

Introduction générale: biodiversité des poissons africains

Christian Lévêque

ORSTOM, Département des Eaux Continentales, 213, rue La Fayette
75480 PARIS cedex 10, France

Résumé

Les deux mots clés de ce Symposium sont biodiversité et poisson. Les recherches sur les poissons africains sont un domaine familier à la plupart d'entre nous. Le concept de biodiversité est par contre plus récent, et suscite encore de nombreuses interrogations quant à sa signification et à ses implications. Je voudrais au cours de cette contribution vous montrer comment les recherches en ichthyologie peuvent tirer parti de ce nouveau concept. Elles y trouveront plus de cohérence pour répondre à la fois aux exigences d'une recherche de bon niveau scientifique ainsi qu'aux attentes des gestionnaires et des utilisateurs de la recherche.

Summary

The two key-words of this Symposium are biodiversity and fishes. Research on African fishes is familiar to most of us. The concept of biodiversity, however, is more recent and still needs more explanation for what concerns its meaning and its implications. In this contribution I show how ichthyological research can benefit from this new concept. These benefits are related to both, the demands of high quality scientific research and the expectations of funding agencies and users.

Le concept de biodiversité

Le terme «biodiversité» (raccourci de diversité biologique) est devenu à la mode ces dernières années. Il a reçu une large consécration lors de la Conférence de Rio, dans la mesure où la Convention sur la biodiversité a été l'occasion d'affrontements idéologiques et politiques qui ont été largement relayés par les médias.

La diversité biologique c'est la diversité du vivant, c'est à dire l'ensemble des formes vivantes, y compris dans leur complexité génétique et biologique. En réalité le terme se prête à de nombreuses interprétations, et si l'on interrogeait chacun, nous serions probablement surpris de la variété des réponses. Pour certains, c'est une collection d'espèces, un inventaire. Pour d'autres c'est un ensemble de ressources biologiques que l'homme utilise à son profit. Pour d'autres encore, c'est la préservation (protection) des espèces, mais également une source réelle et potentielle de dividendes.

Dans le texte de la Convention, la Biodiversité est définie comme la variabilité des organismes vivants de toute origine, qu'ils proviennent des écosystèmes terrestres, ou aquatiques, ainsi que les complexes écologiques dont ils font partie. La biodiversité comprend donc la diversité intraspécifique (diversité génétique en particulier), la diversité des espèces, la diversité des écosystèmes. En terme simples, la biodiversité est la vie sur Terre, l'ensemble des espèces, des écosystèmes et des processus

écologiques qui constituent notre planète vivante, encore appelée biosphère.

Le concept de biodiversité s'est développé dans un contexte de crise. En effet, l'accroissement de la population mondiale (on prévoit plus de 10 milliards d'individus pour 2050), ainsi que le développement industriel, ont deux conséquences importantes sur l'environnement planétaire. D'une part, dans les pays où la natalité est forte, il faut utiliser de plus en plus d'espaces pour les cultures au détriment des milieux naturels jusqu'ici épargnés. D'autre part, les activités industrielles ont un impact sur le climat de la Terre (effet de serre, couche d'ozone). Mais ce sont également de grandes consommatrices de ressources naturelles dont l'exploitation, parfois irraisonnée, conduit à une dégradation de l'environnement, et dans certains cas extrêmes, à la disparition pure et simple de ces ressources.

On estime que des milliers d'espèces végétales et animales disparaissent ainsi chaque année de la surface du globe, notamment dans les régions tropicales. C'est pour essayer d'enrayer cette véritable hécatombe que les scientifiques, aidés en cela par des organisations de protection de la Nature, ont dans un premier temps essayé d'attirer l'attention des gestionnaires et des politiques sur la nécessité de mieux harmoniser les exigences du développement économique avec le respect des équilibres de la Nature et de la protection des espèces.

Jusqu'à une époque récente l'opinion publique avait surtout été mobilisée pour la défense et la protection d'espèces charismatiques, comme les pandas, les éléphants, les lémuriens, dont la survie est effectivement menacée, alors que des milliers d'autres espèces disparaissaient dans l'ignorance et l'indifférence. Or, si nous pouvons apporter des réponses technologiques à beaucoup de problèmes d'environnement, parfois il est vrai à des coûts prohibitifs, la perte de la biodiversité est un processus irréversible. Chaque fois qu'une espèce disparaît, c'est pour toujours. On ne pouvait admettre plus longtemps de ne rien tenter pour enrayer cette mort silencieuse, et un premier mouvement d'opinion, assez largement médiatisé, s'éleva contre la dégradation rapide des forêts tropicales. Il reçut un écho très favorable du public, et s'étendit rapidement à l'ensemble des espèces et des milieux naturels soumis aux impacts des activités humaines.

Le terme « Biodiversité », utilisé pour la première fois en 1986, est donc devenu la bannière sous laquelle allaient se regrouper et s'organiser les activités en vue de rassembler les informations scientifiques, de mettre au point les moyens d'action, et d'envisager les mesures pour limiter l'érosion de notre patrimoine biologique.

Mais face à la gravité des problèmes, et dans le but d'attirer l'attention du public et des politiques sur la nécessité de prendre des mesures, les défenseurs de la nature ont été amenés à rechercher et à développer un certain nombre d'arguments susceptibles de toucher différentes cibles. Pour la simplicité du discours, on distinguera trois grands ensembles de questions et d'arguments :

- La dimension éthique tout d'abord, y compris dans ses aspects philosophiques et religieux, a pour principe que la biodiversité est un héritage de l'humanité et qu'il nous appartient de la protéger.
- La dimension écologique essaie de mettre en avant des arguments concernant le rôle fonctionnel de la diversité biologique dans les écosystèmes, et notamment dans les capacités de résilience des systèmes biologiques face aux perturbations, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique.
- Enfin, dans la dimension économique, on essaie d'utiliser une approche que les décideurs comprennent généralement bien : quantifier en termes financiers les usages actuels et potentiels de la diversité biologique.

Sans manichéisme excessif, on peut penser que ces trois dimensions sont également des points d'entrée différents selon les interlocuteurs : pour les scientifiques la dimension écologique est prioritaire, alors que les politiques sont plutôt concernés par la dimension économique et les Organisations Non-Gouvernementales (ONG) par la dimension éthique. Ces différentes démarches ne sont en réalité pas indépendantes et poursuivent un même but qui est celui de la conservation et de la protection des milieux naturels et des espèces qu'ils abritent. On se pose la question de l'impact de facteurs d'origine naturelle ou/et anthropique sur la biodiversité, et sur les

moyens à mettre en œuvre afin de la préserver. On se demande si l'on peut évaluer le coût de tous ces impacts et qui va payer la protection et la conservation des milieux concernés. On aborde donc directement les problèmes liés au développement durable, ainsi que les principes de gestion intégrée des écosystèmes qui furent au cœur des débats de la Conférence de Rio en juin 1992.

