

***Richesse des peuplements de poissons dans  
le Niandan (haut Niger, Afrique) en  
fonction de la taille de la rivière et de la  
diversité du milieu***

Bernard HUGUENY (1)

RÉSUMÉ

*Les relations entre caractéristiques du milieu et richesse spécifique des peuplements de poissons ont été étudiées dans 36 localités situées sur un affluent du haut Niger, en Guinée. La richesse spécifique par station varie de 5 à 40. Le nombre d'espèces par station est corrélé positivement à deux caractéristiques indépendantes de la rivière : la profondeur maximale et la diversité de la vitesse du courant. L'indépendance de la taille de la rivière et de la diversité du milieu a pour conséquence que la variation longitudinale de la richesse spécifique est moins marquée que dans les rivières tempérées. Un effet positif du volume du bief échantillonné sur la richesse spécifique est également démontré.*

**MOTS-CLÉS :** Poissons d'eau douce — Afrique — Niger — Peuplement — Richesse spécifique — Sélection de l'habitat — Zonation écologique.

ABSTRACT

**SPECIES RICHNESS OF FISH COMMUNITIES RELATED TO RIVER SIZE AND HABITAT DIVERSITY IN THE NIANDAN RIVER (UPPER NIGER, AFRICA)**

*Some environmental factors influencing the species richness of fish communities were studied in a sample of 36 localities in a tributary of the Upper Niger, in Guinea. Species richness ranged from 5 to 40. Species richness was positively correlated with two independent characteristics of the stream : maximum depth and current speed diversity. As a consequence of the independance of habitat diversity and size of the stream, longitudinal variation in species richness was less pronounced than in temperate streams. A positive relationship between species richness and habitat volume was also established.*

**KEY WORDS :** Freshwater fishes — Africa — Niger — Community — Species richness — Habitat selection — Ecological zonation.

---

(1) *Hydrobiologiste ORSTOM, Antenne ORSTOM, laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'histoire naturelle de Paris, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.*

## INTRODUCTION

La recherche des facteurs qui conditionnent le nombre d'espèces pouvant coexister dans un peuplement a fait l'objet de nombreuses études en écologie théorique : théorie de la niche (MAC ARTHUR, 1965), biogéographie insulaire (MAC ARTHUR et WILSON, 1963), rôle de la prédation (ROUGHGARDEN et FELDMAN, 1975) ou rôle des perturbations (CONNELL, 1978), pour n'en citer que quelques-unes. Ces études ont suscité de nombreuses approches empiriques dont la mise en évidence d'une relation positive entre la diversité (ou la complexité) du milieu et la richesse (ou la diversité) des peuplements, et ce avec des groupes zoologiques aussi variés que les oiseaux (MAC ARTHUR et MAC ARTHUR, 1961), les mammifères (ROSENZWEIG et WINAKUR, 1969), les reptiles (PIANKA, 1967). Chez les poissons, des études ont été réalisées en milieu lacustre (EADIE et KEAST, 1984), fluvial (GORMAN et KARR, 1978; SCHLOSSER, 1982; PEREZ, 1984) et dans des récifs coralliens (MOLLES, 1978). Il existe quelques travaux réalisés dans des rivières tropicales, surtout en Amérique du Sud et centrale (GORMAN et KARR, 1978; PEREZ, 1984), mais les études quantitatives des relations milieu-peuplements sont quasi inexistantes en Afrique.

Nous présentons ici les résultats d'une étude réalisée en Guinée sur le Niandan, affluent du Niger, dans le but de quantifier la relation entre la richesse spécifique locale des peuplements de poissons et un certain nombre de caractéristiques physiques du milieu. L'un des problèmes majeurs de ce genre d'études est de définir des variables de milieu pertinentes. En d'autres termes, il est important de se demander comment la diversité du milieu est « perçue » par le type d'organisme que l'on étudie. En milieu fluvial, les principaux facteurs habituellement retenus pour définir le microhabitat des poissons sont la profondeur, la nature du substrat et la vitesse du courant (GORMAN et KARR, 1978; MOREAU et LEGENDRE, 1979; NELVA *et al.*, 1979; BAKER et ROSS, 1981; SCHLOSSER, 1982; FELLE et HILL, 1983; MATHESON et BROOKS, 1983; GORMAN, 1988; KINZIE, 1988; pour ne citer que quelques travaux). Notre étude reposera également sur ces trois variables de milieu.

Un autre facteur à considérer chez les organismes fluviaux est l'existence d'une zonation longitudinale des peuplements (HAWKES, 1975), qui s'accompagne souvent d'une augmentation de la richesse spécifique selon un gradient amont-aval ou selon un gradient de « taille » de la rivière. Il faudra donc tenir compte, également, de cette source de variation de la richesse spécifique locale des peuplements de poissons. Cela sera réalisé en considérant la « taille » de la rivière (largeur et profondeur), plutôt que la position

dans le gradient amont-aval, variable supposée intervenir plus directement sur la structure et le fonctionnement des communautés (VANNOTE *et al.*, 1980).

De plus on doit s'attendre à ce que, toutes choses étant égales par ailleurs, la probabilité de présence d'une espèce dans une localité augmente avec le volume de l'habitat échantillonné et qu'il y ait une relation positive entre cette variable et le nombre d'espèces (« passive sampling hypothesis »; CONNOR et MCCOY, 1980). Une étude récente a, par exemple, montré que la richesse des peuplements de poissons, dans des rivières tant tropicales que tempérées, était mieux expliquée par le volume du bief échantillonné que par la diversité du milieu (ANGERMEIER et SCHLOSSER, 1989).

Nous avons par conséquent tenté de répondre aux questions suivantes :

1. existe-t-il une relation positive entre la richesse spécifique locale des peuplements de poissons du Niandan et la diversité du milieu ?
2. existe-t-il une variation de la richesse spécifique en fonction de la taille de la rivière ?
3. existe-t-il une relation positive entre le volume de la section de rivière échantillonnée et la richesse spécifique ?

## MÉTHODES

### Le Niandan

Nous avons étudié le Niandan et ses affluents en amont de Sansambaya, en Guinée, soit sur environ une centaine de kilomètres de son cours (fig. 1). Le Niandan est un affluent du haut Niger, et traverse une région qui, du point de vue botanique, est une « mosaïque de forêt ombrophile planitiaire et de formation herbeuse secondaire » (WHITE, 1983) et qui, du point de vue climatique, appartient à la zone soudano-guinéenne (DAGET, 1954). Les pluies tombent d'avril à novembre avec un maximum en août, les crues maximales ont lieu en septembre-octobre (DAGET, 1954). La superficie du bassin versant, en amont de Baro (qui est situé plus en aval que notre zone d'étude, fig. 1), est de 12 770 km<sup>2</sup>, le débit moyen y est de 252 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> (BRUNET-MORET *et al.*, 1986). Toutes les localités prospectées sont situées entre 300 et 600 m d'altitude, la pente de la rivière est faible et régulière, d'environ 0,5 m/km (BRUNET-MORET *et al.*, 1986). En dehors de pêches d'épuisement réalisées localement et à certaines époques par les villageois, le Niandan est exempt de perturbations notables.

