

***Modifications du milieu
et expressions de la stratégie adaptative
de *Brycinus leuciscus* (Characidae)
dans le bassin du Niger***

Vincent BÉNECH (1) et Tiéma NIARÉ (2)

RÉSUMÉ

Brycinus leuciscus est un petit Characidae largement répandu dans le bassin du Niger. Au Mali, son milieu originel a subi des transformations anthropiques différentes dans le lac de barrage de Sélingué et dans le Delta Central du Niger. Le stock est affecté par un effort de pêche beaucoup plus faible dans le lac que dans le Delta notamment en ce qui concerne les jeunes qui représentent près de 70 % des captures de l'espèce dans le Delta.

La faible prédation des jeunes à Sélingué, alliée aux conditions environnementales lacustres plus favorables, expliquerait les différences de profils démographiques entre les deux populations de *B. leuciscus*. Dans le lac de barrage, tous les poissons d'un an entreprennent une deuxième croissance; la taille et l'âge de première reproduction, la longévité et le coefficient de condition sont plus élevés que dans le Delta. En outre, l'effort de reproduction, exprimé à travers le rapport gonado-somatique (RGS) de pré-ponte, est très hétérogène dans la population de Sélingué, contrairement à l'homogénéité observée dans le Delta. Cela traduit vraisemblablement une hétérogénéité d'investissement de reproduction dans la population lacustre.

Ces variations intraspécifiques du profil démographique traduisent une capacité d'adaptation modulable chez *B. leuciscus*. La plasticité phénotypique observée pourrait être un trait caractéristique du patrimoine génétique originel des espèces d'environnements très variables.

MOTS CLÉS : *Brycinus leuciscus* — Modifications du milieu — Cycle saisonnier de croissance — Reproduction — Stratégie adaptative — Bassin du Niger.

ABSTRACT

ENVIRONMENTAL CHANGES AND THE EXPRESSIONS OF ADAPTATIVE STRATEGY OF *BRYCINUS LEUCISCUS* (CHARACIDAE) IN THE NIGER RIVER BASIN

Brycinus leuciscus is a small Characid which is widespread in the Niger River Basin. As a result of anthropic changes, its native riverine environment has suffered modifications. The impact of these changes has been different in the Central Delta floodplain and in the hydro-electric Sélingué Reservoir situated upstream. The Central Delta is still the most similar to the native environment due to its annual hydrological variations and its very contrasted seasonal ones. However the fish stock is submitted to an important fishing pressure. The Sélingué Lake was filled about ten years ago inducing new hydrological conditions which are characterized by a reduced annual variability and a

(1) ORSTOM, 213 rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10, France.

(2) IER, Laboratoire d'Hydrobiologie, B.P. 47, Mopti, Mali.

buffered, regular and predictable seasonal cycle. The fish stock is affected by less intensive fishing than that exerted in the Central Delta where juveniles amount to 70 % of the total annual catch for this species.

Variations in growth and reproduction of *Brycinus leuciscus* would result from differences between the two ecosystems. In Sélingué Lake where the life conditions seemed more favourable and the fishing pressure on juveniles lower than in the Delta, all one-year-old individuals entered a second growth period; the length and age at first reproduction, the longevity and condition factor were higher. The gonado-somatic index of females in the last ovarian maturation stage was used as an indication of the reproduction effort. Unlike the homogeneity observed in the Central Delta, this gonado-somatic index was more heterogeneous in the Sélingué Lake indicating the presence of different tactics of reproduction effort in the lacustrine population.

These intraspecific demographic variations reveal, in an extremely variable environment, the presence of species capable of tuning their adaptative traits. Consequently, the characterization of the adaptative strategy and of different possible tactics of such species have to be based on observations conducted under a range of different biotopes or during different seasonal cycles. Several other examples of phenotypic plasticity in fishes have been observed in the same Sudano-Sahelian climatic zone, indicating that this plasticity could be an inherent characteristic of species living in variable environments.

KEYWORDS: *Brycinus leuciscus* — Environmental changes — Seasonal growth cycle — Reproduction and Adaptative strategies — Niger River Basin.

INTRODUCTION

Les organismes réagissent à la variabilité environnementale de l'écosystème et leurs réactions se traduisent, via les processus démographiques, dans les traits des populations. Ainsi modifiées, ces populations produisent une rétroaction qui complète l'adéquation population-environnement : c'est le schéma de cascade de variabilité proposé par BARBAULT (1992, p. 147). Ainsi, la variabilité propre d'un écosystème détermine, dans une certaine mesure, les traits biologiques d'une population qui l'habite. La présente étude menée dans deux sites du fleuve Niger, nous a permis d'apprécier la réponse d'un petit Characidae, *Brycinus leuciscus*, à la transformation locale de son milieu fluvial originel.

Dans le Delta Central du Niger, le fleuve conserve les variations hydrologiques saisonnières et interannuelles naturelles à l'origine des phénomènes d'inondation de grande amplitude. La saisonnalité marquée des facteurs écologiques détermine le cycle annuel de reproduction (BÉNECH et OUATTARA, 1990; BÉNECH et DANSOKO, 1994) et de croissance (DAGET, 1952) de *B. leuciscus* dont les migrations longitudinales et latérales constituent une bonne adaptation à ces variations spatiales des ressources disponibles (BÉNECH *et al.*, 1994). Les transformations de milieu survenues dans le Delta entre 1950 et 1990 (réduction d'intensité des crues résultant d'une phase climatique plus sèche après les années 1960; étiage soutenu par les lachers d'eau d'un barrage construit en amont) ont eu pour conséquences de nouvelles modalités du cycle annuel de croissance (NIARÉ et BÉNECH, 1993) qui montrent la souplesse adaptative de cette espèce dont les stocks se sont

bien maintenus malgré l'impact de la sécheresse et la forte pression halieutique.