La biodiversité ne se limite donc pas, comme certains pourraient encore le laisser croire, à un inventaire même sophistiqué de la diversité génétique et/ou spécifique. Le concept de diversité biologique inclut en réalité l'ensemble des préoccupations allant de l'origine et de la distribution de la biodiversité, jusqu'aux moyens à mettre en œuvre pour la préserver. Pour cela, il est nécessaire de bien identifier quelles sont les menaces actuelles et potentielles, et de mieux préciser quel rôle et quelle valorisation on peut attendre de la biodiversité.

Un modèle biologique pour les recherches sur la biodiversité : les poissons des eaux continentales

On a beaucoup parlé au cours de ces dernières années de la disparition des forêts tropicales et de la pollution des milieux marins. Mais on mentionne beaucoup moins souvent les milieux aquatiques continentaux qui sont pourtant très directement concernés par le développement des activités humaines. Les fleuves, les rivières, les lacs, sont en effet soumis à de nombreux impacts, car l'eau ressource physique est l'objet de nombreux enjeux : pour les usages domestiques, pour l'agriculture, pour l'énergie, pour l'industrie, pour les transports, pour les loisirs, pour les ressources vivantes (Fig. 1). Cette diversité des enjeux (l'eau douce est indispensable à la vie de l'homme), explique que les problèmes qui se posent dans la gestion de l'eau et des ressources vivantes soient de nature très différente en milieu marin et en milieu continental. Les priorités en milieu continental ne vont pas généralement aux ressources vivantes, mais à d'autres utilisations.

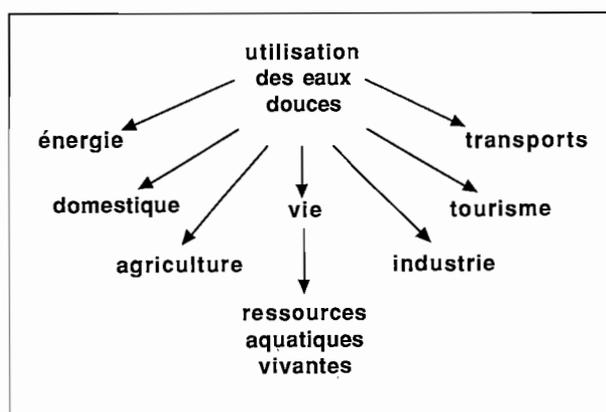


Figure 1. Les différents usages des eaux continentales.
- Different utilization of continental water.

Compte tenu du nombre assez faible de scientifiques spécialisés dans les recherches sur les eaux continentales en milieu tropical, il n'est guère possible d'aborder de manière simultanée tous les groupes vivants animaux et végétaux. De manière pragmatique on peut envisager de focaliser les recherches sur les poissons. Le poisson est en effet une ressource naturelle fort importante en milieu tropical, et à ce titre il a un pouvoir évocateur et mobilisateur que n'ont pas d'autres groupes aquatiques. C'est un groupe zoologique qui présente l'avantage d'offrir des modèles biologiques diversifiés, et qui dans certains cas a une valeur patrimoniale reconnue. C'est également un groupe très menacé par les activités humaines, qui est sensible à la qualité des milieux, et qui peut servir d'indicateur pour évaluer les impacts des aménagements ou plus globalement de l'utilisation des hydrosystèmes. Les aspects culturels liés au poisson et à son exploitation sont également fort importants (techniques de pêches, traditions sociales). Enfin, les poissons posent des problèmes spécifiques en matière de biologie de la conservation. La préservation *in situ* des poissons ne peut se comprendre que dans le contexte de la préservation des milieux.

Il faut ajouter que les connaissances acquises sur les poissons sont généralement plus importantes que pour les autres groupes d'organismes aquatiques, et qu'il existe des ichtyologues dans de nombreux pays. En outre, compte tenu de la place qu'ils occupent dans les réseaux trophiques, des recherches ciblées sur les poissons nécessitent des recherches d'accompagnement sur leurs proies ainsi que sur les milieux dans lesquels ils vivent.

Prendre les poissons comme cible des recherches suppose bien entendu de s'intéresser simultanément au fonctionnement des milieux aquatiques ainsi qu'aux impacts dont ces derniers font l'objet dans le cadre du développement socio-économique. Sous la bannière du poisson, il est tout à fait possible de mobiliser des compétences et des moyens.

Quelles recherches et quels objectifs pour l'étude de la biodiversité des poissons continentaux africains?

Sans vouloir faire une revue exhaustive des recherches sur l'ichtyologie africaine, nous proposerons ici un cadre conceptuel dans lequel s'inscrivent différentes activités de recherche passées ou à venir, de manière à montrer comment elles s'inscrivent dans le contexte de la biodiversité.

1 - Inventaire et évaluation de l'état actuel de la biodiversité

La connaissance de la faune ichtyologique africaine a suscité depuis longtemps l'intérêt des scientifiques. Des moyens d'investigation plus performants, et la possibilité d'échantillonner des zones autrefois difficiles d'accès, ont permis des progrès importants au cours des dernières décennies.

La diversité spécifique

L'Afrique est un des rares continents pour lesquels nous disposons d'un inventaire exhaustif des espèces d'eau douce et saumâtre. Le CLOFFA (Check-list of the freshwater fishes of Africa) (Daget *et al.*, 1984, 1986, 1991) est maintenant achevé, et même s'il nécessiterait une réactualisation, notamment pour les premiers volumes, il s'agit d'une contribution majeure, indispensable pour tous les travaux taxinomiques.