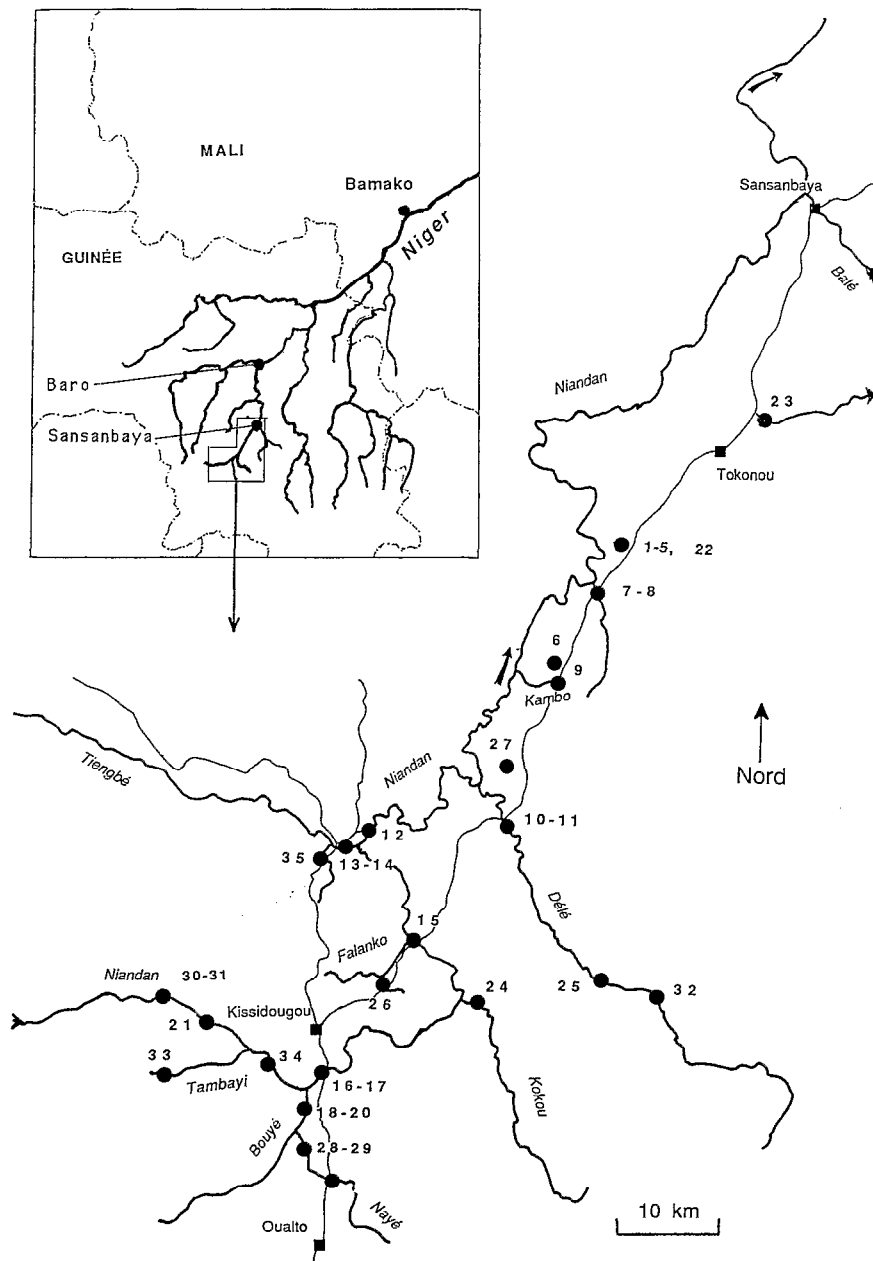


FIG. 1. — Carte montrant la localisation géographique de la zone étudiée et des 36 stations échantillonnées sur le Niandan et ses affluents. *Geographical localization of the studied area and the 36 localities on the Niandan and its tributaries.*

### Méthodes de prélèvement

Les pêches, pour des raisons d'accessibilité aux stations et de facilité d'échantillonnage, ont eu lieu en période sèche de mars à mai 1987 et en avril 1988. Nous nous assurons ainsi en outre que des variations

saisonnnières ne vont pas perturber les résultats. 24 localités ont été retenues dans cette analyse, et dans chacune d'entre elles, entre 1 et 5 points de pêche ont été délimités, selon l'espace échantillonnable et le faciès de la rivière, portant le total des stations à 36 (fig. 1). Sur chaque station les pêches

ont été réalisées à l'aide d'un ichtyotoxique, la roténone. La procédure suivante a été suivie : une portion de rivière est choisie, puis isolée en amont et aval par des filets de vide de maille de 5 mm. Après action du poison, tous les poissons visibles sont collectés et conservés dans une solution de formol à 10 % afin d'être identifiés ultérieurement au laboratoire. Pour des raisons pratiques inhérentes à la méthode utilisée, les pêches ont été réalisées dans des portions de rivière ne dépassant pas 12 m de large (pour que la pose des filets de barrage soit réalisable) et 1,6 m de profondeur (pour que l'on puisse progresser à pied). L'efficacité du poison diminuant quand il y a du courant, nous n'avons pu échantillonner que des stations ne possédant pas de courant, présentant un courant faible ou un courant fort localisé à certains endroits de la station. Par conséquent, nous n'avons pas réalisé de pêche dans des portions de rivière présentant un courant fort sur toute leur longueur.

La pêche au poison permet, sous certaines conditions, d'avoir un échantillonnage quasi exhaustif du milieu. Les conditions sont l'absence de courant, pour que le poison ait le temps d'agir, et une main-d'œuvre nombreuse pour récolter tous les poissons, surtout quand ils montent respirer en surface au début de l'action du poison. Ces conditions n'étaient réunies que dans un faible nombre de nos stations. Traiter les données en abondance relative n'est réalisable que si, d'une station à l'autre, chaque espèce a les mêmes chances d'être collectée. Un biais important de ce point de vue est la transparence de la rivière. En effet, après action du poison, de nombreuses espèces restent au fond et il est probable que le nombre d'individus collectés pour ces espèces va être différent selon que le fond de la rivière sera plus ou moins visible. La transparence de l'eau dans nos stations étant très variable, ce biais risque d'être important. Les données ont par conséquent été traitées en présence-absence d'espèces (voir annexe), et non pas en diversité spécifique, qui nécessite des données d'abondance relative. Il est probable que la perte d'information est réduite. En effet la plus grande part de la variation de diversité spécifique entre stations résulte, bien souvent, de différences entre richesses spécifiques (BROWN, 1988).

Les identifications ont été réalisées jusqu'à l'espèce sauf pour les Cyprinodontidés, pour lesquels nous n'avons pas dépassé le genre. Les juvéniles de *Barbus*, *Raiamas*, *Tilapia* et *Sarotherodon*, n'ont pas été identifiés à un niveau spécifique et n'ont pas été pris en compte dans l'analyse.

### Caractéristiques physiques des stations

Sur chaque station nous avons procédé à une

évaluation des caractéristiques physiques selon la méthode décrite par GORMAN et KARR (1978), qui consiste en mesures ponctuelles effectuées régulièrement sur la portion de cours d'eau retenue. Nous avons considéré les caractéristiques suivantes : nature du substrat, vitesse du courant et profondeur. Nous avons différencié 8 catégories de substrat : sableux (1), vaseux (2), feuilles mortes (3), troncs et branches (4), végétaux immergés (5), dalles rocheuses (6), gros blocs de rocher (7), boueux-argileux (8). La vitesse du courant a été évaluée selon la méthode de SCHLOSSER (1982) qui consiste à mesurer, sur une règle plate plongée verticalement dans l'eau, la différence de hauteur d'eau entre la face exposée au courant et la face opposée, cette différence étant d'autant plus importante que la vitesse du courant est élevée. Les valeurs obtenues ont été converties en 7 classes de vitesse de courant. A titre indicatif, la classe immédiatement supérieure à la classe zéro correspond à un courant faible mais perceptible (débris flottants animés d'un mouvement visible), et la classe la plus élevée correspond à un courant fort et bouillonnant. A chaque point d'échantillonnage, la profondeur a été mesurée à 5 cm près. Enfin, la largeur moyenne de la rivière a été mesurée (au topofil ou à l'aide d'un décamètre).

### Méthodes statistiques

Les hypothèses à tester sont au nombre de trois.

1 — « passive sampling hypothesis ». Selon cette hypothèse il existe un lien positif entre le volume du bief échantillonné et le nombre d'espèces. Le problème est que le volume est une combinaison de trois variables (largeur, profondeur, longueur) dont deux sont des variables de taille de la rivière et peuvent agir directement, et non pas seulement par l'intermédiaire de leur contribution au volume, sur la richesse spécifique. Une fois que l'effet de la taille de la rivière et de la diversité du milieu a été pris en compte, l'hypothèse est vérifiée si l'on constate un effet positif de la longueur sur la richesse spécifique, c'est-à-dire si, à caractéristiques environnementales égales, on constate un effet du volume sur la richesse spécifique.

2 — Augmentation de la richesse spécifique avec la « taille » de la rivière. Deux variables peuvent être considérées comme des estimateurs de la taille de la rivière : la largeur et la profondeur. Le problème est que ces variables sont constituantes du volume et il va être délicat de séparer leur effet direct de celui passant par le volume. Si largeur, longueur et profondeur sont converties en logarithmes, la somme de ces variables constituera un estimateur du logarithme du volume. Si chacune de ces variables n'a d'effet que par le biais du volume, alors leur

contribution à l'équation de régression doit être de même poids. En revanche, si l'une des variables de taille de la rivière a une contribution supérieure à celle passant uniquement par le volume, le coefficient de corrélation associé à cette variable doit être plus élevé que celui des autres variables constitutives du volume.

