

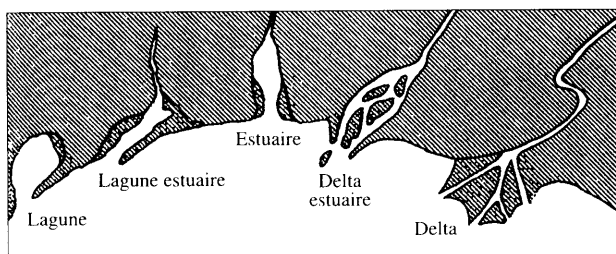
Les peuplements
des estuaires
et des lagunes

Les estuaires et les lagunes, auxquels on peut adjoindre les mangroves et les marais maritimes, occupent une surface considérable le long du littoral du continent africain. Le plus souvent fortement influencés par le milieu marin, tant sur le plan de leur structure physique que sur celui de leur fonctionnement bio-écologique, les milieux estuariens et lagunaires (MEL) sont néanmoins généralement rattachés au domaine continental. En fait, la diversité des situations rencontrées rend délicate, et sans doute vaine, toute tentative de classement dans l'un ou l'autre de ces deux domaines et la dénomination « milieux d'interface » convient parfaitement pour évoquer leur nature et leur fonctionnement écologique.

Introduction

DUFOUR *et al.* (1994) soulignent que la multiplicité des définitions proposées pour traduire le concept de « lagune » met en évidence le fait qu'il n'existe pas de critères universellement acceptés pour les différencier des baies, des estuaires, des marais côtiers et d'autres parties du paysage littoral (MEE, 1978). Selon le schéma proposé par DAVIES (1973), il existe un continuum au sein des milieux estuariens au sens large (fig. 131). À une extrémité du spectre se trouvent les lagunes d'origine marine (action des vagues), abritées derrière un cordon sédimentaire formé de particules de taille relativement importante (sable). À l'extrémité opposée se trouvent les deltas, résultant de l'action des fleuves plutôt que de l'activité marine, et caractérisés par la petite taille des particules sédimentaires (vase). Entre les deux existent différents types de milieu qui présentent un mélange et une gradation des deux types extrêmes d'environnement côtier. De très nombreux types de milieux estuariens et lagunaires ont

FIGURE 131
Représentation
schématique
du continuum des
lagunes
aux deltas
(modifié d'après
DAVIES, 1973).



été proposés, chacun privilégiant une approche particulière : géologique, morphologique, hydrodynamique, physico-chimique (qualité des eaux et notamment leur taux de salinité), bio-écologique.

Une typologie des MEL ne peut donc prétendre être exhaustive ni polyvalente. À titre d'exemple d'approche morphologique et hydrodynamique, nous mentionnerons la classification de LANKFORD (1977), qui privilégie la dynamique de la formation, avec des sous-classes rendant compte en partie de la plus ou moins grande ouverture sur le milieu marin (fig. 132), et celle de NICHOLS et ALLEN (1981), lesquels distinguent deux facteurs dynamiques principaux qui conditionnent aussi bien l'évolution que le fonctionnement des lagunes (fig. 133) :

- ▶ l'effet des courants de marée et de décharge continentale ;
- ▶ l'effet des vagues et du courant côtier.

En fonction de l'influence dominante respective de chacun de ces deux facteurs, on peut classer les lagunes selon quatre types principaux (NICHOLS et ALLEN, 1981) (fig. 133).

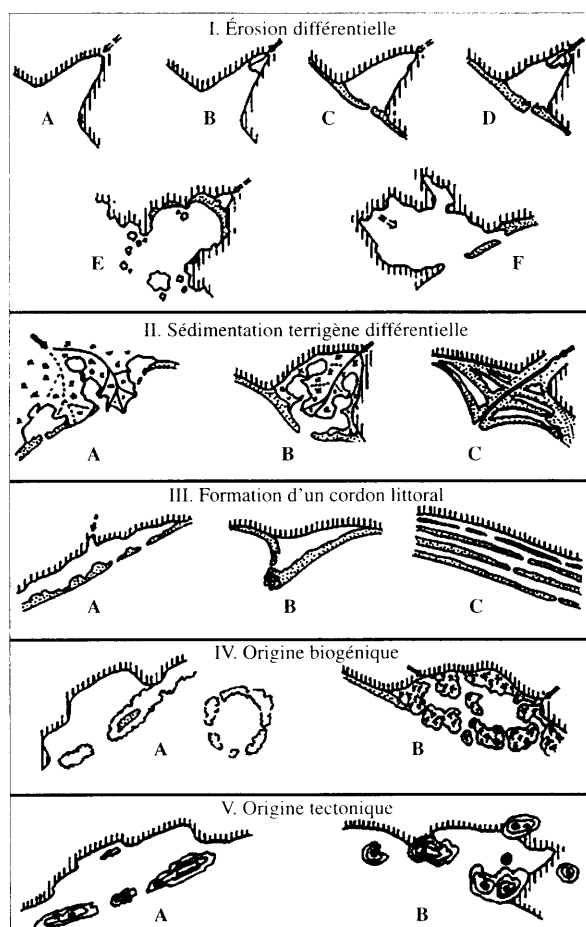
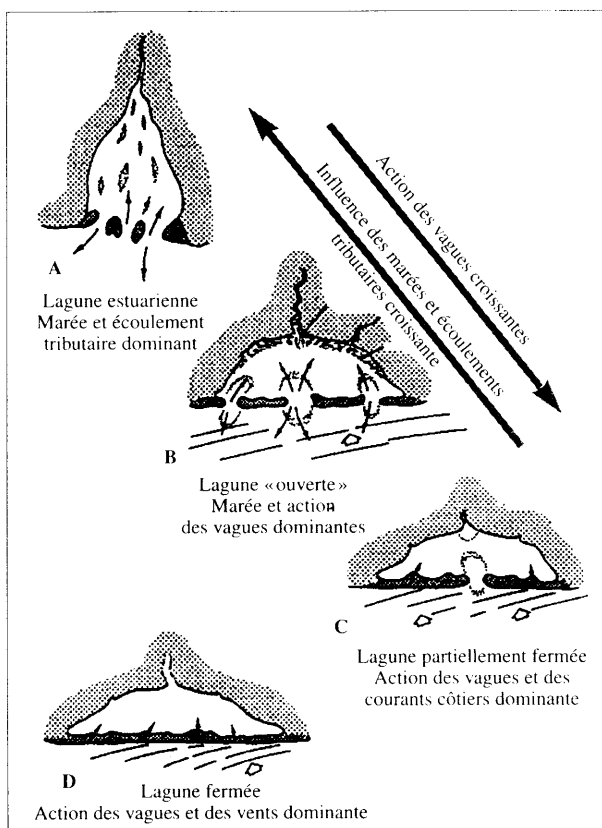


FIGURE 132

Les différents types de lagunes en fonction du processus de formation (d'après LANKFORD, 1977).

FIGURE 133

Quatre types
lagunaires
en fonction de
l'importance des
facteurs dynamiques
et énergétiques
(d'après NICHOLS et
ALLEN, 1981).



Pour différentes raisons qui tiennent essentiellement à leur apparente complexité (ne serait-ce que par le mélange de faunes d'origine multiple), mais aussi à la difficulté de définition et de délimitation spatio-temporelle de ces milieux fluctuants, l'étude de ces écosystèmes en tant que tels est relativement récente, notamment en zone intertropicale. Aussi l'information disponible est-elle encore fragmentaire et souvent éparse. Cependant, les MEL sont, depuis quelques années, l'objet d'un intérêt scientifique croissant lié, en grande partie, au développement des multiples activités humaines dont ils sont le siège : pêche, aquaculture, tourisme, aménagements urbains et portuaires. De plus, leurs dimensions généralement réduites (par rapport aux étendues océaniques et aux grands bassins fluviaux), l'intensité des gradients physiques et biologiques, la diversité et l'ampleur des variations hydroclimatiques en font des sites privilégiés pour l'application des méthodes et théories de l'écologie.

L'ichtyologie, en raison de ses applications halieutiques et aquacoles, a été l'un des domaines les plus fréquemment abordés.

Deux grandes régions, l'Afrique de l'Ouest et l'Afrique du Sud (on parle parfois de sous-continent), particulièrement riches en MEL, ont fait l'objet d'études ichtyologiques approfondies et fourniront l'essentiel des informations et des éléments bibliographiques évoqués dans ce chapitre (fig. 134 et 135). On peut