Dans cette étude, nous étendons notre investigation aux réactions adaptatives de *B. leuciscus* résultant cette fois d'une transformation du milieu fluvial en milieu lacustre. Sur un affluent de la partie amont du Niger, la construction du barrage de Sélingué a conduit à une réduction locale de l'hétérogénéité spatio-temporelle avec le passage de conditions fluviales à des conditions lacustres; l'intensité et le déroulement saisonnier de la crue sont régularisés par cette transformation. *B. leuciscus*, appelé le «tinéni» (le tout-petit), atteint dans ce nouveau milieu des tailles beaucoup plus élevées que dans les autres régions du fleuve Niger, et notamment dans des affluents comparables à une situation de référence avant barrage. Nous comparons les populations de cette espèce vivant dans ces deux milieux fluviaux qui ont subi des transformations anthropiques différentes. L'analyse des caractéristiques de reproduction et de croissance, en privilégiant les considérations écologiques, permettent de préciser la stratégie adaptative de l'espèce par cette méthode comparative assez souvent utilisée par les écologistes (BARBAULT, 1984).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Données d'habitats

Les données relatives au volume d'eau mensuel du lac artificiel de Sélingué ainsi que le débit du fleuve Niger à Mopti proviennent des annuaires hydrolo-

TABLEAU I

Nombre de *Brycinus leuciscus* examinés mensuellement à Mopti et Sélingué pour cette étude.
Number of individuals of *B. leuciscus* observed monthly at Mopti and Sélingué for the present study.

Mois	Sélingué				Mopti			
	Scalimétrie		Reproduction		Scalimétrie		Reproduction	
	1990	1991	1990	1991	1990	1991	1990	1991
1		219		123		55		31
2		171	28	80	23	19	13	6
3		209	72	73	44	54	7	37
4		83	46	41	48		27	
5	46	69	65	47	38		15	
6	49	90	32	49	58		44	
7	62	96	48	76	12		10	
8		163		71	26		19	
9		144		51	19		5	
10		92		23				
11		93		30	34			
12	205		93		37		6	
T	362	1429	384	664	339	128	146	74

giques de la Direction nationale de l'Hydraulique et de l'Énergie du Mali (DNHE).

La température en surface de l'eau du lac a été fournie par l'Office pour l'exploitation des ressources du haut Niger (OERHN). Les mesures faites trimestriellement aux stations de Faraba, Binko et du «réservoir», suivant le gradient amont-aval, de mai 1989 à décembre 1992, fournissent un cycle saisonnier de profil thermique sur une échelle spatiale représentative de l'étendue d'eau du barrage. Dans le Delta Central, les mesures de température en surface ont été prises à Mopti deux fois par semaine en 1989 (7 heures et 17 heures) par le Laboratoire d'hydrobiologie, dans le lit mineur du fleuve, à une dizaine de mètres du bord.

Échantillonnage des poissons

Les poissons de Sélingué ont été achetés frais au débarcadère principal puis formolés avant d'être envoyés au laboratoire pour y être examinés. L'échantillonnage s'est déroulé à intervalles d'une à deux semaines, de février 1990 à novembre 1991, avec une interruption d'août à novembre 1990. Les écailles ont été prélevées sur les deux flancs du poisson dans les 3^e et 4^e rangées épiaxiales, en aplomb de la nageoire dorsale, de mai à juillet 1990, puis sur un cycle annuel de décembre 1990 à novembre 1991. Les poissons du Delta Central ont été également achetés au marché de Mopti sur un cycle annuel de février 1990 à mars 1991. À chaque échantillonnage décadaire, une vingtaine de poissons étaient disséqués et les écailles ensuite prélevées comme indiqué précédemment. Le tableau I donne les effectifs mensuels de poissons observés pour chaque milieu.

TABLEAU II

Distributions des fréquences des tailles des *B. leuciscus* (mâles et femelles) échantillonnés à Sélingué et à Mopti (Delta Central).
Standard lengths frequencies distributions of *B. leuciscus* (males and females) sampled at Sélingué and Mopti (Central Delta).

L(mm)	Sélingué			Delta Central		
	M	F	% T	M	F	% T
40-44				1		0,2
45-49	1		0,05		2	0,4
50-54				6	13	4,1
55-59	17	3	1,0	24	44	14,8
60-64	89	53	6,8	21	70	19,7
65-69	125	166	13,9	21	46	14,5
70-74	123	163	13,6	22	60	17,8
75-79	202	164	17,4	17	44	13,2
80-84	201	134	16,0	7	41	10,4
85-89	69	196	12,6	2	13	3,3
90-94	30	231	12,4		6	1,3
95-99	10	99	5,2		1	0,2
100-104	3	19	1,0			
105-109		1	0,05			
Total	870	1229	100	121	340	100

L'échantillonnage de ces poissons repose sur les pêches artisanales. C'est une source possible de biais, liée à la sélectivité des engins et à la stratégie de pêche. Cependant, la pêche de *B. leuciscus* est pratiquée dans tous les milieux à l'aide d'engins spécifiques (filets maillants à petite maille, éperviers) sur tous les plans d'eau disponibles. Ces pêches couvrent ainsi une large gamme d'habitats qu'il serait difficile d'échantillonner autrement. Toutefois, cet échantillonnage sur les captures regroupées au marché ne permet pas de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale intra-milieu comme source de variation.

Données biologiques

Pour chaque individu, ont été enregistrés la longueur standard (au mm près), le poids total (au dg près), le poids éviscéré, le sexe, le poids des gonades (au cg près) et leur état de maturation. Le tableau II donne la distribution des tailles des poissons disséqués.

La maturation ovarienne a été appréciée d'après l'échelle utilisée par DURAND et LOUBENS (1970); elle comprend six stades, du repos ovarien (stade 1) à l'après ponte (stade 6). Le stade 3 est un stade de maturation avancée à partir duquel les femelles sont considérées comme matures (F+) pour la détermination de la taille de première reproduction ou L50. Cette taille est définie ici comme étant celle (classe de taille de 1/2 cm) pour laquelle le pourcentage de F+ atteint 50%. Le stade 4 correspond à la fin de la maturation; le rapport gonado-somatique (RGS) des poissons à ce stade a été utilisé comme indice de l'ef-

fort de reproduction. Le RGS est défini comme étant le poids des ovaires rapporté au poids du corps éviscéré (en %).

Le coefficient de condition K a été calculé d'après la formule :

$$K = 10^5 P / L^3$$

où P est le poids total en grammes et L la longueur standard en millimètres.

