

n° 157
3 microfiches

Yves
FERMON

Thèses et documents microfichés

Les *Haplochromis* spp. (Teleoster, Cichlidae)
des zones rocheuses du Mwanza Gulf,
lac Victoria, Tanzanie :

Structure des communautés et écomorphologie.

Fonds Documentaire ORSTOM



010012512

ORSTOM
éditions

Thèse

présentée pour l'obtention du Diplôme de Doctorat
du Muséum National d'Histoire naturelle

Spécialité Ichtyologie générale et appliquée

par
Yves FERMON

**Les *Haplochromis* spp. (Teleostei, Cichlidae) des zones
rocheuses du Mwanza Gulf, lac Victoria, Tanzanie :
Structure des communautés et écomorphologie**



Soutenance le 19 janvier 1996

Jury :

M. R. BILLARD
M. D. PAUGY
M. M. KREUTZER
M. F. MEUNIER
M. B. HUGUENY
M. C. CIBERT

n° 157

3 microfiches



Thèses et documents microfichés



Orstom, l'Institut français de recherche scientifique
pour le développement en coopération

La loi du 1^{er} juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

© ORSTOM éditions 1996, Paris

ISSN : 0767-922X

ISBN : 2-7099-1342-9

**Les *Haplochromis* spp. (Teleostei, Cichlidae) des zones rocheuses du
Mwanza Gulf, lac Victoria, Tanzanie :
structure des communautés et écomorphologie**

Mots clé

Haplochromis, Cichlidae, lac Victoria, Mwanza Gulf, zones rocheuses, structure des communautés, écomorphologie, plasticité phénotypique, spéciation.

Résumé

L'ichtyofaune du lac Victoria est principalement composée d'espèces endémiques de Téléostéens appartenant à la famille des Cichlidés. La diversité des formes, observée chez ces poissons, en fait un des exemples les plus remarquables de radiation adaptative chez les vertébrés. Néanmoins, en raison du jeune âge (25 000 ans) de cet " essaim d'espèces ", il est très difficile de séparer les espèces entre elles. En effet, la plasticité phénotypique de ces Cichlidés fait que les variations intraspécifiques peuvent être plus importantes que les variations interspécifiques.

Dans le cadre d'un programme sur les Cichlidés pétricoles du Mwanza Gulf, en Tanzanie, nous avons étudié les structures des communautés de poissons des zones rocheuses selon différentes échelles spatiales afin d'apporter des éléments préliminaires à leur connaissance.

Le présent travail se compose de deux parties :

- A l'échelle du Mwanza Gulf, nous avons étudié les variations de la richesse spécifique. Nous avons pu mettre en évidence un effet " région ". Les zones rocheuses se situant dans des régions du golfe où elles sont nombreuses et peu distantes les unes des autres montrent une richesse spécifique plus élevée que celles situées dans une région où leur densité est plus faible.

Si les biais liés à l'échantillonnage ne nous ont pas permis de mettre en évidence les relations entre les variables géomorphologiques et anthropiques (pêche et introduction de la perche du Nil) et la richesse spécifique, nous avons étudié les relations entre les caractéristiques des individus pêchés et le type de substrat rocheux. La répartition des individus selon le substrat est liée à la taille et à l'espèce.

- A l'échelle d'une station rocheuse, nous avons étudié les variations morphologiques d'une espèce, *Haplochromis nyererei* Witte & Witte-Maas, 1985.

Les variables morphologiques ont été séparées en trois groupes : a) les distances entre deux points remarquables (morphométrie) pour caractériser la forme générale des poissons ; b) la forme de la tête en utilisant l'analyse d'image vidéo ; c) les caractéristiques liées à l'alimentation (longueur intestinale, contenus stomacaux, longueur et largeur de la mâchoire inférieure).

Des analyses multivariées ont été utilisées pour caractériser les variations morphologiques.

Les poissons ont pu être séparés en quatre groupes plus ou moins distincts :

(1) des mâles de grandes tailles avec une bosse frontale proéminente, un corps trapu et des structures anatomiques liées à une alimentation strictement insectivore ;

(2) des mâles sans bosse frontale, plus ou moins trapus avec des structures anatomiques liées à un régime omnivore à tendance insectivore ;

(3) des mâles et quelques femelles avec une légère bosse sur la tête, un corps allongé et des structures anatomiques liées à un régime alimentaire alguivore ;

(4) des femelles et quelques petits mâles sans bosse sur la tête, un corps très allongé et un régime alimentaire omnivore à tendance herbivore.

Pour expliquer en partie ces différences intraspécifiques, nous avons émis plusieurs hypothèses liées au comportement. La différence morphologique entre les individus peut être le résultat de la mise en place de la dominance et de territoires chez les mâles. D'autres caractères morphologiques et biologiques, comme le facteur de condition K et le nombre d'ocelles présents sur la nageoire anale qui peuvent être liés au succès reproducteur, ont confirmé les résultats obtenus précédemment.

Suite à cette analyse, nous avons étudié la morphologie des ocelles afin d'apporter des éléments sur leur rôle possible dans les processus de reconnaissance entre individus. Nous avons ainsi pu montrer que les ocelles, par leur forme, pouvaient être reconnus par les femelles comme étant des oeufs. S'il existe une grande variabilité dans la taille et la disposition de chaque ocelle sur la nageoire anale, on constate que la configuration générale des ocelles reste constante quelle que soit la taille de l'individu.

Ce travail de thèse a donc permis de mettre en évidence la complexité de la structure des communautés des Cichlidés pétricoles du Mwanza Gulf. L'étude écomorphologique à l'échelle d'une population a démontré la plasticité écologique et phénotypique au sein d'une même espèce. Cette plasticité est probablement à la base de " l'essaim d'espèces " de Cichlidés observé dans le lac Victoria.

The *Haplochromis* spp. (Teleostei, Cichlidae) of the rocky shores of the Mwanza Gulf, lake Victoria, Tanzania : community structure and ecomorphology

Key words

Haplochromis, Cichlidae, lake Victoria, Mwanza Gulf, rocky shores, communities structure, ecomorphology, phenotypic plasticity, speciation.

Abstract

The fish fauna of lake Victoria is mainly composed of endemic cichlid fishes. The high level of morphological diversity shown by this family of fishes is one of the most remarkable examples of adaptive radiation among vertebrates. But, because of the youth of this "species flocks" (25 000 years old), it is unlikely difficult to separate species one from the others. Phenotypic plasticity made that intraspecific variations are usually stronger than interspecific variations.

We tried to bring some information about fish community in a first preliminary survey of the rocky shores of lake Victoria by using several spatial scales.

This work is composed of two parts :

- In the overall Mwanza Gulf, we have studied species richness. We have found that there is a regional effect. Region where rocky shores are closed together shows a higher number of species than region where stations are well isolated. We could not make any studies on the relationships of the species with anthropogenic and geomorphologic characters because of sampling bias. But we have studied the relationship between individual fish and the kind of rocky substrate. Some differences arise in function of the species and the size of the fish.

- The intraspecific morphologic variation among a population of *Haplochromis nyererei* (Pisces: Cichlidae) from Lake Victoria was investigated. The morphologic variables were separated in three major groups: a) morphometrics for the general body shape of the fishes, b) the outline of the head using video analysis and c) trophic group features (intestinal length, stomach contents, teeth and jaw shape, lower jaw length and width).

Multivariate analyses were used to characterised morphological variations.

The fishes were separated in four groups more or less distincts:

(1) large males with a prominent bump on the head, a thickset body and anatomical structures related to a strict insectivorous diet,

(2) large males lacking a bump on the head but more or less thickset and showing anatomical structures related to omnivorous feeding habits, though favouring an insectivorous diet,

(3) males and a few females with a slight bump on the head, a slender body shape and showing anatomical structures related primarily to an herbivorous tendency,

(4) females and a few small males without a bump on the head, a slender body and showing anatomical structures related to an omnivore with herbivore tendencies.

Several hypotheses related to behaviour are put forward to explain partly the intraspecific variation observed. The differences between individuals could arise as a result of the setting of dominance and territory in males.

Others morphological and biological characters, such as K factor and the number of egg spots on the anal fin, have confirmed results obtained with the first approach of *H. nyererei*.

After this analysis, we have studied the morphology of the egg spots to bring some knowledge about their possible importance in behaviour. We have shown that the spots might be recognised as eggs by a female if we consider only the form. If a great individual variability is observed, the general configuration of the spots is constant for all sizes of fish.

This thesis has showed the complexity of the community structure of the rocky shores Cichlid fishes. The ecomorphological study on a population has defined the ecological and phenotypical plasticity among one species. This plasticity is probably at the basis of the "species flocks" of the lake Victoria.

Ce travail s'est accompli en deux étapes principales.

La première m'a amené sur le lac Victoria en Afrique en collaboration avec le HEST (Haplochromis Ecology Survey Team) de l'Université de Leiden et le TAFIRI (Tanzanian Fisheries Research Institute). Je remercie tout particulièrement M. Le Professeur Bwathondi, Directeur du TAFIRI, M. Katunzi, Directeur du Centre de Nyegezi, Mama M̄kumbo et tous mes autres amis du centre, MM. Kashindie, Budeba, Temu... A cela, je veux également ajouter toute ma gratitude à M. Mapunda, Directeur de la Fisheries School Institute de Nyegezi, ainsi que tout son staff technique, sans oublier la famille Mbilynie pour toute l'aide précieuse qu'ils ont pu m'apporter et leur accueil chaleureux. Je n'oublie pas non plus M. W. Temu, Moja, Ruben, Ismail et Mohammed avec lesquels les sorties sur le lac sont devenues des poèmes épiques. Il convient également de remercier Frans Witte, K. Barel, O. Seehausen, N. Bouton et son père ainsi que tous les autres membres du HEST pour leur aide et leur accueil. Je remercie les membres de l'Académie française de m'avoir attribué une bourse Jean Walter - Zellidja qui m'a permis de subvenir en parti au besoin de mon travail de terrain.

La deuxième étape m'a ramené sur le territoire français au sein du laboratoire d'Ichtyologie Générale et Appliquée du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Toute ma gratitude va à M. le Professeur Billard qui a bien voulu m'accepter au sein du laboratoire d'Ichtyologie. Je tiens à remercier tout particulièrement Didier Paugy de l'ORSTOM, déjà pour avoir accepté de faire partie du jury de thèse mais surtout pour son accueil et son aide au sein de l'Antenne ORSTOM du laboratoire d'Ichtyologie Appliquée et Générale du Muséum. Comment ne pas oublier Remy Bigorne, Bernard Hugueny, que je remercie grandement de participer au jury de thèse, qui ont du subir tous les tracassés d'un néophyte un peu désordonné, et puis Jeannot Troubat, J.F. Guégan, Jacques Quensière, bref tous les Orstomiens de passage à Paris. Du Muséum, je remercie vivement François Meunier qui a bien voulu se charger de la lourde tâche d'être mon Directeur de Thèse, à la suite de J.-X. Gautier, du laboratoire d'Ethologie de Rennes I que je remercie également, ainsi que tous mes collègues bretons. Je n'oublie pas Nicolas Bailly et Thierry Oberdorff pour leurs judicieux conseils ainsi que tous les autres membres du laboratoire d'Ichtyologie.

Merci également à Michel Kjeutzer pour avoir accepté d'être membre du jury ainsi qu'à tous les membres du laboratoire d'Ethologie et de Psychologie animale de Paris X. Je remercie également Christian Cibert pour son aide et ses conseils précieux et avec qui j'ai beaucoup apprécié les heures de travail que nous avons passées ensemble. Je le remercie d'autant plus de son acceptation d'être membre du jury de cette thèse.

Mais toute mon affection va à ceux qui ont partagé mes déboires ichtyologiques, mes amis, Elaine, Colin, Christèle, Carlos, les bretons, Phil, Jean-Marc, Alain & co... Merci également à mon beau-frère D. Devel et à la société EPIS pour leur prêt inconditionnel de matériel informatique et leur soutien permanent. Enfin, comment ne pas oublier mes parents, sans qui ce travail n'aurait jamais vu le jour, et toute ma famille pour leur soutien autant matériel que moral. Mais c'est en particulier à celui que je n'ai pas connu que vont toutes mes pensées...

SOMMAIRE

Introduction	1
Partie I - Peuplements des zones rocheuses	7
1. Présentation générale	10
1.1. Localisation de la zone d'étude.....	10
1.2. L'ichtyofaune.....	14
1.2.1. Généralités	14
1.2.2. Situation entre 1990 et 1992	16
1.2.3. Les poissons des zones rocheuses.....	19
1.2.3.1. Espèces n'appartenant pas au groupe des Cichlidés haplochrominiens	19
1.2.3.2. Espèces de Cichlidés haplochrominiens	20
1.2.3.2.1. Généralités.....	20
1.2.3.2.2. Caractéristiques des différentes espèces	24
2. Matériels et méthodes.....	28
2.1. Choix des zones de pêche.....	28
2.2. Variables de l'étude	29
2.2.1. Variables géomorphologiques	29
2.2.2. Variables de l'environnement	29
2.2.3. Variables liées aux perturbations anthropiques.....	29
2.2.4. Variables de peuplement	29
2.2.5. Variables des caractéristiques biologiques des individus.....	30
2.3. Pêches expérimentales.....	31
2.3.1. Méthodes de pêche	31
2.3.1.1. La pêche à la ligne	31
2.3.1.2. La pêche aux filets maillants	31
2.3.2. Collecte des données	32
2.3.3. Traitement informatique des données	33
2.4. Résultats des pêches.....	35
2.4.1. Composition des pêches selon l'engin de capture	36
2.4.1.1. Toutes espèces confondues	36

2.4.1.2. <i>Haplochromis</i> spp.....	37
2.4.2. Caractéristiques de la pêche aux filets maillants	38
2.4.2.1. Sélectivité des filets maillants.....	38
2.4.2.2. Toutes espèces confondues	38
2.4.2.3. <i>Haplochromis</i> spp.....	40
2.4.3. Caractéristiques de la pêche à la ligne	42
2.4.4. Comparaison de la taille des individus capturés par les deux méthodes de pêche.....	42
2.4.4.1. Toutes espèces confondues	42
2.4.4.2. <i>Haplochromis</i> spp.....	44
2.4.4.2.1. Par espèce.....	44
2.4.4.2.2. Par espèce et par sexe	46
2.4.5. Pondération des données	50
2.4.5.1. Pêche aux filets maillants	50
2.4.5.2. Pêche à la ligne.....	53
3. Richesse spécifique des zones rocheuses.....	54
3.1. Méthode	57
3.1.1. Choix des variables	57
3.1.1.1. Variables géomorphologiques.....	57
3.1.1.2. Variables de l'environnement.....	58
3.1.1.3. Variables liées aux perturbations anthropiques	58
3.1.1.4. Variable liée à l'engin de pêche	58
3.1.1.5. Variables de peuplement	59
3.1.2. Méthodes statistiques.....	61
3.2. Résultats	62
3.2.1. Interrelations entre richesse spécifique et abondance.....	62
3.2.2. Regroupement des captures effectuées par les deux engins de pêche	63
3.2.3. Corrélations entre les variables explicatives	64
3.2.4. Relations entre les variables explicatives et la richesse spécifique	65
3.3. Discussion et conclusion.....	66
4. Répartition des espèces des zones rocheuses.....	68
4.1. Méthode	68
4.2. Résultats	68
5. Relation entre les poissons et l'habitat.....	73

5.1. Méthode.....	74
5.2. Résultats.....	75
5.3. Discussion.....	77
6. Synthèse des résultats et conclusion	79
Partie II - Approche écomorphologique	81
1. Le milieu	85
1.1. Choix du site	85
1.2. Composition des pêches réalisées à Nyamatala Island	85
2. Relations entre régime alimentaire et morphologie.....	86
2.1. Matériels et méthodes.....	87
2.1.1. Régimes alimentaires	87
2.1.2. Caractères morphologiques	89
2.2. Résultats	90
2.2.1. Régime alimentaire.....	90
2.2.2. Relation entre la longueur intestinale et la longueur standard	93
2.2.3. Relation entre le régime alimentaire et le R_{IS}	95
3. Ecomorphologie d'une population de <i>Haplochromis nyererei</i>.....	96
3.1. Morphométrie.....	97
3.1.1. Méthodes.....	97
3.1.1.1. Acquisition des données	97
3.1.1.2. Choix des variables morphométriques.....	106
3.1.1.3. Méthodes statistiques	107
3.1.2. Résultats.....	108
3.1.2.1. Méthode centroïde	108
3.1.2.2. Méthode traditionnelle	111
3.1.2.3. Méthode en réseau	111
3.1.2.4. Synthèse concernant les variations morphométriques	114
3.2. Forme dorsale de la tête	115
3.2.1. Méthode.....	115
3.2.1.1. Acquisition des données	115

3.2.1.2. Méthodes statistiques.....	117
3.2.2. Résultats	118
3.3. Groupe trophique	120
3.3.1. Méthodes statistiques.....	120
3.3.2. Résultats	121
3.4. Synthèse des résultats de l'ensemble des analyses morphologiques	124
3.4.1. Méthodes statistiques.....	124
3.4.2. Résultats	124
3.4.3. Discussion	127
3.4.3.1. Les différences entre mâles	127
3.4.3.2. Les différences entre sexes.....	128
4. Relation entre la morphologie et quelques caractères biologiques.	130
4.1. Méthode	130
4.2. Résultats et Discussion.....	131
5. Analyse des ocelles présents sur la nageoire anale des mâles	133
5.1. Généralités sur le rôle des ocelles.....	133
5.2. Méthode	135
5.3. Résultats	137
5.3.1. Comparaison entre la taille des oeufs et celle des ocelles.....	137
5.3.2. Relation entre les ocelles et la taille du poisson.....	138
5.3.2.1. Nombre d'ocelles et longueur standard.....	138
5.3.2.2. Relation entre les caractéristiques des ocelles et la longueur standard ...	139
5.3.2.3. Nombre d'ocelles identiques à des oeufs en fonction du nombre total d'ocelles	141
5.3.2.4. Position des ocelles sur la nageoire anale	142
5.4. Discussion et conclusion.....	146
Conclusion générale.....	149
1. Connaissance des zones rocheuses	151
2. Mise en place méthodologique : limites.....	153
3. Perspectives sur le lac Victoria.....	154

Bibliographie.....	155
---------------------------	------------

Annexe 1A - le lac Victoria.....	177
---	------------

1. Histoire et formation du lac Victoria.....	179
--	------------

2. Climat.....	183
-----------------------	------------

2.1. Bilan hydrique	183
---------------------------	-----

2.2. Température de l'air.....	183
--------------------------------	-----

2.3. Pluviométrie	184
-------------------------	-----

2.4. Rayonnement solaire.....	186
-------------------------------	-----

2.5. Humidité relative	186
------------------------------	-----

2.6. Régime des vents.....	186
----------------------------	-----

2.7. Niveau du lac.....	186
-------------------------	-----

3. Milieu physico-chimique.....	189
--	------------

3.1. Matériels et méthodes.....	189
---------------------------------	-----

3.2. Transparence.....	189
------------------------	-----

3.3. Température de l'eau.....	192
--------------------------------	-----

3.4. Oxygène.....	193
-------------------	-----

3.5. Conductivité	193
-------------------------	-----

3.6. pH	193
---------------	-----

3.7. Cations et Anions.....	193
-----------------------------	-----

4. Milieu biotique	195
---------------------------------	------------

4.1. Flore.....	195
-----------------	-----

4.1.1. Phytoplancton	195
----------------------------	-----

4.1.1.1. Composition de la flore et production primaire	195
---	-----

4.1.1.2. Variations saisonnières du phytoplancton.....	197
--	-----

4.1.2. Phytobenthos.....	197
--------------------------	-----

4.1.3. Macrophytes.....	198
-------------------------	-----

4.2. Faune.....	200
-----------------	-----

4.2.1. Invertébrés	200
4.2.1.1. Zooplancton.....	200
4.2.1.2. Annélides.....	200
4.2.1.3. Insectes	200
4.2.1.4. Crustacés supérieurs	201
4.2.1.5. Mollusques	201
4.2.1.5.1. Lamellibranches.....	201
4.2.1.5.2. Gastéropodes	201
4.2.1.6. Autres invertébrés	202
4.2.2. Vertébrés.....	202
4.2.2.1. Poissons.....	202
4.2.2.2. Autres vertébrés	202
5. Milieu anthropique : les pêcheries du lac Victoria	203
Annexe 1B - les Cichlidés	205
<hr/>	
1. Importance faunistique	207
1.1. Distribution géographique	207
2. Systématique des Cichlidés haplochrominiens	209
2.1. Position systématique et relation phylogénétique.....	209
2.2. Morphologie	210
2.3. Génétique	213
2.4. Le concept d'espèce chez les Cichlidés et les problèmes liés à leur détermination taxinomique.....	213
3. Biologie générale et écologie	215
3.1. Régime alimentaire	215
3.1.1. Groupes trophiques.....	215
3.1.2. Variations du régime alimentaire.....	216
3.1.2.1. Variations saisonnières	216
3.1.2.2. Variations nycthémérales	216
3.2. Reproduction.....	218
3.2.1. Comportement reproducteur	218
3.2.2. Saisonnalité de la reproduction.....	218

3.2.3. Sites de reproduction.....	219
3.2.4. Fécondité, tailles des oeufs et des alevins, maturité sexuelle.....	219
3.3. Éthologie	221
3.4. Distribution	221
3.5. Croissance, mortalité, production	222
4. Intérêt économique	223
4.1. Pêche et pêcheries	223
4.2. Autres intérêts.....	223
5. Évolution des Cichlidés	225
5.1. Radiation adaptative	225
5.2. Les processus évolutifs.....	226
5.2.1. Influences externes.....	226
5.2.2. Influences comportementales.....	227
5.2.2.1. Reconnaissance spécifique et sélection sexuelle	227
5.2.2.2. Comportement et apprentissage.....	228
5.3. Évolution et phylogénie.....	228
Annexe 1C - Liste des espèces nominales des Cichlidés haplochrominiens du lac victoria	229
Annexe 2 - Source du logiciel pour l'appareil d'acquisition de données morphométriques	237
Annexe 3 - Tableaux des données concernant les pêches effectuées à Nyamatala Island	263

Liste des illustrations et des tableaux

Partie I - Peuplements des zones rocheuses

Figures et cartes

Carte 1.1 - Le lac Victoria et son bassin versant.....	11
Carte 1.2 - Le Mwanza Gulf	12
Carte 1.3 - Détail de la partie nord du Mwanza Gulf.....	13
Figure 1.1 - Nombre total d' <i>Haplochromis</i> spp. entre 1979 et 1982 et entre 1987 et 1990 à différentes profondeurs dans le Mwanza Gulf (d'après Witte <i>et al.</i> , 1992).	16
Figure 1.2 - Schéma simplifié des relations trophiques dans les zones sublittorales (6 à 20 m de profondeur) dans le Mwanza Gulf dans les années 70 (A) et en 1989 (B) (d'après Ligetvoet & Witte, 1991).....	18
Figure 1.3 - Quelques représentants des complexes spécifiques observés dans les zones rocheuses du Mwanza Gulf (photos O. Seehausen et Y. Fermon).	23
Figure 2.1 - Composition des captures totales de <i>Haplochromis</i> spp. selon l'engin de pêche.....	37
Figure 2.2 - Gamme de taille échantillonnée par espèce et par maille de filet, toutes espèces confondues.....	39
Figure 2.3 - Gamme de taille échantillonnée par espèce et par maille de filet pour les <i>Haplochromis</i> spp.	40
Figure 2.4 - Gamme de taille échantillonnée par espèce et par engin de pêche, toutes espèces confondues.....	43
Figure 2.5 - Gamme de taille échantillonnée par espèce et par engin de pêche, pour les <i>Haplochromis</i> spp.	45
Figure 2.6 - Histogramme des fréquences relatives de taille par espèce et par engin de capture pour les <i>Haplochromis</i> spp.	47
Figure 3.1 - Relation entre richesse spécifique et abondance après transformation logarithmique.	62
Figure 4.1 - Superposition des valeurs normalisées pour les 4 espèces d' <i>Haplochromis</i> les plus abondantes pour la pêche à la ligne.	71
Figure 4.2 - Superposition des valeurs normalisées pour les 4 espèces d' <i>Haplochromis</i> les plus abondantes pour la pêche au filet.	72
Figure 5.1 - Pourcentage d'individus par catégorie biologique en fonction du type de substrat.	76

Tableaux

Tableau 1.1 - Résumé de l'ichtyofaune du lac Victoria avant l'introduction de la Perche du Nil (d'après Greenwood, 1994)	14
Tableau 1.2 - Liste des espèces et sous-espèces de poissons du lac Victoria (d'après Daget <i>et al.</i> , 1986 ; modifié selon Paugy, 1986 ; De Vos & Skelton, 1990), Cichlidés haplochrominiens non compris	15
Tableau 1.3 - Espèces autres que les Cichlidés haplochrominiens observées dans les zones rocheuses.....	19
Tableau 1.4 - Fréquence d'observation des espèces des zones rocheuses entre 1978/79 et 1987/1990 (d'après Sevenster, 1986 ; Witte <i>et al.</i> , 1992). Pour 1990/92, seule la présence et l'absence sont données (<i>obs. pers.</i>).....	22
Tableau 2.1 - Stations échantillonnées dont les captures ont été traitées dans cette étude	30
Tableau 2.2 - Échelle d'estimation des stades de maturité sexuelle en fonction de l'aspect macroscopique des gonades (d'après Plisnier, 1990 et H.E.S.T., <i>com. pers.</i>).....	34
Tableau 2.3 - Échelle d'estimation de la teneur en graisse après l'ouverture de la cavité générale du poisson (H.E.S.T., <i>com. pers.</i>).....	34
Tableau 2.4 - Occurrence des espèces par station selon le type d'engin.	36
Tableau 2.5 - Caractéristiques des tailles des poissons, toutes espèces confondues, selon les mailles de filet.....	39
Tableau 2.6 - Caractéristiques des tailles des <i>Haplochromis</i> spp. selon la maille des filets.....	41
Tableau 2.7 - Caractéristiques des tailles des individus, toutes espèces confondues, selon l'engin de pêche.	43
Tableau 2.8 - Sélectivité des engins de pêche pour les <i>Haplochromis</i> spp..	44

Tableau 2.9 - Tests non paramétriques de comparaison de Kolmogorov - Smirnov réalisés entre les distributions de fréquence des tailles, par espèce, des individus capturés par les deux engins de pêche.....	45
Tableau 2.10 - Caractéristiques des tailles des individus capturés par les engins de pêche par espèce et par sexe pour les <i>Haplochromis</i> spp.....	48
Tableau 2.11 - Tests non paramétriques de comparaison de Kolmogorov - Smirnov réalisés entre les distributions de fréquences des tailles par espèce et par sexe des individus capturés par les deux engins de pêche.....	49
Tableau 2.12 - Effectifs pondérés des captures aux filets maillants.....	51
Tableau 2.13 - Effectifs pondérés des captures à la ligne.....	52
Tableau 3.1 - Espèces dont nous avons tenu compte pour la richesse spécifique.....	59
Tableau 3.2 - Variables considérées pour chacune des stations échantillonnées.....	60
Tableau 3.3 - Régression multiple entre l'abondance et l'engin de pêche, et la richesse spécifique.....	63
Tableau 3.4 - Matrice de corrélation des variables explicatives.....	64
Tableau 3.5 - Régression multiple entre les variables explicatives et l'abondance et la richesse spécifique pour toutes les stations.....	65
Tableau 4.1 - Occurrence des <i>Haplochromis</i> spp. dont l'habitat est restreint aux zones rocheuses.....	70

Partie II - Approche écomorphologique

Figures

Figure 2.1 - Régression linéaire entre les logarithmes de la longueur intestinale et de la longueur standard.....	95
Figure 3.1 - Principe de l'appareil de mesure.....	101
Figure 3.2 - Position des points utilisés.....	102
Figure 3.3 - Distances utilisées.....	103
Figure 3.4 - Plan factoriel F1- F2 de l'ACP doublement centrée et F2- F3 de l'ACP centrée sur les 18 variables morphométriques de la méthode « centroïdes » mesurées sur les <i>Haplochromis</i> spp.....	109
Figure 3.5- Plan factoriel F1- F3 et F2-F3 de l'ACP doublement centrée sur les 18 variables morphométriques de la méthode « centroïdes » mesurées sur les <i>Haplochromis</i> spp.....	110
Figure 3.6- Plan factoriel F1-F2 et F2-F3 de l'ACP doublement centrée sur les variables morphométriques de la méthode traditionnelle mesurées sur les <i>Haplochromis</i> spp.....	112
Figure 3.7- Plan factoriel F1-F2 et F2-F3 de l'ACP doublement centrée sur les variables morphométriques de la méthode réseau mesurées sur les <i>Haplochromis</i> spp.....	113
Figure 3.8 - <i>Haplochromis nyererei</i> - Décomposition du plan de tête.....	116
Figure 3.9 - Angles - Projections des individus et des modalités dans les plans F1-F2 et F1-F3.....	119
Figure 3.10 - Groupe trophique - Projections des individus et des modalités dans les plans F1-F2 et F1-F3.....	123
Figure 5.1 - Reconstitution d'une nageoire anale théorique à partir des coordonnées cartésiennes des points mesurés.....	136
Figure 5.2 - Relation entre les logarithmes népériens de la longueur standard et du nombre d'ocelles.....	138
Figure 5.3 - Relation entre la longueur standard et les maxima observés des caractéristiques des ocelles.....	140
Figure 5.4 - Nombre d'individus possédant des ocelles identiques à des oeufs selon le nombre total d'ocelles présents sur leur nageoire anale pour les différentes caractéristiques mesurées.....	141
Figure 5.5 - Relation entre les logarithmes de la longueur standard, de l'ocelle le plus proche de la base antérieure de la nageoire anale et ceux du barycentre des ocelles pour chaque individu.....	142
Figure 5.6- Position des ocelles en fonction des rayons mous de la nageoire anale.....	143
Figure 5.7 - Position des ocelles en fonction de la base antérieure de la nageoire anale et de sa hauteur sur la nageoire anale.....	144
Figure 5.8 - Position des ocelles en fonction du barycentre du total des ocelles pour l'individu auquel il appartient.....	145

Tableaux

Tableau 1.1 - Effectifs des captures à Nyamatala Island.....	85
Tableau 2.1 - Pourcentages d'occurrence (% Occ) et de volume (% V), indices alimentaires (IA) pour les trois <i>Haplochromis</i> spp.....	92
Tableau 2.2 - Pourcentages d'occurrence (% Occ) des principaux items pour les trois <i>Haplochromis</i> spp.....	92

Tableau 2.3 - Caractéristiques du rapport R_{IS} (= LI/LS) et coefficients de corrélation r entre les logarithmes de LI et LS pour les trois espèces majeures d' <i>Haplochromis</i> spp. capturées à Nyamatala Island.	94
Tableau 2.4 - Résultats du test de covariance sur les pentes et les origines des droites de régressions.	94
Tableau 2.5 - Tests non paramétriques de comparaison de Kolmogorov - Smirnov réalisés entre les R_{IS} par sexe pour chacun de trois <i>Haplochromis</i> spp.	94
Tableau 3.1 - Liste des points dont les coordonnées ont été relevées.	99
Tableau 3.2 - Variables morphométriques.	104
Tableau 3.3 - Limites des modalités utilisées pour les variables de la forme de la tête.	117
Tableau 3.4 - Limite des modalités utilisées pour les variables liées au régime alimentaire.	121
Tableau 3.5 - Significativité du test de Mantel à un risque de 1% sur les matrices de distances calculées avec les coordonnées factorielles des individus obtenues par des analyses multivariées.	125
Tableau 3.6 - Caractéristiques des groupes de poissons définis à partir des analyses morphologiques.	126
Tableau 4.1 - Caractéristiques des poissons des différents groupes morphologiques définis au chapitre 3.	131
Tableau 5.1 - Paramètres statistiques morphologiques des ocelles et des oeufs.	137
Tableau 5.2 - Longueur standard des individus qui possèdent des ocelles de taille identique à celle des oeufs pour différentes caractéristiques.	140

Annexe 1A - Le lac Victoria

Figures

Figure 1.1 - Bassin supposé du lac Victoria au Prépléistocène en Afrique de l'Est (d'après Beadle, 1981).	181
Figure 1.2 - Extension du lac Victoria. La partie grisée représente l'étendue actuelle du lac ; le trait plein la partie supposée du lac il y a respectivement $\approx 13\ 000$ et $\approx 8\ 000$ ans (d'après Stager <i>et al.</i> , 1986).	181
Figure 2.1 - Précipitations mensuelles totales (en mm) à Mwanza pour la période 1982 - 1988 (d'après la Dir. de la Mét. de Mwanza, cité dans HEST/TAFIRI, 1989).	185
Figure 2.2 - Précipitations mensuelles totales (en mm) collectées dans cinq stations en 1985 (d'après la Dir. de la Mét. de Mwanza, cité dans HEST/TAFIRI, 1989).	185
Figure 2.3 - Moyenne de la vitesse du vent (km.h ⁻¹) à l'aéroport de Mwanza en 1987 avec le minimum et le maximum par mois (d'après la Dir. de la Mét. de Mwanza, cité dans HEST/TAFIRI, 1989).	187
Figure 2.4 - Niveau du lac à Jinja (Ouganda) entre 1876 et 1970 (Beadle, 1981).	188
Figure 2.5 - Niveau du lac à Kisumu (Kenya) entre 1950 et 1980 (Burgis <i>et al.</i> , 1988).	188
Figure 2.6 - Niveau du lac dans le sud de Mwanza Bay (Tanzanie) entre 1977 et 1980 basé sur les informations de l'Office de l'Eau (MAJI-office). 10 m correspondent à 1133,86 m au-dessus du niveau de la mer (Van Oijen <i>et al.</i> , 1981).	188
Figure 3.1 - Mesure de la transparence avec le disque de Secchi (a), de la température de l'eau (b) et des précipitations (c) dans différentes stations dans le Mwanza Gulf en 1987 et 1988 (Kashindie, <i>com. pers.</i>).	190
Figure 3.2 - Mesures de la transparence par le Disque de Secchi (a), de la température de l'eau (b), de l'oxygène dissous (c), du pH (d) et de la conductivité (e) à deux stations différentes dans le Mwanza Gulf : Luanza Bay (substrat sableux, profondeur de 6 m) et la Station G (substrat vaseux, profondeur de 12 m) en 1991.	191
Figure 3.3 - Variations nycthémerales de la température de l'eau à Butimba Bay (Mwanza Gulf) (d'après Van Oijen <i>et al.</i> , 1981).	194
Figure 3.4 - Distribution de la température (a) et de l'oxygène dissous (b) à une station en zone pélagique dans la partie nord du lac Victoria (d'après Talling, 1966).	194
Figure 4.1 - Composition taxinomique de la flore algale dans l'ensemble du lac Victoria (d'après Cocquyt & Vyverman, 1994).	195
Figure 4.2 - Etagement de la végétation des zones marécageuses du lac Victoria (d'après Thompson, 1976).	199

Tableaux

Tableau 1.1 - Principaux événements géologiques et formation du lac Victoria (repris de Plisnier, 1990 et complété d'après Fryer & Iles, 1972 ; Rzóska, 1976 et Beadle, 1981).	182
Tableau 2.1 - Bilan hydrique du lac Victoria en 109 m ³ .an ⁻¹ (Krishnamurty & Ibrahim, 1973).	183

Tableau 2.2 - Moyenne annuelle (1956 - 1978) des précipitations en mm pour 8 stations autour du lac Victoria (Piper et al., 1986).....	184
Tableau 2.3 - Directions principales des vents à Mwanza, Bukoba et Musoma par mois à 6 h 00 et à 12 h 00 (EAMD, 1975 cité par HEST/TAFIRI, 1989)	187
Tableau 3.1 - Mesures de la transparence par le disque de Secchi (en cm) dans le lac Victoria.	192
Tableau 4.1 - Liste de genres les plus importants et nombre d'espèces par genres présents dans le lac Victoria (d'après Cocquyt & Vyverman, 1994).	196
Tableau 4.2 - Nombre de "formes" (n) de Gastéropodes présents dans le lac Victoria (d'après Ròzka, 1976 d'après Mandahl-Barth, 1954).	201

Annexe 1B - Les Cichlidés

Figures

Figure 1.1. - Distribution de la famille des Cichlidés (d'après Berra, 1981 modifié par Stiassny, 1991).208	
Figure 2.1 - Relations phylogénétiques au sein des Labroidei selon des critères morphologiques (d'après Stiassny, 1991).....	209
Figure 2.2 - Formes corporelles observées chez les <i>Haplochromis</i> spp. du lac Victoria (d'après Greenwood, 1974).....	211
Figure 2.3 - Forme des dents labiales chez quelques espèces du lac Victoria (d'après Greenwood, 1974);	212
Figure 2.4 - Surface dentaire de la mâchoire pharyngienne de quatre <i>Haplochromis</i> spp. du lac Victoria (d'après Greenwood, 1974).....	212
Figure 3.1 - Nombre d'espèces par groupe trophique rencontrées dans le Mwanza Gulf avant le "boom" de la Perche du Nil (Witte & Van Oijen, 1990).	217
Figure 3.2 - Variations nyctémérales de la composition du régime alimentaire (pourcentage moyen du volume) pour quatre espèces zooplanctivores pélagiques qui vivent en sympatrie dans le Mwanza gulf (d'après Goldsmith et al., 1990).	217

Tableaux

Tableau 1.1 - Nombre d'espèces de Cichlidés et leur pourcentage d'endémicité comparé à ceux des autres familles dans les lacs et les systèmes hydriques les plus importants d'Afrique. (d'après Greenwood, 1991 ; modifié d'après Coulter, 1991 et Ribbink, 1991).....	208
Tableau 3.1 - Caractéristiques reproductrices de 4 espèces zooplanctivores	220
Tableau 4.1 - Moyenne du poids d' <i>Haplochromis</i> spp. pêchés par heure par un chalut de fond (38 mm de vide de maille) dans le lac Victoria pour la période 1969-71 (d'après Kudhongania & Cordone, 1974).	224
Tableau 4.2 - Capture des <i>Haplochromis</i> spp. (en tonnes) et pourcentage (tonne) de leur contribution au total des captures entre 1975 et 1977 (d'après Witte, 1981).....	224

Introduction

Les écosystèmes tropicaux, milieux productifs et diversifiés, subissent une pression anthropique de plus en plus forte. Les demandes de mise en valeur des ressources, de protection et de conservation de l'environnement et de la diversité biologique sont de plus en plus nombreuses de la part des pays en voie de développement. Le maintien de populations d'espèces variées dans une proportion significative n'est réalisable que dans le contexte de leur milieu naturel.

L'équipe du H.E.S.T. (Haplochromis Ecology Survey Team) de l'Université de Leiden (Pays-Bas) a débuté un programme multidisciplinaire dans les années 70 sur le lac Victoria, visant à étudier le fonctionnement de cet écosystème dont l'ichtyofaune est dominée par la famille des Cichlidés avec plus de 150 espèces endémiques décrites (Greenwood, 1981). Les différents thèmes abordés ont principalement été la systématique, l'écologie et l'halieutique (Barel *et al.*, 1977 ; Witte, 1981 ; Witte, 1984 ; Van Oijen *et al.*, 1981). Ces différentes approches ont permis d'améliorer la compréhension du fonctionnement des communautés de poissons de certains habitats comme les zones pélagiques et les régions littorales sablo-vaseuses. Elles ont également apporté des éléments sur l'origine et l'évolution d'une telle diversité d'espèces dans un système fermé. Néanmoins, de nombreux travaux restent à effectuer sur cet écosystème fragile. Ceci d'autant plus que des changements écologiques importants ont été observés en raison de l'introduction d'un prédateur dans les années 60, la perche du Nil (*Lates niloticus*¹ (Linné, 1758), Centropomidae) (Gee, 1964 ; Welcomme, 1988), de l'accroissement des activités humaines (surexploitation des stocks, pollution) (H.E.S.T., 1985) ainsi que des changements climatiques (Kudhongania & Chitamwebwa, 1995). Les conséquences observées sont l'eutrophisation de certaines parties du lac (Gophen *et al.*, 1995 ; Ochumba, 1995), et la disparition de nombreuses espèces endémiques, principalement des Cichlidés, quel que soit le type d'habitat (Witte *et al.*, 1992).

Le présent travail s'inscrit dans le cadre des recherches réalisées par le H.E.S.T. et concerne l'étude préliminaire des zones à faciès rocheux et les poissons, en majorité des Cichlidés, qui y sont strictement inféodés (Van Oijen *et al.*, 1981). Deux raisons ont guidé notre choix :

- l'habitat rocheux se compose de zones isolées les unes des autres. La distance géographique et la morphologie du lac entre deux zones peuvent constituer des barrières physiques infranchissables pour les poissons.

¹ Un doute a été émis sur l'espèce introduite dans le lac Victoria. Harrison (1991) ne peut identifier de façon certaine s'il s'agit de *Lates niloticus*, *L. macrophthalmus* ou *L. longispinnis* en se basant sur des caractères morphologiques.

- les poissons Cichlidés présentent deux intérêts principaux :
 - d'une part, ils sont régulièrement utilisés par les pêcheurs locaux en tant qu'apport alimentaire supplémentaire et comme appât pour la pêche de la perche du Nil, car ils sont facilement capturés à la pêche à la ligne (Witte & Van Oijen, 1990 ; *obs. pers.*).

- d'autre part, cette famille est un des exemples les plus remarquables de diversité biologique connue chez les vertébrés (Greenwood, 1974 ; 1981). Le nombre d'espèces endémiques est très élevé. Leur taxinomie pose de nombreux problèmes en raison de la plasticité phénotypique observée. La variabilité intraspécifique peut être aussi importante que la variabilité interspécifique (Witte, 1981 ; Witte & Van Oijen, 1990 ; Huysseune *et al.*, 1994).

Dans des communautés isolées, on peut s'attendre à des différences phénotypiques écologiques et morphologiques entre deux populations d'une même espèce :

- résultant directement ou indirectement des différences dans l'environnement physique ;

ou

- résultant de la présence ou de l'absence des autres espèces, c'est-à-dire de la compétition et de la prédation.

Si ces communautés sont suffisamment isolées pour avoir des structures de peuplements différentes, le flux génique entre deux îles peut être faible. De ce fait, on peut également s'attendre à des différences génotypiques plus ou moins stables entre deux peuplements, liées à :

- l'effet fondateur ;
- la dérive génétique, principalement dans les petites populations ;
- des différences dans la sélection naturelle, causées directement ou indirectement par des différences environnementales physiques ;
- des différences dans la sélection naturelle, causées par la compétition et la prédation.

Comme les Cichlidés sont connus pour leur plasticité et leur spéciation rapide, les zones rocheuses du lac Victoria sont une opportunité pour des études sur la biogéographie insulaire, l'évolution et la plasticité morphologique, biologique et écologique.

La problématique concernant l'étude des communautés de Cichlidés s'inscrit donc dans l'étude intégrée de différents niveaux d'organisation (espèce, population et individu) et pourra être replacée dans le contexte général lié à la conservation de la diversité biologique des milieux tropicaux.

Ce travail est composé de deux parties et a pour objectif de répondre aux questions suivantes :

⇒ *À l'échelle de la région (en l'occurrence le Mwanza Gulf en Tanzanie) :*

- les communautés de poissons des zones rocheuses ont-elles une composition faunistique identique quelles que soient les différences géomorphologiques de ces zones ?

⇒ *À l'échelle de la population*

- Comment peut-on interpréter les variations morphologiques intraspécifiques en terme de biologie, de comportement et d'écologie ?

Peuplement
des
zones rocheuses

Les informations concernant les zones rocheuses sont quasiment inexistantes. Les travaux du H.E.S.T. mentionnent seulement la présence d'espèces de Cichlidés qui y sont endémiques (Van Oijen *et al.*, 1981).

Le but de l'étude préliminaire décrite dans cette partie est d'apporter des éléments sur la richesse spécifique des zones rocheuses et sur la répartition des individus selon le substrat rocheux.

Cette partie se compose de cinq chapitres :

- Le premier chapitre présente la localisation de l'étude ainsi que les principales espèces qui ont été rencontrées lors de l'échantillonnage ;
- Les méthodes d'échantillonnage et leurs limites ainsi que l'acquisition des données de terrain sont l'objet du deuxième chapitre ;
- Le troisième chapitre concerne la biogéographie insulaire. Nous allons déterminer si les variables géographiques et/ou morphologiques permettent d'expliquer la structure spécifique des communautés de poissons des zones rocheuses.
- Dans le chapitre 4, sera présentée la répartition des *Haplochromis* spp. les plus abondants dans le Mwanza Gulf.
- Le chapitre 5 consiste à établir si l'hétérogénéité des habitats rocheux est un facteur déterminant dans la dispersion des poissons qui y vivent.

1. Présentation générale

1.1. Localisation de la zone d'étude

Les limites géographiques du lac Victoria se situent entre 0°20' N - 3°00' S de latitude et 31°39' E - 34°53' E de longitude. L'ensemble de son bassin s'étend sur environ 194 200 km² (Piper *et al.*, 1986) [voir Carte 1.1 p. 11]. Le lac, à lui seul, a une superficie d'environ 68 000 km², ce qui fait de lui le deuxième lac du monde par la taille après le lac Supérieur. Trois pays riverains se le partagent :

- la Tanzanie au sud, à l'est et à l'ouest avec une surface de 33 700 km², soit 49 % de la surface totale ;

- l'Ouganda au nord avec une surface de 31 000 km², soit 45 % de la surface totale ;

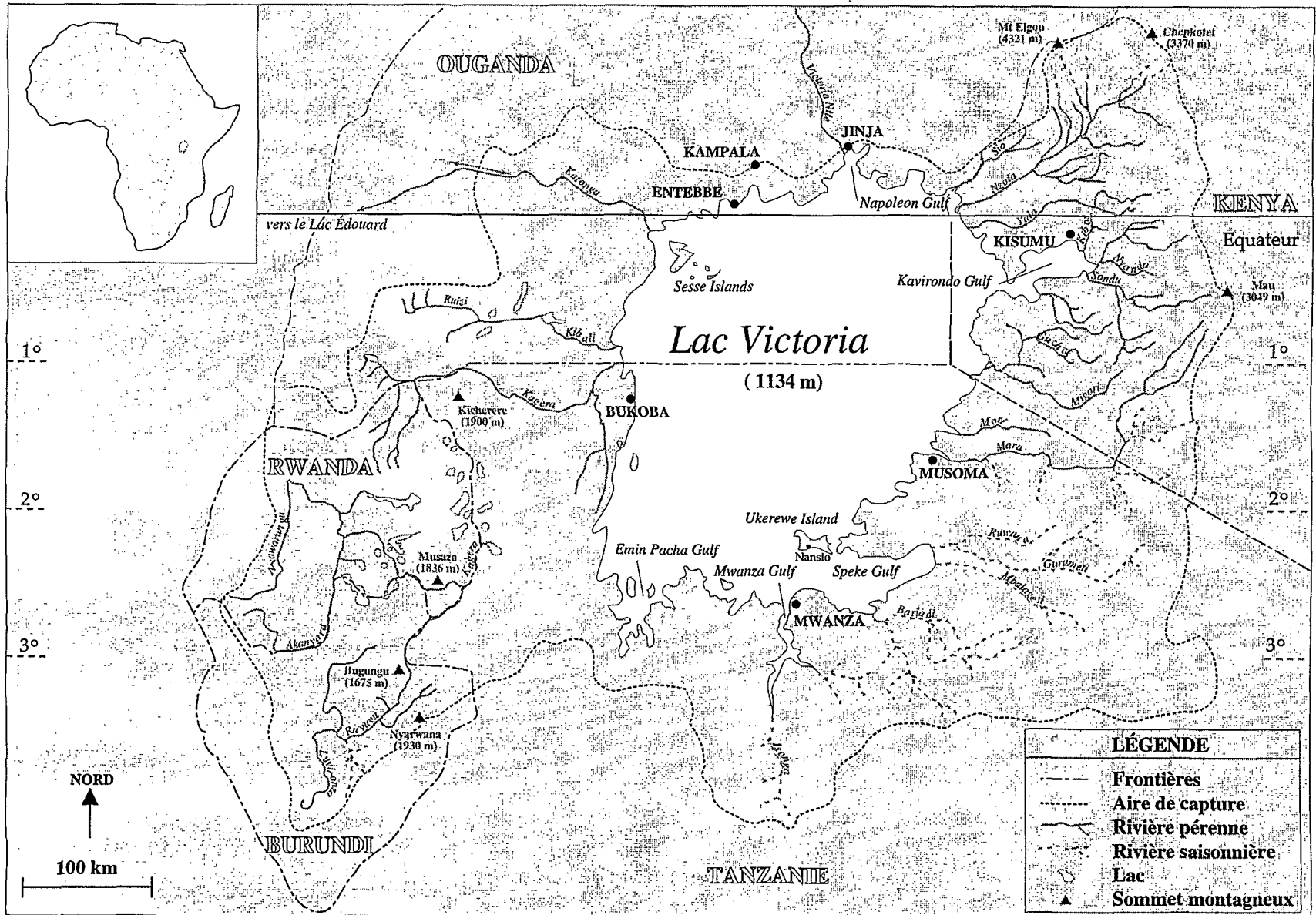
- le Kenya à l'est avec une surface de 4 100 km², soit 6 % de la surface totale.

