

Modifications de la croissance de *Brycinus leuciscus* (Characidae) suite aux changements hydroclimatiques et halieutiques dans la plaine inondée du Delta Central du Niger

Tiéma Niaré * and Vincent Bénéch *

Brycinus leuciscus est un Characidae de petite taille et de faible longévité pêché très intensivement dans le Delta Central du Niger (Mali). La croissance actuelle de cette espèce est comparée à celle obtenue vers 1950, avant les perturbations hydroclimatiques subies par la région au cours des vingt dernières années (sécheresse sahélienne, barrages) et aussi avant le développement d'un effort de pêche très élevé.

Actuellement, une partie de la population de *B. leuciscus* présente une reprise de croissance précoce en cours d'étiage. Le coefficient de condition d'étiage est meilleur qu'autrefois et son amplitude saisonnière plus réduite. Ces nouvelles caractéristiques du cycle saisonnier de croissance et de condition, de même que l'espérance de vie plus élevée, semblent résulter de conditions de vie moins drastiques dues au soutien actuel du débit d'étiage par les lâchés des barrages.

En fin de première croissance, la taille actuelle des 0+ capturés par les pêcheries (65 mm environ) est en moyenne légèrement plus faible qu'en 1950 et surtout plus hétérogène; par contre, elle est supérieure à celle obtenue par rétrocalcul (55 mm environ) à partir des poissons 1+. On en déduit que la pêche exerce son effort de façon intensive sur les grandes tailles de 0+, lesquelles témoignent d'une potentialité de première croissance inchangée. En corollaire, la faible première croissance des 1+ traduit cette forte ponction halieutique à partir d'une taille de recrutement des engins de pêche estimée à 58 mm. L'influence de la pêche peut également expliquer une atténuation de l'amplification habituelle de l'hétérogénéité de croissance avec l'âge.

L'adaptation bio-écologique de *B. leuciscus* aux nouvelles conditions de milieu, notamment par une plus grande hétérogénéité de la première croissance, pourrait expliquer le maintien du stock malgré l'intensification de la pression halieutique et la réduction des plaines inondées.

Growth modifications in *Brycinus leuciscus* (Characidae) following hydrological and fishing changes in the Central Delta floodplain of the Niger River. *Brycinus leuciscus* is an intensively fished small characid in the Central Delta of the Niger River (Mali). We compared the recent growth characteristics with those observed around 1950, i.e. before the hydroclimatic disturbances (Sahelian drought and dam effects) endowed by the region during the last two decades and also before the development of a very high fishing effort.

Part of *B. leuciscus* population presents a precocious seasonal growth during the low water period. At that season, the coefficient of condition is better than formerly and the seasonal amplitude of this parameter is reduced. These new characteristics for the seasonal growth cycle and the condition factor, and also an higher longevity, apparently arise from less drastic conditions due to the support of the water flow during the low water (dam effect).

At the end of first growth, the mean standard length of 0+ fish caught by fisheries (ca. 65 mm) is slightly smaller than in 1950 and the length distribution is more heterogeneous. In contrast, this mean standard length is higher than that obtained by back-calculation from 1+ fish (ca. 55 mm). From these results we deduced that the fishing effort is markedly intensive on the largest sizes of 0+. These large sizes indicate an unchanged first growth potential. The low first growth found in 1+ results from a huge fishing effect beginning at a recruitment size estimated at 58 mm. The fisheries influence could also explain an attenuation in the usual amplification of fish growth heterogeneity with age.

The biological adaptation of *B. leuciscus* to the new conditions of the area, especially by a more heterogeneous first growth, would explain the maintenance of the stock despite the intensification of fishing pressure and the reduction of flooded area.

* ORSTOM, B.P. 2528, Bamako, Mali

16 FEV. 1994
 O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire
 N° : 38969
 Date : B / E: 1

Introduction

Le Delta Central du Niger, au Mali (Afrique de l'Ouest), est une vaste plaine inondable de la zone soudano-sahélienne (Fig. 1). De par cette situation géoclimatique, le milieu présente une alternance saisonnière très marquée entre crue et étiage et des variations inter annuelles de la superficie inondée liée à l'importance de la crue.

Depuis 1943 et surtout au cours des vingt dernières années, la zone du Delta Central du Niger a connu des modifications résultant de divers aménagements hydroélectriques et agricoles (barrages de Markala en 1943 et de Sélingué en 1980, aménagements des casiers rizicoles à Mopti) et de la sécheresse persistante depuis les années 70. Cela se traduit par une réduction des superficies inondées et par des débits à l'étiage soutenus par les lâchés d'eau des barrages en amont.

La pêche artisanale est une activité traditionnelle très importante dans l'économie de la région; depuis 1950, l'effort de pêche s'est intensifié, d'une part à cause de l'accroissement de la population et d'autre part grâce à l'apparition des filets en nylon qui permettent à chaque pêcheur de consacrer beaucoup plus de temps à l'activité de pêche proprement dite et de posséder un nombre d'engins plus important (Laë et al., 1992).

Espèce très intensivement pêchée dans le Delta Central du Niger, *Brycinus leuciscus* (Günther, 1867), appelé 'tinéni' en bambara, fournit actuellement 6,2% des captures totales estimées à près de 49 000 tonnes (Laë et al. 1992). Ce petit poisson (longueur standard maximale: 100 mm environ) fournit notamment une huile localement très appréciée, extraite des réserves adipeuses que le tinéni accumule pendant la période de crue. Comme beaucoup d'autres espèces dans cette région, *B. leuciscus* effectue des migrations latérales et longitudinales liées aux phases hydrologiques. Le stock est composé majoritairement de poissons de moins d'un an. Cantonnés dans le lit mineur pendant la saison sèche, ces poissons entrent en maturation en fin d'étiage et se reproduisent pendant la montée des eaux (Bénech & Ouattara, 1990). Jeunes et adultes pénètrent dans la zone inondée d'où ils ressortent à la décrue, constituant des bancs qui remontent le fleuve selon un schéma très précisément relié à la dynamique amont-aval de la crue et aux phases lunaires (Daget, 1952; Bénech & Penaz, 1993).

Les premières études sur la biologie de cette espèce dans le Niger moyen remontent au début des années 1950. A cette époque, seule la migration longitudinale anadrome de *B. leuciscus* était perturbée par le barrage de Markala, sa croissance avait lieu de juillet à novembre-décembre, du début de la crue au milieu de la décrue, et sa longévité ne dépassait pas 20 mois (Daget, 1952). Ce schéma de croissance correspond à une modalité d'application de la stratégie d'adaptation de l'espèce à ce milieu caractérisé, à cette époque, par des crues abondantes, donc d'importantes superficies inondées, mais par des débits d'étiage comparativement très drastiques car non soutenus par les lâchés d'eau des barrages. L'opposition entre conditions favorables de crue et conditions défavorables d'étiage était donc maximale.

L'influence des modifications hydroclimatiques du milieu naturel sur la baisse de production des pêcheries du Delta Central du Niger au cours des vingt dernières années a été récemment étudiée (Laë, 1992 a-b). On peut penser que cet impact s'explique en partie par l'intermédiaire des effets des transformations écologiques sur la croissance des poissons. L'adaptation de l'ichtyofaune sahélo-soudanienne à son environnement qui présente des potentialités variables à l'échelle inter-annuelle peut en effet se traduire par la mise en oeuvre de tactiques adaptées aux différents états du milieu (Bénech & Quensièrre, 1987). C'est dans cette optique que nous examinons la croissance actuelle de *B. leuciscus* en la comparant aux résultats antérieurement obtenus par Daget (1952).