Après nettoyage des écailles, six d'entre elles ont été montées entre lames pour examen sous la loupe binoculaire. La lecture d'âge a été faite par deux observateurs indépendants. L'âge est déterminé d'après le nombre d'annuli : les poissons sont dits « 0 + », « 1 + », « 2 + », ... lorsqu'ils ont respectivement 0, 1, 2, ... anneaux sur leurs écailles. Suivant les indications scalimétriques préconisées par DURAND et LOUBENS (1969) pour un autre Characidae sympatrique, nous avons également mesuré la distance du focus au coin antéro-supérieur de l'écaille (R) et la distance du focus aux différents annuli (R1, R2, ...). *d* représente la distance du dernier annulus au bord de l'écaille ; du fait qu'elle traduit l'accroissement de la marge de l'écaille depuis la reprise de croissance, *d* est aussi un indicateur de l'état de croissance du poisson. Le cycle saisonnier de croissance a été déterminé par le suivi chronologique de la valeur mensuelle moyenne de ce paramètre. On remarquera qu'en saison de reprise de croissance, un poisson « 1 + » présentant un *d* faible (annulus en formation ou récemment formé) a un an de moins qu'un poisson « 1 + » présentant un *d* élevé ; la diminution de la valeur moyenne de *d* exprime le remplacement d'une classe d'âge par une autre parmi les « 1 + » (ensemble d'individus d'âges différents à cette saison-là). En revanche, nous avons utilisé un autre indice, le taux d'individus en reprise de croissance, qui est relatif à des poissons du même âge (« 0 + », et « 1 + à *d* faible ») ; cet indice mensuel indique la proportion d'individus qui entament leur deuxième croissance.

Les tailles moyennes aux deux premiers arrêts de croissance ont été estimées à partir des tailles observées de poissons venant d'achever ces croissances respectives.

RÉSULTATS

Milieux

Le barrage de Sélingué a été construit sur un affluent du haut Niger, le Sankarani. Mis en eau en 1981, il est à l'origine des modifications locales du milieu qui est passé d'un écosystème fluvial à un éco-

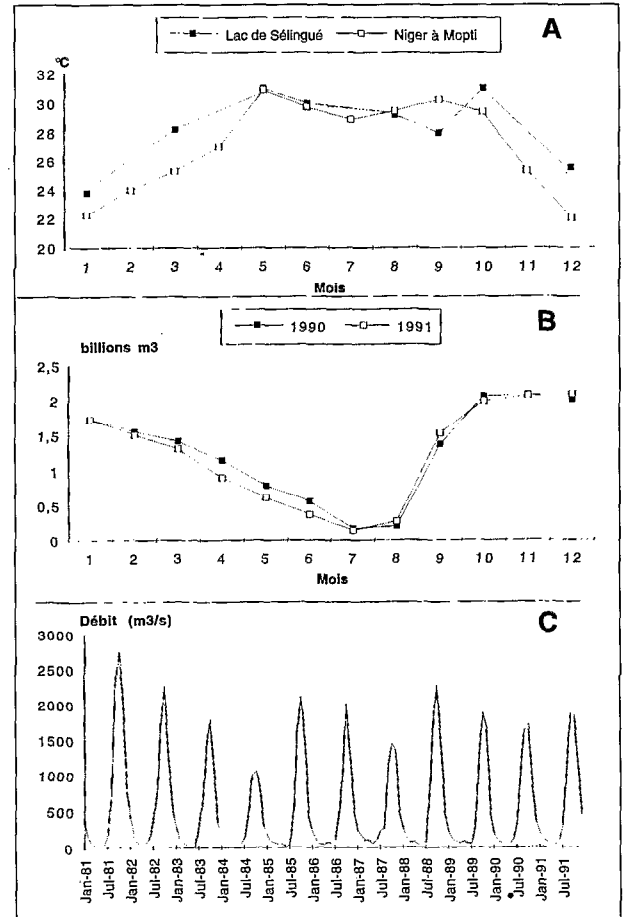


FIG. 1. — A : Variation saisonnière de la température de l'eau en surface dans le lac de Sélingué et dans le Delta Central du Niger à Mopti. — B : Variation saisonnière du volume d'eau du réservoir de Sélingué (en milliards de m³). — C : Variations saisonnière et interannuelle des débits moyens mensuels du Niger à Mopti de 1981 à 1991.

A : Seasonal variation of the surface water temperature in the Sélingué Lake and the Niger River at Mopti. B : Seasonal variation of the Sélingué Lake water volume (in billions of cubic meters). C : Seasonal and between-year variation of the mean monthly water discharge of the Niger River at Mopti from 1981 to 1991.

système lacustre. Une variation hydrologique saisonnière persiste bien, mais il n'y a pas de variabilité interannuelle ; la saisonnalité est parfaitement régulière et donc prévisible.

Le rythme de remplissage et de vidange du lac de Sélingué est pratiquement identique en 1990 et 1991 (fig. 1B). La crue s'accompagne d'un étalement de l'eau sur d'importantes surfaces. À sa capacité maximale, la retenue s'étend sur près de 80 km de cours

et occupe une surface de 409 km² avec un volume d'eau de 2,2 billions de m³. Elle recouvre également d'importantes zones forestières non déboisées avant la mise en eau du barrage. Ce phénomène de flux et de retrait d'eau est toujours identique d'une année sur l'autre car il est asservi aux cotes minimale et maximale de la retenue.

Le Delta Central du Niger, très caractéristique d'un système fluvial tropical à plaines inondées adjacentes, est soumis à de larges variations inter-annuelles de ses inondations (QUENSIÈRE *et al.*, 1994). La réalisation d'aménagements hydro-agricole et hydro-électrique, notamment le barrage de Sélingué, a eu pour effet majeur d'assurer un soutien des débits d'étiage. Ce barrage n'affecte cependant pas de manière significative le régime des hautes eaux (QUENSIÈRE *et al.*, 1994) et le Delta Central conserve, malgré ces aménagements, les caractéristiques fondamentales du milieu fluvial originel. La crue annuelle présente de fortes variations interannuelles (fig. 1C) correspondant à celles des précipitations sur la partie amont du bassin. Ainsi, au cours des années de forte hydraulicité, avant 1970, la superficie inondée atteignait 36 000 km² alors qu'actuellement, période plus sèche, elle n'atteint en moyenne que 12 000 km² (PONCET, comm. pers.).