La longueur maximum est de 400 km, le volume de 2 760 km³ (Rzòska, 1976) et le périmètre de 3 440 km. La profondeur moyenne est d'environ 40 m avec un maximum de 93 m (Burgis *et al.*, 1988). Le lac est situé à 1134 m d'altitude.

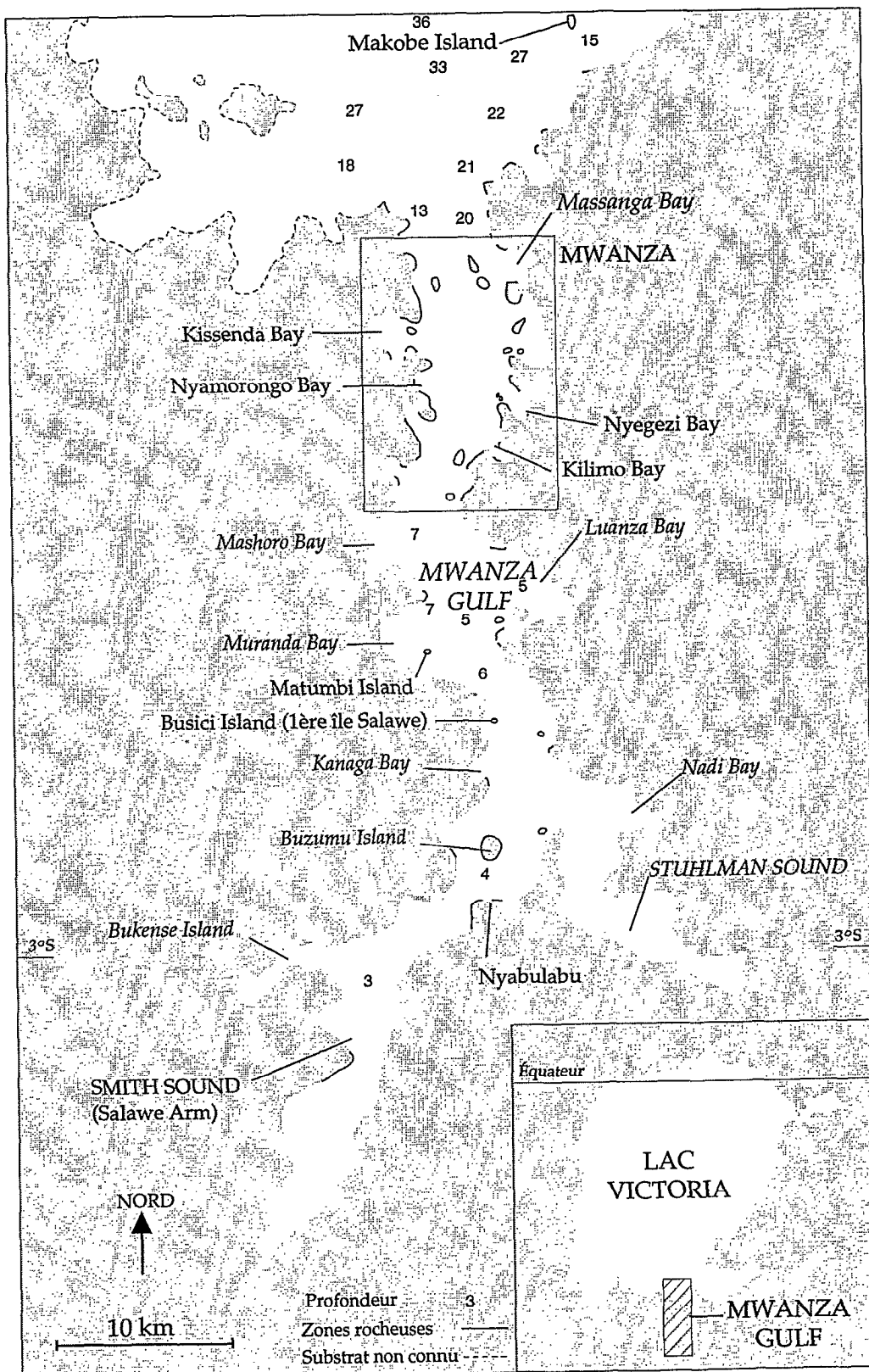
Le Mwanza Gulf, région du lac où notre étude a été effectuée, se situe dans la partie est de la zone tanzanienne [voir Carte 1.2 p. 12 et 1.3 p. 13]. Le golfe s'étend sur environ 120 km selon l'axe nord - sud pour un maximum de 10 km d'est en ouest. Le périmètre est de l'ordre de 300 km.

Les zones rocheuses couvrent un total d'environ 50 km de littoral. Chacune ne dépasse pas 3 km de long. On trouve de nombreuses îles qui sont en majorité constituées de rochers, dont la plus grande est Busumu Island. Le littoral de la partie sud du golfe est principalement constitué de plages de sables et de zones à papyrus. En remontant vers le nord, le littoral rocheux est beaucoup plus important à partir de Luanza Bay à l'est et de Muranda Bay à l'ouest.

La profondeur est de l'ordre de 20 m à l'entrée du Mwanza Gulf et décroît régulièrement pour atteindre 3 m dans Salawe Arm. Elle est plus importante sur la côte est qu'à l'ouest à partir de Luanza Bay vers Mwanza (région nord) et inversement de Luanza Bay vers Salawe Arm (région sud). On peut noter trois fosses au niveau de Nyamatala Island (20 m de profondeur), « Python Island » (12 m) et Gabamela A Island (27 m).

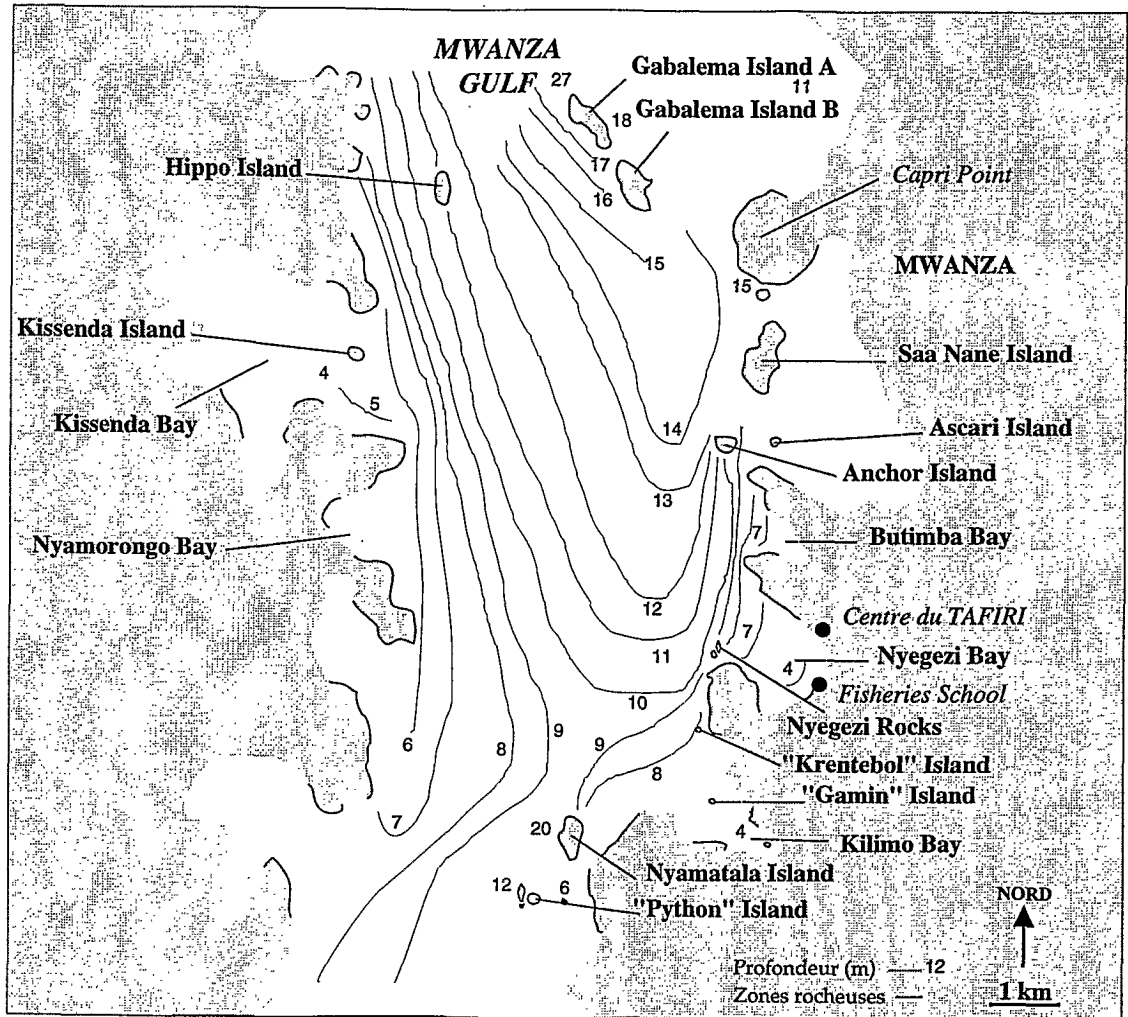


Carte 1.1 - Le lac Victoria et son bassin versant.



Carte 1.2 - Le Mwanza Gulf.

En caractères normaux sont mentionnées les stations échantillonnées.



Carte 1.3 - Détail de la partie nord du Mwanza Gulf (compléter d'après HEST/TAFIRI, 1989).

1.2. L'ichtyofaune

1.2.1. Généralités

L'ichtyofaune du lac Victoria est composée de 48 espèces de poissons non Cichlidés, de 5 espèces de *Tilapias sensu lato*, et de 126 espèces décrites, sur un nombre estimé entre 200 et 250, de Cichlidés haplochrominiens c'est-à-dire du genre *Haplochromis* et de genres apparentés (*Astatotilapia*, *Astatoreochromis*, *Macroplocheilichthys*, *Platytaenodius* et *Hoplotilapia*). De nombreuses espèces sont endémiques [voir Tableau 1.1 ci-dessous et 1.2 p. 15, Annexe 1B].

Plusieurs espèces ont été introduites à des fins commerciales ou pour la pêche sportive (Welcomme, 1988 ; Ogutu-Ohwayo & Hecky, 1991). Il s'agit de la perche du Nil (*Lates (Lates) niloticus*) vers la fin des années 50, du blackbass (*Micropterus salmoides* et *M. dolomieu dolomieu*) et des *Tilapias sensu lato* (*Tilapia zillii*, *Oreochromis (Oreochromis) niloticus*, *O. (O.) leucostictus*).

Nous avons séparé les poissons en deux groupes :

- d'une part, les espèces autres que les Cichlidés, et les *Tilapias sensu lato* ;
- d'autre part, les espèces de Cichlidés haplochrominiens qui constituent les espèces cibles de notre étude. Une révision du genre *Haplochromis* a été effectuée par Greenwood (1980). Cependant, la définition et les limitations de nouveaux genres ne s'appliquent pas à de nombreuses espèces du Mwanza Gulf (Hoogerhoud, 1984). De ce fait, nous utiliserons le terme générique *Haplochromis* pour les espèces rencontrées.

Tableau 1.1 - Résumé de l'ichtyofaune du lac Victoria avant l'introduction de la Perche du Nil (d'après Greenwood, 1994).

	Nombre	Nombre d'endémiques
Familles	12	0
Familles Non Cichlidés	11	0
Genres non Cichlidés	22	1
Espèces non Cichlidés	45	19
Genres Cichlidés	21	5 (?)
Espèces Cichlidés	200 - 250	99 %

Tableau 1.2 - Liste des espèces et sous-espèces de poissons du lac Victoria (d'après Daget et al., 1986 ; modifié selon Paugy, 1986 ; De Vos & Skelton, 1990), Cichlidés haplochrominiens non compris.
 * Endémique - • Introduit.

Familles	Espères	Auteurs	
Protopteridae	<i>Protopterus aethiopicus aethiopicus</i>	Heckel, 1851	
Mormyridae	<i>Gnathonemus longibarbus</i> <i>Hyppopotamyrus grahami</i> <i>Marcusenius rheni</i> <i>Marcusenius victoriae</i> <i>Mormyrus kannume</i> <i>Petrocephalus catastoma catastoma</i> <i>Pollymirus nigricans</i>	Hilgendorf, 1888 (Norman, 1928) (Fowler, 1936) Worthington, 1929 Forsk. 1775 (Günther, 1866) (Boulenger, 1906)	• • •
Characidae	<i>Brycinus jacksonii</i> <i>Brycinus sadleri</i>	(Boulenger, 1912) (Boulenger, 1906)	•
Cyprinidae	<i>Barbus altianalis radcliffi</i> <i>Barbus amphigramma</i> <i>Barbus apleurogramma</i> <i>Barbus jacksonii</i> <i>Barbus kerstenii kerstenii</i> <i>Barbus magdalenae</i> <i>Barbus neumayeri</i> <i>Barbus nyanzae</i> <i>Barbus paludinosus</i> <i>Barbus radiatus radiatus</i> <i>Barbus radiatus profundus</i> <i>Barbus sexradiatus</i> <i>Barbus trispilopleura</i> <i>Barbus viktorianus</i> <i>Garra dembeensis</i> <i>Labeo victorianus</i> <i>Rastrineobola argenta</i>	Boulenger, 1900 Boulenger, 1903 Boulenger, 1911 Günther, 1889 Peters, 1868 Boulenger, 1906 Fisher, 1884 Whitehead, 1960 Peters, 1852 Peters, 1853 Greenwood, 1972 Boulenger, 1911 Boulenger, 1902 Lohberger, 1929 (Rüppel, 1837) Boulenger, 1901 (Pellegri, 1904)	• • • • • • • • • • • • • • • • • • •
Bagridae	<i>Bagrus docmak</i>	Forsk. 1775	
Schilbeidae	<i>Schilbe intermedius</i>	Rüppel, 1832	
Clariidae	<i>Clariabellus petricola</i> <i>Clarias (Anguilloclarias) alluaudi</i> <i>Clarias (Clarias) gariepinus</i> <i>Clarias (Brevicephaloides) liocephalus</i> <i>Clarias (Anguilloclarias) werneri</i> <i>Xenoclarias eupogon</i>	Greenwood, 1956 Boulenger, 1906 (Burchell, 1822) Boulenger, 1898 Boulenger, 1906 (Norman, 1928)	• • • • •
Mochokidae	<i>Synodontis afrofisheri</i> <i>Synodontis victoriae</i>	Hilgendorf, 1888 Boulenger, 1906	• •
Cyprinodontidae	<i>Aplocheilichthys eduardensis</i> <i>Aplocheilichthys loati</i> <i>Aplocheilichthys meyburgi</i> <i>Aplocheilichthys pumilus</i> <i>Cynopanchax bukobanus</i> <i>Nothobranchius robustus</i> <i>Nothobranchius taeniopygus</i>	(David & Poll, 1937) (Boulenger, 1901) Meinken, 1971 (Boulenger, 1906) (Ahl, 1924) Ahl, 1935 Hilgendorf, 1891	• • • • •
Centropomidae	<i>Lates (Lates) niloticus</i>	(Linné, 1758)	•
Anabantidae	<i>Ctenopoma murei murei</i>	(Boulenger, 1906)	
Mastacembelidae	<i>Aethiomastacembelus frenatus</i>	(Boulenger, 1901)	
Centrarchidae	<i>Micropterus dolomieu dolomieu</i> <i>Micropterus salmoides</i>	(Lacépède, 1802) Lacépède, 1802	• •
Cichlidae (Tilapiine)	<i>Tilapia zillii</i> <i>Oreochromis (Oreochromis) niloticus</i> <i>Oreochromis (O.) leucostictus</i> <i>Oreochromis (O.) esculentus</i> <i>Oreochromis (Nyasalapia) variabilis</i>	(Gervais, 1848) (Linné, 1758) (Trewavas, 1933) (Graham, 1928) (Boulenger, 1906)	• • • • •

1.2.2. Situation entre 1990 et 1992

De nombreux changements sont intervenus dans la composition faunistique du lac depuis une vingtaine d'années avec la disparition, dans les captures, de nombreuses espèces, en particulier d'*Haplochromis* spp. (80 sur les 123 connues dans le Mwanza Gulf) [voir Figure 1.1 ci-dessous]. La vitesse de disparition des espèces a été dépendante de leur abondance, leur taille et leur habitat (Witte *et al.*, 1992). Les principales raisons avancées sont la surexploitation des stocks et l'introduction de la perche du Nil, prédateur de grande taille (max. > 200 cm de longueur totale) dont l'explosion démographique a été observée dans le Mwanza Gulf au début des années 80.

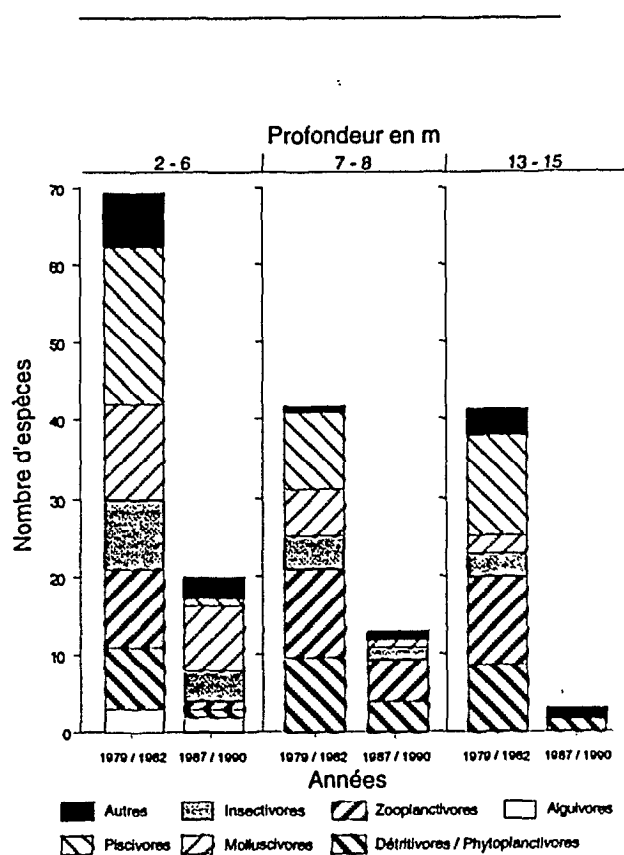


Figure 1.1 - Nombre total d'*Haplochromis* spp. entre 1979 et 1982 et entre 1987 et 1990 à différentes profondeurs dans le Mwanza Gulf (d'après Witte *et al.*, 1992).

Après la quasi - disparition du stock d'*Haplochromis* spp. des zones sublittorales qui constituaient la majeure partie de son régime alimentaire, la perche du Nil s'est tournée vers le cannibalisme et a augmenté la prédation sur *Rastrineobola argentea* (Teleostei : Cyprinidae) et *Caridina nilotica* (Crustacé Décapode : Atyidae) [voir Figure 1.2 p. 18]. Cette situation est néanmoins à relativiser pour 1991 et 1992. En effet, les traits de chaluts de fond réalisés par les deux chalutiers du TAFIRI (Tanzanian Fisheries Research Institute) et de l'École de pêche (Fisheries School Institute), nous ont permis de capturer régulièrement d'autres espèces devenues rares comme *Protopterus aethiopicus* et *Shilbe intermedius*. Nous avons pu noter également la présence de certains *Barbus* spp.. De même, certains *Haplochromis* spp. autrefois abondants et qui avaient disparu comme *H. laparogramma* et, en zones peu profondes (3-4 m), *H. pyrrhocephalus*, ont été capturés lors de pêches réalisées sur le transect utilisé par le H.E.S.T. dans les années 80 (entre Kissenda Bay et Butimba Bay) (Van Oijen *et al.*, 1981). En 1992, certaines petites espèces étaient en légère augmentation en zones sablonneuses, alors que la quantité de perches du Nil pêchées décroissait.

Si l'impact de la perche du Nil a été important dans les zones sublittorales, celui-ci n'est que partiellement connu sur les zones rocheuses. Certaines espèces de Cichlidés, surtout occasionnelles, c'est-à-dire pêchées également sur d'autres habitats, ont disparu.

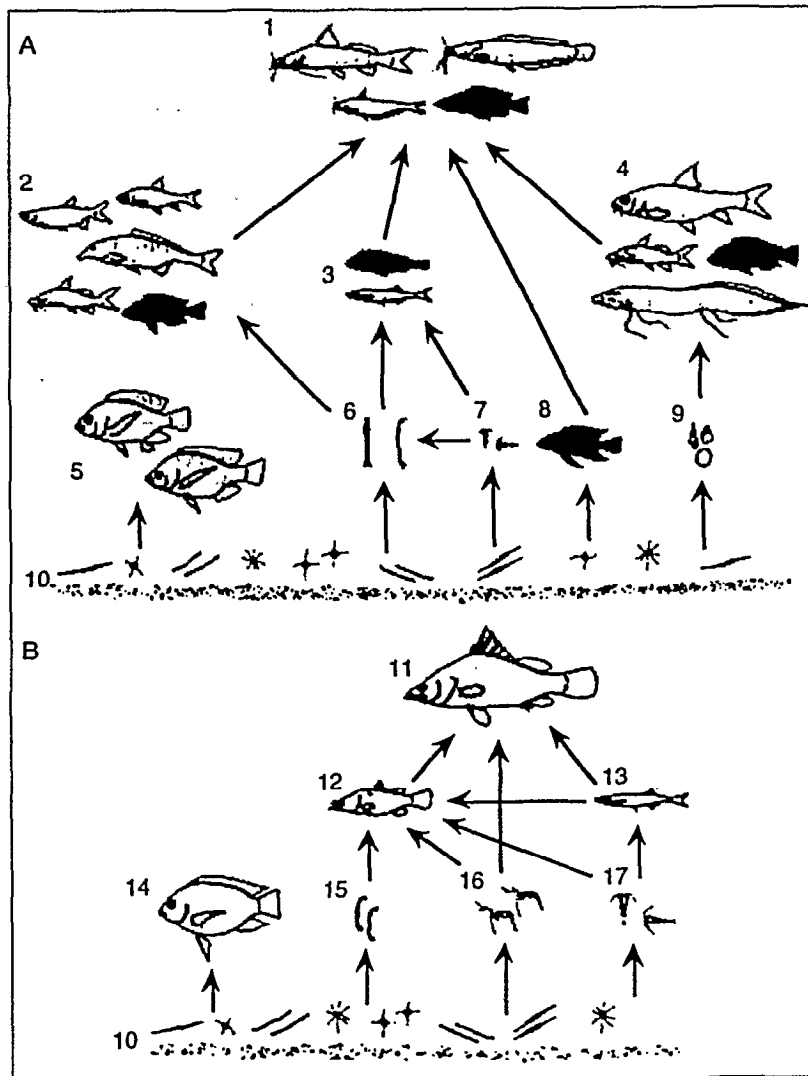


Figure 1.2 - Schéma simplifié des relations trophiques dans les zones sublittorales (6 à 20 m de profondeur) dans le Mwanza Gulf dans les années 70 (A) et en 1989 (B) (d'après Ligtoet & Witte, 1991). Seuls les organismes connus pour former les proies majeures des poissons sont notés. Les *Haplochromis* spp. sont en noir.

Ce schéma est à relativiser pour les années 1991 et 1992 [voir texte § 1.2.2].

A — 1 - *Bagrus docmak*, *Schilbe intermedius*, *Clarias gariepinus*, *Haplochromis* spp. piscivores ;

2 - *Brycinus* spp., *Barbus* spp., Mormyridae, *Synodontis afrofisheri*, *Haplochromis* spp. insectivores ;

3 - *Rastrineobola argentea*, *Haplochromis* spp. zooplanctivores ;

4 - *Barbus altianalis*, *Synodontis victoriae*, *Protopterus aethiopicus*, *Haplochromis* spp. molluscivores ;

5 - *Oreochromis variabilis*, *O. esculentus* ;

6 - Chironomidae, *Chaoborus* spp. — 7 - Zooplancton ;

8 - *Haplochromis* spp. détritivores et phytoplanktivores ;

9 - Mollusques — 10 - Débris et phytoplankton ;

B — 11 - *Lates niloticus* — 12 - jeune *Lates niloticus* ;

13 - *R. argentea* ;

14 - *O. niloticus* ;

15 - Chironomidae — 16 - *Caridina nilotica* — 17 - Zooplancton.

1.2.3. Les poissons des zones rocheuses

1.2.3.1. Espèces n'appartenant pas au groupe des Cichlidés haplochrominiens

Il existe 13 espèces connues de poissons, autres que les Cichlidés haplochrominiens, présentes sur les côtes rocheuses [voir Tableau 1.3 ci-dessous].

Deux espèces ichtyophages ont des moeurs principalement nocturnes, *Bagrus docmak* et *Lates niloticus* (adulte) (Corbet, 1961).

Labeo victorianus est également couramment rencontré sur les zones rocheuses. Cette espèce avait quasiment disparu autrefois dans certaines zones du lac en raison de sa pêche lors de la remontée des rivières en période de frai (Cadwalladr, 1965).

Les autres espèces n'ont été rencontrées qu'épisodiquement sur les zones rocheuses. *Bagrus docmak* était pourtant très présent avant l'explosion démographique de la perche du Nil (Witte *et al.*, 1992). Des observations subaquatiques ont permis de noter la présence de populations importantes de *Garra dembeensis* dans certaines stations (Seehausen, *com. pers.*).

L'espèce *Rastrineobola argentea* est également présente, depuis peu, sur les zones rocheuses, mais celles-ci ne composent pas son habitat principal. Cependant, les engins de pêches utilisés lors de cette étude ne nous ont pas permis de la capturer.

Tableau 1.3 - Espèces autres que les Cichlidés haplochrominiens observées dans les zones rocheuses.

rp = habitat rocheux principalement (East African Freshwater Fisheries Research Organisation, 1950 à 1975).

Familles	Espèces	Groupe trophique	
Cyprinidae	<i>Labeo victorianus</i>	détritivore/alguivore	
	<i>Barbus</i> sp.		
	<i>Rastrineobola argentea</i>	zooplanctivore	
	<i>Garra dembeensis</i>	alguivore	rp
Characidae	<i>Brycinus sadleri</i>	insectivore	
Mastacembelidae	<i>Aethiomastacembelus frenatus</i>	piscivore/insectivore	rp
Mochockidae	<i>Synodontis afrofisheri</i>	molluscivore/insectivore	
	<i>Synodontis victoriae</i>	molluscivore/insectivore	
Clariidae	<i>Clarias</i> sp.	piscivore	
Bagridae	<i>Bagrus docmak</i>	piscivore	rp
Centropomidae	<i>Lates niloticus</i>	carnivore (piscivore)	
Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	microphage/phytoplanctivore	
	<i>Oreochromis variabilis</i>	phytoplanctivore	

1.2.3.2. Espèces de Cichlidés haplochrominiens

1.2.3.2.1. Généralités

En 1978/79 et 1986, les membres du H.E.S.T. ont observé 12 espèces dont l'habitat est restreint au substrat rocheux [voir Tableau 1.4 p. 22]. Parmi celles-ci, la description de trois d'entre elles a fait l'objet de publications, au contraire des autres qui sont notées entre guillemets. Il s'agit de *Haplochromis nigricans* (Boulenger, 1906), *H. nyererei* Witte et Witte-Maas, 1985 (ex *H. "crimson"*) et *H. howesi* Van Oijen, 1992 (ex *H. "smoke"*). De nombreuses autres espèces ont également été observées mais elles sont occasionnelles c'est-à-dire également plus ou moins présentes dans d'autres types d'habitat, 7 d'entr'elles sont fréquemment présentes [voir Tableau 1.4 p. 22]. Ces résultats sont à prendre avec précaution dans la mesure où le nombre de stations visitées (5) est faible et le statut d'espèce n'est pas bien défini chez ces poissons en raison d'une plasticité phénotypique importante [voir Annexe 1B] (Witte, 1984b). D'un côté, il est possible que deux 'espèces', supposées valides, ne soient que la représentation de deux morphotypes de la même espèce. De l'autre, la situation dans le lac Victoria peut être apparentée à celle observée dans le lac Malawi où deux zones rocheuses isolées peuvent abriter chacune une (ou plusieurs) 'espèce (s)' endémique (s) à la morphologie quasiment identique et occupant dans chacune de ces zones, la même niche écologique (Ribbink *et al.*, 1983).

Notre échantillonnage, qui s'est effectué sur des zones rocheuses isolées géographiquement les unes des autres, laisse supposer, au maximum, autant d'"espèces" ou de morphotypes différents que de stations. De ce fait, afin de simplifier l'approche générale, nous avons décidé de regrouper ensemble sous le nom de 'complexes spécifiques', les groupes d'individus capturés sur des stations différentes qui possèdent des caractères morphologiques quasiment identiques.

La diversité chez les Cichlidés haplochrominiens du lac Victoria, ainsi que ceux du lac Malawi, est liée à l'apparition d'un certain nombre d'adaptations morphologiques en relation avec leur régime et/ou leur comportement alimentaire. C'est particulièrement le cas des caractéristiques de la dentition (type et forme des dents, nombre, implantation) qui permettent souvent de définir les espèces (Greenwood, 1974 ; Witte & Van Oijen, 1990). Il faut y ajouter la forme du corps et la coloration qui est utilisée en systématique en raison de son aspect spécifique (Barel *et al.*, 1977 ; Greenwood & Barel, 1978). L'ensemble de ces critères a été utilisé dans les descriptions des 'complexes spécifiques' des zones rocheuses qui sont présentés dans le paragraphe suivant [voir Tableau 1.4 p. 22].

Des 12 espèces connues strictement inféodées à l'habitat rocheux, seulement 7 ont été rencontrées régulièrement. *H. "pseudonigricans"* Black et *H. "pseudonigricans"* Grey ont été réunies dans le même complexe. Deux espèces n'ont jamais été pêchées (*H. "purple rocker"* et *H. guiarti*). Très peu de spécimens des 3 autres ont été capturés. *H. "rockpicker"* et *H. "pseudorockpicker"*, très difficile à séparer, ont été réunies.

Il faut ajouter à cette liste *H. "blue scraper"*, proche de *H. nigricans* et rencontré en grand nombre sur les îles de Makobe et de « Ruty ». Une autre espèce, *H. "kruising frels"*, identique morphologiquement à la précédente, a été également pêchée dans le Mwanza Gulf. *Astatoreochromis alluaudi*, espèce occasionnelle molluscivore, a également été très fréquemment capturée. Nous avons rencontré deux nouvelles espèces, distinctes des complexes majeurs et inféodées au substrat rocheux mais très rarement capturées. Il s'agit de *H. "carp"*, endémique à Makobe Island et *H. "salawe"*, petit piscivore dont seulement deux spécimens ont été pêchés.

Pour simplifier les notations dans la suite de cette étude, nous avons assimilé l'expression 'complexe spécifique' à 'espèce'.

Tableau 1.4 - Fréquence d'observation des espèces des zones rocheuses entre 1978/79 et 1987/1990 (d'après Sevenster, 1986; Witte et al., 1992). Pour 1990/92, seule la présence et l'absence sont données (obs. pers.).

n = nombre de pêches;

o = occasionnel (trouvé principalement sur d'autres habitats);

rp = habitat principal rocheux (trouvé occasionnellement sur d'autres habitats);

rr = restreint à l'habitat rocheux;

+ = < 10 % d'occurrence;

++ = 10 % < occurrence < 50 %;

+++ = > 50 % d'occurrence;

- = absent.

En grisé, les complexes et les espèces les plus fréquentes lors de l'échantillonnage. (Groupe trophique : Bouton, *com. pers.*; *obs. pers.*).

Espèces		1978/1979 ligne et trappe n = 82	1987/1990 ligne et filets n = 78	1990/1992 ligne et filets n = 80	Groupe trophique
H. "citrus"	o	+	-	-	Phytoplanctivores
H. "kribensis"	o	+	-	-	
H. nigricans	rr	+++	+++	+	Broueurs d'algues
H. "kruising" (H. "blue scraper")	rr	++	+	+	
H. "velvet black"	rr	+++	+++	+	
H. "carp"	rr	?	?	+	
H. "stone"	rr	++	+++	+	Molluscivores
<i>Astatoreochromis alluaudi</i>	o	-	+	+	
H. <i>sauvagei</i>	o	++	+	+	
<i>Macropodus bicolor</i>	o	+	-	-	
H. "argens"	o	+	-	-	Zooplancivores
H. "double stripe"	rp	++	-	-	
H. <i>megalops</i>	o	+	-	-	
H. <i>piceatus</i>	o	+	-	-	
H. <i>nyererei</i> (ex H. "crimson")	rr	+++	+++	+	(± insectivores)
H. "pseudonigricans" Black	rr	++	+++	+	Insectivores
H. "pseudonigricans" Grey	rp	++	-?	+	
H. <i>chilotis</i>	rp	++	+	+	
H. "pseudorock-picker"	rr	++	+	+	
H. "rockkribensis"	rr	+	+	+	
H. "rockpicker"	rr	++	-?	+	
H. <i>nubilus</i>	o	?	?	+	
H. <i>riponianus</i>	o	?	?	+	
H. "thick skin"	o	+	-	+	
H. <i>howesi</i> (ex H. "smoke")	rr	++	-	+	
H. "salawe"	rr	?	?	+	Piscivore?
H. "big teeth"	o	+	-	-	Piscivores <i>sensu stricto</i>
H. <i>guiarti</i>	rr	++	-	-	
H. "longurius"	o	+	-	-	
H. <i>macrognathus</i>	o	+	-	-	
H. <i>perrieri</i>	o	+	-	-	
H. "two stripe yellow green"	o	+	-	-	
H. <i>barbarae</i>	rp	+	-	-	Paedophages
H. <i>melanopterus</i>	rp	+	-	-	
H. "purple rocker"	rr	++	+	-	Inconnu
H. "purple yellow"	rp	+	+	+	



Figure 1.3 - Quelques représentants des complexes spécifiques observés dans les zones rocheuses du Mwanza Gulf (photos O. Seehausen, HEST & Y. Fermon).

1.2.3.2.2. Caractéristiques des différentes espèces

Les poissons de la zone rocheuse ont la particularité de présenter, en général, des livrées sombres, ce qui leur permet vraisemblablement de 'se fondre' parmi les rochers (Witte, 1981). Les mâles ont la plupart du temps, des couleurs plus vives que les femelles. Toutes ces espèces pratiquent l'incubation buccale.

Les caractéristiques données ici sont principalement celles qui permettent de séparer les espèces entr'elles. La Figure 1.3 p. 23 présente certaines des espèces principalement rencontrées.

- *H. "velvet black"* peut se diviser en deux sous-groupes principaux, *H. "velvet black"* et *H. "velvet black deep water"*. Ce dernier possède des lèvres un peu plus épaisses que le premier et se nourrit principalement de zooplancton (Bouton & Seehausen, *com. pers.*). *H. "velvet black"* est un 'brouteur d'algues épilithiques' mais les insectes constituent également une bonne partie de son régime alimentaire.

⇒ Caractéristique morphologique : pas de caractères visibles aisément.

⇒ Dentition : dents tricuspidés internes peu écartées l'une de l'autre sur trois rangées et une rangée externe de dents bicuspides à unicuspidés plus grosses que les dents des rangées internes, qui se rapprochent de celles de poissons de type généraliste (Greenwood, 1981).

⇒ Coloration : coloration générale noir velouté (d'où son nom) avec un liseré rouge vif sur les extrémités des nageoires impaires. Des formes jaunes pâles ont également été observées. Il existe dans certaines stations, aux environs de la ville de Mwanza [voir Carte 1.3 p. 13], une forme dite 'OB' (Orange Blotch), observée principalement chez des femelles et dont la caractéristique est une couleur orange avec des taches noires. Cette forme n'a été capturée par les membres du H.E.S.T. que dans deux stations (« Anchor » Island et « Ascari » Island). Notre échantillonnage nous a permis d'en capturer en d'autres points situés à proximité des stations du H.E.S.T. (Gabamela Island A et B, Saanane Island, Butimba Bay nord). Une forme 'OB' a également été trouvée à Kalumo, à la sortie du Mwanza Gulf, du côté de la rive Ouest. Ce même type de polymorphisme de coloration a été observé chez les 'Mbunas' (terme sous lequel sont désignés les Cichlidés lithophiles du lac Malawi) (Ribbink *et al.*, 1983) et chez des Cichlidés du lac Kivu (Snoeks *et al.*, 1987).

• *H. nigricans* avec trois principaux types : *H. nigricans*, *H. "kruising"*, rarement capturée, et *H. "blue scraper"*. Ces deux dernières sont morphologiquement semblables mais *H. "blue scraper"* est présente, en nombre important, sur trois stations du Speke Gulf (Makobe Island, « Ruty » Island et Igombe Island) et possède un patron de coloration légèrement différent selon la station. *H. "kruising"* est uniquement rencontré dans le Mwanza Gulf. Il est possible que ces deux poissons ne soient que deux morphotypes de la même espèce. Ce sont des 'brouleurs d'algues épilithiques'.

⇒ Caractéristique morphologique : forme de la tête très arrondie.

⇒ Dentition : celle typique d'un 'brouleur' d'algues, c'est-à-dire comportant de nombreuses rangées de dents internes tricuspides serrées et mobiles et une rangée externe de dents bicuspides de même taille que les dents internes. Le tout forme une sorte de râpe qui permet au poisson de brouter la couverture algale des rochers. Les dents peuvent bouger et donnent ainsi une certaine souplesse à l'ensemble, permettant de brouter plus efficacement. Ces caractéristiques sont considérées comme celles d'un spécialiste (Greenwood, 1981).

⇒ Coloration : bleu ciel à bleu soutenu avec des barres verticales foncées sur le corps. Il existe des variations selon les stations. Des formes dont la couleur tend vers le vert ont été observées (Fisheries School, Nyegezi Bay). À Makobe Island, on observe des spécimens, principalement des femelles, avec des patrons de colorations particuliers : une forme dite PiedBald ('PB') qui correspond à une coloration jaune avec des taches noires et une forme 'OB' identique à la précédente mais de couleur orange. Si, en première approche, la première serait *H. nigricans* et la seconde *H. "blue scraper"*, des observations en aquarium laissent à penser qu'elles ne sont des formes que de *H. "blue scraper"*, et non pas aux deux espèces.

• *H. "pseudonigricans"* est un complexe d'espèces insectivores assez nombreuses que l'on peut séparer en deux espèces principales *H. "pseudonigricans Grey"* et *H. "pseudonigricans Black"*.

⇒ Caractéristique morphologique : des yeux relativement gros et un museau effilé.

⇒ Dentition : une ou deux rangées internes de dents tricuspides espacées et une rangée de dents externes bicuspides à unicuspidées irrégulièrement implantées.

L'espace entre les rangées internes et la rangée externe est important. De légères différences telles que la forme des dents, apparaissent entre les deux espèces.

⇒ Coloration : la couleur varie du bleu nuit au bleu métal. Il existe un dégradé entre les colorations des individus selon un axe nord - sud. Les spécimens de Kilimo Bay présentent une couleur plus claire que ceux de Butimba Bay ou Anchor Island. La forme observée à Nyegezi Bay est de couleur intermédiaire. Les nageoires dorsale et anale possèdent un liseré de couleur rouge ou orangée assez prononcée (incomplet sur la dorsale).

• *H. nyererei* : deux groupes principaux ont été observés (*H. nyererei* et *H. "zebra nyererei"*). C'est un ensemble qui est en pleine expansion et dont l'aire de répartition paraît augmenter (Witte *et al.*, 1992). *H. "zebra nyererei"* semble vivre principalement dans les interstices des rochers (Seehausen, 1993). Ces deux formes sont semblables morphologiquement. Le régime alimentaire est très variable et se compose de zooplancton, d'insectes et d'algues.

⇒ Caractéristique morphologique : la mâchoire inférieure n'est pas dans le prolongement de la partie postérieure de la tête.

⇒ Dentition : dents internes tricuspides à unicuspidés sur deux à trois rangées peu écartées l'une de l'autre et une rangée externe de dents unicuspidés plus grosses que les dents des rangées internes et disposées irrégulièrement. Ce type de dentition se rapproche de celle de poissons de type généraliste (Greenwood, 1981).

⇒ Coloration : c'est une des deux espèces de couleurs vives des zones rocheuses, qui présente une coloration rouge feu. Les deux sexes possèdent 6 à 8 barres verticales sombres le long du corps. *H. "zebra nyererei"* a une coloration générale foncée mais la coloration rouge est très atténuée ou absente. Il existe, en fait, un dégradé entre les deux formes. Une forme "bleue" a également été capturée à « Python » Island mais en nombre restreint (3 spécimens).

• *H. "rockkribensis"* est une espèce insectivore, en général, peu abondante dans les captures.

⇒ Caractéristique morphologique : pas de caractères visibles aisément.

⇒ Dentition : une à deux rangées de dents internes unicuspidées disposées irrégulièrement. Les dents externes sont de type unicuspide et sont irrégulièrement implantées.

⇒ Coloration : c'est la deuxième espèce qui possède une coloration vive, avec un patron à prédominance jaune, barré longitudinalement de deux barres noires, et avec un nombre variable de barres verticales (5 à 7). Cela permet de la différencier aisément des autres espèces. Le ventre et les opercules sont rouges chez les mâles.

• *H. "stone"* est une espèce de grande taille très rarement capturée, molluscivores.

⇒ Caractéristique morphologique : pas de caractères visibles aisément.

⇒ Dentition : une à deux rangées de dents internes unicuspidées disposées irrégulièrement. Les dents externes sont de type unicuspide et sont irrégulièrement implantées. Les mâchoires pharyngiennes présentent des dents de type molariforme.

⇒ Coloration : bleu foncé.

• *Astatoreochromis alluaudi* est une des espèces haplochrominiennes non endémiques du lac Victoria. C'est une espèce occasionnelle, c'est-à-dire que son habitat n'est pas restreint aux zones rocheuses. C'est un molluscivore 'broyeur pharyngien', dans le lac Victoria.

⇒ Caractéristique morphologique : c'est la seule espèce à posséder 4 (ou plus) rayons épineux sur la nageoire anale.

⇒ Dentition : une à deux rangées de dents internes unicuspidées disposées irrégulièrement. Les dents externes sont de type unicuspide et sont irrégulièrement implantées. Les mâchoires pharyngiennes présentent des dents de type molariforme.

⇒ Coloration : variable, principalement verte et brune avec un ventre jaune.

2. Matériels et méthodes

2.1. Choix des zones de pêche

Nous avons distingué deux régions géographiques dans le Mwanza Gulf. Ce découpage s'est effectué en fonction des caractéristiques morphologiques du lac, en particuliers, la densité de zones rocheuses [voir Carte 1.2 p. 12] :

- la région A caractérisée par la distance importante séparant deux zones rocheuses entre elles. Les zones rocheuses y sont rares.

Elle comprend la partie sud du golfe à partir des baies Muranda et Luanza. La profondeur moyenne va de 6 m dans le nord à moins de 3 m dans Salawe Arm.

Il faut ajouter deux îles du Speke Gulf, Makobe et « Ruty » Island. La particularité de ces îles est d'être éloignées du littoral de plus de 3 km. Elles sont situées dans une zone de pleine eau où la profondeur moyenne excède 20 m.

- la région B, où les zones rocheuses sont peu éloignées les unes des autres, qui comprend le littoral du golfe depuis Muranda Bay et Luanza Bay jusqu'à l'entrée du golfe. Peu d'îles se trouvent à l'ouest, la plus importante étant « Hippo » Island. La profondeur moyenne est de l'ordre de 6 à 7 mètres. Dans la partie est, on trouve de nombreux îlots rocheux et une discontinuité importante dans le faciès du rivage (alternance de zones à papyrus, sablo-vaseuses et rocheuses). Elle est séparée de la partie ouest par une zone de pleine eau dont la profondeur atteint jusqu'à 14 m dans le nord et 6 m à Luanza Bay.

Les stations échantillonnées présentées ici, sont au nombre de 26 [voir Carte 1.2 p. 12 et 1.3 p. 13 et le Tableau 2.1 p. 30]. Quinze sont des îles, 11 sont situées sur le littoral.

2.2. Variables de l'étude

2.2.1. Variables géomorphologiques

Le choix des stations a résulté d'un compromis entre les contraintes logistiques et les considérations suivantes :

- la position géographique de la station, c'est-à-dire sa latitude et sa longitude ;
- la profondeur moyenne à proximité de la station ;
- la longueur maximale du rivage occupée par une zone rocheuse. Dans le cas des îles, cette variable représente le périmètre de l'île.

2.2.2. Variable de l'environnement

- La variable discontinue codée en classes, correspond à la taille des rochers :
 - petits ($\emptyset < 1$ m) ;
 - moyens ($1 < \emptyset < 2$ m) ;
 - gros ($\emptyset > 2$ m).

2.2.3. Variables liées aux perturbations anthropiques

Deux variables ont été retenues :

- présence ou absence de pêcheurs locaux ;
- abondance relative de la Perche du Nil. Il est à noter que cette variable est également une variable du peuplement.

2.2.4. Variables de peuplement

- l'espèce ;
- l'abondance.

Les poissons ont été séparés en trois groupes :

- les Cichlidés haplochrominiens dont l'habitat principal est rocheux ;
- les Cichlidés haplochrominiens dont l'habitat rocheux n'est qu'occasionnel ;
- les autres espèces.

D'autres variables liées à la biologie des espèces ont été également retenues pour les *Haplochromis* spp..

2.2.5. Variables des caractéristiques biologiques des individus

- le sexe ;
- le stade de maturation des gonades [voir § 2.3.2 p. 32] ;
- les poids frais des individus [voir § 2.3.2 p. 32] ;
- le contenu des viscères en graisse [voir § 2.3.2 p. 32] ;
- les contenus stomacaux [voir Partie II, p. 96] ;
- les variables morphologiques (morphométriques, méristiques et qualitatives, nombre et forme des ocelles) [voir Partie II p. 108] ;

Tableau 2.1 - Stations échantillonnées dont les captures ont été traitées dans cette étude [voir Carte 1.1 p. 11 et Carte 1.2 p.12].