3 — Augmentation de la richesse spécifique avec la diversité du milieu. Selon cette hypothèse toutes ou partie des variables de diversité du milieu ont un effet positif sur la richesse spécifique même quand le volume (et donc également la « taille » de la rivière) a été pris en compte.

Le but de l'analyse est donc de rechercher des variables environnementales explicatives de la richesse spécifique du peuplement d'une localité. Dans ce but, la régression multiple de la richesse spécifique en fonction de caractéristiques de milieu choisies *a priori* est d'un emploi courant. Les relations entre variable expliquée et variables explicatives sont interprétées à partir de la valeur des coefficients de régression multiple. Une telle interprétation est d'autant plus justifiée que l'estimation des coefficients est fiable. On sait que dans le cas de forte colinéarité entre variables, les valeurs des coefficients estimés par la méthode classique des moindres carrés peuvent être éloignées de leurs valeurs réelles (GAZES, 1978). Une estimation de l'ampleur de la colinéarité peut être obtenue en calculant le facteur d'inflation de la variance maximum qui mesure la variabilité introduite dans l'estimation d'un coefficient par la colinéarité entre les variables (MARQUARDT, 1970). Si l'on obtient une valeur supérieure à 10, on doit considérer avec prudence la valeur des coefficients estimés (MARQUARDT, 1970).

Les variables de profondeur, largeur et longueur, sont entrées dans l'analyse après transformation logarithmique. Ce traitement permet de prendre en compte la combinaison linéaire de ces trois variables, qui représente alors un estimateur du volume de l'habitat échantillonné (plus précisément un estimateur du logarithme du volume).

Afin de choisir le modèle de régression le plus économique et de réduire une éventuelle colinéarité entre les variables, une méthode de sélection pas à pas des variables sera effectuée. Une sélection descendante a été choisie pour prendre en compte dès le départ l'effet de la combinaison linéaire des logarithmes de la profondeur, de la largeur et de la longueur, c'est-à-dire le volume de la section de rivière échantillonnée. Le critère retenu pour exclure une variable dans le modèle est qu'elle présente le coefficient de corrélation partiel le plus faible des variables candidates et que celui-ci soit négatif ou positif non significatif (au risque  $\alpha$  de 10 %, représentant un risque  $\alpha$  de 5 % pour un test unilatéral). Un

test unilatéral est utilisé car on attend un effet positif de toutes les variables introduites dans le modèle et donc des coefficients de corrélation positifs.

La description des variables employées est donnée ci-dessous.

**RICHESSSE SPÉCIFIQUE (RS).** Il s'agit du nombre d'espèces pêchées dans chaque station.

**DIVERSITÉ DE LA VITESSE DU COURANT (DIVCR).** La diversité de la vitesse du courant en une localité donnée est déterminée à l'aide de la formule suivante :  $-\sum p_i \ln(p_i)$  où  $p_i$  représente la proportion des points d'échantillonnage qui sont compris dans la catégorie de vitesse de courant  $i$ . Cette mesure de diversité est celle de Shannon-Weaver (dans MAY, 1975). Elle prend la valeur 0 quand une seule catégorie est représentée et prend sa valeur maximale quand toutes les catégories sont représentées dans la même proportion.

**DIVERSITÉ DE LA PROFONDEUR (DIVPR).** Elle est mesurée à l'aide de l'indice de Shannon-Weaver (cf. ci-dessus), en considérant des classes de profondeur ayant une amplitude de 5 cm.

**DIVERSITÉ DE LA NATURE DU SUBSTRAT (DIVSUB).** Elle est mesurée à l'aide de l'indice de Shannon-Weaver, en considérant les 8 catégories de nature de substrat définies précédemment.

**LARGEUR MOYENNE (LARG).** Il s'agit de la largeur moyenne, en mètres, de la rivière à l'emplacement de la pêche.

**LONGUEUR (LONG).** Il s'agit de la longueur, en mètres, de la portion de cours échantillonnée.

**PROFONDEUR MAXIMALE (PRMAX).** Il s'agit de la profondeur maximale, en mètres, à plus ou moins 0,05 m près.

Les valeurs prises par ces différentes variables dans chaque localité sont portées dans le tableau I.

## RÉSULTATS

Le peuplement de l'ensemble des stations est composé de 66 espèces auxquelles s'ajoutent 2 genres de Cyprinodontidés, soit un minimum de 68 espèces (voir annexe). La richesse spécifique par station est donnée dans le tableau I.

Le tableau II donne la matrice de corrélation des variables retenues dans cette analyse.

Si l'on examine les relations entre les variables prédictives, on remarque que 2 variables sont hautement corrélées entre elles : la diversité de la profon-

TABLEAU I  
Caractéristiques des 36 stations étudiées  
*Untransformed data for the 36 localities*

Stations	RS	LARG	LONG	PRMAX	DIVPR	DIVCR	DIVSUB
7	5	2.5	20	0.40	0.89	1.07	1.36
22	5	1.2	20	0.30	0.83	0.73	1.21
16	6	9.0	95	0.45	0.86	0.49	1.05
6	9	5.0	19	1.10	1.95	0.00	0.55
31	10	4.9	64	0.70	1.41	1.03	1.51
12	11	11.0	34	0.60	1.44	0.00	0.79
27	11	1.5	28	0.55	1.56	0.23	0.77
33	11	1.9	88	0.55	1.35	0.88	1.10
35	11	2.0	28	0.45	1.11	0.10	0.39
4	13	5.3	22	0.40	0.82	1.34	1.05
5	13	8.0	16	1.00	2.06	0.00	0.00
8	13	1.8	22	0.30	0.85	0.98	1.35
9	14	5.0	30	0.90	2.10	0.00	1.37
36	14	1.0	22	0.45	0.99	0.51	0.00
17	15	6.0	43	0.70	1.35	0.09	0.66
23	15	1.2	35	0.85	1.70	0.77	0.57
29	16	5.5	36	0.55	1.23	1.02	1.17
21	17	12.0	20	1.10	1.93	0.00	1.10
3	17	4.3	35	0.30	0.82	1.00	1.39
32	17	8.7	83	0.90	1.71	0.69	0.97
1	18	3.0	50	0.30	0.97	0.31	0.71
13	18	6.0	33	0.50	1.27	0.88	0.72
26	18	2.4	42	0.80	1.76	0.09	0.89
2	19	2.5	60	0.55	1.02	0.46	0.83
28	19	5.2	30	1.00	2.01	0.73	1.25
20	21	4.0	54	0.50	1.31	0.09	0.90
15	22	12.0	14	0.45	0.85	0.47	0.97
14	23	4.3	82	0.45	0.97	0.84	1.20
19	24	2.0	105	0.45	0.74	0.40	0.82
18	25	4.5	27	0.60	1.18	0.92	1.05
10	27	10.0	22	0.65	1.52	1.36	1.37
30	28	3.5	70	0.60	1.20	1.24	1.48
34	31	10.0	70	1.50	1.72	0.85	1.15
11	32	12.0	64	1.10	2.25	0.44	1.67
25	34	10.5	101	1.60	1.92	0.70	0.92
24	40	11.5	50	1.40	2.29	0.96	0.98

Les numéros des stations font référence à la figure 1. Les stations sont ordonnées selon leur richesse spécifique. RS : richesse spécifique, LARG : largeur, LONG : longueur, PRMAX : profondeur maximale, DIVPR : diversité de la profondeur, DIVCR : diversité de la vitesse du courant, DIVSUB : diversité de la nature du substrat.

*Localities are numeroted as in figure 1. Localities are ordered according to their species richness. RS : species richness, LARG : width, LONG : length, PRMAX : maximum depth, DIPVR : depth diversity, DIVCR : current speed diversity, DIVSUB : substrate diversity.*

deur et le Ln de la profondeur maximale ( $r = 0,903$ ,  $p < 0,001$ , test bilatéral). La diversité du substrat est corrélée assez fortement avec la diversité du courant ( $r = 0,519$ ,  $p < 0,01$ , test bilatéral), tandis que le Ln de la largeur est corrélé significativement avec le Ln de la profondeur maximale ( $r = 0,535$ ,  $p < 0,001$ , test bilatéral) et la diversité de la profondeur ( $r = 0,446$ ,  $p < 0,01$ , test bilatéral). En dehors de la diversité de la profondeur, les variables de diversité du milieu ne sont pas corrélées avec les variables de taille de la rivière.