La température de l'eau en surface reste comparable dans les deux habitats de mai à août (fig. 1A). D'octobre à mars, l'eau du lac de Sélingué est plus chaude que celle du Niger dans la zone deltaïque et cette différence atteint 3 °C en décembre. La variation thermique présente donc, en surface, une amplitude plus réduite dans le lac que dans le Delta.

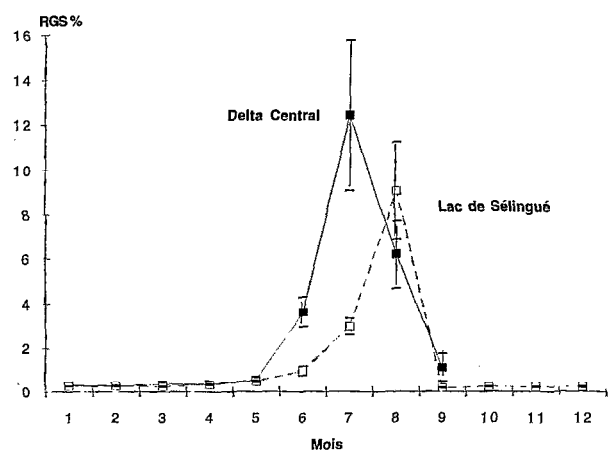


FIG. 2. — Évolution saisonnière du rapport gonado-somatique (RGS) des femelles *B. leuciscus* à Mopti et à Sélingué.
Seasonal variation of the gonado-somatic index (RGS) of *B. leuciscus* females at Mopti and Sélingué Lake.

Période de reproduction

Que ce soit dans le Delta ou dans le lac de Sélingué, la reproduction de *B. leuciscus* est saisonnière (fig. 2). Elle s'effectue de façon très homogène et groupée. La maturation ovarienne débute en mai; elle se développe plus rapidement à Mopti où le RGS atteint son maximum en juillet et demeure élevée en août. À Sélingué, le pic de RGS est limité à août. La période de ponte potentielle paraît donc être plus longue dans le Delta mais quand même centrée sur juillet-août. Ainsi, la date de naissance des classes d'âge peut être estimée, au plus tard, au 1^{er} septembre. L'âge des individus peut donc être exprimé en mois, connaissant la date de capture et le nombre d'anneaux lus sur l'écaïlle.

Arrêt et période de croissance

En se référant aux valeurs minimale et maximale des moyennes mensuelles de *d* (fig. 3), la croissance des poissons 1+ se déroule essentiellement de juillet à novembre dans le Delta et de septembre à novembre dans le lac de Sélingué. Les valeurs élevées de *d* en fin et début d'année semblent indiquer un arrêt de croissance des poissons 1+ en saison fraîche.

Dans les deux habitats, on observe des cas de reprise de croissance répartis sur toute l'année (fig. 3), mais ces taux sont faibles de novembre à février : 2 % dans le Delta et 4 % dans le lac. À Sélingué, le phénomène de reprise de deuxième croissance s'amplifie dès mai et paraît achevé en septembre, avec la montée des eaux, pour la totalité de cette classe d'âge (fig. 3A). En revanche, dans le Delta (fig. 3B), toute la classe d'âge n'est pas affectée par la reprise qui débute précocement en avril mais s'estompe en mai-juin; une nouvelle reprise apparaît en juillet à l'arrivée de la crue, mais là encore, sans atteindre 100 % de l'effectif. Cela indique qu'une partie des 0+ n'entame pas de deuxième croissance dans le Delta.

Tailles moyennes observées

Le tableau III présente les tailles moyennes atteintes en fin des deux premières croissances à Mopti (NIARÉ et BÈNECH, 1993) et à Sélingué. À âge égal, les poissons du lac sont de plus grande taille. Au cours de la deuxième période de croissance, la supériorité de l'accroissement dans le lac est plus particulièrement nette pour les femelles; celui-ci est 25 % plus élevé que dans le Delta. De 1 à 2 ans, la différence de taille entre sexes est plus ample à Sélin-

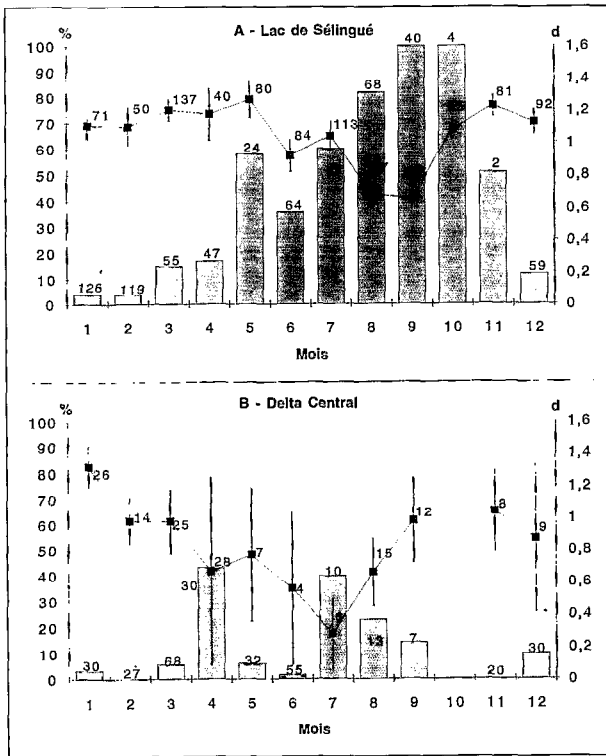


FIG. 3. — Cycle saisonnier de l'accroissement de la marge de l'écaille (d en mm; ligne) des *B. leuciscus* 1+. L'histogramme indique la proportion des poissons entamant leur deuxième croissance parmi les 0+. Les effectifs mensuels de poissons 0+ et 1+ sont indiqués. A : Mopti et B : Sélingué.
 Seasonal growth cycle of the scale margin (d in mm; line) of *B. leuciscus* 1+. Histograms indicate the proportion of *B. leuciscus* which are beginning their second growth among the 0+ group.

gué (facteur multiplicatif 2,12) que dans le Delta (1,47).

Taille et âge de première reproduction

Dans le Delta Central du Niger, la taille de première reproduction de *B. leuciscus* est de 40 mm; tous les poissons de la population entrent massivement en maturation dès leur première année (BÉNECH, 1990; BÉNECH et DANSOKO, 1994).