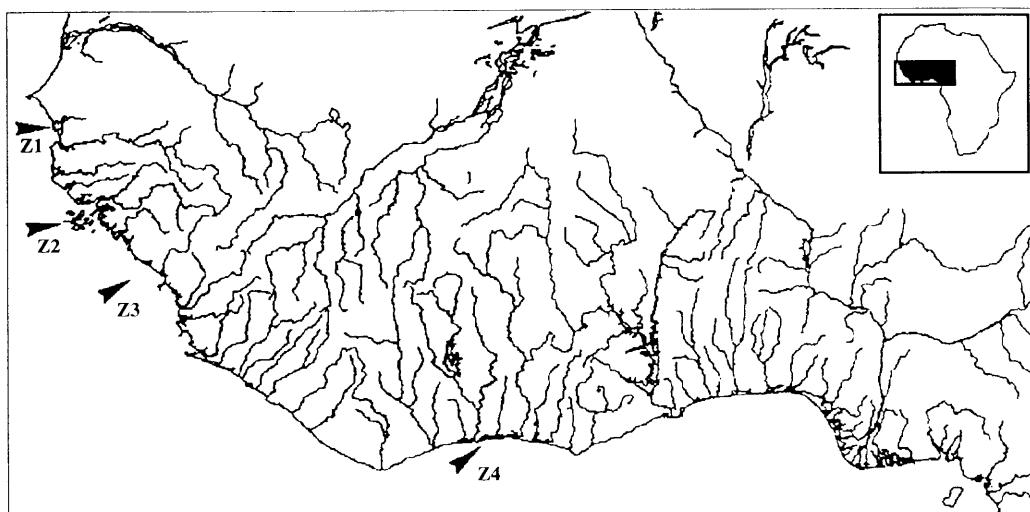
remarquer, dans les deux cas, que la démarche et la logique scientifique ont été sensiblement les mêmes. Dans un premier temps, les recherches ont surtout porté sur l'inventaire systématique et la taxinomie des espèces et ont parfois permis une approche biogéographique. En même temps se sont développées des études sur la biologie et l'écologie des principales espèces. Ensuite ont été menées des recherches de type synécologique visant à décrire et parfois expliquer le fonctionnement écologique des communautés d'écosystèmes particuliers : lagune Ébrié, Casamance, lac Togo, Siné-Saloum, estuaire de la Fatale pour l'Afrique de l'Ouest, St Lucia System, Lake Nhlangé (Kosi System), Poelela Lagoon pour l'Afrique australe. L'acquisition de cet ensemble de connaissances, auxquelles il sera largement fait appel et référence dans ce chapitre, autorise maintenant une double approche comparative. Géographique tout d'abord, par l'analyse comparée des caractéristiques faunistiques et fonctionnelles de plusieurs systèmes, mais aussi diachronique, permettant de suivre et de comprendre l'évolution d'un système estuarien soumis à des modifications importantes (d'ordre climatique notamment) auxquelles il est parfois possible de relier des changements dans la composition et la structure des peuplements. Nous tenterons dans ce chapitre de fournir les éléments permettant de comprendre ce qu'est une espèce estuarienne, quelle peut être son origine, mais aussi comment s'élaborent et s'organisent les communautés ichthyologiques et quels sont les facteurs (biotiques ou physiques) essentiels qui influent sur leur structuration. Nous examinerons les stratégies vitales mises en œuvre par les espèces pour tirer le meilleur parti de ces milieux réputés stressants et inhospitaliers. Certaines grandes questions d'actualité au sujet des MEL seront abordées, notamment le débat concernant leur biodiversité (y est-elle élevée ou non ?) et la question essentielle (car il y va parfois de leur survie) du rôle écologique et économique de ces milieux. Enfin seront évoquées pour conclure les notions de fragilité et de robustesse de ces milieux et les menaces qui pèsent sur eux.

Caractéristiques générales des peuplements

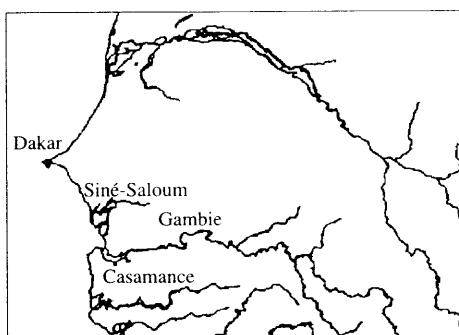
Par définition, les MEL sont situés à l'interface des domaines continental et marin. Tout comme le milieu physique, la faune et la flore de ces milieux sont influencées par les systèmes adjacents selon un équilibre variable suivant les situations. La question se pose alors de savoir si les assemblages faunistiques qui occupent ces espaces mal définis présentent un certain degré de structuration et répondent à certaines règles générales d'organisation, ou si, au contraire, ils sont constitués de simples agrégats, plus ou moins aléatoires, de poissons opportunistes originaires soit du plateau continental voisin, soit des tributaires continentaux.

LES MILIEUX ESTUARIENS ET LAGUNAIRES : FORTE BIODIVERSITÉ OU MILIEUX PAUCISPÉCIFIQUES ?

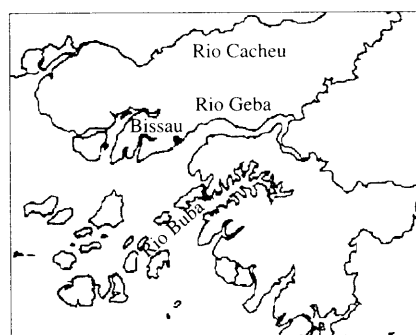
Selon les auteurs, les MEL sont présentés comme des environnements pauvres en espèces (REMANE et SCHLIEPER, 1971 ; KIENER, 1978 ; DAY et YÁÑEZ-ARANCIBIA, 1985) ou comme des écosystèmes riches en espèces (ALBARET, 1994 ; ALBARET



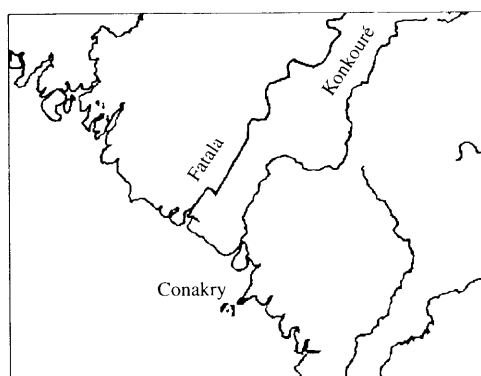
Afrique de l'Ouest



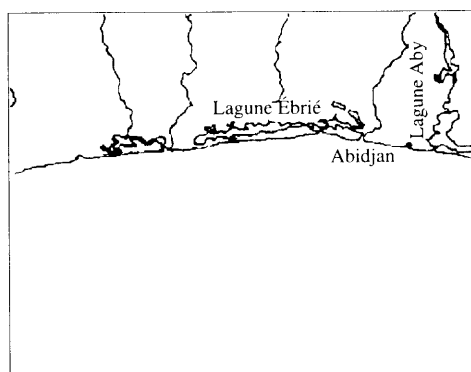
Zone 1 (Sénégal)



Zone 2 (Guinée-Bissau)



Zone 3 (Guinée)



Zone 4 (Côte d'Ivoire)

FIGURE 134

Localisation de quelques-uns des principaux milieux estuariens et lagunaires étudiés en Afrique de l'Ouest (d'après DIOUF, 1996).

et DIOUF, 1994 ; BARAN, 1995). La principale cause de cette divergence est le manque de consensus sur la définition de l'ichtyofaune des estuaires lors des recensements d'espèces (qu'est-ce qu'une espèce estuarienne, quelles sont les limites de l'estuaire, que compter ?). Dans le premier cas ne sont généralement prises en compte que les espèces qui accomplissent la totalité de leur cycle vital dans les estuaires et les lagunes, les espèces exclusivement inféodées aux milieux saumâtres. Les espèces d'origine marine ou continentale qui fréquentent temporairement les MEL, ou encore celles susceptibles d'accomplir indifféremment leur cycle biologique dans un environnement estuarien ou en dehors de cet environnement, sont exclues des inventaires. Or, pour certaines de ces espèces, les lagunes et les estuaires remplissent une fonction (rôle de « nursery ») extrêmement importante et parfois indispensable à l'accomplissement du cycle biologique (WOOTTON, 1992 ; BECKLEY, 1984 ; ROSS et ÉPPERLY, 1985 ; DAY *et al.*, 1989). Par ailleurs, les interactions (prédation, compétition) de

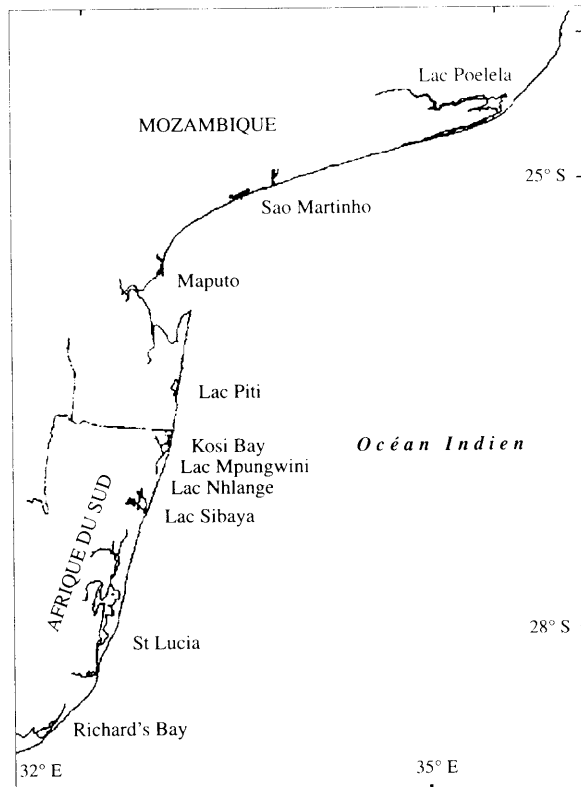


FIGURE 135

Les lagunes côtières d'Afrique du Sud-Est (d'après BLABER, 1985).

ces espèces migrantes avec l'ichtyofaune résidante contribuent d'une manière importante à la structuration des peuplements de poissons (MONTEIRO *et al.*, 1990 ; BLABER, 1985). Au-delà du recensement et de la classification, il apparaît donc nécessaire, lorsqu'on s'attache à l'étude du fonctionnement de ces systèmes, d'inclure les espèces migratrices et amphibiotiques dans l'ichtyofaune estuarienne et d'aborder la notion de richesse spécifique des MEL dans la perspective d'un système ouvert.