A l'heure actuelle, 75 familles de poissons sont connues d'Afrique (la famille des Claroteidae, décrite par Mo en 1991, n'est pas incluse). La famille des Cichlidae, à elle seule, comporte 143 genres et au moins 870 espèces. Pour les autres familles, on compte 340 genres et 2038 espèces. L'Afrique se caractérise par un nombre assez important de familles endémiques: Polypteridae, Denticipitidae, Pantodontidae, Kneriidae, Phractolaelmidae, Mormyridae, Gymnarchidae, Distichodontidae, Citharinidae, Malapteruridae, Mochokidae. D'autres familles sont également représentées sur d'autres continents. C'est le cas pour les Characidae (Amérique du sud), les Osteoglossidae et les Lepidosirenidae (Amérique du sud et Australie), les Cichlidae et les Nandidae (Amérique du sud et Asie), les Notopteridae, Channidae, Anabantidae, Mastacembelidae, Bagridae, Schilbeidae, Clariidae (Asie), et les Cyprinidae (Eurasie et Amérique du nord). Cet inventaire se poursuit à l'heure actuelle par la connaissance des faunes locales et régionales et de leur distribution. Ce travail d'envergure, déjà entamé en Afrique de l'Ouest (Lévêque *et al.*, 1990, 1992), et pour le Sud de l'Afrique (Skelton, 1993) doit se poursuivre notamment en Angola et dans le bassin du Zaïre, régions pour lesquelles nous manquons à la fois d'informations et de révisions synthétiques. C'est à partir de ces connaissances régionales que l'on pourra mieux préciser la zoogéographie des poissons africains. Celle-ci a fait l'objet de nombreux travaux, le dernier en date étant celui de Roberts (1975). En fonction de données plus récentes on peut d'ores et déjà modifier les limites de certaines zones qui avaient été reconnues, notamment celles de la vaste province nilo-soudanienne, dans laquelle on reconnaît une sous-région éburnéo-ghanéenne, et une sous-région éthiopienne (Fig. 2).

La diversité génétique (ou ressources génétiques)

La possibilité pour une espèce de développer des adaptations d'ordre biologique, physiologique ou éthologique à des modifications de l'environnement, dépend de la variabilité génétique des populations. Il est donc important de pouvoir connaître cette diversité génétique intraspécifique, tout en cherchant également à évaluer la diversité interspécifique qui permet notamment de mieux comprendre les phénomènes de spéciation.

Le développement des outils de la biologie moléculaire a permis d'aborder depuis quelques années l'étude de la diversité génétique des populations de poissons en

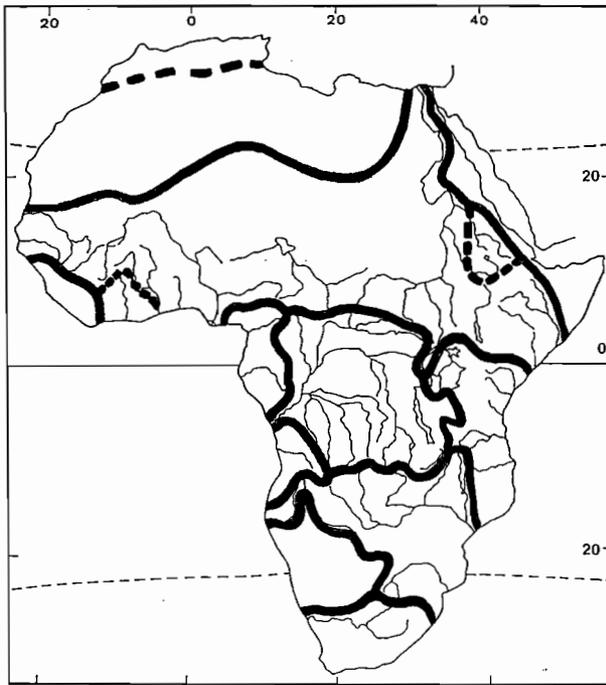


Figure 2. Principales provinces ichthyologiques en Afrique (modifié de Roberts, 1975). - *Principal ichthyological provinces in Africa (modified after Roberts, 1975).*

Afrique, et des résultats de plus en plus nombreux sont actuellement publiés. Les Cichlidae, que ce soit en Afrique de l'Ouest ou en Afrique de l'Est, ont déjà fait l'objet de nombreuses recherches, dont les résultats ouvrent de nouvelles perspectives fort intéressantes dans le domaine de la spéciation, questionnant parfois sérieusement la notion d'espèce. Les Siluriformes font également l'objet de programmes de recherches, notamment en Afrique de l'Ouest (Agnèse, 1989).

On ne saurait parler de ce domaine abordant la connaissance de la diversité génétique sans mentionner les acquis de ces dernières années en caryologie avec en particulier la découverte simultanée de lignées hexaploïdes de grands *Barbus* (Cyprinidae) en Afrique du Sud (Oelermann & Skelton, 1990), en Afrique de l'Est (Golubtsov & Krysanov, 1993) et en Afrique de l'Ouest (Guégan *et al.*, sous presse). Ces observations, ainsi que les recherches sur les barbeaux nord africains (Doadrio, 1994), permettent d'envisager sous un jour nouveau les relations phylogénétiques et l'origine des Cyprinidae.

La connaissance des ressources génétiques intéresse différentes organisations dont la FAO qui entend développer un vaste programme sur ce thème.

La diversité des écosystèmes: inventaire et typologie des systèmes aquatiques

La diversité biologique est étroitement associée à la nature des systèmes écologiques, à leur histoire, et à leur hétérogénéité.

Plus d'un tiers de la superficie de l'Afrique est occupée par des zones désertiques et dépourvue de grands systèmes aquatiques. Les grands hydrosystèmes fluviaux sont souvent associés à des zones humides, plaines ou forêts inondées, qui sont encore bien représentées en Afrique malgré divers travaux d'aménagement des fleuves. Les nombreuses informations sur ces milieux ont fait l'objet de quelques synthèses (Denny, 1985; John *et al.*, 1993). Un répertoire des zones humides et des lacs peu profonds a été publié (Burgis & Symoens, 1987), ainsi qu'une bibliographie (Davies & Gasse, 1988).

Plusieurs monographies existent également pour les lacs peu profonds comme le lac Chilwa (Kalk *et al.*, 1979), le lac Turkana (Hopson, 1982), le lac Tchad (Carmouze *et al.*, 1983). En ce qui concerne les grands lacs d'Afrique de l'est, une synthèse sur le lac Tanganyika a été publiée récemment (Coulter, 1991), sans oublier de nombreux articles sur l'histoire géologique et hydrologique de ces milieux.

La biosystématique

L'utilisation conjointe des approches morphologiques et génétiques permet actuellement de porter des diagnostics plus précis concernant la caractérisation des espèces et la mise en évidence de nouvelles espèces. Mais il faut mentionner une approche originale qui est celle de marqueurs biologiques comme les Monogènes, parasites branchiaux des poissons. Beaucoup d'espèces de Monogènes sont en effet caractéristiques de genres ou d'espèces comme l'ont montré par exemple les travaux sur les Cyprinidae (Paugy *et al.*, 1990) et sur les Siluriformes (Euzet *et al.*, 1989).

La biosystématique suppose également la prise en compte d'autres caractéristiques biologiques comme les stratégies de reproduction des espèces, et les modes de comportement. Dans le cas des Mormyridae, les caractéristiques des signaux électriques peuvent aussi être considérés comme des critères spécifiques (Hopkins, 1986).