Milieu, matériel et méthodes

Le Delta Central du Niger est une vaste plaine inondable où le fleuve se divise en plusieurs bras et reçoit son affluent le Bani au niveau de Mopti (Mali; Fig. 1). La crue annuelle très marquée commence en juillet dans la région de Mopti, culmine en octobre et se termine en décembre (Fig. 2). Les déversements dans la plaine débutent en août et durent jusqu'en octobre, puis l'eau se retire à partir de novembre. La superficie inondée dépend du volume de la crue qui présente de fortes variations inter annuelles correspondant à celles des précipitations sur la partie amont du bassin. Ainsi, dans les années 1950-60, période humide, l'aire inondée pouvait atteindre jusqu'à 36 000 km². Depuis les années 70, la sécheresse persistante en zone soudano-sahélienne a pour

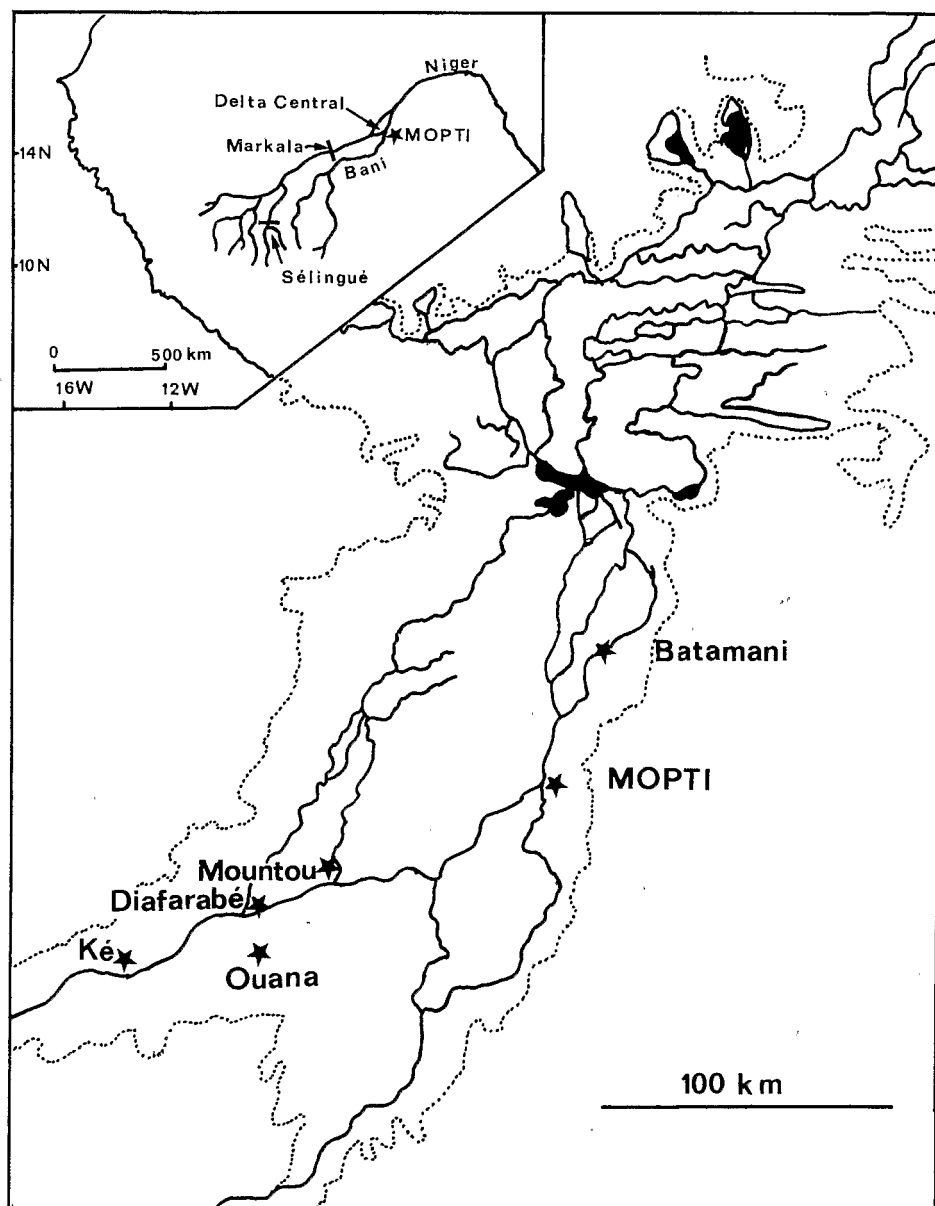


Fig. 1. Situation géographique du Delta Central du Niger et des barrages de Markala et de Sélingué (en encart). Réseau hydrographique du Delta et étendue des zones inondées par la crue dans les années 50 (...). Les lieux d'échantillonnage sont indiqués.

conséquences des crues plus faibles; l'aire inondée atteint en moyenne 12 400 km² et en saison sèche les eaux d'étiage représentent moins de 1000 km² (Fig.1; d'après Poncet, comm. pers., 1993). A partir de 1981, le soutien des débits d'étiage par les lâchés d'eau du barrage de Sélin-

gué est assez significatif. Ainsi, au maximum d'étiage en mai, le débit observé à Mopti représente près de 70% de celui d'une crue importante des années 50 (Fig. 2). L'étiage, saison la plus difficile à passer pour les poissons, est ainsi protégé des conditions drastiques que la faibles-

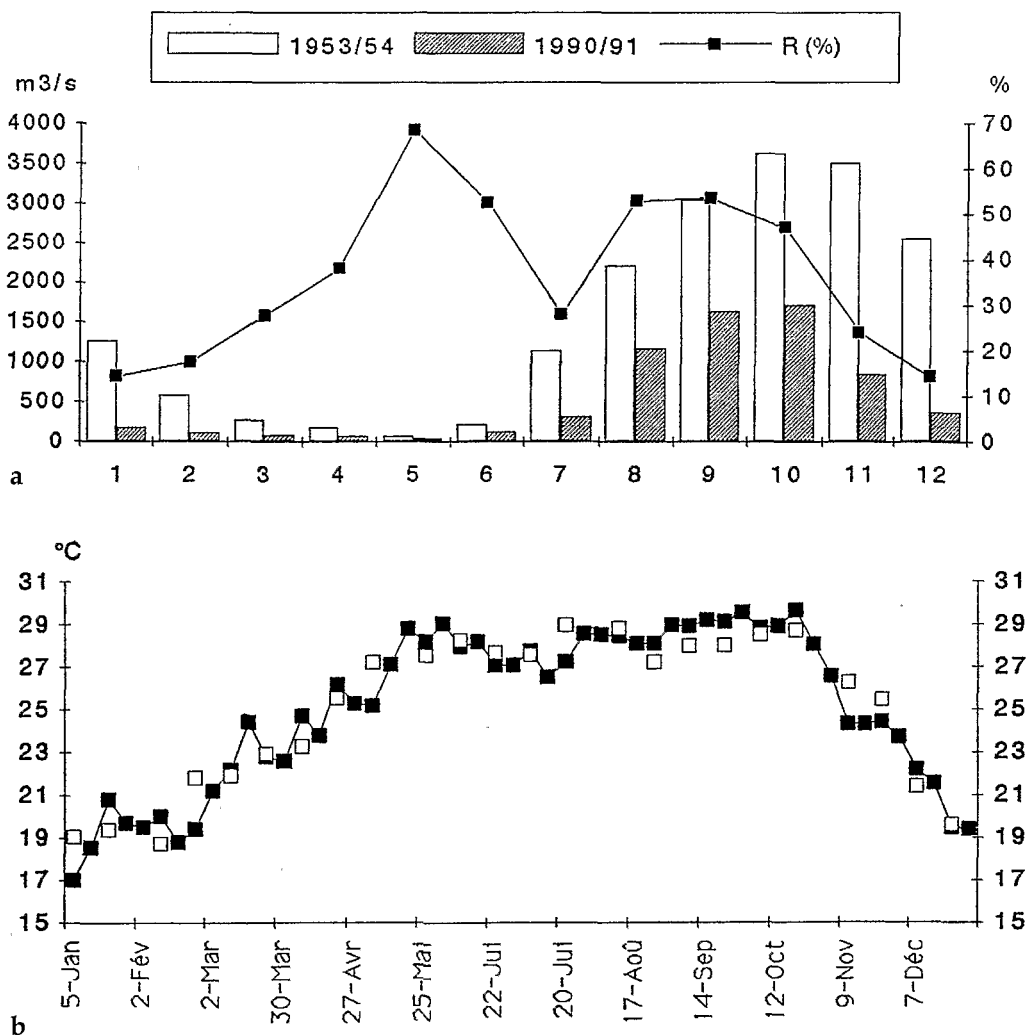


Fig. 2. a, comparaison des débits du Niger en 1953/54 (période humide; données ORSTOM) et en 1990/91 (période sèche; données DNHE). R: rapport en % des débits mensuels moyens (période sèche/période humide). b, température quotidienne minimale de l'eau du Niger en surface, à Diafarabé en 1952 (carré blanc; d'après Blanc et al., 1954) et à Mopti en 1989 (carré noir).

se des crues actuelles devraient entraîner.

