pluies, la crue, l'étiage, la salinité, la température... (cf. I-4).

Le réseau trophique se caractérise par une très forte proportion d'espèces prédatrices (80 % environ) majoritairement peu spécialisées.

Les crustacés (crevettes pénéides et mysidacés essentiellement) entrent dans la quasi-totalité des régimes alimentaires de ces prédateurs et constituent pour les poissons de la lagune une source alimentaire capitale. Les microphages ne représentent qu'un peu plus de 20 % des espèces mais l'on y trouve quelques-unes des formes les plus abondantes de l'ichtyocénose, notamment l'elthmalose qui suivant la région lagunaire peut constituer jusqu'à 70 % de l'ichtyomasse (en secteur II).

L'importance de la voie détritique dans le réseau trophique lagunaire est à souligner de même que la rareté des chaînes trophiques linéaires et des relations prédateur/proie très déterminées. Adaptabilité et opportunisme caractérisent les comportements et stratégies alimentaires des poissons de la lagune Ébrié.

La nature des communautés et leur degré d'organisation varient suivant la région lagunaire considérée, mais aussi avec la saison. Les variations des principaux paramètres structuraux, richesse spécifique, diversité et équitabilité indiquent une évolution cohérente de l'organisation des peuplements qui progresse de l'embouchure vers les deux secteurs terminaux de la lagune. Ces derniers sont également les plus stables dans le temps, tant en ce qui concerne les facteurs environnementaux que la composition et la structure des peuplements de poissons.

Outre ces deux régions lagunaires, trois autres unités de peuplement ont été définies : une région maritime caractérisée par sa forte variabilité à toutes les échelles d'observation et deux régions dites intermédiaires dont l'une, à l'est, véritable estuaire de la Comoé, fonctionne au rythme des crues et des étiages de ce fleuve alors que l'autre, à l'ouest, n'en subit que les effets atténués. Les limites géographiques de ces secteurs varient (plus ou moins) dans le temps et il convient de prendre en considération l'évolution saisonnière des communautés en place pour définir des unités ichthyologiques cohérentes dans le temps et l'espace.

La base du peuplement de poissons est constituée de quinze à vingt espèces qui, bien que d'origine continentale ou marine plus ou moins proche, doivent être considérées comme des formes véritablement estuariennes. Ces espèces occupent l'ensemble de l'espace lagunaire en permanence, ce qui n'exclut pas des variations locales d'abondance liées à des concentrations ou des migrations internes à la lagune.

Ce fond de peuplement estuarien, par ailleurs commun à la plupart des milieux saumâtres connus d'Afrique de l'Ouest, est enrichi d'espèces marines dont le nombre et les effectifs décroissent lorsque la distance à l'embouchure augmente et d'espèces continentales, globalement moins nombreuses que les précédentes et dont l'abondance croît de manière inverse, notamment vers l'est où l'influence de la Comoé est prépondérante.

La richesse ichtyofaunistique de la lagune Ébrié, système écologique à part entière, la diversité et la complexité structurelle des communautés qui y résident peuvent être reliées à ses vastes dimensions, sa forme allongée et sa variété morphologique mais aussi et surtout aux dimensions et à la diversité de ses interfaces avec les systèmes adjacents tant continentaux que marins. La nature monosystémique des approches, liée à l'existence des frontières disciplinaires parfois nettement tranchées (hydrobiologies continentale, saumâtre et marine) a laissé un vaste terrain d'étude dans le domaine des interrelations fonctionnelles entre ces systèmes aquatiques voisins. En ce qui concerne les poissons, les voies de recherche sont multiples et l'on pourra, par exemple, chercher à préciser le degré d'isolement, ou au contraire de mélange, entre les populations des espèces amphibiotiques, ou encore le rôle et l'importance de l'éco-phase lagunaire (obligatoire ou facultative) dans le maintien des populations marines, en particulier celles faisant l'objet d'une exploitation halieutique.