L'examen de la structure des peuplements de poissons des estuaires et des lagunes à travers le monde montre que, dans le cas général, l'essentiel de la biomasse de ces systèmes, dont la richesse spécifique est pourtant élevée (tabl. XLVIII et XLIX), n'est constitué que de quelques espèces (KENNISH, 1990 ; YAÑEZ-ARANCIBIA *et al.*, 1985 ; CHAO *et al.*, 1985 ; HORN et ALLEN, 1985 ; WHITFIELD, 1994 a ; KROMER *et al.*, 1994 ; ALBARET, 1987 ; BARAN, 1995 ; DIOUF, 1996).

TABEAU XLVIII

Richesse spécifique de l'ichtyofaune dans différents pays d'Afrique de l'Ouest (modifié d'après BARAN, 1995).

	Sénégal fleuve Sénégal	Gambie fleuve Gambie	Guinée fleuve Fataha	Côte-d'Ivoire fleuve Comoé	Nigeria fleuve Niger
Nombre d'espèces d'eau douce	111	96	41	96	193
Nombre d'espèces en estuaire	133	89	102	153	79
Nombre d'espèces en mer	292	337	158	103	-

La diversité des définitions des limites aussi bien amont qu'aval des MEL (CASPER, 1954 ; RODRIGUEZ, 1975 ; FAIRBRIDGE, 1980 ; DAY, 1981 ; BARAN, 1995.) constitue également une source de controverse pour évaluer la richesse spécifique de ces milieux.

Dans une même province biogéographique, la richesse spécifique des MEL d'Afrique de l'Ouest est comparable à celle des rivières et jamais inférieure au tiers du nombre des espèces rencontrées en mer sur le plateau continental voisin (BARAN, 1995) (tabl. XLVIII). Au plan mondial, on peut noter que la richesse des estuaires et lagunes d'Afrique est globalement élevée par rapport à d'autres MEL (tabl. XLIX).

LES FACTEURS INFLUENÇANT OU RÉGISSANT LA DIVERSITÉ

Les MEL d'Afrique de l'Ouest abritent donc un nombre élevé d'espèces, de manière permanente ou temporaire. Cette richesse peut être reliée à certaines caractéristiques de ces écosystèmes.

Taille du milieu

Il est courant, en écologie des milieux aquatiques, de chercher à préciser la richesse spécifique d'un écosystème en fonction de son étendue (voir p. 237). La condition principale d'application de ce modèle stipule que les écosystèmes doivent constituer des ensembles isolés de façon à ce que, sur leurs limites,

Les peuplements des estuaires et des lagunes

JEAN-JACQUES ALBARET

TABEAU XLIX

Richesse spécifique de l'ichtyofaune de quelques milieux estuariens et lagunaires à travers le monde (DIOUF, 1996).

	Type de milieu	Pays	Richesse spécifique	Source
Afrique				
Sénégal	Estuaire	Sénégal	111	REIZER, 1988 ; DIOUF <i>et al.</i> , 1991 ; KÉBÉ <i>et al.</i> , 1992
Siné-Saloum	Est. inverse	Sénégal	114	SÉRET, 1983
Gambie	Estuaire	Gambie	89	DAGET, 1960 ; DORR <i>et al.</i> , 1985
Casamance	Est. inverse	Sénégal	86	PANDARÉ et CAPDEVILLE, 1986 ; PANDARÉ, 1987 ; ALBARET, 1987 ; PANDARÉ et NIANG, 1989 ; BADJI, 1990
Rio Buba	Ria	Guinée-Bissau	92	KROMER <i>et al.</i> , 1994
Fatala	Estuaire	Guinée	102	BARAN, 1995
Ébrié	Lagune	Côte-d'Ivoire	153	ALBARET, 1994
Abi	Lagune	Côte-d'Ivoire	82	CHARLES-DOMINIQUE, 1994
Lagos Lagoon	Lagune	Nigeria	79	FAGADE et OLANIYAN, 1974
Niger	Delta	Nigeria	52	BOESEMANN, 1963
Ogôoué	Estuaire	Gabon	66	LOUBENS, 1966
Santa Lucia	Lagune	Afrique du Sud	108	BLABER, 1988
Poelela	Lagune	Afrique du Sud	12	BLABER, 1988
Nhlangé (Kosi)	Lagune	Afrique du Sud	37	BLABER, 1988
Sibaya	Lagune	Afrique du Sud	18	BLABER, 1988
Swartvlei	Lagune	Afrique du Sud	25	BLABER, 1988
Richard's Bay	Lagune	Afrique du Sud	74	MILLARD et HARRISON, 1952
Morrumbene	Estuaire	Mozambique	114	DAY, 1974
Pangalanes	8 petites lagunes	Madagascar	10 à 43	LESSERRE, 1979
Amérique				
Teacapan-Agua Brava	Lagune	Mexique	75	FLORES-VERDUGO <i>et al.</i> , 1990
Terminos Lagoon	Lagune	Mexique	122	YÁÑEZ-ARANCIBIA <i>et al.</i> , 1980
Sainte-Lucie	Estuaire	Mexique	83	CHAVEZ, 1979
Nichupte	Lagune	Mexique	37	CHAVEZ, 1979
Tuxpan	Lagune	Mexique	126	CHAVEZ, 1979
Alvarado	Lagune	Mexique	71	CHAVEZ, 1979
Laguna Madre	Lagune	Mexique	111	CHAVEZ, 1979
Tamiahua	Lagune	Mexique	49	CHAVEZ, 1979
Mandinga	Lagune	Mexique	24	CHAVEZ, 1979
La Mancha	Lagune	Mexique	42	CHAVEZ, 1979
Tabasco	Système lagunaire	Mexique	62	RESENDEZ-MEDINA, 1979
Tamiahua	Lagune	Mexique	56	RESENDEZ-MEDINA, 1979
Zontecopopan	Lagune	Mexique	50	RESENDEZ-MEDINA, 1979
Gulf de Nicoya	Côte à mangrove	Costa Rica	61	PHILIPS, 1983
Punta del Este	Côte à mangrove	Cuba	55	VALDES-MUNOZ, 1981
Laguna Joyuda	Lagune	Puerto Rico	41	STONER, 1986
Belle-Plaine	Lagune	Guadeloupe	25	LOUIS <i>et al.</i> , 1985
Manche à Eau	Lagune	Guadeloupe	24	LOUIS <i>et al.</i> , 1985
Baie de Fort-de-France	Côte à mangrove	Martinique	87	LOUIS <i>et al.</i> , 1985
Rivière de Cayenne	Estuaire	Guyane	59	TITO de MORAIS (A.), TITO de MORAIS (L.), 1994
Barrier reef complex of Belize	Récif	Caraïbe	87	SEDBERY et CARTER, 1993
Jaguaribe	Estuaire	Brésil	86	OLIVEIRA, 1976
Huizache-Caimanero	Lagune	Mexique	44	WARBUTON, 1978
Tijuana estuary	Estuaire	USA (Calif. du Sud)	21	NORDBY et ZEDLER, 1991
Los Penasquitos Lagoon	Lagune	USA (Calif. du Sud)	13	NORDBY et ZEDLER, 1991
Wells estuary	Estuaire	USA (Maine)	24	AYVAZIAN <i>et al.</i> , 1992
Waquoit Bay	Baie	USA (Massachusetts)	48	AYVAZIAN <i>et al.</i> , 1992

TABLEAU XLIX (*fin*)

Richesse spécifique de l'ichtyofaune de quelques milieux estuariens et lagunaires à travers le monde (DIOUF, 1996).

	Type de milieu	Pays	Richesse spécifique	Source
Asie				
Pagbilao	Côte à mangrove	Philippines	128	PINTO, 1988
Klang-Langat	Delta	Malaisie	119	CHONG <i>et al.</i> , 1990
Océanie				
Labu estuary	Estuaire	Papouasie	38	QUINN et KOIJS, 1986
Moreton Bay	Côte à mangrove	Nord-Australie	112	WENG, 1988
Trinity inlet system	Estuaire	Nord-Australie	91	BLABER, 1980
Dampier Bay	Côte à mangrove	Nord-Australie	113	BLABER <i>et al.</i> , 1989
Leanyer Swamp	Côte à mangrove	Nord-Australie	38	DAVIS, 1988
Alligator Creek	Estuaire	Nord-Australie	128	ROBERTSON et DUKE, 1990
Embley estuary	Estuaire	Nord-Australie	197	BLABER <i>et al.</i> , 1989
Botany Bay	Côte à mangrove	Nord-Australie	46	BELL <i>et al.</i> , 1984
Swan river	Estuaire	Ouest-Australie	71	LONERAGAN <i>et al.</i> , 1989
Deama	Côte à mangrove	Nouvelle-Calédonie	75	THOLLLOT, 1989
Europe				
Ria Aveiro	Estuaire	Portugal	55	REBELO, 1992
Ria Formosa	Estuaire	Portugal	67	MONTEIRO, 1989
Étang de Thau	Lagune	France	53	BACH, 1985
Mauguio	Lagune	France	71	BOUCHEREAU, 1994

leur faune ne subisse aucune pression de la part des faunes voisines. Or l'une des caractéristiques fondamentales des MEL est, justement, d'intégrer, au sein des communautés animales qu'ils abritent, des éléments originaires des systèmes voisins. Une autre caractéristique essentielle de ces écosystèmes est de reposer d'une manière prépondérante sur les échanges (de matière, d'énergie et de biomasse) avec les systèmes adjacents. Aussi, et bien que leurs dimensions aient une influence sur leur richesse en espèces, le modèle surface/richeesse spécifique ne s'applique-t-il pas aux MEL.