On constate que la richesse spécifique est corrélée positivement et significativement avec le Ln de la longueur ( $r = 0,378$ ,  $p < 0,05$ , test unilatéral), le Ln de la largeur ( $r = 0,451$ ,  $p < 0,01$ , test unilatéral), le Ln de la profondeur maximale ( $r = 0,496$ ,  $p < 0,01$ , test unilatéral) et la diversité de la profondeur ( $r = 0,371$ ,  $p < 0,05$ , test unilatéral). C'est avec le Ln de la profondeur maximale que la relation est la plus significative (fig. 2). Des tests unilatéraux sont utilisés car on attend un effet positif de toutes les variables prédictives.

Les résultats de la régression de la richesse spécifique en fonction des 6 variables explicatives (modèle « complet ») sont portés dans le tableau III. Ce modèle explique 46 % de la variance de la richesse spécifique ( $p < 0,004$ ). Deux variables seulement présentent un coefficient de corrélation partiel positif significatif, pour un risque  $\alpha$  de 5 % (test unilatéral) : la diversité du courant et la longueur (en Ln). Le facteur d'inflation de la variance maximum associé à ce modèle étant proche de 10 (8,43), la valeur des coefficients ne peut être considérée comme totalement fiable. On notera notamment le signe négatif du coefficient de corrélation associé à la diversité du substrat qui n'est pas réaliste.

La régression pas à pas descendante effectuée sur les 6 variables explicatives ne retient que 3 variables (tabl. IV) : la profondeur maximale (en Ln), la diversité du courant, et la longueur (en Ln). Ces

TABLEAU II

Matrice de corrélation des variables utilisées dans les analyses de régression multiple  
*Correlation matrix of the variables used in regression analysis*

	Ln LARG	Ln LONG	Ln PRMAX	DIVPR	DIVCR	DIVSUB
Ln LONG	0.096					
Ln PRMAX	0.535	0.188				
DIVPR	0.446	0.029	0.903			
DIVCR	-0.021	0.111	-0.198	-0.302		
DIVSUB	0.248	0.236	-0.032	-0.016	0.519	
RS	0.451	0.378	0.496	0.371	0.233	0.211

RS : richesse spécifique, LONG : longueur, LARG : largeur, PRMAX : profondeur maximale, DIVPR : diversité de la profondeur, DIVCR : diversité de la vitesse du courant, DIVSUB : diversité de la nature du substrat, Ln : logarithme népérien.

*RS : species richness, LONG : length, LARG : width, PRMAX : maximum depth, DIPVR : depth diversity, DIVCR : current speed diversity, DIVSUB : substrate diversity, Ln : napierian logarithm.*

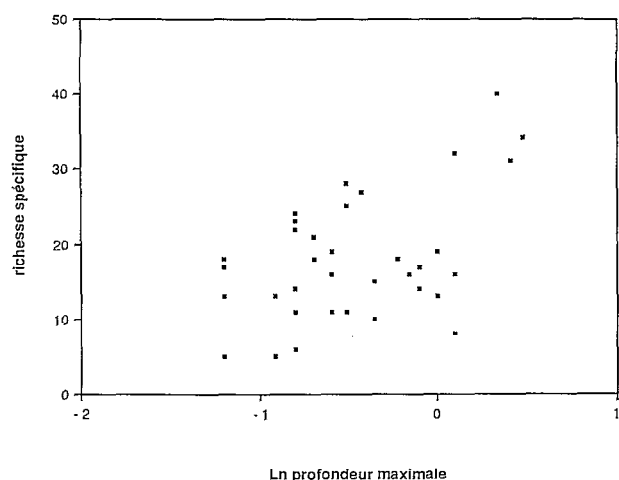


FIG. 2. — Relation entre richesse spécifique et Ln (profondeur maximale) pour les 36 stations étudiées. *The relationship between species richness and Ln (maximum depth) in the 36 localities*

3 variables expliquent ensemble environ 42 % de la variance de la variable dépendante (fig. 3). Le facteur d'inflation de la variance maximum associée à ce modèle est de 1.09, valeur très proche de la valeur de 1 attendue en l'absence de colinéarité. Des 3 variables liées au volume, seules la longueur et la

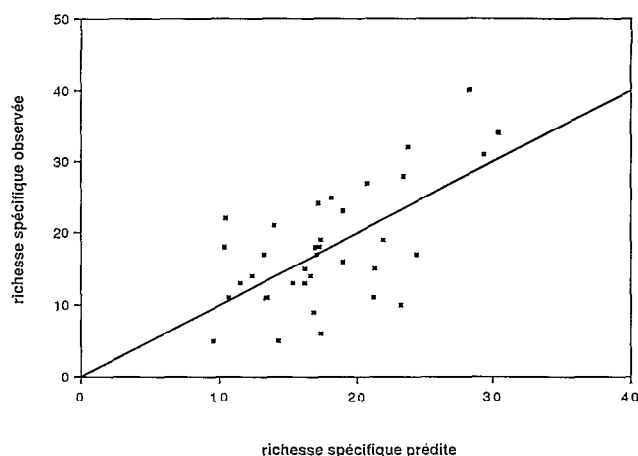


FIG. 3. — Relation entre la richesse spécifique observée et celle prédite par le modèle de régression  $RS = 8,968 \text{ Ln}(\text{PRMAX}) + 6,185 \text{ DIVCR} + 3,651 \text{ Ln}(\text{LONG}) + 4,974$ . La droite représente les points pour lesquels la valeur observée est égale à la valeur prédite. RS : richesse spécifique, LONG : longueur, PRMAX : profondeur maximale, DIVCR : diversité de la vitesse du courant. *The relationship between the number of species observed and the number of species predicted by the following model :  $RS = 8.968 \text{ Ln}(\text{PRMAX}) + 6.185 \text{ DIVCR} + 3.651 \text{ Ln}(\text{LONG}) + 4.974$ . The straight line represents points for which predicted value equals observed value. RS : species richness, LONG : length, PRMAX : maximum depth, DIVCR : current speed diversity*

TABLEAU III

Résultats de la régression de la richesse spécifique en fonction des 6 variables prédictives  
*Multiple regression of species richness versus the 6 environmental variables*

Variables	Coefficients	p
Ln LARG	2.837	0.152
Ln LONG	3.941	0.085
Ln PRMAX	5.389	0.457
DIVPR	1.319	0.838
DIVCR	6.481	0.071
DIVSUB	-1.687	0.680
Constante	-2.305	
R multiple	0.677	
p	0.004	

LONG : longueur, LARG : largeur, PRMAX : profondeur maximale, DIVPR : diversité de la profondeur, DIVCR : diversité de la vitesse du courant, DIVSUB : diversité de la nature du substrat, Ln : logarithme népérien, R : coefficient de régression multiple, p : probabilité (test bilatéral).

LONG : length, LARG : width, PRMAX : maximum depth, DIPVR : depth diversity, DIVCR : current speed diversity, DIVSUB : substrate diversity, Ln : napierian logarithm, R : multiple regression coefficient, p : probability (two-tailed test).

TABLEAU IV

Résultats de la régression pas à pas de la richesse spécifique en fonction des 6 variables de milieu  
*Stepwise multiple regression of species richness versus the 6 environmental variables*

Variables	Coefficients	p
Ln PRMAX	9.070	0.001
DIVCR	6.002	0.033
Ln LONG	3.542	0.080
Constante	5.561	
R multiple	0.646	
p	0.0006	

LONG : longueur, PRMAX : profondeur maximale, DIVCR : diversité de la vitesse du courant, Ln : logarithme népérien, R : coefficient de régression multiple, p : probabilité (test bilatéral).  
LONG : length, PRMAX : maximum depth, DIVCR : current speed diversity, Ln : napierian logarithm, R : multiple regression coefficient, p : probability (two-tailed test).

contribution beaucoup plus importante que la largeur, ce qui suggère qu'elle a une action qui ne passe pas seulement par l'augmentation de volume car, dans ce cas, ces deux variables devraient avoir la même contribution.

Revenons maintenant aux trois hypothèses à tester. La « passive sampling hypothesis » est confirmée puisque la longueur présente un coefficient de corrélation significatif et positif dans le modèle complet comme dans le modèle partiel. L'hypothèse de la diversité du milieu est confirmée seulement pour la diversité du courant, en effet cette variable possède un coefficient de corrélation significatif et positif dans le modèle complet comme dans le modèle partiel. L'hypothèse d'égale contribution des trois variables constitutives du volume est rejetée dans le cas du modèle partiel, puisque la largeur n'est pas intégrée, son coefficient n'étant pas significativement différent de zéro. Ce résultat démontre que la profondeur maximale contribue beaucoup plus à la variation de la richesse spécifique que la largeur, et qu'il existe vraisemblablement un effet de la profondeur sur la richesse spécifique en plus de celui passant par le volume.