- ALBARET (J.J.), 1977.— La reproduction de l'Albacore (*Thunnus albacores*) dans le golfe de Guinée. *Cah. Orstom, série Océanogr.*, 15 (4) : 389-419.
- ALBARET (J.J.), 1987.— Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (3-4) : 291-310.
- ALBARET (J.J.) et CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1982.— Observations d'un phénomène de maturation sexuelle précoce chez l'Ethmalose, *Ethmalosa fimbriata* Bowdich, dans une baie polluée de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (2) : 23-31.
- ALBARET (J.J.) et DESFOSSEZ (P.), 1988.— Biologie et écologie des Gerreidae (Pisces, Teleostei) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (1) : 71-88.
- ALBARET (J.J.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1989.— Communication mer-lagune : impact d'une réouverture sur l'ichtyofaune de la lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22(1) : 71-81.
- ALBARET (J.J.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1990.— Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest. *Acta Oecologica*, 11 (4) : 557-583.
- ALBARET (J.J.) et GERLOTTO (F.), 1976.— Biologie de l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* Bowdich) en Côte-d'Ivoire. 1. Description de la reproduction et des premiers stades larvaires. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 7 (1) : 113-133.
- ALBARET (J.J.) et LEGENDRE (M.), 1985.— Biologie et écologie des Mugilidae en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Intérêt potentiel pour l'aquaculture. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (4) : 281-303.
- ALBARET (J.J.) et MERONA (B. de), 1978.— Observations sur la faune ichtyologique du bassin de l'Agnéby (Côte-d'Ivoire). *Rap. Orstom, Bouaké*, 18 : 58 p.
- AMANIEU (M.) et LASSERRE (G.), 1982.— Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Océanol. Acta*, Actes symposium international sur les lagunes côtières, Scor/labo/Unesco, Bordeaux, 8-14 sept. 1981 : 201-213.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1980.— Reproduction et incubation buccale chez *Tylochromis jentinki jentinki* (Cichlidae). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (2) : 1-38.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1981.— Croissance de *Tylochromis jentinki jentinki* (Cichlidae) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (2) : 1-38.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1982a.— Aperçu sur la biologie du poisson cichlidé *Tylochromis jentinki jentinki* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Océanol. Acta*, Actes du symposium international sur les lagunes côtières, Scor/labo/Unesco, Bordeaux, 8-14 septembre 1981 : 215-220.
- AMON KOTHIAS (J.B.), 1982b.— Biologie, écologie et pêche de *Tylochromis jentinki jentinki* en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Univ. de Bretagne Occidentale, Brest, thèse 3^e cycle, Sci. Nat., 156 p.
- AMON KOTHIAS (J.B.) et DIA (A.K.), 1977.— Annexe I—Étude de la croissance des juvéniles de mâchoirons (*Chrysichthys walkeri*). *Cent. Rech. Océanogr., Abidjan*, 6 p.
- BLABER (S.J.M.), 1988.— Fish communities of South-East African coastal lakes. In : C. Levêque, M.N. Bruton, G.W. Ssentongo (éd.), *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*. Paris, *Trav. et Doc. de l'Orstom* n° 216 : 351-362.
- BLABER (S.J.M.) et WHITFIELD (A.K.), 1977.— The feeding ecology of juvenile mullet (Mugilidae) in South-East African estuaries. *Biol. J. Limn. Soc.*, 9 : 277-284.
- BLACHE (J.), CADENAT (J.) et STAUCH (A.), 1970.— Clés de détermination des poissons de mer signalés dans l'Atlantique oriental, entre le 20^e parallèle nord et le 15^e parallèle sud. Paris, Orstom, *Faune Tropicale*, n° 18, 479 p.