* îles

Région	Station
B *	« Ed » Island (Nyegezi Rocks)
B *	« Krentebol » Island
B	Fisheries School Institute
B *	Nyamatala Island
B *	Pim Rocks (Nyegezi Rocks)
B *	« Gamin » Island
B	Kilimo Bay Est
B	Kilimo Bay Nord
B	Kilimo Bay Sud
A *	Matumbi Island
B	Butimba Bay Nord
B *	Hippo Island
A *	Busici Island (1ère île Salawe)
A	Salawe Arm
B	Kissenda Bay
B *	Kissenda Island
A	Nyabulabu (Salawe)
B	Nyamorongu Bay Sud
B	Nyamorongu Bay Nord
B	Kalumo
B *	Gabamela Island A
A - Speke Gulf *	« Ruty » Island
B *	Anchor Island
B *	Ascari Island
A - Speke Gulf *	Makobe Island
B *	« Python » Island

2.3. Pêches expérimentales

2.3.1. Méthodes de pêche

Nous avons axé notre méthode d'échantillonnage sur les *Haplochromis* spp, poissons cibles de notre échantillonnage.

Différents types d'engins ont été testés : trappes locales, carrelets, lignes de fond, filets maillants monofilaments, lignes. Deux seulement ont donné des résultats, les filets maillants et la pêche à la ligne. Les autres se sont révélés inefficaces.

Les pêches ont eu lieu entre 7 h 00 et 12 h 00 au plus tard, l'heure dépendant de la distance entre le lieu de pêche et le centre TAFIRI de Nyegezi. Le choix de cet horaire s'explique par le fait que les *Haplochromis* spp., sont principalement actifs le jour, en particulier, le matin et en fin d'après-midi (Hoogerhoud *et al.*, 1983 ; Goldschmidt *et al.*, 1990). Les résultats de 80 jours de pêche sont traités ici. Une journée de pêche se compose d'une pêche à la ligne et d'une pêche au filet.

2.3.1.1. La pêche à la ligne

La taille maximale connue des Cichlidés haplochrominiens du lac Victoria est de l'ordre de 200 mm longueur standard (Greenwood, 1981). Les lignes utilisées sont à hameçon unique. Les hameçons qui se sont révélés les plus efficaces sont les n°14 à n°10, appâtés avec des vers de terre. Cette méthode est particulièrement indiquée pour capturer les spécimens se trouvant dans les interstices des rochers et à proximité immédiate de la rive.

Le temps de pêche moyen est de 2 h 00. L'unité d'effort pour la pêche à la ligne (u. i. l.) est d'un hameçon (pêcheur) pour 1 heure de pêche. L'effort total d'échantillonnage dont les captures ont été prises en compte dans cette étude est de 11 400 u. i. l..

2.3.1.2. La pêche aux filets maillants

Deux types de filets ont été utilisés :

- des filets monofilaments de vide de maille 25, 38 et 51 mm, de 2 mètres de chute, de 25 mètres de long et montés à 50 %. Ce sont des filets en Nylon de couleur vert - gris.

- des filets locaux multifilaments de vide de maille 25, 32, 38 et 51 mm, de 2 mètres de chute, de 10 et 30 mètres de long et montés à 50%. Ce sont des filets en fils de coton blancs à l'origine.

Ces filets ont été disposés perpendiculairement ou parallèlement à la rive. Le temps de pêche moyen est de 3 h 30. Les filets ont été visités au moins une fois entre le moment de la pose et celui de la relève, afin d'éviter que les spécimens capturés ne soient trop abîmés ou mangés par les crabes ou les loutres. Cette technique a le désavantage de perturber les poissons mais c'est la seule façon de récolter des poissons en bon état. L'unité d'effort pour la pêche aux filets maillants (u. i. fm.) est de 100 m² de filet posé pour 1 heure de séjour dans l'eau. L'effort total d'échantillonnage dont les captures ont été prises en compte dans cette étude est de 2 830 u. i. fm..

2.3.2. Collecte des données

Chaque pêche à la ligne a donné lieu au relevé d'un certain nombre de paramètres du milieu. La position des poissons dans les filets (distance à la berge) est notée, ainsi que le type de substrat. Les filets ont été posés sur le fond à un maximum de 3 m de profondeur. La profondeur à laquelle chaque filet a été posé n'a pu être mesurée avec exactitude, car l'absence de visibilité dans l'eau ne permettait pas de savoir dans quels cas la sonde utilisée se trouvait dans les interstices de rochers ou bien sur un rocher qui dépassait. Il existe néanmoins une zone de pleine eau (un mètre au maximum) qui n'a pas été pêchée, mais les observations subaquatiques que nous avons réalisées sur certaines stations ont montré que les poissons s'éloignent peu du substrat (1,50 m maximum). De plus, nous avons procédé à des traits de petits chaluts de surface dans ces zones. Aucun *Haplochromis* spp. n'a été capturé, la seule espèce de poisson que nous avons trouvée est *Rastrineobola argentea*. En raison des problèmes liés au type de milieu et aux contraintes externes (turbidité, courant...), nous avons été amenés à utiliser la surface des filets posés comme estimateur de la surface pêchante.

Pour chaque pêche, les poissons sont sacrifiés et conservés dans de la glace, afin de ralentir la décomposition des organes et des contenus stomacaux. Ils sont séparés dans des petits sacs par type d'engin de capture, puis par type de filet. La coloration étant importante dans la détermination taxinomique chez ces poissons, nous avons procédé immédiatement lors de la collecte à une identification rapide. De retour au laboratoire, les poissons sont triés immédiatement par engin de pêche, par espèce, puis par taille. Un numéro leur est ensuite attribué et ils sont marqués à l'aide d'étiquettes de couleurs différentes selon l'engin. Sur chacune sont inscrits le numéro de la pêche et celui du poisson.

Le poids frais total de chaque spécimen (PT) est mesuré à 0,1 g près. Le sexe, une estimation du stade de maturation des gonades (échelle 0 à 5) [voir Tableau 2.2 p. 34] et de la teneur en graisse des viscères (échelle 0 à 3) [voir Tableau 2.3 p. 34] ainsi que le nombre d'ocelles présents sur la nageoire anale sont notés. Les poissons sont, par la suite, éviscérés. Le poids éviscéré avec les gonades (PE) et le poids des gonades (PG) sont mesurés pour le calcul du rapport gonadosomatique ($RGS = PG / PE$) à l'aide d'une balance Mettler d'une précision à 0,001 g. L'utilisation du poids éviscéré nous a semblé plus adéquat pour l'étude, dans la mesure où le poids total est fonction également de la quantité de nourriture ingérée et fausse donc toute comparaison possible, surtout en l'absence de données concernant les rythmes d'activités des espèces rencontrées. En effet, les études réalisées sur d'autres haplochrominiens montrent des rythmes différents selon l'espèce (Goldsmith, 1990). Les gonades et les viscères ont été fixées dans du formol neutralisé à 8 % et conservées telles quelles en raison de l'absence d'alcool. Les ocelles de la nageoire anale ont également été mesurés selon deux axes : l'axe majeur qui correspond à l'axe parallèle aux rayons de la nageoire anale et l'axe mineur, perpendiculaire au précédent. Enfin, les poissons ont été fixés dans du formol neutralisé à 8 %. Afin de faciliter d'autres travaux taxinomiques ultérieurs en France, chaque spécimen a été fixé avec les nageoires déployées à l'aide d'épingles, la bouche fermée et le corps droit. La longueur standard (LS) et la longueur totale (LT) ont également été mesurées. Nous avons enfin procédé à l'examen de la dentition des spécimens afin d'aider à leur détermination.

2.3.3. Traitement informatique des données

Les résultats ont été saisis sur ordinateur (MacIntosh et PC) et traités à l'aide de différents logiciels. Les différents tests et méthodes statistiques seront détaillés pour chaque analyse effectuée.

Tableau 2.2 - Échelle d'estimation des stades de maturité sexuelle en fonction de l'aspect macroscopique des gonades (d'après Plisnier, 1990 et H.E.S.T., *com. pers.*).

Stade	Mâle	Femelle
0	Gonades invisibles	
1	Sexe incertain mais gonades présentes	
2 = 6	Testicules vides. Simples filaments minces	Ovaires vides, différenciés. Présence d'ovules très petits, jaunâtres, peu nombreux
3	Testicules formant des filaments épais mais réguliers	Ovules petits mais remplissant entièrement les ovaires
4	Sperme non réparti uniformément dans les testicules	Ovaires comportant des ovules de diamètre différent et des inclusions
5	Testicules remplis mais le sperme est non expulsable par pression manuelle	Ovaires remplis uniquement d'ovules de même diamètre non expulsables par pression manuelle
5+	Sperme expulsé par pression manuelle	Ovules expulsables par pression manuelle

Tableau 2.3 - Échelle d'estimation de la teneur en graisse après l'ouverture de la cavité générale du poisson (H.E.S.T., *com. pers.*).

Stade	Description
0	Pas de graisse
1	Quelques amas de graisse épars
2	Graisse entourant l'intestin
3	Graisse cachant les viscères lors de l'ouverture du poisson

2.4. Résultats des pêches

Afin de pouvoir connaître l'apport des informations de chacun des deux modes de capture (filets maillants et ligne), nous avons procédé à des analyses de données séparées. En effet, il est impossible de pouvoir comparer les résultats obtenus avec ces deux méthodes de pêche car la sélectivité de ces deux engins est différente.

Les tableaux de données brutes d'abondance ne peuvent être utilisés directement en raison des différences entre les unités d'effort de pêche. Nous avons donc été amenés à effectuer un certain nombre de pondérations avant toute utilisation. Nous avons d'abord procédé à un regroupement de toutes les données sur les *Haplochromis* spp. pour les comparer avec celles des espèces ne faisant pas partie de ce groupe. Puis nous avons analysé la structure de la distribution des tailles des Cichlidés haplochrominiens, pour l'étude de la sélectivité des engins, selon le sexe et l'espèce, dans la mesure où la sélectivité est fonction de la taille. Les résultats présentés concernent 20 stations pour un total de 42 pêches. N'ont été considérés que les individus pêchés entre 7 h 00 et 12 h 00. Nous n'avons pas tenu compte des espèces indéterminées en raison du faible nombre de captures et de leur hétérogénéité (par exemple, sur trois poissons pêchés, on pouvait avoir trois espèces différentes).

Nous avons comparé les classes de taille des groupes d'individus en utilisant le test non paramétrique de Kolmogorov-Smirnov car la distribution des tailles ne suit pas, en général, une loi normale (Legendre & Legendre, 1984 ; Scherrer, 1984).

2.4.1. Composition des pêches selon l'engin de capture

2.4.1.1. Toutes espèces confondues

La composition des pêches varie selon l'engin [voir Tableau 2.4 ci-dessous]. La perche du Nil (*Lates spp.*), *Synodontis spp.* et *Brycinus sadleri* ne sont capturés qu'au filet. Nous n'avons pas capturé de perche du Nil à moins de deux mètres du rivage en plein jour. Nous n'avons jamais observé de *Lates niloticus* lors de nos plongées à proximité du rivage. Des individus subadultes *Bagrus docmak* et *Clarias spp.*, n'ont jamais été pêchés autrement qu'à la ligne durant la journée.

Tableau 2.4 - Occurrence des espèces par station selon le type d'engin.

n = nombre de stations ; - = absent ; + = <10 % d'occurrence ;
 ++ = 10 % < occurrence < 50 % ; +++ = > 50 % d'occurrence.

Espèce / n	Ligne	Filet
	20	19
<i>H. "velvet black"</i>	+++	+++
<i>H. nigricans</i>	+++	+++
<i>H. "pseudonigricans"</i>	+++	+++
<i>H. nyererei</i>	+++	+++
<i>H. "rockkribensis"</i>	++	++
<i>H. "stone"</i>	++	++
<i>Astatoreochromis alluaudi</i>	++	++
<i>Haplochromis spp.</i>	+++	+++
<i>Brycinus sadleri</i>	-	++
<i>Labeo victorianus</i>	+	+++
<i>Lates niloticus</i>	-	+++
<i>Barbus spp.</i>	+	+
<i>Oreochromis niloticus</i>	++	++
<i>Garra dembeensis</i>	+	+
<i>Aethiomastacembelus bifrenatus</i>	+	-
<i>Bagrus docmak</i>	++	-
<i>Synodontis afrofisheri</i>	-	+
<i>Clarias spp.</i>	+	-

2.4.1.2. *Haplochromis* spp.

Les *Haplochromis* spp. représentent la majorité des captures dans toutes les pêches. La composition par espèces du total des pêches diffère peu selon l'engin utilisé [voir Figure 2.1 ci-dessous]. L'espèce majoritaire est *H. "velvet black"* (respectivement 44% au filet, 49% à la ligne). La deuxième espèce la plus abondante dans les pêches au filet est *H. nigricans* (27%), puis *H. nyererei* (12%). C'est le contraire pour la pêche à la ligne où *H. nyererei* représente 23% des captures et *H. nigricans* 14%. Les autres espèces ont des effectifs relatifs de capture du même ordre de grandeur quel que soit le mode de pêche.

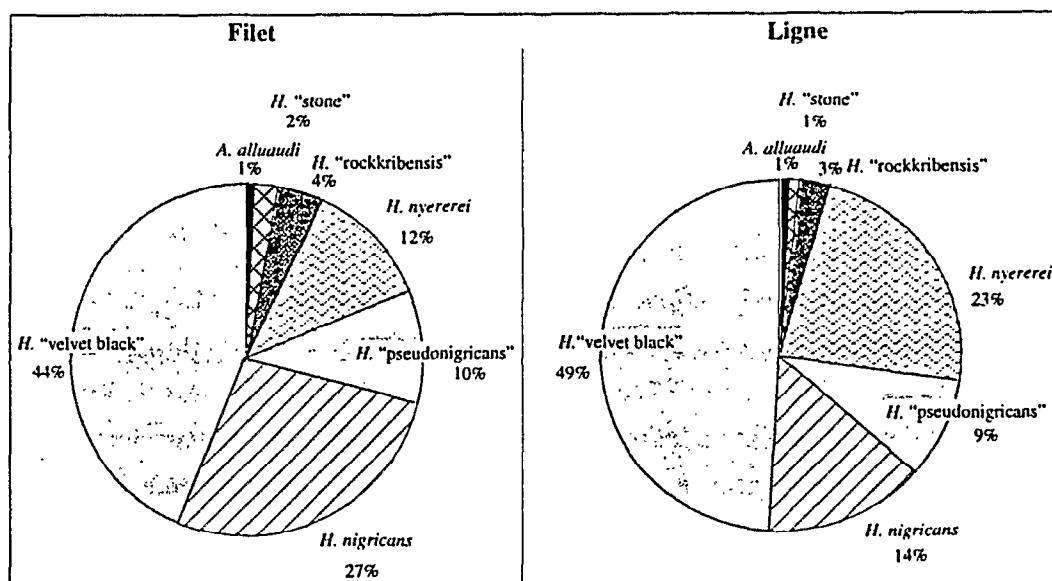


Figure 2.1 - Composition des captures totales de *Haplochromis* spp. selon l'engin de pêche.

2.4.2. Caractéristiques de la pêche aux filets maillants

2.4.2.1. Sélectivité des filets maillants

La sélectivité d'un filet maillant peut être définie par une courbe donnant, pour chaque taille de poisson, la proportion de la population totale ayant cette taille qui est capturée lors d'une opération unitaire de pêche (Hamley, 1975). La sélectivité est importante dans le cas des filets maillants dans la mesure où elle est fonction de nombreux facteurs comme la taille du poisson, sa forme, la taille de la maille du filet ainsi que sa constitution (épaisseur du fil, couleur...), la façon dont il est posé... (Hamley, 1975). La capture d'un poisson peut se faire de trois manières : par retenue du poisson au niveau de l'opercule, ou de la partie antérieure de la nageoire dorsale ou encore accroché par un rayon d'une nageoire, les dents ou la bouche... Par exemple, la perche du Nil possède des prolongements épineux au niveau de l'opercule, ce qui permet de capturer des individus de taille importante dans des filets à petite maille [voir résultats § 2.4.2.2]. Ce n'est pas le cas des autres espèces dont *Labeo victorinus* et *Haplochromis* spp. qui ne sont capturées que des deux premières façons. Lorsqu'il n'est pas possible de disposer d'un engin de pêche non sélectif, la meilleure méthode pour estimer la sélectivité est d'utiliser un jeu de filets de différents maillages (Gulland, 1969). Pour estimer la sélectivité, nous avons procédé à une étude préliminaire en utilisant la répartition par classe de taille des espèces, selon la maille des filets employés.

2.4.2.2. Toutes espèces confondues

Nous avons établi pour chaque maille utilisée la taille moyenne des poissons capturés, accompagnée de son écart-type pour chaque espèce. Les résultats sont détaillés dans le Tableau 2.5 p. 39. L'examen des gammes de tailles 'efficaces' (définies par la moyenne \pm l'écart-type) [voir Figure 2.2 p. 39] nous montre que la sélectivité varie, en partie, en fonction de la morphologie de l'espèce. Par exemple, elle est très étendue pour la perche du Nil car celle-ci est retenue dans les filets par les extensions épineuses qu'elle porte au niveau de l'opercule.

On peut noter que la perche du Nil est sous-échantillonnée pour les filets de 51 mm de vide de maille.

Tableau 2.5 - Caractéristiques des tailles des poissons, toutes espèces confondues, selon les mailles de filet.

Taille moyenne = longueur standard (en mm) - n = nombre de spécimens capturés.
L'absence de résultats pour certaines mailles indiquent un nombre nul de capture pour l'espèce considérée.

Espèces	Mailles	Taille Moyenne	Écart-type	min	max	n
<i>Haplochromis</i> spp.	25 mm	60,53	6,52	48	80	154
	32 mm	76,09	9,57	57	164	227
	38 mm	89,97	7,43	55	177	648
	51 mm	107,22	13,04	82	144	90
<i>Brycinus sadleri</i>	25 mm	66,13	4,73	55	75	16
	32 mm	72,67	8,09	64	86	6
<i>Labeo victorianus</i>	32 mm	125,75	27,02	109	183	8
	38 mm	154,19	26,40	113	215	27
	51 mm	191,56	20,52	160	224	9
<i>Garra dembeensis</i>	25 mm	88,11	2,34	84	91	5
<i>Oreochromis niloticus</i>	38 mm	112,90	77,64	47	286	19
<i>Lates niloticus</i>	25 mm	91,15	30,53	60	152	13
	32 mm	130,54	37,66	103	266	24
	38 mm	167,14	43,02	107	334	92
	51 mm	164,25	14,66	144	178	4

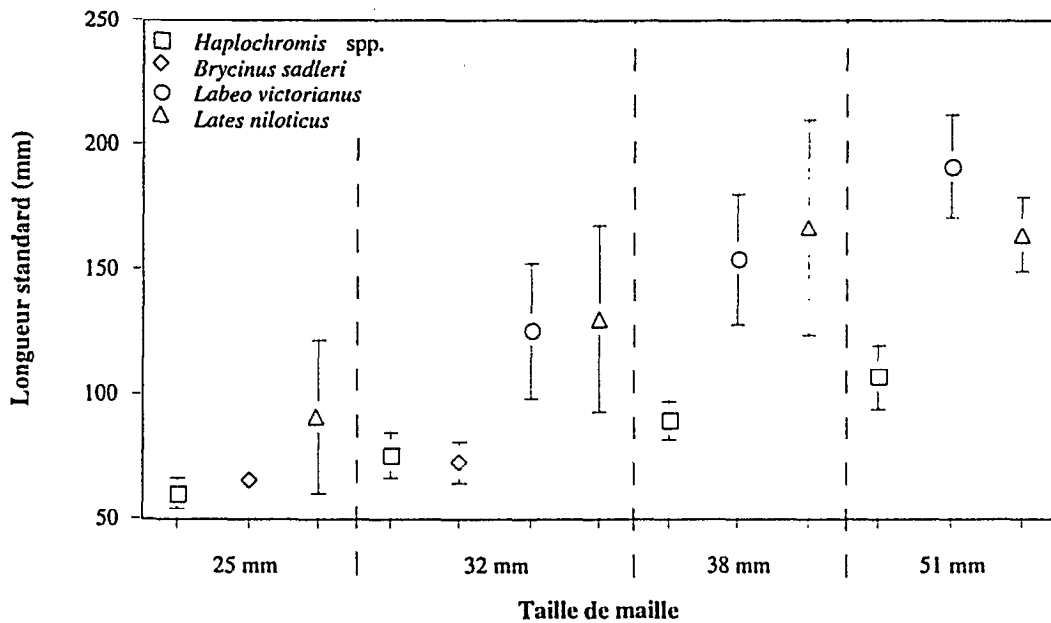


Figure 2.2 - Gamme de taille échantillonnée par espèce et par maille de filet, toutes espèces confondues.

2.4.2.3. *Haplochromis* spp.

Nous avons procédé, de façon identique, pour les *Haplochromis* spp. [voir Figure 2.3 ci-dessous et Tableau 2.6 p. 41].

Pour chaque type de maille, la taille des individus est de même ordre quel que soit l'espèce, à l'exception de *A. alluaudi* et *H. "stone"*, rarement pêchées (< 3 % du total des captures). Pour ces deux espèces, seul des spécimens de grande taille ont été capturés. Ce sont toutes les deux des molluscivores.

Les tailles des individus capturés avec les filets de 51 mm de vide de maille sont très hétérogènes, en raison de leur faible effectif.

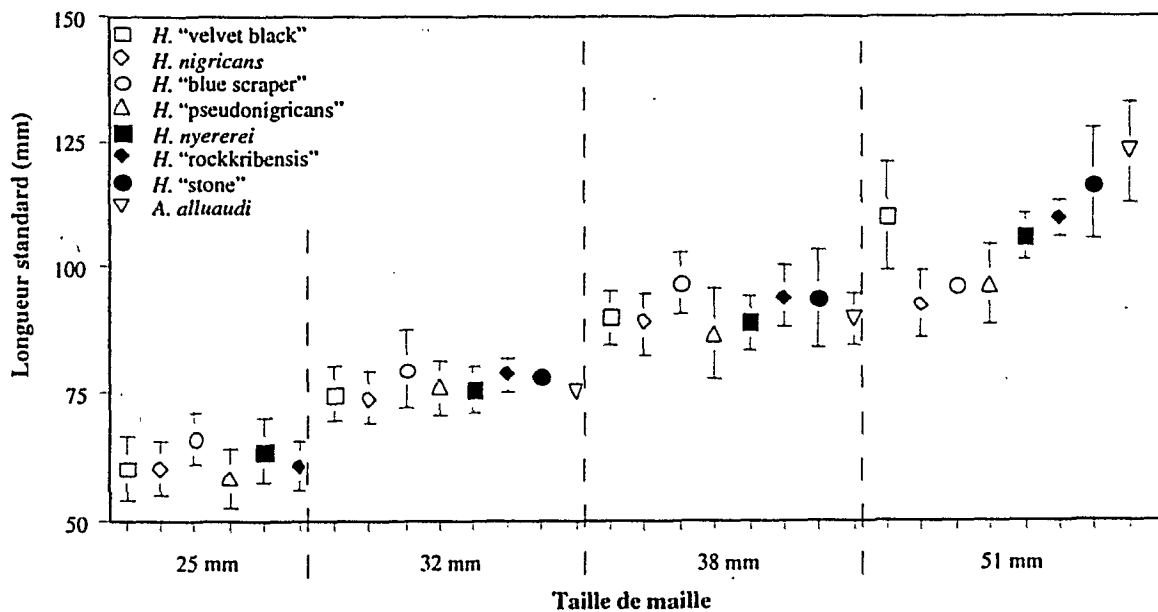


Figure 2.3 - Gamme de taille échantillonnée par espèce et par maille de filet pour les *Haplochromis* spp..

Tableau 2.6 - Caractéristiques des tailles des *Haplochromis* spp. selon la maille des filets.

Taille moyenne = Longueur Standard (en mm)

Les valeurs absentes indiquent un nombre nul de capture.

Espèces	Mailles	Taille Moyenne	Écart-type	min	max	n
<i>H. "velvet black"</i>	25 mm	60,09	6,47	49	79	62
	32 mm	74,84	5,33	57	88	106
	38 mm	89,71	5,41	74	123	267
	51 mm	109,77	10,77	84	128	26
<i>H. nigricans</i>	25 mm	60,11	5,38	52	68	19
	32 mm	73,87	4,93	65	84	30
	38 mm	88,62	6,14	73	114	118
	51 mm	92,30	6,59	82	104	20
<i>H. "blue scraper"</i>	25 mm	66,09	4,99	54	72	11
	32 mm	79,63	7,62	68	92	8
	38 mm	96,49	6,14	86	111	37
	51 mm	96,00				1
<i>H. "pseudonigricans"</i>	25 mm	58,01	5,99	48	69	20
	32 mm	75,91	5,37	65	90	24
	38 mm	86,54	9,00	55	102	71
	51 mm	96,26	8,20	85	104	5
<i>H. nyererei</i>	25 mm	63,53	6,60	52	76	19
	32 mm	75,74	4,66	69	87	31
	38 mm	88,86	5,25	80	111	64
	51 mm	105,67	4,62	103	111	3
<i>H. "rockkribensis"</i>	25 mm	60,33	4,93	57	66	3
	32 mm	78,50	3,21	74	82	6
	38 mm	93,84	6,11	83	107	35
	51 mm	109,33	3,51	106	113	3
<i>H. "stone"</i>	25 mm					
	32 mm	78,00				1
	38 mm	93,58	9,75	80	106	12
	51 mm	116,31	10,79	107	144	13
<i>A. alluaudi</i>	25 mm					
	32 mm	75,00				1
	38 mm	89,40	5,18	85	98	5
	51 mm	122,25	10,11	109	133	4

2.4.3. Caractéristiques de la pêche à la ligne

La pêche à la ligne est un moyen pratique de capture mais difficile à standardiser (Ricker, 1968). L'efficacité de ce type d'engin est fonction d'un certain nombre de paramètres qui sont :

- le nombre de pêcheurs ;
- l'aptitude et l'expérience de chaque pêcheur ;
- l'endroit et la profondeur à laquelle la ligne est utilisée. Pour une meilleure efficacité, il était nécessaire de mettre l'appât à quelques centimètres du fond. La profondeur maximale à laquelle nous avons pêché était de 3 mètres ;
- la taille de l'hameçon employé.

Il est impossible de calculer un coefficient de sélectivité pour cet engin de pêche, dans la mesure où son efficacité est fonction de la capacité du pêcheur.

2.4.4. Comparaison de la taille des individus capturés par les deux méthodes de pêche

2.4.4.1. Toutes espèces confondues

Dans l'ensemble, la taille moyenne des *Haplochromis* spp. capturés à la ligne, est inférieure à celle observée pour les pêches aux filets maillants (test non paramétrique de comparaison de Kolmogorov-Smirnov, $D_{\max} = 0,301$, $p = 0,0001$, $n_{\text{Filet}} = 1285$, $n_{\text{Ligne}} = 938$) [voir Tableau 2.7 et Figure 2.4 p. 43].

La différence est statistiquement non significative pour *Labeo victorianus* ($D_{\max} = 0,301$, $p = 0,2103$, $n_{\text{Filet}} = 45$, $n_{\text{Ligne}} = 6$). Les autres espèces de poissons non Cichlidés ne sont pas capturées par les deux engins.

Tableau 2.7 - Caractéristiques des tailles des individus, toutes espèces confondues, selon l'engin de pêche.

L = capture à la ligne ; FM = capture aux filets. - n = nombre de spécimens capturés.

Taille moyenne = longueur standard (en mm).

Les résultats non présentés pour un type d'engin indiquent l'absence de capture pour le genre considéré.

Espèces	Engin	Taille Moyenne	Écart-type	min	max	n
<i>Haplochromis</i> spp.	FM	84,96	14,65	48	177	1285
	L	76,16	16,83	36	145	938
<i>Brycinus sadleri</i>	FM	70,48	13,80	55	86	23
<i>Labeo victorinus</i>	FM	156,13	32,30	109	224	45
	L	182,50	21,39	153	218	6
<i>Garra dembeensis</i>	FM	88,11	2,34	84	91	5
<i>Oreochromis niloticus</i>	FM	112,90	77,64	47	286	19
<i>Bagrus docmak</i>	L	121,75	53,39	59	203	16
<i>Lates niloticus</i>	FM	152,79	47,06	60	334	134

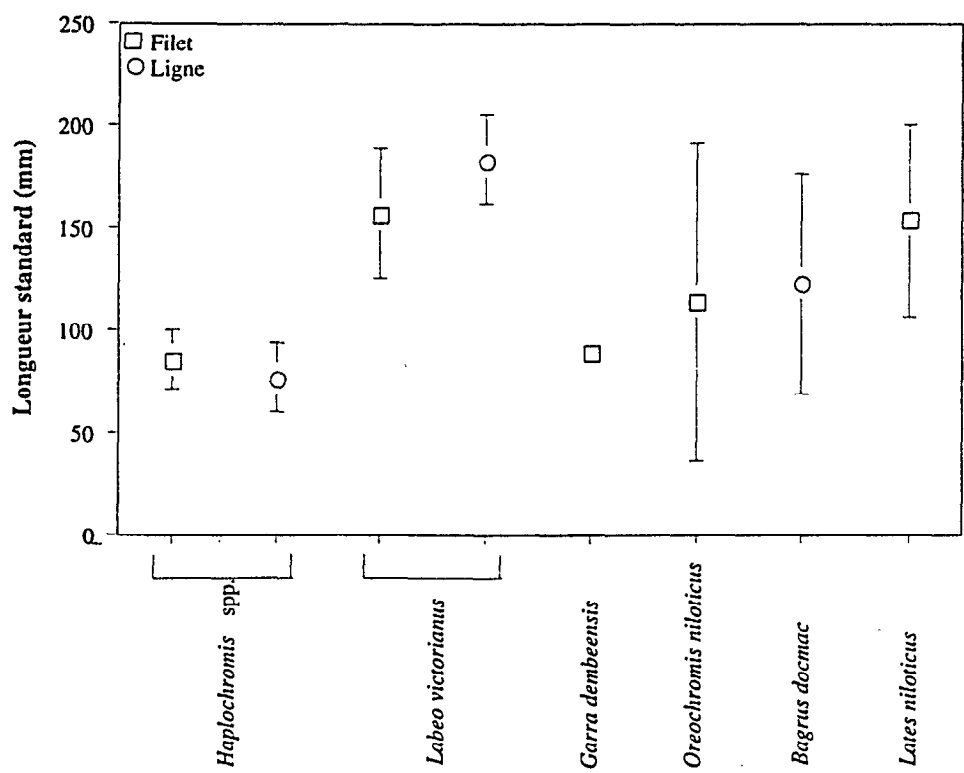


Figure 2.4 - Gamme de taille échantillonnée par espèce et par engin de pêche, toutes espèces confondues.

2.4.4.2. *Haplochromis* spp.

2.4.4.2.1. Par espèce

Les gammes de taille sont plus ou moins étendues pour les captures à la ligne selon l'espèce [voir Tableaux 2.8 ci-dessous et 2.9 p. 45, et Figure 2.5 p. 45]. Pour *H. "velvet black"*, *H. nigricans*, *H. nyererei*, *H. "pseudonigricans"* et *H. "rockkribensis"*, les poissons pêchés à la ligne sont plus petits en moyenne que ceux capturés au filet (test de Kolmogorov - Smirnov, au seuil de 5%). Cette différence est importante chez *H. nyererei*, *H. "pseudonigricans"* et *H. "rockkribensis"* et est de plus de 15 mm en moyenne.

Tableau 2.8 - Sélectivité des engins de pêche pour les *Haplochromis* spp..
L = capture à la ligne ; FM = capture aux filets - Taille moyenne = longueur standard (en mm)
n = nombre de spécimens capturés.

Espèces	Engin	Taille Moyenne	Écart-type	min	max	n
<i>H. "velvet black"</i>	FM	83,49	13,570	49	128	520
	L	81,09	14,808	43	139	447
	T	82,38	14,199	43	139	967
<i>H. nigricans</i>	FM	85,05	11,399	52	114	228
	L	78,11	12,362	46	105	93
	T	83,04	12,085	46	114	321
<i>H. "blue scraper"</i>	FM	89,83	14,345	54	136	93
	L	85,26	14,726	61	115	34
	T	88,61	14,531	54	136	127
<i>H. "pseudonigricans"</i>	FM	80,07	13,508	48	104	120
	L	66,72	14,516	39	125	84
	T	74,57	15,377	39	125	204
<i>H. nyererei</i>	FM	82,00	10,901	52	111	138
	L	64,70	12,941	42	99	209
	T	71,58	14,819	42	111	347
<i>H. "rockkribensis"</i>	FM	91,66	12,176	57	113	50
	L	74,48	17,791	47	122	23
	T	86,25	16,194	47	122	73
<i>H. "stone"</i>	FM	104,35	15,982	78	144	26
	L	109,50	11,472	86	126	10
	T	105,78	14,892	78	144	36
<i>A. alluaudi</i>	FM	101,10	19,913	75	133	10
	L	94,00	10,337	79	113	8
	T	97,94	16,344	75	133	18

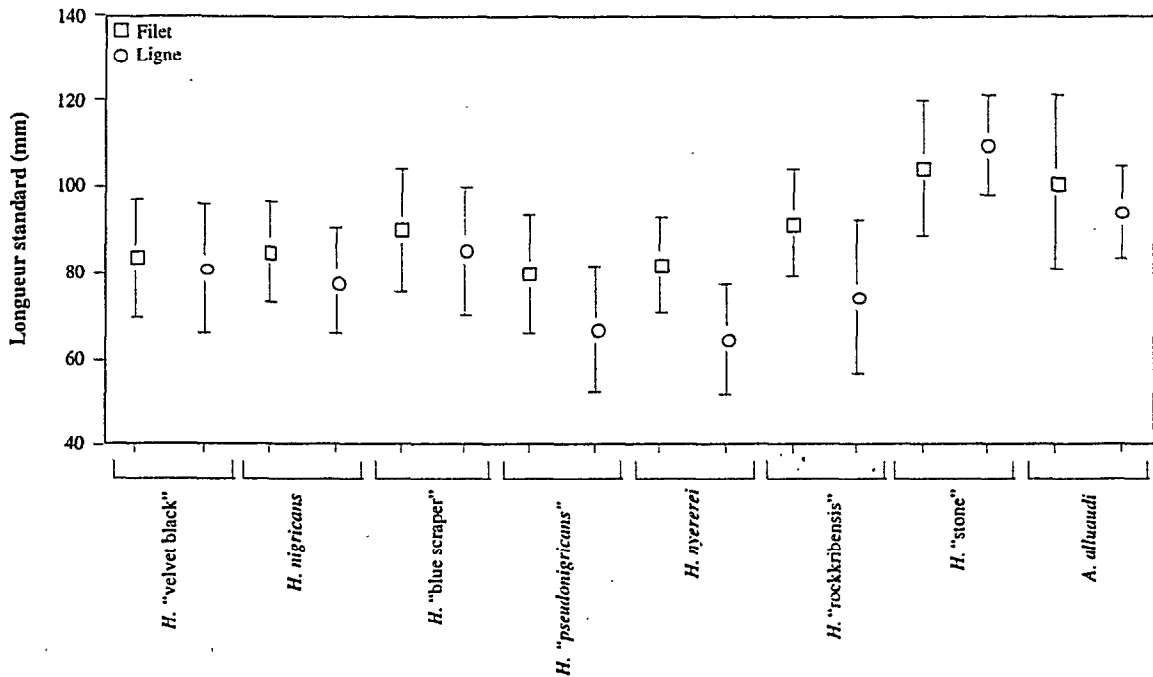


Figure 2.5 - Gamme de taille échantillonnée par espèce et par engin de pêche, pour les *Haplochromis* spp..

Tableau 2.9 - Tests non paramétriques de comparaison de Kolmogorov - Smirnov réalisés entre les distributions de fréquence des tailles, par espèce, des individus capturés par les deux engins de pêche.

* significatif à 5%

L = capture à la ligne ; FM = capture aux filets

n = nombre de spécimens capturés.

D_{max} = différence maximum observée pour une classe de taille donnée entre les deux échantillons.

p = Probabilité d'accepter l'hypothèse H_0 (les distributions des fréquences de tailles sont égales).

Espèce	n (L)	n (FM)	D_{max}	p
<i>H. "velvet black"</i>	447	520	0,208	0,0012*
<i>H. nigricans</i>	93	228	0,322	0,0089*
<i>H. "blue scraper"</i>	34	93	0,314	0,1175
<i>H. "pseudonigricans"</i>	84	120	0,467	0,0010*
<i>H. nyererei</i>	209	138	0,591	0,0001*
<i>H. "rockkribensis"</i>	23	50	0,519	0,0394*
<i>H. "stone"</i>	10	26	0,246	0,5083
<i>A. alluandi</i>	8	10	0,300	0,5271

2.4.4.2.2. Par espèce et par sexe

Les structures de tailles n'étant pas homogènes en considérant l'engin et l'espèce, la sélectivité ne peut expliquer complètement les différences observées dans les captures. Lors de notre échantillonnage, la pêche à la ligne n'est effectuée qu'à proximité du rivage, contrairement aux captures au filet où la distance à la rive est plus importante. Afin d'apporter certains éléments de réponse aux différences observées, nous avons procédé à une étude des structures de tailles en fonction du sexe.

La proportion de femelles capturées par rapport aux mâles est faible (de l'ordre de 1 pour 3) pour les espèces les plus abondantes, à l'exception de *H. "pseudonigricans"* (nb femelles > nb mâles pour la pêche à la ligne) [voir Tableau 2.10 p. 48]. Les femelles sont également plus souvent capturées à la ligne qu'aux filets, à l'exception des femelles *H. "rockkribensis"*.

La taille des femelles est significativement plus petite ($p < 5\%$) que celle des mâles pour *H. "velvet black"*, *H. nigricans* et *H. nyererei*. La probabilité de distributions homogènes est plus faible si les poissons sont capturés au filet [voir Tableau 2.11 p. 49 et Figure 2.6 p. 47].

Deux hypothèses peuvent expliquer cette différence dans les captures selon l'engin de pêche :

- le mode d'échantillonnage : la sélectivité du filet par rapport à celle de la ligne [voir § 2.4.2.3 p. 40].
- une distribution différente des poissons sur les zones rocheuses selon le sexe pour chaque espèce.

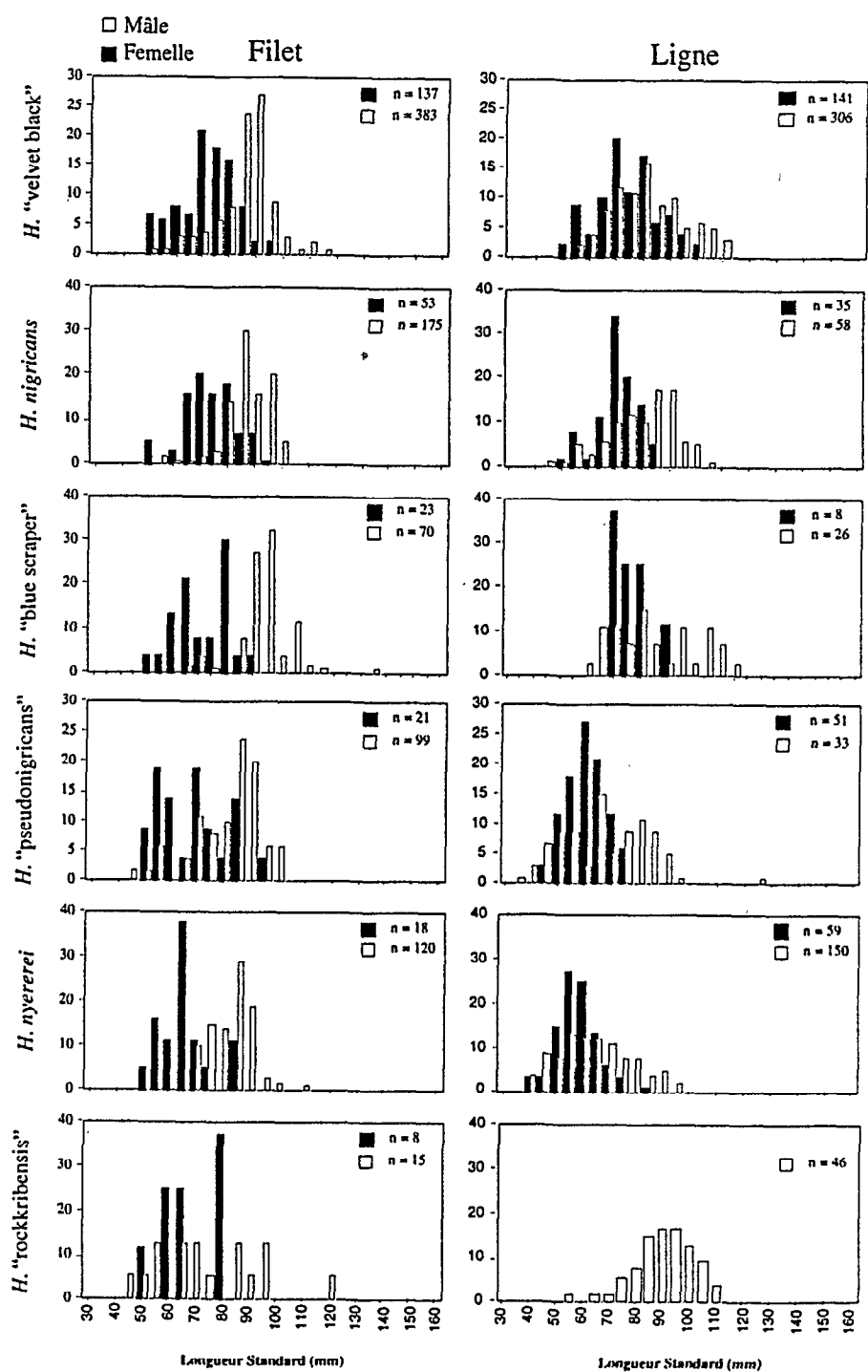


Figure 2.6 - Histogramme des fréquences relatives de taille par espèce et par engin de capture pour les *Haplochromis* spp..

Tableau 2.10 - Caractéristiques des tailles des individus capturés par les engins de pêche par espèce et par sexe pour les *Haplochromis* spp..

L = capture à la ligne ; FM = capture aux filets.

m = mâle ; f = femelle.

Taille moyenne = longueur standard (en mm).

n = nombre de spécimens capturés.

Espèces	Engin	Sexe	Taille Moyenne	Écart-type	min	max	n
<i>H. "velvet black"</i>	FM	f	73,33	10,82	51	98	137
		m	87,12	12,58	49	128	383
	L	f	75,53	13,02	43	112	141
<i>H. nigricans</i>	FM	f	75,53	10,13	52	98	53
		m	87,93	10,14	52	114	175
	L	f	72,69	7,91	54	88	35
<i>H. "blue scraper"</i>	FM	f	73,30	9,89	54	91	23
		m	95,26	11,06	66	136	70
	L	f	77,38	7,27	70	90	8
<i>H. "pseudonigricans"</i>	FM	f	69,86	13,00	53	96	21
		m	82,23	12,67	48	104	99
	L	f	62,33	7,47	46	76	51
<i>H. nyererei</i>	FM	f	67,50	9,63	52	88	18
		m	84,18	9,33	52	111	120
	L	f	60,42	8,29	44	89	59
<i>H. "rockkribensis"</i>	FM	f	83,50	17,31	58	96	4
		m	92,37	11,61	57	113	46
	L	f	69,38	11,59	54	84	8
<i>H. "stone"</i>	FM	f	96,50	12,06	80	112	12
		m	111,07	16,20	78	144	14
	L	f	103,25	12,58	86	116	4
<i>A. alluaudi</i>	FM	f	87,75	9,54	75	98	4
		m	110,00	20,53	85	133	6
	L	f	86,50	10,61	79	94	2
		m	96,50	9,85	88	113	6

Tableau 2.11 - Tests non paramétriques de comparaison de Kolmogorov - Smirnov réalisés entre les distributions de fréquences des tailles par espèce et par sexe des individus capturés par les deux engins de pêche.

* significatif à 5% - () % de capture pour l'engin considéré.

L = capture à la ligne ; FM = capture aux filets

n = nombre de spécimens capturés.

D_{max} = différence maximum observée pour une classe de taille donnée entre les deux échantillons.

p = Probabilité d'accepter l'hypothèse H_0 (les distributions des fréquences de tailles sont égales).

Espèce	Engins	n - femelle	n - mâle	D_{max}	p
<i>H. "velvet black"</i>	L	141 (31%)	306 (69%)	0,218	0,0319*
	FM	137 (26%)	383 (74%)	0,572	0,0001*
<i>H. nigricans</i>	L	35 (38%)	58 (62%)	0,455	0,0335*
	FM	53 (23%)	175 (77%)	0,602	0,0001*
<i>H. "blue scraper"</i>	L	8 (23%)	26 (77%)	0,423	0,2954
	FM	23 (25%)	70 (75%)	0,857	0,0004*
<i>H. "pseudonigricans"</i>	L	51 (61%)	33 (39%)	0,351	0,1160
	FM	21 (18%)	99 (82%)	0,469	0,0509
<i>H. nyererei</i>	L	59 (28%)	150 (72%)	0,272	0,0802
	FM	18 (13%)	120 (87%)	0,692	0,0062*
<i>H. "rockkribensis"</i>	L	8 (35%)	15 (65%)	0,400	0,3609
	FM	4 (8%)	46 (92%)		
<i>H. "stone"</i>	L	4 (40%)	6 (60%)		
	FM	12 (46%)	14 (54%)	0,524	0,1830
<i>A. alluaudi</i>	L	2 (25%)	6 (75%)		
	FM	6 (50%)	6 (50%)		

2.4.5. Pondération des données

Afin d'obtenir une image synthétique du peuplement par pêche et par engin, nous avons calculé une abondance, par espèce et par station, à partir de l'ensemble des captures.

2.4.5.1. Pêche aux filets maillants

Nous avons calculé des coefficients pondérateurs en fonction de l'ensemble des captures obtenues par type de mailles. Le principe est de tenir compte de l'ensemble de la surface des filets pour chaque maille utilisée ainsi que du temps de séjour dans l'eau des filets. Nous avons ainsi obtenu un effectif pondéré par station et par espèce pour une unité d'effort de pêche au filet standardisée pour 100 m² (Gulland, 1969 ; Pont, 1992).

Soit :

- i : unité spatiale considérée ;
- j : numéro de la pêche ;
- k : maille du filet ;
- m_{ij} : nombre de types de mailles représentés dans la pêche j de l'unité i . Ce nombre est constant et a pour valeur 4 (28, 32, 38 et 51 mm) ;
- S_{ijk} : surface totale des filets de maille k dans la pêche j de l'unité i ;
- eff_{ijk} : effectif brut dans les filets de maille k de la pêche j de l'unité i ;
- t_{ij} : durée effective de la pêche j dans l'unité i .

$$eff.pond(i)_{filet} = \sum_j \frac{1}{m_{ij}} \left(\sum_k \frac{100}{S_{ijk}} . eff_{ijk} \right) \cdot \frac{1}{t_{ij}}$$

L'ensemble de ces opérations nous permet donc d'aboutir à un tableau de données pondérées [voir Tableau 2.12 p. 51].

Tableau 2.12 - Effectifs pondérés des captures aux filets maillants.

Pour la situation géographique des stations, se reporter aux Cartes 1.2 p. 12 et 1.3 p. 13.

H = *Haplochromis* spp. ;NH = Non *Haplochromis* spp. ;

T = total.

Les valeurs absentes indiquent que l'espèce n'a pas été capturée à cette station.