## DISCUSSION

### Effet du volume de l'habitat échantillonné

L'effet positif et significatif, dans le modèle complet, de la longueur sur la richesse spécifique indique que l'échantillonnage passif, par l'intermédiaire du volume, est une composante importante de la variabilité de la richesse spécifique. En effet, à caractéristiques égales, la richesse spécifique augmente avec la longueur et donc avec le volume. Ce résultat est similaire à ceux montrant un effet important du volume sur la richesse spécifique de divers peuplements de poissons tant tropicaux que tempérés étudiés par ANGERMEIER et SCHLOSSER (1989). Le mécanisme le plus vraisemblable pour expliquer ce type de résultat est de supposer que le nombre d'individus pêchés augmente avec le volume prospecté et que la probabilité de présence de chaque espèce augmente en conséquence. Nos résultats diffèrent néanmoins de ceux obtenus par ces auteurs car ils démontrent une action de la diversité de l'habitat en plus de l'effet de l'échantillonnage passif. Cependant ANGERMEIER et SCHLOSSER (1989) ont limité leurs études à des milieux de même type (« riffle » ou « pool ») ce qui réduit vraisemblablement la diversité de l'habitat et rend son action plus difficile à mettre en évidence, tandis que dans notre

étude une même station peut comprendre ces deux types d'habitats.

### Variation longitudinale de la richesse spécifique

Nos résultats mettent également en évidence une relation entre la richesse spécifique et la profondeur maximale de la rivière, c'est-à-dire une variable liée à la « taille » de la rivière. Comme la « taille » d'une rivière augmente selon un gradient amont-aval, il doit exister une variation longitudinale de la richesse spécifique des peuplements de poissons, du moins sur la portion du cours que nous avons étudiée. Des résultats semblables, en considérant le « stream order » ou la position de la station selon un gradient amont-aval, ont été reportés à maintes reprises pour des rivières de la zone tempérée (KUEHNE, 1962; SHELDON, 1968; WHITESIDE et McNATT, 1972; SCHLOSSER, 1982; BEECHER *et al.*, 1988; entre autres). En zone tropicale, ANGERMEIER et KARR (1983) ont montré l'existence d'un lien entre la largeur du cours et la richesse spécifique dans 9 petits cours d'eau de Panama. Une augmentation de la richesse spécifique selon un gradient amont-aval est signalée dans des affluents de l'Amazonie, en Bolivie (LAUZANNE et LOUBENS, 1989) et en Équateur (IBARRA et STEWART, 1989). En Afrique, les résultats obtenus dans le Mono par PAUGY *et al.* (1988) montrent que la richesse spécifique augmente rapidement quand on s'éloigne de la source puis atteint une asymptote. Si les stations situées le plus en amont ne sont pas suffisamment proches des sources, la relation peut facilement passer inaperçue. C'est le cas probablement pour les résultats obtenus par MÉRONA (1981) dans le Bandama.

Pour de nombreux auteurs, la profondeur serait le facteur clef dans la répartition longitudinale des espèces de poissons (MAHON et PORTT, 1985; SHELDON, 1968; SCHLOSSER, 1982). La profondeur maximale est la variable qui, à elle seule, rend compte de la plus grande part de variation de richesse spécifique entre localités dans le Niandan et il est intéressant de se demander comment cette variable peut influer sur la répartition des poissons dans cette rivière. Selon SCHLOSSER (1982) les milieux d'eau profonde et calme (« pool ») sont peu abondants ou absents dans les hauts cours et les espèces inféodées à ces milieux seront par conséquent peu représentées ou absentes. Compte tenu de sa taille, de sa morphologie et de sa manière de se déplacer, chaque espèce de poisson ne pourra se rencontrer en deçà d'une profondeur limite (MAHON et PORTT, 1985). Par conséquent les milieux peu profonds ne seront potentiellement colonisables que par un nombre réduit d'espèces, essentiellement celles de petite taille, ou les jeunes individus d'espèces plus grandes



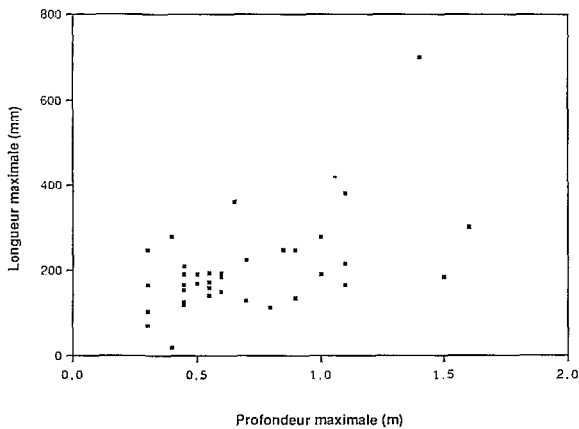


FIG. 4. — Relation entre la longueur du plus grand individu pêché et la profondeur maximale dans les 36 stations. *The relationship between length of the largest fish caught and maximum depth in the 36 localities*

(ANGERMEIER et KARR, 1983), d'où la relation observée entre profondeur et richesse spécifique. Il existe d'ailleurs, dans le Niandan, une relation entre la longueur du plus grand individu pêché et la profondeur maximale de la station (fig. 4;  $r = 0,53$ ,  $p < 0,01$ ). Ce résultat semble indiquer que la profondeur a une action par elle-même et pas seulement par l'intermédiaire de sa contribution au volume.

La relation positive entre taille de la rivière et richesse spécifique est parfois expliquée en considérant que la diversité du milieu augmente à mesure que l'on progresse vers l'aval (GORMAN et KARR, 1978). Les données disponibles pour le Niandan ne confirment pas cette hypothèse, du moins en ce qui concerne la diversité du substrat et de la vitesse du courant dans la portion du cours étudié. En effet ces deux variables ne sont pas corrélées significativement avec les variables de taille de la rivière (profondeur et largeur) et ne peuvent pas, par conséquent, expliquer l'augmentation de la richesse spécifique avec la profondeur de la rivière. Ces observations permettent de penser que la pente de la rivière n'est pas un facteur déterminant de la zonation longitudinale des peuplements de poissons, contrairement à ce qui est observé dans les rivières des régions tempérées (HUET, 1954).

#### Diversité du milieu et richesse spécifique locale

Nos résultats soulignant, une fois que les variables de taille de la rivière sont prises en compte, la relation positive entre la diversité d'habitat (ici diversité du courant) et la richesse spécifique locale

des peuplements de poissons du Niandan, sont à mettre en parallèle avec ceux obtenus dans d'autres milieux et dans d'autres régions. En milieu lacustre tempéré, EADIE et KEAST (1984) ont démontré qu'il existait une relation entre diversité spécifique et complexité de la végétation aquatique ainsi qu'entre richesse spécifique et diversité du substrat. Des études menées sur des cours d'eau tempérés et tropicaux (GORMAN et KARR, 1978; SCHLOSSER, 1982), utilisant les mêmes variables de milieu que dans la présente étude (profondeur, substrat et courant) ont mis en évidence une relation entre diversité du milieu et diversité des peuplements de poissons. Toujours en milieu fluvial tropical, PEREZ (1984) décrit la relation positive qui lie richesse et diversité des peuplements de poissons d'un affluent de l'Orénoque avec un indice de la complexité du milieu, établi à partir de la vitesse du courant, de la végétation aquatique et surplombante et de la richesse en matière organique du substrat.

Ces travaux montrent que l'on peut considérer la relation positive entre diversité et/ou richesse spécifique locale des peuplements de poissons et la diversité du milieu comme un phénomène très général, partagé d'ailleurs avec de nombreux autres groupes zoologiques (MAC ARTHUR et MAC ARTHUR, 1961; PIANKA, 1967; ROSENZWEIG et WINAKUR, 1969).

Un certain nombre d'hypothèses ont été proposées pour rendre compte de ce type de relation. La plus souvent rencontrée fait intervenir une diminution de la compétition interspécifique et de la prédation dans les milieux complexes et/ou à grande diversité. Pour des exemples pris chez les poissons on se référera, entre autres, à WERNER (1984), WERNER *et al.* (1977), GORMAN (1988), SAVINO et STEIN (1982).