2 - Origine et maintien de la biodiversité

La diversité biologique, exprimée par la richesse spécifique (nombre d'espèces), la composition spécifique ou la proportion relative des différentes populations (indice de Shannon par exemple), est fortement dépendante des conditions écologiques qui prévalent dans les systèmes étudiés. Le climat, la géomorphologie, l'hydrodynamique, jouent un rôle prépondérant dans la répartition des espèces et leur survie. En d'autres termes, le pool d'espèces observé dans un écosystème dépend étroitement des facteurs climatiques et édaphiques actuels.

Mais la diversité biologique est également l'héritage d'une longue histoire évolutive des espèces et des peuplements, dans un contexte climatique et géomorphologique qui a évolué lui aussi. Cette diversité biologique

a été soumise dans le passé à des modifications des contraintes du milieu qui l'ont amené à évoluer. Des espèces ont disparu, d'autres sont apparues. A l'heure actuelle, les contraintes se sont fortement accrues du fait de l'impact des activités humaines lié au développement économique. Elles se situent à différentes échelles spatiales. Les changements globaux liés aux modifications climatiques peuvent altérer les conditions d'existence de certains écosystèmes, de leur flore et de leur faune. Ceci est particulièrement vrai, par exemple, pour des milieux aquatiques peu profonds, dont la pérennité est étroitement liée à la stabilité des précipitations.

a) *Phylogénie et spéciation*

Au même titre que d'autres groupes de vertébrés qui intéressent les sociétés de conservation de la nature (éléphants, rhinocéros, baleines, etc.), les poissons constituent un patrimoine biologique international, héritage de l'évolution. Les causes de la spéciation, et les mécanismes par lesquels les organismes évoluent au cours du temps sont encore mal connus. Il en est de même de la vitesse de spéciation. Certains groupes paraissent ne pas avoir connu de modifications notables depuis des millions d'années, mais l'on pense aussi que certaines espèces de Cichlidae ont pu évoluer en quelques milliers d'années seulement dans certains grands lacs africains (Owen *et al.*, 1990).

Les techniques moléculaires devraient ouvrir de nouvelles perspectives pour les études phylogénétiques. Dans les grands lacs africains, les recherches sur la génétique des cichlidés endémiques ont montré par exemple que chaque lac avait sa propre lignée d'haplochromines, et que les ressemblances morphologiques observées étaient probablement dues à des phénomènes de convergence (Meyer, 1993). Il est maintenant possible d'analyser l'ADN mitochondrial des spécimens conservés, ce qui promet de donner un regain d'intérêt aux collections entreposées dans les muséums.

b) *Biogéographie et importance de l'histoire des milieux*

L'un des principaux acquis de cette dernière décennie dans le domaine de la structuration des peuplements ichthyologiques, a été une meilleure prise en compte des facteurs historiques pour expliquer la composition actuelle des faunes locales et régionales.

Les variations climatiques passées ont été à l'origine de fluctuations importantes des systèmes aquatiques, et les événements géologiques ont également contribué à isoler les faunes lors de surrections montagneuses ou de manifestations volcaniques, ou bien à les mélanger à l'occasion de captures entre cours d'eau par exemple. Les études menées sur les paléoenvironnements, ainsi que les études paléontologiques, permettent de reconstituer la dynamique de la répartition des espèces et d'interpréter en termes qualitatifs la composition actuelle des faunes

locales et régionales. Cependant, la portée de ces travaux est limitée pour l'instant en raison du peu de restes de poissons fossiles connus en Afrique.

Le mythe de la stabilité des grands lacs de l'Est africain a été quelque peu malmené. Il y a environ 200.000 ans, le niveau du lac Tanganyika était 600 m plus bas (Tiercelin & Mondeguer, 1991). Le niveau du lac Malawi était environ 250-300 m sous le niveau actuel il y a plus de 25.000 ans (Owen *et al.*, 1990). Quant au lac Victoria, lui aussi riche en espèces endémiques, il a connu il y a seulement 14.000 ans un niveau très bas, proche de l'assèchement (Scholz *et al.*, 1991). Ces variations de niveau ont probablement contribué à la spéciation allopatrique, et celle-ci a probablement été beaucoup plus rapide qu'on ne l'imaginait il y a quelques années.

Les variations climatiques et les fluctuations des grands systèmes fluviaux sont assez bien connues pour les 30.000 dernières années mais des fluctuations importantes ont eu lieu sur des échelles de temps plus grandes. Les bassins du Niger et du Tchad, il y a 8 à 10.000 ans, s'étendaient bien au nord de leur limites actuelles (Talbot, 1980) et l'ensemble occupait plus de deux fois la surface actuelle. En réalité, au cours des 18.000 dernières années, les limites du Sahara ont beaucoup changé (Fig. 3) et les populations de poissons ont du également faire face à ces fluctuations de l'environnement.

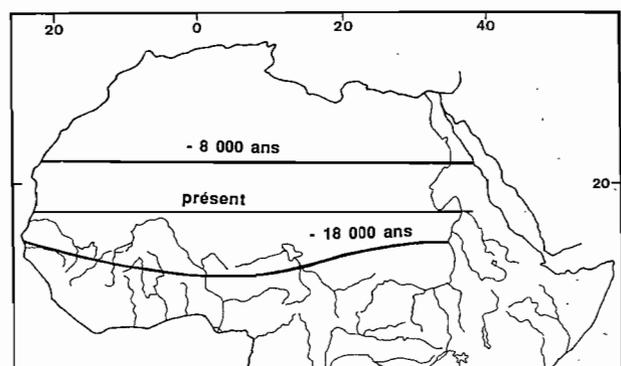


Figure 3. Positions extrêmes de la limite Sahara-Sahel depuis 18.000 ans (d'après Petit-Maire, 1989). - *Extreme positions of Sahara-Sahel limits over the last 18,000 years (after Petit-Maire, 1989).*

Si les variations passées de l'environnement, et la chance, peuvent expliquer en partie la composition actuelle des faunes, c'est probablement l'existence de zones refuges en période de sécheresse qui a permis la recolonisation des systèmes fluviaux comme c'est le cas pour de nombreux autres groupes végétaux ou animaux en Afrique.

c) *Facteurs de l'environnement*

Pour les poissons, les systèmes aquatiques continentaux peuvent être assimilés à des îles (les bassins versants)

isolées les unes des autres par des barrières infranchissables. Il en résulte une endémicité souvent importante. C'est le cas, par exemple, pour les grands lacs africains (Victoria, Tanganyika, Malawi) où de riches faunes endémiques se sont développées. Elles sont maintenant menacées alors que ces grands lacs constituent de véritables laboratoires naturels pour l'étude de la spéciation qui se poursuit de nos jours. Mais de nombreuses espèces endémiques de poissons existent également dans les systèmes fluviaux. C'est le cas en particulier pour les Mochokiidae et les Cyprinodontidae.