Si les conditions hydrologiques sont donc très différentes entre 1950 et 1990, en revanche la courbe de température de surface conserve la même allure (Fig. 2B). Les mesures ont été prises deux fois par semaine en 1989 à 7:30 du matin et une fois par quinzaine en 1952 (Blanc et al., 1954).

Les données ichtyologiques de cette étude comparative proviennent d'une part de poissons pêchés dans les environs de Mopti, achetés au marché de février 1990 à mars 1991 et, d'autre part, de poissons pêchés en 1950, à Diafarabé

principalement (Daget, 1952, p. 197-201).

Daget fournit la distribution des longueurs standard par classe de taille de 3 mm et le poids individuel moyen par classe d'âge et par sexe.

Pour la période 1990-91, les informations suivantes ont été recueillies tous les dix jours sur une vingtaine de poissons: longueur standard (au mm près), poids (au dg près), sexe, état de maturation et poids des gonades (au cg près). Sur chaque poisson, une dizaine d'écailles ont été prélevées sur ses deux flancs à l'aplomb de la région centrale de la nageoire dorsale au niveau

des 3ème et 4ème rangées épiaxiales où le taux d'écaillés régénérées est moindre et la forme des écaillés régulière.

Pour l'étude scalimétrique, les écaillés ont été nettoyées après un bref séjour dans une solution de NaOH à 10%. Six écaillés par poisson ont été montées et examinées sous la loupe binoculaire pour la détermination de l'âge, puis trois d'entre elles mesurées. Les écaillés de 17% des individus furent inutilisables (écaillés régénérées macrocentriques ou absence d'informations biométriques).

La lecture d'âge a été faite par deux observateurs indépendants. Le rayon de l'écaillé (R =distance du focus au coin antéro-supérieur; axe dorso-cranial) et la distance aux différents annuli (R_1 , très rarement R_2 , ...) ont été mesurés en unités de micromètre oculaire (1 mm = 25 unités du micromètre au grossissement 25 x et avec un oculaire de 10 x). La distance d séparant l'annulus du bord de l'écaillé a été calculée à partir des mesures moyennes de chaque poisson (3 écaillés). d est un indicateur de l'accroissement marginal de l'écaillé depuis la reprise de croissance. Le rétrocalcul de la taille moyenne à l'apparition du premier annulus a été fait à partir d'une relation établie pour chaque sexe entre la longueur standard et le rayon moyen de l'écaillé. En raison de la variation importante du rayon de l'écaillé pour une même taille, nous avons utilisé les couples longueur standard moyenne - R moyen pour chaque classe de taille (au moins 10 indivi-

dus par classe). C'est de cette façon que l'estimation des paramètres de l'équation est la plus précise d'après Smale & Taylor (1987) cités par Tremblay & Giguère (1992).

Le coefficient de condition a été calculé en utilisant la formule classique: $K = 10^5 \cdot P / L^3$ où P est le poids total d'un individu exprimé en grammes et L sa longueur standard exprimée en millimètres.

Résultats

Date de reprise et période de croissance.

L'analyse de variance sur d (accroissement marginal de l'écaillé) révélant un effet non significatif du sexe ($P > 0,1$), l'analyse de la variabilité saisonnière a porté sur les données des deux sexes réunis par mois. On met ainsi en évidence un effet très significatif du mois de capture ($P < 0,01$).

L'évolution des moyennes mensuelles de d montre deux diminutions successives en avril et juillet; elles correspondent à deux pics de la proportion d'individus présentant des marges d'écaillés réduites ($d < 0,4$ mm; Tabl. 1 et Fig. 3), donc à deux moments privilégiés de la formation des marques chez les 0+.

L'évolution des distributions des fréquences de d (Tabl. 1), indique une croissance active de juillet jusqu'en décembre, puis un arrêt de croissance de décembre à juin pour les poissons de plus d'un an.

Tableau 1. Valeurs mensuelles de la marge de l'écaillé (d en mm) des *Brycinus leuciscus* de Mopti en 1990/91. Distributions des fréquences par classe de 0,2 mm, moyenne (Moy), écart-type (s) et effectif (N). M, mâles; F, femelles.

Classes		Mois										Total	M	F	
d (mm)		1	2	3	4	5	6	7	8	9	11				12
0 -0,19		1		3	5	1	1	2	3			3	19	1	18
0,2 -0,39				1	8	1		2		1			13	1	11
0,4 -0,59			2					1	4	2	1		10	4	6
0,6 -0,79		1	1	4	2		2	1	2	1			14	6	8
0,8 -0,99		2	4	3	7	2	1		4	2	4	2	31	9	22
1,00-1,19		5	3	4		2				3			17	5	12
1,20-1,39		7	3	5	4	1			2	1	2	2	27	4	23
1,40-1,59		3	1	3							1	1	9	4	5
1,60-1,79		4		2	1					2		1	10	3	7
1,80-1,99		3			1								4	1	3
Moy		1,32	0,98	0,98	0,67	0,77	0,56	0,28	0,66	0,98	1,04	0,87	0,90	0,98	0,88
s		0,39	0,28	0,49	0,51	0,45	0,3	0,21	0,38	0,43	0,31	0,61	0,49	0,42	0,52
N		26	14	25	28	7	4	6	15	12	8	9	154	38	115

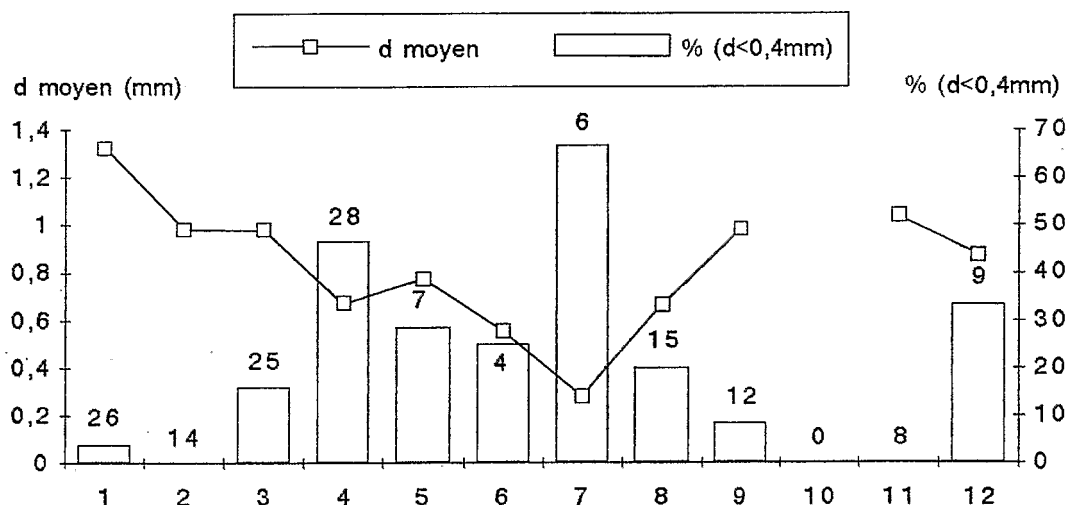


Fig. 3. Moyennes mensuelles de la marge de l'écaille (d) des *Brycinus leuciscus* 1+ à Mopti en 1990/91. Les histogrammes correspondent au pourcentage d'individus en reprise de croissance récente ($d < 0,4$ mm).