Importance, nombre, diversité et permanence des interfaces

Les raisons de la plus ou moins grande richesse spécifique d'une lagune ou d'un estuaire doivent davantage être reliées à l'importance, la diversité et surtout la permanence de ses interfaces avec les systèmes adjacents (ALBARET, 1994). Le moment et la durée de la phase d'ouverture sur l'océan jouent également un rôle essentiel dans la diversité et l'abondance des poissons dans un système lagunaire ou estuarien particulier. Les MEL qui communiquent en permanence avec l'océan présentent une richesse spécifique supérieure à celle des systèmes à ouverture temporaire (WHITFIELD et KOK, 1992).

Diversité des habitats disponibles

La variété morpho-édaphique (forme du plan d'eau, profondeur, nature des fonds) et celle des formations végétales des rives, accrue par la diversité des situations hydrologiques et hydroclimatiques, induisent une grande diversité des types d'habitat disponibles pour les communautés de poissons dans les

MEL (BLABER, 1974 ; BRANCH et GRINDLEY, 1979 ; MARAIS 1982 ; WHITFIELD, 1983 ; CYRUS et BLABER, 1987 a, b et c ; ALBARET, 1987 ; DIOUF, 1996).

Potentiel de peuplement (diversité des sources de colonisation)

À cette « capacité d'accueil » élevée correspond, de plus, un potentiel de colonisation très important constitué d'espèces marines côtières, estuariennes et continentales.

Une proportion importante des espèces de poissons composant les peuplements néritiques des côtes africaines est susceptible de pénétrer dans les estuaires ou lagunes voisins pour des durées et à des stades divers.

C'est également par la mer que les espèces estuariennes, euryhalines, dont l'endémicité est généralement faible, peuvent (de proche en proche et à une autre échelle de temps) coloniser ces milieux et s'y établir.

Les formes continentales, en général moins abondantes que les précédentes, proviennent des fleuves et rivières tributaires des MEL.

Les espèces des deux premiers groupes ont une vaste répartition biogéographique, alors que les espèces continentales ont, dans leur majorité, une aire de répartition moins étendue. De ce fait, elles contribuent à donner aux peuplements estuariens leur spécificité régionale, voire locale (espèces endémiques).

Biogéographie

La biogéographie joue également un rôle important dans la détermination des espèces « disponibles » pour le recrutement dans un estuaire particulier (BLABER, 1981).

WHITFIELD (1994 a et b) note que, d'une manière générale, les estuaires tropicaux et subtropicaux ont une richesse spécifique supérieure à celle des systèmes tempérés en raison, principalement, de la plus grande richesse de la faune associée aux habitats les plus proches de l'équateur, qu'ils soient marins ou fluviaux. En Afrique du Sud, WALLACE et VAN DER ELST (1975) ont montré qu'il existe une diminution de la diversité ichtyologique lorsqu'on se déplace des estuaires subtropicaux du Natal (océan Indien) à ceux « tempérés-chauds » de la côte du Cap puis à ceux « tempérés-froids » de la façade atlantique.

Autres facteurs susceptibles d'influencer la richesse spécifique

D'autres facteurs, souvent interdépendants, peuvent être évoqués : la force et la durée des crues (MARAI, 1982), les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et leurs variations spatio-temporelles (BLABER, 1974 ; WHITFIELD *et al.*, 1981 ; CYRUS et BLABER, 1987 a, b et c ; ALBARET, 1987 ; DIOUF, 1996), la richesse trophique et la disponibilité des ressources (MARAI, 1984 ; WHITFIELD, 1988), la présence, l'abondance et l'état de la mangrove (DIOUF, 1996). La composition des peuplements des MEL est également modifiée, parfois considérablement, par les interventions humaines, comme la construction d'ouvrages (aménagement portuaires, digues, barrages...), l'aménagement des communications avec l'océan, les activités halieutiques et aquacoles, la pollution liée à l'urbanisation et à l'industrialisation ainsi qu'aux activités agricoles (BLABER *et al.*, 1984 ; PLUMSTEAD, 1990 ; ALBARET et DIOUF, 1994).

Enfin, il convient de rappeler le rôle essentiel des facteurs historiques (à diverses échelles de temps) dans la constitution des communautés de poissons telles qu'elles nous apparaissent aujourd'hui. Comment, en effet, comprendre l'organisation actuelle des peuplements des estuaires sursalés de la Casamance et du Siné-Saloum (Sénégal) sans l'éclairage de la connaissance de l'évolution passée du climat et du déficit pluviométrique récurrent qui marquent cette région sahélienne ?

À une autre échelle, il peut être utile de rappeler que la durée d'existence des MEL, liée aux grands changements climatiques et aux fluctuations du niveau des océans, est relativement courte comparée à celle des lacs, fleuves, mers et océans. Aussi peut-on, dans une certaine mesure, les considérer comme éphémères (à titre individuel car, quel que soit le niveau de la mer, il y aura toujours — plus ou moins — des lagunes et des estuaires) à l'échelle géologique et des processus évolutifs. Sans doute peut-on voir là une des raisons du faible niveau de spéciation dans les MEL (dont le faible nombre d'espèces par famille est un indice), si on les compare aux autres milieux aquatiques, et, en conséquence, du faible nombre relatif d'espèces véritablement et uniquement estuariennes.

À titre d'exemple, la lagune Ébrié qui est, avec plus de 150 espèces, l'un des MEL présentant la plus forte richesse spécifique, réunit de nombreux facteurs favorisant la diversité des peuplements (ALBARET, 1994). Situé près de l'équateur (5° Nord), il s'agit en effet du plus grand système lagunaire d'Afrique de l'Ouest (566 km²), possédant des interfaces avec des écosystèmes aquatiques diversifiés : rivières forestières, fleuve soudano-sahélien, autres lagunes, mangrove, marais, plateau continental riche de plus de 300 espèces. La communication avec l'océan se fait, essentiellement, par le canal de Vridy, ouverture artificielle permanente (largeur : environ 300 m ; profondeur moyenne : 15 m) permettant le transit de masses d'eau considérables (entrées annuelles de 38 milliards de mètres cubes, sorties annuelles de 50 milliards de mètres cubes) (VARLEY, 1978). L'extrême variété des paysages et la diversité des situations hydroclimatiques complètent la liste des facteurs favorisant l'accueil permanent ou temporaire d'espèces nombreuses, d'origine multiple et présentant une gamme étendue d'adaptations écophysiologiques et de cycles biologiques.

CLASSIFICATION DES ESPÈCES EN CATÉGORIES ÉCOLOGIQUES

Plus sans doute que pour tout autre type de milieu aquatique, les spécialistes se sont heurtés au problème de la définition et de la classification des peuplements estuariens et lagunaires, étape indispensable pour décrire et comparer les peuplements, puis pour aborder certains aspects de leur fonctionnement. Des typologies fondées pour la plupart sur les performances osmorégulatrices des espèces ont été proposées (KIENER, 1978) mais se sont révélées, à l'usage, peu satisfaisantes. Une classification qui, outre le degré d'euryhalinité, prend en compte les caractéristiques du cycle bio-écologique de chaque espèce (répartition et régularité, lieu et conditions de la reproduction, place dans le réseau trophique, abondance et localisation des écophases) permet de mieux appréhender l'origine, la nature et certains aspects fonctionnels des peuplements ichthyologiques. De telles classifications, sous-tendues par le

concept de dépendance estuarienne et adaptées à l'étude de vastes régions, ont récemment été proposées pour les estuaires subtropicaux et tempérés du sud de l'Afrique (WHITFIELD, 1994 a et b) et pour les MEL d'Afrique de l'Ouest (ALBARET, 1994; ALBARET et DIOUF, 1994). La classification de WHITFIELD comporte cinq catégories principales dont trois sont subdivisées pour un total de neuf catégories ou sous-catégories. Celle d'Albaret (fig. 136) comprend huit catégories écologiques, qui, à partir d'un point central, les formes strictement estuariennes, se répartissent inégalement sur les deux axes marin et continental. Quatre de ces groupes (estuariens stricts, estuariens d'origine marine, estuariens d'origine continentale, formes mixtes marines-estuariennes), composés d'espèces largement euryhalines et eurybiotiques, constituent les éléments fondamentaux de l'ichtyocénose de l'ensemble des MEL d'Afrique de l'Ouest. Une trentaine de ces espèces sont la base même des peuplements par leur ubiquité, leur abondance (ou à défaut leur régularité) et le rôle essentiel qu'elles tiennent dans l'écologie et l'économie halieutique de ces systèmes (tabl. L). Les autres groupes rassemblent des espèces indifféremment qualifiées dans la littérature d'espèces « complémentaires », « accessoires », « rares », « occasionnelles ». Ils sont situés aux extrémités des axes marin et continental, leur nombre et leur diversité variant selon le type, la taille et les caractéristiques hydrologiques et hydroclimatiques du milieu considéré.

FIGURE 136

Voir planches couleur
hors texte.

Arius latiscutatus
Citarichthys stampflii
Caranx senegalus
Chloroscombrus chrysurus
Trachinotus teraia
Hemichromis fasciatus
Sarotherodon melanotheron
Tilapia guineensis
Ethmalosa fimbriata
Sardinella maderensis
Cynoglossus senegalensis
Dasyatis margarita
Elops lacerta
Eucinostomus melanopterus

Gerres nigri
Porogobius schlegelii
Pomadasys jubelini
Liza dumerili
Liza falcipinnis
Liza grandisquamis
Mugil curema
Galeoides decadactylus
Ilisha africana
Pseudolithus elongatus
Pseudolithus senegalensis
Scomberomorus tritor
Sphyraena afra
Monodactylus sebae

TABEAU L

Liste des espèces
communes
aux milieux
estuariens et
lagunaires
d'Afrique de l'Ouest
(DIOUF, 1996).