À Sélingué, la L50 est égale à 75 mm (tabl. IV). D'après les résultats de lecture d'âge, cette taille se situe dans la zone de transition entre les deux groupes de poissons 0+ et 1+. La maturation ovarienne n'affecte que 59 % des femelles de un an; ce processus saisonnier paraît plus tardif chez ces femelles que chez les plus âgées puisque seulement 15 % des premières sont en maturation en juillet contre 69 % et 88 % pour celles de 2 et 3 ans respectivement.

Effort de reproduction

Les distributions des fréquences des valeurs du RGS des femelles au stade 4 à Mopti et à Sélingué sont bien différentes (fig. 4). Si les deux distributions ont des moyennes voisines : 16,2 % ± 1,33 à Mopti (N = 43) et 15,6 % ± 2,55 à Sélingué (N = 39), la variabilité de ce paramètre est presque deux fois plus élevée à Sélingué. En outre, la variabilité de l'effort reproductif dans la population de la retenue diminue avec l'âge puisque le coefficient de variation du RGS (stade 4) est de 56,1 % (N = 27) pour les femelles d'un an et de 37,8 % (N = 10) pour celles de deux ans.

TABEAU III

Longueur standard en mm des *B. leuciscus* en fin de première et de deuxième croissance dans le lac de Sélingué et le Delta Central (NIARÉ et BÉNECH, 1993). Moyennes avec intervalle de confiance à 95 % et coefficients de variation pour les mâles et les femelles.
 Standard lengths (mm) of *B. leuciscus* at the end of the first and of the second growth in the Sélingué Lake and the Central Delta (NIARÉ and BÉNECH, 1993). For males and females, mean standard length with a 95 % confidence interval and coefficient of variation.

	Sélingué		Delta Central	
	1ère croissance	2ème croissance	1ère croissance	2ème croissance
Mâles	67,48±1,27 11%	82,37±1,12 9%	62,2±1,63 10,40%	75,3±3,08 9%
Femelles	70,69±0,90 10%	89,18±0,92 9%	65,8±1,1 11,50%	80,6±1,51 7%

TABLEAU IV

Taille et âge de première reproduction des *Brycinus leuciscus* femelles à Sélingué en juillet-août 1990/91.
Standard length and age at first reproduction of B. leuciscus females at Sélingué in the July-August period (1990/91).

L (mm)	Stades ovariens ≥ 3		Tous stades ovariens		% F+	% F+	% F+
	Juillet	Août	Juillet	Août	Jt-At	Juillet	Août
55			1		0		0
60			1		0		0
65		1	7	6	8	0	17
70	1	6	13	15	25	8	40
75	2	10	13	13	46	15	77
80	3	6	8	7	60	38	66
85	13	18	17	19	86	76	95
90	32	5	42	6	77	76	83
95	16	7	21	7	82	76	100
100	3	1	3	1	100	100	100
Age	Stades ovariens ≥ 3		Tous stades ovariens		% F+	% F+	% F+
	Juillet	Août	Juillet	Août	Jt-At	Juillet	Août
1 an	5	20	33	34	37	15	59
2 ans	46	26	67	24	74	69	88
3 ans	14	8	16	8	92	88	100

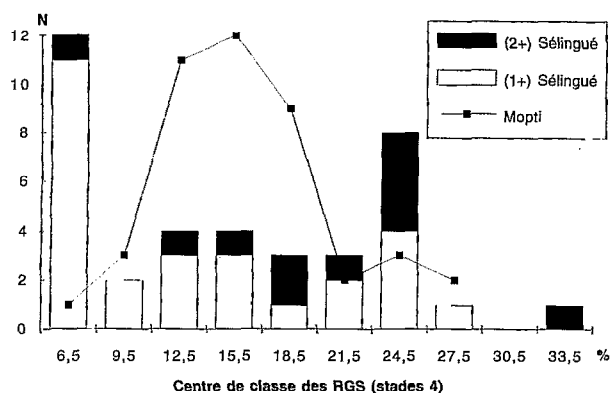


FIG. 4. — Distribution des fréquences du rapport gonadosomatique des femelles *B. leuciscus* en pré-ponte (stade 4) à Mopti et à Sélingué.

Frequencies distributions of gonado-somatic index values of B. leuciscus females in a pre-laying stage (4th stage) at Mopti and Sélingué.

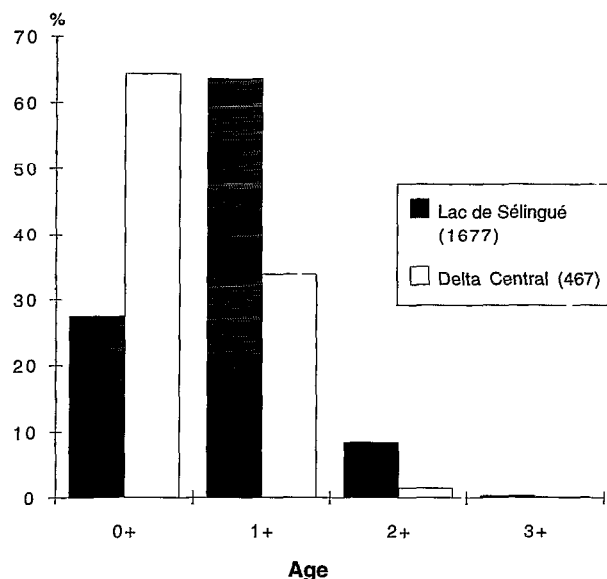


FIG. 5. — Structures démographiques des captures des pêches artisanales de *B. leuciscus* à Mopti et à Sélingué.
Demographic structures of B. leuciscus catches from artisanal fisheries at Mopti and Sélingué Lake.

Longévité et structure démographique

Les poissons en troisième année de croissance représentent 8,4 % des captures dans le lac (fig. 5) et, bien qu'ils soient rares, on y rencontre aussi des poissons 3+ en quatrième phase de croissance. En revanche, dans le Delta Central, les captures sont majoritairement constituées de poissons de moins d'un an (64,6 %; fig. 5). Du fait d'une pression de pêche très intense, les poissons de plus de deux ans sont exceptionnels (< 2 %) et l'âge maximum rencontré est de 26 mois.