On note une forte hétérogénéité de la date de reprise car la distribution des fréquences des d faibles s'étend de mars à août et quelques cas sont même observés en décembre et janvier. Malgré cela, aucune écaille ne présente un deuxième annulus rapproché du premier, c'est dire que le même poisson ne forme qu'une seule marque annuelle valide pour la détermination de l'âge.

La reprise de croissance intervient ainsi en étiage (avril) pour une partie de la population et pour le reste à la montée des eaux (juillet); elle paraît achevée en septembre. Suivant l'un ou l'autre des mois de reprise, la deuxième période de croissance s'étend en moyenne sur 8 ou 5 mois en considérant que la croissance active prend fin en décembre.

Variation saisonnière de K. En 1990/91, les plus faibles valeurs de K sont observées en mai-juin et en août-septembre (Fig. 4A), c'est à dire en fin d'étiage et certainement juste après la reproduction qui a lieu en août (Bénech & Ouattara, 1990). Les autres valeurs mensuelles sont assez stables, entre 2,4 et 2,6.

Actuellement, l'amplitude de variation saisonnière des moyennes mensuelles est deux fois moindre qu'en 1950 (0,4 contre 0,9); en étiage les poissons sont en meilleure condition et il n'apparaît pas d'amaigrissement important de novembre à février comme le constatait Daget (1952).

L'évolution saisonnière de K varie légèrement selon l'âge et l'état de reprise de croissance

(Fig. 4B). De mars à juillet, K est nettement plus élevé chez les 1+ en reprise de croissance ($d < 0,4$ mm); il s'agit de poissons de moins d'un an qui reprennent leur croissance, en particulier pendant l'étiage (mars à juin).

Longévité. Dans la population échantillonnée nous avons rencontré près de 2% de poissons 2+, alors que Daget (1952) note n'avoir jamais rencontré de *B. leuciscus* en troisième année de croissance. L'âge maximum observé est de 28 mois pour un poisson de 80 mm capturé en décembre 1990.

Tailles observées au premier et au deuxième arrêt de croissance. La taille moyenne en fin de première croissance est calculée à partir des poissons 0+ capturés de janvier à août, c'est à dire en état d'arrêt de croissance d'après les observations précédentes. Les résultats obtenus sont 65,8 mm pour les femelles et 62,2 mm pour les mâles (Tabl. 2). Ces moyennes sont comparées à celles de 1950 (Daget 1952) par le test de l'écart-réduit; elles sont semblables pour les mâles ($P > 0,16$) mais la différence est significative ($0,02 < P < 0,05$) pour les femelles.

En 1950, les distributions des fréquences des tailles fournies par Daget sont unimodales et ne présentent pas de modifications saisonnières (Fig. 5). Les distributions que nous rapportons ici pour 1990/91 présentent une bimodalité beaucoup plus marquée en février-mars qu'en juin-

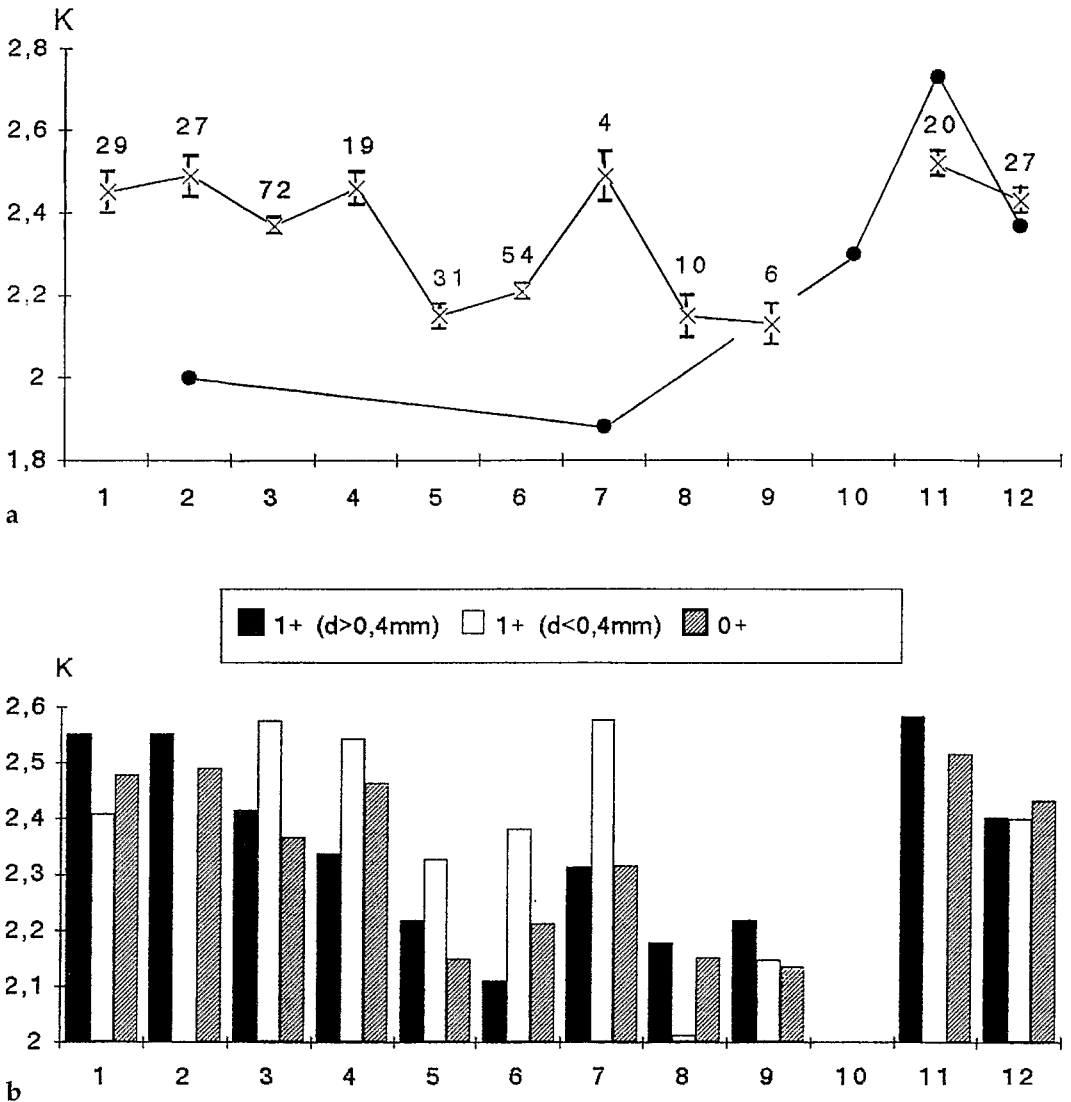


Fig. 4. Variation saisonnière du coefficient de condition (K) des *Brycinus leuciscus*. a, mâles et femelles 0+ en 1950 à Diafarabé (point noir; d'après Daget, 1952) et en 1990/91 à Mopti (x; moyenne mensuelle, erreur standard et effectif). b, comparaison des classes d'âge 0+ et des 1+ en reprise de croissance ($d < 0,4\text{mm}$) ou non ($d \geq 0,4\text{mm}$).

juillet. Le mode des grandes tailles disparaît si bien qu'en ne considérant que les poissons capturés en juin-juillet, les tailles moyennes obtenues (56 mm pour les mâles et de 60,8 mm pour les femelles) sont très significativement plus petites en 1990/91 ($P < 0,001$). En revanche, si nous considérons les poissons capturés en février-mars (65,7 mm mâles et femelles réunis), la différence n'est pas significative ($P > 0,1$).

Ainsi, les captures actuelles de 0+ s'étalent

sur une gamme de taille comparable à celle de 1950 mais elles sont en moyenne légèrement plus petites et plus hétérogènes qu'autrefois. Le coefficient de variation des tailles passe de 7% en février 1950 à 11,1% en février-mars 1990. Cette hétérogénéité disparaît au cours du premier semestre, vraisemblablement sous l'effet de la pêche qui prélèverait préférentiellement les plus grands individus (Fig. 5 B-C).