Stations	H. "velvet black"	H. nigricans	H. "pseudonigricans"	H. nyererei	H. "rockkribensis"	H. "stone"	A. altuaudi	Haplochromis spp.	Brycinus sadleri	Labeo victorinus	Lates niloticus	Autres NH	TH	TNH	TT
Nyamatala Isl.	12,57	4,97	0,58	8,16	1,70					6,46	1,16		27,99	7,62	35,61
Pim Rocks		1,09	13,05	2,17						1,09	2,17		16,31	3,26	19,57
Gamin Isl.	35,48	8,29	13,59	30,60		4,15		7,93		9,45	3,78		100,04	13,23	113,27
Kilimo Bay-Nord	4,89		8,76	13,65				1,60		5,73	0,94	0,47	28,90	7,14	36,04
Kilimo Bay-Sud	7,41			1,85				1,85					11,11		11,11
Matumbi Isl.	4,28		0,69							3,85	10,58	0,73	4,96	15,15	20,12
Hippo Isl.	3,24	3,00	1,38	1,20			1,02			1,22	0,77		9,84	1,99	11,83
Busici Isl.	7,10		6,80	0,55				6,08	16,58	1,85	6,03		20,53	24,46	44,99
Salawe Arm	8,19				0,32			3,15	35,24	0,95	2,98	0,32	11,66	39,49	51,15
Kisinda Isl.	7,49	4,25	2,32	0,32	10,39	0,26		7,80	16,41	0,22	0,41	4,24	32,85	21,30	54,15
Nyabulabu (Salawe)	0,61							0,31	16,58	3,19	2,09		0,92	21,86	22,78
Nyamorongu Bay-Sud	57,22	5,67	6,08	13,53				2,47		5,57			84,97	5,57	90,54
Nyamorongu Bay-Nord	32,19	10,22	2,21	2,89	0,68					1,11	0,68		48,19	1,78	49,98
Kalumo	11,13	9,92	3,61					10,55		0,75		0,75	35,22	1,50	36,72
Gabamela A Isl.	1,85		7,76							1,63	3,32		9,61	4,95	14,56
Anchor Isl.	14,33	0,23	12,64	2,07		1,28		14,70		6,18	14,43		45,26	20,61	65,86
Makobe Isl.	47,13	34,30	0,77	9,09	1,10		0,95	1,98		0,35	1,04		95,32	1,39	96,71
Python Isl.	12,75	4,65	2,30	9,03	0,48	1,87		1,60		4,12	6,47	0,07	32,66	10,66	41,32

Tableau 2.13 - Effectifs pondérés des captures à la ligne.

Pour la situation géographique des stations, se reporter aux Cartes 1.2 p. 12 et 1.3 p. 13.

H = *Haplochromis* spp. ;

NH = Non *Haplochromis* spp. ;

T = total ;

Les valeurs absentes indiquent que l'espèce n'a pas été capturée à cette station.

Stations	<i>H. "velvet black"</i>	<i>H. nigricans</i>	<i>H. "pseudonigricans"</i>	<i>H. nyererei</i>	<i>H. "rockkribensis"</i>	<i>H. "stone"</i>	<i>A. alluaudi</i>	<i>Haplochromis</i> spp.	<i>Labeo victorianus</i>	Autres NH	TH	TNH	TT
Ed Isl.	0,87		1,53	0,27		0,07	0,07				2,80		2,80
Krentebol Isl.	6,40	0,60	1,40	1,20	0,20	0,40	0,80				11,00		11,00
Fisheries	2,38	5,63	0,13	1,00			0,88	0,50			10,50		10,50
Nyamatala Isl.	3,18	0,83	0,13	4,47	0,13					0,27	8,75	0,27	9,28
Pim Rocks	2,60		0,30							0,80	2,90	0,80	4,50
Kilimo Bay	3,00	0,13	1,00	2,63	0,50	0,25				0,63	7,50	0,63	8,75
Matumbi Isl.	3,25		0,13								3,38		3,38
Butimba Bay	1,50		0,50							0,30	2,00	0,30	2,60
Hippo Isl.	4,33	0,50	0,83	1,00				0,17		0,50	6,83	0,50	7,83
Busici Isl.	2,50		2,00	0,50				1,00			6,00		6,00
Salawe Arm	0,50							0,17			0,67		0,67
Kisinda Bay	0,50	0,50	0,25		0,13			1,13			2,50		2,50
Kisinda Isl.	3,50	0,17	0,50	0,17	0,33	0,17		1,00			5,83		5,83
Nyabulabu (Salawe)	3,00	0,63	0,13	0,50				0,25	0,25	0,38	4,50	0,63	5,75
Gabamela A Isl.	9,00	1,50	0,50								11,00		11,00
Ruty Isl.	1,17	0,17		2,00			1,00	0,50			4,83		4,83
Anchor Isl.	2,71	0,62	1,40	0,06	0,06		0,06	0,24		0,15	5,15	0,15	5,45
Ascari Isl.	1,72	0,33	1,56	0,11		0,22	0,33	0,39			4,67		4,67
Makobe Isl.	5,41	1,93		0,35	0,18		0,04	0,10		0,14	8,03	0,14	8,31
Python Isl.	1,10	0,22	0,25	1,32	0,11	0,07		0,15	0,02	0,09	3,22	0,11	3,44

2.4.5.2. Pêche à la ligne

Pour uniformiser les données récoltées à partir des captures par pêche à la ligne, nous avons pondéré les effectifs obtenus pour une unité d'effort de pêche à la ligne, en fonction de la durée de la pêche considérée et du nombre de pêcheurs (Ricker, 1968).

Soit :

- i : unité spatiale considérée
- j : numéro de la pêche dans l'unité i
- a_{ij} : nombre de pêcheurs lors de la pêche j dans l'unité i
- eff_{ij} : effectif brut capturé lors de la pêche j dans l'unité i
- t_{ij} : durée effective de la pêche j dans l'unité i

$$\text{eff.pond}(i)_{\text{ligne}} = \left(\frac{1}{a_{ij}} \cdot eff_{ij} \right) \cdot \frac{1}{t_{ij}}$$

La durée de la pêche a été ramenée à une heure par pêcheur.

Le tableau 2.13 des données pondérées des captures à la ligne est présenté p. 52.

Nous n'avons considéré, pour une station et un engin de pêche, que les résultats où le nombre de *Haplochromis* sp. capturés est supérieur à cinq.

3. Richesse spécifique des zones rocheuses

Proposée par Preston (1960, 1962) mais développée par MacArthur et Wilson (1963, 1967), la théorie de l'équilibre dynamique postule que la richesse spécifique instantanée d'une île dépend de l'équilibre entre le taux d'immigration (I) et le taux d'extinction (E) des espèces. Ces deux fonctions varient, respectivement, avec la distance au continent - source et avec la surface des îles, d'après le modèle de MacArthur et Wilson (1967) :

• D'un côté, plus la distance à la source augmente, plus le nombre d'espèces décroît. Plus une île est petite et lointaine, plus faibles sont les taux d'immigration, notamment ceux des espèces qui se dispersent mal. La relation entre la richesse spécifique et la distance à la source s'écrit sous la forme. :

$$S = S_0 e^{(-ad)}$$

où S_0 et a sont des constantes, d est la distance à la source.

Après transformation logarithmique, cette équation s'écrit sous la forme :

$$\ln S = \ln S_0 - ad$$

• De l'autre, la richesse spécifique augmente avec la taille de l'île. Cette observation a été formalisée par Arrhenius (1921) et Gleason (1922, 1925). Cette loi biogéographique fondamentale a été exprimée mathématiquement par Preston (1962). La relation entre le nombre d'espèces et la surface de l'île peut être écrite sous la forme de l'équation :

$$S = cA^z$$

où c et z sont des constantes

A est la surface de l'île et S est la richesse spécifique.

Après transformation logarithmique, cette équation s'écrit sous la forme :

$$\ln S = \ln c + z \ln A$$

Plusieurs mécanismes expliquent la relation aire/espèces (Hill *et al.*, 1994 ; Blondel, 1995) :

• L'abondance d'une population est proportionnelle à la surface de son habitat. Comme les risques d'extinction sont inversement proportionnels à son abondance (Jones & Diamond, 1976), les grands espaces devraient être caractérisés par de moindres taux d'extinction que les petits, d'où un plus grand nombre

d'espèces par unité d'espace. C'est la théorie de la biogéographie insulaire (Preston, 1960, 1962 ; MacArthur & Wilson 1963, 1967 ; Wissel, 1992 ; Wissel & Maier, 1992) ;

- L'hétérogénéité augmentant régulièrement avec la surface, l'apparition progressive de nouvelles conditions d'habitat se traduit par un renouvellement d'espèces donc un enrichissement régulier le long des gradients d'habitats. C'est l'hypothèse de la diversité de l'habitat (Williams, 1943, 1964 ; Lack, 1969, 1970, 1973, 1976 ; Zimmerman & Bierregaard, 1986 ; Williamson, 1988) ;

- Les îles les plus grandes possèdent plus de stades possibles de développement successif des communautés. La relation aire/espèce est le reflet de la compétition et des stratégies de vie des espèces en fonction des stades successifs des communautés (Leps & Stursa, 1989 ; Houle, 1990) ;

- La richesse spécifique dans une aire donnée est limitée par la quantité d'énergie disponible sur cette aire (Wright, 1983 ; Wylie & Currie, 1993) ;

- L'aire affecte le taux d'immigration : plus la surface est importante, plus les espèces immigrantes peuvent être interceptées (Simberloff, 1976 ; Gilpin & Diamond, 1976 ; Moller & Rordam, 1985 ; Lomolino, 1990) ;

- Certains taxons sont plus ou moins aptes à se disperser. Certaines espèces sont uniquement capables d'exister sur de larges îles (Diamond, 1975) ;

- Les habitats diffèrent entre les grandes et les petites îles. Ils peuvent être plus favorables et, de ce fait, supporter plus d'espèces, sur des îles de grande taille (Kelly *et al.*, 1989 ; Tangney *et al.*, 1990) ;

- La fréquence et l'intensité des perturbations décroissent avec l'augmentation de la taille d'une aire, ce qui implique l'augmentation de la diversité (McGuinness, 1984).

À ces processus écologiques, invoqués pour expliquer la relation aire/espèce, il faut ajouter un effet important lié à l'échantillonnage. En effet, si les espèces sont distribuées au hasard, on peut s'attendre à capturer plus d'espèces sur les îles de grande taille selon les lois de probabilités (Gilbert, 1980 ; Hill *et al.*, 1994).

Il est désormais classique en écologie des peuplements, depuis les travaux de MacArthur et Wilson (1963, 1967), de considérer comme des îles biogéographiques des milieux environnés d'habitats non favorables aux représentants du groupe biologique étudié. Pour les organismes aquatiques, les études faisant référence à la biogéographie insulaire ont concerné les fleuves et les lacs considérés comme séparés les uns des autres par des barrières supposées infranchissables pour les organismes strictement aquatiques comme les poissons (Daget & Iltis, 1965 ; Livingstone *et al.*, 1982 ; Hugueny, 1989, 1990).

Dans le cas des Grands Lacs africains, la plupart des espèces de Cichlidés rencontrées sont inféodées à un type de substrat particulier (Fryer & Iles, 1972 ; Greenwood, 1981 ; Van Oijen *et al.*, 1981 ; Ribbink *et al.*, 1983 ; Yamaoka, 1987). Elles ne sont capturées nulle part ailleurs qu'aux alentours de ce substrat. De ce fait, deux zones d'un même type de substrat sont séparées l'une de l'autre par une zone qui est généralement considérée comme étant défavorable pour les espèces qui habitent les premières.

La répartition des zones rocheuses est hétérogène dans le Mwanza Gulf. Les zones rocheuses, de taille plus ou moins importante, sont séparées les unes des autres par des zones à papyrus ou de sable et / ou zones de grande profondeur qui peuvent constituer des barrières physiques. Il est généralement admis que celles-ci ne sont que difficilement franchies par la plupart des Cichlidés lithophiles en raison du caractère sténotope de ces poissons lié principalement au comportement territorial (Fryer & Iles, 1972 ; Ribbink *et al.*, 1983). Certains individus sont capables, dans le lac Malawi, de vivre dans un seul territoire où ils se reproduisent et se nourrissent durant plusieurs années (Ribbink *et al.*, 1983). Chaque zone rocheuse peut alors être considérée comme une île, bien que la libre circulation soit possible entre deux zones.

Effectivement, des expériences ont permis d'observer la colonisation de zones artificielles de rochers néoformées seulement par un faible nombre d'espèces lithophiles (Van Oijen *et al.*, 1981 ; Kornfield, 1984 ; Hori, 1987). Le flux génique entre deux zones n'est donc pas complètement inexistant. Rien n'indique pourquoi certains individus vont quitter leur zone d'origine, et pourquoi certaines espèces plutôt que d'autres. Il est possible que la forte densité des individus entraîne des mouvements si une saturation intervient dans un milieu donné.

La limite pour laquelle une barrière devient infranchissable pour une espèce donnée n'est pas connue. Par exemple, dans le cas du lac Tanganyika, une longue plage de sable sépare ce lac en deux parties distinctes. Par des changements du niveau du lac, celle-ci a formé une barrière physique qui a isolé géographiquement des populations d'une même espèce, qui ont divergé et formé deux espèces comme c'est le cas pour *Callochromis macrops* au sud du lac et *C. melanostigma* au nord du lac (Fryer & Iles, 1972). Aucune de ces deux espèces ne se retrouve actuellement à la fois dans les deux parties du lac Tanganyika, mais chacune d'entre elles a une distribution homogène dans la partie du lac qu'elle occupe. À une autre échelle géographique, les populations de *Tropheus moorii*, Cichlidé pétricole du lac Tanganyika, sont isolées les unes des autres. Une variété présente dans une zone rocheuse ne sera pas trouvée ailleurs. De ce fait, dans le lac Victoria qui s'est trouvé séparé plusieurs fois en petits lacs distincts [voir Annexe 1A], il s'agit de savoir si

des barrières ont pu être des obstacles à la dispersion des *Haplochromis* spp. des zones rocheuses.

Puisque les zones rocheuses du Mwanza Gulf peuvent être considérées comme des îles et que les Cichlidés lithophiles sont des espèces plus ou moins sténotopes, une analyse de la richesse spécifique et des facteurs auxquels elle est liée apparaît alors comme souhaitable pour apporter des éléments à la connaissance des communautés de poissons du lac Victoria et fait l'objet de l'étude présentée ici.

3.1. Méthode

Nous avons décomposé cette étude en quatre étapes successives :

- 1 - La richesse spécifique étant fonction du nombre d'individus capturés, nous avons effectué la régression entre le logarithme népérien de la richesse spécifique et celui de l'abondance ;

- 2 - En raison du faible nombre de captures, nous avons s'il est possible de réunir, en ce qui concerne la richesse spécifique, les nombres de captures obtenues par les deux engins de pêche ;

- 3 - Puis, nous avons procédé à l'étude des corrélations entre les différentes variables pouvant expliquer les variations de la richesse spécifique ;

- 4 - Enfin, nous avons étudié les relations entre les variables explicatives et la richesse spécifique.

3.1.1. Choix des variables [voir § 2.2 p. 29]

3.1.1.1. Variables géomorphologiques

- Surface de la zone rocheuse

La surface de la zone rocheuse est fonction de la profondeur et de la longueur ou périmètre de la zone rocheuse considérée. Ce sont ces deux paramètres qui déterminent la quantité disponible d'habitats rocheux. Les distances et périmètres ont été estimés à partir de mesures effectuées sur différentes cartes. Les cartes ont été digitalisées et les contours de côtes rocheuses ont été mesurés au pixel près.

- Région

Nous avons également inclus la notion de région dans l'analyse. Ces régions ont été définies dans le paragraphe 2.1 p. 28. Ce choix s'explique par la disparité de la densité des zones rocheuses entre les régions.

Nous avons codé les régions de la façon suivante : région A = 0 ; région B = 1.

3.1.1.2. Variables de l'environnement

La structure morphologique des zones rocheuses n'est pas homogène et génère différents type d'habitats. Nous avons séparé les rochers en trois catégories liées à leur taille :

- petits ($\emptyset < 1$ m) ;
- moyens ($1 < \emptyset < 2$ m) ;
- gros ($\emptyset > 2$ m).

Puis, nous avons défini un indice Rocher qui est indicatif de la proportion relative dans une station du pourcentage de recouvrement respectif des trois catégories de rochers. Il est calculé de la même manière qu'un indice de Simpson : $I_s = 1/\sum p_i^2$ avec p_i étant l'abondance relative d'un type de rocher. Ceci pour mettre en évidence si l'hétérogénéité plus ou moins importante du substrat peut être un facteur explicatif de la richesse spécifique.

3.1.1.3. Variables liées aux perturbations anthropiques

Deux variables ont été retenues :

- pêcheurs locaux : présence (0) ou absence (1);
- abondance relative de la Perche du Nil.

Nous avons utilisé la fréquence relative de la perche du Nil calculée sur les données pondérées. Afin de limiter le biais lié à l'échantillonnage, nous avons codé la fréquence en deux catégories : 0 = moins de 10 % du nombre de captures réalisées pour une station donnée, 1 = plus de 10 %.

3.1.1.4. Variable liée à l'engin de pêche

- engin de pêche utilisé

Nous avons attribué la valeur 0 pour les captures réalisées au filet maillant et 1 pour celles à la pêche à la ligne.

3.1.1.5. Variables de peuplement

- Richesse spécifique

La richesse spécifique a été définie, pour notre étude, comme le nombre d'*Haplochromis* spp. dont l'habitat est restreint aux zones rocheuses [voir Tableau 3.1 ci-dessous], capturés sur une station donnée. Cela se justifie car ce sont les poissons qui composent la majeure partie de la faune ichthyque des zones rocheuses. Le maximum possible d'espèces considérées est de 11. De ce fait, nous avons retiré de l'analyse les stations dont les effectifs sont trop faibles.

- Abondance

L'abondance a été définie comme le nombre total d'individus des *Haplochromis* spp., dont l'habitat est restreint aux zones rocheuses.

Nous avons inclus cette variable dans toutes les régressions multiples que nous avons effectuées afin de tenir compte du biais dû à l'échantillonnage.

L'ensemble des données utilisées est présenté dans le Tableau 3.2 p. 60.

Tableau 3.1 - Espèces dont nous avons tenu compte pour la richesse spécifique.

Espèces
<i>H. "velvet black"</i>
<i>H. nigricans</i>
<i>H. "kruising"</i>
<i>H. "pseudonigricans"</i>
<i>H. nyererei</i>
<i>H. "rockkribensis"</i>
<i>H. "stone"</i>
<i>H. howesi</i>
<i>H. "carp"</i>
<i>H. "salawe"</i>
<i>H. rockpicker</i>

Tableau 3.2 - Variables prises en considération pour chacune des stations échantillonnées.

Insularité = distance à la rive ; isolement = distance à la zone rocheuse la plus proche.

IndR = Indice Rocher.

Stations	Habitat	Région	Variables géomorphologiques (en m)				Perturbations anthropiques		Peuplement	
	IndR		Périmètre	Profondeur	Insularité	Isolement	Pêcheurs	Perche du nil	Abondance	Richesse spécifique
Butimba Bay-N	2,00	1	1260	7	0	280	0	0	20	2
Fisheries	1,22	1	200	3	0	770	0	0	58	4
Kalumo	1,00	1	340	13	0	110	1	0	24	4
Kilimo Bay-E	1,00	1	100	5	0	250	1	0	60	6
Kilimo Bay-N	2,77	1	250	5	0	1460	1	0	20	3
Nyabulabu (Salawe)	2,50	0	1240	4	0	2180	0	0	36	5
Nyamorong Bay-N	1,00	1	1400	6	0	500	1	0	32	5
Nyamorong Bay-S	1,00	1	1970	5	0	560	1	0	33	4
Salawe Arm	1,97	0	940	3	0	3370	0	0	24	2
Ed Isl	1,00	1	330	7	60	60	0	1	42	4
Krentebol Isl.	2,00	1	140	7	90	90	1	1	51	6
Pim Rocks	1,00	1	160	9	120	120	1	1	44	4
Busici Isl	2,26	0	800	6	140	140	1	1	36	3
Nyamatala Isl.	1,00	1	1700	13	210	210	1	0	109	5
Gamin Isl	2,00	1	140	6	260	260	1	0	38	5
Python Isl.	1,94	1	1520	10	270	270	1	1	372	6
Ascari Isl	2,63	1	350	9	290	290	1	1	73	5
Matumbi Isl.	1,98	0	500	7	330	330	1	1	37	2
Anchor Isl	2,00	1	1080	11	390	390	1	1	140	8
Kissenda Isl.	1,08	1	470	6	480	480	1	0	92	7
Hippo Isl	1,98	1	1050	11	1120	1120	0	0	88	4
Gabameta Isl. A	1,48	1	2280	18	2100	240	1	1	34	3
Makobe Isl.	2,00	0	1170	15	2920	2920	1	0	556	8

3.1.2. Méthodes statistiques

La contribution des facteurs retenus à la variation du nombre d'espèces entre stations a été analysée à l'aide de régressions multiples, comme c'est l'usage dans ce genre d'étude. La sélection des variables a été effectuée à partir des résultats d'une régression pas-à-pas ascendante, en utilisant la méthode des moindres carrés. À chaque itération, la variable présentant la plus forte corrélation avec la variable dépendante est recherchée, et elle est incluse dans le modèle, seulement si la corrélation est significative au seuil de 5%. Quand aucune variable ne peut être ajoutée au modèle, la procédure est terminée.

Les variables continues géomorphologiques et de peuplement ont été transformées en logarithme népérien afin de stabiliser la variance et de normaliser la distribution (Dagnelie, 1975).

Trois régressions ont été effectuées :

- En premier lieu, la richesse spécifique étant fonction du nombre d'individus capturés, nous avons effectué la régression entre la richesse spécifique et l'abondance quel que soit l'engin de pêche ;
- Puis, en considérant séparément les captures à la pêche à la ligne et au filet maillant, une régression multiple entre la richesse spécifique, comme variable dépendante d'une part, et l'engin de pêche et l'abondance, comme variables indépendantes d'autre part. Nous avons également tenu compte de l'interaction possible entre l'engin de pêche et l'abondance ;
- Enfin, nous avons déterminé les relations entre la richesse spécifique et les variables, définies, au préalable, dans les paragraphes précédents, pouvant l'expliquer. Comme la richesse spécifique est fonction de l'abondance (Preston, 1948), nous avons également ajouté cette variable dans la régression.

3.2. Résultats

3.2.1. Interrelations entre richesse spécifique et abondance

Comme la richesse spécifique est une fonction asymptotique croissante du nombre d'individus capturés (Preston, 1948), nous avons effectué la régression linéaire entre les logarithmes népériens de la richesse spécifique et le nombre total de captures (abondance) (voir Figure 3.1 ci-dessous). La relation entre Richesse spécifique et Abondance est effectivement hautement significative ($r = 0,682$, $r^2 = 0,465$, $p < 0,0001$ pour $n = 25$). Nous avons rencontré un maximum de 8 *Haplochromis* spp. pour une station et le nombre maximum d'espèces de poissons rencontrées, toutes familles confondues, sur une station, a été de 11.

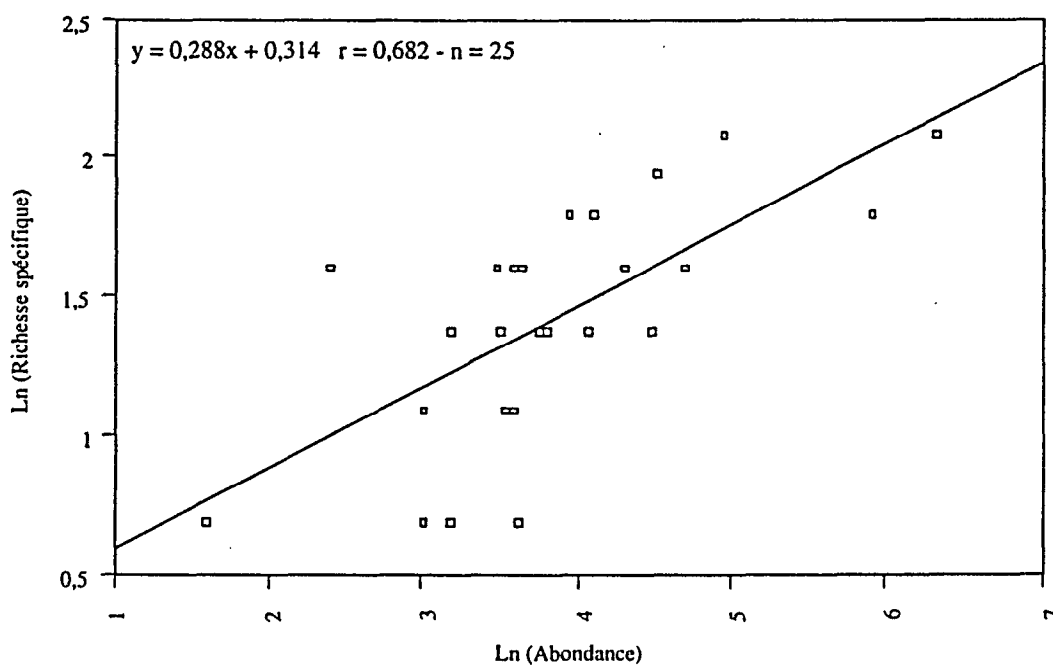


Figure 3.1 - Relation entre richesse spécifique et abondance après transformation logarithmique. $n = 25$.

3.2.2. Regroupement des captures effectuées par les deux engins de pêche

La régression multiple entre la richesse spécifique fonction de l'abondance et du type d'engin de capture nous indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les captures quelque soit l'engin de pêche considéré, en ce qui concerne la richesse spécifique [voir Tableau 3.3 ci-dessous]. L'interaction entre l'engin de pêche et l'abondance n'est pas significatif. Il est donc possible de cumuler les effectifs capturés par les deux engins.

Tableau 3.3 - Régression multiple entre l'abondance et l'engin de pêche et la richesse spécifique.

a - en tenant compte de l'interaction engin - abondance

Coefficient de corrélation multiple

n	R multiple	R ² multiple
39	0,654	0,428

Analyse de variance

Source	Somme des carrées	ddl	Carré moyen	F-ratio	Probabilité
Engin	0,006	1	0,006	0,026	0,873
Abondance	5,595	1	5,748	24,959	0,000
Engin * Abondance	0,024	1	0,024	0,108	0,744
Erreur	7,846	35	0,219		

b - sans tenir compte de l'interaction engin - abondance

Coefficient de corrélation multiple

n	R multiple	R ² multiple
39	0,653	0,426

Analyse de variance

Source	Somme des carrées	ddl	Carré moyen	F-ratio	Probabilité
Engin	0,028	1	0,028	0,129	0,721
Abondance	5,748	1	5,748	26,293	0,000
Erreur	7,870	36	0,219		

3.2.3. Corrélations entre les variables explicatives

Certaines variables explicatives montrent entre elles des coefficients de corrélation de Pearson significatifs comme le montre la matrice de corrélation [voir Tableau 3.4 ci-dessous].

La présence de pêcheur est corrélée avec une faible profondeur ($n = 23$, $r = 0,426$ avec $p = 0,042$).

La région est corrélée avec l'indice rocheux ($n = 23$, $r = 0,412$ avec $p = 0,050$). Les zones rocheuses de la région sud présentent une diversité plus importante dans le type de rochers.

Tableau 3.4 - Matrice de corrélation des variables explicatives.

Abond = Abondance ; Rich = richesse spécifique ;
Périmètre = longueur de côte ; Z = profondeur à proximité de la station ;
Perche = Perche du Nil ; Rochers = indice de diversité de l'habitat rocheux.
Les définitions des variables sont données § 2.2 p.33.
Les coefficients soulignés sont significatifs pour un risque de 10%.

Variables	Pêcheur	Perche	Périmètre	Z	Région	Rochers
Pêcheur	1					
Perche	0,273	1				
Périmètre	-0,103	-0,062	1			
Z	<u>0,426</u>	0,338	0,314	1		
Région	-0,167	0,009	0,236	-0,220	1	
Rochers	-0,092	0,170	0,055	-0,082	<u>0,412</u>	1

3.2.4. Relations entre les variables explicatives et la richesse spécifique

Le modèle testé explique 58,7% de la variabilité rencontrée [voir Tableau 3.5 ci-dessous]. Quand l'effet de l'abondance est mis en jeu, les résultats indiquent une relation significative, au risque de 5%, entre la richesse spécifique et la région. La région A a plus d'espèces par localité que la région B.

On aurait pu s'attendre également à un effet entre les parties est et ouest de la région A en raison de la zone de grande profondeur qui les sépare. Nous avons procédé à un test de Kolmogorov-Smirnov entre les parties est et ouest et les résidus de la régression entre la richesse spécifique et l'abondance (en logarithme népérien) qui s'est avéré non significatif pour un risque de 5% ($p = 0,39$).

Tableau 3.5 - Régression multiple entre les variables explicatives et l'abondance et la richesse spécifique pour toutes les stations. Ne sont données que les variables qui ont été intégrées dans l'analyse pas-à-pas.

Coefficient de corrélation multiple

n	R multiple	R ² multiple
23	0,766	0,587

Analyse de variance

Source	Somme des carrés	DF	Carré moyen	F-ratio	Probabilité
Abondance	1,849	1	1,849	24,662	0,000
Région	0,332	1	0,332	4,431	0,048
Erreur	1,499	20	0,075		

3.3. Discussion et conclusion

Les zones rocheuses sont moins éloignées les unes des autres dans la région A que dans la région B, c'est-à-dire que la distance à la source possible de colonisateurs est plus importante dans cette dernière. De ce fait, la probabilité que le taux d'immigration dans la première soit plus important que dans la deuxième, est plus élevée. On peut donc s'attendre à ce que la richesse spécifique, dans le sens de richesse d'*Haplochromis* spp. dont l'habitat est restreint aux zones rocheuses, soit plus grande dans la région A, ce qui est confirmé par l'analyse effectuée.

Dans les peuplements insulaires (McArthur *et al.*, 1972 ; Williamson, 1981 ; Crowell, 1983 ; Blondel, 1995), on observe régulièrement un phénomène nommé 'inflation des densités' (Crowell, 1983). Du fait que les risques d'extinction d'une population sont inversement proportionnels à son abondance, l'aptitude à construire des populations très abondantes est un avantage sélectif (Blondel, 1995). Suite aux résultats obtenus concernant la richesse spécifique, nous avons comparé les moyennes des abondances totales pondérées des *Haplochromis* spp. des zones rocheuses de chacune des régions en séparant les deux types d'engins de pêche. Les deux moyennes, quelque soit l'engin de pêche considéré, ne sont pas significativement différentes (T-test, $n = 19$ pour la pêche au filet et $p = 0,28$; $n = 20$ pour la pêche à la ligne et $p = 0,77$).

On observe donc un appauvrissement de la faune ichthyque en *Haplochromis* spp. des zones rocheuses qui n'est pas compensé par une augmentation de l'abondance.

Si, d'après les résultats obtenus, aucune relation n'a pu être mise en évidence entre la richesse spécifique et les activités anthropiques, l'absence de données antérieures à leur impact possible rend toutes interprétations et conclusions difficiles.

Une expédition du HEST en 1986 (Sevenster, 1986) avait testé l'effet insulaire sur les *Haplochromis* des zones rocheuses mais seulement sur 5 stations : Anchor Island, « Mushroom » Island (Nyegezi Rocks), « Krentebol » et « Python » Island et enfin, Hippo Island. Ils ont effectivement observé une corrélation négative significative entre la distance à la source et le nombre d'espèces capturées mais pas de corrélation entre le périmètre des îles, sans tenir compte la profondeur, et le nombre d'espèces. Mais le nombre d'espèces qu'ils ont capturées est nettement plus important que celui observé en 1991/92 pour un effort de pêche plus important en 1992. Certaines de ces espèces ont complètement disparu des captures. Il est

probable que la prédation de la perche du Nil est eue une incidence sur les communautés des zones rocheuses.

Les Cichlidés des zones rocheuses représentent un apport non négligeable de protéines animales supplémentaires aux populations locales. De plus, les pêcheurs utilisent ces poissons comme appât pour des lignes de fond posées la nuit pour la capture de perches du Nil. Nous avons vérifié s'il existait également une corrélation entre les captures à la ligne que nous avons réalisées et l'abondance pondérée des espèces ($n = 11$, $r = 0,765$, $p < 1\%$). Il s'avère que l'abondance est plus faible lorsque des pêcheurs ont été présents récemment sur un site. L'action des pêcheurs est ponctuelle. En général, ils se déplacent de site en site. Les pêches effectuées sur des stations présentant des activités récentes de pêcheurs locaux n'ont permis la capture que d'un très faible nombre de poissons et, de ce fait, une représentation faible en espèces. La mesure de cet impact est également difficile à effectuer car on ne connaît pas le temps qu'il faut aux espèces des zones rocheuses pour coloniser un milieu.

Après cette première approche, nous allons présenter la distribution des espèces des zones rocheuses dans le Mwanza Gulf.

4. Répartition des espèces des zones rocheuses

Nous avons vu, dans le précédent chapitre, que la richesse spécifique était dépendante d'un effet région. Nous allons aborder ici la répartition des espèces dans le Mwanza Gulf.

En raison de la méthode d'échantillonnage et de l'absence de corrélation entre les abondances relatives de chaque espèce pour les deux engins, il est possible que certaines variations soient, en partie, le reflet de la population locale, c'est-à-dire du lieu de pêche et non de la station entière. De ce fait, nous allons juste présenter les tendances observées.

4.1. Méthode

Les tableaux biologiques quantitatifs des effectifs pondérés de capture ont été transformés par la fonction $\ln(x+1)$ pour homogénéiser les valeurs et les variances.

Dans un premier temps, afin de réaliser une cartographie des abondances, nous avons soustrait aux valeurs normalisées la moyenne totale des abondances pour l'espèce. Cela a été réalisé séparément sur les données de la pêche à la ligne et des pêches aux filets maillants.

4.2. Résultats

La répartition des poissons dans le Mwanza Gulf n'est pas homogène pour toutes les espèces [voir Figure 4.1 p. 71 et 4.2 p. 72 et Tableau 4.1 p. 70].

H. "velvet black" est l'espèce la plus répandue. Elle est l'espèce ubiquiste par excellence.

H. nyererei et *H. "pseudonigricans"* sont moins abondants dans la partie ouest que dans la région est, bien que leur présence soit signalée sur presque toutes les stations. La limite qui les sépare à l'est se situe aux environs de Kilimo Bay [voir Figure 4.1 p. 71 et Figure 4.2 p. 72]. Il apparaît que *H. "pseudonigricans"* est particulièrement abondant lorsque la profondeur est importante.

H. nigricans est présent dans presque tout le golfe et il est plus abondant dans la partie nord du Mwanza Gulf. Sa répartition n'est pas homogène mais ses captures

ont été plus nombreuses dans la région nord-ouest que dans les stations plus au sud.

H. "rockkribensis" a une répartition très hétérogène. Elle est prépondérante sur Kissenda Island.

On peut noter également la présence de *H. "stone"* presque exclusivement dans la région nord

Makobe Island est l'île qui possède le plus d'espèces. On y observe une espèce endémique, *H. "carp"*. Cette espèce de grande taille (maximum de 180 mm de Longueur Standard) n'a été observée, en fait, que sur une petite zone de l'île. La densité de poissons peut être, dans certaines zones, très importante comme nous avons pu l'observer grâce à des observations subaquatiques.

Il apparaît des différences entre les résultats obtenus par les deux méthodes de pêche qui traduisent les différences observées dans les captures.

Suite à cet aperçu de la répartition des espèces, nous allons aborder les relations entre les poissons et les différents types d'habitats rocheux.

Tableau 4.1 - Occurrence des *Haplochromis* spp. dont l'habitat est restreint aux zones rocheuses.

Pour la situation géographique des stations, se reporter aux Cartes 1.2 p. 12 et 1.3 p. 13.

H = *Haplochromis* spp. ;Dans *H. spp. piscivores* est inclus *H. howesi* et *H. "salawe"*.

Stations	Région	Position	<i>H.</i> "velvet black"	<i>H. nigricans</i>	<i>H.</i> "blue scraper"	<i>H.</i> "pseudonigricans"	<i>H. nyererei</i>	<i>H.</i> "rockkribensis"	<i>H.</i> "stone"	<i>H.</i> "carp"	<i>H.</i> "rockpicker"	<i>H. spp.</i> piscivores
Kalumo	1	côte ouest nord	1	1		1		1				
Hippo Isl.	1	côte ouest	1	1		1	1					
Kissenda Isl.	1	côte ouest	1	1		1	1	1	1			
Kisinda Bay	1	côte ouest	1	1		1		1				
Nyamorongu Bay nord	1	côte ouest	1	1		1	1	1				
Nyamorongu Bay sud	1	côte ouest sud	1	1		1	1					
Gabamela Isl.	1	côte est nord	1	1		1						
Anchor Isl.	1	côte est	1	1		1	1	1	1		1	1
Ascari Isl.	1	côte est	1	1		1	1		1			
Butimba Bay nord	1	côte est	1			1						
Fisheries	1	côte est	1	1		1	1					
Ed Isl.	1	côte est	1			1	1		1			
Pim Rocks	1	côte est	1	1		1	1					
Krentebol Isl.	1	côte est	1	1		1	1	1	1			
Gamin Isl.	1	côte est	1	1		1	1		1			
Kilimo Bay nord	1	côte est	1			1	1					
Kilimo Bay sud	1	côte est	1				1					
Kilimo Bay est	1	côte est	1	1		1	1	1	1			
Nyamatala Isl.	1	côte est	1	1		1	1	1				
Python Isl.	1	côte est	1	1		1	1	1	1			
Salawe Arm	2	sud	1					1				
Nyabulabu (Salawe)	2	sud	1	1		1	1					1
Busici Isl.	2	sud - nord	1			1	1					
Matumbi Isl.	2	sud	1			1						
Makobe Isl.	2	Speke Gulf	1	1	1	1	1	1		1	1	

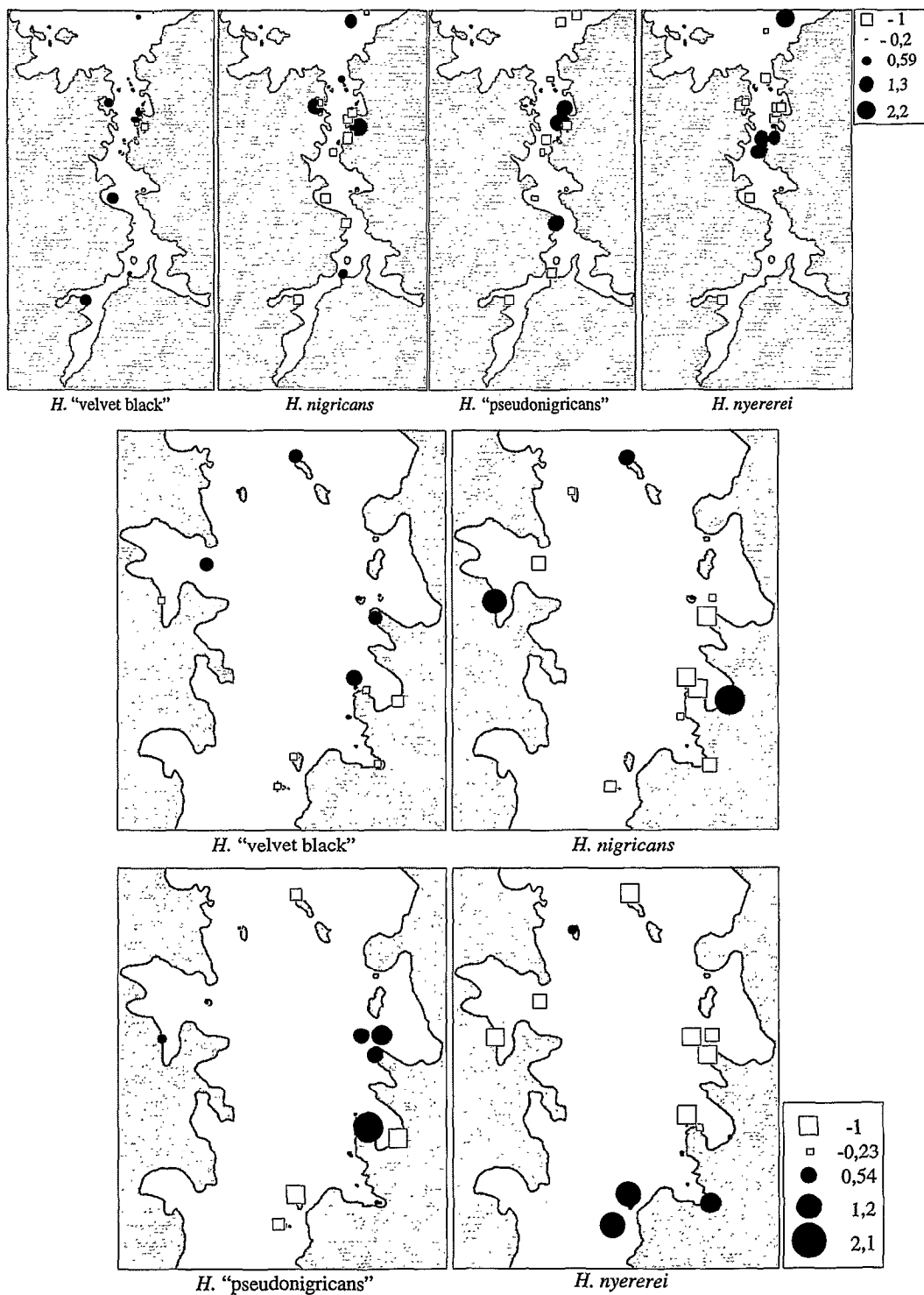


Figure 4.1 - Superposition des valeurs normalisées pour les 4 espèces d'*Haplochromis* les plus abondantes pour la pêche à la ligne.
 La surface des carrés est proportionnelle aux valeurs inférieures à la moyenne totale des abondances, la surface des cercles aux valeurs supérieures à cette moyenne. Les Cartes situées en bas représentent le détail de la partie nord du Mwanza Gulf



Figure 4.2 - Superposition des valeurs normalisées pour les 4 espèces d'*Haplochromis* les plus abondantes pour la pêche au filet.

La surface des carrés est proportionnelle aux valeurs inférieures à la moyenne totale des abondances, la surface des cercles aux valeurs supérieures à cette moyenne. Les Cartes situées en bas représentent le détail de la partie nord du Mwanza Gulf.

5. Relation entre les poissons et l'habitat

Suite à l'étude de la répartition des espèces, les objectifs de notre étude nous amènent à rechercher les préférences d'utilisation de l'habitat des poissons à l'échelle locale pour pouvoir établir des liens entre le type d'habitat et les poissons capturés.

La structure morphologique des zones rocheuses n'est pas homogène et génère différents types d'habitats. Les différences observées sont liées à la taille des rochers. La présence de gros rochers ($\varnothing > 2$ m) implique un nombre de fissures et de cachettes disponibles beaucoup moins important que dans le cas de rochers plus petits. Ceci réduit la possibilité donnée aux *Haplochromis* spp. d'échapper à des prédateurs. De plus, en raison du comportement territorial qui caractérise ces poissons [voir Annexe 1B], la réduction du nombre de cachettes potentielles peut être défavorable pour certaines espèces moins 'agressives' que les autres, et empêcher leur établissement. La taille des individus est également un facteur limitant. Les gros individus ne peuvent occuper que des caches relatives à leur taille.

Les *Haplochromis* spp. du lac Victoria pratiquent tous l'incubation buccale. Les mâles sont polygames et occupent, en général, un territoire où ils se reproduisent et se nourrissent (Van Oijen *et al.*, 1981). Les femelles ne sont pas territoriales, sauf lorsqu'elles incubent. Elles prennent alors la coloration des mâles et défendent un territoire. En général, elles se situent dans de petites caches très près de la surface (Witte, *com. pers.* ; *obs. pers.*). Une étude en milieu naturel de Fernald et Hirata (1977a, 1977b), sur *Haplochromis burtoni*, a montré que les femelles se situent en dehors des territoires des mâles, en groupe, avec les jeunes mâles et n'y vont que pour se nourrir ou se reproduire.

La disponibilité en nourriture, qui est un des facteurs de la compétition, n'est pas limitante car les zones rocheuses sont des milieux très riches où insectes, algues et autres aliments potentiels sont en abondance, ceci d'autant plus que ces poissons se révèlent opportunistes dans leur choix alimentaire (Greerwood, 1981 ; Witte & Van Oijen, 1990).

Toutes ces espèces ayant *a priori* le même comportement, le principe de l'étude présentée dans ce chapitre est de déterminer si certains paramètres biologiques qui sont l'espèce, le sexe, la taille et le stade de maturation, pris séparément, permettent de rendre compte, au moins en partie, de la répartition des individus en fonction du substrat.

5.1. Méthode

- Variables de l'habitat

⇒ petits rochers ($\emptyset < 1$ m) ;

⇒ rochers moyens ($1 < \emptyset < 2$ m) ;

⇒ gros rochers ($\emptyset > 2$ m).

Chacune de ces variables est décomposée en 3 modalités, codées de 1 à 3 et qui correspondent à :

% de recouvrement	0	$0 < \% \leq 50$	< 50
Modalité	1	2	3

- Variables biologiques

- *L'espèce* : numérotée de 1 à 5. Nous n'avons considéré que les espèces les plus représentées dans les captures, c'est-à-dire, dans l'ordre de numérotation, *Haplochromis "velvet black"*, *H. nigricans*, *H. nyererei*, *H. "rockkribensis"* et *H. "pseudonigricans"*.

- *Le sexe* avec 1 pour femelle et 2 pour mâle.

- *La longueur standard*

Nous avons considéré trois catégories, de 1 à 3 qui correspondent à des tailles croissantes.

Longueur standard	< 60	$60 \leq LS \leq 80$	< 80 mm
Modalité	1	2	3

- *Le stade de maturation*

Nous avons regroupé certaines des catégories définies au paragraphe 2.3.2 p. 32 afin d'en limiter le nombre.

Stade de maturation	2	3	>4
Modalité	1	2	3

Nous avons considéré chaque spécimen séparément. En effet, nous avons noté, en fonction des conditions du terrain, le type de substrat sur lequel chaque spécimen a été capturé. Nous avons pu, ainsi, également tester si le stade de maturation, la longueur standard et le sexe reentraient en ligne de compte pour la répartition des poissons.

Cette approche a été effectuée sur 473 spécimens appartenant aux cinq espèces capturées les plus abondantes.

Nous avons utilisé les fréquences d'apparition de chaque catégorie des variables biologiques en fonction du type de substrat.

5.2. Résultats

Les résultats sont consignés dans la Figure 5.1 p. 76. Il apparaît que, quel que soit le paramètre utilisé, les poissons évitent les zones rocheuses à gros rochers, à l'exception de *H. "pseudonigricans"* dont plus de 50% des spécimens y ont été pêchés. *H. "velvet black"* est également très présent dans ce type de milieu. Par contre, *H. nigricans* et *H. "rockkribensis"* y sont quasiment absents. Ces deux espèces montrent une préférence pour les zones mixtes à petits et moyens rochers. *H. nyererei* est particulièrement observé dans les zones à rochers de taille moyenne.

Si on considère le sexe et le stade de maturation, les poissons sont répartis, de façon uniforme, en ce qui concerne les petits et moyens rochers. Par contre, les petits spécimens sont plus abondants dans les zones de rochers moyens et les individus de tailles moyennes dans les petits rochers. Il n'y a pas de différences observées en ce qui concerne les grands spécimens.

La répartition des individus s'effectue donc principalement en fonction de la taille et de l'espèce.