Coefficient de condition

Tout au long de l'année, les poissons présentent un coefficient de condition (K) plus élevé dans le lac de Sélingué que dans le Delta Central du Niger (fig. 6) où l'on note les plus faibles valeurs de K d'une part en fin d'été (mai-juin) et d'autre part en août-septembre, probablement juste après la reproduction. Cet amaigrissement n'est observé qu'après la ponte dans la retenue où les valeurs de K oscillent entre 2,69 et 3,49. Entre ces deux populations, les écarts de K sont de 0,56 et 1,00 respectivement aux

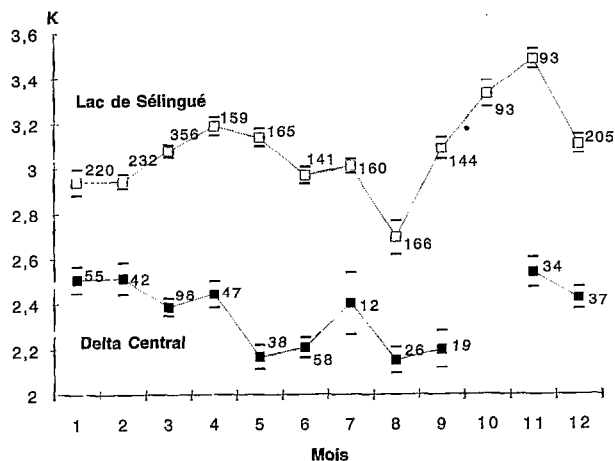


FIG. 6. — Evolution saisonnière du coefficient de condition K des *B. leuciscus* dans le lac de Sélingué et dans le Delta Central du Niger. Effectifs mensuels indiqués.

Seasonal variation of condition factor (K) of *B. leuciscus* from Sélingué Lake and Central Delta. Monthly numbers of individuals are indicated.

périodes d'amaigrissement et d'engraissement maximaux. L'amplitude de variation saisonnière des moyennes mensuelles du coefficient de condition est deux fois plus importante chez les poissons du lac (0,8) que chez ceux du Delta (0,4). Toutefois, dans les deux sites, le meilleur état d'embonpoint est observé en novembre. K baisse ensuite et de façon plus nette à Sélingué que dans le Delta.

DISCUSSION

La comparaison des deux milieux d'étude est limitée à l'exposé de données hydrologiques et de température de l'eau en surface. Ces deux paramètres physiques sont cependant des facteurs primordiaux pour la régulation des phénomènes de croissance chez les poissons de la zone soudano-sahélienne (DAGET, 1952; BÉNECH, 1974; NIARÉ et BÉNECH, 1993).

Dans le lac de Sélingué, les conditions de milieu paraissent favorables à une croissance de *B. leuciscus* plus importante que dans le Delta Central du Niger. Cette retenue d'eau cumule en effet les bénéfices d'une inondation saisonnière de bordure et d'une inondation pérenne de l'ancienne vallée fluviale ennoyée. D'une part, les inondations régulières dans le temps permettent un recyclage rapide de la matière organique et des nutriments des zones littorales, ce qui concourt à accroître la richesse trophique du milieu (Roux et Coop, 1993). D'autre

part, il est connu que la capacité biotique des réservoirs est améliorée par des arbres ennoyés qui servent de support à une microfaune d'invertébrés importante; c'est le cas à Sélingué où plus de la moitié de la forêt est restée en place (ANNE *et al.*, 1991). La création d'un milieu lacustre est ainsi à l'origine de nouvelles ressources alimentaires auxquelles s'adaptent généralement les espèces à large spectre alimentaire (JACKSON *et al.*, 1988). *B. leuciscus*, espèce éclectique dans le fleuve (GHAZAI *et al.*, 1991), est susceptible d'avoir un comportement alimentaire comparable dans la retenue. Ces meilleures conditions de Sélingué expliqueraient les bonnes performances de croissance de *B. leuciscus* et son coefficient de condition plus élevé que dans le Delta, tout au long de l'année.

Dans le lac de Sélingué, *B. leuciscus* présente une grande variabilité individuelle de la date de reprise de croissance. Des cas de reprise (d faible) sont observés toute l'année, mais plus particulièrement de mai à septembre. Au cours de cette période, le taux d'individus en reprise s'accroît et le phénomène s'étend à tous les poissons d'un an en août et septembre (fig. 3A). La reprise massive au cours de ces deux derniers mois coïncide avec l'élévation du niveau d'eau dans le lac, corrélativement à l'augmentation du volume d'eau (fig. 1B). Ce phénomène physique pourrait être un déclencheur de la croissance. Ce n'est cependant pas le seul car, en cours d'étiage (vidange du réservoir), une proportion non négligeable d'individus entament leur deuxième croissance. D'autres facteurs environnementaux, notamment la température de l'eau qui remonte à cette période de l'année (fig. 1A), interviendraient vraisemblablement pour la reprise de croissance.

Dans le Delta Central où existe également une telle hétérogénéité dans la reprise de croissance (fig. 3B), ni la même continuité ni la même ampleur n'ont été observées dans le déroulement de ce phénomène saisonnier. Cette population présente plutôt deux à-coups de reprise de croissance en avril et en juillet, mais qui n'affectent pas tout l'ensemble des poissons de moins d'un an. Le minimum de juillet dans l'évolution saisonnière du d moyen montre que, globalement, la population deltaïque de *B. leuciscus* est affectée un à deux mois plus tôt que celle de Sélingué par la reprise de croissance qui intervient là aussi au début de la crue.

Dans ces deux écosystèmes, la reprise de croissance massive et ultime paraît être liée à l'arrivée de la crue. En outre, d'après l'évolution de d moyen mensuel, l'essentiel de la croissance de cette espèce se déroule sur un à deux mois de plus dans le Delta que dans le lac. Ce résultat paraît en contradiction avec une croissance plus faible dans le premier milieu que dans le second. Cela conforte donc l'hypothèse

de meilleures conditions de milieu qui favoriseraient la croissance dans la retenue, notamment la richesse trophique du biotope et une eau relativement plus chaude en fin d'année.