La taille en fin de deuxième croissance est

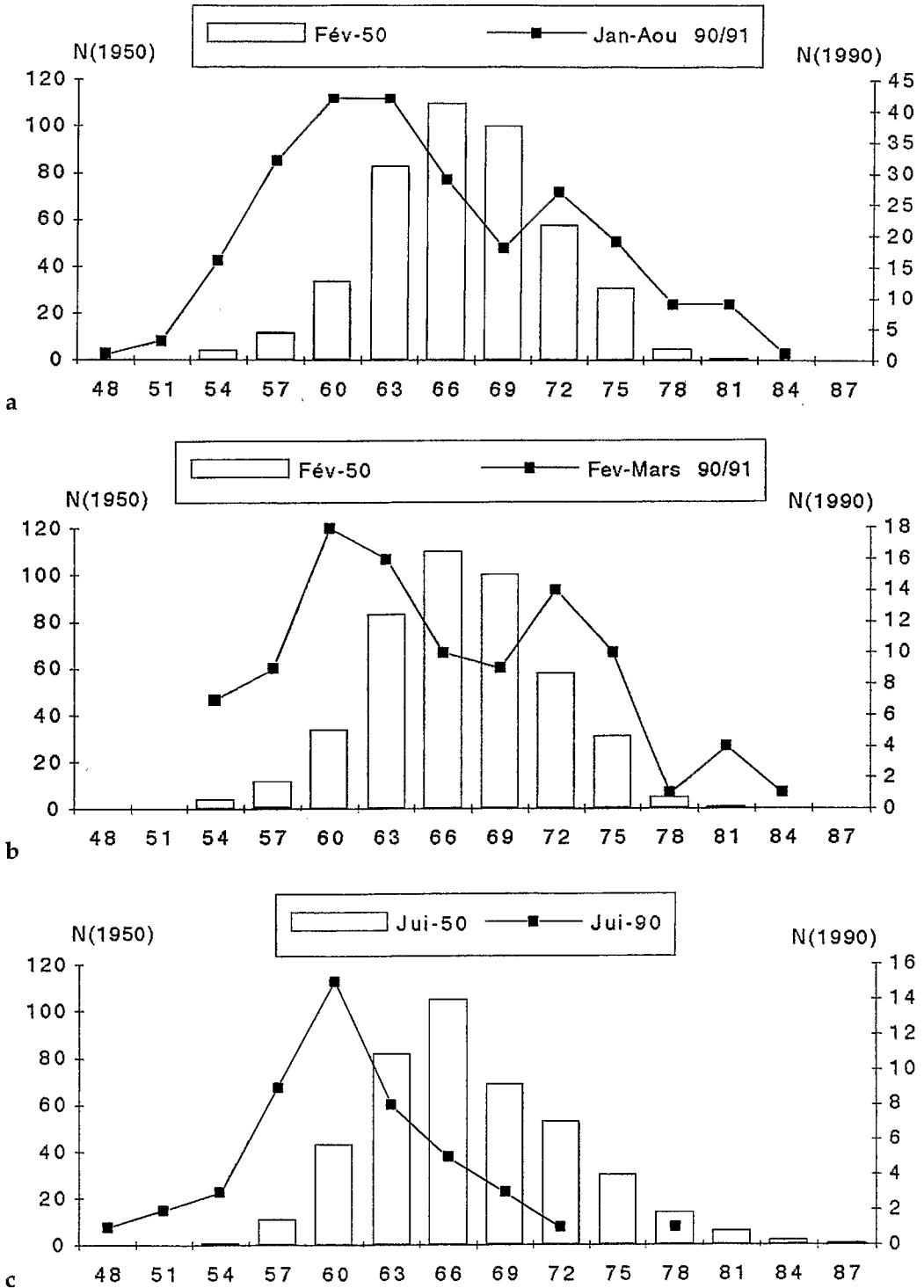


Fig. 5. Comparaison des fréquences des tailles des captures de *Brycinus leuciscus* 0+ en 1950 et 1990/91, à différentes saisons. a-b, mâles et femelles; c, femelles.

Tableau 2. Comparaison des tailles (longueur standard en mm) des *Brycinus leuciscus* capturés en fin de première (0+) et de deuxième croissance (1+) en 1950 (d'après Daget, 1952) et 1990/91. e, écart-réduit; t, t de Student; P, degré de signification.

Age/sexe	Origine	L moyenne	Intervalle de confiance à 95 %	s	Lmin	Lmax	N	Comparaison de moyennes
0+/ Femelles	Mopti 1990/91	65,8	64,7-66,9	7,6	49	85	182	e = 2,25
	Diafarabé 5/7/50	67,2	66,7-67,7	5,4	54	87	417	0,02 < P < 0,05
0+/ Femelles	Mopti 6-7/90	60,8	59,2-62,4	5,4	49	78	48	t = 7,73
	Diafarabé 5/7/50	67,2	66,7-67,7	5,4	54	87	417	P < 0,001
0+/ Mâles	Mopti 1990/91	62,2	60,6-63,8	6,5	51	78	61	e = 1,38
	Diafarabé 5/7/50	63,4	62,9-63,9	4,9	51	75	408	0,16 < P < 0,17
0+/ Mâles	Mopti 6-7/90	56,0	54,3-57,7	2,7	51	60	12	t = 5,26
	Diafarabé 5/7/50	63,4	62,9-63,9	4,9	51	75	408	P < 0,001
0+/ M et F	Mopti 2-3/90	65,7	64,2-67,1	7,3	53	85	99	e = 1,56
	Diafarabé 25/2/50	66,9	66,5-67,3	4,7	54	81	438	P > 0,1
1+/ Femelles	Mopti 1990/91	80,6	79,0-82,2	5,8	70	92	57	
	Diafarabé 12/50	86,5	-		75	97	35	
1+/ Mâles	Mopti 1990/91	75,3	72,0-78,6	6,7	64	89	18	
	Diafarabé 12/50	79,4	-		72	89	12	

déduite des poissons 1+ capturés de janvier à avril après exclusion de ceux qui présentent une marge de l'écaillé réduite (si $d < 0,4$ mm, il s'agit en fait de poissons de moins d'un an qui débute précocement leur deuxième croissance). Les tailles moyennes des femelles 1+ (80,6 mm) et des mâles 1+ (75,3 mm) sont inférieures à celles de 1950, respectivement de 6 et 4 mm (Tabl. 2). Etant donné l'absence d'indication de la variance pour 1950, la différence entre moyennes ne peut être testée statistiquement, cependant cette différence de 5 mm environ se retrouve sur les valeurs des tailles minimales et maximales. Il paraît donc fort probable que la taille moyenne atteinte en fin de deuxième croissance soit significativement plus petite en 1990 qu'en 1950.

Résultats scalimétriques.

1) Relation longueur standard - rayon de l'écaillé. Les données de 132 mâles et de 339 femelles de longueur standard allant respectivement de 51 à 85 mm et 49 à 92 mm ont été utilisées. Elles ont été ajustées à l'aide d'une équation de régression linéaire du type $L = a + bR$, où L représente la longueur standard et R le rayon de l'écaillé:

$$L = 9.27 + 26.06 R \text{ (mâles)}$$

$$L = 6.67 + 28.56 R \text{ (femelles)}$$

Le modèle linéaire est celui qui minimise au mieux la variance résiduelle avec des coefficients de détermination de l'ordre de 0,95.

2) Taille moyenne rétrocalculée au premier arrêt de croissance. La mesure de la distance R1 du focus au premier annulus suivant le même axe que R nous a donné la taille à l'issue de la première croissance d'après les relations établies. Ainsi avec des R1 moyens (intervalle de confiance à 95%) de $1,67 \pm 0,12$ et $1,66 \pm 0,08$ respectivement pour les mâles et les femelles, les valeurs correspondantes de L1 sont: 52,7 mm (49,6 à 55,9 mm) et 54,1 mm (51,8 à 56,4 mm)

Francis (1990) propose une nouvelle démarche pour le rétrocalcul basée sur des considérations plus biologiques. Elle tient compte, à l'échelle individuelle, de 'l'accroissement proportionnel du rayon de l'écaillé à une taille donnée'. Ainsi, les moyennes des tailles L1 individuellement calculées sont: 53 ± 4 mm pour les mâles et 55 ± 3 mm pour les femelles. Ces résultats sont du même ordre de grandeur que ceux obtenus précédemment.