LES DIFFÉRENTS TYPES DE PEUPELEMENTS ESTUARIENS

Dans les MEL d'Afrique de l'Ouest, divers et variés, les différentes catégories écologiques décrites sont plus ou moins bien représentées (fig. 136) et on peut schématiquement décrire l'évolution théorique des peuplements de poissons en fonction des caractéristiques hydroclimatiques (DIOUF, 1996) (fig. 137).

Toutes les catégories écologiques sont représentées dans certains MEL, largement ouverts à la fois sur les domaines marins et continentaux (type E). C'est le cas de la lagune Ébrié, de l'estuaire du fleuve Sénégal avant la mise en service du barrage de Diama, des estuaires de la Gambie et du Niger. Le type M est caractérisé par la diminution de l'influence continentale et la prédominance de l'influence océanique. Cette situation est rencontrée dans le Rio Buba en

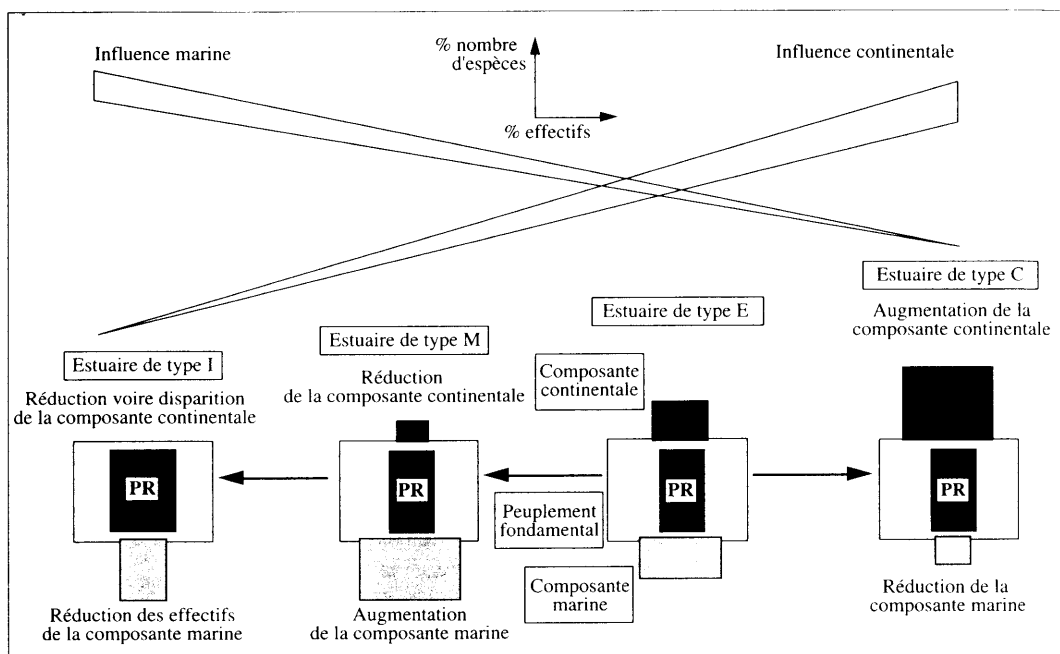


FIGURE 137

Évolution théorique des milieux estuariens et lagunaires de l'Afrique de l'Ouest en fonction de leurs caractéristiques hydroclimatiques (d'après Diour, 1996).
PR : peuplement de résistance.

Guinée-Bissau, par exemple. Dans les estuaires inverses (type I) de la Casamance et du Siné-Saloum (Sénégal), le « centre de gravité » du peuplement s'est déplacé vers le pôle marin avec une quasi-disparition de la composante continentale (une ou deux espèces du groupe des espèces estuariennes d'origine continentale peuvent subsister). Dans le cas de certaines lagunes ou de certains estuaires lagunaires, le « déplacement » a lieu en sens inverse et les catégories de l'axe des affinités marines sont absentes (espèces marines occasionnelles, espèces marines accessoires, espèces marines et estuariennes) ou peu représentées (espèces estuariennes d'origine marine). Le lac Togo en période de fermeture (LAË, 1992 a) ou les lagunes Potou et Aghien en Côte-d'Ivoire (ALBARET, 1994) constituent de bons exemples de ce type de situation (type C).

ORGANISATION DES COMMUNAUTÉS

Le recrutement des poissons dans les MEL a trois origines distinctes : les espèces marines et les espèces continentales qui pénètrent dans le domaine estuarien à un stade plus ou moins avancé de leur développement, et les formes juvéniles des espèces qui s'y reproduisent obligatoirement, régulièrement ou occasionnellement. À partir de ces différentes sources de peuplement, les communautés de poissons s'organisent en fonction des cycles bio-écologiques des différentes espèces (en premier lieu de leurs aptitudes écophysiologiques), de la capacité biotique du milieu (les disponibilités trophiques en particulier) et des relations interspécifiques (compétition spatiale, compétition trophique, prédation...).

À la grande diversité et à l'extrême variabilité des MEL correspondent des degrés d'organisation et de stabilité très inégaux. Certains peuplements sont

caractérisés par une richesse spécifique élevée mais une distribution d'abondance des espèces très déséquilibrée. Ces types de peuplements sont caractérisés par la dominance très marquée d'un très petit nombre d'espèces (parfois une seule, généralement un Clupéiforme pélagique : *Ethmalosa fimbriata* ou *Sardinella maderensis* en Afrique de l'Ouest) et correspondent à des peuplements juvéniles en constant renouvellement et à forte activité biologique (production, cycles vitaux, transfert d'énergie). À l'opposé, d'autres peuplements présentent une richesse spécifique souvent moindre mais une répartition d'abondance plus équilibrée, reflétant une plus grande stabilité environnementale et un degré plus élevé de maturité et de structuration des communautés en place.

FACTEURS DE STRUCTURATION DES COMMUNAUTÉS

La composition spécifique et la structure des peuplements de poissons en un endroit donné résultent de l'action d'une série de filtres écologiques (WOOTTON, 1992). La caractéristique la plus évidente et la plus marquante des MEL est sans nul doute la forte variabilité spatio-temporelle de l'environnement aquatique. Aussi, parmi ces filtres, les facteurs environnementaux sont généralement

✕ considérés comme jouant un rôle crucial dans l'organisation des peuplements de ces milieux considérés comme fortement « physiquement contrôlés ».

Lorsque les relations interspécifiques ont été étudiées, elles l'ont été, le plus souvent, pour leur intérêt intrinsèque et non dans le but de rendre compte de la structure des peuplements. Ainsi, dans certains cas, on a pu aboutir à une surestimation du rôle des paramètres physico-chimiques (la salinité notamment) et à une identification erronée ou incomplète des facteurs structurant l'ichtyocénose. Il importe donc, dans la recherche d'hypothèses explicatives de la structure des peuplements de poissons des MEL, de prendre en compte simultanément le rôle de l'hydrobioclimat et celui des relations interspécifiques.

Rôle structurant des facteurs de l'environnement

La salinité, la température, la turbidité, la concentration en oxygène dissous influencent fortement la composition, la distribution et l'abondance des communautés dans les eaux estuariennes (KENNISH, 1990). DIOUF (1996) précise que, sur une cinquantaine d'études réalisées en milieu estuarien, la turbidité (dans 75 % des cas) est un des facteurs structurants des peuplements le plus fréquemment retenus, suivie de la salinité (58 %) et de la température (40 %). Viennent ensuite la richesse trophique (30 %), la nature des sédiments (24 %), la profondeur (12 %), le courant (11 %) et enfin l'oxygène (10 %). Toutefois, bien qu'une grande variété de facteurs structurants soit généralement prise en compte, un examen approfondi de leurs corrélations montre que les principaux sont la turbidité, la salinité et la température ; les autres n'étant souvent que des co-variables (McLUSKY, 1993).

Importance des relations interspécifiques

Les espèces de poissons sédentaires et migrantes (adultes et juvéniles) vivant dans les MEL peuvent atteindre des densités très élevées, d'où il résulte fréquemment une forte compétition intraspécifique (WOOTTON, 1992). Dans les cas extrêmes, on assiste à un cannibalisme sur les stades les plus jeunes.

Les juvéniles de beaucoup de grandes espèces ayant les mêmes exigences alimentaires que les adultes des espèces de petite taille, les MEL sont le siège d'une forte compétition interspécifique. Toutefois, l'hétérogénéité spatiale et la variabilité temporelle de l'environnement, par le biais de la ségrégation des habitats, peuvent limiter cette compétition interspécifique (WOOTTON, 1992; BLABER et WHITFIELD, 1977).

L'intensité de la prédation est liée en grande partie à la turbidité (CYRUS et BLABER, 1987 b; DEEGAN et THOMPSON, 1985) car la capture des proies se fait essentiellement à vue pour beaucoup d'espèces (NIKOLSKY, 1963; HYATT, 1979; WOOTTON, 1992). La turbidité étant souvent élevée dans les estuaires, la prédation y est, de ce fait, généralement faible. Dans certaines conditions, eaux claires et profondes, elle peut cependant devenir plus importante (BLABER *et al.*, 1985).

Dans les estuaires et les lagunes, il a été montré que les prédateurs sont rarement spécialisés pour une espèce (opportunisme alimentaire). Dès que les populations de proies déclinent, les prédateurs choisissent une autre espèce proche (SYKES et MANOOCH, 1978).