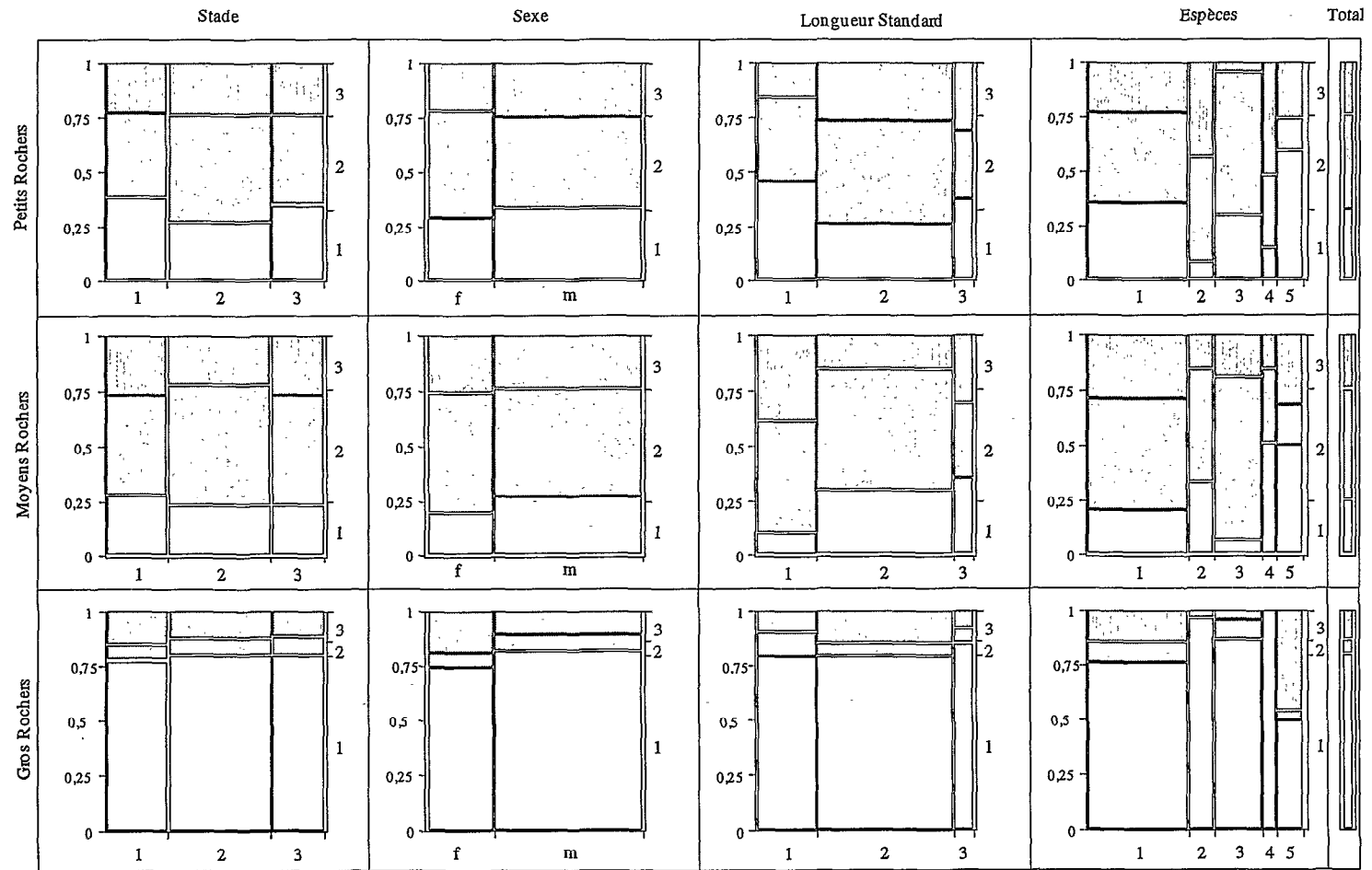


Figure 5.1 - Pourcentage d'individus par catégorie biologique en fonction du type de substrat.

Stade : 1 à 3 en fonction d'un stade croissant de maturité ; (1 = 2 ; 2 = 3 ; 3 = 4 ou 5 selon le tableau 2.2 p. 34).

Sexe : f = femelle; m = mâle ;

Longueur standard : 1 à 3 en fonction d'une taille croissante ;

Espèces : 1 = *H. "velvet black"* ; 2 = *H. nigricans* ; 3 = *H. nyererei* ; 4 = *H. "rockkibensis"* ; 5 = *H. "pseudonigricans"*

Les différences de taille des blocks sont proportionnels aux pourcentages des effectifs rencontrés pour la modalité considéré. Les chiffres figurant à droite des graphiques sont les modalités de pourcentage de recouvrement des rochers, 1 représentant l'absence du type considéré.

5.3. Discussion

Les zones rocheuses composées de gros rochers, c'est-à-dire avec un nombre limité de caches sont donc, comme on pouvait s'y attendre, peu habitées par les individus à l'exception de *H. "pseudonigricans"*. *H. "velvet black"* apparaît de nouveau comme l'espèce la plus répandue et la plus tolérante. On peut voir que la répartition des espèces rend compte de différences selon le type de substrat mais qui ne sont pas clairement définies. Des chevauchements existent. Dans le lac Malawi, les communautés présentent des individus de différentes espèces mais qui cohabitent ensemble bien qu'ayant les mêmes habitudes (Ribbink *et al.*, 1983). Dans les zones sublittorales du lac Victoria, on observe le même phénomène (Goldschmidt, 1990). Les résultats que nous obtenons permettent de penser, en première approche, que ce type de schéma pourrait s'appliquer aux espèces des zones rocheuses, ce qui permettrait en partie d'expliquer la raison pour laquelle des espèces ayant les mêmes habitudes alimentaires se retrouvent en sympatrie comme c'est le cas de *Haplochromis "blue scraper"* et *H. nigricans*. Il est possible, comme dans le lac Malawi, que la morphologie particulière de certaines espèces leur permettent de pouvoir accéder à une source de nourriture située à des endroits plus ou moins abordables pour d'autres espèces qui se nourrissent du même item.

Il apparaît également une répartition différente en fonction de la taille des individus bien qu'il n'y ait pas de différence dans la répartition entre sexes et selon le stade de maturité. On peut penser qu'un certain nombre d'individus de même taille se retrouvent en groupe. Pour des individus non territoriaux, le phénomène de 'schooling' peut permettre une meilleure possibilité pour échapper à d'éventuel prédateur comme c'est le cas dans le lac Malawi (Iles, 1960). Ribbink *et al.* (1983) ont également observé que ce type de comportement permettait à des mâles adultes non territoriaux de pouvoir venir se nourrir sur le territoire de mâles territoriaux, ceux-ci ne pouvant défendre leur territoire devant un trop grand nombre d'intrus. Nous avons pu observer fréquemment, au bord de l'eau ou sous l'eau, des groupes de poissons venant se nourrir de la couverture algale. Néanmoins, on peut se poser la question si on a affaire à des groupes familiaux ou bien si les groupes observés proviennent de différentes portées.

Si les résultats que nous avons obtenus apportent certaines informations, le couplage des différents paramètres étudiés permettrait d'apporter plus d'informations mais demande des analyses statistiques que nous n'avons pu mettre

en oeuvre en raison de leur complexité. Il faut également tenir compte des limites dues à l'échantillonnage, c'est-à-dire la capturabilité des individus en fonction de leur taille ou de la zone rocheuse considérée.

Nous avons pu voir ici une première approche de la complexité des relations existant entre des espèces proches vivant en sympatrie. De nombreux travaux restent à faire afin de pouvoir apporter plus d'éléments concernant les peuplements de Cichlidés des zones rocheuses.

6. Synthèse des résultats et conclusion

Nous avons pu mettre en évidence dans ce premier chapitre que, à l'échelle de la région, la richesse spécifique en *Haplochromis* spp. dont l'habitat est restreint aux zones rocheuses est dépendante de la distance d'une source potentiel de colonisateurs. Si le rôle des actions anthropiques n'a pu être mis clairement en évidence, il est probable qu'elles ont eu un impact sur les communautés des zones rocheuses. En raison des limites imposées par l'échantillonnage, il n'est pas possible de déterminer dans quelles mesures les actions anthropiques et les variables géomorphologiques ont eu une influence sur une espèce particulière.

Il semble qu'il existe un consensus entre les différentes espèces. En considérant les variables biologiques et en faisant abstraction de la notion d'espèce, on observe une grande homogénéité dans les préférences des individus en ce qui concerne le substrat. Seule la taille des individus et l'espèce montrent des différences qui ne sont pas significatives pour toutes les espèces, ce qui peut indiquer une microrépartition liée au substrat et/ou à la présence des autres espèces.

Dans le lac Malawi, on trouve des communautés qui diffèrent les unes des autres par le nombre d'espèces et l'abondance relative de ces espèces (Ribbink *et al.*, 1983 ; Ribbink, 1988).

Deux types d'espèces sont observées dans les zones rocheuses :

- Des espèces eurytopes c'est-à-dire dont l'habitat n'est pas restrictif ;
- Des espèces sténotopes c'est-à-dire dont l'habitat est restreint à un type particuliers de rochers.

A première vue, les membres d'une communauté de poissons du lac Malawi semblent coexister avec un chevauchement considérable dans l'utilisation de l'espace et de la nourriture. Quand on regarde en détail, il apparaît que la répartition des poissons se fait selon principalement la profondeur. La prise alimentaire est également un élément qui peut permettre à deux espèces de cohabiter ensemble. Par exemple, *Labeotropheus* sp. a la possibilité, avec sa bouche infère, d'aller brouter les algues entre les rochers ou en surface. Ce n'est pas le cas des *Pseudotropheus* spp. qui raclent les algues en se positionnant perpendiculairement au substrat (Ribbink *et al.*, 1983 ; Ribbink, 1988). La territorialité est également très développée chez les poissons de la zone rocheuse et a un rôle important dans leur répartition en raison d'espèces plus 'agressives' que d'autres.

On observe le même type de communauté dans le lac Tanganyika (Hori *et al.*, 1983 ; Takamura, 1983a ; 1983b ; Yamaoka, 1983). Mais la comparaison est difficile car les poissons du lac Tanganyika sont également, pour une bonne partie, des pondeurs sur substrat. Leur comportement diffère de celui des incubateurs buccaux.

En première approche, il apparaît que le schéma observé dans le lac Victoria peut être similaire à ceux observés dans les zones rocheuses des deux autres grands lacs africains. Mais de nombreux travaux restent à faire pour le confirmer.

Un premier problème qui se pose pour l'étude des poissons de ce lac, est le manque de visibilité dans l'eau qui empêche quasiment toute approche directe.

Le deuxième problème majeur avec les poissons du lac Victoria est la notion d'espèces. La différenciation entre certains individus de deux espèces sympatriques peut poser des problèmes, surtout lorsque l'on a affaire à des femelles. De même, en situation d'isolement géographique et de confinement plus ou moins long, on peut s'attendre à des modifications d'ordre morphologique, écologique, éthologique et génétique. Dans quelle mesure peut-on séparer deux espèces entre elles ? Cela pose le problème de l'utilisation du niveau taxinomique 'espèce' pour une approche écologique.

L'ensemble de ces considérations nous a amené à procéder à une approche plus fine à l'échelle d'une station en utilisant la morphologie comme représentative d'une fonction écologique et/ou éthologique.

Approche
écomorphologique



L'écomorphologie, définie comme l'étude des relations entre l'écologie et la morphologie fonctionnelle, postule que la morphologie d'un animal est en rapport avec son écologie (Block *et al.*, 1991). La morphologie est un paramètre fondamental qui doit être examiné quand on veut décrire et comparer des formes d'organismes dans des études écologiques ou en biologie de l'évolution (Motta & Kotrschal, 1992). La taxinomie qui traite de la classification des organismes, se base sur des différences morphologiques et peut être particulièrement difficile à aborder quand on travaille avec des groupes d'espèces jumelles.

Les Cichlidés des Grands Lacs d'Afrique de l'Est forment un remarquable exemple de radiation adaptative (Fryer & Iles, 1972 ; Greenwood, 1974 ; 1981) [voir Annexe 1B]. Ces poissons montrent des spécialisations extrêmement diverses dans l'anatomie de leurs organes de préhension alimentaire (Greenwood, 1974 ; 1981 ; Witte & Van Oijen, 1990 ; Van Oijen, 1991). Cette diversité morphologique est le reflet de l'aptitude des Cichlidés à se spécialiser pour une catégorie de proies. Les poissons montrant des organes similaires de préhension alimentaire sont habituellement placés ensemble dans le même groupe trophique. Les caractéristiques taxinomiques employées pour décrire une espèce sont habituellement liées à ces structures. Il faut également y ajouter la forme générale du corps et la coloration.

Néanmoins, les espèces du lac Victoria montrent une très forte plasticité phénotypique (Barel *et al.*, 1976 ; Witte *et al.*, 1990 ; Huysseune *et al.*, 1994), ce qui demande au systématicien une multiplication des variables pour regrouper les individus en espèces (Barel *et al.*, 1977 ; Greenwood, 1981 ; Snoeks *et al.*, 1987a ; 1987b). Les différences morphologiques sont fréquemment plus importantes entre individus de la même espèce qu'entre espèces jumelles de la même communauté (Greenwood, 1981 ; Hoogerhoud *et al.*, 1983). Selon Mayr (1974), cette étape de différenciation morphologique doit être corrélée à d'autres caractéristiques biologiques telles que le comportement, l'écologie et la physiologie. Cependant, peu d'informations sur les *Haplochromis* spp. sont disponibles en ce qui concerne l'effet de facteurs écologiques sur la plasticité phénotypique durant les stades avancés de l'ontogenèse (Witte *et al.*, 1990).

Nous avons vu, dans la Partie I, que la répartition des poissons était en partie liée à la région et à l'habitat. Dans le cas de communautés isolées, on peut s'attendre à des différences phénotypiques écologiques et morphologiques entre deux populations d'une même espèce. En partant du postulat énoncé dans le paragraphe précédent que la morphologie du poisson est corrélée à son écologie, nous avons utilisé comme outils des critères anatomiques qui sont représentatifs d'une fonction

biologique (comme la longueur intestinale à relier avec le régime alimentaire). Le principe est de caractériser des groupes d'individus selon leur morphologie et de relier ces critères à des aspects de la biologie (régime alimentaire, comportement reproducteur et social...).

Puisque des différences pouvaient exister entre deux populations, il nous a semblé nécessaire de ne travailler, pour cette première approche, que sur les poissons provenant d'une unique station. Notre choix s'est également porté sur une seule espèce, *H. nyererei*, qui est une des plus facile à déterminer en raison de son patron de coloration rouge.

Trois aspects ont été abordés dans cette partie :

- 1 - Nous avons d'abord regardé si la morphologie pouvait être représentative du régime alimentaire ;

- 2 - Nous avons ensuite étudié les variations intraspécifiques chez *Haplochromis nyererei*, selon deux groupes de caractéristiques :

- morphologiques ;
- biologiques ;

- 3 - Enfin, nous avons étudié, par une approche morphologique, les variations d'un caractère lié à la communication, les ocelles de la nageoire anale.

1. Le milieu

1.1. Choix du site

La station choisie est l'île de Nyamatala Island, qui se situe près de la côte est du Mwanza Gulf [voir Carte 1.3 p. 13]. Son périmètre est d'environ 1700 m et la profondeur moyenne à proximité est de 13 m avec un maximum de 20 m. Notre choix s'est porté sur cette île car *H. nyererei* est majoritaire dans les pêches.

1.2. Composition des pêches réalisées à Nyamatala Island

Les poissons proviennent de pêches réalisées en avril 1991. *H. nyererei* est l'espèce la plus abondante [voir Tableau 1.1 ci-dessous]. Les deux autres espèces les plus représentées sont *H. "velvet black"* et *H. nigricans*. Nous retrouvons donc ici les trois espèces principales qui composent les peuplements des zones rocheuses [voir Partie I § 2.4 p. 35]. Néanmoins, les abondances sont différentes de celles rencontrées habituellement, où *H. "velvet black"* est l'espèce majoritaire.

Toutes les données relatives aux poissons capturés seront trouvées en Annexe 3.

Tableau 1.1 - Effectifs des captures à Nyamatala Island.
m = mâles ; f = femelles.

	Ligne			Filet			Total		
	m	f	Total	m	f	Total	m	f	Total
<i>H. "velvet black"</i>	10	6	16	7	4	11	17	10	27
<i>H. nigricans</i>	4	3	7	7	3	10	11	6	17
<i>H. "pseudonigricans"</i>	1		1		1	1	1	1	2
<i>H. nyererei</i>	29	18	47	12		12	41	19	59
<i>H. "rockkribensis"</i>		1	1	3		3	3	1	4
Total <i>Haplochromis</i> spp.	44	28	72	29	8	37	73	36	109
<i>Labeo victorianus</i>						10			10
<i>Lates niloticus</i>						2			2
<i>Bagrus docmak</i>			2						2
Total			74			49			123

2. Relations entre régime alimentaire et morphologie

Deux raisons nous ont amenés à étudier le régime alimentaire :

D'une part, le partage des ressources alimentaires a souvent été considéré comme un indicateur de la compétition interspécifique. Cette idée appuie l'hypothèse que la compétition est un des moteurs de l'évolution. Elle a deux types d'actions possibles (Barbault, 1993) :

- elle peut modifier le phénotype de l'individu moyen (morphologie, physiologie et éthologie) ;

- elle peut exercer un effet sélectif qui transforme les performances écologiques de l'une ou de chacune des populations en présence, par suite de changements de leur structure génétique.

Les communautés de poissons dans les Grands Lacs se composent principalement de Cichlidés dont certaines espèces présentent le même régime alimentaire mais qui ont une répartition distincte dans l'espace et le temps [voir annexe 1B]. Nous avons pu voir que, dans les zones rocheuses, la connaissance des relations entre les espèces est importante pour tenter d'expliquer les structures d'abondance. De ce fait, l'étude du régime alimentaire pourra nous apporter des éléments quant à la coexistence d'espèces proches dans un milieu géographiquement restreint.

Une des caractéristiques des poissons Cichlidés du lac Victoria est de présenter des structures anatomiques liées à des régimes ou des comportements alimentaires [voir Annexe 1B]. Ces adaptations sont particulièrement visibles au niveau de la dentition labiale et pharyngienne avec, par exemple, une molarisation des dents pharyngiennes pour les molluscivores 'broyeurs'. À Nyamatala Island, des trois espèces les plus abondantes, *H. nyererei*, *H. "velvet black"* et *H. nigricans*, seule cette dernière possède une dentition labiale qui présente une spécialisation dans le 'broutage' des algues épilithiques. Les deux autres se rapprochent du type généraliste (Greenwood, 1981) mais *H. "velvet black"* présente toutefois des structures de la dentition qui tendent vers une spécialisation de 'brouteur' d'algues [voir Partie I § 1.2.3.2 p. 23]. Ces critères sur la dentition sont, en partie, la base de la taxinomie des Cichlidés (Barel *et al.*, 1977 ; Greenwood, 1981 ; Trewavas, 1983 ; Poll, 1986 ; Eccles & Trewavas, 1990). De plus, les observations préliminaires effectuées sur le terrain lors de l'identification des spécimens nous ont permis de noter des différences intraspécifiques dans certaines caractéristiques de la dentition.

Nous avons également mesuré la longueur intestinale (LI) car le rapport entre celle-ci et la longueur standard (LS) ($R_{IS} = LI/SL$) donne une idée du type de régime alimentaire. En effet, les phytophages possèdent, dans la plupart des cas, un long tractus digestif présentant de nombreuses circonvolutions, souvent très complexes (Yamaoka, 1985). Le rapport R_{IS} varie également en fonction de l'âge et de l'espèce chez les *Haplochromis* spp. (Ulyel, 1991). Il a été utilisé dans la tentative de Greenwood (1981) pour séparer les *Haplochromis* du lac Victoria en différents genres.

Cette étude ayant été faite sur des spécimens récoltés à un même moment précis dans l'année, nous avons estimé que, dans des conditions similaires de disponibilité en nourriture, les contenus stomacaux étaient représentatifs des préférences alimentaires des individus. Nous avons donc cherché à voir si les variations morphologiques pouvaient être corrélées entre elles et être représentatives du régime alimentaire.

2.1. Matériels et méthodes

2.1.1. Régimes alimentaires

La récolte et la conservation des viscères sont décrites au § 2.3.2 p. 32 de la Partie I. Les spécimens ont été capturés à quelques jours d'intervalle.

Divers auteurs ont proposé plusieurs méthodes pour donner une image relativement précise des régimes alimentaires. Ces méthodes ont été énumérées et critiquées notamment par Hynes (1950), Lauzanne (1977) et Hyslop (1980). Nous les décrivons ci-dessous :

- la méthode d'occurrence qui consiste à mesurer, pour un item donné, le pourcentage d'estomacs le contenant par rapport au nombre d'estomacs contenant de la nourriture ;
- la méthode numérique qui consiste à mesurer le pourcentage du nombre d'une catégorie de proies par rapport au nombre total de proies pour l'ensemble de l'échantillon étudié ;
- la méthode volumétrique qui consiste à mesurer le pourcentage du volume d'une catégorie de proies par rapport au volume total de l'ensemble des proies ;
- la méthode de dominance qui consiste à compter le nombre d'estomacs dans lesquels une proie apparaît comme dominante ;

- la méthode des points. C'est une combinaison des méthodes volumétriques et numériques qui consiste à attribuer un nombre de points à un type de proies en rapport avec le volume qu'elle occupe dans l'estomac.

Dans notre étude, différents problèmes se posaient. La présence d'algues filamenteuses empêche l'utilisation de la méthode numérique. En effet, dans quelle mesure peut-on compter des morceaux d'algues de différentes tailles et les considérer comme équivalents ? En raison de la subjectivité de l'observateur, la méthode des points n'est également pas fiable. Notre choix s'est donc porté sur les méthodes d'occurrence et volumétrique. Néanmoins, la méthode volumétrique a ici l'inconvénient de ne pouvoir permettre de réunir et de sécher proprement les algues en raison de leur petite taille. De même, la faible contenance totale des estomacs des *Haplochromis* spp. rend difficile l'utilisation d'une seringue pour avoir une mesure volumétrique précise par déplacement d'un liquide. Afin de pallier à ces problèmes, nous avons étalé le mieux possible les contenus stomacaux sur une feuille quadrillée et séparé les items les uns des autres (Hyslop, 1980). En comptant le nombre total de cases occupées, qui nous donne le volume total du contenu stomacal, et celui où sont présents les différents items, on obtient une estimation du volume de chaque catégorie de proie. Cette méthode, pour des petits estomacs comme c'est le cas ici, donne des résultats avec une marge d'erreur de 3 à 5 % (Hyslop, 1980).

L'identification des algues a posé des problèmes. De même, nous n'avons pas trouvé un seul insecte entier. Nous n'avons observé que des morceaux de cuticules ou d'appendices. Nous avons donc principalement séparé les contenus stomacaux en deux catégories : insectes et algues, pour une analyse quantitative.

Pour caractériser le régime alimentaire, nous avons utilisé l'Indice Alimentaire (IA) défini par Lauzanne (1977), qui tient compte à la fois du pourcentage d'occurrence (% Occ) et du pourcentage volumétrique (% V) de la proie :

$$IA = \frac{\% \text{ Occ} \times \% \text{ V}}{100}$$

Après séparation des deux catégories sous la loupe binoculaire et identification des algues sous microscope, nous avons réalisé une analyse qualitative sur les items les plus abondants. Nous avons trouvé dans les estomacs :

• 4 catégories d'algues :

- 1 • Chlorophycées filamenteuses (CHF) ;
- 2 • Chlorophycées unicellulaires (CHU) ;
- 3 • Cyanophycées (CYA) ;
- 4 • Diatomophycées (DIA) ;

• 8 catégories d'animaux :

- 1 • Insectes : larves d'Éphéméroptères (EPH) ;
- 2 • Insectes : larves de Diptères (Chironomidés) (CHI) ;
- 3 • Insectes : larves de Trichoptères (TRI) ;
- 4 • Insectes adultes ;
- 5 • Crustacés : Copépodes ;
- 6 • Crustacés : Cladocères ;
- 7 • Nématodes ;
- 8 • Autres.

Les cinq dernières catégories d'animaux ne sont que peu représentées.

Afin de comparer le régime alimentaire des trois espèces étudiées ici (*H. nyererei*, *H. nigricans* et *H. "velvet black"*) ainsi que la relation entre le régime alimentaire et le R_{IS} , nous avons utilisé le coefficient de corrélation par rang de Spearman, en raison du caractère semi-quantitatif des données (Scherrer, 1984).

2.1.2. Caractères morphologiques

Les méthodes de prélèvements et traitements des échantillons récoltés sont mentionnées au § 2.3.2 p. 32 Partie I.

Les données morphométriques ont été acquises à l'aide de la méthode mentionnée au § 3.2.1.1 p. 98 Partie II à l'exception de la longueur intestinale totale (LI) qui a été mesurée à l'aide d'une règle graduée. Nous avons étalé puis étiré l'intestin au maximum pour le mesurer.

La croissance de l'intestin obéit généralement à une loi d'allométrie qui peut être définie grâce à l'équation :

$$LI = bLS^a$$

Après transformation logarithmique, on obtient une équation de droite de la forme $y = ax + b$:

$$\text{Log LI} = a\text{LogLS} + \text{Logb}$$

où a est la pente de la droite et est constant,
et Logb est l'indice initial de croissance et est constant.

Nous avons comparé les pentes et les origines des droites de régression obtenues entre espèces par une analyse de covariance (Scherrer, 1984).

Une comparaison de ce type entre sexes de la même espèce ne peut pas apporter d'information pertinente, car, chez certains *Haplochromis* spp., le rapport R_{IS} varie en fonction de l'âge de l'individu (Ulyel, 1991).

2.2. Résultats

2.2.1. Régime alimentaire

Les résultats observés montrent clairement une prédominance des algues dans les estomacs des poissons étudiés [voir Tableau 2.1 p. 92]. *H. nigricans* et *H. "velvet black"* sont nettement phytophages avec un IA pour les insectes peu important. Celui de *H. "velvet black"* est plus élevé que celui de *H. nigricans*. En effet, *H. nigricans* possédant la structure dentaire typique d'un brouteur d'algues, on s'attend donc à ce que son régime alimentaire soit principalement phytophage. En revanche, *H. "velvet black"* est un poisson avec une structure dentaire de type généraliste, mais qui présente des tendances de spécialisation vers un régime de brouteur d'algues épilithiques. Son régime devrait donc être moins strict. Ces deux

hypothèses sont corroborées par l'étude des contenus stomacaux. Pour ces deux espèces, la différence entre sexes est faible.

H. nyererei semble omnivore mais à tendance phytophage. Il existe une différence de régime alimentaire entre les sexes. En effet, les femelles ont une alimentation principalement composée d'algues, au contraire des mâles qui se nourrissent autant d'algues que d'insectes.

On notera que les IA des femelles *H. nyererei* et *H. "velvet black"* sont quasi-identiques pour les deux items, algues et insectes.

Pour toutes les espèces de poissons étudiés, les algues les plus abondantes sont les Diatomophycées et les Cyanophycées [voir Tableau 2.2 p. 92]. Mais le pourcentage d'occurrence d'algues filamenteuses est important chez les mâles *H. nigricans*, et diminue d'environ un facteur 2 chez *H. "velvet black"* puis *H. nyererei*, ce qui peut être relié à l'adaptation des dents en 'râpe'. Ce pourcentage est double chez les mâles *H. nigricans* par rapport aux femelles. Il est également plus important chez les mâles *H. "velvet black"* que chez les femelles. Ce dernier point peut être relié au comportement territorial. En effet, les algues filamenteuses sont attachées au substrat et doivent être arrachées. Les femelles devant aller se nourrir sur le territoire des mâles sont régulièrement chassées et n'ont donc pas la possibilité de 'brouter' en toute quiétude.

Les insectes les plus abondants sont les Chironomides. On peut noter l'absence de Trichoptères dans les estomacs de *H. nigricans*. Il est possible que la morphologie de leur tête très arrondie ne leur permette pas d'aller chercher les Trichoptères dont les fourreaux sont situés sur les faces protégées des rochers (*obs. pers.*).

Les spécimens des trois espèces les plus abondantes observées à Nyamatala Island et capturés à la même époque, ont donc des différences dans leurs préférences alimentaires, mais présentent une variabilité intraspécifique importante dans cette préférence.

Tableau 2.1 - Pourcentages d'occurrence (% Occ) et de volume (% V), indices alimentaires (IA) pour les trois *Haplochromis* spp..
 n = nombre d'estomacs ; f = femelle - m = mâle - T = total.

Espèce	Sexe	n	Algues			Insectes		
			% V	% Occ	IA	% V	% Occ	IA
<i>H. nigricans</i>	f	5	88,70	80,00	70,96	11,30	60,00	6,78
	m	12	90,31	91,67	82,79	9,69	33,33	3,23
	T	17	89,94	88,24	79,36	10,06	41,18	4,14
<i>H. "velvet black"</i>	f	10	76,72	70,00	53,70	23,27	50,00	11,64
	m	14	85,48	85,71	73,26	18,67	71,43	13,34
	T	24	80,93	79,17	64,07	21,06	62,50	13,16
<i>H. nyererei</i>	f	16	68,68	81,25	55,80	31,59	37,50	11,85
	m	34	54,51	61,76	33,66	45,49	70,59	32,11
	T	50	60,04	68,00	40,83	40,06	60,00	24,04

Tableau 2.2 - Pourcentages d'occurrence (% Occ) des principaux items pour les trois *Haplochromis* spp..

n = nombre d'estomacs ; f = femelle - m = mâle - T = total.
 CHF = Chlorophycées filamenteuses ; CHU = Chlorophycées unicellulaires ;
 CYA = Cyanophycées ; DIA = Diatomophycées ;
 EPH = Éphéméroptères ; CHI = Chironomidés ; TRI = Trichoptères.

Espèces	Sexe	n	Algues				Insectes		
			CHF	CHU	CYA	DIA	EPH	CHI	TRI
<i>H. nigricans</i>	m	12	60,4	29,2	77,1	77,1	8,3	16,7	0
	f	5	30,0	0	70,0	70,0	20,0	20,0	0
	Total	17	51,5	20,6	75,0	75,0	11,8	17,6	0
<i>H. "velvet black"</i>	m	14	33,9	7,1	35,7	39,3	7,1	32,1	7,1
	f	10	20,0	25,0	50,0	45,0	30,0	10,0	15,0
	Total	24	28,1	14,6	41,7	41,7	16,7	22,9	10,4
<i>H. nyererei</i>	m	33	13,6	8,3	52,3	56,8	3,8	20,4	7,6
	f	14	16,1	23,2	76,8	76,8	5,4	0	12,5
	Total	47	14,4	12,8	59,6	62,8	4,3	14,4	9,0

2.2.2. Relation entre la longueur intestinale et la longueur standard

Nous avons effectué une régression linéaire entre la longueur intestinale et la longueur standard pour chacune des trois espèces majeures capturées à Nyamatala Island [voir Figure 2.1 p. 95]. Les coefficients de corrélation sont significatifs pour chacune des espèces [voir Tableau 2.3 p. 93].

Le test de covariance a été utilisé pour savoir si les fonctions de croissance de la longueur intestinale et la longueur standard sont homogènes pour les trois espèces. Les pentes et les origines des droites diffèrent significativement [voir Tableau 2.4 p. 94]. Malgré cela, les différences observées entre *H. nigricans* et *H. "velvet black"* sont peu prononcées. Ces deux espèces ont une croissance relative de l'intestin par rapport à la taille qui suit globalement la même courbe. En revanche, la différence est nette entre *H. nyererei* et les deux autres espèces, avec une augmentation de la taille beaucoup plus rapide que la longueur intestinale. De plus, le rapport R_{IS} est plus élevé chez *H. nigricans* et *H. "velvet black"* que chez *H. nyererei*. Cela peut être relié au fait que le régime alimentaire connu de ces deux espèces se compose principalement d'algues épilithiques. On observe, en fait, un gradient de *H. nyererei* vers *H. nigricans*. Cela peut se comprendre, car cette dernière espèce possède des caractéristiques morphologiques très adaptées au broutage des algues. En revanche, *H. "velvet black"* et *H. nyererei* se rapprochent plus du type ancestral généraliste, insectivore. Mais *H. "velvet black"* possède une dentition plus adaptée au broutage des algues (plusieurs rangées de dents internes tricuspides disposées de façon étroite et régulière) que *H. nyererei*, ce qui, pour le R_{IS} , explique sa position intermédiaire.

On notera également que l'étendue du R_{IS} est très importante pour les trois espèces. Il existe donc une variabilité intraspécifique pour ce caractère morphologique.

Afin de déterminer si cette variabilité pouvait être liée au sexe, nous avons utilisé un test de Kolomogorov-Smirnov sur le R_{IS} . Il apparaît qu'il n'existe pas de différence significative entre les sexes quelle que soit l'espèce [voir Tableau 2.5 p. 94]. D'autres facteurs, comme l'âge ou le comportement, sont donc également à prendre en compte.

Tableau 2.3 - Caractéristiques du rapport R_{IS} (= LI/LS) et coefficients de corrélation r entre les logarithmes de LI et LS pour les trois espèces majeures d'*Haplochromis* spp. capturées à Nyamatala Island.

n = nombre d'individus ; a = pente de la droite de régression $\text{LogLS} = a\text{LogLI} + b$;
 b = indice initial de croissance.

La dernière colonne indique la significativité des coefficients de corrélations.

Espèce	n	R_{IS} moyen	Écart-type	R_{IS} min	R_{IS} max	r	a	b	Test - F
<i>H. "velvet black"</i>	24	2,42	0,59	1,26	3,43	0,597	1,403	-0,975	< 1 %
<i>H. nigricans</i>	17	3,01	0,54	2,25	3,64	0,727	1,308	-0,260	< 1 %
<i>H. nyererei</i>	49	1,62	0,28	1,16	2,46	0,685	0,742	1,556	< 1 %

Tableau 2.4 - Résultats du test de covariance sur les pentes et les origines des droites de régressions.

ddl = degré de liberté ; F_{obs} = valeurs de F obtenues par les données mesurées sur les poissons ; S = significativité de la valeur F_{obs} .

	Pente			Origine		
	ddl	F_{obs}	S	ddl	F_{obs}	S
<i>H. "velvet black" * H. nigricans</i>	1	19,36	> 1 %	37	24,28	> 1 %
<i>H. "velvet black" * H. nyererei</i>	1	36,23	> 1 %	70	112,78	> 1 %
<i>H. nyererei * H. nigricans</i>	1	30,17	> 1 %	64	278,94	> 1 %
<i>H. "velvet black" * H. nigricans * H. nyererei</i>	2	21,95	> 1 %	86	103,11	> 1 %

Tableau 2.5 - Tests non paramétriques de comparaison de Kolmogorov - Smirnov réalisés entre les R_{IS} par sexe pour chacun de trois *Haplochromis* spp.

* significatif à 5%

f = femelle ; m = mâle ; n = nombre de spécimens capturés. D_{max} = différence maximum observée pour une classe de taille donnée entre le deux échantillons. p = Probabilité d'accepter l'hypothèse H_0 (les distributions des R_{IS} sont égales).

Espèce	n (f)	n (m)	D_{max}	p
<i>H. "velvet black"</i>	9	14	0,357	0,403
<i>H. nigricans</i>	5	12	0,467	0,380
<i>H. nyererei</i>	16	34	0,180	0,552

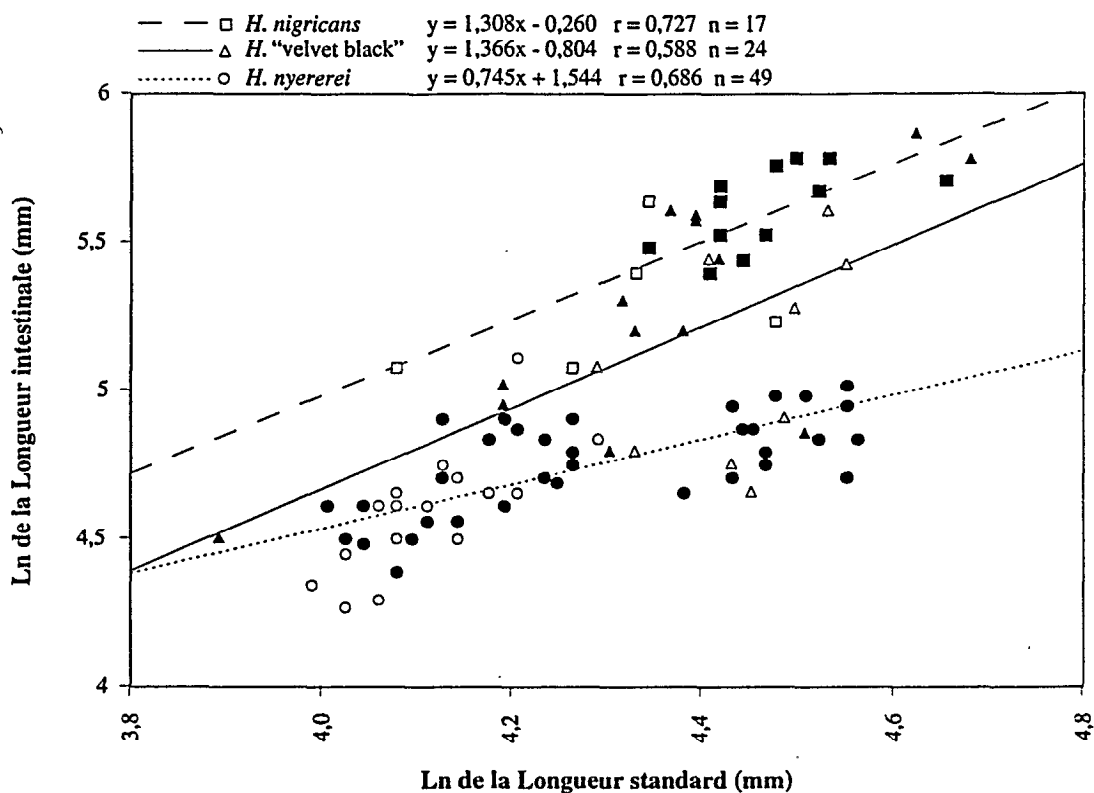


Figure 2.1 - Régression linéaire entre les logarithmes de la longueur intestinale et de la longueur standard.

Les mâles sont figurés en symbole noir, les femelles en symbole blanc.

2.2.3. Relation entre le régime alimentaire et le R_{IS}

Après les études sur le régime alimentaire et le R_{IS} , nous avons déterminé si, à l'échelle des individus, il est possible de relier le R_{IS} avec le contenu stomacal. La corrélation obtenue pour l'ensemble des individus capturés est hautement significative (corrélation de Spearman $r_s = 0,457$, $p = 0,0001$ pour $n = 90$ poissons). De ce fait, le R_{IS} peut être un indicateur du régime alimentaire d'un individu chez ces poissons.

Comme les pêches ont été réalisées à un moment donné et que les contenus stomacaux peuvent être fonction de l'abondance d'une proie dans le milieu [voir Annexe 1B], l'utilisation du R_{IS} peut être alors plus fiable que le résultat du contenu stomacal pour relier les préférences alimentaires aux autres caractéristiques d'un individu.

3. Ecomorphologie d'une population de *Haplochromis nyererei*

Les variations intraspécifiques pouvant être plus importantes que les variations interspécifiques, il nous a semblé nécessaire de travailler, pour cette première approche, sur une seule espèce. Notre choix s'est porté sur *Haplochromis nyererei*, car c'est une espèce facile à déterminer en raison de sa coloration rouge [voir Partie I § 1.2.3.2 p. 20].

La taxinomie des poissons est principalement basée sur l'utilisation de trois grands types de critères morphologiques :

- les caractéristiques morphométriques qui sont des mesures quantitatives directes permettant de définir la forme. Elles sont de deux types :

- ⇒ points remarquables dans un système d'axes défini. Les coordonnées des points sont comparées entre elles.

- ⇒ distances entre points remarquables qui sont anatomiquement définis. Ces distances sont comparées entre elles ;

- les caractères méristiques qui sont les énumérations de structures anatomiques remarquables (écailles de la ligne latérale, rayons des nageoires, branchiospines...).

- les caractères qualitatifs qui sont des informations non numériques sur, par exemple, la coloration, la description de certaines structures anatomiques ou de leurs relations entr'elles.

Trois groupes principaux de variables ont été employées :

- les variables liées à la forme générale du poisson c'est-à-dire des variables morphométriques ;

- les variables liées à la forme de la partie supérieure de la tête ;

- les variables liées au régime alimentaire (caractéristiques dentaires, longueur intestinale, largeur et longueur des mâchoires).

Les variables méristiques (nombre d'écailles et de rayons des nageoires), présentent très peu de variations entre les différentes espèces d'*Haplochromis*. Elles n'ont pas été incluses dans les analyses morphologiques.

3.1. Morphométrie

L'objet de la morphométrie est la description quantitative, l'analyse et l'interprétation des variations de taille et de forme qui sont observées chez les êtres vivants (Rohlf, 1990). C'est l'approche la plus utilisée en taxinomie puisqu'elle permet de caractériser les différences entre groupes d'individus.

Nous allons, dans ce paragraphe, déterminer quels caractères morphométriques peuvent expliquer une partie des variabilités intraspécifiques observées.

3.1.1. Méthodes

3.1.1.1. Acquisition des données

Le lecteur se reportera au § 2.3.2 p. 32 Partie I pour les méthodes de capture des spécimens et de collecte des données sur le terrain.

Une des difficultés majeures en morphométrie est l'homogénéisation des mesures. Par ailleurs, leur précision doit être d'autant plus grande que la morphologie des groupes taxinomiques étudiés présente peu de différences interspécifiques associées à une variabilité intraspécifique très importante, ce qui est le cas des Cichlidés du lac Victoria. Le nombre de distances et d'angles traditionnellement utilisés pour décrire la forme de ces poissons est très important (Barel *et al.*, 1977 ; Coenen *et al.*, 1984 ; Hoogerhoud, 1984 ; Hoogerhoud & Witte, 1981 ; Snoeks, 1988 ; Eccles & Trewavas, 1990 ; Lévêque *et al.*, 1990 ; 1992 ; Van Oijen, 1991).

Deux appareils de mesures sont plus spécialement utilisés actuellement (Fink, 1990 ; MacLeod, 1980) :

- le pied à coulisse qui peut être connecté ou non à un ordinateur. L'utilisation de ce type d'appareil demande une manipulation fréquente des spécimens qui augmente les risques d'erreurs. Il est nécessaire de multiplier les mesures pour minimiser ce risque. Celui-ci s'accroît, néanmoins, lorsque la structure squelettique à mesurer se trouve recouverte par la peau, comme le diamètre orbital, ou si les animaux sont petits ou mal fixés (corps tordu...).

- l'analyse d'images vidéo, qui a pris un développement important récemment, est la deuxième technique. Le principe est de numériser une image des spécimens, puis, sur le moniteur, de mesurer les distances ou de relever les coordonnées des points nécessaires à l'analyse de forme. Si cet appareil permet de

mesurer de nombreux spécimens rapidement, la prise des images peut être une source importante d'erreur en raison des problèmes de contraste et de visibilité pouvant affecter les éléments à mesurer. Des structures recouvertes par la peau le sont également. Néanmoins, par la rapidité d'acquisition des données, c'est actuellement la technique la plus efficace. Mais le coût des appareils et des logiciels d'analyse d'image reste élevé.

Dans le cadre de notre étude, il était nécessaire de pouvoir acquérir des mesures nombreuses (distances, surfaces) et très précises pour comparer les individus entr'eux. En raison de l'absence de matériel vidéo et du manque de précision du pied à coulisse, nous avons mis au point, en collaboration avec C. Fermon et P. Saux (CEA Saclay), un appareil nous permettant d'acquérir ces données. Le principe de fonctionnement est calqué sur celui d'une table à digitaliser [voir Figure 3.1 p. 101]. Après avoir fixé le poisson sur un support, l'utilisateur vise les points remarquables à l'aide du faisceau d'une lampe laser. La reproductibilité pour un point donné est de 98 %, la précision est de 10 μm . Un logiciel sur un micro-ordinateur type PC a été développé pour enregistrer les coordonnées des points, les stocker dans des fichiers et effectuer les calculs de distances, de surface et d'angles [sources du logiciel en Annexe 2]. Les mesures ont été acquises et transférées dans un tableur (Microsoft Excel) afin de les analyser.

La décomposition de la forme corporelle des poissons en points remarquables a été réalisée en fonction des distances et des surfaces à mesurer. Il a été nécessaire de mesurer 85 points pour chaque spécimen [voir Tableau 3.1 p. 99 à 101 et Figure 3.2 p. 102]. Ce nombre important est lié à la nécessité d'acquérir des mesures de surface homogènes entre les poissons. Par exemple, les nageoires des spécimens se déploient plus ou moins selon la façon dont elles ont été fixées. Afin de pouvoir limiter les erreurs, nous avons mesuré la taille des rayons (6 mesurés pour la nageoire dorsale, 6 pour l'anale, 3 pour les pectorales, 3 pour la pelvienne).