Nos données ne permettent pas de valider ou d'infirmer ce genre d'hypothèse et seules des expérimentations précises, réalisées sur le terrain, permettraient d'évaluer l'importance des interactions biotiques dans la relation entre diversité du milieu et richesse des peuplements de poissons dans le Niandan.

Enfin, même en l'absence de toute interaction biotique, la plupart des espèces effectuent une sélection de l'habitat de telle sorte qu'elles puissent réaliser au mieux leurs principales activités (alimentation, reproduction, etc.). Dans la mesure où toutes les espèces n'ont pas les mêmes exigences, c'est une évidence de dire qu'un milieu diversifié sera attractif pour un plus grand nombre d'espèces qu'un milieu moins complexe.

En l'absence d'études fines de l'utilisation de l'habitat espèce par espèce (selon la méthode des microhabitats par exemple, voir SOUCHON *et al.* [1989] pour un exposé récent), voire par âge et par espèce (PERSAT, 1988), il n'est pas possible d'aller

au-delà d'une approche descriptive soulignant les facteurs apparents responsables de la sélection de l'habitat chez les poissons du Niandan. Il semble de toute manière évident que, compte tenu du nombre d'observations et d'expérimentations nécessaires, déceler les mécanismes sous-jacents de la sélection de l'habitat ne peut être envisagé que pour un petit nombre d'espèces, certainement pas pour l'ensemble du peuplement d'une rivière. Il est possible cependant de remarquer que de nombreuses espèces possèdent des adaptations morphologiques liées à leur utilisation du milieu. L'existence d'espèces adaptées morphologiquement à vivre dans des eaux à vitesse de courant élevée est notable en Afrique, comme partout ailleurs (WELCOMME et MÉRONA, 1988). Les modifications les plus courantes sont un corps allongé, l'existence de larges nageoires pectorales, des mécanismes d'accrochage (ventouse buccale par exemple). Dans le Niandan les espèces présentant des adaptations à la rhéophilie sont les suivantes : *Chiloglanis batesi*, *Chiloglanis occidentalis*, *Leploglanis camerunensis*, *Amphilius rheophilus*, *Garra waterloli*, *Gobiocichla wonderi* et, à un moindre degré, *Labeo parvus*. Il faut y ajouter deux espèces (*Nannocharax occidentalis* et *Nannocharax fasciatus*) présentant une coloration cryptique qui n'a de sens que si ces espèces se rencontrent en eaux claires sur fond sableux ou rocheux, donc dans des endroits présentant au moins un peu de courant. Par conséquent plus de 10 % des espèces prises en compte dans cette étude ont très peu de chances d'être rencontrées dans des milieux où le courant est nul.

Ces quelques exemples ont pour but de souligner que si, une fois l'effet de la taille de la rivière pris en compte, un lien entre richesse spécifique et diversité de la vitesse du courant a été constaté dans cette étude, cela n'est certainement pas fortuit et résulte bien, pour certaines espèces tout au moins, d'une sélection de l'habitat en fonction de cette caractéristique. Cela est d'ailleurs en accord avec de nombreuses études réalisées en milieu fluvial, qui ont mis en évidence le rôle déterminant de la vitesse du courant, de la nature du substrat et de la profondeur dans la sélection de l'habitat chez les poissons (HUET, 1962; GORMAN et KARR, 1978; MOREAU et LEGENDRE, 1979; NELVA *et al.*, 1979; BAKER et ROSS, 1981; SCHLOSSER, 1982; FELLE et HILL, 1983; MATHESON et BROOKS, 1983; GORMAN, 1988; KINZIE, 1988; pour ne citer que quelques travaux). Nos analyses ne permettent pas de mettre en évidence de lien entre richesse spécifique et diversité du substrat. Cela peut résulter soit de l'absence d'action de cette dernière variable, soit d'une action masquée par celle de la diversité du courant qui lui est assez fortement corrélée. Un raisonnement similaire peut être suivi en ce qui concerne l'action de la

diversité de la profondeur, masquée très vraisemblablement par l'action de la profondeur maximale.

## Conclusion

Les milieux fluviaux dits naturels sont de plus en plus rares, dans la mesure où les aménagements (barrages, canaux, etc.) se multiplient, y compris dans les pays en voie de développement. A ces perturbations, il faut ajouter les pollutions d'origines diverses. La connaissance des facteurs qui régissent la richesse spécifique locale, dans les communautés non perturbées, est un préalable quasi indispensable pour le suivi, et mieux encore la prévision, de l'impact de ces perturbations. Dans cette optique on a vu se développer ces dernières années, aux États-Unis, des « indices d'intégrité biotique », basés sur la richesse et la composition des peuplements de poissons d'eau douce (KARR, 1981). La démarche consiste d'abord à quantifier, dans une région donnée, un certain nombre de caractéristiques des communautés non perturbées, ces caractéristiques étant combinées dans un indice. C'est une phase d'étalonnage. Si, par la suite, la valeur observée dans une localité s'écarte trop de la valeur attendue pour une localité non perturbée de caractéristiques comparables, on peut soupçonner l'action d'une perturbation du milieu importante.

L'application de ces indices est limitée pour l'instant à des rivières d'Amérique du Nord, mais on peut très bien étendre leur utilisation à d'autres parties du monde, notamment en Afrique. Dans cette éventualité l'étude des relations « caractéristiques du milieu-riche spécifique » pour les communautés non perturbées constituera une part importante de la phase d'étalonnage. On peut penser que la connaissance *a priori* des facteurs environnementaux qui sont corrélés avec la richesse spécifique locale dans les rivières africaines, facilitera cette tâche.

Nos résultats montrent que les variables liées à la taille de la rivière n'expliquent à elles seules qu'une partie de la variabilité de la richesse spécifique des peuplements. Une composante diversité du milieu doit être prise en compte, cette composante n'étant pas corrélée à la précédente. Si les observations faites sur le Niandan en saison sèche sont susceptibles d'être généralisées aux petites rivières ouest-africaines, il faudra donc être prudent dans l'utilisation de caractéristiques comme le « stream-order » ou toute autre variable de taille, qui ne rendent compte que partiellement de la richesse spécifique des peuplements.

Même en prenant en compte la diversité du milieu et l'échantillonnage passif, le modèle de régression

multiple ajusté aux données du Niandan n'explique qu'une assez faible portion de la variance du nombre d'espèces, moins de 50 %. Ceci, à l'évidence, constitue une limitation sérieuse dont il faudra rechercher les causes. Il est possible que le modèle n'ait pas pris en compte une ou plusieurs variables ayant une action importante sur la richesse spécifique des peuplements. Il ne faut pas oublier qu'avec la taille de la rivière varient tout un éventail d'autres caractéristiques susceptibles d'influencer la répartition des poissons. En milieu tempéré par exemple on observe un lien étroit entre «stream-order», élévation et gradient (et donc courant et substrat) (BEECHER *et al.*, 1988). Cependant, en Afrique de l'Ouest une telle association est moins répandue, car les rivières traversent le plus souvent des régions d'élévation homogène où les ruptures de pente ne jouent pas un rôle très important. La situation du Niandan est à cet égard exemplaire puisque taille de la rivière (largeur ou profondeur) et diversité de la vitesse du courant ne sont pas corrélés. Un phénomène qui semble plus important est la variabilité temporelle du milieu. HORWITZ (1978) note par exemple qu'à «stream order» identique les localités soumises à une plus grande variabilité hydrologique sont peuplées par moins d'espèces. WHITESIDE et Mc NATT (1972) signalent qu'une plus grande variabilité des caractéristiques physico-chimiques est associée aux hauts cours. BENECH *et al.* (1982) constatent que les écarts journaliers de la température de l'eau augmente quand la profondeur décroît. Tout ceci doit conduire à des risques plus importants d'extinc-

tion des populations dans les hauts cours (HORWITZ, 1978) et permettre d'expliquer une variation de la richesse spécifique. Il est probable également que les hauts cours peuvent présenter des conditions extrêmes où seules certaines espèces pourront survivre. En saison sèche, certains hauts cours ne sont plus que de petits marigots en voie d'assèchement, à courant nul et à faible teneur en oxygène, où seuls certains Cichlidés, Clariidés ou Cyprinodontidés sont généralement rencontrés. On peut ajouter également la disponibilité en abris qui n'a pas été expressément prise en compte dans notre étude, même si l'on peut supposer qu'elle soit liée à la diversité du substrat. Une autre caractéristique à prendre éventuellement en compte est la présence ou non d'un couvert végétal au-dessus de la station qui peut permettre l'existence d'espèces de poissons se nourrissant d'apports terrestres.