L'existence de relations entre la richesse spécifique et la superficie des bassins versants a été démontrée (Fig. 4) (Hugueny, 1989). C'est bien évidemment un des facteurs explicatifs de la richesse spécifique rencontrée dans un fleuve. Mais les recherches de ces dernières années ont également confirmé que les facteurs physiques et physico-chimiques jouaient un rôle important pour expliquer la richesse, la composition et la dynamique des communautés piscicoles. Ces dernières s'organisent, par exemple, le long de gradients altitudinaux et longitudinaux dans les cours d'eau, en fonction des caractéristiques du milieu (Hugueny, 1990).

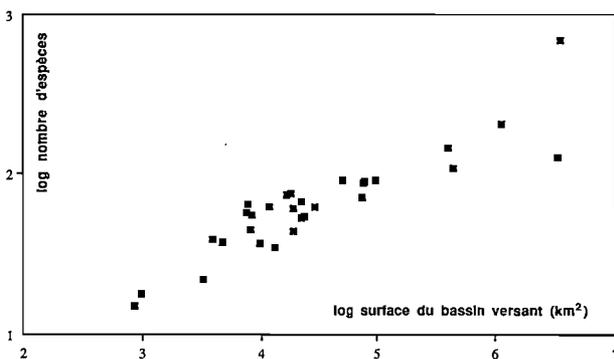


Figure 4. Relation entre la richesse spécifique en poissons et la surface des bassins versants pour les fleuves africains (d'après Hugueny, 1989). - *Relation between species richness and catchment surface area for African rivers (after Hugueny, 1989).*

d) Facteurs biologiques

En écologie, on a longtemps mis l'accent sur le rôle des processus de compétition pour expliquer la composition et la structure des peuplements. De manière générale cependant, on connaît mal le rôle des prédateurs et celui des parasites dans la dynamique des peuplements de poissons africains. De même, à l'exception de quelques espèces utilisées en aquaculture, les exigences physiologiques des poissons, et leur adaptabilité aux changements de l'environnement sont très souvent mal connues.

L'une des caractéristiques principales de la faune africaine par rapport aux faunes tempérées est l'existence de nombreuses espèces de petite taille. C'est probable-

ment l'existence de ces petites espèces qui explique la plus grande richesse faunistique des zones tropicales.

e) Une variété de modèles biologiques et écologiques

Les poissons ont développé toute une variété de stratégies adaptatives (*life-history strategies*) en fonction des conditions offertes par les milieux dans lesquels ils vivent : stratégies de reproduction, stratégies d'occupation de l'espace et d'exploitation des ressources, etc.. Ces stratégies impliquent des adaptations morphologiques et physiologiques. Il existe donc une grande variété de modèles biologiques qui sont en partie le résultat de l'évolution, et en partie des réponses à des conditions actuelles de l'environnement (Bruton, 1989). Il est admis que cette diversité des stratégies permet aux populations de réagir et de s'adapter aux changements de l'environnement.

Les recherches sur la biologie des Cichlidae des grands lacs africains ont indiscutablement progressé au cours de ces dernières années. Mais beaucoup reste à faire pour les espèces fluviatiles, dont l'observation est moins facile que celle des poissons habitant les grands lacs aux eaux transparentes.

3 - Le rôle écologique de la biodiversité des poissons

Le rôle de la diversité biologique dans le fonctionnement des écosystèmes, est une question centrale en écologie, et constitue l'un des principaux objectifs du Programme Biodiversitas de l'IUBS-SCOPE-UNESCO. C'est également un des problèmes les plus difficiles, auquel les écologistes et les ichtyologistes sont actuellement confrontés, alors qu'ils ne peuvent apporter que des réponses encore limitées.

Un certain nombre de questions ont été identifiées parmi lesquelles on pourra retenir :

a) Y a-t-il dans les systèmes biologiques des espèces qui exercent une plus grande influence sur la structure et le fonctionnement (espèces dominantes ou espèces-clés), ou toutes les espèces ont-elles un rôle équivalent ou redondant ? Quel rôle les poissons exercent-ils sur la composition et la dynamique des communautés planctoniques et benthiques (*top-down effect*), ainsi que sur le recyclage des éléments nutritifs, par le biais des cascades trophiques ? Dans le même ordre d'idées, la composition spécifique a-t-elle une influence sur certaines caractéristiques écologiques des systèmes ?

b) Dans quelle mesure la diversité biologique exerce-t-elle une influence sur la stabilité ou la résilience des systèmes, notamment lors de perturbations ? Cette question est d'actualité compte tenu de la perte de nombreuses espèces constatée actuellement. Dans ce domaine, quelques éléments de réponse peuvent être apportés par les recherches qui ont été menées durant la phase d'assè-

chement du lac Tchad. On a vu des espèces, rares en période de grand lac, devenir abondantes lorsque les conditions devenaient plus marécageuses, alors que de nombreuses autres espèces disparaissaient. Il est possible que les espèces rares à un moment donné, puissent remplacer des espèces jusque là abondantes, si les conditions de l'environnement viennent à changer. Ce phénomène est également observé lors de la mise en eau de lacs de barrages, lorsque les espèces pélagiques se développent au détriment des espèces benthiques qui prédominaient dans le milieu fluvial originel.

c) Quelles sont les relations entre la diversité biologique et la biomasse ou la productivité des systèmes? Les premiers résultats semblent montrer qu'il n'y a pas de corrélation directe entre ces paramètres. Ainsi, pour trois lacs peu profonds de la zone intertropicale africaine (lacs Chilwa, George et Tchad), la production estimée par la pêche est du même ordre de grandeur (100-200 kg par hectare et par an) lorsque le peuplement est constitué de 3, 30 ou 100 espèces de poissons (Lévêque & Quensièrre, 1988). Dans le lac Nakuru, lac salé où n'existe qu'une seule espèce introduite de tilapia, la production annuelle de poisson estimée par la consommation des oiseaux ichtyophages, serait de plus de 600 kg par hectare. Bien entendu, il s'agit de vérifier ces données qui n'expriment pas forcément la production biologique, mais il ne semble pas évident de trouver une relation simple entre biodiversité et productivité des systèmes.

4 - Un groupe fortement menacé par les activités humaines

Les principales activités anthropiques susceptibles de mettre en danger la diversité biologique, ou pour le moins de la modifier, peuvent être classées dans 4 grands ensembles:

- la **dégradation et la destruction de l'habitat**. Ce sont de manière générale tous les impacts liés aux aménagements des milieux aquatiques (barrages, chenalisation, drainages, réduction des débits, etc.) qui entraînent le plus souvent la disparition ou la modification des habitats. Les impacts les plus importants en Afrique sont les barrages hydroélectriques.