Tableau 3.1 - Liste des points dont les coordonnées ont été relevées.

n°	Abréviation	Définition - Vue dorsale
1	mi2-D	Largeur de la mâchoire inférieure - Point Droit
2	mi2-G	Largeur de la mâchoire inférieure - Point Gauche
3	porb1-G	Largeur maximale du museau - Point Gauche
4	porb1-D	Largeur maximale du museau - Point Droit
5	La-G	Largeur du museau au niveau des lacrymales - Point Gauche
6	La-D	Largeur du museau au niveau des lacrymales - Point Droit
7	Ey4-G	Largeur du museau au niveau du préorbital - Point Gauche
8	Ey4-D	Largeur du museau au niveau du préorbital - Point Droit
9	Ey1-G	Largeur Interorbitaire - Point Gauche
10	Ey1-D	Largeur Interorbitaire - Point Droit

n°	Abréviation	Définition - Vue latérale : Corps
11	nc1	Base médiane de la nageoire caudale à l'origine de la ligne latérale
12	nc2	Base dorsale de la nageoire caudale
13	nc3	Extrémité du 1er rayon de la nageoire caudale
14	nc4	Extrémité dorsale de la nageoire caudale
15	nc5	Extrémité médiane de la nageoire caudale
16	nc9	Limite de l'extension des écailles sur la nageoire caudale
17	nc7	Extrémité ventrale de la nageoire caudale
18	nc6	Extrémité du dernier rayon de la nageoire caudale
19	nc8	Base ventrale de la nageoire caudale
20	pd2	Point inférieur de la hauteur minimale du pédoncule caudal
21	pd1	Point supérieur de la hauteur minimale du pédoncule caudal
22	ll1	Extrémité postérieure de la ligne latérale supérieure
23	ll2	Extrémité antérieure de la ligne latérale inférieure
24	na8	Base antérieure de la nageoire anale (1er rayon dur)
25	na7	Extrémité du 1er rayon dur de la nageoire anale
26	na9	Extrémité du 3ème rayon dur de la nageoire anale
27	na6	Extrémité du 3ème rayon mou de la nageoire anale
28	na10	Extrémité du 5ème rayon mou de la nageoire anale
29	na5	Extrémité du 7ème rayon mou de la nageoire anale
30	na11	Extrémité du dernier rayon mou de la nageoire anale
31	na4	Base postérieure de la nageoire anale (dernier rayon mou)
32	na12	Base du 3ème rayon dur de la nageoire anale
33	na3	Base du 3ème rayon mou de la nageoire anale
34	na1	Base du 5ème rayon mou de la nageoire anale
35	na2	Base du 7ème rayon mou de la nageoire anale
36	npl1	Base de la nageoire pelvienne (ventrale)
37	npl2	Extrémité du rayon dur de la nageoire pelvienne (ventrale)
38	npl3	Extrémité du rayon mou le plus long de la nageoire pelvienne (ventrale)
39	npl4	Extrémité du 1er rayon mou de la nageoire pelvienne (ventrale)
40	pi	Point inférieur de la hauteur maximale du poisson
41	nd13	Point supérieur de la hauteur maximale du poisson

Tableau 3.1 (suite) - Liste des points dont les coordonnées ont été relevées.

n°	Abréviation	Définition - Vue latérale : Corps (suite)
42	nd1	Base antérieure de la nageoire dorsale (1er rayon)
43	nd2	Extrémité antérieure de la nageoire dorsale (1er rayon)
44	nd3	Extrémité du 5ème rayon dur de la nageoire dorsale
45	nd12	Extrémité du 10ème rayon dur de la nageoire dorsale
46	nd4	Extrémité du dernier rayon dur de la nageoire dorsale
47	nd11	Extrémité du plus grand rayon mou de la nageoire dorsale
48	nd5	Base du plus grand rayon mou de la nageoire dorsale
49	nd10	Base du dernier rayon mou de la nageoire dorsale
50	nd6	Extrémité du dernier rayon mou de la nageoire dorsale
51	nd9	Base du dernier rayon dur de la nageoire dorsale
52	nd8	Base du 5ème rayon dur de la nageoire dorsale
53	nd7	Base du 10ème rayon dur de la nageoire dorsale
54	npc2	Extrémité du 1er rayon mou de la nageoire pectorale
55	npc3	Extrémité du rayon mou le plus long de la nageoire pectorale
56	npc4	Base du rayon mou le plus long de la nageoire pectorale
57	npc6	Extrémité du dernier rayon mou de la nageoire pectorale
58	npc5	Base ventrale de la nageoire pectorale
59	npc1	Base dorsale de la nageoire pectorale

n°	Abréviation	Définition - Vue latérale : Tête
60	op1	Extrémité postérieure maximale de la tête juste derrière l'opercule
61	op2	Limite ventrale de la tête
62	mi3	Limite postérieure inférieure de la mâchoire inférieure
63	pop4	Extrémité antérieure du limbe préoperculaire postérieur
64	pop3	Extrémité postérieure du limbe préoperculaire postérieur
65	pop2	Extrémité ventrale du limbe préoperculaire postérieur
66	pop1	Extrémité dorsale du limbe préoperculaire postérieur
67	Ey1	Limite orbitale au niveau du neurocrâne
68	Ey2	Point inférieur du postérieur-orbital
69	Ey3	Limite orbitale de l'inférieur orbital
70	Ey4	Point antérieur orbital
71	porb2	Limite inférieure du préorbital
72	mx	Limite postérieure du maxillaire
73	pmx2	Limite postérieure inférieure de la lèvre supérieure
74	mi2	Limite postérieure supérieure de la mâchoire inférieure
75	mi4	Limite antérieure inférieure de la mâchoire inférieure
76	mi1	Limite antérieure supérieure de la mâchoire inférieure
77	pmx1=E	Extrémité antérieure de la mâchoire supérieure
78	ppx1	Limite inférieure du pédicelle prémaxillaire
79	ppx2	Limite supérieure du pédicelle prémaxillaire
80	ppx3	Point du pédicelle prémaxillaire
81	ps1	Point entre le pédicelle prémaxillaire et la courbure au niveau de l'oeil
82	ps2	Point sur la courbure au niveau de l'oeil
83	ps3	Point entre la courbure au niveau de l'oeil et la 1ère courbure de la tête
84	ps4	Point au niveau de la 1ère courbure de la tête
85	ps5	Point entre la 1ère courbure de la tête et la base de la nageoire dorsale

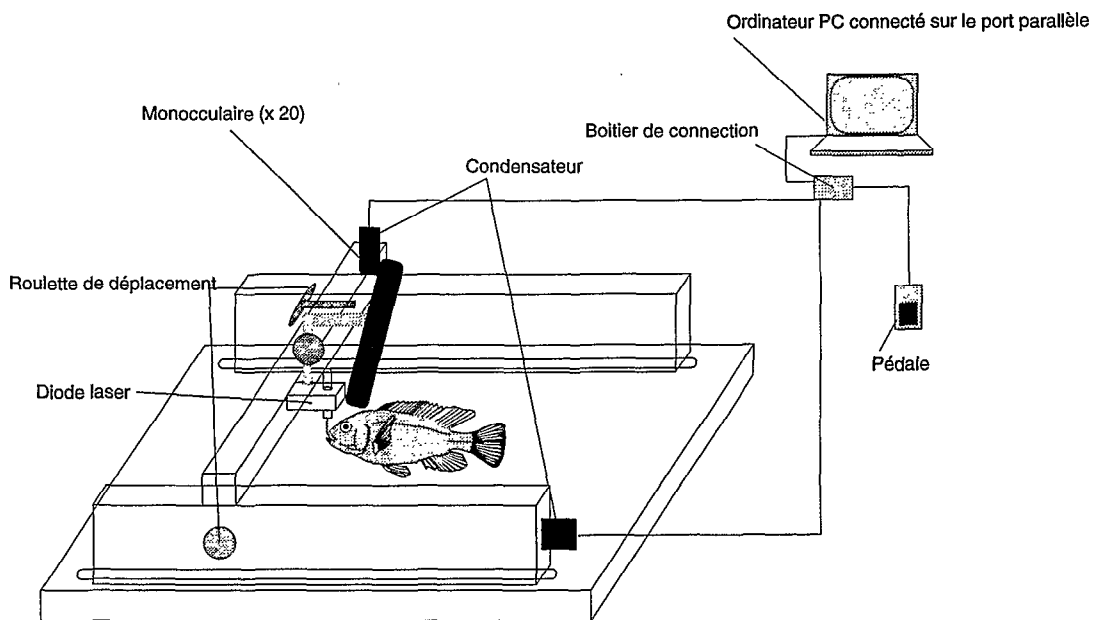
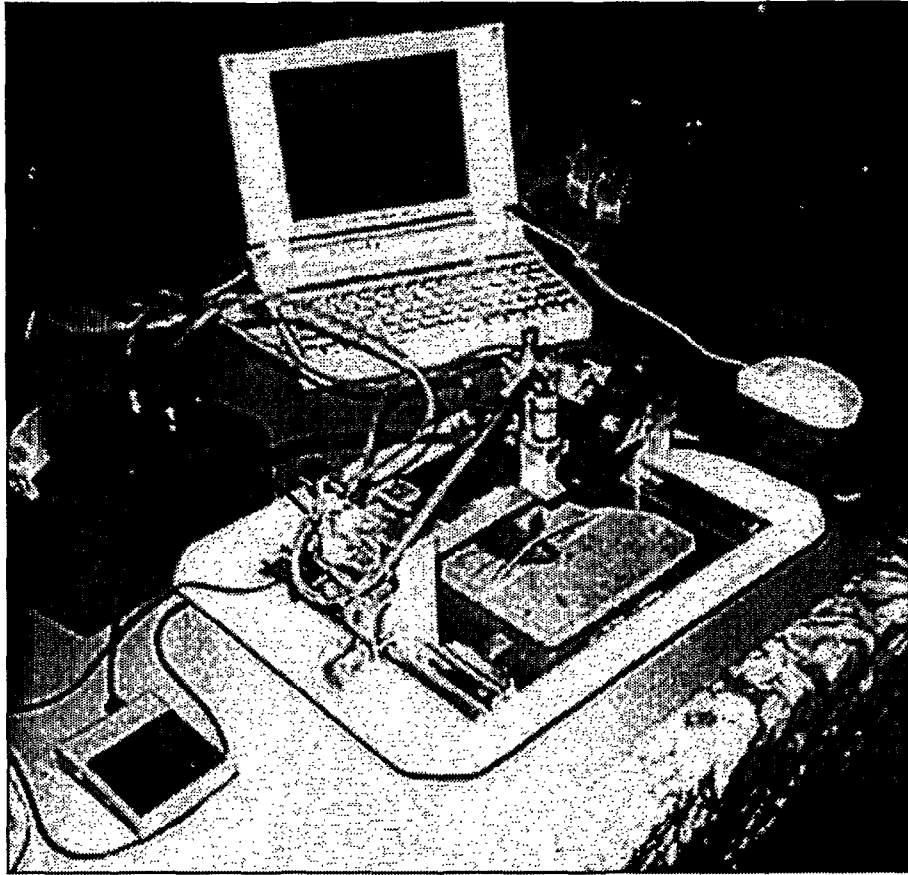


Figure 3.1 - Principe de l'appareil de prises de mesures morphométriques.

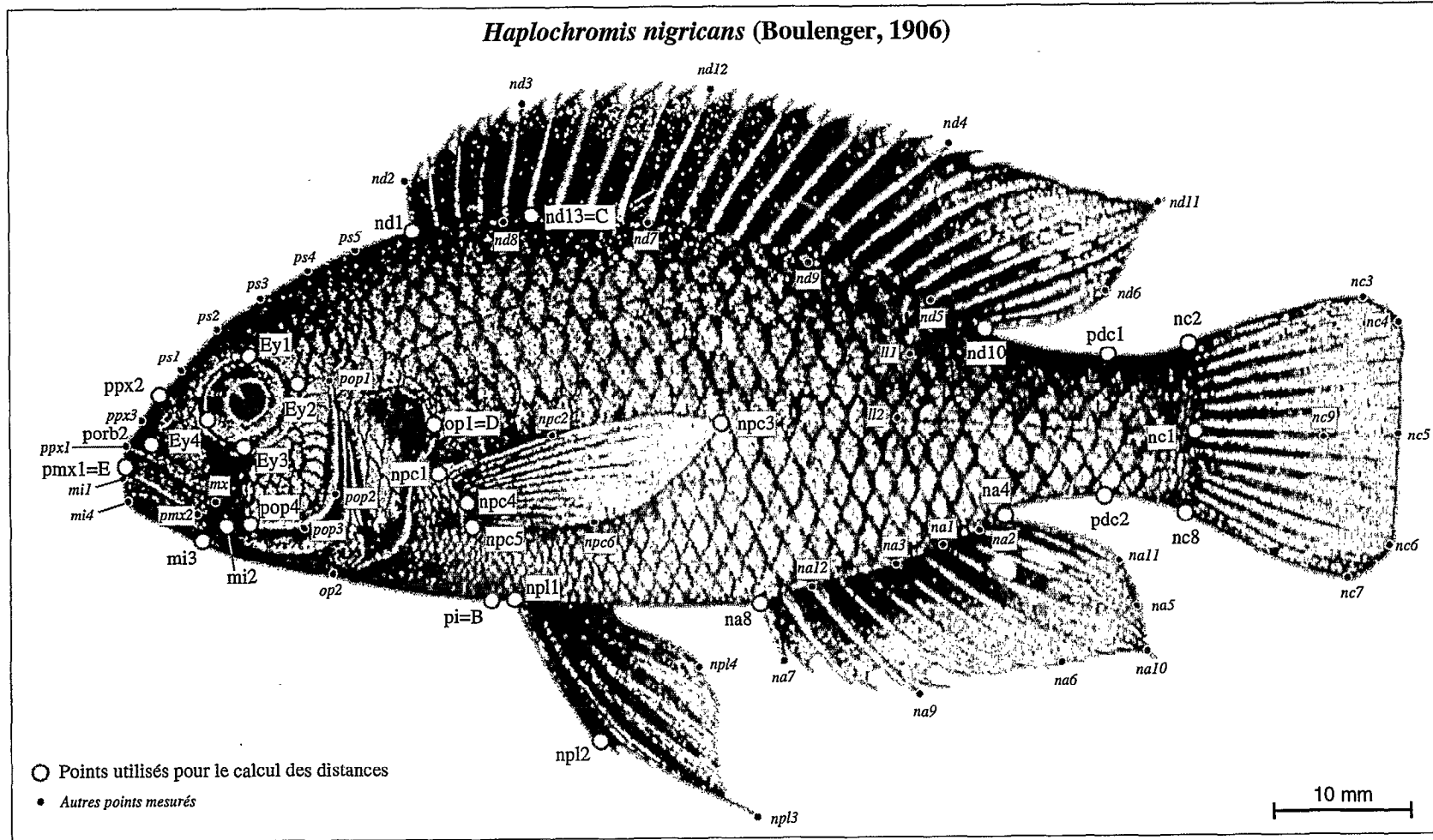


Figure 3.2 - Position des points mesurés.

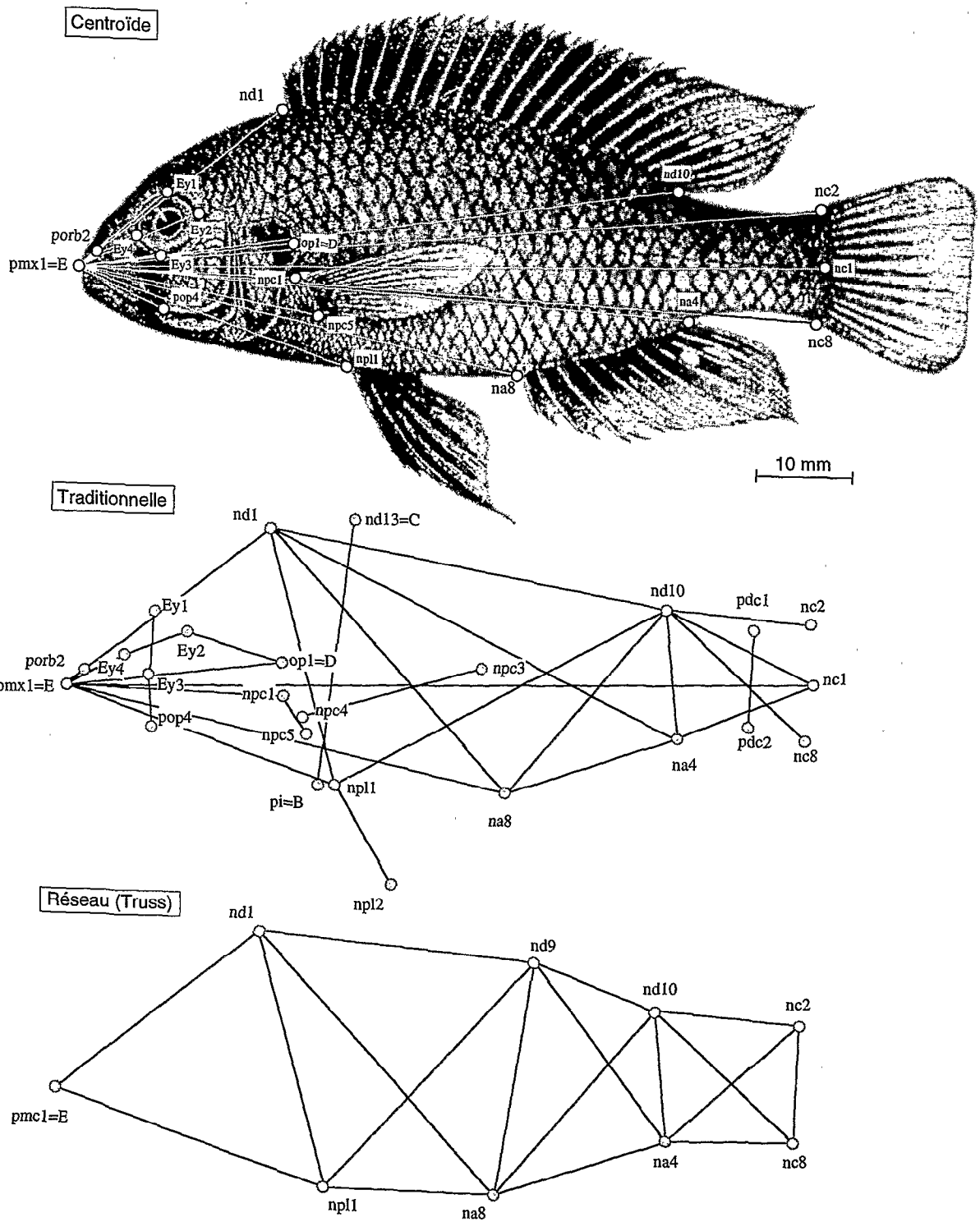


Figure 3.3 - Distances utilisées.

Tableau 3.2 - Variables morphométriques.

* distance utilisée pour la méthode.

Variabiles	Abréviations	Points	Centroïdes	Réseau (truss)	Traditionnelles
Longueur standard	SL	pmx1 - nc1	*		*
Hauteur du corps	BD	pi - nd13			*
Longueur dorsale du pédoncule caudal	CPLd	nc1 - nd10			*
Longueur ventrale du pédoncule caudal	CPLv	nc1 - na4			*
Hauteur du pédoncule caudal	CPD	pdcl - pdc2			*
Longueur du rayon dur de la nageoire ventrale	VFL	npl1 - npl2			*
Longueur préventrale	pVFL	pmx1 - npl1	*	*	*
Longueur de la nageoire pectorale	PFL	npc3 - npc4			*
Longueur de la base de la nageoire pectorale	PFbL	npc1 - npc5			*
Longueur prépectorale	pPFL	pmx1 - npc1	*		*
Longueur de la base de la nageoire dorsale	DFbL	nd1 - nd10			*
Longueur prédorsale	pDFL	pmx1 - nd1	*	*	*
Distance entre le point antérieur de la dorsale et le point antérieur de l'anale	DFAF	nd1 - na8		*	*
Distance entre le point postérieur de la dorsale et le point postérieur de l'anale	DFpAFp	nd10 - na4		*	*
Distance entre le point antérieur de la dorsale et le point postérieur de l'anale	DFaAFp	nd1 - na4			*
Distance entre le point postérieur de la dorsale et le point antérieur de l'anale	DFpAFa	nd10 - na8		*	*
Distance entre le point postérieur de la dorsale et le point ventral de la caudale	DFpCFv	nd10 - nc8		*	*
Distance entre le point postérieur de la dorsale et le point dorsal de la caudale	AFpCFd	nd10 - nc2		*	*
Distance entre le point antérieur de la dorsale et la pelvienne	DFVF	nd1 - npl1		*	*
Distance entre le point postérieur de la dorsale et la pelvienne	DFpVF	nd10 - npl1			*
Longueur de la base de la nageoire anale	AFbL	na4 - na8		*	*
Longueur préanale	pAFL	pmx1 - na8	*		*
Longueur de la tête	HL	pmx1 - op1	*		*
Longueur postorbitale	POHL	Ey2 - op1			*
Longueur du museau	SnL	pmx1 - Ey4	*		*
Largeur du museau	SnW	porb1 G - D			
Museau : largeur au niveau des lacrymales	LaW	La G - D			
Museau : largeur au niveau du préorbital	POW	Ey4 G - D			
Largeur interorbitale	IOW	Ey1 G - D			
Hauteur préorbitale	POD	pmx1 - porb2	*		
Oeil : diamètre horizontal (= longueur)	EyL	Ey2 - Ey4			*
Oeil : diamètre vertical (= largeur)	EyD	Ey1 - Ey3			*
Hauteur de la joue	ChD	Ey3 - pop4			*
Longueur de la mâchoire inférieure	LJL	pmx1 - mi3			
Largeur de la mâchoire inférieure	LJW	mi2 G - D			
Longueur de la mâchoire supérieure	UJL	pmx1 - mx			
Longueur du pédicelle prémaxillaire	PPL	pmx1 - ppx2			
Longueur intestinale	IL				

Tableau 3.2 (suite) - Variables morphométriques.

Variables	Abréviations	Points	Centroïdes	Réseau (truss)	Traditionnelles
Distance entre la pelvienne et la base antérieure de l'anale	AFaVF	na8 - np11		•	
Distance entre la pelvienne et la base du dernier rayon dur de la dorsale	VFnd9	nd9 - np11		•	
Distance entre la base antérieure de la dorsale et la base du dernier rayon dur de la dorsale	DFand9	nd1 - nd9		•	
Distance entre la base antérieure de l'anale et la base du dernier rayon dur de la dorsale	AFand9	na8 - nd9		•	
Distance entre la base postérieure de la dorsale et la base du dernier rayon dur de la dorsale	DFpnd9	nd9 - nd10		•	
Distance entre la base postérieure de l'anale et la base du dernier rayon dur de la dorsale	AFpnd9	nd9 - na4		•	
Distance entre la base postérieure de l'anale et la base dorsale de la caudale	AFpCFd	na4 - nc2		•	
Distance entre la base postérieure de l'anale et la base ventrale de la caudale	AFpCFv	na4 - nc8		•	
Distance entre les bases dorsale et ventrale de la caudale	CFvd	nc2 - nc8		•	
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et la base ventrale de la pectorale	Centnpc5	pmx1 - npc5	•		
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et la base postérieure de l'anale	Centna4	pmx1 - na4	•		
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et la base ventrale de la caudale	Centnc8	pmx1 - nc8	•		
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et la base dorsale de la caudale	Centnc2	pmx1 - nc2	•		
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et la base postérieure de la dorsale	Centnd10	pmx1 - nd10	•		
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et la limite orbitale de l'inférieur orbital	CentEy3	pmx1 - Ey3	•		
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et du point inférieur du postérieur orbital	CentEy2	pmx1 - Ey2	•		
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et la limite orbitale au niveau du neurocrâne	CentEy1	pmx1 - Ey1	•		
Longueur entre l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure et de l'extrémité antérieure du limbe préoperculaire postérieur	Centpop4	pmx1 - pop4	•		

3.1.1.2. Choix des variables morphométriques

Les variables morphométriques utilisées doivent pouvoir décrire la forme des poissons de façon la plus pertinente possible. Si l'étude des coordonnées polaires des points remarquables semble la plus efficace, la mise au point de l'analyse statistique de ces données pose encore de nombreux problèmes, surtout dans son interprétation et traite principalement de la taille isométrique (voir plus loin pour définition) (Bookstein, 1978 ; 1990 ; Chapman, 1990 ; Rohlf, 1990 ; 1993 ; Slice, 1993). Les variables les plus couramment utilisées sont les distances entre deux points remarquables homologues, c'est-à-dire qui sont présents chez tous les spécimens étudiés. Trois méthodes utilisent des distances pour décrire la forme générale d'un poisson [voir Figure 3.3 p. 103 et Tableau 3.2 p. 104 et 106] :

- la méthode traditionnelle : elle utilise les distances mesurées traditionnellement par les systématiciens. Ce sont, par exemple, la longueur standard, la longueur de la tête, le diamètre de l'oeil... C'est la méthode la plus couramment utilisée ;

- la méthode « centroïde » (Batschelet, 1981 ; Bookstein, 1991). Le principe de cette méthode est de calculer, à partir d'un point donné, les distances entre ce point et les autres points remarquables ;

- la méthode « truss » ou en réseau (Strauss & Bookstein, 1982). Le principe est de décomposer le poisson en distances afin de former un réseau.

Mais il est clair, d'une part, que certaines des distances sont utilisées pour plusieurs méthodes.

D'autre part, chaque méthode fait appel à un jeu de distances qui ne décrit pas forcément l'ensemble des parties du corps du poisson. Par exemple, la méthode en réseau ne prend pas en compte les structures de la tête. Comme les différentes parties du corps ne suivent pas la même courbe de croissance, les variables liées aux structures qui varient le plus au cours de l'ontogenèse risquent, lors de l'analyse statistique, de masquer des variations qui seraient la conséquence des effets de contraintes externes sur certains individus. L'utilisation de différentes méthodes peut être nécessaire, surtout si l'on veut corrélérer la morphologie avec une fonction écologique (Ehlinger, 1991). De ce fait, nous avons utilisé les trois méthodes pour caractériser la forme des poissons.

Enfin, en raison de la faible variabilité morphologique rencontrée entre certaines espèces d'*Haplochromis* [voir Annexe 1B], il est nécessaire de multiplier les variables, afin d'observer les variations de forme. Cela peut permettre également de

faire un choix pertinent des variables, en éliminant celles qui sont redondantes, afin de les utiliser dans des analyses interpopulationnelles ou interspécifiques.

Les distances ont été calculées à partir des coordonnées cartésiennes.

3.1.1.3. Méthodes statistiques

Les différentes structures anatomiques qui composent un individu ont, en général, un taux de croissance différent (allométrie). La morphologie d'un individu se décompose en deux parties :

- la taille en relation avec l'âge de l'individu ;
- la forme caractéristique de l'espèce.

De ce fait, l'étude des formes pose le problème de la comparaison d'individus qui ne sont pas au même stade de développement. La variation de taille, liée à l'allométrie, traduit plus une hétérogénéité de taille des individus de l'échantillon, tandis que leur forme tend généralement à fournir des indications sur la constitution interne de l'organisme.

Afin d'éliminer cet 'effet taille', les données brutes ont été transformées en logarithmes népériens en raison de la formule générale de l'allométrie (Jolicoeur, 1963) [voir § 2.1.2 p. 87]. Il est alors possible d'employer différentes méthodes d'analyses multivariées.

Une première approche est de procéder à une Analyse en Composante Principale centrée (ACP), de prendre le premier axe résultant de cette ACP comme variable de taille et de considérer les autres axes comme des variables de forme (Cuzin-Roudy, 1975 ; Yoccoz, 1988). Néanmoins, le premier axe comprend également une partie de la forme et, de même, les axes suivants conservent une partie de la taille.

L'approche de Mosimann ou Log-shape ratio (Mosimann & James, 1979 ; Darroch & Mosimann, 1985 ; Yoccoz, 1988, 1993), considère la taille isométrique c'est-à-dire le taux de croissance égal à l'ensemble des variables. Le principe est de déterminer, au préalable, quelle est la variable qui présente la variance la plus élevée et de soustraire cette valeur à toutes les autres variables puis de soumettre le tableau ainsi obtenu à une ACP sur la matrice de covariance (ACP centrée). Nous avons utilisé une autre technique, l'ACP doublement centrée, dérivée de celle de Mosimann et décrite par Kazmierczak (1985). On procède à un double centrage des données par ligne et par colonne.

Il est également possible d'utiliser l'approche de Jolicoeur (Jolicoeur & Mosiman, 1960 ; Klingenberg, 1995) qui tient compte de l'allométrie pour pouvoir comparer deux groupes ensemble. Les axes de taille des deux groupes doivent être parallèles, c'est-à-dire que leur allométrie totale doit être identique. Mais, seules des comparaisons de groupes définis sont possibles. En effet, si l'on effectue une analyse sur l'ensemble des individus, il est difficile de distinguer les caractères interspécifiques de ceux intraspécifiques quand ceux-ci ont un poids trop important comme c'est le cas chez les Cichlidés.

Le choix d'une de ces méthodes dépend de la question à laquelle on veut répondre. Dans notre cas, la méthode de Kazmierczak nous a semblé la plus adéquate, car nous travaillons sur un seul groupe d'individus dont nous cherchons à connaître les variations morphologiques. Nous avons également effectué une ACP centrée, en considérant l'axe 1 comme variable de taille, pour vérification avec les trois lots de variables mais nous ne présenterons ici qu'une seule des analyses effectuées (méthode centroïde).

3.1.2. Résultats

3.1.2.1. Méthode centroïde

La Figure 3.4 p. 109 montre les projections des individus et des variables dans les plans F1 et F2 de l'ACP doublement centrée et les plans F2 et F3 de l'ACP centrée sur les 18 variables centroïdes. Les variables sont réparties selon le même schéma dans ces deux analyses. La répartition des individus n'est pas significativement différente même si elle n'est pas équivalente. Les deux méthodes peuvent être alors utilisées, sans que cela ne modifie véritablement la structure des données.

L'axe 1, qui explique 55,55% de la variabilité, individualise la longueur du museau (SnL). Les individus de grande taille (SL) ont un museau court. De même, plus la tête est courte, plus le poisson est grand.

Sur l'axe 2, les variables qui apparaissent comme les plus discriminantes sont liées à la morphologie de la tête et concernent la taille relative de l'oeil et, de ce fait, la surface que l'oeil occupe sur la tête [voir Figure 3.4 p. 109 et 3.5 p. 110]. Les individus, qui se séparent des autres par le diamètre vertical de l'oeil (CentEy3 et Cent Ey4), sont principalement des femelles. Elles sont plus petites et présentent un oeil relativement plus grand, en général, que les mâles.

Les individus ne se séparent pas en groupes bien distincts. Il existe une évolution des caractères selon différentes tendances. Les petits individus ont une

tête relativement longue avec un oeil qui est gros. La croissance de l'oeil est faible lorsque le poisson grandit. On a affaire ici à un caractère typiquement lié à une allométrie négative. Néanmoins, il apparaît que la taille de l'oeil présente une grande variabilité qui n'est pas uniquement liée à l'allométrie.

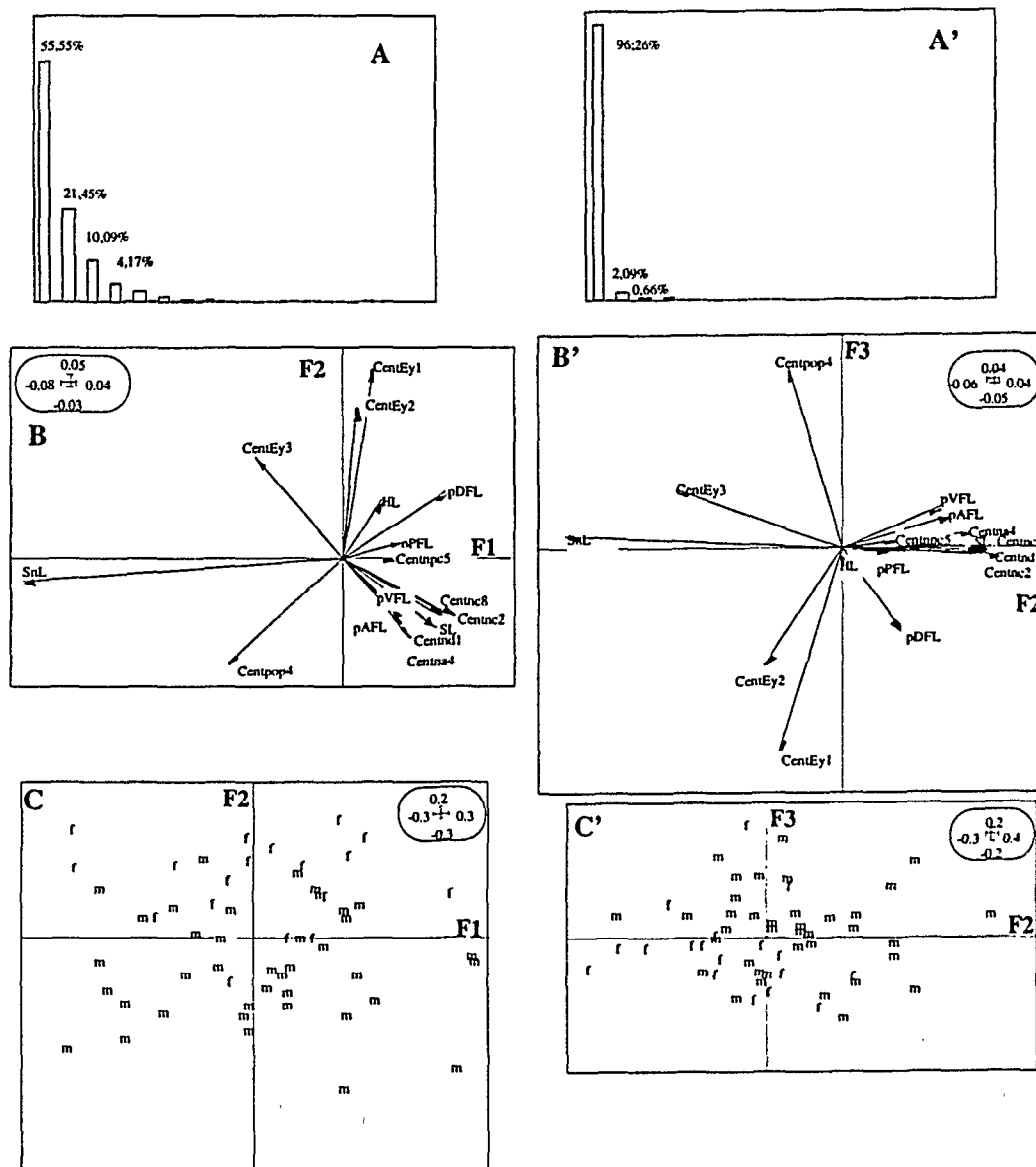


Figure 3.4 - Plan factoriel F1- F2 de l'ACP doublement centrée et F2- F3 de l'ACP centrée sur les 18 variables morphométriques de la méthode « centroïdes » mesurées sur les *Haplochromis* spp..

f = femelle ; m = mâles.

A et A' - Graphe des valeurs propres ;

B et B' - Projection des variables ;

C et C' - Projection des individus.

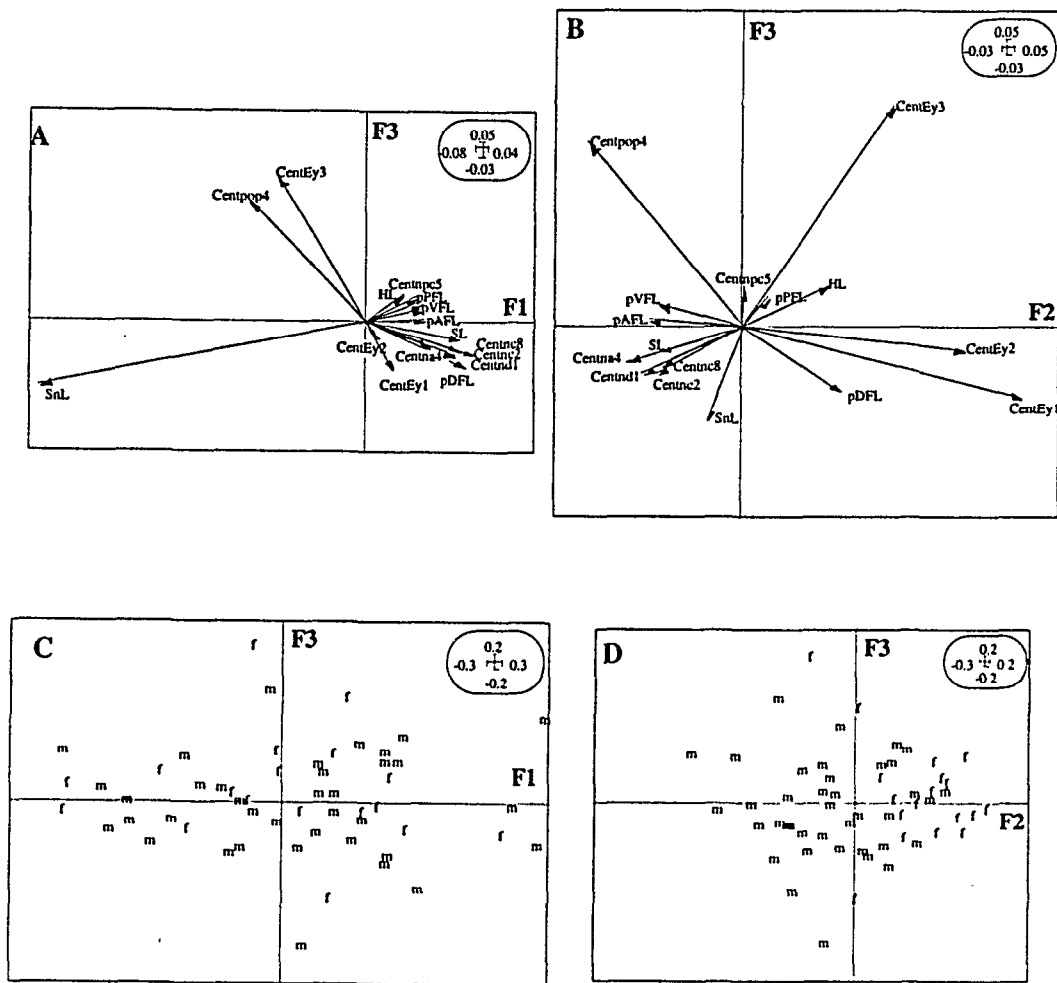


Figure 3.5- Plan factoriel F1- F3 et F2-F3 de l'ACP doublement centrée sur les 18 variables morphométriques de la méthode « centroïdes » mesurées sur les *Haplochromis* spp..

f = femelle ; m = mâles.

A et B' - Projection des variables ;

C et D' - Projection des individus.

3.1.2.2. Méthode traditionnelle

L'axe 1 est lié à deux groupes de variables :

- d'un côté, la forme du corps. De nombreuses variables apparaissent comme redondantes ;
- de l'autre, la taille de l'oeil et la longueur du pédoncule caudal [voir Figure 3.6 p. 112].

L'axe 2 individualise particulièrement les variables décrivant la tête et le pédoncule caudal (CP) qui est plus allongé chez les individus de petite taille.

Il apparaît que, plus les poissons sont grands, plus l'oeil est petit. Le plan F1-F2 permet de bien individualiser les femelles qui ont un oeil gros et une tête relativement plus longue que les mâles (POHL). Au niveau des yeux, le museau est également plus large (POW) mais la partie supérieure de la tête (IOW) ne l'est pas. Leur corps est également plus allongé que celui des mâles. Leurs nageoires pelviennes et pectorales sont plus courtes.

Les mâles présentent une morphologie beaucoup plus variée. Si la taille relative de l'oeil décroît avec la longueur du poisson, elle ne varie pas linéairement avec la forme du corps. La compression du pédoncule caudal (rapport hauteur sur longueur) est plus ou moins importante par rapport à celle du corps, mais les poissons les plus grands présentent un pédoncule caudal étroit et haut. Les individus les plus hauts de corps ont des nageoires pectorales et pelviennes plus longues.

3.1.2.3. Méthode en réseau

L'axe 1 qui correspond à 38,22% de la variabilité, sépare les individus selon la longueur du pédoncule caudal. Les individus à droite [voir Figure 3.7 p. 113 E et F] présentent un pédoncule caudal long pour une longueur standard faible. Ils sont également relativement plus allongés que les individus situés à gauche de l'axe 2.

L'axe 2 individualise DFpnd9 et DFand9 c'est-à-dire, respectivement, les partie postérieure et antérieure du corps en ne considérant ni la queue, ni la tête du poisson. Certains poissons ont la partie postérieure de leur corps moins longue mais plus élevée (AFpnd9).

L'axe 3 met en évidence les différences concernant la taille relative du pédoncule caudal. Pour une même longueur standard, la compression du pédoncule caudal apparaît comme hétérogène.

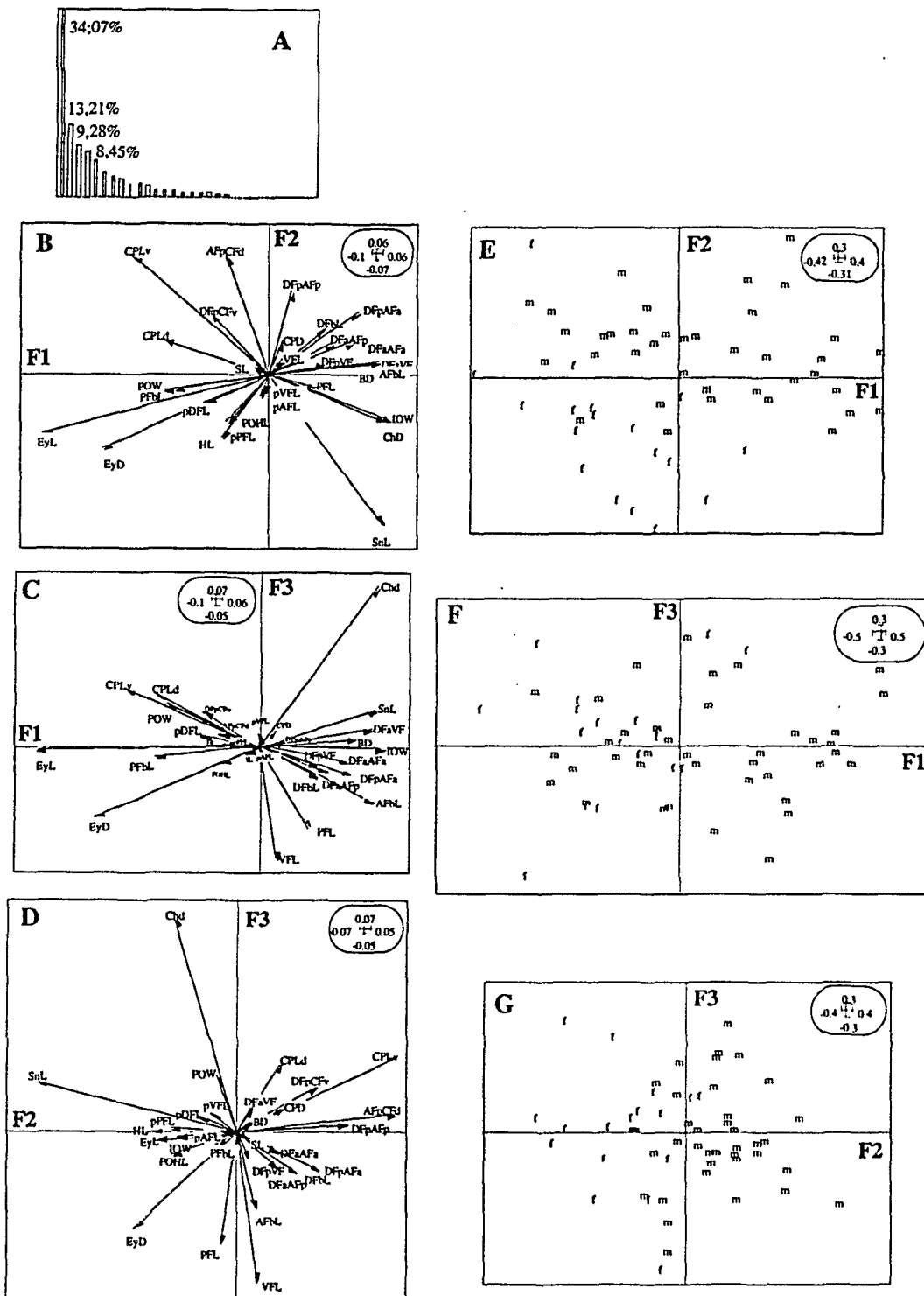


Figure 3.6- Plan factoriel F1-F2 et F2-F3 de l'ACP doublement centrée sur les variables morphométriques de la méthode traditionnelle mesurées sur les *Haplochromis* spp..

f = femelle ; m = mâle.

A - Graphe des valeurs propres ;

B, C et D - Projection des variables sur, respectivement, les plans F1-F2, F1-F3 et F2-F3.

E, F et G - Projection des individus sur, respectivement, les plans F1-F2, F1-F3 et F2-F3..

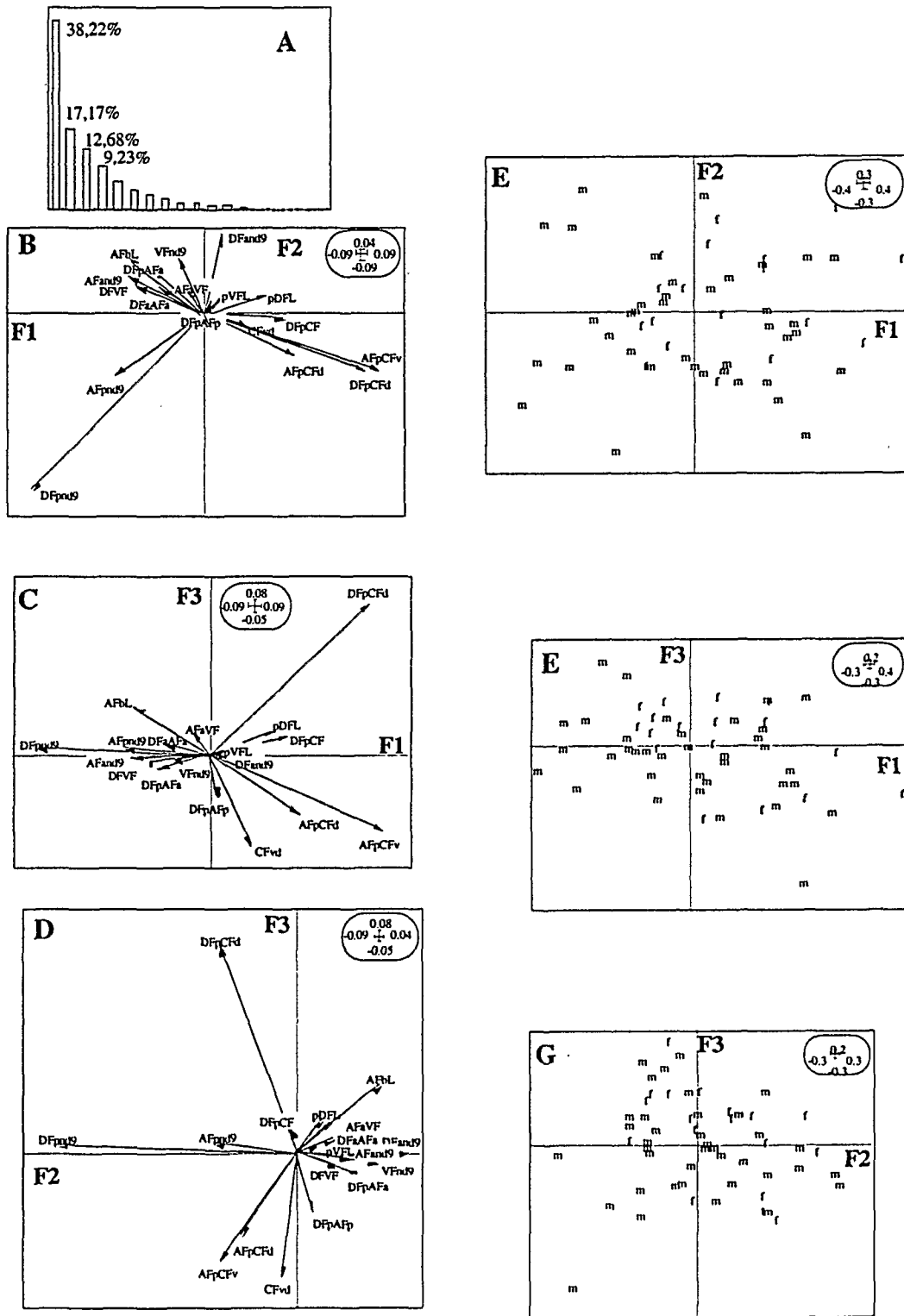


Figure 3.7- Plan factoriel F1-F2 et F2-F3 de l'ACP doublement centrée sur les variables morphométriques de la méthode réseau mesurées sur les *Haplochromis* spp..

f = femelle ; m = mâle.

A - Graphe des valeurs propres ; B, C et D - Projection des variables sur, respectivement les plans F1-F2, F1-F3 et F2-F3. ; E, F et G - Projection des individus sur, respectivement les plans F1-F2, F1-F3 et F2-F3.

3.1.2.4. Synthèse concernant les variations morphométriques

Trois groupes de variables sont significatives des variations de formes :

- les variables liées à la forme de la tête ainsi qu'à la place et la taille de l'oeil ;
- les variables liées à la forme générale du corps en excluant la partie caudale ;
- les variables liées au pédoncule caudal.

À l'aide des coordonnées factorielles de chacune des trois analyses, nous avons effectué un regroupement des poissons en fonction de leur répartition dans l'espace, par classement automatique (UPGMA). Quatre groupes ont pu être mis en évidence [voir Tableau 3.6 p. 126]. Les limites de ces groupes ne sont pas clairement définies, un individu pouvant être à la limite de deux groupes. Chaque groupe a été caractérisé par la synthèse des différentes variables employées. Le chiffre qui est attribué à chacun n'est pas à relier avec une évolution croissante de l'ensemble des variables.

Le groupe 4 ne comprend que des mâles. Ces poissons sont plus hauts et ont une surface corporelle plus grande que ceux des autres groupes. Leur pédoncule caudal est très étroit et haut. Leurs yeux sont petits.

Les poissons des groupes 1 et 2 ont des yeux relativement grands et une plus petite tête que les poissons des groupes 3 et 4. Ils sont aussi plus petits et plus allongés, avec un pédoncule caudal allongé et court, que les poissons des groupes 3 et 4. Les différences principales entre les poissons du groupe 1 et ceux du groupe 2 sont la taille relative des yeux et un corps allongé. Les femelles se répartissent dans les groupes 1, 2 et 3.

Les poissons du groupe 3, de grande taille, sont trapus mais avec un pédoncule caudal assez allongé.