Dans le Delta, milieu caractérisé par l'irrégularité des crues, une forte réduction de la capacité trophique en étiage, et région halieutique où le stock est soumis à un effort de pêche très intense qui écume particulièrement les poissons de l'année (LAË *et al.*, 1994), *B. leuciscus* a une faible espérance de vie et se reproduit dès la première année, à une petite taille. Au contraire, au sein de la population de la retenue, l'espérance de vie est plus élevée, vraisemblablement à cause d'une faible pression de pêche sur les jeunes. Cette faible mortalité halieutique des jeunes, alliée à la richesse trophique du milieu lacustre de Sélingué, expliquerait que les poissons investissent dans la croissance, reportant leur reproduction à un âge plus avancé, pour une taille plus grande que ceux du Delta Central. La mortalité des géniteurs du lac paraît importante après la reproduction car les poissons 2+ deviennent moins nombreux dès octobre pour disparaître en janvier (fig. 7). Ainsi, étant donné que près de la moitié des poissons ne se reproduisent pas avant deux ans, il est probable qu'un fort pourcentage de reproducteurs soient semelpares.

Pour la saison de reproduction, il existe une différence entre Sélingué et le Delta car la période de RGS élevé est plus précoce et plus étalée dans le second milieu (fig. 2). Ce patron de reproduction deltaïque peut être interprété comme une adaptation à un milieu dans lequel le moment optimal favorable à la ponte n'intervient pas toujours à la même date d'une année sur l'autre, tandis qu'à Sélingué le calendrier hydrologique ne présente pas de variations interannuelles. Cet étalement de la période de ponte dans le Delta favoriserait la coïncidence au moins partielle entre l'éclosion et les meilleures conditions de frayères/nurseries. Ainsi, un optimum de chances de survie est assuré à une fraction au moins de la cohorte de jeunes de l'année.

L'effort de reproduction par unité de poids corporel reste comparable dans les deux écosystèmes. Toutefois, à Sélingué, il présente une hétérogénéité due à une différence d'investissement suivant l'âge (fig. 4). Les résultats sur le RGS ne renseignent cependant pas sur les différences du nombre et de la taille des ovocytes, indicateurs plus pertinents de l'investissement de reproduction. Nos résultats indiquent toutefois une certaine pluralité de l'effort de reproduction au sein de la population de Sélingué.

Brycinus leuciscus a développé dans ces deux écosystèmes des profils démographiques différents. À Sélingué où les conditions environnementales paraissent favorables (prévisibilité du milieu, forte capacité biotique et une faible mortalité des jeunes

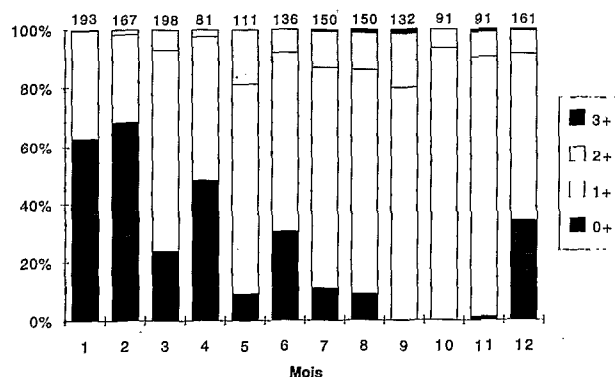


Fig. 7. — Structure démographique des échantillons mensuels de *B. leuciscus* du lac de Sélingué (Effectifs indiqués). Demographic structure of the monthly samples of *B. leuciscus* from Sélingué Lake. Monthly numbers of individuals are indicated.

par la pêche), la première reproduction est différée à une taille et un âge plus élevés. Il s'agit là d'une réaction adaptative différente de celle observée chez la truite et l'épinoche qui, dans des conditions écologiques stables et riches en nourriture (STEARNS et CRANDALL, 1984) présentent une croissance rapide et atteignent la maturité plus précocement.

Dans ces deux populations, la maturité sexuelle apparaît donc à des tailles et à des âges différents. De nombreux travaux ont tenté de définir le déterminisme de la maturité sexuelle : est-elle fonction de la taille ou de l'âge ? Quelles sont les implications des facteurs environnementaux et génétiques ? Ou encore quel est le rôle de la croissance ? En fait, si le déclenchement de la maturité est lié à l'atteinte d'une taille donnée, les conditions favorables de la retenue auraient dû favoriser une maturité précoce. *A contrario*, si l'âge est le facteur déclencheur, la maturité devrait intervenir à un an. Apparemment, les tactiques adaptatives mises en œuvre par *B. leuciscus* dans ces deux écosystèmes se démarquent du cas des espèces qui mûrissent soit à âge fixe comme le saumon (*Oncorhynchus gorbuscha*) (POLICANSKY, 1983), soit à taille fixe, ce qui est assez fréquent chez beaucoup d'organismes puisque cette caractéristique est fortement corrélée à divers processus biologiques (succès de la reproduction, mortalité...).

L'analyse de la maturité sexuelle comme caractéristique phénotypique a fait l'objet de nombreuses publications scientifiques avec des synthèses critiques et de nouveaux développements dans les articles de KOZLOWSKI (1992), ROFF (1984 et 1991) et BERNARDO (1993). D'après ce dernier auteur, toutes les approches évoquées jusqu'ici traduisent un manque d'appréciation de la complexité de ce phé-

notype qu'est la maturité sexuelle. Il n'est pas de notre intention d'exposer ici une nouvelle théorie, mais plutôt d'utiliser ces connaissances pour la compréhension des différences d'expression de la stratégie adaptative de *B. leuciscus*.

L'atteinte d'une taille (âge) à la maturité sexuelle optimise l'exploitation du milieu et, comme l'a dit BERNARDO (1993), minimise l'impact négatif de la croissance dans un environnement défavorable sur la «fitness». Ce comportement ne peut que traduire une constitution génétique assez souple qui autorise la plasticité phénotypique. Cette plasticité est le résultat d'interactions entre chaque population et son écosystème; implicitement, il s'agit d'une interaction génotype-milieu. Bien qu'elle ne soit ici démontrée, la plasticité phénotypique de ce petit Characidae traduit une constitution génétique qui autorise ces expressions variées. Cette caractéristique géné-

tique pourrait être une qualité adaptative des espèces des milieux variables, typiques de cette zone soudano-sahélienne. C'est en effet ce que soutiennent plusieurs exemples de variations de la taille de première reproduction observés dans cette même zone climatique aux sécheresses récurrentes, notamment chez d'autres espèces de Characidae : *Alestes baremoze* (DURAND, 1978), *Hydrocynus forskalii* (SRINN, 1976), *Brycinus nurse* (BÈNECH et QUENSIÈRE, 1987). En conséquence, la définition de la stratégie adaptative de telles espèces doit être basée sur des observations établies sur une gamme de milieux aux potentialités variées ou sur une longue série comprenant des cycles saisonniers différents. C'est ainsi qu'on peut parvenir à identifier la panoplie de tactiques dont ces espèces peuvent disposer grâce à leur plasticité phénotypique.