#### REMERCIEMENTS

L'auteur remercie L. LAUZANNE, C. LÉVÈQUE et D. PAUGY et les lecteurs anonymes de la revue pour leurs commentaires et suggestions. R. BIGORNE, I. HARRISON, C. LÉVÈQUE, D. PAUGY et G. TEUGELS ont aidé à l'identification des poissons. Le travail sur le terrain doit beaucoup à E. DIOP, A. KANSAYE et K. KONDÉ. Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme PEDALO, financé par l'ORSTOM et le CNRS (PIREN).

*Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 29 septembre 1990.*

#### RÉFÉRENCES

- ANGERMEIER (P. L.) et KARR (J. R.), 1983. — Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environ. Biol. Fishes*, 9 : 117-135.
- ANGERMEIER (P. L.) et SCHLOSSER (I. J.), 1989. — Species-area relationships for stream fishes. *Ecology*, 70 : 1450-1462.
- BAKER (J. A.) et ROSS (S. T.), 1981. — Spatial and temporal resource utilization by southeastern cyprinids. *Copeia* : 178-189.
- BEECHER (H. A.), DOTT (E. R.) et FERNAU (R. F.), 1988. — Fish species richness and stream order in Washington State streams. *Environ. Biol. Fishes*, 22 : 193-209.
- BENECH (V.), QUENSIERE (J.) et VIDY (G.), 1982. — Hydrologie et physicochimie des eaux de la plaine d'inondation du Nord-Cameroun. *Cah. ORSTOM ser. Hydrol.*, 19 : 15-35.
- BROWN (J. H.), 1988. — Species diversity. In : A. A. Myers et P. S. Giller (eds), *Analytical biogeography*, Chapman and Hall, London : 57-89.
- BRUNET-MORET (Y.), CHAPERON (P.), LAMAGNAT (J. P.) et MOLINIER (M.), 1986. — Monographie hydrologique du fleuve Niger. Tome I : Niger supérieur. ORSTOM, Paris.
- CAZES (P.), 1978. — Méthodes de régression. I. — La régression sous contraintes. *Cah. Anal. Données*, 3 : 147-165.
- CONNELL (J. H.), 1978. — Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 : 1302-1310.
- CONNOR (E. F.) et MCCOY (E. D.), 1980. — The statistics and biology of the species area relationship. *Am. Nat.*, 113 : 791-833.

- DAGET (J.), 1954. — Les poissons du Niger supérieur. *Mem. Inst. fr. Afr. noire*, 36 : 1-391.
- EADIE (J. McA.) et KEAST (A.), 1984. — Resource heterogeneity and fish species diversity in lakes. *Can. J. Zool.*, 62 : 1689-1695.
- FELLEY (J. D.) et HILL (L. G.), 1983. — Multivariate assessment of environmental preferences of cyprinid fishes of the Illinois River, Oklahoma. *Am. Midl. Nat.*, 109 : 209-221.
- GORMAN (O. T.), 1988. — An experimental study of habitat use in a assemblage of Ozark minnows. *Ecology*, 69 : 1239-1250.
- GORMAN (O. T.) et KARR (J. R.), 1978. — Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, 59 : 507-515.
- HAWKES (H. A.), 1975. — River zonation and classification. In : B. A. Whitton (ed.), *River ecology*, Blackweel Scientific Publications, Oxford : 312-374.
- HORWITZ (R. J.), 1978. — Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol. Monogr.*, 48 : 307-321.
- HUET (M.), 1954. — Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bulletin français de Pisciculture*, 175 : 41-53.
- HUET (M.), 1962. — Influence du courant sur la distribution des poissons dans les eaux courantes. *Revue Suisse d'Hydrobiologie*, 24 : 412-432.
- IBARRA (M.) et STEWART (D. J.), 1989. — Longitudinal zonation of sandy beach fishes in the Napo river basin, Eastern Ecuador. *Copeia*, 1989 : 364-381.
- KARR (J. R.), 1981. — Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries (Bethisdor)*, 6 : 21-27.
- KINZIE (R. A. III), 1988. — Habitat utilization by Hawaiian stream fishes with reference to community structure in oceanic island streams. *Environ. Biol. Fishes*, 22 : 179-192.
- KUEHNE (R. A.), 1962. — A classification of streams, illustrated by fish distribution in an eastern Kentucky creek. *Ecology*, 43 : 608-614.
- LAUZANNE (L.) et LOUBENS (G.), 1989. — Estudios ichtyológicos del convenio ORSTOM-UTB-CORDEBEMI en la Amazonia boliviana. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, sous presse.
- LÉVÊQUE (C.), PAUGY (D.) et TEUGELS (G. G.) (eds), 1990. — Faune des poissons d'eau douce et saumâtre d'Afrique de l'Ouest. *Faune trop.*, XXVIII, coédition ORSTOM, Paris — MRAC, Tervuren.
- MAC ARTHUR (R. H.), 1965. — Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40 : 510-533.
- MAC ARTHUR (R. H.) et MAC ARTHUR (J. W.), 1961. — On bird species diversity. *Ecology*, 42 : 594-598.
- MAC ARTHUR (R. H.) et WILSON (E. O.), 1963. — An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17 : 373-387.
- MAHON (R.) et PORTT (C. B.), 1985. — Local size related segregation of fishes in streams. *Arch. Hydrobiol.*, 103 : 267-271.
- MARQUARDT (D. W.), 1970. — Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics*, 12 : 591-612.
- MATHESON (R. E. JR.) et BROOKS (G. R. JR.), 1983. — Habitat segregation between *Collus bairdi* and *Collus girardi* : an example of complex inter- and intraspecific resource partitioning. *Am. Midl. Nat.*, 110 : 165-176.
- MAY (R. M.), 1975. — Patterns of species abundance and diversity. In : M. L. Cody et J. R. Diamond (eds), *Ecology and evolution of communities*, Harvard Univ. press : 81-120.
- MÉRONA (B. DE), 1981. — Zonation ichtyologique du bassin du Bandama (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 : 63-75.
- MOLLES (M. C.), 1978. — Fish species diversity on model and natural reef patches : experimental insular biogeography. *Ecol. Monogr.*, 48 : 289-305.
- MOREAU (G.) et LEGENDRE (L.), 1979. — Relation entre habitat et peuplements de poissons : essai de définition d'une méthode numérique pour les rivières nordiques. *Hydrobiologia*, 67 : 81-87.
- NELVA (A.), PERSAT (H.) et CHESSEL (D.), 1979. — Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichtyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 289 D : 1295-1298.
- PAUGY (D.), BENECH (V.) et ETOU (K.), 1988. — La faune ichtyologique des bassins du Mono et du lac Togo (Togo), ORSTOM, Bamako, n° 23 : 1-110, *multigr.*
- PEREZ (L. E.), 1984. — Uso del habitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Memoria Soc. Cienc. Nat. La Salle*, XLIV 121 : 143-162.
- PERSAT (H.), 1988. — De la biologie des populations de l'Ombre commun *Thymallus thymallus* (L. 1758) à la dynamique des communautés dans un hydrosystème fluvial aménagé, le Haut-Rhône français. *Éléments pour un changement d'échelles*. Doctorat d'état, Université Claude-Bernard, Lyon I, 223 pp.
- PIANKA (E. R.), 1967. — On lizards species diversity : North American flatland deserts. *Ecology*, 48 : 333-351.
- ROSENZWEIG (M. L.) et WINAKUR (J.), 1969. — Population ecology of desert rodent communities : habitat and environmental complexity. *Ecology*, 50 : 558-572.
- ROUGHGARDEN (J.) et FELDMAN (M.), 1975. — Species packing and predation pressure. *Ecology*, 56 : 489-492.