STABILITÉ-INSTABILITÉ

Les peuplements de poissons des MEL sont fréquemment dits hétérogènes et instables. Cette instabilité présumée (qui leur confère parfois une réputation de fragilité) doit être révisée à la lumière des études réalisées tant en Afrique de l'Ouest qu'en Afrique du Sud. Le niveau d'organisation structurale n'est certes jamais très élevé dans les MEL (principalement dans les zones proches de la communication avec l'océan) et les variations saisonnières sont très marquées, tant en ce qui concerne la composition du peuplement que sa structure. Cependant, en lagune Ébrié, on a pu mettre en évidence (ALBARET et ÉCOUTIN, 1990), aussi bien à l'échelle du cycle annuel qu'à près de vingt années d'intervalle, qu'il existe un groupe d'espèces, estuariennes majoritairement mais aussi marines-estuariennes, présentes en permanence et qui constituent, grâce à leurs performances écophysiologiques, une base permanente de peuplement remarquablement stable dans un environnement dont la variabilité à diverses échelles est extrême.

Il est, par ailleurs, intéressant de noter que ces espèces sont sensiblement les mêmes que celles constituant la base des peuplements de l'ensemble des MEL d'Afrique de l'Ouest dont il a été question précédemment. Au-delà de cette stabilité du peuplement de base, on note une évolution qualifiée de « marinisation » du peuplement qui est perçue comme une conséquence du déficit pluviométrique général de la région durant la période étudiée (ALBARET et ÉCOUTIN, 1990). Cette importance accrue de la composante marine au sein des peuplements est d'ailleurs plus perceptible dans la structure de la communauté (rang et fréquence des espèces à affinité océanique dans les distributions d'abondance) que dans leur composition spécifique qui, mis à part l'apport de quelques formes marines « accidentelles », est fondamentalement restée la même. Les variations saisonnières du peuplement, très marquées, sont induites par les modifications de l'environnement, l'abondance et la répartition des apports d'eau douce en premier lieu. Le cycle paraît stable d'une année à l'autre quoique modulé par les modalités de ces apports : importance et précocité de

la saison des pluies locale et de la crue du fleuve Comoé déterminée par les pluies sur la région soudanienne.

WHITFIELD (1994 b) rappelle que, malgré l'instabilité ou plutôt la forte variabilité physique des estuaires d'Afrique du Sud à diverses échelles de temps et d'espace, la composition spécifique des peuplements ichtyologiques de ces milieux est relativement stable et les poissons y présentent des schémas de répartition et d'abondance plus ou moins prévisibles (DAY et *al.*, 1981). MOYLE et CECI (1982) attribuent cette stabilité à quatre conditions principales qui toutes s'appliquent aux estuaires d'Afrique du Sud (WHITFIELD, 1994 b) et aux MEL d'Afrique de l'Ouest :

- la distribution régulière des populations le long des gradients de l'environnement ;
- les migrations saisonnières des poissons dans et hors de l'estuaire ;
- la dominance de seulement quelques espèces au sein des peuplements ;
- la robustesse des réseaux trophiques à l'intérieur des estuaires.

Une cinquième condition qui paraît essentielle peut être ajoutée : la grande tolérance physiologique et écologique des espèces « utilisant » les estuaires (WHITFIELD, 1994 b).

Cet auteur souligne également le fait que les MEL diffèrent de certains autres milieux continentaux en ce qu'ils présentent une faible tendance à évoluer vers des communautés animales et végétales plus matures. Au lac Malawi, par exemple, le peuplement de poissons se caractérise par une proportion croissante de formes spécialisées avec des relations d'interdépendance entre espèces progressivement plus fortes (BRUTON, 1989).

Au contraire, les estuaires d'Afrique du Sud, et plus largement l'ensemble des MEL d'Afrique, se caractérisent par d'amples variations des conditions abiotiques, la constante réorganisation des communautés biologiques et des mécanismes homéostatiques, et le fréquent retour (*resetting*) des successions écologiques à un stade plus précoce (WHITFIELD et BRUTON, 1989).

Sous l'action de la complexité structurale et fonctionnelle des MEL, la stabilité de l'organisation des peuplements, comprise dans le sens de la permanence de leur composition spécifique et de leur structure, est soumise à deux processus (BARAN, 1995) :

- la mobilité des espèces qui affecte le degré d'organisation des biocénoses ;
- la plasticité écophysiologique des espèces sédentaires qui permet de supporter les variations mésologiques et favorise la stabilité.

À court terme, c'est-à-dire à l'échelle saisonnière, la résultante de ces deux processus aux effets antagonistes va dans le sens d'une instabilité.

En revanche, d'une année à l'autre, le caractère cyclique des facteurs climatologiques, hydrologiques et hydrochimiques, qui déterminent soit directement soit indirectement l'organisation des peuplements par le jeu de la compétition interspécifique (GUIRAL, 1992), favorise une certaine stabilité.

À l'échelle d'une ou deux décennies, cette stabilité est aussi notée (LIVINGSTON, 1976 ; WHITFIELD, 1994 a ; ALBARET et ÉCOUTIN, 1990), sauf dans le cas de modifications anthropiques et (ou) naturelles rapides de l'environnement (ALBARET, 1987 ; ALBARET et ÉCOUTIN, 1989 ; ALBARET et DIOUF, 1994).

Éléments de biologie et stratégies adaptatives

Chez les poissons comme chez les autres organismes vivant dans les MEL, des adaptations physiologiques (VERNBERG et VERNBERG, 1976) et comportementales (SMITH *et al.*, 1966; McDOWALL, 1976; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985; DAY *et al.*, 1989) ont été développées afin de faire face au stress lié à l'amplitude et la rapidité des fluctuations des facteurs physico-chimiques (McHUGH, 1985; DEEGAN et THOMPSON, 1985; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985; WHITFIELD, 1994 a).

Les stratégies mises en œuvre peuvent, schématiquement, être réparties en trois grandes catégories: les stratégies reproductives, les stratégies d'occupation de l'espace et les stratégies d'utilisation des ressources (LÉVÊQUE, 1994).

LA REPRODUCTION, LES STRATÉGIES REPRODUCTIVES

Les MEL sont fréquemment considérés uniquement comme des lieux de transit, des « nourriceries » pour les stades juvéniles d'espèces dont les phases adultes et la reproduction se déroulent dans les écosystèmes adjacents, le milieu marin notamment. En effet, seules quelques espèces sédentaires, de petite taille et de peu d'importance écologique et économique, sont capables d'accomplir leur cycle biologique complet dans ces milieux dont la forte variabilité et l'imprévisibilité sont parfois considérées comme des obstacles physiologiques au déroulement de la reproduction. En fait, des études réalisées en Afrique de l'Ouest (ALBARET, 1987; ALBARET, 1994; DIOUF, 1996; BARAN, 1995) montrent que les lagunes et les estuaires sont le siège d'une intense activité de reproduction pour une gamme très large d'espèces (tabl. LI). L'activité reproductrice est, en général, très étalée dans le temps et dans l'espace avec, cependant, des pics d'activité centrés sur la saison sèche ou la saison des pluies selon l'affinité marine ou continentale des espèces. Les exigences environnementales, notamment en matière de salinité, sont généralement faibles. L'euryhalinité de la plupart des espèces estuariennes au moment de la reproduction est remarquable (ALBARET et DIOUF, 1994).

Dans les MEL, les stratégies reproductives visent d'une part à limiter les effets négatifs de l'instabilité de l'environnement et d'autre part à lutter contre la dispersion des œufs, des larves et des embryons hors de l'estuaire. Les ovipares ont développé deux « choix tactiques » (WOOTTON, 1989). Le premier repose sur la maximisation du nombre d'œufs émis et a pour conséquence d'augmenter la probabilité pour qu'au moins une fraction de la population puisse être transportée en un endroit favorable afin d'assurer le recrutement (*Liza* spp., *Ethmalosa fimbriata*). Le second tente de maximiser le taux de survie des œufs, des larves et des alevins en limitant le nombre d'œufs émis et en ayant recours à des soins parentaux parfois très poussés et (ou) en recherchant des zones écologiquement favorables au développement. C'est par exemple le cas des *Arius*, des *Sarotherodon* et des *Tylochromis* qui pratiquent l'incubation buccale, des *Chrysichthys* dont les pontes sont fixées et cachées dans des anfractuosités de rochers ou des morceaux de bois creux, ou encore des *Tilapia guineensis* qui construisent des nids et assurent la surveillance de la ponte et des alevins (McKAYE, 1989; ALBARET et DIOUF, 1994).

TABLEAU LI

Liste des espèces ayant une activité sexuelle dans les milieux estuariens et lagunaires d'Afrique de l'Ouest (ALBARET et DIOUF, 1994).

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

Les vivipares (*Clinus superciliosus* en Afrique du Sud et *Dasyatis margarita* et *D. margaritella* en Afrique de l'Ouest, par exemple) et les ovovivipares (*Syngnathus acus* en Afrique du Sud et *Enneacampus kaupii* en Afrique de l'Ouest, par exemple) ont également une faible fécondité. Les embryons atteignent souvent une grande taille avant l'éclosion ou la mise bas. En raison de leur grande taille, les jeunes sont moins soumis à la prédation et à l'entraînement par les courants (WHITFIELD, 1994 a).

Pour réduire le risque de dispersion des œufs des groupes à forte affinité estuarienne comme les Atherinidae, les Hemiramphidae et les Gobiidae produisent des œufs benthiques adhésifs (BREder et ROSEN, 1966 ; NEIRA *et al.*, 1988 ; POTTER *et al.*, 1990 ; WHITFIELD, 1990). Certaines espèces (vivipares et ovovivipares surtout) réduisent considérablement ou suppriment les premiers stades larvaires critiques et donnent naissance à des larves capables de bien nager. Il apparaît ainsi que la stratégie de reproduction « *precocial* » de certaines espèces estuariennes peut être reliée au fait que ces poissons cherchent à limiter les risques de mortalité associés à une dispersion incontrôlée des œufs et des premiers stades larvaires (WHITFIELD, 1990). D'autres espèces comme *Amniataba caudavittatus*, *Nematalosa vlaminghi* et *Gilchristella aestuaria* (espèces du

sud-ouest de l'Australie et de l'Afrique du Sud) pondent loin de l'embouchure, très en amont dans l'estuaire, diminuant ainsi le risque que les œufs soient transportés en mer (TALBOT, 1982 ; CHUBB et POTTER, 1984 ; POTTER *et al.*, 1990).