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 26 juin 1995

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANNE (I.), LELEK (A.), TOBIAS (W.), 1991. — African man-made lakes : critical notes on their ecology and economic contribution. *Natural Resource and Development*, 33 : 7-20.
- BARBAULT (R.), 1984. — Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens des populations. *Acta Œcologica, Œcol. Gener.*, 5 (3) : 243-259.
- BARBAULT (R.), 1992. — *Écologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Paris, Masson, 273 p.
- BÉNECH (V.), 1974. — Données sur la croissance de *Citharinus citharus* (Poissons, Characiformes) dans le Bassin Tchadien. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 8 (1) : 23-33.
- BÉNECH (V.), 1990. — Contribution à la connaissance de la reproduction de quelques espèces d'intérêt halieutique dans le Delta Central du Niger. Atelier IER/Orstom « Études halieutiques dans le Delta Central du Niger », Bamako, novembre 1990, 17 p.
- BÉNECH (V.), DANSOKO (F. D.), 1994. — « La reproduction des espèces d'intérêt halieutique ». In QUENSIÈRE (J.), éd. : 213-228.
- BÉNECH (V.), OUATTARA (S.), 1990. — Rôle des variations de conductivité de l'eau et d'autres facteurs externes dans la croissance ovarienne d'un poisson tropical, *Brycinus leuciscus* (Characidae). *Aquat. Living Resour.* 3 (3) : 153-162.
- BÉNECH (V.), PENAZ (M.), LE HONG CHUONG (P.), 1994. — « Les migrations latérales des poissons. L'exemple de la mare de Batamani (août-décembre 1991) ». In QUENSIÈRE (J.), éd. : 237-253.
- BÉNECH (V.), QUENSIÈRE (J.), 1987. — *Dynamique des peuplements ichtyologiques de la région du lac Tchad (1966-1978). Influence de la sécheresse sahélienne*. Thèse de Doct. d'État, université des Sciences et Techniques de Lille-Flandres-Artois. Paris, Orstom, Travaux et Documents Microfichés, n° 51-26045, 658 p.
- BERNARDO (J.), 1993. — Determinants of maturation in animals. *Trends Ecol. Evol.*, 8 (5) : 166-173.
- DAGET (J.), 1952. — Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. *Bull. IFAN*, 14 (1) : 191-225.
- DURAND (J. R.), 1978. — *Biologie et dynamique des populations d'Alestes baremoze (Pisces, Characidae) du Bassin Tchadien*. Paris, Orstom, Trav. et Doc., 332 p.
- DURAND (J. R.), LOUBENS (G.), 1969. — Croissance en longueur d'*Alestes baremoze* (Joannis, 1835) (Poissons, Characidae) dans le bas Chari et le lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 4 (1) : 59-105.
- DURAND (J. R.), LOUBENS (G.), 1970. — Observations sur la sexualité et la reproduction des *Alestes baremoze* du bas Chari et du lac Tchad. *Cah. Orstom, sér. Hydrobiol.*, 4 (2) : 61-81.
- GHAZAI (M. A.), BÉNECH (V.), PAUGY (D.), 1991. — L'alimentation de *Brycinus leuciscus* (Teleostei : Characidae) au Mali : aspects qualitatifs, quantitatifs et comportementaux. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 2 (1) : 47-54.
- JACKSON (P. B. N.), MARSHALL (B. E.), PAUGY (D.), 1988. — « Fish communities in man-made lakes ». In LÉVÊQUE (C.) et al., éd. : *Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains*. Paris, Orstom, Trav. et Doc. n° 216 : 325-350.
- KOZLOWSKI (J.), 1992. — Optimal allocation of resources to growth and reproduction : implications for age and size at maturity. *Trends Ecol. Evol.*, 7 (1) : 15-19.
- LAË (R.), MAIGA (M.), RAFFRAY (J.), TROUBAT (J. J.), 1994. — « Évolution de la pêche ». In QUENSIÈRE (J.), éd. : 143-164.
- NIARÉ (T.), BÉNECH (V.), 1993. — Modifications de la croissance de *Brycinus leuciscus* (Characidae) suite aux changements hydroclimatiques et halieutiques dans la plaine inondée du Delta Central du Niger. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 4 (1) : 65-78.
- POLICANSKY (D.), 1983. — Size, Age and Demography of Metamorphosis and Sexual Maturation in Fishes. *Amer. Zool.*, 23 : 57-63.
- QUENSIÈRE (J.), éd., 1994. — *La pêche dans le Delta Central du Niger : Approché pluridisciplinaire d'un système de production halieutique*. Paris, Orstom, Karthala, 495 p. + cartes.
- QUENSIÈRE (J.), OLIVRY (J.-C.), PONCET (Y.), WUILLOT (J.), 1994. — « Environnement deltaïque ». In QUENSIÈRE (J.), éd. : 29-80.
- ROFF (D. A.), 1984. — The evolution of life history parameters in teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41 : 989-1000.
- ROFF (D. A.), 1991. — The evolution of life-history variation in fishes, with particular reference to flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research*, 27 (3/4) : 197-207.
- ROUX (A. L.), COOP (G. H.), 1993. — « Peuplements de poissons ». In AMOROS (C.) and PETTS (G. E.), éd. : *Hydro-systèmes fluviaux*. Paris, Masson : 151-166.
- SRINN (K. Y.), 1976. — *Biologie d'Hydrocynus forskalii (Pisces, Characidae) du Bassin Tchadien*. Thèse Doct. Spéc., univ. Paul Sabatier, Toulouse, 126 p.
- STEARNS (S. C.), GRANDALL (R. E.), 1984. — « Plasticity for Age and Size at Sexual Maturity : A life-story response to unavoidable stress ». In POTTS (G. W.) WOOTTON (R. J.), éd. : *Fish reproduction*. Academic Press, London : 13-34.