- BOULENGER (G.A.), 1911.— Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History), vol. 2. Londres, 529 p.
- CADENAT (J.), 1954.— Notes d'ichtyologie ouest-africaine. VII- Biologie. Régime alimentaire. *Bull. Ifan*, 16 (2) : 564-583.
- CAR (W.E.S.) et ADAMS (C.A.), 1973.— Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. *Trans. Amer. Fish. soc.*, 3 : 511-540.
- CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.) et LÉVÊQUE (C.), 1983.— Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. Dr. W. Junk Publishers, 579 p.
- CAVERMIÈRE (A.), 1982.— Les espèces du plateau continental ivoirien. Biologie et exploitation. Thèse Univ. Aix-Marseille-II, vol. I, 415 p.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1982.— Exposé synoptique des données biologiques sur l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich, 1825). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (4) : 373-397.
- CHARLES-DOMINIQUE (E.), 1993.— L'exploitation de la lagune Aby (Côte-d'Ivoire) par la pêche artisanale. Dynamique des ressources, de l'exploitation et des pêcheries. Thèse doct., Univ. Montpellier-II, 407 p.
- CHAUVEY (C.), 1972.— Note préliminaire à l'étude des stocks de poissons du genre *Chrysichthys* des lagunes et rivières de la Côte-d'Ivoire. *Tethys*, 4 (4) : 981-988.
- CHAVEZ (E.A.), 1979.— Analisis de la Comunidad de una laguna costera en la costa sur occidental de Mexico. *Ann. Centro Cienc. Mar. Limnol.*, Mexico, 6(2) : 15-44.
- DAGET (J.), 1976.— Les modèles mathématiques en écologie. Collection d'écologie, n° 8. Paris, Masson, 172 p.
- DAGET (J.) et DURAND (J.R.), 1968.— Étude du peuplement de poissons d'un milieu saumâtre tropical poikilohalin : la baie de Cocody en Côte-d'Ivoire. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 2 (2) : 91-111.
- DAGET (J.) et ILTIS (A.), 1965.— Poissons de Côte-d'Ivoire. *Mém. Ifan*, 74, 385 p.
- DAGET (J.), GOSSE (J.P.) et THYS VAN DEN AUDENAERDE (D.F.E.), 1984.— Cloffa 1 - Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 1. Mrac-Orstom, 410 p.
- DAGET (J.), GOSSE (J.P.) et THYS VAN DEN AUDENAERDE (D.F.E.), 1986.— Cloffa 2 - Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 2. Mrac-Orstom, 520 p.
- DAY (J.W.) et YANEZ-ARANCIBIA (A.), 1982.— Coastal Lagoons and Estuaries, Ecosystem Approach. *Ciencia interamericana (Mar. Sci.)*, vol. 22, (1-2) : 11-26.
- DIA (A.K.), 1975.— Détermination de l'âge des mâchoirons (*Chrysichthys nigrodigitatus*). Première estimation de la croissance. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 139-151.
- DIA (A.K.), 1982.— Étude de la croissance des juvéniles de *Chrysichthys walkeri* (Günther) en fonction de la densité. *Aquaculture*, 27 : 187-195.
- DURAND (J.R.) et LOUBENS (G.), 1970.— Observations sur la sexualité et la reproduction de *Alestes baremoze* du bas Chari et du lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 4 (2) : 61-81.
- FAGADE (S.O.) et OLANIYAN (C.I.O.), 1973.— The food and feeding interrelationships of the fishes of Lagos Lagoon. *J. Fish. Biol.*, 5 : 205-227.
- FANTODJI (A.) et N'DIAYE (A.S.), 1981.— Étude de la reproduction chez *Pomadasys jubelini*. I-Évolution et organisation des gonades au cours de l'année. *Ann. Univ. Abidjan, sér. C (Sci.)*, 17 : 141-149.
- FENCHEL (T.), 1971.— Aspects of decomposer food chains in marine benthos. *Verb. dt. Zool. Ges.*, 65 : 14-23.
- FISCHER (W.), BIANCHI (G.) et SCOTT (W.B.), 1981.— Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche, Atlantique Centre-Est.
- GARCIA (S.) et ALBARET (J.J.), 1977.— Utilisation de la relation sex-ratio/taille pour la décomposition par sexe des structures démographiques. *Cah. Orstom sér. Océanogr.*, 15 (4) : 83-87.