Chez la plupart des espèces se reproduisant en estuaire, la période d'activité sexuelle est longue, voire continue. Cet étalement de la saison de reproduction peut être interprété comme une assurance d'un recrutement suffisant quels que soient les aléas (WALLACE, 1975 ; BARAN, 1995).

La plasticité « écoreproductive » de la plupart des espèces estuariennes strictes et des espèces estuariennes d'origine marine ou continentale fait que les modalités de reproduction et d'allocation de l'énergie à l'activité de reproduction sont fortement variables en fonction des modifications de l'environnement (PAULY, 1975) et des interactions biologiques (BARBAULT, 1981 ; LEGENDRE, 1992). C'est le cas en particulier d'*Ethmalosa fimbriata* et de *Sarotherodon melanotheron* qui présentent une taille de première maturité réduite lorsque les conditions de milieu deviennent extrêmes : pollution (ALBARET et CHARLES-DOMINIQUE, 1982), hypersalinité (ALBARET, 1987), vie en milieu confiné (LEGENDRE et ÉCOUTIN, 1996).

STRATÉGIES D'OCCUPATION DE L'ESPACE

L'hétérogénéité des milieux, qui augmente la diversité des niches écologiques, joue un rôle fondamental dans l'organisation des peuplements (BARBAULT, 1992). Elle permet la pérennité des systèmes prédateur-proie en accroissant la probabilité de survie d'une certaine fraction de la population proie qui peut coloniser des habitats inaccessibles aux prédateurs (BARBAULT, 1990).

Ainsi, dans les MEL, les nombreux hauts fonds, bancs de sable et bancs de vase, les petits chenaux de mangrove ainsi que le réseau racinaire des palétuviers (racines-échasses des *Rhizophora* et racines pneumatophores des *Avicennia*) constituent un ensemble d'abris accessibles aux seuls juvéniles.

Par ailleurs, la ségrégation spatiale des espèces, liée à l'hétérogénéité, permet de limiter les phénomènes de compétition interspécifique (BLABER et WHITFIELD, 1977 ; GORMAN, 1987 ; WOOTTON, 1992).

Les espèces qui utilisent les MEL au cours de leur cycle biologique présentent essentiellement deux stratégies d'occupation pour exploiter avantageusement cet environnement riche en nourriture, où la prédation est souvent faible : la migration et la plasticité écophysiologique.

La migration est la solution adoptée par un très grand nombre d'espèces opportunistes d'origine marine et d'espèces à affinité continentale (à un degré moindre) qui exploitent temporairement la richesse trophique des MEL quand les conditions physico-chimiques (GUIRAL, 1992) et biologiques (SYKES et MANOOCH, 1978 ; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982) sont favorables. Les stratégies d'occupation de l'espace de ces espèces migratrices visent dans de nombreux cas à réduire les distances entre les zones de reproduction marines et les zones de nourricerie estuariennes et lagunaires (WHITFIELD, 1990).

La seconde stratégie est le fait d'espèces sédentaires (à l'échelle d'une lagune ou d'un estuaire) qui s'accommodent de la variabilité du milieu grâce à leur forte adaptabilité et à une grande tolérance écophysiologique. Dans les cas de stress

environnementaux très importants, les représentants de cette catégorie sont capables de survivre, de prospérer et dans certains cas de pulluler. L'abondance extrême de *Sarotherodon melanotheron*, seule espèce présente dans la partie amont hyperhaline de la Casamance en période de déficit pluviométrique, est l'un des exemples les plus spectaculaires illustrant cette capacité d'adaptation (ALBARET, 1987).

RÉSEAUX TROPHIQUES ET STRATÉGIE D'UTILISATION DES RESSOURCES

L'alimentation des poissons et les réseaux trophiques ont fait l'objet de nombreuses études tant en Afrique de l'Ouest (LONGHURST, 1957; FAGADE et OLANIYAN, 1973; PAULY, 1975; ALBARET, 1994; BARAN, 1995; DIOUF, 1996) qu'en Afrique australe (WHITFIELD et BLABER, 1978 a et b; WHITFIELD, 1980 a et b).

Les MEL sont des écosystèmes très productifs (CORREL, 1978; HORN et ALLEN, 1985; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982; DAY *et al.*, 1989). Parmi les milieux aquatiques, seuls les récifs coralliens sont habituellement reconnus comme plus productifs (WHITTAKER et LIKENS, 1973; WHITFIELD, 1993). Cette productivité qui se traduit par une grande disponibilité alimentaire pour les poissons trouve son origine dans le nombre et la diversité des sources d'éléments nutritifs (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982): eaux de ruissellement (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985), eaux fluviales (YAÑEZ-ARANCIBIA *et al.*, 1985) et marines (CECCHI, 1993), reminéralisation de la matière organique issue de la végétation rivulaire et immergée (WILLIAM et ÉRIC, 1972; ODUM et HEALD, 1975; TWILLEY *et al.*, 1986; DAY *et al.*, 1989; ALONGI, 1988). Aux avantages que rencontrent les jeunes poissons dans les milieux estuariens se surajoute, en zone tropicale, la forte production des formations de mangrove (ODUM et HEALD, 1975; DOR et LEVY, 1984; RODELLI *et al.*, 1984). Bien que la production arborée ne soit pas directement consommée par les poissons, elle permet la constitution d'un réseau microbien riche et complexe (GUIRAL, 1994). Cette biomasse bactérienne et fongique, qui assure une minéralisation de la litière, ainsi que les productions algale, phyto-benthique et épiphytique sur les racines de palétuvier (RODRIGUEZ et STONER, 1990) qui en dérivent partiellement constituent, *via* les communautés zooplanktoniques, micro-, méio- et macrobenthiques (ALONGI, 1989), des ressources alimentaires particulièrement riches et variées. Les chaînes trophiques dans les MEL se caractérisent donc par la *diversité des producteurs primaires* (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985; FLORES-VERDUGO *et al.*, 1990), diversité qui assure une production abondante toute l'année (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982; WHITFIELD, 1980 b). Le phytoplancton n'est pas le seul producteur primaire et n'est pas non plus forcément le plus important. Les feuilles de palétuvier, les végétaux des marais, les herbiers et le phytobenthos jouent aussi un rôle important.

Dans les MEL tropicaux, ces ressources présentent une variabilité importante dans le temps et dans l'espace (BARETT *et al.*, 1978; DEEGAN et THOMPSON, 1985). Les adaptations développées par les espèces vivant dans ces écosystèmes visent principalement à s'accommoder du caractère imprévisible de la disponibilité d'aliments. Beaucoup d'espèces migratrices, aussi bien d'origine marine que continentale, optimisent l'utilisation de la richesse trophique des estuaires et des lagunes par la synchronisation de leur reproduction et de leur migration avec l'abondance de nourriture (YAÑEZ-ARANCIBIA *et al.*, 1980; DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982).

L'information disponible sur la compétition alimentaire dans les MEL est peu abondante. D'une manière générale, il est estimé que l'absence de spécialisation trophique est un moyen efficace d'éviter la compétition pour des ressources abondantes mais dont la nature et la quantité sont variables. Cependant, en Afrique du Sud, où les détritivores sont très abondants, il a été montré que la compétition pouvait être réduite par différents mécanismes aboutissant à une certaine ségrégation alimentaire (WHITFIELD et BLABER, 1978 b). Celle-ci semble toutefois très réduite chez les nombreuses espèces de Mugilidae (BLABER, 1977), ce que WHITFIELD (1996) interprète comme une indication de la très grande abondance des ressources alimentaires pour les détritivores dans les estuaires.

La stratégie trophique qui a le mieux réussi dans ces milieux est basée sur une faible spécialisation et un grand opportunisme alimentaire. Les omnivores (DEEGAN et THOMPSON, 1985) et les prédateurs mixtes, pouvant inclure dans leur régime des poissons, des crustacés, des mollusques et des insectes, sont de ce fait les espèces les plus nombreuses (jusqu'à 80 % ; ALBARET, 1994). Les crustacés, notamment les crevettes Peneidae et les Mysidacae, constituent une source alimentaire capitale pour les poissons estuariens et plus particulièrement pour les jeunes prédateurs (ALBARET, 1994).

Bien que représentés par un nombre relativement faible d'espèces (15 à 30 % suivant les cas), les filtreurs opportunistes, tel *Ethmalosa fimbriata* susceptible de se nourrir de phytoplancton, de zooplancton voire de microbenthos en fonction des disponibilités du milieu, constituent fréquemment l'essentiel de la biomasse de poissons des MEL d'Afrique de l'Ouest (ALBARET, 1994).

WHITFIELD (1996) remarque l'absence de poissons phytoplanctophages dans les estuaires d'Afrique du Sud où il note, avec d'autres auteurs comme BLABER (1977), l'importance de la voie détritique, également soulignée par ALBARET et DIOUF (1994) pour les MEL d'Afrique de l'Ouest, où selon DIOUF (1996) elle s'ajoute aux chaînes trophiques basées sur la production primaire, habituellement rencontrées dans les milieux aquatiques.