- les **pollutions** de diverses origines, agricole, industrielle, ou résultant de programmes d'éradication de vecteurs de maladies parasitaires. Ce qui est inquiétant, à l'heure actuelle, est de voir se développer la pratique qui consiste à utiliser des insecticides phytosanitaires pour empoisonner les rivières et pêcher les poissons. Des kilomètres de cours d'eau peuvent être dévastés par le déversement de lindane par exemple, pour un profit à court terme.

- les activités de **pêche**, ainsi que les récoltes liées à l'**aquariophilie**, pouvant susciter des surexploitations et des extinctions d'espèces.

- des **introductions d'espèces** étrangères dont les effets peuvent être bénéfiques ou, au contraire, mettre en dan-

ger une faune diversifiée. Les discussions sur les introductions d'espèces ont beaucoup agité la communauté scientifique au cours de ces dernières années, avec la controverse sur l'introduction du *Lates* dans le lac Victoria qui est accusé de la disparition de la faune de cichlidés endémiques. Il est d'autres cas où les introductions ont été apparemment bénéfiques, comme dans le lac Nakuru où les tilapias introduits dans un milieu salé dépourvu d'espèces de poissons autochtones, se sont bien adaptées à leur nouveau milieu et servent maintenant de nourriture à de nombreux oiseaux piscivores.

Je voudrais également mentionner une situation caricaturale, celle du lac Alaotra à Madagascar (Tab. I), où les espèces actuelles sont pour la plupart des espèces introduites, parfois au siècle dernier, et provenant de différents continents. Les espèces indigènes, quoique peu nombreuses, ont néanmoins souffert de ces introductions volontaires ou accidentelles.

Tableau I. Continent d'origine des espèces de poissons introduites dans le lac Alaotra (Madagascar). - *Continent of origin for the introduced fish species in Lake Alaotra (Madagascar).*

Espèces	Origine
<i>Carassius auratus</i>	Eurasie
<i>Cyprinus carpio</i>	Eurasie
<i>Gambusia</i> spp.	Amérique du Nord
<i>Micropterus salmoides</i>	Amérique du Nord
<i>Oreochromis niloticus</i>	Afrique
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Afrique
<i>Oreochromis macrochir</i>	Afrique
<i>Tilapia rendalli</i>	Afrique
<i>Channa striata</i>	Asie

Un autre impact, indirect celui-là, résulterait des modifications climatiques, plus ou moins liées à certaines activités humaines, qui modifieraient l'environnement global et par voie de conséquence les milieux aquatiques. Les poissons sont des marqueurs potentiels des variations climatiques naturelles ou liées à l'effet de serre.

5 - Surveillance et évaluation des changements de l'environnement

La question de l'impact des activités humaines soulève celle de la manière dont on peut évaluer les modifications de la composition des peuplements ichtyologiques.

Les écologistes sont d'accord sur le fait qu'il est nécessaire de pouvoir mener des observations sur le long terme pour apprécier ces modifications. C'est rarement possible malheureusement, mais les quelques longues séries

d'observation que l'on a pu obtenir sur différents milieux africains, montrent combien elles ont été utiles à la compréhension des mécanismes. Les données sur les pêches peuvent être fort utiles dans ce domaine, sachant cependant qu'elles sont parfois biaisées sur le plan quantitatif et qualitatif.

L'utilisation des poissons comme indicateurs biologiques de la qualité des milieux aquatiques est un champ de recherche en plein développement actuellement, et qui fait l'objet d'une forte demande de la part des gestionnaires des eaux. Quelques tentatives sont en cours pour développer des indices biotiques, basés sur les poissons, dans les fleuves africains.

6 - Des questions spécifiques en biologie de la conservation

L'expérience acquise dans le domaine de la préservation-conservation des milieux aquatiques est encore limitée. Le problème est complexe compte tenu de l'interdépendance des systèmes aquatiques et des systèmes terrestres dont l'utilisation et les aménagements peuvent modifier considérablement le fonctionnement des milieux aquatiques. La forte solidarité amont-aval dans les cours d'eau, suppose que l'on protège en priorité les têtes de bassin, mais de nombreuses espèces sont inféodées aux cours inférieurs qui nécessitent des plans de protection plus importants. Quelles zones protéger et comment envisager le développement de réserves pour les milieux aquatiques?

Si la préservation *in situ* est considérée comme la meilleure solution potentielle, la forte endémicité des espèces de poissons ne permet pas toujours d'appliquer ces principes. Lorsque les milieux sont menacés, il faut alors songer à la préservation *ex situ* (aquariums). L'un des objectifs de cette conservation *ex situ* est en principe de mettre provisoirement à l'abri les espèces menacées, avant de les réintroduire dans leur milieu d'origine ou dans un milieu similaire (Ribbink, 1987). Mais toutes les espèces ne s'élèvent pas facilement en aquarium.

On fonde actuellement beaucoup d'espoir sur la cryopréservation des gènes et des gamètes qui permettrait de préserver à des coûts relativement faibles des espèces menacées ou des souches d'espèces utilisées en pisciculture.

Tous ces problèmes de protection soulèvent de nombreuses questions quant aux objectifs poursuivis, aux priorités à donner, aux justifications à apporter. Car tout ceci coûte cher et la question est soulevée régulièrement de savoir qui va payer pour ceci. Ces mêmes questions ont été soulevées lors de la Conférence de Rio, et lors des discussions qui ont précédé la signature de la Convention sur la Biodiversité.

7 - Une ressource économique

Dans tous les pays tropicaux, les poissons sont une source importante de nourriture et donnent lieu à une pêche active qui est estimée à un peu moins de 2 millions de tonnes par an sur le continent africain. Mais les poissons sont également une source d'activités de loisirs et touristiques. La pêche sportive au *Lates* par exemple, ou celle d'espèces estuariennes, constituent parfois une manière de valoriser économiquement une ressource naturelle. Il ne faut pas oublier également que l'Afrique exporte de nombreuses espèces intéressantes les aquariophiles.

Si le tilapia, parfois appelé le «poulet aquatique», est actuellement un des poissons d'origine africaine les plus répandus en pisciculture dans le monde, d'autres espèces sont également prometteuses. Dans le contexte de la valorisation de la biodiversité, les poissons sont des ressources biologiques potentielles et encore mal exploitées pour la production animale en aquaculture. Des souches nouvelles peuvent être sélectionnées, ainsi que des espèces adaptées aux conditions locales. Il est maintenant envisageable de manipuler le génome des poissons, et d'y introduire des gènes codant certaines caractéristiques que l'on souhaite leur voir transmettre. La création d'animaux transgéniques est à l'ordre du jour, et la connaissance des ressources génétiques y trouvera un domaine de valorisation.