Une discussion quant à l'interprétation de ces variations sera proposée lors de la synthèse totale des résultats des trois types de variables : morphométriques, sur la forme de la tête et sur la morphologie liée au régime alimentaire.

3.2. *Forme dorsale de la tête*

La forme de la tête des *Haplochromis* spp. peut varier selon les individus et les espèces (Greenwood, 1981). Afin de quantifier ces différences, nous avons utilisé la technique d'analyse vidéo de la silhouette de la forme supérieure de la tête avec la collaboration de C. Cibert du Laboratoire d'Imagerie de l'Institut Monod.

3.2.1. Méthode

3.2.1.1. Acquisition des données

Chaque poisson a été photographié sur une table de projection afin d'obtenir une image bien contrastée du masque du poisson. Des épingles ont été employées pour indiquer trois points homologues sur le poisson : ce sont les origines des nageoires dorsale et pelvienne (points D et P, respectivement) et l'ouverture de la bouche (point O_1) [voir Figure 3.8 p. 116]. Les images ont été alors digitalisées à l'aide d'un scanner Macintosh à 300 dpi sur 8 bits de profondeur. Les images sauveées sous un format TIFF format 8 bits, ont été analysées avec le logiciel Visilog (version 4.1.1 Noesis) sur une station de travail Indigo 4000 (SiliconGraphics) utilisant un programme écrit sous le C-Interpréteur de Visilog.

La forme dorsale de la tête, délimitée par les points D et P, a été découpée automatiquement en 7 segments curvilinéaires. L'algorithme se compose de 7 étapes comme suit :

- (1) Les points de maximum de courbure (convexité et concavité) sur le masque de la tête ont été calculés pour déterminer les positions de l'ouverture de la bouche, du menton et de la lèvre supérieure, et des origines des nageoires dorsale et pelvienne.
- (2) Cela nous a permis de définir une première ligne de référence entre les points D et P et une deuxième ligne du milieu du segment [DP], (point O_2), à l'ouverture de la bouche (O_1).
- (3) Nous avons défini alors un vecteur « sonde » \underline{s} parallèle au segment [O_1O_2], et de longueur égale à 10% du module de [O_1O_2].
- (4) La soustraction vectorielle de [O_1O_2] et \underline{s} est fractionnée en 6 vecteurs égaux F_i de modules égaux.
- (5) Alors, on fait glisser le vecteur \underline{s} pas-à-pas de O_1 vers O_2 sur chacun des vecteurs F_i en faisant coïncider les origines.
- (6) On trace deux lignes (T_1 et T_2) parallèles à la ligne de référence [DP] et passant respectivement par l'origine et l'extrémité du vecteur \underline{s} . On calcule alors la

droite de régression sur l'ensemble des points du contour défini par l'intersection des deux lignes T_1 et T_2 et le plan de la tête.

- (7) La septième mesure est faite de la même façon en positionnant un vecteur \underline{s} sur l'extrémité du vecteur F_6 .

Les valeurs employées pour des analyses statistiques sont les différences des angles prises deux par deux.

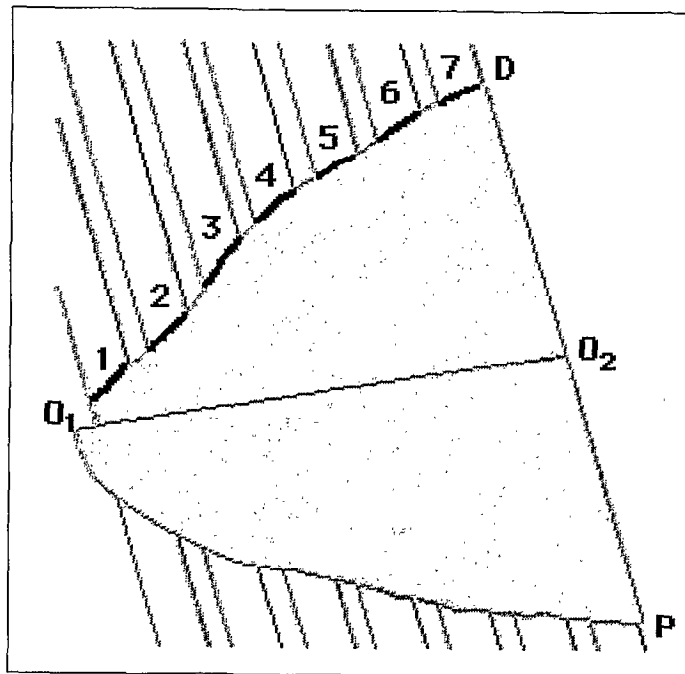


Figure 3.8 - *Haplochromis nyererei* - Décomposition du plan de tête.

3.2.1.2. Méthodes statistiques

La méthode statistique principale employée pour cette étude est une Analyse Multiple de Correspondance (ACM) (Benzecri, 1973 ; Cibert *et al.*, 1988). Le principe de cette analyse est de procéder à un découpage disjonctif des données. Ainsi, les variables continues se changent en variables discrètes. Nous séparons les variables en différentes modalités avec un nombre égal d'individus dans chacune. Chaque individu est caractérisé par les modalités auxquelles il appartient. Les calculs ont été effectués sur le logiciel ADE 4.0 (Chessel et Dolodec, 1992). Chaque poisson est considéré comme un élément d'un espace vectoriel défini par la disposition des modalités de l'ensemble des variables. Il est clair que la superposition des plans de projections homologues des poissons et des modalités permet la caractérisation des poissons en utilisant toutes les variables. Puis nous avons regroupé les poissons en fonction des coordonnées des points dans l'espace par la méthode moyenne sur les distances euclidiennes sur le logiciel Systat 5.2.1 (Systat Inc. ; Wilkinson, 1990). Les limites des modalités sont présentées dans le Tableau 3.3 ci-dessous.

Les variables dont les modalités suivent la même distribution dans l'espace, dans un sens identique ou contraire, ont été considérées comme redondantes. De ce fait, seules les variables qui permettaient la meilleure ségrégation des individus ont été choisies pour les analyses principales.

Tableau 3.3 - Limites des modalités utilisées pour les variables de la forme de la tête.

Modalités	2-3	2-4	2-5	2-6	3-5
1 {	-30	-14	-23	8	-17
2 {	-12	-2	5	18	9
3 {	-6	1	9	23	15
4 {	-2	5	11	28	19
	15	14	25	54	37

3.2.2. Résultats

Après une analyse préliminaire, il apparaît que quatre différences angulaires sont significatives et non redondantes : 2-3 ; 2-4 ; 2-5 ; 3-5. La Figure 3.9 p. 119 illustre la diffusion spatiale des modalités et des poissons dans les plans définis par les axes d'inertie (I, II, III).

Les poissons ont été séparés en 4 groupes.

Les poissons montrent essentiellement l'évolution de la présence d'une bosse sur le profil de tête qui commence avec une pente douce (poissons du groupe 1) et évolue jusqu'à être proéminente (poissons du groupe 4). Aucune femelle ne montre clairement une tête avec une bosse.

Une discussion quant à l'interprétation de ces variations sera proposée lors de la synthèse totale des résultats des trois types de variables.

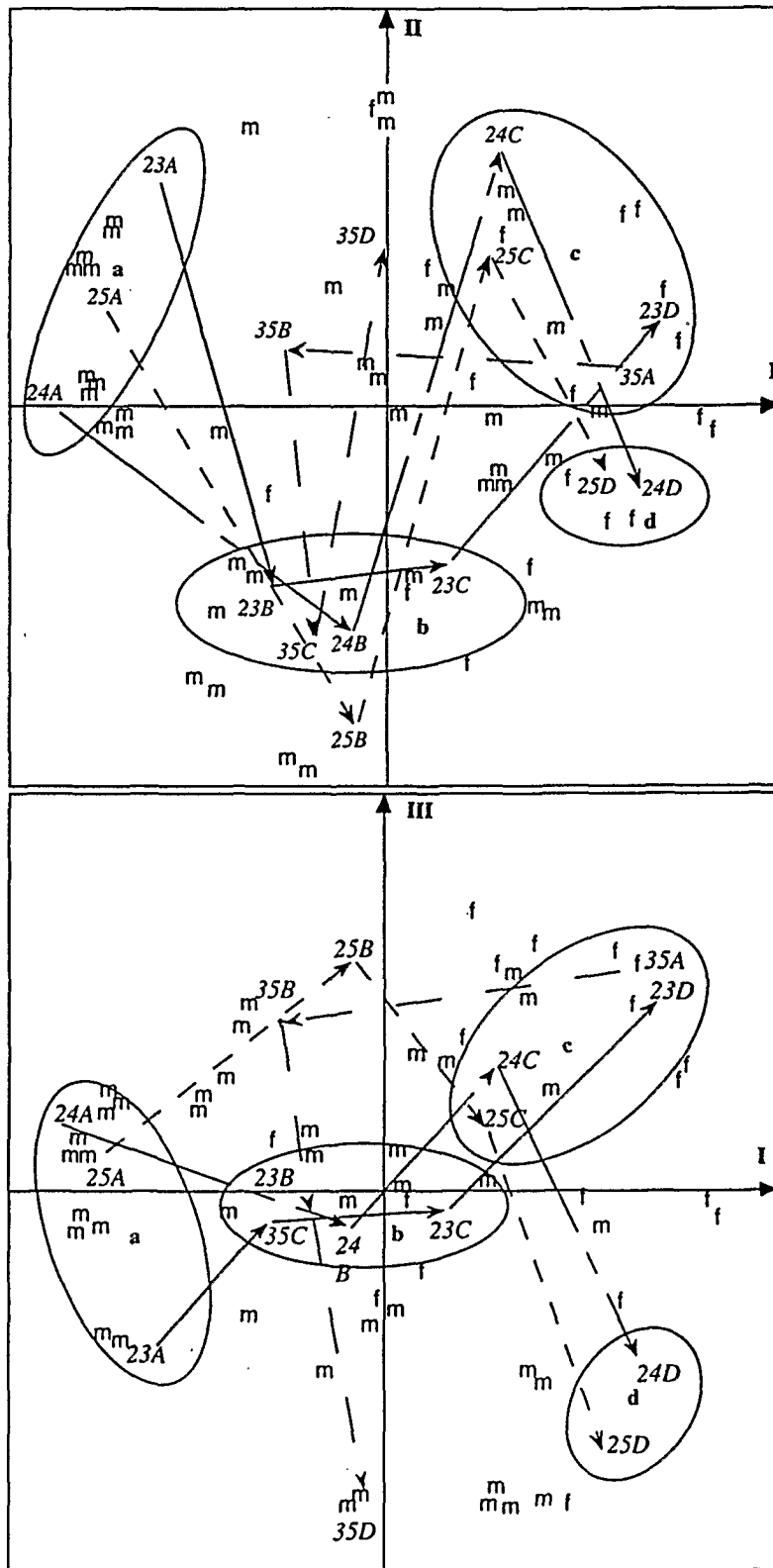


Figure 3.9 - Projections des individus et des modalités dans les plans F1-F2 et F1-F3.

x_i, y_i sont les différences entre les angles.

3.3. Groupe trophique

Suite aux deux premières analyses, nous avons étudié les variations des caractères morphologiques liés à la nutrition ou au comportement alimentaire.

Nous avons pu voir, au chapitre I de cette partie, qu'il est possible d'utiliser la longueur intestinale comme indice de régime alimentaire.

Nous avons également utilisé le rapport entre la longueur et la largeur de la mâchoire inférieure (LJL/LJW). Ce rapport peut varier considérablement en fonction du régime alimentaire (Van Oijen, 1991). C'est un des critères fréquemment utilisés dans la détermination des groupes trophiques (Witte & Van Oijen, 1990).

Les dents et leur disposition ont été décrites soigneusement en raison de leurs relations directes avec la prise de nourriture (Barel *et al.*, 1977 ; Greenwood, 1981). La première étape a été d'analyser les caractéristiques des mâchoires. La forme de l'arcade dentaire des mâchoires supérieure et inférieure fournit 10 variables. La description des dents internes et externes sur les deux mâchoires représente 86 caractéristiques. Plusieurs de ces caractères sont considérés comme spécifiques (Witte et Witte-Maas, 1985).

3.3.1. Méthodes statistiques

Nous avons utilisé des Analyse Multiple de Correspondance (ACM) pour l'étude des caractères (voir § 3.2.1.2 p. 108). Ce système fournit la possibilité de donner, dans la même analyse, le même poids à des variables qualitatives (par exemple, la forme des dents dans notre étude) et quantitatives (e.g. longueur intestinale) (Benzecri, 1973).

Une des difficultés provient de la nécessité de coder les données morphométriques de façon à réduire l'effet "taille" (voir § 3.1.12 p. 108). Dans cette étude, nous avons employé essentiellement des rapports. L'emploi des rapports a fait l'objet d'une controverse dans plusieurs publications (Atchley *et al.*, 1976 ; Albrecht, 1978 ; Atchley, 1978 ; Atchley & Anderson, 1978 ; Dodson, 1978 ; Hills, 1978). Même si un rapport permet seulement d'enlever l'effet taille en cas d'isométrie, il paraît plus fiable de coder des rapports en modalités que de coder les distances directement ou après transformation logarithmique. Il est quand même, nécessaire de considérer que ce découpage des variables en modalités induit un certain nombre d'erreurs de par sa nature. Un individu situé à la limite entre deux modalités peut appartenir à l'une ou l'autre de celles-ci. Ainsi, les différences entre les groupes doivent être considérées comme des caractères évoluant et non

clairement séparés, surtout parce que les intervalles entre modalités peuvent être faibles et que le nombre de spécimens de chaque groupe ainsi déterminé est petit.

3.3.2. Résultats

Dans une première analyse sur uniquement les caractéristiques des dents, très peu de caractères se sont avérés significatifs et non redondants. Les résultats obtenus pour les deux mâchoires inférieure et supérieure étant identiques, nous n'avons considéré que la mâchoire inférieure.

Les caractères les plus discriminants sont :

- le type de cuspides des dents frontales de la rangée externe, de bicuspide à unicuspidé ;
- le type de cuspides des dents des rangées internes, de tricuspide, à légèrement tricuspide et unicuspidé ;
- la disposition des dents internes et externes, régulièrement disposées et serrées les unes contre les autres, espacées ou irrégulièrement implantées.

Ensuite, nous avons procédé à l'analyse principale avec les caractères discriminants des dents associés aux caractéristiques morphométriques liées à une spécialisation trophique, c'est-à-dire les rapports entre les mâchoires inférieure et supérieure (LJL/LJW) et la longueur intestinale en fonction de la longueur standard (IL/SL). Les limites des modalités pour ces deux rapports sont présentées dans le tableau 3.4 ci-dessous.

Tableau 3.4 - Limite des modalités utilisées pour les variables liées au régime alimentaire.

Modalité	LJL/LJW	IL/SL
1 {	1,00	0,97
2 {	1,30	1,50
3 {	1,45	1,65
4 {	1,75	1,90
	2,49	2,53

Les poissons ont été séparés en quatre groupes principaux (voir Tableau 3.6 p. 126). La Figure 3.10 p. 123 illustre la diffusion spatiale des modalités et des poissons dans les plans définis par les axes d'inertie (I, II, III).

- (1) Les poissons du groupe 1 ont un intestin court (proportion IL/SL entre [1,90 - 2,53]), des dents externes bicuspidés et les dents internes qui sont régulièrement disposées et une bouche relativement large. Toutes ces caractéristiques sont indicatives d'une tendance à un régime alimentaire végétarien. Ceci a été confirmé par les contenus d'estomacs dans lesquels les principaux items trouvés étaient des algues.
- (2) Les poissons du groupe 2 montrent des caractéristiques qui sont très proches de celles des poissons du groupe 1. Ces deux groupes diffèrent essentiellement par la longueur intestinale (proportion IL/SL entre [1,65 - 1,90]). Le pourcentage d'insectes dans les contenus stomacaux est aussi plus élevé que pour des poissons du groupe 1, mais les algues restent encore la source prédominante de nourriture.
- (3) Les poissons du groupe 3 montrent des caractéristiques intermédiaires entre ceux des groupes 1 et 2 et ceux du groupe 4. Ils ont un intestin relativement court (proportion IL/SL entre [1,50-1,65 mm]), des dents externes légèrement unicuspidés et des dents internes irrégulièrement disposées. La mâchoire inférieure est moins large que celle des poissons des groupes 1 et 2 et les contenus stomacaux sont essentiellement composés d'insectes, bien que les algues soient aussi présentes.
- (4) Les poissons classés dans le groupe 4 ont un intestin très court (proportion IL/SL entre [0,97-1,50]), des dents externes et internes unicuspidés qui sont irrégulièrement disposées et une mâchoire inférieure plus courte que celle des poissons des trois autres groupes. Les principaux items trouvés dans leurs estomacs sont des insectes.

Ces données montrent qu'il y a un rapport entre les caractéristiques des dents, la longueur relative de l'intestin et la taille relative de la mâchoire inférieure. Les caractéristiques des dents passent de type généraliste (dents internes tricuspides, dents externes bicuspidés et régulièrement disposées, comme le définit Greenwood, 1974 ; 1981) à des caractéristiques associées à un régime carnivore strict (dents internes et externes unicuspidés qui sont irrégulièrement disposées).

Une discussion quant à l'interprétation de ces variations sera proposée lors de la synthèse des résultats des trois types de variables morphologiques.

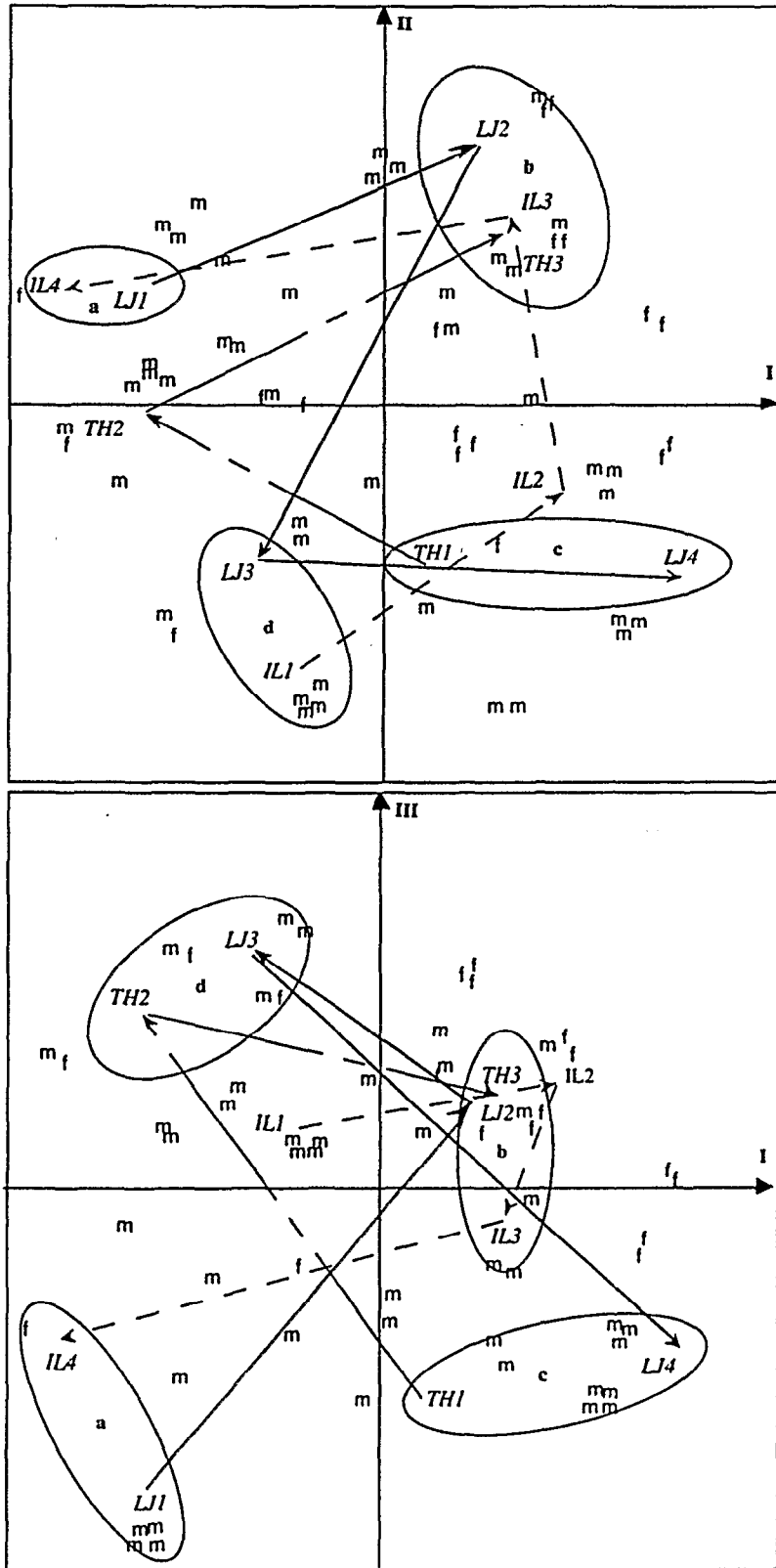


Figure 3.10 - Projections des individus et des modalités dans les plans F1-F2 et F1-F3.

IL correspond à IL/SL, LJ à LJL/LJW et TH aux caractéristiques des dents.

3.4. Synthèse des résultats de l'ensemble des analyses morphologiques

Nous avons réalisé, dans ce paragraphe la synthèse des analyses relatives aux spécimens de *Haplochromis nyererei* capturés à Nyamatala Island.

3.4.1. Méthodes statistiques

Nous avons déterminé s'il existait des relations entre les différents critères utilisés. Il s'agissait, ici, de déterminer si la dispersion des individus pouvait être considérée comme identique en utilisant les différents caractères morphologiques. Pour cela, nous avons utilisé le test de Mantel qui permet de comparer deux matrices de distances du même ensemble d'objets (Mantel, 1967 ; Hugueny, 1989), les objets étant ici les individus. Ce test présente l'avantage d'être de calcul simple. Afin de déterminer la robustesse du résultat obtenu par ce test, nous avons procédé à une procédure de MonteCarlo qui consiste à permuter au hasard les lignes et les colonnes d'une des matrices et de comparer les résultats obtenus avec celui observé. Une probabilité d'avoir une valeur supérieure ou égale à la valeur observée peut ainsi être calculée. Les matrices de distances ont été calculées à partir des coordonnées factorielles des individus.

Afin de vérifier également la pertinence de l'utilisation de rapport dans l'analyse des caractères liés au régime alimentaire, nous avons procédé à une analyse en composante principale doublement centrée sur les variables liées à la mâchoire (longueur et largeur de la mâchoire inférieure, longueur de la mâchoire supérieure), la longueur intestinale et la longueur standard. Nous avons réalisé des tests de Mantel à partir de la matrice de distances obtenue avec les coordonnées factorielles des individus de cette ACP, matrice a été appelée « nutrition », et celle obtenue avec les coordonnées factorielles de l'analyse de la dentition,

3.4.2. Résultats

Le test de Mantel nous montre qu'on peut rejeter l'hypothèse nulle d'indépendance des matrices ($p < 0,001$ pour 1000 tirages) pour la plupart des couples de matrices [voir Tableau 3.5 p. 125]. Les tests non significatifs entre les matrices des différentes méthodes morphométriques et les angles s'expliquent par les variables utilisées par chacune des méthodes. Ce qui confirme l'utilité d'utiliser différentes méthodes pour caractériser la forme des poissons. On note, également,

que les résultats obtenus avec la matrice « nutrition » et la méthode en réseau sont indépendants ce qui s'explique toujours par les variables mis en jeu. Il n'apparaît également aucun lien significatif entre les angles et les matrices liées aux groupes trophiques.

Après cette vérification, nous avons défini des groupes d'individus en reprenant les groupements initiaux des individus définis pour chaque analyse. Chaque nouveau groupe ainsi déterminé a été caractérisé par la synthèse des caractères définis lors de chacune des analyses, morphométriques, forme dorsale de la tête et groupes trophiques. Les résultats finaux sont présentés dans le Tableau 3.6 p. 126.

Les femelles montrent principalement les caractéristiques d'un régime omnivore avec une préférence végétarienne, un corps allongé et la forme de la tête sans bosse proéminente (15/18 femelles appartenant aux groupes 1 et 2).

Les mâles sont généralement plus grands et montrent beaucoup plus de variations que les femelles. Ils peuvent être séparés en trois groupes :

(1) mâles avec des caractéristiques similaires aux femelles (groupe 1 et 2) avec des différences légères ;

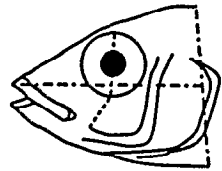
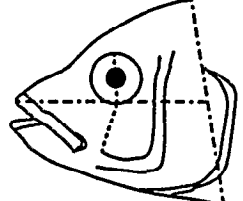
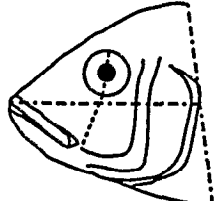
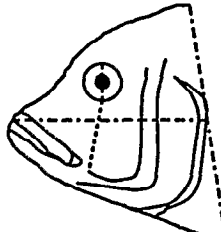








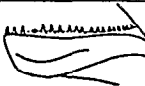
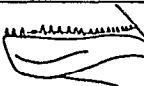










(2) mâles avec une bosse proéminente, un corps haut et des yeux relativement petits, un pédoncule caudal étroit et haut et un régime exclusivement carnivore (groupe 4) ;

(3) mâles adultes sans bosse sur la tête et qui sont omnivores avec des tendances carnivores et des yeux et une forme générale intermédiaire entre les poissons des groupes 1 et 2 et les poissons du groupe 4 (groupe 3). Cela n'implique pas que ce groupe est l'intermédiaire des autres même si certains caractères le définissant, le sont effectivement. Il faut, en prenant compte de l'ensemble de leurs caractéristiques, voir plutôt une évolution des groupes 1 et 2 vers les groupes 3 et 4 qui s'opposent.

Tableau 3.5 - Significativité du test de Mantel à un risque de 1% sur les matrices de distances calculées avec les coordonnées factorielles des individus obtenues par des analyses multivariées.

	Dentition	Nutrition	Gr. trophique	Angles
Nutrition	+			
Gr. trophiques	+	+		
Angles	-	-	-	
Centroïdes	+	+	+	-
Traditionnelles	+	+	+	+
Truss	+	-	+	+

Tableau 3.6 - Caractéristiques des groupes de poissons définis à partir des analyses morphologiques.

Variables		Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4
Nombre d'individus	mâles	6	11	16	8
	féelles	11	4	3	0
	total	17	15	19	8
Longueur standard moyenne = μ (en mm)	mâles	$\mu = 60,00$ - SD : 8,40 - R : [50-69]	$\mu = 78,45$ - SD : 15,73 - R : [53-96]	$\mu = 70,12$ - SD : 8,68 - R : [57-87]	$\mu = 87,12$ - SD : 3,64 - R : [84-93]
SD = erreur standard R = intervalle de taille	féelles	$\mu = 58,18$ - SD : 3,60 - R : [53-65]	$\mu = 62,00$ - SD : 4,08 - R : [56-65]	$\mu = 62,33$ - SD : 9,07 - R : [54-72]	.
	total	$\mu = 58,59$ - SD : 5,18 - R : [50-69]	$\mu = 74,07$ - SD : 15,40 - R : [53-96]	$\mu = 68,89$ - SD : 8,97 - R : [54-87]	.
Forme du corps					
Tête					
Corps					
Groupe trophique					
Longueur intestinale / Longueur standard		[1,65-1,90]	[1,90-2,53]	[1,50-1,65]	[0,97-1,50]
Longueur sur largeur de la mâchoire inférieure					
Disposition des dents					
Cuspitation des dents internes					
Cuspitation des dents externes					

3.4.3. Discussion

3.4.3.1. Les différences entre mâles

On connaît peu de choses sur la biologie et le comportement des *Haplochromis* spp. des zones rocheuses du Lac Victoria. Les mâles des Cichlidés des Grands Lacs sont généralement polygames et défendent un territoire où ils se reproduisent et où ils s'alimentent (Fryer & Iles, 1972 ; Ribbink *et al.*, 1983 ; Kuwamura, 1986). Une étude du comportement de *Haplochromis burtoni* du lac Tanganyika en milieu naturel démontre que certains mâles défendent un territoire et que les femelles et les autres mâles nagent en groupes autour de ces territoires (Fernald & Hirata, 1977). Plusieurs études sur le comportement agonistique ont montré que les mâles territoriaux présentent, en premier lieu, lors de l'intrusion d'un autre poisson, leur corps de profil, avec les nageoires complètement déployées. Ainsi, ils présentent la surface maximum de leur corps à l'intrus. Cela, peut être pour l'intimider (Carlstead, 1983 ; Fermon & Voss, 1990).

Défendre un territoire dans un environnement, comme un rivage rocheux, implique, de la part des poissons, une nage efficace à faible vitesse et une très grande manoeuvrabilité. Le rapport étroit entre le mode de locomotion et l'écologie des poissons a été clairement défini (Webb, 1984a et 1984b). À un pédoncule caudal court et un corps haut peut correspondre une propulsion par les nageoires médianes et paires permettant une grande manoeuvrabilité. La présence d'une bosse proéminente chez certains mâles, qui donnent une forme arrondie à la tête, permet une meilleure pénétration dans l'eau. Un corps haut, associé à une grande taille, accroît la surface générale du corps des poissons. Ceci augmente les possibilités de manoeuvrer (Wootton, 1990). Ils ont, ainsi, la possibilité d'échapper à un prédateur en se cachant dans une anfractuosit  de rochers de leur territoire. Cela leur donne également un avantage par rapport aux autres mâles pour la défense d'un territoire.

On peut alors supposer que les poissons avec une bosse sur la tête et un corps haut sont territoriaux et que les autres poissons ne le sont pas. Il se peut qu'une partie des mâles qui paraissent similaires aux femelles sont des juv niles ou subadultes. La diff rence dans la taille de la t te peut  tre li e   l'allom trie (Barel *et al.*, 1977). Une forme allong e du corps est associ e   une propulsion par le corps et la nageoire caudale, ce qui indique une grande vitesse de nage (Wootton, 1990). Les mâles sans bosse, suppos s non territoriaux, qui montrent un corps plus allong  que les autres mâles adultes, et qui doivent se d placer rapidement pour  chapper

aux prédateurs et/ou aux mâles territoriaux, ont la possibilité d'employer ce type de propulsion.

Le comportement territorial est une forme de compétition par exclusion entre des poissons qui sont physiologiquement capables d'avoir un territoire, mais sont empêchés de le faire par d'autres poissons territoriaux (Wootton, 1990). Cela peut avoir un effet direct sur le taux de croissance du poisson. Les mâles non territoriaux doivent aller se nourrir sur les territoires des autres mâles où se trouvent principalement la source de nourriture. Le régime alimentaire du poisson durant sa croissance peut produire des différences morphologiques. L'étude de Meyer (1986 ; 1987 ; 1988) sur le Cichlidé néotropical, *Cichlasoma managuense*, démontre que le régime alimentaire a certains effets sur la morphologie, particulièrement au niveau de la tête. En comparant les structures trophiques des mâles des différents groupes observés dans notre étude, nous avons trouvé des différences de préférences alimentaires évoluant de végétarien à strictement carnivore, essentiellement insectivores, associés à certaines structures morphologiques.

Certaines différences physiologiques peuvent être expliquées par des changements ontogéniques. Plusieurs études ont montré que le régime alimentaire et les structures morphologiques comme la forme et le type de dents, chez les *Haplochromis* spp., pouvaient être corrélées avec l'âge du poisson (Greenwood, 1981 ; Galis & De Jong, 1988).

Les différences dans certaines caractéristiques anatomiques, comme la bosse sur la tête, peuvent aussi être le résultat d'un changement dans la production de certaines hormones qui entraîne des changements morphologiques (Liley, 1969 ; Meunier & François, 1992). La position de dominant a également été corrélée à une différence dans le niveau circulant d'hormones androgènes chez *Tilapia mariae* (Schwanck, 1980). Il est donc possible que les différences morphologiques observées entre les individus dans notre étude, soient reliées au comportement territorial et au niveau hormonal.

3.4.3.2. Les différences entre sexes

Le dimorphisme sexuel est très courant chez les poissons Cichlidés polygames (Greenwood, 1981 ; Fryer & Iles, 1972). La coloration est une des différences majeures, les mâles présentant une coloration brillante quand ils se reproduisent (Fryer & Iles, 1972). Les taux de croissance sont aussi différents, et les mâles grandissent souvent plus vite que les femelles (Fryer & Iles, 1972). Dans notre étude,

nous avons trouvé que, comme pour d'autres Cichlidés, il y a une différence dans la taille. À l'exception de jeunes mâles, les femelles sont généralement plus petites que les mâles. Elles montrent un corps allongé sans bosse sur la tête comme les mâles présumés non territoriaux. Les femelles ne sont pas territoriales et vivent en dehors des territoires des mâles (Fernald & Hirata, 1977). Les différences qui existent entre mâles et femelles peuvent être expliquées de la même façon que les différences observées entre des mâles.

L'emploi combiné de méthodes morphologiques (morphométrie, imagerie) et les techniques d'analyses statistiques associées, a permis de mettre en évidence les différences entre individus appartenant à la même population. C'est une première approche pour comprendre la signification de ces différences individuelles qui peut aussi être employée pour comparer plusieurs espèces proches.

4. Relation entre la morphologie et quelques caractères biologiques

Suite à l'analyse précédente, nous avons voulu déterminer s'il existait des relations entre des caractères biologiques des poissons capturés et leur morphologie. D'autres caractères morphologiques, liés au comportement, comme les surfaces des nageoires et le nombre d'ocelles sur la nageoire anale ont également été utilisés. Dans la mesure où la variabilité chez les mâles est importante et, en raison de leur comportement, nous n'avons considéré ici que l'ensemble des mâles *Haplochromis nyererei* capturés à Nyamatala Island, soit 41 spécimens.

4.1. Méthode

Les variables utilisées sont :

- variables liées à la condition de l'animal
 - le facteur de condition *K* (Ricker, 1968)

Ce facteur se calcule selon la formule suivante :

$$K = P / SL^b$$

où *b* est une constante, qui prend en général, une valeur proche de 3.

b est calculé selon la relation entre le poids éviscéré (*P*) et la longueur standard (*SL*) :

$$P = a SL^b$$

ce qui donne, après transformation logarithmique, la relation linéaire :

$$\ln P = b \ln SL + \ln a$$

où *a* et *b* sont deux constantes.

Nous avons utilisé le poids éviscéré qui a été mesuré au dixième de g près.

- la teneur en graisse des viscères [voir Partie I, Tableau 2.3 p. 34].

- Variable liée à la reproduction

Nous avons utilisé une échelle d'estimation des stades de maturité sexuelle [voir Partie I, Tableau 2.2 p. 34]. Le rapport gonadosomatique a également été calculé mais son utilisation fait double emploi avec l'échelle citée ci-dessus.

• Variables liées au comportement

• *Surface des nageoires dorsale et anale*, afin d'estimer la surface totale du poisson qui a un rôle possible d'intimidation lors de rencontres entre mâles ;

• *Surface du corps* ;

• *Nombre d'ocelles* sur la nageoire anale qui est un indice du succès reproducteur (Hert, 1989).

• Variable morphologique

Les groupes définis dans le chapitre 3 ont été utilisés.

Des tests non paramétriques de Kolmogorov-Smirnov et de Kruskal Wallis ont été utilisés pour comparer les groupes entre eux.

4.2. Résultats et Discussion

Si l'on procède à des tests de Kolmogorov-Smirnov sur les différents groupes morphologiques, on s'aperçoit qu'ils ne diffèrent que peu entre eux [voir Tableau 4.1 ci-dessous]. Les groupes ne sont pas différents avec un risque de 5%, mais le groupe 4 se sépare des autres, au risque de 10%, pour le nombre d'ocelles et les surfaces. En revanche, un test de Kruskal-Wallis est significatif pour toutes les variables, sauf pour le contenu en graisse. On retrouve ici ce qui avait déjà été mentionné au chapitre 3, c'est-à-dire que les différences entre les groupes ne sont pas tranchées mais progressives, un individu pouvant se trouver à la limite de deux groupes [voir Tableau 4.1 ci-dessous].

Tableau 4.1 - Caractéristiques des poissons des différents groupes morphologiques définis au chapitre 3.

Les surfaces sont données en mm².

Les valeurs sont les moyennes, avec entre crochets, les limites maximales et minimales.

Variables	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4
Stade de maturité	[2 - 3]	[2 - 4]	[2 - 3]	[3 - 5]
Contenu en graisse	[2]	[0-3]	[2]	[1 - 3]
K	2,835 [2,562-3,105]	3,004 [2,560 - 3,300]	3,084 [2,738 - 3,645]	3,351 [3,044 - 3,875]
Nombre d'ocelles	[1 - 3]	[2 - 6]	[2 - 4]	[3 - 6]
Surface des ocelles	5,88 [3,05 - 9,45]	14,08 [6,18 - 30,26]	14,94 [5,43 - 27,5]	20,11 [12,3 - 28,69]
Surface de la nageoire anale	101 [83 - 128]	304 [86 - 540]	173 [112 - 260]	373 [273 - 467]
Surface du corps	1003 [807 - 1301]	1862 [785 - 2773]	1447 [964 - 2194]	2347 [2060 - 2737]
Surface de la nageoire dorsale	268 [206 - 333]	514 [200 - 733]	395 [251 - 596]	690 [458 - 1226]

Les poissons du groupe 4 sont plus grands et possèdent, en général, des nageoires plus étendues que celles des autres poissons. Le nombre d'ocelles, le stade de maturité et K sont également plus élevés chez ces poissons que chez ceux des autres groupes. On retrouve ici des éléments qui apportent plus de poids à l'hypothèse que les mâles du groupe 4 seraient territoriaux. Alors qu'on aurait pu s'attendre à un taux de graisse élevé, celui-ci varie beaucoup entre 1 et 3. On peut expliquer cela par le fait que la défense d'un territoire demande une activité soutenue et, donc, une dépense d'énergie importante ; cette énergie serait utilisée pour d'autres activités chez les autres poissons.

On peut observer dans le groupe 2 que certaines variables ont des maxima très élevés. Certains spécimens se trouvent, en effet, à la limite entre ce groupe et les poissons du groupe 4, malgré une dentition différente [voir Tableau 3.6 p. 126].

On note également que les poissons du groupe 3 ont des surfaces plus faibles que celles des poissons des groupes 2 et 4, ce qui laisse supposer que ce sont des mâles non territoriaux. Leur stade de maturité est également faible, malgré la présence de spécimens de grande taille [87 mm SL].

Il apparaît que les valeurs observées pour les spécimens du groupe 1 sont, en moyenne, plus faibles que celles des poissons des autres groupes.

Les résultats apportent des éléments supplémentaires à l'appui de l'hypothèse de la présence de mâles au statut social différent, ce qui a entraîné des modifications morphologiques.

Suite à cette approche, nous avons étudié un caractère lié à la communication chez ces poissons, les ocelles présents sur la nageoire anale des mâles.

5. Analyse des ocelles présents sur la nageoire anale des mâles

5.1. Généralités sur le rôle des ocelles

Les mâles des espèces haplochrominiennes des lacs Victoria, Kivu et Edouard ainsi que chez les espèces présentes dans les lagons et les rivières, présentent tous des taches de couleurs sur la nageoire anale et dont la taille, le nombre, la forme et la couleur varient de façon importante. Ces taches ou ocelles sont entourés, en général, par un anneau transparent qui permet de les individualiser. Par leur forme et leur couleur, ces ocelles ressemblent à des oeufs (Goldschmidt, 1991). Ce n'est pas le cas chez la plupart des espèces du lac Malawi.

Kirchshoffer, en 1953, a été le premier à émettre l'hypothèse que ces taches ressemblaient aux oeufs pondus par les femelles de ces espèces, d'où le nom qui leur a été attribué d'«egg-spots». D'après les études descriptives classiques de Wickler (1962) sur *Haplochromis wingatti* (probablement *Astatotilapia* cf. *bloyetii* originaire de Tanzanie, d'après Trewavas, 1992), deux hypothèses, non exclusives, sur le rôle de ces ocelles, ont été énoncées grâce aux observations directes de la parade nuptiale chez cette espèce :

- 1) servir de déclencheur pour amener la femelle à pondre ;
- 2) optimiser la fertilisation des oeufs.

Durant la parade nuptiale, la femelle pond ses oeufs par chapelets de 2 à 4 et les reprend immédiatement en bouche sans que le mâle ait pu les fertiliser. Le mâle déploie sa nageoire anale sur le substrat à l'emplacement où la femelle vient de pondre ses oeufs. La femelle essaie alors de collecter les ocelles comme si elle les considérait comme étant des oeufs, effectuant les mêmes mouvements des lèvres que si elle avait à faire à des oeufs. C'est à ce moment-là, d'après Wickler, que le mâle éjacule. Cette position est généralement appelée « position en T ». Les ocelles possèdent, chez cette espèce, les mêmes caractéristiques (forme, taille, couleur) que les oeufs. Une parade nuptiale identique a été décrite chez *Hemihaplochromis multicolor* (Ribbink, 1986) et *Haplochromis nyererei* (appelé alors *H. "crimson"*) (Witte-Maas, 1981), ainsi que chez la plupart des espèces haplochrominiennes des lacs Victoria et Malawi et autres petits lacs. Le même comportement est également observé chez certains genres du lac Tanganyika comme *Tropheus*, *Simochromis*...

Cependant, des travaux récents (Hert, 1989), sur *Astatotilapia elegans* du lac Georges, en aquarium, ont montré que les ocelles n'attiraient les femelles que si les mâles effectuaient les mouvements gestuels de la parade. Après avoir expérimentalement enlevé les ocelles des nageoires anales de certains mâles, il n'y avait pas de différence significative dans le taux de fertilisation entre des

accouplements avec des mâles avec ou sans ocelles. Par contre, le nombre de pontes était double avec les mâles avec ocelles, ce qui permettait de confirmer l'importance du nombre d'ocelles dans le choix sexuel des femelles.

Mais ces expériences ont été réalisées dans des conditions idéales, en l'absence de mâles rivaux, de prédateurs, de 'voleurs' d'oeufs et de turbulences de l'eau. Les données, récoltées en milieu naturel, permettent de penser que ces conditions sont peu fréquentes (McKaye, 1983 ; Ribbink *et al.*, 1983). Le faible nombre d'oeufs pondus, compris entre deux et quatre, et la vitesse à laquelle la femelle les reprend en bouche, peuvent être dus à la présence possible de prédateurs ou d'autres dangers naturels. De ce fait, les ocelles étant pris pour des oeufs par la femelle, peuvent permettre la fécondation.

Une autre hypothèse considère que les femelles reconnaissent les ocelles comme les composantes d'un signal. Le déploiement de la nageoire anale du mâle, surtout quand celle-ci présente une coloration prononcée, permettrait d'indiquer à la femelle l'endroit où elle doit pondre ses oeufs.

Une autre fonction de la différenciation des ocelles sur les nageoires anales et qui a fait l'objet de quelques études préliminaires (Crapon de Craona & Fritsch, 1984 ; Goldschmidt & de Visser, 1990), est leur rôle possible dans les processus évolutifs. Les travaux de Crapon de Craona et Fritsch (1984) concernent le croisement de différentes espèces présentant des patrons d'ocelles différents. Les individus issus de ces croisements présentaient un nombre moyen d'ocelles par rapport à leurs parents respectifs, ce qui implique que la détermination génétique du nombre des ocelles diffère entre les espèces et est reflétée dans les patrons intermédiaires trouvés dans les hybrides et les backcross.

Les études sur le rôle de la ressemblance des ocelles avec des oeufs dans la spéciation sont basées sur des observations de terrain concernant *Haplochromis "argens"*, espèce pélagique zooplanctivore de distribution large dans le lac Victoria. Une autre espèce appelée *H. "dusky argens"* a souvent été capturée en même temps que *H. "argens"*. Au niveau morphologique, elles sont difficilement distinguables, mais les mâles diffèrent, d'une part, dans leur coloration et, d'autre part, dans le nombre, la couleur et la position des ocelles sur la nageoire anale. À partir de ces informations, deux hypothèses ont été émises selon lesquelles les "egg spots" et les divergences observées de leurs caractères peuvent provoquer l'isolation reproductive et, ainsi, amener à la formation de deux espèces distinctes.

Suite à l'approche morphologique réalisée sur *Haplochromis nyererei*, nous avons voulu étudier les variations concernant les ocelles de la nageoire anale chez les mâles de cette espèce. En effet, aucune étude morphologique n'a été réalisée sur.

les variations possibles de ce caractère à l'intérieur d'une même espèce. Le principe que nous avons adopté se décompose en deux étapes :

- les ocelles peuvent-ils effectivement être considérés comme imitant les oeufs ?
- quelles sont les variations intraspécifiques des ocelles du point de vue de leur morphologie et de leur disposition sur la nageoire anale ?

5.2. Méthode

Nous avons utilisé les poissons mesurés pour l'analyse morphologique décrite dans les chapitres précédents. Les ocelles des nageoires anales ont été mesurés sur les poissons, immédiatement après capture, en raison de la perte de coloration qui rend difficile toutes mesures après conservation dans l'alcool. Deux mesures ont été effectuées [voir Figure 5.1 p. 136] :

- l'une, appelée l'axe majeur, qui correspond au diamètre maximum de l'ocelle parallèle au rayon de la nageoire anale ;
- l'autre, l'axe mineur, qui est la longueur maximum selon un axe perpendiculaire au rayon de la nageoire anale.

Les mesures effectuées sur 96 ocelles provenant de 38 mâles capturés à Nyamatala Island ont été utilisées. L'axe des ocelles, parallèle au rayon, est le plus grand des deux axes mesurés.

Les nageoires ont été déployées pour toutes les prises de mesures qui se sont effectuées sous loupe binoculaire à l'aide d'un micromètre. Cela n'a été possible que si la nageoire anale était intacte. La position de l'ocelle en fonction des rayons a également été notée. À l'aide de l'appareil pour la prise de mesure en 2 dimensions, nous avons pu mesurer la longueur des rayons et, ainsi, reconstruire la nageoire anale où chaque ocelle a été replacé. Chaque longueur de rayon a été considérée comme étant parallèle à l'axe Oy d'un repère orthonormé dont l'origine est la base antérieure de la nageoire, l'axe Ox étant la droite reliant ce point à la base de la nageoire pelvienne. La distance entre deux rayons a été estimée comme constante sur toute leur longueur et reportée sur l'axe Ox. Nous avons également noté la distance entre l'orifice génital et la nageoire anale, pour voir la possibilité d'une relation entre fécondation et disposition des ocelles. Les variables prises en compte sont donc :

- l'axe majeur de l'ocelle ;
- l'axe mineur de l'ocelle ;

- la distance entre la nageoire pelvienne et la base antérieure de la nageoire anale ;
- la distance entre la base de la nageoire anale et l'orifice génital ;
- la distance entre le barycentre de chaque ocelle et la base de la nageoire antérieure de l'anale ;
- la distance entre le barycentre de tous les ocelles, calculée à l'aide des coordonnées cartésiennes de chaque barycentre, et la base antérieure de la nageoire anale.

Ont été également considérées les distances entre ocelles et orifice génital.

Afin de tester si les ocelles pouvaient être reconnus comme des oeufs, nous avons également mesuré deux variables sur un lot de 115 ovocytes provenant de 3 femelles matures :

- la taille des oeufs provenant de femelles matures. Ils ont une forme 'ovoïde'. Le diamètre le plus grand a été assimilé à l'axe majeur, le diamètre le plus petit à l'axe mineur.

- la distance entre le centre de l'oeil et l'extrémité antérieure du museau considérée comme étant la distance minimum à partir de laquelle une femelle reconnaîtra un ocelle comme un oeuf. Si l'ocelle apparaît plus grand qu'un oeuf, il ne sera pas considéré comme mimant celui-ci.