- GERLOTTO (F.), 1976.— Biologie d'*Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) en Côte-d'Ivoire. II - Étude de la croissance en lagune par la méthode de Petersen. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 7 (2) : 1-27.
- GERLOTTO (F.), 1979.— Biologie de *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) en Côte-d'Ivoire. III - Étude des migrations en lagune Ébrié. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 (2) : 3-41.
- GOURENE (G.), 1988.— Révision systématique des Clupeidae d'eau douce de l'ouest et du centre africain : morphologie, biométrie, ostéologie et zoogéographie des genres *Pellonula*, *Odaxothrissa*, *Cynothrissa*, *Poecilothrissa* et *Microthrissa*. Thèse doct. de l'INP de Toulouse, 288 p.
- GUÉLORGET (O.) et PERTHUISOT (J.P.), 1983.— Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Paris, Presses de l'École normale supérieure, 138 p.
- HEM (S.), 1986.— Premiers résultats sur la reproduction contrôlée de *Chrysichthys nigrodigitatus* en milieu d'élevage. PUDOC Wageningen (Hollande) Colloque FIS, Aquaculture en Afrique, Kisumu (Kenya) : 7-11 oct. 1985 : 189-205.
- HIÉ DARÉ (J.P.), 1980.— Régime alimentaire de la phase lagunaire d'*Elops lacerta* (C.V., 1846). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (1) : 73-83.
- HIÉ DARÉ (J.P.), 1982.— Croissance de la phase lagunaire d'*Elops lacerta*. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 13 (1) : 53-72.
- KIENER (A.), 1978.— Écologie, physiologie et économie des eaux saumâtres. Masson, Coll. *Biologie des Milieux Marins*, 220 p.
- KONAN (A.), 1983.— Régime alimentaire de deux espèces de *Chrysichthys* en lagune (Côte-d'Ivoire). Mém. d'ing. Ensar, spécialité halieutique, 28 p.
- LANCE (G.N.) et WILLIAMS (W.T.), 1967.— A general theory of classificatory sorting strategies. 1- Hierarchical systems. *Comp. J.*, 9 : 373-380.
- LANCE (G.N.) et WILLIAMS (W.T.), 1966.— Computer programs for hierarchical polythetic classification ("similarity analysis"). *Comp. J.* : 60-64.
- LASSERRE (G.), 1979.— Bilan de la situation des pêches aux Pangalanes Est (zone Tamatave - Andevoranto) et au lac Anony : perspective et aménagement. Rapport PNUD, FAO, MAG. 76/002.
- LEGENDRE (L.), 1973.— Phytoplankton organization in Baie des Chaleurs (Gulf of St Lawrence). *J. Ecol.* : 135-149.
- LEGENDRE (L.) et LEGENDRE (P.), 1984.— Écologie numérique. Tome 1- Le traitement multiple des données écologiques. 2^e éd., Paris, Masson et Presses de l'Univ. de Québec, 260 p.
- LEGENDRE (M.), 1983.— Observations préliminaires sur la croissance et le comportement en élevage de *Sarotherodon melanotheron* (Rüppell, 1852) et de *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. rech. Océanogr. Abidjan*, 14 : 1-36.
- LEGENDRE (M.), 1986.— Influence de la densité, de l'élevage monosexé et de l'alimentation sur la croissance de *Tilapia guineensis* et de *Sarotherodon melanotheron* élevés en cage-enclos en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (1) : 19-30.
- LEGENDRE (M.), 1986.— Seasonal changes in sexual maturity and fecundity, and HCG-induced breeding of the catfish, *Heterobranchus longifilis* Val. (Clariidae), reared in Ébrié Lagoon (Ivory Coast). *Aquaculture*, 55 : 201-213.
- LEGENDRE (M.) et ALBARET (J.J.), 1991.— Maximum observed length as an indicator of growth rate in tropical fishes. *Aquaculture*, 94 : 327-341.
- LEGENDRE (M.) et ÉCOUTIN (J.M.), 1989.— Suitability of brackish water tilapia species from the Ivory Coast. *Aquat. Living Res.*, 2 : 71-79.