8 - Un élément important de la diversité culturelle

Le poisson est l'objet de mythes et de traditions sociales et religieuses (poissons sacrés par exemple). Son pouvoir évocateur est important, et a été bien exploité par les médias pour illustrer la dégradation des milieux et les pollutions. Le poisson a également fortement imprégné les manifestations artistiques.

L'exploitation de la ressource «poissons» a été à l'origine d'une grande variété de développements technologiques (engins et méthodes de pêche) qui ont fortement marqué certaines cultures. La diversité des engins de pêche traduit une bonne connaissance des milieux et des espèces. Cet héritage culturel est à l'heure actuelle fortement menacé par l'utilisation d'engins peu diversifiés de fabrication industrielle.

La pêche a également été un élément structurant des communautés humaines. Après l'échec manifeste des modèles de gestion centralisée de la pêche en eau continentale, basés sur la dynamique des stocks exploités, on cherche à mieux comprendre comment les sociétés ont géré leurs ressources par le passé. Ces connaissances traditionnelles pourraient être fort utiles dans la perspective d'un développement durable, sachant néanmoins qu'il n'est pas envisageable de transposer les modes de gestion passés aux situations actuelles qui sont bien différentes, en raison notamment de la pression démographique.

Conclusions

Quelques idées simples pourraient servir de guides à nos réflexions ultérieures.

– D'une certaine manière la biodiversité est un concept unificateur permettant de structurer un ensemble de recherches jusqu'ici éparpillées, et de leur donner des perspectives communes. Les poissons sont un groupe zoologique relativement bien étudié, pour lequel existe déjà une communauté scientifique relativement nombreuse. Ce groupe qui présente non seulement un intérêt économique mais également un intérêt éthique et culturel, constitue un modèle de choix pour des études dans le contexte de la diversité biologique. C'est une opportunité pour la communauté des biologistes de se rassembler dans le cadre d'un programme mobilisateur et ambitieux, affichant à la fois des recherches cognitives sur l'origine et le rôle de la biodiversité, des recherches sur les conséquences des activités humaines sur les peuplements ichtyologiques et les milieux aquatiques ainsi que sur les moyens de les préserver, et des recherches sur la valorisation des ressources biologiques. Les objectifs sont clairement définis, l'expérience et les compétences existent.

– Les poissons font partie intégrante des écosystèmes aquatiques. Leur biologie et la dynamique de leurs peuplements s'inscrivent dans le contexte d'un environnement physique, biologique, et anthropique en perpétuel changement, à différentes échelles de temps et d'espace. Mais en retour, les poissons agissent également sur la nature de leur environnement biotique et abiotique (*top-down effect*).

– Le concept de Diversité Biologique implique une **approche intégrée des peuplements et des écosystèmes**: l'évolution des peuplements de poissons à l'échelle locale et régionale, doit s'interpréter dans le contexte d'un héritage historique soumis, dans des milieux fortement dépendant des conditions climatiques, à des impacts d'origine naturelle et anthropique. Il doit y avoir **convergence des approches écologiques et socio-économiques** dans une perspective de **gestion intégrée** prenant en compte les différents usages et les enjeux sous-jacents à l'exploitation des milieux aquatiques et de leurs ressources.

– Le poisson est une ressource naturelle fort importante dans l'alimentation. A ce titre il a en Afrique un **pouvoir évocateur et mobilisateur** que n'ont pas d'autres groupes aquatiques. Sous cette **bannière**, il est possible de mobiliser des compétences et des moyens. En termes imagés, on pourrait avancer qu'il est possible d'aborder les questions d'environnement aquatique par la perception qu'a le poisson du milieu dans lequel il évolue. Il s'agit de voir l'environnement au travers de l'oeil du poisson.

La convention sur la diversité biologique va entrer en application dans les semaines qui viennent. Elle recon-

naît que le développement économique est prioritaire et que les Etats ont des droits souverains sur leurs ressources biologiques, mais sont responsables de leur gestion durable et de la conservation de leur diversité biologique dans un contexte de développement durable. Confrontés à une situation d'urgence il est indispensable de développer rapidement des capacités scientifiques et techniques permettant d'établir les bases de la conservation et de l'utilisation durable de la diversité biologique, dans un contexte permettant le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources biologiques.

La convention sur la Biodiversité ne fait que poser un certain nombre de principes, et proposer des orientations. Il reste à mettre en place concrètement des activités de recherche et de conservation. Il faut faire des choix et afficher des priorités. Il faut constituer les masses critiques permettant d'aborder la diversité des questions posées. Il faut mener conjointement la mise en place d'activités de recherche pour développer les connaissances, d'activités de conservation (*in situ*, ou autres), d'activités de sensibilisation et d'éducation en vue d'une participation des populations concernées.

Les développements technologiques de ces dernières décennies (dont l'accroissement vertigineux des moyens de stockage et de traitement des données), nous amènent également à réfléchir aux méthodologies et aux outils à développer. Il est maintenant possible d'envisager la mise en place de banques de connaissances, avec des systèmes d'exploitation permettant aussi bien le développement de systèmes d'aide à la détermination, que de modèles d'évolution des peuplements sous l'influence de changements des conditions de milieux. Très prochainement, l'utilisation de CD-ROM permettra de disposer sur des supports très réduits, de véritables encyclopédies, facilement duplicables, pour des coûts très faibles. Les Systèmes d'Information Géographique en cours de développement nous apporteront également un support matériel pour l'étude de la distribution et de l'évolution de la biodiversité.

La biodiversité c'est l'affaire de tous. Compte tenu de l'ampleur des problèmes et de l'importance des enjeux liés à la biodiversité, le développement de l'expertise et des connaissances ne peut se faire que dans un contexte de coopération internationale, dans le respect des droits et des devoirs de chaque pays. Toutefois, la protection de la biodiversité des milieux aquatiques continentaux est d'abord une question de volonté. Certes, il faudra des moyens financiers, mais bon nombre de mesures peuvent d'ores et déjà être prises, et diverses activités peuvent être réorientées dans cette perspective. Selon la formule fameuse du Prince Guillaume d'Orange: «il n'est pas nécessaire d'espérer pour entreprendre, ni de réussir pour persévérer». D'ailleurs, plusieurs pays ont déjà entrepris, dans l'esprit de Rio, de préparer un plan d'action pour protéger leur flore et leur faune, sans attendre obligatoirement des ressources extérieures.