- SAVINO (J. F.) et STEIN (R. A.), 1982. — Predator-prey interactions between Largemouth Bass and Bluegills as influenced by simulated, submerged vegetation. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 111 : 255-26.
- SCHLOSSER (I. J.), 1982. — Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecol. Monogr.*, 52 : 395-414.
- SHELDON (A. L.), 1968. — Species diversity and longitudinal succession in stream fishes. *Ecology*, 49 : 193-198.
- SOUCHON (Y.), TROCHERIE (F.), FRAGNOUD (E.) et LACOMBE (C.), 1989. — Les modèles numériques des microhabitats des poissons : applications et nouveaux développements. *Rev. Sci. Eau*, 2 : 807-830.
- VANNOTE (R. L.), MINSHALL (G. W.), SEDELL (J. R.) et CUSHING (C. E.), 1980. — The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.
- WELCOMME (R. L.) et MÉRONA (B. DE), 1988. — Fish communities of rivers. *In* : Biology and ecology of african freshwater fishes, C. Lévêque, M. N. Bruton et G. W. Ssentengo (eds), *Trav. et doc. ORSTOM*, n° 216, Paris : 251-276.
- WERNER (E. E.) (1984). — The mechanisms of species interactions and community organization in fish. *In* : D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele LG et A. B. Thistle (eds). *Ecological communities : conceptual issues and the evidence*, Princeton University press, Princeton N. J. : 360-382.
- WERNER (E. E.), HALL (D. J.), LAUGHLIN (D. R.), WAGNER (D. J.), WILSMANN (L. A.) et FUNK (F. C.), 1977. — Habitat partitioning in a freshwater fish community. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34 : 360-370.
- WHITE (F.), 1983. — The vegetation of Africa, UNESCO, 336 pp.
- WHITESIDE (B. G.) et McNATT (R. M.), 1972. — Fish species diversity in relation to stream order and physicochemical conditions in the Plum Creek drainage basin. *Am. Midl. Nat.*, 88 : 90-101.

## ANNEXE

La liste des 68 espèces capturées dans les 36 stations de cette étude est donnée ci-dessous. Les stations dans lesquelles chaque espèce a été capturée sont indiquées par un numéro qui est celui de la figure 1. Le nom des espèces suit Lévêque *et al.* (1990)

*Polypterus endlicheri* (Heckel, 1849): 15, 24; *Mormyrus rume* (Valenciennes, 1846): 23, 24, 25; *Mormyrus hasselquistii* (Valenciennes, 1846): 17, 18, 21, 23, 24, 30, 34; *Campylomormyrus tamandua* (Günther, 1864): 10; *Mormyrops anguilloides* (Linné, 1758): 10, 11, 12, 15, 24, 34; *Mormyrops caballus* (Pellegrin, 1927): 10, 11, 18; *Petrocephalus soudaniensis* (Sauvage, 1879): 2, 3, 4, 10, 13, 14, 15, 18, 20, 21, 23, 24, 25, 28, 29, 30, 31, 34; *Petrocephalus pellegrini* (Poll, 1941): 10, 11; *Marcusenius senegalensis* (Steindachner, 1870): 2, 11, 18, 20, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 34; *Marcusenius mento* (Boulenger, 1890): 10, 11, 21, 24, 25, 34; *Hippopotamyrus psittacus* (Boulenger, 1897): 11; *Hippopotamyrus pictus* (Marcusen, 1864): 10, 11, 15, 24, 25, 34; *Pollimyrus petricolus* (Daget, 1954): 1, 2, 3, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 18, 20, 21, 24, 25, 28, 29, 30, 31, 32, 34, 36; *Pollymyrus isidori* (Valenciennes, 1846): 23; *Hepsetus odoe* (Bloch, 1794): 25; *Hydrocynus vittatus* (Castelnau, 1861): 24; *Brycinus nurse* (Rüppell, 1832): 32; *Brycinus carolinae* (Paugy & Lévêque, 1981): 9, 10, 11, 13, 14, 15, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 28, 30, 31, 32, 34, 36; *Brycinus macrolepidotus* (Valenciennes, 1849): 5, 11, 15, 24; *Micralestes occidentalis* (Günther, 1899): 2, 10, 11, 13, 14, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 32, 34, 36; *Micralestes elongatus* (Daget, 1957): 6, 9, 21, 28, 29, 30; *Neolebias unifasciatus* (Steindachner, 1894): 11, 25; *Nannocharax ansorgii* (Boulenger, 1911): 12, 15, 24; *Nannocharax occidentalis* (Daget, 1959): 11, 15, 17, 18, 19, 20, 24, 25, 30, 32, 34; *Nannocharax fasciatus* (Günther, 1867): 2, 4, 10, 11, 13, 14, 18, 19, 20, 24, 30, 34; *Chelaethiops bibie* (Joannis, 1835): 11, 12; *Raiamas senegalensis* (Steindachner, 1870): 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 32, 33, 34; *Raiamas nigeriensis* (Daget, 1959): 1, 3, 4, 5, 7, 8, 11, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 24, 25, 26, 28, 30, 32, 34; *Garra waterloti* (Pellegrin, 1935): 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 18, 19, 20, 24, 25, 26, 30, 31; *Labeo parvus* (Boulenger, 1902): 1, 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 36; *Barbus bynni* (Forsk., 1775): 3, 4, 5, 7, 8, 10, 11, 14, 26; *Barbus petitjeani* (Daget, 1962): 3, 4, 5, 8, 10, 11; *Barbus sublineatus* (Daget, 1954): 1, 2, 3, 9, 10, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36; *Barbus baudoni* (Boulenger, 1908): 1, 2, 6, 8, 9, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36; *Barbus macinensis* (Daget, 1954): 6, 13, 14, 18, 19, 20, 26, 35; *Barbus hypsolepis* (Daget, 1959): 21, 24, 26, 30, 34; *Barbus raimbaulti* (Daget, 1962): 1, 2, 3, 6, 9, 13, 14, 15, 18, 19, 20, 21, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35; *Barbus macrops* (Boulenger, 1911): 1, 15, 21, 24, 34; *Barbus* sp : 3; *Barbus foutensis* (Lévêque, Teugels & Thys van den Audenaerde, 1988): 22, 27, 28, 29, 30, 33, 34, 35; *Bagrus docmack* (Forsk., 1775): 4, 10, 11, 15, 17, 24, 25, 26, 32; *Chrysichthys auratus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1809): 1, 2, 8, 9, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 36; *Clarotes laticeps* (Rüppell, 1829): 25; *Auchenoglanis occidentalis* (Valenciennes, 1840): 5, 8, 11, 25, 32; *Leptoglanis camerunensis* (Daget & Stauch, 1963): 19, 34; *Schilbe mystus* (Linné, 1758): 1, 2, 14, 18, 19, 23, 24, 31, 34; *Amphilius rheophilus* (Daget, 1959): 24, 25, 30; *Heterobranchius longifiliis* (Valenciennes, 1840): 3, 4, 10, 11, 13, 14, 24, 25, 28, 30, 33, 34, 35; *Clarias anguillaris* (Linné, 1758): 1, 2, 5, 6, 9, 19, 21, 22, 23, 25, 27, 28, 29, 33, 34, 36; *Malapterurus electricus* (Lacépède, 1803): 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 16, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 36; *Chiloglanis batesii* (Boulenger, 1904): 19, 24, 25, 30; *Chiloglanis occidentalis* (Pellegrin, 1933): 1, 2, 3, 4, 8, 14, 18, 19, 24, 29, 30, 34; *Synodontis sorex* (Günther, 1864): 11, 12, 15, 17, 24; *Synodontis violaceus* (Pellegrin, 1919): 10; *Synodontis filamentosus* (Boulenger, 1901): 10, 11, 12; *Synodontis eupterus* (Boulenger, 1901): 13, 14, 18, 20, 24, 25; *Synodontis schall* (Bloch & Schneider, 1801): 10, 11, 15, 17, 25; *Epiplatys* sp : 2, 6, 21, 22, 23, 26, 27, 30, 33, 35; *Aplocheilichthys* sp : 1, 19, 22, 23, 27, 35; *Gobiocichla wonderi* (Kanazawa, 1951): 10, 11, 12, 15, 24; *Sarotherodon galilaeus* (Linné, 1758): 1, 2, 3, 5, 6, 9, 14, 18, 19, 20, 23, 25, 26, 27, 28, 30, 31, 34, 36; *Tilapia dageti* (Thys van den Audenaerde, 1971): 1, 3, 4, 5, 7, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 24, 25, 26, 32, 33, 34, 35, 36; *Tilapia zillii* (Gervais, 1853): 1, 2, 4, 8, 14, 18, 19, 20, 26, 27, 28, 30, 31, 33, 34, 35, 36; *Hemichromis fasciatus* (Peters, 1857): 3, 9, 11; *Hemichromis bimaculatus* (Gill, 1862): 1, 12, 13, 14, 17, 18, 19, 22, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 36; *Chromidotilapia guntheri* (Sauvage, 1882): 10, 11, 12, 15, 24, 25, 30; *Kribia kribensis* (Boulenger, 1907): 27, 33; *Ctenopoma kingsleyae* (Günther, 1896): 1, 2, 10, 11, 15, 17, 24, 25, 32, 36;