Le rétrocalcul sur les 1+ montre que leur taille en fin de première croissance est beaucoup plus faible que celle des 0+ capturés par les pêcheries (10 mm environ de moins).

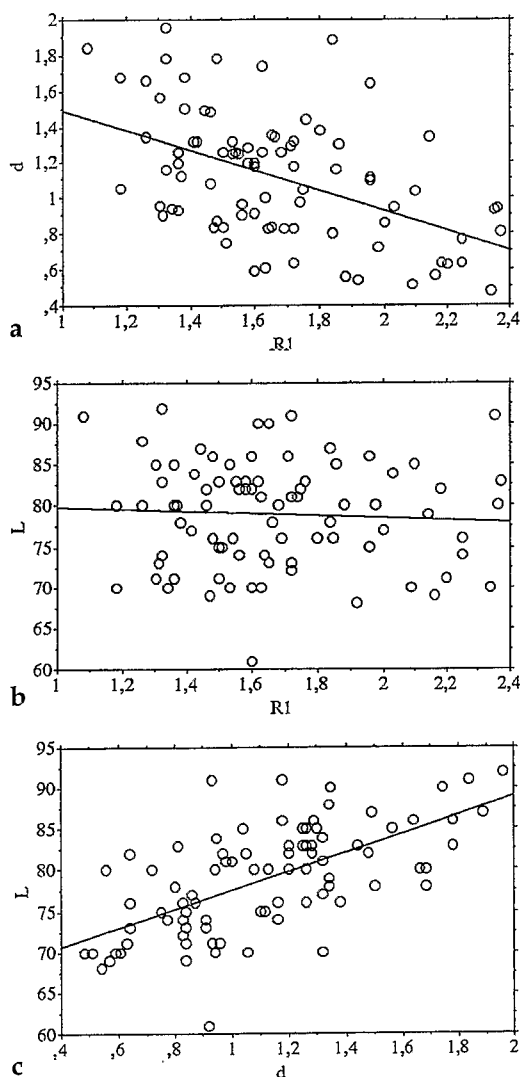


Fig. 6. Relations entre la longueur standard (L), le rayon de l'écaille au premier arrêt de croissance (R1) et la marge de l'écaille (d) chez les femelles 1+ de *Brycinus leuciscus* en fin de deuxième croissance, à Mopti en 1990/91.

3) Relation entre la première et la deuxième croissance individuelle. De janvier à avril les 1+ dont la marge de l'écaille est élevée ($d \geq 0,4$ mm; cf Tabl. 1) sont en arrêt de croissance, c'est à dire en fin de deuxième croissance. Pour chacun de ces individus, les mesures de R1 et d sont les indices respectifs de la première et la deuxième croissance. Pour des raisons d'effectifs, les relations entre ces indices n'ont été examinées que chez les femelles (N=86).

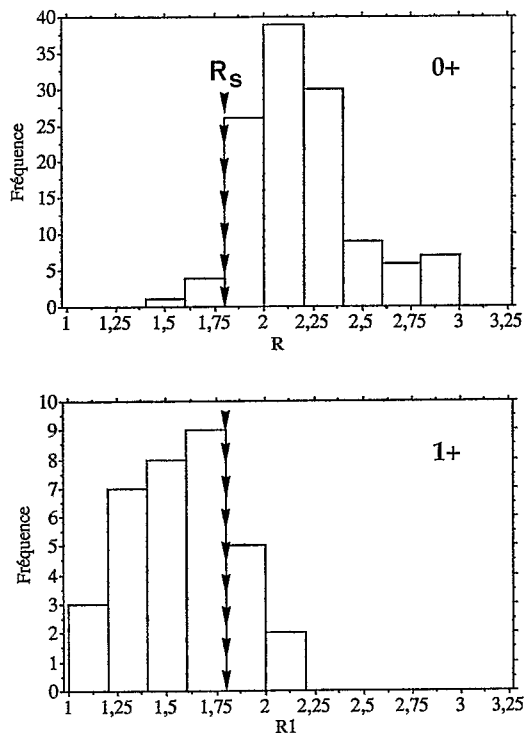


Fig. 7. Comparaison des histogrammes des fréquences du rayon de l'écaille au premier arrêt de croissance (R et R1 en mm) pour les *Brycinus leuciscus* femelles nées en 1989 et capturées soit à l'âge 0+ soit à l'âge 1+. R_s , seuil de recrutement probable de la pêche.

Il existe une corrélation négative significative entre la deuxième croissance et la première (Fig. 6a):

$$d = -0,567 R1 + 2,064 \quad (r = 0,494; P < 0,01)$$

La taille L atteinte en fin de deuxième croissance est indépendante de la première croissance R1 (Fig. 6b):

$$L = -1,45 R1 + 81,395 \quad (r = 0,069; P > 0,1)$$

mais L est en corrélation positive avec l'importance de la deuxième croissance d (Fig. 6c):

$$L = 11,543 d + 66,072 \quad (r = 0,631; P < 0,01)$$

Sur la cohorte des femelles nées en 1989, on peut apprécier l'effet du prélèvement d'un cycle annuel de pêche en comparant la distribution des R des femelles 0+ en fin de première croissance à celle des R1 des femelles 1+ en fin de deuxième croissance. La superposition de ces distributions (Fig. 7) permet de préciser la valeur du rayon de l'écaille ($R_s=1,8$) correspondant à la taille probable

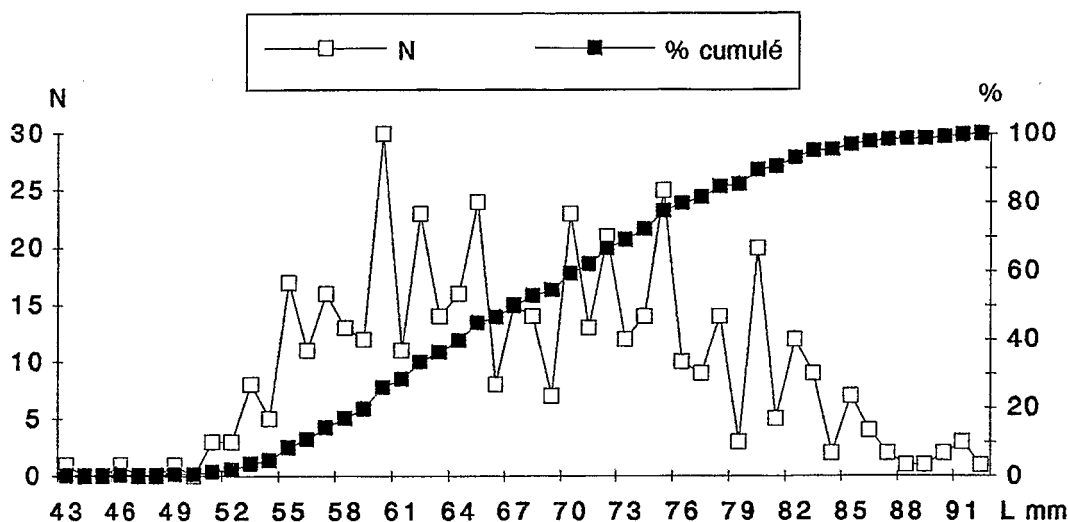


Fig. 8. Fréquences absolues (N) et fréquences relatives cumulées des longueurs standard des *Brycinus leuciscus* femelles échantillonnées au marché de Mopti en 1990/91.

de recrutement des engins de pêche. Cette dernière est égale à 58 mm d'après la relation $L=f(R)$ établie ci-dessus. 85% des captures observées au marché de Mopti de février 1990 à mars 1991 se situent au-dessus de cette taille (Fig. 8).

Discussion

Cycle saisonnier de croissance et facteurs écologiques. Chez *B. leuciscus* du moyen Niger, comme chez la plupart des espèces de la faune ichtyologique de la zone soudano-sahélienne, il existe un cycle saisonnier de croissance mis en évidence ici par l'étude de l'accroissement marginal de l'écaille chez les 1+. Par rapport à la description donnée par Daget (1952), on constate actuellement une précocité et une variabilité individuelle assez marquée dans la date de reprise de croissance qui ne correspond plus seulement à la montée des eaux comme en 1950, mais commence déjà en étiage pour une partie de la population.