On retiendra encore la rareté des chaînes linéaires et des relations prédateur-proie exclusives ou seulement très déterminées dans ces écosystèmes où les espèces montrent au contraire une faible spécialisation alimentaire, une forte adaptabilité, voire un grand opportunisme trophique.

Rôle fonctionnel des milieux estuariens et lagunaires

EXPORTATION DE MATIÈRE ORGANIQUE ET D'ÉNERGIE

L'influence des MEL sur la production halieutique des zones marines côtières est bien établie (MOORE *et al.*, 1970 ; SUTCLIFFE, 1973 ; YAÑEZ-ARANCIBIA *et al.*, 1980 ; BARAN, 1995). Un des principaux paradigmes de l'écologie des lagunes côtières et des estuaires de ces trois à quatre dernières décennies est que ces milieux produisent en excès de la matière organique et des nutriments, dont une bonne partie est exportée en mer. Cela constitue l'« *outwelling hypothesis* » (DARNELL, 1967 ; DAY *et al.*, 1973 ; ODUM *et al.*, 1974).

Certaines études remettent en question cette hypothèse et suggèrent au contraire qu'il puisse y avoir importation de carbone organique dans certains MEL (HAINS et DUNSTAN, 1976 ; WOODWELL *et al.*, 1977). En fait, la direction du flux net des échanges entre environnement estuarien et zone côtière marine pourrait dépendre des conditions locales (DAY et YAÑEZ-ARANCIBIA, 1982, 1985).

Les poissons des MEL jouent un rôle important en ce qui concerne le flux d'énergie et de nutriments. Ils peuvent, en tant que consommateurs secondaires, constituer des réserves d'énergie et de nutriments, limitant ainsi l'exportation des éléments nutritifs. Par ailleurs, par leurs migrations, ils permettent des échanges d'énergie et de nutriments avec les milieux marins côtiers (YAÑEZ-ARANCIBIA et NUGENT, 1977 ; KITCHELL *et al.*, 1979). L'exportation de juvéniles après grossissement dans les environnements estuariens et lagunaires correspond à une perte d'énergie pour ces milieux et un gain pour les écosystèmes qui les reçoivent (THOLLOT, 1992). Cette perte d'énergie peut être considérable. En effet, les juvéniles qui migrent en mer peuvent avoir multiplié leur poids individuel par 2 000 pendant leur séjour dans les estuaires et les lagunes (WAGNER, 1973 ; HINCHEE, 1977). À cette bonne croissance, il faut ajouter un taux de survie élevé de ces juvéniles en milieu estuarien et lagunaire, inhérent à l'abondance de la nourriture et à la relative faiblesse de la prédation (DAY *et al.*, 1989).

NOURRICERIE

L'importance des estuaires, en tant que nourricerie pour les formes juvéniles de nombreuses espèces de poissons, a été mise en évidence sous diverses latitudes (JOHANNES, 1978 ; BECKLEY, 1984 ; ROSS et ÉPPERLY, 1985 ; DAY *et al.*, 1989). Dans de nombreux cas, les géniteurs pondent en zone côtière (YAÑEZ-ARANCIBIA, 1985 ; WHITFIELD, 1990), puis les larves arrivent dans l'estuaire par transport passif au sein du plancton ou par nage active. Les interprétations avancées pour expliquer l'avantage adaptatif de cette migration se réfèrent généralement à la turbidité des eaux (suspension de matière particulaire minérale et organique de nature planctonique et détritique) et aux fortes disponibilités trophiques observées dans les MEL. Les post-larves et les juvéniles de poissons trouvent ainsi dans l'estuaire des conditions trophiques favorables, diversifiées et adaptées à leur capacité de filtration et de capture (MAY, 1974 ; MILLER et DUNN, 1980 ; MANN, 1982 ; LEGETT, 1986). Le comportement agrégatif des alevins dont les capacités de nage et de fuite sont limitées, conjugué à la fréquente turbidité des eaux des MEL qui réduit la distance de perception du prédateur, augmente les probabilités d'échappement des proies et donc le taux de survie global de la population.

Un tel mécanisme a pu être vérifié expérimentalement par divers auteurs (VINIYARD et O'BRIEN, 1976 ; CYRUS et BLABER, 1987 a, b et c ; GREGORY, 1993). En outre, l'abondance des hauts fonds dans les MEL restreint l'accès des grands prédateurs ichtyophages et contribue ainsi à une plus faible pression de prédation sur les juvéniles et les espèces de petite taille (BLABER, 1980 ; BLABER et BLABER, 1980 ; KNEIB, 1987). Enfin, comparativement au milieu marin, la diversité et la complexité structurale des habitats au sein des MEL favorisent la concentration et la rétention des formes juvéniles (FRASER et CERRI, 1982 ; CROWDER et COOPER, 1982 ; NELSON et BONSDORFF, 1990).

Ces conditions favorables à l'alimentation et à la survie des formes juvéniles, combinées aux températures relativement élevées souvent rencontrées dans les MEL, favorisent une croissance rapide (POTTER *et al.*, 1990 ; LENANTON et HODGKIN, 1985). Cependant, afin de tirer bénéfice de ces avantages, ces dernières doivent avoir acquis certaines adaptations écophysiologiques leur permettant de prospérer dans un environnement variable et souvent imprévisible. Ainsi, les dépenses métaboliques liées aux régulations thermique et ionique chez ces espèces tolérantes et opportunistes au stade juvénile resteraient deux à trois fois inférieures à l'énergie qu'elles consommeraient pour sortir des estuaires par nage active (MILLER *et al.*, 1985).

Le rôle des MEL en tant que milieu favorable à l'accueil, à la survie et à la croissance des juvéniles de nombreuses espèces de poissons côtiers fait l'objet d'un large consensus, mais de nombreuses questions restent posées quant à l'aspect quantitatif des relations qu'entretiennent ces espèces avec les MEL et quant à l'existence d'habitats et de nurseries alternatifs en milieu côtier (BARAN *et al.*, sous presse).

De nombreuses espèces d'origine continentale passent également tout ou partie de leur vie en milieu estuarien. Certaines comme *Schilbe mandibularis* (avec une large répartition lagunaire), *Parailia pellucida* et *Schilbe intermedius* (cantonnées aux secteurs dessalés) peuvent y être observées en abondance (ALBARET, 1994). Les relations entre « populations » fluviales et lagunaires demeurent mal connues et le rôle de nurserie de la zone estuarienne reste en ce qui les concerne tout à fait hypothétique.

Conclusion

Contrairement à certaines idées reçues, la composition et la structure générale des peuplements estuariens présentent un degré de stabilité et de robustesse élevé à certaines échelles de temps (ordre de grandeur égal ou supérieur à 10 ans). Cette stabilité doit être reliée à l'adaptabilité des espèces composant ces peuplements, à la diversité et à l'efficacité des stratégies vitales mises en œuvre ainsi qu'à l'existence au sein des peuplements de processus de compensation spécifique (remplacement au cours du temps de certaines espèces par d'autres qui occupent une place et une fonction similaires sans que soit altérée la structure générale de la communauté). La disponibilité permanente de ressources trophiques variées et la robustesse des réseaux trophiques (MOYLE et CECI, 1982) constituent également un facteur de stabilité des communautés de poissons.

Cette stabilité à long terme et cette robustesse présentent pourtant des limites qui ont été mises en évidence par le suivi des modifications survenues dans certains milieux saumâtres : hypersalinisation de la Casamance (ALBARET, 1987), isolement, par rapport à la mer, des lagunes togolaises (LAË, 1992 a) ou au contraire accroissement des échanges par ouverture d'une nouvelle communication en lagune Ébrié (ALBARET et ÉCOUTIN, 1989), construction d'un barrage dans la partie amont de l'estuaire du fleuve Sénégal, etc. Ces études montrent que les peuplements connaissent alors des modifications importantes de leur richesse spécifique, de leur structure et des mécanismes qui régissent leur

fonctionnement. BARAN (1995) souligne que la tolérance et l'adaptabilité sont inscrites dans le patrimoine génétique des espèces estuariennes (SCHACHTER, 1969 ; BATTAGLIA et FAVA, 1982), mais uniquement dans la limite des variations de milieu « naturelles » rencontrées au cours de l'évolution de l'espèce. L'observation montre qu'elles ne permettent pas aux espèces de s'adapter à des perturbations d'origine anthropique lorsque celles-ci sont d'amplitude, de durée ou de nature inhabituelles (LIVINGSTON, 1984 ; VIDY, *comm. pers.*).

Par leur situation à l'interface du continent et de l'océan, les milieux estuariens et lagunaires figurent parmi les milieux les plus affectés par l'action anthropique et par les changements globaux. Ce sont des foyers d'occupation humaine depuis des temps très reculés. De nos jours, avec l'augmentation de la population, ces milieux sont l'objet de multiples sollicitations, souvent contradictoires, voire incompatibles : pêche, aquaculture, transport, protection de la faune et de la flore, urbanisation, tourisme, exploitations diverses (bois de mangrove, sable, par exemple), aménagements hydro-agricoles, etc.

Si les activités humaines sont le plus souvent à l'origine de la détérioration des milieux estuariens et lagunaires, des évolutions ou des événements naturels peuvent également être la cause d'une érosion plus ou moins importante de la diversité biologique. En fait, bien souvent, les situations les plus délicates résultent de la combinaison des deux types de facteurs et de leur aggravation mutuelle. Ainsi, en Afrique de l'Ouest, le déficit pluviométrique chronique que connaît la zone sahélienne se conjugue aux multiples interventions humaines pour modifier profondément les biocénoses des systèmes estuariens, sans qu'il soit possible, dans l'état actuel de nos connaissances du moins, de préciser la part de « responsabilité » exacte des facteurs incriminés.