- LE LOUEFF (P.) et INTÈS (A.), 1973.— Note sur le régime alimentaire de quelques poissons démersaux de Côte-d'Ivoire. *Doc. Sc. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 4 (2) : 17-44.
- LONGHURST (A.), 1957.— The food of the demersal fish of a West African estuary. *J. Anim. Ecol.*, 26 : 369-387.
- LONGHURST (A.), 1965.— A survey of the fishery resources of the eastern Gulf of Guinea. *J. cons. CIEM*, 29 (3) : 302-333.
- LOUBENS (G.), 1966.— Peuplement en poissons des eaux saumâtres et son origine. Deuxième thèse, Fac. Sciences, Paris, 39 p. {miméo}.
- MASLIN-LENY (Y.), ALBARET (J.J.), BIGORNE (R.), HERBINET (P.), LÉVÊQUE (C.), MERONA (B. de) et PAUGY (D.), 1978.— Évolution des peuplements ichthyologiques du Comoé depuis son traitement à l'Abate. *Rap. Orstom, Bouaké*, 23, 65 p.
- MILLARD (N.A.H.) et HARRISON (A.D.), 1952.— The ecology of south african estuaries. Part V- Richard's Bay. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, XXXIV : 157-179.
- MORIARTY (D.J.W.), 1976.— Quantitative studies on bacteria and algae in the food of the mullet *Mugil cephalus* L. and the prawn *Metapenaeus bennettiae* (Racek and Dall). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 22 : 131-143.
- NIELAND (H.), 1980.— Qualitative and quantitative aspects of the food of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in the Ébrié lagoon (Ivory Coast). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11 (1) : 85-95.
- ODUM (E.P.) et DE LA CRUZ (A.A.), 1963.— Detritus as a major composant of ecosystems. *AISBS Bull.*, 13 (3) : 39-40.
- OLIVEIRA (A.M.E.), 1976.— Composição e distribuição da ictiofauna, nas aguas estuarinas do rio Jaguaribe (Ceara - Brasil). *Arq. Ciên. Mar*, 16 (1) : 9-18.
- PAUGY (D.), BIGORNE (R.), ALBARET (J.J.), HERBINET (P.), MASLIN-LENY (Y.), LÉVÊQUE (C.) et MERONA (B. de), 1979.— Observations sur la faune ichthyologique du Sassandra (Côte-d'Ivoire) avant son traitement à l'Abate. *Rap. Orstom, Bouaké*, 30, 106 p.
- PAUGY (D.) et LÉVÊQUE (C.), 1977.— Observations sur la faune ichthyologique du Bandama en aval du barrage de Kossou (Côte-d'Ivoire). *Rap. Orstom, Bouaké*, 12, 63 p.
- PAULY (D.), 1975.— On the ecology of a small West-African lagoon. *Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch.*, 24 : 46-62.
- PAYNE (A.L.), 1978.— Gut pH and digestive strategies in estuarine grey mullet (Mugilidae) and tilapia (Cichlidae). *J. Fish. Biol.*, 13 : 627-629.
- PELLEGRIN (J.), 1911.— Poissons de l'Afrique occidentale française. Mission Gruvel. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 36 : 182-186.
- PELLEGRIN (J.), 1920.— Poissons des lagunes de la Côte-d'Ivoire, description de deux espèces nouvelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 45 : 115-121.
- PIANKA (E.R.), 1970.— On r- and k- selection. *Amer. Natur.*, 104 : 592-597.
- POLL (M.), 1973.— Nombre et distribution géographique des poissons d'eau douce africains. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., 150, Écologie générale, 6 : 113-128.
- RESENDEZ-MEDINA (A.), 1979.— Estudios ictiofaunísticos en lagunas costeras del golfo de Mexico y mar Caribe, entre 1966 y 1978. *An. Inst. Biol. Nal. Auton. Mexico*, 50, ser. Zool., (1) : 633-646.
- RESENDEZ-MEDINA (A.), 1981.— Peces colectados en el sistema lagunar al Carmen-Machona-Redonda, Tabasco, Mexico. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. Mexico* (1980), ser. Zool. (1) : 477-504.
- RISCH (L.), 1981.— Note sur la réhabilitation de *Chrysichthys maurus* (Cuvier et Valenciennes, 1839) (Pisces, Bagridae). *Rev. Zool. afr.*, 95 (2) : 409-416.

- RISCH (L.), 1986.— Het genus *Chrysichthys* Bleeker, 1858 en aanverwante genera (Pisces, Siluriformes, Bagridae). Thèse de doc. d'État, Univ. Catholique de Louvain (K.U.L.), 506 p. + ann.
- SAUVAGE (H.E.), 1882.— Notice sur les poissons du territoire d'Assinie (Côte d'Or). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 7 : 315-325.
- TEUGELS (G.G.), 1986.— A systematic revision of the African species of the genus *Clarias* (Pisces, Clariidae). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.*, 247, 199 p.
- TEUGELS (G.G.), LÉVÊQUE (C.), PAUGY (D.) et TRAORÉ (K.), 1988.— État des connaissances sur la faune ichthyologique des bassins côtiers de Côte-d'Ivoire et de l'Ouest du Ghana. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (3) : 239-274.
- TRÉBAOL (L.), 1987.— Recherches sur *Trachinotus teraia* (Carangidae). Recherches en aquaculture sur les principales espèces de poissons lagunaires en Côte-d'Ivoire. Rapport final. Orstom-CRO Abidjan : 91-123.
- TREWAVAS (E.), 1983.— Tilapine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danikalia*. British Museum (Nat. Hist.), 878, 583 p.
- WARBUTON (K.), 1978.— Community structure, Abundance and Diversity of Fish in a Mexican Coastal Lagoon System. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 7 : 497-519.