La vaste communauté des ichtyologistes «africains», quelle que soit son origine, est sans aucun doute l'une des mieux préparées à répondre au grand défi scientifique, économique et social de ces prochaines années que représente la connaissance, la valorisation, et la protection de la Biodiversité.

Je voudrais pour terminer rappeler ce proverbe indien cité par le Directeur du programme des Nations Unies pour l'Environnement, lors d'une conférence récente à Genève :

*Only after the last tree has been cut down
Only after the last river has been poisoned
Only after the last fish has been caught
Only then will you find that money cannot be eaten.*

Remerciements

Je voudrais remercier vivement le Comité local d'organisation d'avoir organisé si efficacement la préparation matérielle de ce Symposium.

Références bibliographiques

- Agnès, J.-F., 1989. Différenciation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes ouest-africains ayant un intérêt pour la pêche et l'aquaculture. Thèse de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier: 194 p.
- Bruton, M.N., 1989. The ecological significance of alternative life-history styles, pp. 503-533. In: Bruton M.N. (ed.) *Alternative life-history styles of animals. Perspectives in Vertebrates Sciences* 6, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Burgis, M. J. & J.J. Symoens, 1987. *African wetlands and shallow waterbodies*. Directory. Travaux et Documents, 211. ORSTOM, Paris, 650 p.
- Carmouze, J.P., J.R. Durand & C. Lévêque (eds.), 1983. *Lake Chad: ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. Monographiae Biologica* 53, Junk, The Hague, 575 p.
- Coulter, G.W. (ed.), 1991. *Lake Tanganyika and its life*. Natural History Museum Publications, Oxford University Press, London.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1984. CLOFFA 1 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol. 1, 410 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986a. CLOFFA 2 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol. 2, 520 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1986b. CLOFFA 3 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol. 3, 273 p.
- Daget, J., J.-P. Gosse, G.G. Teugels & D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.), 1991. CLOFFA 4 - *Check-list of the freshwater fishes of Africa*. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. Vol. 4, 740 p.
- Davies, B. & F. Gasse, 1988. *African wetlands and shallow waterbodies*. Bibliography. Travaux et Documents, 211, ORSTOM, Paris, 502 p.
- Denny, P. (ed.), 1985. *The ecology and management of African wetland vegetation*. Geobotany, 6. Junk Publ.
- Doadrio, I., 1994. Freshwater fish fauna of North Africa and its biogeography, pp. 21-34. In: Teugels, G.G., J.-F. Guégan & J.-J. Albaret (eds.) *Biological diversity of African fresh- and brackish water fishes. Geographical overviews. PARADI Symposium. Ann. Mus. r. Afr. Centr., Zool., 275*.
- Euzet, L., J.-F. Agnès & A. Lambert, 1989. Valeur des parasites comme critère d'identification de leur hôte. Démonstration convergente par l'étude parasitologique des monogènes branchiaux et l'analyse génétique des poissons hôtes. *C.r. Acad. Sci., Paris*, 308: 385-388.
- Guégan, J.-F., P. Rab, A. Machordom & I. Doadrio, sous presse. New evidence of hexaploidy in large African *Barbus* (Cyprinidae, Teleostei) with some considerations on the origin of hexaploidy. *J. Fish Biol.*
- Hopkins, C.D., 1986. Behavior of Mormyridae, pp. 527-576. In: Bullock, T.H. & W. Heiligenberg (eds.) *Electroreception*. Wiley, New York.
- Hopson, A.J. (ed.), 1982. *Lake Turkana*. A report on the findings of the Lake Turkana project 1972-1975. Overseas Development Administration, London.
- Huguény, B., 1989. West African rivers as biogeographic islands: species richness of fish communities. *Oecologia*, 79: 236-243.
- Huguény, B., 1990. 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. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 23(4): 351-363.
- John, D.M., C. Lévêque & L.E. Newton, 1993. Western Africa, pp. 47-78. In: Whigam D., D. Dykyjova & S. Hejny (eds.) *Wetlands of the world: inventory, ecology and management*. Vol. 1, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Kalk, M.J., A.J. Mclachlan & C. Howard-Williams (eds.), 1979. Lake Chilwa: studies of change in a tropical ecosystem. *Monographiae biologica*, 35, Junk, The Hague.
- Lévêque, C. & J. Quensière, 1988. Les peuplements ichtyologiques des lacs peu profonds, pp. 303-324. In: Lévêque C., M.N. Bruton & G.W. Ssentongo (eds.) *Biology and ecology of African freshwater fishes*. ORSTOM, Paris.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1990. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol. 1. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 1-384.
- Lévêque, C., D. Paugy & G.G. Teugels (eds.), 1992. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest*. Vol. 2. MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris, Collection Faune Tropicale, 28: 385-902.
- Meyer, A., 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African Cichlid fishes. *Tree*, 8(8): 279-284.
- Meyer, A., T.D. Kocher, P. Basasibwaki & A.C. Wilson, 1990. Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature*, 347, 6293: 550-553.
- Mo, T., 1991. Anatomy and systematics of Bagridae (Teleostei), and siluroid phylogeny. *Theses Zoologicae*, 17: 1-216.
- Owen, R.B., R. Crossley, T.C. Johnson *et al.*, 1990. Major low Levels of Lake Malawi and implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, 240B: 519-553.
- Paugy, D., J.-F. Guégan & J.-F. Agnès, 1990. Three simultaneous and independant approaches to the characterization of a new species of *Labeo* (Teleostei, Cyprinidae) from West Africa. *Can. J. Zool.*, 68: 1124-1131.
- Petit-Maire, N., 1989. Interglacial environments in presently hyperarid Sahara: palaeoclimatic implications, pp. 637-661. In: M. Leinen & M. Sarnthein (eds.) *Paleoclimatology and Paleometeorology: Modern and Past Patterns of global atmospheric transport*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ribbink, A.J., 1987. African Lakes and their fishes: conservation scenarios and suggestions. *Env. Biol. Fishes*, 19: 3-26.
- Roberts, T.R., 1975. Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57: 249-319.
- Scholz, C.A., B.R. Rosendahl, J.W. Versfelt & N. Rach, 1991. Results of high-resolution echo sounding of Lake Victoria. *J. African Earth Sciences*, 11: 25-32.
- Talbot, M.R., 1980. Environmental responses to climatic change in the West African Sahel over the past 20 000 years, pp. 37-62. In: M.A.J. Williams & H. Faure (eds.) *The Sahara and the Nile*. Balkema, Rotterdam.
- Tiercelin, J.J. & A. Mondegue, 1991. The geology of the Tanganyika trough, pp. 7-48. In: Coulter, G.W. (ed.) *Lake Tanganyika and its life*, Natural History Museum Publications, Oxford University Press, London.