Bien que des réserves doivent être faites étant donné l'effectif faible des échantillons mensuels, la reprise précoce dès avril apparaît bien étayée puisque près de 50% de poissons 1+ examinés présentent alors un $\dot{d}$ presque nul. Ce phénomène se manifeste à une période a priori peu favorable du fait de la forte concentration des poissons dans le lit mineur pendant l'étiage. En cette

période actuelle de crues faibles, la reprise serait rendue possible par les lâchés du barrage de Sélingué qui soutiennent le débit d'étiage (Fig. 2A) fournissant un espace vital relativement plus important qu'autrefois à un stock de poissons moins nombreux, au moment du réchauffement de l'eau (Fig. 2B).

L'influence de la température de l'eau comme facteur déclenchant de la reprise de croissance a déjà été évoquée chez d'autres espèces dans la zone soudano-sahélienne. Dans le lac Tchad par exemple, Bénech (1974) a constaté une reprise de croissance chez les *Citharinus citharus* (Citharinidae) à partir de 25°C. Mais, dans un milieu fluvial à l'étiage prononcé, celui-ci inhibe la reprise faute de ressources alimentaires suffisantes. La forte concentration des poissons dans un volume d'eau restreint amplifie la compétition pour la nourriture et constitue un facteur limitant pour la reprise de croissance. Ainsi, bien que le réchauffement de l'eau en avril fut identique dans les années 50 (Fig. 2B), il n'était pas suivi d'effet immédiat sur la croissance. Actuellement, le meilleur état d'embonpoint des poissons en étiage (notamment ceux qui se trouvent en reprise de croissance) et la moindre amplitude de variation annuelle des coefficients de condition (Fig. 4) rendent compte d'une meilleure adéquation importance du stock/capacité trophique du milieu à cette période charnière du cycle saisonnier de croissance.

L'arrêt de croissance intervient à partir de décembre. Il est concomitant de la décrue (Fig. 2A) et du retour vers le fleuve des *B. leuciscus* quittant les plaines inondées, zones particulièrement riches et propices à la croissance. Cette migration latérale de retour coïncide également avec le refroidissement de l'eau qui reste identique à celui observé en 1952 (Fig. 2B). En deux mois (octobre-décembre), l'écart de température est de 8°C. Cette amplitude est suffisante pour être une cause possible de l'arrêt prématuré de croissance puisque Chevey (1933; cité par Durand, 1978) a montré qu'un écart de 4°C se traduisait par la formation de marques sur les écailles de *Synagrops japonicus* (Acropomatidae). Dans le bassin Tchadien, l'arrêt de croissance se produit dès le mois de novembre chez *Brachysynodontis batensoda* (Mochokidae) et *Alestes baremoze* (Characidae) (Bénech, 1975; Durand, 1978). Ce phénomène d'arrêt de croissance semble assez général dans la zone soudanienne.

L'allongement de la phase de croissance saisonnière de *B. leuciscus* (au moins pour une partie de la population) ne se traduit pas par une augmentation significative de la taille maximale des individus. En effet, la longueur standard maximale de 97 mm observée en 1950 par Daget (1952) est comparable à celle de 100 mm observée lors des enquêtes halieutiques par Laë et al. (1992). Malgré une reprise de croissance plus précoce, la croissance d'étiage reste cependant relativement faible et ne concerne qu'une fraction de la population. Dans ce milieu fluvial, la période de croissance maximale demeure toujours la période de crue. Les meilleures conditions d'étiage auraient pour effet principal de favoriser le maintien et la reproduction du stock survivant.

Espérance de vie. Au début des années 50, la forte concentration des poissons liée à un important recrutement, un prélèvement halieutique moindre et l'insuffisance des ressources alimentaires disponibles concouraient à une augmentation de la mortalité naturelle. Actuellement les conditions d'étiage améliorées par les lâchés d'eau des barrages de Sélingué et de Markala sont relativement plus favorables pour un stock moins important qu'autrefois et elles doivent entraîner une diminution de la mortalité naturelle. En outre, ces lâchés d'eau provoquent aussi une plus grande dispersion des poissons, donc une moindre vulnérabilité à la prédation par la pêche, ce qui préserve le stock de géniteurs

Tableau 3. Longueur standard moyenne atteinte par *Brycinus leuciscus* (0+) en fin de première croissance dans le Delta Central du Niger à différents lieux et dates.

Captures des pêcheries traditionnelles de décrue dans la plaine inondée:			
Lieu	Date	LS (mm)	Référence
Mountou	11/89	66,0	Maïga, 1990
Batamani	11/91	65,4	Bénech, Penaz, Le Hong, 1992
Ouana	11/50	61,4	Daget, 1952
Captures dans le fleuve pendant la décrue et l'étiage:			
Lieu	Date	LS (mm)	Référence
Diafarabé	5/7/50	63,4 (M) 67,2 (F)	Daget, 1952
Ké	30/12/50	64,5	Daget, 1952
Mopti	1990/91	62,2 (M) 65,8 (M)	présente étude

et favorise une plus grande longévité. Cette baisse de la mortalité en étiage expliquerait la longévité plus élevée observée actuellement: 28 mois contre 18 en 1950 d'après Daget (1952).

Tailles observées et tailles rétrocalculées. On dispose de différentes données concernant la première croissance de *B. leuciscus* dans le Delta Central du Niger en 1950 et maintenant (Tabl. 3): soit des tailles moyennes de retour au fleuve à partir d'un échantillonnage des captures de pêcheries traditionnelles de décrue dans la plaine inondée (Daget, 1952; Maïga, 1990; Bénech et al., 1993), soit des tailles moyennes des captures dans le fleuve pendant la décrue et l'étiage (Daget, 1952; présente étude).

On constate une taille moyenne comparable à la sortie des plaines inondées, aussi bien dans les différents lieux qu'aux deux périodes d'échantillonnage. Il en est de même pour les poissons pêchés dans le fleuve en début d'année à l'issue de leur première croissance. Cependant, dans le cas des captures fluviales, on constate une plus grande hétérogénéité des captures d'aujourd'hui qui, en fin d'étiage, ont une taille moyenne plus faible.

Cette relative constance de la taille des captures en début d'année paraît assez étonnante étant donné les transformations hydroclimatiques qui ont tellement réduit la superficie des plaines inondées, habitat le plus favorable à cette première croissance. On peut cependant expliquer cela par un prélèvement sélectif de la pêche limité aux

cohortes présentant la croissance la plus élevée, cohortes dont l'importance dans le stock est bien sûr proportionnelle à l'espace-temps d'inondation.

La population de *B. leuciscus* est en effet composée de cohortes 0+ de tailles moyennes différentes dont les plus petites sont peu ou pas exploitées par la pêche comme le montrent plusieurs observations:

- Daget (1952) y fait allusion en décrivant les migrations du 'tinéni': 'les individus de petite taille marchent plus vite que les autres et il est d'observation courante que le banc soit précédé par de petits groupes dont la taille moyenne est inférieure à celle de l'ensemble de la population'. L'échantillonnage de ces petits groupes que les pêcheurs appellent 'tête des Tinéni' a donné une longueur moyenne de 55,4 mm le 28 juin 1950 tandis que l'échantillonnage du véritable banc qui suivait donnait 65,68 mm le 5 juillet.
- Sur le marché de Mopti les cohortes de petite taille peuvent apparaître de façon sporadique et un échantillonnage particulier mené dans les environs (données non publiées) montre que ces poissons de petite taille sont présents dans les habitats de faible profondeur en bordure de berge.
- En contrôlant les migrations latérales de retour au fleuve en période de décrue, Bénech et al. (1993) montrent que les captures d'un barrage de pêche traditionnelle qui présentent une moyenne de 65,4 mm épargnent les cohortes de petite taille (40 mm).

Actuellement, l'effort de pêche beaucoup plus élevé qu'autrefois doit écrémer une très forte proportion des *B. leuciscus* de grande taille. L'effet de la pêche sur la gamme de taille de *B. leuciscus* peut être précisé en comparant les caractéristiques des individus composant la même classe d'âge 1989 à un an d'intervalle (Fig. 7). Cette comparaison permet de montrer un prélèvement halieutique très important à partir de 58 mm. Ainsi, la taille rétrocalculée atteinte au premier arrêt de croissance correspond aux cohortes de plus petite taille à cet âge-là. Ces observations sont à rapprocher du phénomène de Lee que certains auteurs expliquent, comme ici, par une mortalité par pêche. Ainsi, d'après Carlander (1968), le phénomène de Lee fut utilisé en tant qu'indicateur de la pression de pêche sur les populations de corégone, l'absence du phénomène étant consi-

dérée comme preuve du faible taux d'exploitation. La pression de pêche fut aussi considérée par le même auteur comme la cause du phénomène de Lee chez *Stizostedion vitreum* (Percidae) du lac de Woods (Minnesota) parce que le phénomène n'apparaissait pas dans les données avant les trois premières années ou avant que le poisson atteigne une taille capturable par les filets.

L'importante ponction halieutique sur le stock de *B. leuciscus* à partir de 58 mm, doit être l'explication à certains faits biologiques inhabituels tels qu'une plus grande homogénéité des 1+ par rapport aux 0+, une réduction de l'amplification de la différence de taille intersexe avec le vieillissement et enfin une corrélation négative entre la première et la deuxième croissance.

Ainsi, chez les femelles, le coefficient de variation de la taille est de 11,6% pour les 0+ et seulement de 7,2% pour les 1+.

En 1950, entre un an et deux ans, la différence de taille entre mâles et femelles était multipliée par le facteur 1,87; en 1990, ce facteur multiplicatif n'est que de 1,47 (cf Tabl. 2).

Les poissons rescapés qui parviennent en fin de deuxième croissance, proviennent des cohortes ayant eu une première croissance faible. Chez ces individus, la corrélation négative entre l'importance de la première et de la deuxième croissance peut être expliquée par la faible probabilité de survie à partir de la taille de recrutement des engins de pêche; elle traduit la croissance compensatrice réalisée par ces individus. En effet, parmi les rescapés qui arrivent en fin deuxième croissance, ce sont ceux qui étaient les plus petits en fin de première croissance qui ont pu accomplir une deuxième croissance relativement élevée avec le moins de risque de capture; tandis que pour les plus gros en fin de première croissance, les plus grandes chances de survie étaient accordées à ceux qui avaient une deuxième croissance faible.

En conclusion, la sécheresse sahélienne et les perturbations du régime hydrologique du fleuve Niger au cours de ces vingt dernières années paraissent être à l'origine de nouvelles modalités de croissance pour *B. leuciscus*. Elles consistent en une reprise précoce et donc un allongement de la deuxième phase de croissance. Ces variations paraissent résulter de l'amélioration notable des conditions actuelles d'étiage qui entraîne une meilleure condition des poissons et sans doute une baisse de la mortalité naturelle. Cette dernière



re bénéficie surtout aux cohortes ayant eu une première croissance plus faible et de ce fait épargnées par un effort de pêche beaucoup plus intensif qu'autrefois mais qui demeure toujours cantonné à l'exploitation de la même gamme de taille, sans doute à cause de la petitesse de cette espèce. Ces nouvelles modalités bio-écologiques de *B. leuciscus* qui traduisent son adaptation aux conditions actuelles du milieu, sont des éléments compensateurs permettant le maintien du renouvellement du stock malgré l'intensification de la pêche en cette période où les difficultés de partage d'une ressource ichthyologique réduite exacerbent les tensions et contradictions sociales dans le Delta Central du Niger (Fay, 1989).

Remerciements

Nous tenons à remercier M. Diarra, M. Sacko et B. Togola pour la préparation et le montage des échantillons. Nos remerciements vont également à Mme Cissé O. Traoré pour sa collaboration à la lecture des préparations. Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme 'Etudes halieutiques du Delta Central du Niger' financé par la Coopération Française et mis en oeuvre par l'ORSTOM et l'Institut d'Economie Rurale du Mali.

Littérature citée

- Bénech, V. 1974. Données sur la croissance de *Citharinus citharus* (Poisson, Characiforme), dans le bassin Tchadien. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 9: 91-103.
- 1975. Croissance, mortalité et production de *Brachysynodontis batensoda* dans l'archipel sud-est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 9: 91-103.
- Bénech, V. & S. Ouattara. 1990. Rôle des variations de conductivité de l'eau et d'autres facteurs externes dans la croissance ovarienne d'un poisson tropical, *Brycinus leuciscus* (Characidae). Aquat. Living Resour., 3: 153-162.
- Bénech, V. & M. Penaz. 1993. An outline on lateral fish migrations within the Central Delta of the Niger River, Mali. Hydrobiologia, sous presse.
- Bénech, V., M. Penaz & P. Le Hong Chuong. 1993. Les migrations latérales des poissons. L'exemple de la mare de Batamani (août-décembre 1991). In: Quensièrre, J., (éd.), La pêche dans le Delta Central du Niger. Approche pluridisciplinaire d'un système de production. ORSTOM, Paris, sous presse.
- Bénech, V. & J. Quensièrre. 1987. - Dynamique des peuplements ichthyologiques de la région du lac Tchad (1966-1978). - Influence de la sécheresse sahélienne - Thèse de Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques de Lille-Flandres-Artois. Travaux et Documents Microfichés, n° 51-26045, ORSTOM, Paris, 658 pp.
- Blanc, M., J. Daget & F. d'Aubenton. 1954. Mission M. Blanc et F. d'Aubenton (1954) I. Recherches hydrobiologiques dans le bassin du Moyen Niger. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, Sér. A, 17: 679-746.
- Carlander, K. D. 1968. Role of age and growth studies in fishery management. Pp. 133-143 in: Penaz, M. (éd.), The international conference on ageing and growth of fishes, Czechoslovakia, Smolenice, 4-6 September 1968, invited lectures, 143 pp.
- Chevey, P. 1933. The method of reading scales and the fish of the intertropical zone. Proc. Fifth Pacific Sci. Congr., B 6.
- Daget, J. 1952. Mémoires sur la biologie des poissons du Niger moyen. I. Biologie et croissance des espèces du genre *Alestes*. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, 14: 191-225.
- Durand, J.R. 1978. Biologie et dynamique des populations d'*Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) du bassin tchadien. Trav. Doc. ORSTOM, Paris, 98: 332 pp.
- Fay, C. 1989. Sacrifices, prix du sang, 'eau du maître': Fondation des territoires de pêche dans le Delta Central du Niger (Mali). Cah. Sci. Hum., 25: 159-176.
- Francis, R. I. C. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. J. Fish Biol., 36: 883-902.
- Laë, R. 1992a. Influence de l'hydrologie sur l'évolution des pêcheries du Delta Central du Niger de 1966 à 1989. Aquat. Living Res., 5: 115-126.
- Laë, R. 1992b. Modification des systèmes naturels par l'homme: impact des barrages sur les pêcheries artisanales du Delta Central du Niger. Agricultures, 2: 14-21.
- Laë, R., M. Maïga, J. Raffray & J. J. Troubat. 1992. L'évolution de la pêche dans le Delta Central du Niger. multigr. 32 pp.
- Maïga, M. 1990. Méthodologie d'acquisition et de traitement des statistiques de pêche. Exemple de la pêche au barrage de Mountou. 'Etudes halieutiques du Delta Central du Niger' IER/ORSTOM, Bamako, 31 pp.
- Smale, M.A. & W.W. Taylor. 1987. Sources of backcalculation error in estimating growth of lake whitefish. Pp. 18-202 in: Summerfelt, R. C. & G. E. Hall (eds.). The age and growth of fish. Iowa State University Press, Ames, 544 pp.
- Tremblay, G. & L. A. Giguère. 1992. Relation longueur/écaille allométrique chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) durant la phase marine. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49: 46-51.

Reçu le 22 octobre 1992

Révisé le 30 mars 1993

Accepté le 10 avril 1993