Nous avons utilisé des régressions linéaires pour analyser les données. Les variables ont généralement été transformées en logarithme népérien pour les normaliser.

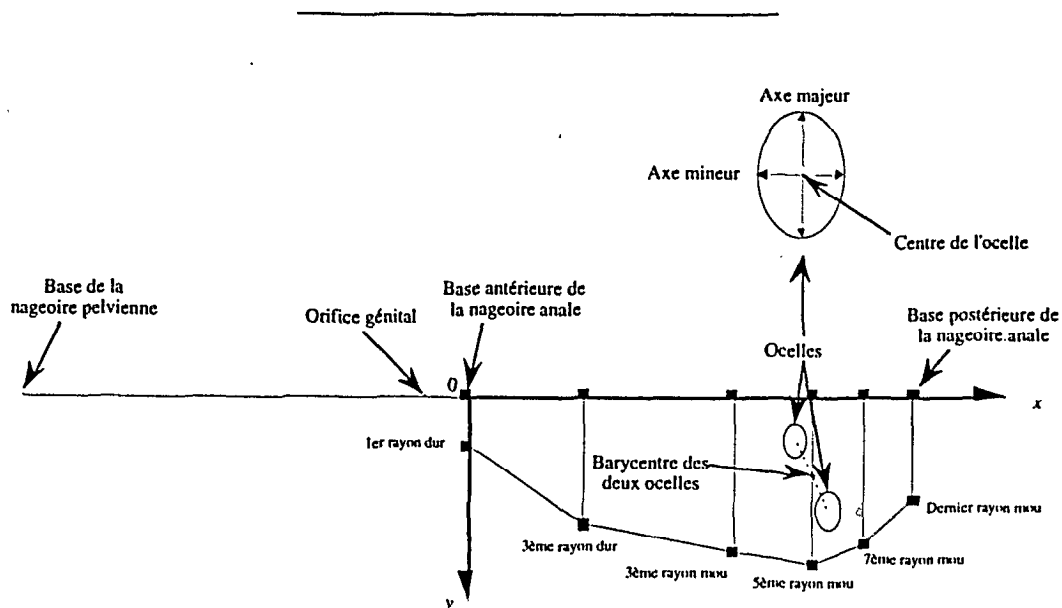


Figure 5.1 - Reconstitution d'une nageoire anale théorique à partir des coordonnées cartésiennes des points mesurés.

5.3. Résultats

5.3.1. Comparaison entre la taille des oeufs et celle des ocelles

Les oeufs ont, en moyenne, les axes majeurs et mineurs plus petits que ceux des ocelles [voir Tableau 5.1 ci-dessous]. Deux analyses de variances réalisées sur les deux axes majeurs et les deux axes mineurs montrent qu'ils sont significativement différents (test-F : 468,474, $p = 0,0001$ pour les axes mineurs ; test-F : 275,443, $p = 0,0001$ pour les axes majeurs). Si on considère la forme, définie par le rapport entre l'axe mineur et l'axe majeur, on remarque que l'intervalle dans lequel sont comprises les dimensions des ocelles inclut celui des valeurs limites des oeufs. Ce n'est pas le cas pour la surface, définie comme étant le produit des deux axes. On peut remarquer également que la forme possède la variance minimum pour les oeufs. De ce fait, ce critère peut être principalement indiqué comme critère 'identique à un oeuf'.

Tableau 5.1 - Paramètres statistiques morphologiques des ocelles et des oeufs.

Les oeufs (ovocytes) proviennent de trois femelles matures de Nyamatala Island.
 Forme = axe mineur / axe majeur ; Surface = axe mineur x axe majeur ;
 n = nombre.

		Moyenne	Dév. Std.	Erreur Std.	Variance :	n	Min	Max	Etendue
Oeufs	Axe mineur	2,723	0,155	0,014	0,024	115	2,24	3,04	0,80
	Axe majeur	3,498	0,183	0,017	0,034	115	3,12	3,96	0,84
	Surface	9,539	0,876	0,082	0,768	115	7,437	11,674	4,237
	Forme	0,78	0,046	0,004	0,002	115	0,675	0,871	0,196
Ocelles	Axe mineur	1,744	0,455	0,046	0,207	96	0,42	2,73	2,131
	Axe majeur	2,603	0,543	0,055	0,295	96	1,37	3,91	2,535
	Surface	4,668	1,922	0,196	3,693	96	1,069	10,247	9,179
	Forme	0,68	0,161	0,016	0,026	96	0,163	1,13	0,968

5.3.2. Relation entre les ocelles et la taille du poisson

5.3.2.1. Nombre d'ocelles et longueur standard

Une régression linéaire a été effectuée entre les logarithmes népériens de la longueur standard et du nombre d'ocelle, présents sur la nageoire anale [voir Figure 5.2 ci-dessous]. La corrélation est significative pour un risque de 5% ($r = 0,438$ pour $n = 38$; $p = 0,0001$). Il faudra donc tenir compte de l'effet 'taille' dans l'étude de la position des ocelles. Si le nombre d'ocelles croît avec la taille du poisson, il apparaît également une dispersion importante des individus.

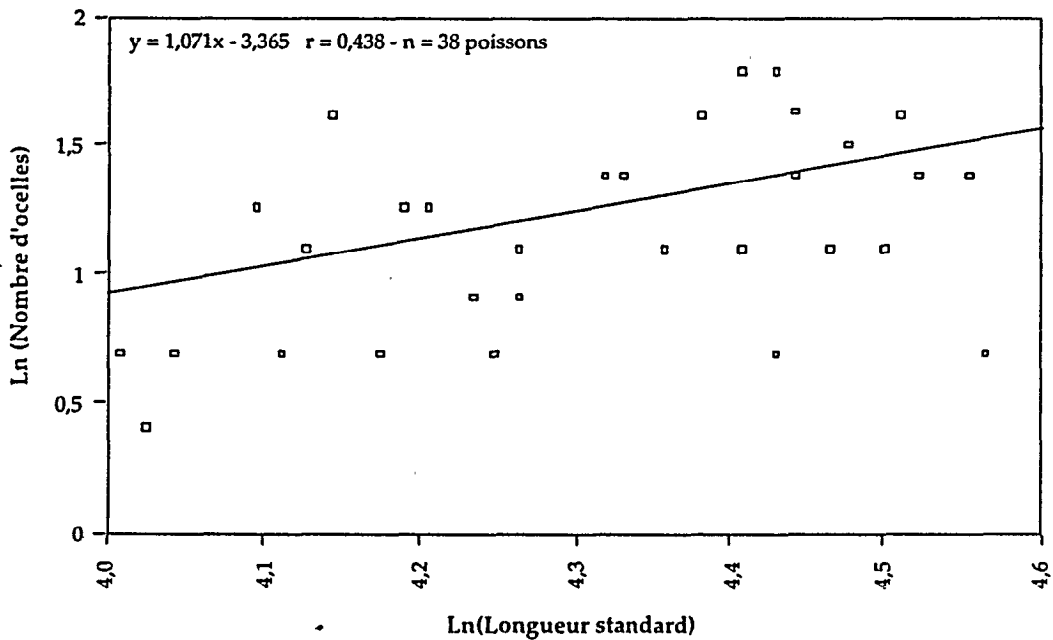


Figure 5.2 - Relation entre les logarithmes népériens de la longueur standard et du nombre d'ocelles.

5.3.2.2. Relation entre les caractéristiques des ocelles et la longueur standard

Nous avons considéré le pourcentage d'ocelles qui présentent des caractéristiques d'oeufs selon :

- l'axe mineur des ocelles ;
- l'axe majeur des ocelles ;
- la surface de l'ocelle ;
- la forme des ocelles [voir Tableau 5.2 p. 140].

Ces mesures ont été effectuées sur les 32 mâles dont la totalité des ocelles étaient mesurables.

Un nombre, calculé comme étant la valeur minimum moins 10% de la valeur moyenne, a été calculé identique en considérant une marge de 10%, ceci pour prendre en compte les erreurs dues à la mesure des oeufs et des ocelles. Nous n'avons utilisé que la limite inférieure des caractéristiques des oeufs car la distance minimum de vision pour une femelle, lui permettant de considérer un ocelle comme étant un oeuf, varie en fonction de la distance entre le centre de l'oeil et sa bouche [voir Tableau 5.2 p. 140 et Figure 5.3 p. 140]. De ce fait, des ocelles plus gros peuvent également être pris pour des oeufs.

On peut voir que, chez 88% des individus, un ocelle au minimum a une forme identique à celle des oeufs avec une marge de 10%. Par contre, seulement 32% des individus ont au moins un ocelle de surface identique à celle des oeufs, avec une marge de 10%, et ceci pour des mâles de taille supérieure à 65,50 mm Longueur Standard. Pour l'axe mineur et l'axe majeur, ce pourcentage est de 26 % pour atteindre 41 et 47%, respectivement, avec une marge de 10%.

Les corrélations entre les maxima des caractéristiques des ocelles et la longueur standard sont hautement significatives [voir Figure 5.3 p. 140] à l'exception de la forme. La taille minimum pour laquelle un poisson a un ocelle dont au moins une des caractéristiques est identique à un oeuf, à l'exception de la forme, est de 61,10 mm LS, dans notre échantillon.

Tableau 5.2 - Longueur standard des individus qui possèdent des ocelles de taille identique à celle des oeufs pour différentes caractéristiques.

'=' ocelles dont la mesure est supérieure à celle de la valeur minimum de l'intervalle des mesures effectuées sur les oeufs ; '+10%' dont la mesure est supérieure à celle de la valeur minimum de l'intervalle des mesures effectuées sur les oeufs - 10% de la moyenne.

% : pourcentage de mâles par rapport au total de l'échantillon mâle

Caractéristiques de la distance entre la bouche et le centre de l'oeil chez les femelles qui sont toutes à une stade 3 et plus de maturité sexuelle.

		Moyenne	Dév. Std.	Erreur Std.	Variance :	n	%	Min	Max	Etendue
axe mineur	=	85,92	7,63	2,54	58,14	9	0,26	73,70	96,10	22,40
	+ 10%	75,79	10,46	2,61	109,32	16	0,47	61,10	94,80	33,70
axe majeur	=	88,63	6,87	2,29	47,13	9	0,26	78,60	96,10	17,50
	+ 10%	78,74	11,04	2,95	121,79	14	0,41	64,30	96,10	31,80
Forme	=	76,40	12,51	2,50	156,61	25	0,74	53,50	94,80	41,30
	+ 10%	76,22	13,31	2,43	177,22	30	0,88	53,50	96,10	42,60
Surface	=	90,52	6,13	2,74	37,58	5	0,15	81,40	96,10	14,70
	+ 10%	78,57	10,49	3,16	110,12	11	0,32	65,50	94,80	29,30
Distance bouche à centre de l'oeil chez les femelles		8,50	1,04	0,24	1,09	19		6,86	11,19	4,33

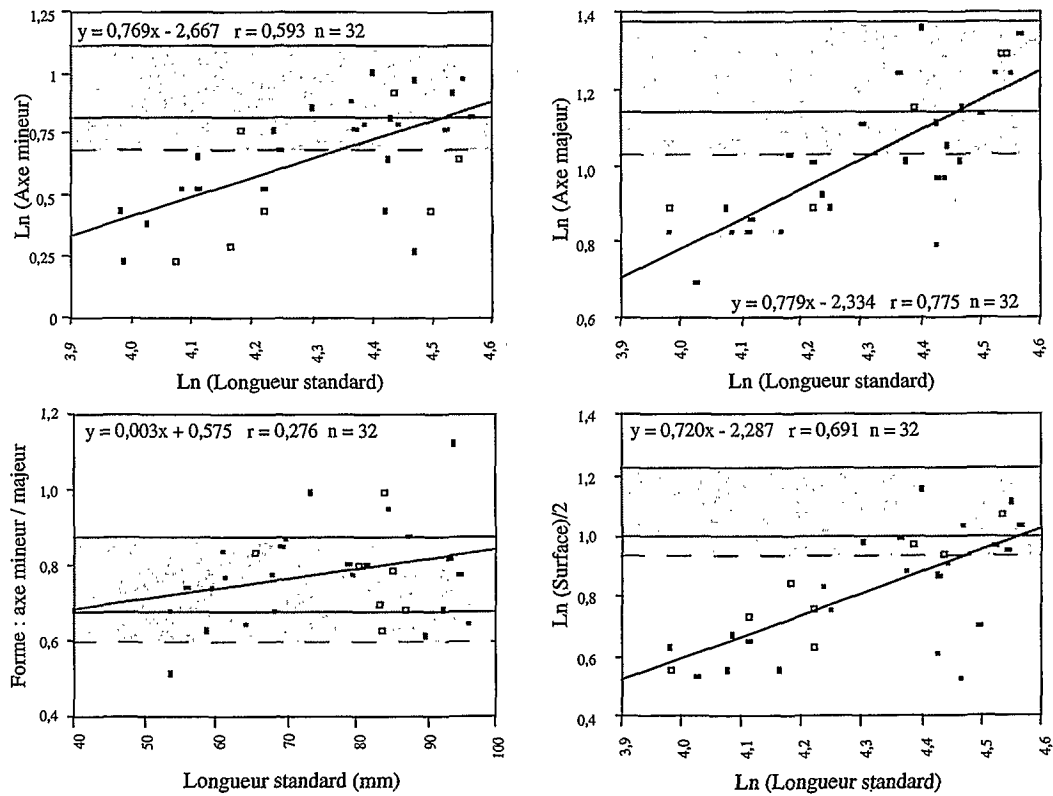


Figure 5.3 - Relation entre la longueur standard et les maxima observés des caractéristiques des ocelles.

La partie grisée représente l'intervalle pour lequel les ocelles sont identiques à des oeufs avec une marge de 10%. Les traits pleins horizontaux représentent les limites des mensurations des oeufs ; le trait en pointillé la limite inférieure à 10% de marge.

5.3.2.3. Nombre d'ocelles identiques à des oeufs en fonction du nombre total d'ocelles

Pour les caractéristiques autres que la forme, le nombre d'ocelles identiques à des oeufs n'augmente pas avec le nombre total d'ocelles [voir Figure 5.4 ci-dessous]. Pour l'axe majeur, uniquement avec la marge de 10%, ce nombre augmente.

Par contre, si on considère la surface avec une marge de 10%, le nombre d'ocelles identiques à des oeufs diminue.

Si un unique ocelle est présent sur la nageoire anale, celui-ci n'est pas identique à un oeuf quelles que soient les caractéristiques considérées. C'est la même chose pour les individus qui ne possèdent que 2 ocelles, sauf pour la forme et, avec une marge de 10%, pour les axes mineur et majeur (1 seul cas sur 9 observés).

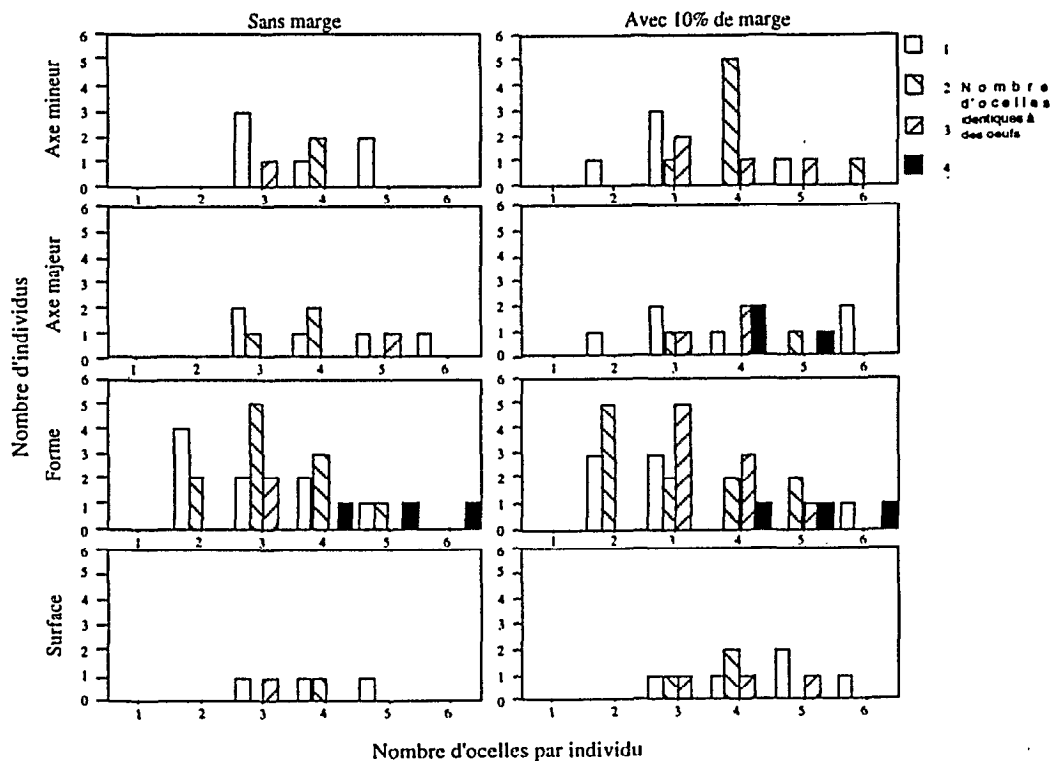


Figure 5.4 - Nombre d'individus possédant des ocelles identiques à des oeufs selon le nombre total d'ocelles présents sur leur nageoire anale pour les différentes caractéristiques mesurées.

Nombre d'individus à 1 ocelle - n = 2 ; 2 ocelles - n = 9 ; 3 ocelles - n = 10 ; 4 ocelles - n = 6 ; 5 ocelles - n = 4 ; 6 ocelles - n = 2. Chaque trame des barres représente un nombre différent d'ocelles identiques à des oeufs.

5.3.2.4. Position des ocelles sur la nageoire anale

Nous avons pu voir qu'il existe une relation entre la taille de l'individu et le nombre d'ocelles sur la nageoire anale. Ici, nous avons voulu déterminer s'il existe une position privilégiée des ocelles sur la nageoire anale. Nous avons utilisé plusieurs variables en fonction de la morphologie de la nageoire anale :

- la distance entre la base antérieure de la nageoire anale et l'ocelle qui en est le plus proche ;
- la distance entre l'ocelle et le barycentre de l'ensemble des ocelles de la nageoire dont il fait partie ;
- la distance entre l'ocelle et la base antérieure de la nageoire anale ;
- la distance entre l'ocelle et sa projection sur la base de la nageoire anale ;
- la longueur standard ;
- la position en fonction des deux rayons mous les plus proches.

Pour chacune des relations envisagées, nous avons considéré les caractéristiques des ocelles.

Les corrélations obtenues entre la longueur standard, la position du premier ocelle et le barycentre des ocelles sont hautement significatives. La dispersion des individus est plus importante pour la position du premier ocelle, surtout lorsque les individus sont de grande taille [voir Figure 5.5 p. 142].

La position des ocelles est donc fonction de la taille des individus. L'allométrie qui existe apparaît alors comme identique à celle pour la position des ocelles.

On retrouve les mêmes relations si on considère la distance entre l'ocelle et la base de la nageoire, mais avec une dispersion beaucoup plus importante.

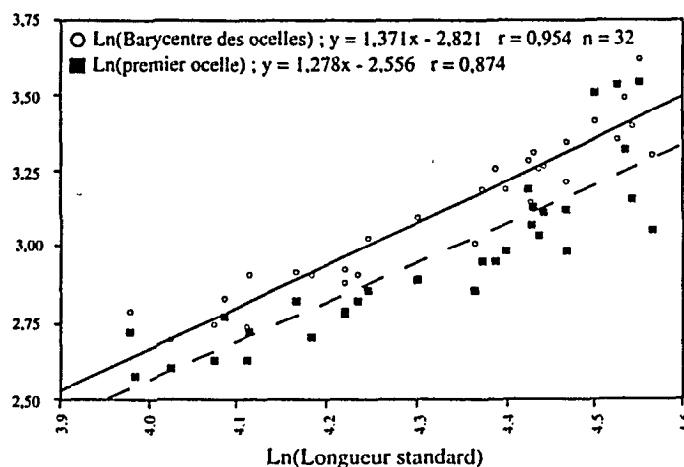


Figure 5.5 - Relation entre les logarithmes de la longueur standard, de l'ocelle le plus proche de la base antérieure de la nageoire anale et ceux du barycentre des ocelles pour chaque individu.

Si on regarde la position des ocelles en fonction de leurs caractéristiques [voir Figure 5.7 p. 144 et Figure 5.8 p. 145], il n'apparaît pas de position constante d'un ocelle (ou plus) qui soit identique à un oeuf.

On peut voir que la majorité des ocelles se situe dans la partie postérieure de la nageoire, plus particulièrement entre le 6ème et le 7ème rayon mou [voir Figure 5.7 p. 144 et Figure 5.6 p. 143]. On peut également remarquer que les ocelles qui ressemblent à des oeufs et qui sont donc les plus grands, sans considérer leur forme, ne se situent pas principalement dans la classe de taille qui comprend le plus d'ocelles. Ils sont, en général, situés plus vers la périphérie.

La distance entre un ocelle et le barycentre des ocelles de la nageoire où il est présent ne présente également pas de constante [voir Figure 5.8 p. 145]. Quelle que soit la caractéristique de l'ocelle considéré, la dispersion apparaît comme aléatoire. Une fréquence plus importante est visible aux environs de 2 mm de distance, mais qui doit être liée au nombre d'ocelles des individus et n'a donc pas de signification particulière en soi.

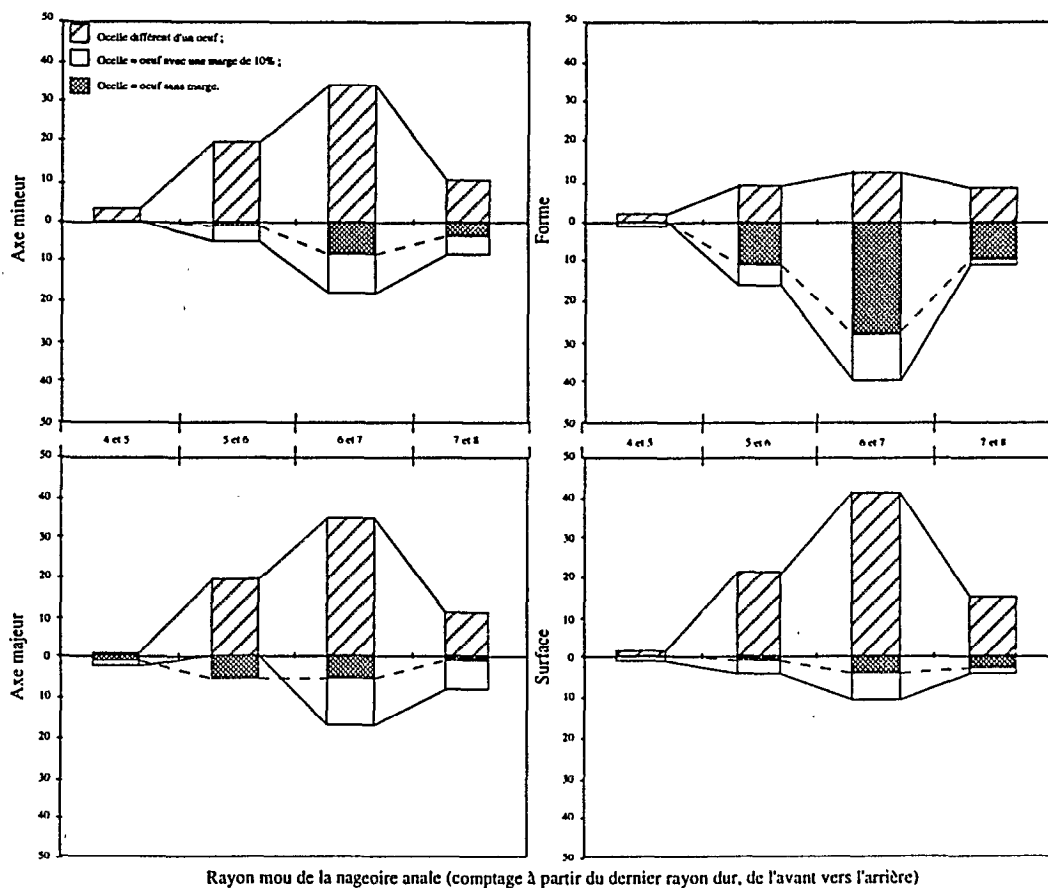


Figure 5.6- Position des ocelles en fonction des rayons mous de la nageoire anale. Le comptage s'effectue de l'avant, à partir du dernier rayon dur, vers l'arrière.

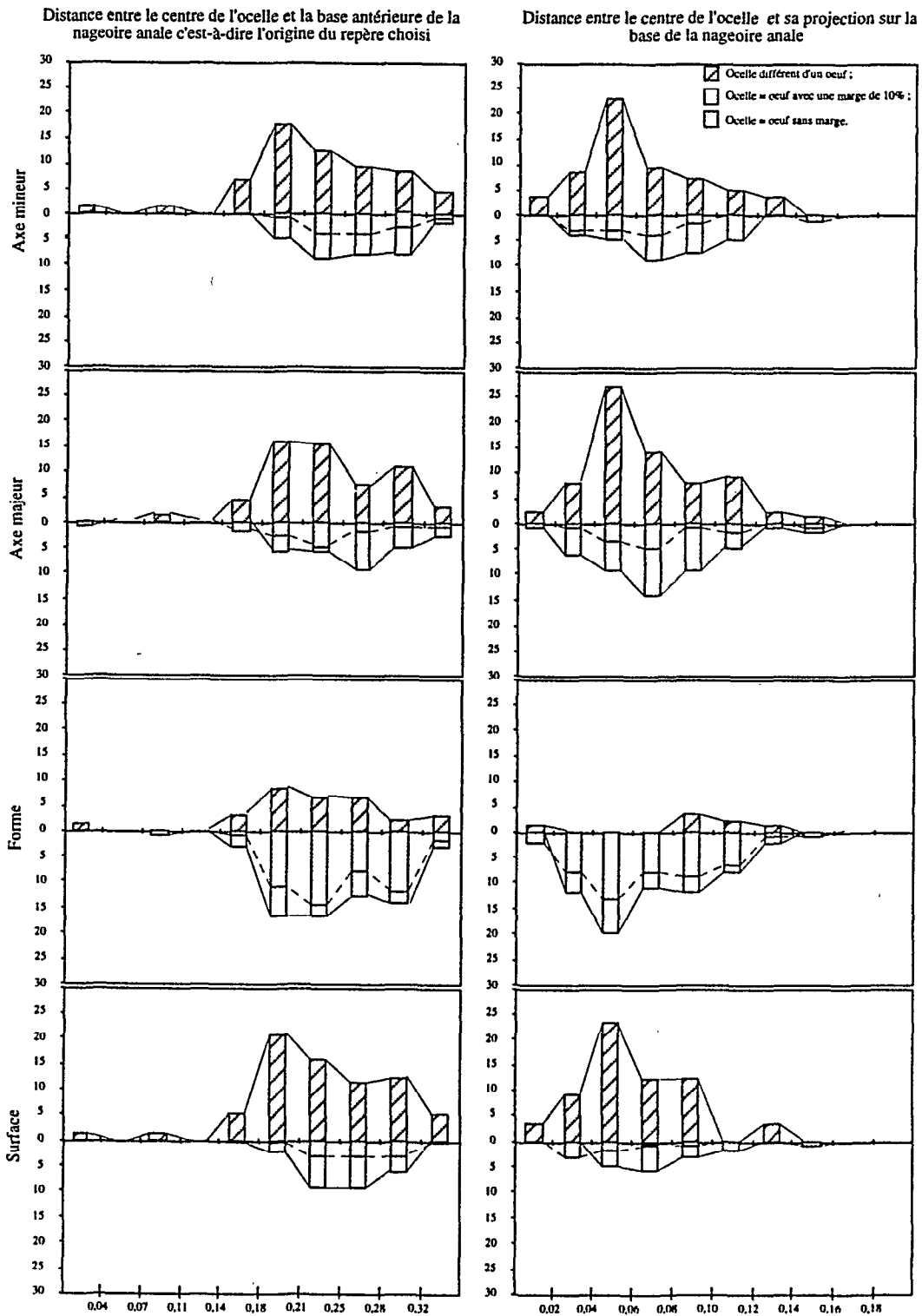


Figure 5.7 - Position des ocelles en fonction de la base antérieure de la nageoire anale (figures de gauche) et de sa hauteur sur la nageoire anale (distance entre l'ocelle et sa projection sur la base de la nageoire anale, figures de droite).

Les deux variables ont été rapportées à la longueur standard en raison de l'effet taille.

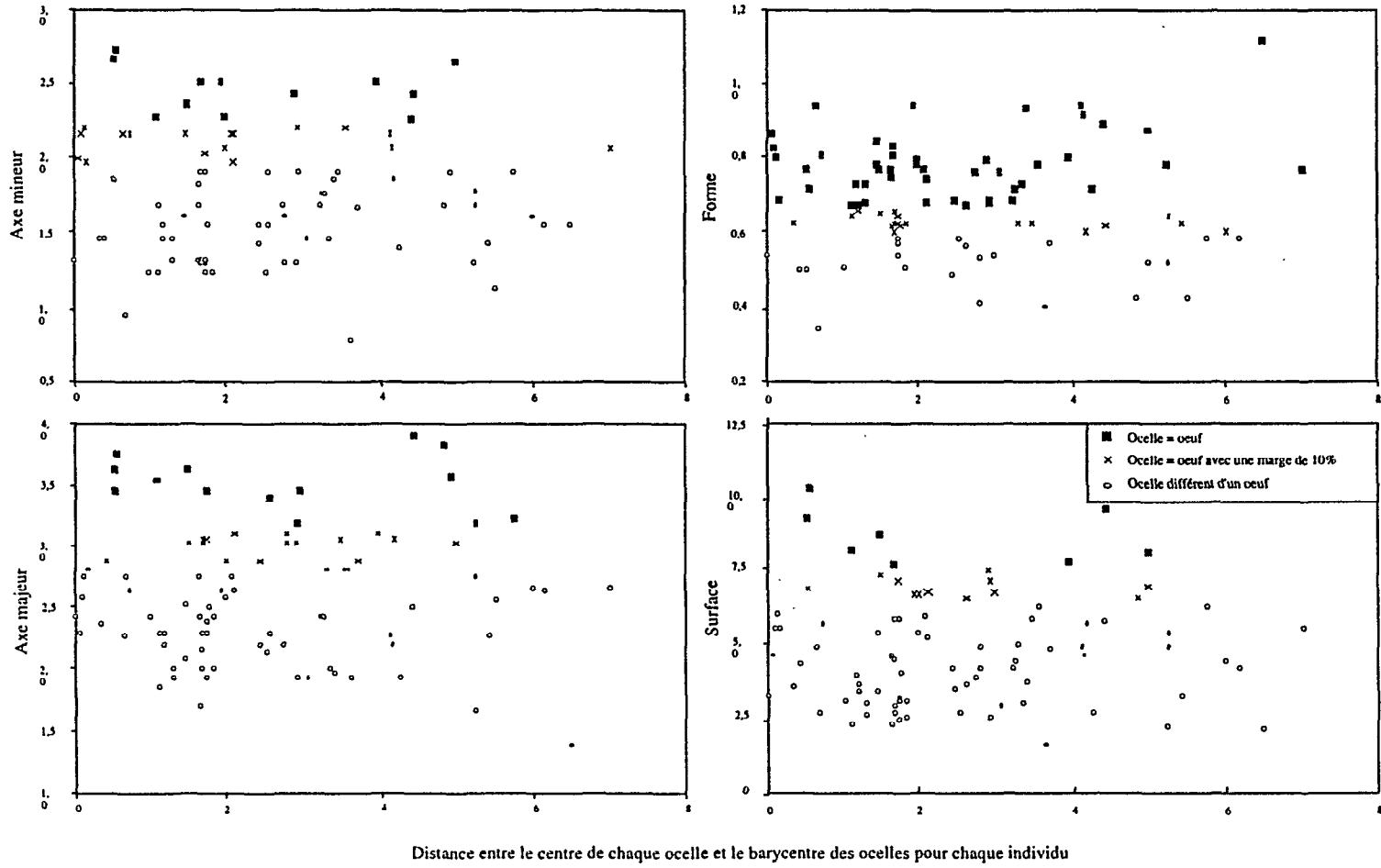


Figure 5.8 - Position des ocelles en fonction du barycentre du total des ocelles pour l'individu auquel il appartient.

5.4. Discussion et conclusion

Les caractéristiques des ocelles sont très variables selon l'individu considéré ; le nombre d'ocelles, leur taille et leur position sont dépendantes de la taille de l'individu. La forme apparaît comme la caractéristique la plus représentative du mimétisme des ocelles. De ce fait, elle est peut-être un critère de reconnaissance de la femelle pour un partenaire de la même espèce.

La surface des ocelles est la caractéristique la moins représentative du mimétisme d'un oeuf. Elle n'intervient que pour des spécimens de grande taille. La présence d'ocelles plus gros que les oeufs peut être un avantage pour les mâles dans la mesure où ils ont la possibilité d'attirer des femelles plus facilement que des mâles avec des petits ocelles. Dans ce cas, les spécimens en-dessous de 60 mm LS ne peuvent se reproduire. On peut noter que tous les spécimens rencontrés de cette taille sont au stade 2 de maturité.

Le nombre d'ocelles, même s'il est corrélé avec la taille, varie également quelle que soit la taille des individus.

Aucune information concernant l'ontogenèse des ocelles n'est disponible. Au regard des résultats, il apparaît que le barycentre des ocelles d'un individu grandit de la même manière que l'individu lui-même. Cela implique que la configuration des ocelles est une constante dans son organisation générale. Mais la disposition elle-même des ocelles est très variable en fonction de leur nombre et de leur surface selon les individus. Néanmoins, la majeure partie se trouve entre les rayons mous 5 et 7 de la nageoire anale. Il apparaît également que les ocelles situés vers l'arrière et en périphérie sont, généralement, les plus grands. Cette disposition paraît particulièrement indiquée pour attirer les femelles. En revanche, l'utilité de petits ocelles vers la base de la nageoire anale est peu compréhensible. Une possibilité est que, lorsque la femelle essaie de 'collecter' l'ocelle, les petits ocelles à proximité lui sont alors visibles et peuvent être perçus, de par leur forme, comme un oeuf. La petite taille peut indiquer à la femelle qu'ils sont, en fait, loin d'elle. En essayant de se rapprocher d'eux, elle se rapproche également de l'orifice génital du mâle. Il serait possible que cette zone soit érogène et stimulerait l'éjaculation du mâle. Comme la distance est plus faible que sur le bord de la nageoire, la fécondation des oeufs en serait d'autant plus performante. Afin de vérifier cette hypothèse, une étude de l'innervation de cette zone et la recherche d'organes sensoriels serait particulièrement indiquée. Les ocelles formeraient, alors, une sorte de 'flèche' indicatrice pour une optimisation de la fertilisation des oeufs.

Si les caractéristiques des ocelles indiquent qu'ils peuvent être des imitations des oeufs, c'est-à-dire des leurres attractifs pour les femelles, il n'est pas possible, néanmoins, de tirer des conclusions définitives concernant leur rôle de signal de reconnaissance spécifique. De même, la part liée à la transmission génétique de ce caractère et son 'succès' reproducteur, ainsi que les variations phénotypiques dues aux contraintes environnementales ne sont pas abordables. Des expérimentations en milieu confiné, comme des présentations de choix de mâles à des femelles, pourraient apporter de précieux éléments pour la compréhension du rôle de ce caractère sexuel secondaire.

Des comparaisons interspécifiques permettraient également d'apporter des éléments quant à leur rôle dans les processus évolutifs. Une étude du même type que celle qui a été présentée ici est en cours sur les poissons des autres espèces de cette île ainsi que ceux d'autres stations échantillonnées du Mwanza Gulf.



Conclusion générale

Au terme de ce travail, nous rappellerons les principaux résultats obtenus et dégagerons leurs implications en terme d'étude et protection des peuplements ichtyques. Nous tenterons, enfin, de présenter certains axes de recherches et de perspectives concernant le lac Victoria.

1. Connaissance des zones rocheuses

Cette approche préliminaire des communautés de poissons des zones rocheuses a permis de dégager les points principaux suivants :

- *À l'échelle du Mwanza Gulf*

La richesse spécifique des zones rocheuses est corrélée avec la région considérée. Dans la partie nord du Mwanza Gulf, la distance entre deux zones rocheuses est moindre que dans la région sud du lac, en incluant une station du Speke Gulf. Il apparaît que, lorsque cette distance est importante, la richesse spécifique décroît. Mais l'abondance relative n'est pas significativement différente. De nombreuses espèces ont apparemment disparu et les communautés sont composées actuellement d'un nombre restreint d'espèces.

Certaines espèces apparaissent comme ayant une répartition principalement restreinte par le type de substrats rocheux. D'autres montrent une plasticité très importante pour leur habitat.

La répartition des individus selon le substrat se fait également en fonction de leur taille.

Chaque zone rocheuse apparaît alors comme composée d'un nombre d'individus appartenant à quelques espèces qui se répartissent dans l'espace selon un consensus. Le poids de chaque espèce est alors différent d'une zone rocheuse à l'autre. Les interrelations entre les individus de la même espèce ou de différentes espèces ont également une influence possible sur la structure du peuplement.

L'ensemble des facteurs énumérés ci-dessus montre la complexité très importante de la structure des peuplements des poissons Cichlidés des zones rocheuses.

• À l'échelle d'une station

Afin de connaître les variations au sein d'une même espèce et leurs implications possibles sur une communauté, une étude a été menée sur une population et, en particulier, sur une espèce, *Haplochromis nyererei*. Il en ressort que les individus peuvent être séparés en trois groupes principaux avec des intermédiaires entre chacun :

- des mâles adultes territoriaux ;
- des mâles adultes non territoriaux ;
- des femelles et de jeunes mâles.

Les différences qui apparaissent entre ces groupes sont autant d'ordre morphologique que d'ordre biologique :

- régime alimentaire et structures morphologiques qui diffèrent ;
- morphologie plus ou moins adaptée à un mode de vie différent, possibilité de grande manoeuvrabilité pour les mâles territoriaux ou grande vitesse de nage pour les autres ;
- succès reproducteur possible différent pour les différents types de mâles.

Rien ne permet néanmoins de dire si c'est la mise en place d'un territoire qui est la cause de ces variations ou si c'en est la conséquence.

Une analyse morphologique sur un caractère sexuel secondaire, les ocelles sur la nageoire anale des mâles, a été effectuée. Elle a montré que la forme des ocelles était identique à celle des oeufs, chez *H. nyererei*, mais seulement chez des individus de taille supérieure à 60 mm de longueur standard. Nous avons également mis en évidence une constante de la configuration générale de l'ensemble des ocelles présents chez un individu malgré une hétérogénéité dans leur nombre, leurs caractéristiques et leur disposition particulière.

2. Mise en place méthodologique : limites

Lors de cette étude, deux problèmes majeurs sont apparus :

- l'échantillonnage des stations en raison de la difficulté de la récolte de spécimens dans les substrats rocheux. En effet, en raison de la méconnaissance de ces milieux, outre l'aspect législatif, il était impossible de se permettre de prélever trop de spécimens car il était très possible, comme dans le lac Malawi, d'avoir certaines espèces exclusivement restreintes à un petit périmètre de rochers et dont le nombre d'individus est faible. Un prélèvement trop important peut entraîner leur disparition. La méconnaissance générale des zones rocheuses pouvait, suite à un échantillonnage trop important, occasionner des dégâts irréversibles.

L'absence de possibilités d'observations subaquatiques dans les stations ne pouvait également pas permettre de se faire une idée de la densité de poissons présents.

- la notion d'espèces.

En raison de la grande variabilité que montrent certaines espèces de Cichlidés, l'étude des spécimens récoltés a demandé la mise en place de méthodes élaborées afin de collecter le maximum de paramètres sur ces poissons. Il est apparu comme nécessaire d'être très précis dans la récolte des données morphologiques afin de caractériser les individus. Un travail sur les individus et non sur les espèces s'est avéré nécessaire en raison de la plasticité rencontrée. La combinaison de plusieurs approches a permis de mettre en avant les différences entre les individus. Ce type d'approche multiples peut s'avérer essentiel lorsqu'on a affaire à des espèces qui sont très proches les unes des autres.

3. Perspectives sur le lac Victoria

L'étude présente a montré la complexité de la structure des peuplements des poissons du lac Victoria. Si celle-ci apparaît être plus ou moins identique à celles observées dans les lacs Malawi et Tanganyika, les actions anthropiques ont provoqué des changements irréversibles.

Néanmoins, l'évolution des structures dans le lac semble très rapide et une étude suivie, sur le long terme, permettrait d'apporter de nombreux éléments sur la mise en place des peuplements. Certaines espèces ont disparu, d'autres sont en pleine expansion.

Pour les zones rocheuses, des études en bassins expérimentaux couplées à un suivi de certaines stations permettraient d'apporter des éléments essentiels quant à l'évolution des Cichlidés et des peuplements des zones rocheuses. La présence de nouvelles formes, autrefois inconnues dans certaines stations, ainsi que la vitesse à laquelle semblent se reproduire certaines espèces, pourraient amener des divergences rapides de populations.

Dans un cadre de gestion du milieu, toute conclusion hâtive serait incomplète en raison de l'évolution rapide des milieux dans ce lac mais la mise en place de réserves naturelles, comme c'est le cas dans le lac Malawi, ne serait pas à exclure.

Actuellement, le lac Victoria est à un stade de son histoire où la surexploitation et l'introduction de la perche du Nil ont radicalement changé le milieu et sa composition. Cela peut représenter une opportunité unique pour étudier les processus d'extinction des espèces, mais également d'observer la formation de nouvelles espèces, en relation avec les contraintes externes auxquelles elles sont soumises.

Bibliographie

Est incluse également la bibliographie concernant les annexes.

- Achieng A.P., 1990. - The impact of the introduction of Nile Perch, *Lates niloticus* (L.) on the fisheries of Lake Victoria. *J. Fish Biol.*, 37 (suppl. A), 17-23.
- Akiyama T., A.A. Kajumulo & S. Olsen, 1977. - Seasonal variations of plankton and physicochemical condition in Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Bull. Freshw. Fish. Res. Lab.*, 27 (2) : 49-61.
- Albrecht G.H., 1978. - Some comments on the use of ratios. *Syst. Zool.*, 27 : 67-71.
- Arrhenius O., 1921. - Species and area. *J. Ecol.*, 9 : 95-99.
- Atchley W.R., 1978. - Ratios, regression intercepts and the scaling of data. *Syst. Zool.*, 27 : 78-83.
- Atchley W.R. & D. Anderson, 1978. - Ratios and the statistical analysis of biological data. *Syst. Zool.*, 27 : 71-78.
- Atchley W.R., G.T. Gaskins & D. Anderson, 1976. - Statistical properties of ratios. I. Empirical results. *Syst. Zool.*, 25 : 137-148.
- Baerends G.P. & J.M. Baerends-van Roon, 1950. - An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour*, (Suppl. 1) : 1-242.
- Balon E.K. & E.D. Muyanga, 1974. - The Darling's dwarf bream *Haplochromis darlingi* (Boulenger, 1911). In 'A man-made tropical ecosystem in Central Africa', 767 p.
- Banister K.E., 1973. - A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa Part II. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 26 : 1-148.
- Barbault R., 1993. - Écologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère. 2ème édition. Ed. Masson, 269 p.
- Barel C.D.N., F. Witte & M.P.J. van Oijen, 1976. - The shape of the skeletal elements in the head of a generalized *Haplochromis* species : *H. elegans* Trewavas, 1933 (Pisces, Cichlidae). *Neth. J. Zool.*, 26 : 163-265.
- Barel C.D.N., M.P.J. van Oijen, F. Witte & E.L.M. Witte-Maas, 1977. - An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 27 : 333-432.
- Basasibwaki P., 1975. - *Haplochromis* studies. *EAFFRO Annual Report 1975*, 10-13.
- Batschelet E., 1981. - Circular statistics in biology. Academic Press London England.
- Beadle L.C., 1981. - The inland waters of tropical Africa : an introduction to tropical limnology. London : Longmans, 365 p.

- Benda R.S., 1979. - Analysis of catch data from 1968-1976 from nine fish landings in the Kenya waters of Lake Victoria. *J. Fish Biol.*, 15 (4) : 385-387.
- Benda R.S. & O. Mainga, 1977. - Distribution and population dynamics of seventy four *Haplochromis* groups in the Kenya waters of Lake Victoria. *EAFFRO Annual Report*.
- Benzecri J.-P., 1973. - L'analyse des données: tome II. L'analyse des correspondances. Dunod-Bordas (éd.) Paris.
- Bishop W.W., 1969. - Pleistocene stratigraphy in Uganda. Uganda Survey 10. Entebbe : Vovt. Printer, 128 p.
- Bishop W.W. & M. Posnansky, 1960. - Pleistocene environments and early man in Uganda. *Uganda J.*, 24 : 44-61.
- Block W.M., L.A. Brennan & R.J. Gutierrez, 1991. - Ecomorphological relationship of a guild of ground-foraging birds in Northern California, USA. *Oecologia*, 87 : 449-458.
- Blondel J., 1995. - Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Collection Masson n°27. 297 p.
- Bookstein, F.L., 1978. - The measurement of biological shape and shape change. Lectures Notes in Biomath. Springer-Verlag, New York. 191 p.
- Bookstein F.L., 1990. - Introduction to methods for landmark data. In « Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop ». Rohlf & Bookstein spec. publ. n°2. Univ of Michigan, Museum of Zoology, USA, 215-226.
- Bookstein F.L., 1991. - Morphometrics tools for landmark data : geometry and biology. Cambridge Univ Press London England.
- Burgis M.J. & J.J. Symoens (eds), 1988. - Zones humides et lacs peu profonds d'Afrique. Répertoire. Collection Travaux et Documents 211. Paris : ORSTOM, 650 p.
- Cadwalladr D.A., 1965. - The decline in the *Labeo victorianus* Blgr. (Pisces : Cyprinidae) Fishery of Lake Victoria and an associated deterioration in some indigenous fishing methods in the Nzoia River, Kenya. *E. Afr. Agric. For. J.*, 30 (3) : 249-256.
- Carlstead K., 1983. - Influences in motivation on display divergence in three cichlid fish species (*Haplochromis*). *Behaviour*, 83 : 205-233.

- Chapman R.E., 1990. - Conventional procrustes approaches. In « Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop ». Rohlf et Bookstein spec pub n°2 Univ of Michigan, Museum of Zoology, USA, 251-268.
- Chessel D. & S. Dolédec, 1992. - ADE Software. Multivariate analysis and graphical display for environmental data. Université Lyon I.
- Cibert C., A. Skalli & D. Schoëvaërt, 1988. - Statistical analysis of morphometrically analyzed outlines of cells in culture. Comparison of populations of normal and polyomavirus-transformed FR 3T3 fibroblasts. *Analyt. Quant. Cytol. Histol.*, 10 : 329-338.
- Cocquyt C. & W. Vyverman, 1994. - Composition and diversity of the algal flora in the East African Great Lakes : a comparative survey of Lake Tanganyika, Malawi (Nyasa), and Victoria. In « Speciation in ancient lakes », *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 44 : 161-172.
- Coenen E.J., J. Snoeks & D.F.E. Thys van den Audenaerde, 1984. - Description de *Haplochromis murakose* sp. nov. (Pisces : Cichlidae) du lac Kivu. *Rev. Zool. Afr.*, 98 : 659-669.
- Corbet P.S., 1961. - The food of non-cichlid fishes in the Lake Victoria basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine condition. *Proc. Zool. Soc. London*, 136 (1) : 1-101.
- Coulter G.W., 1991. - Lake Tanganyika and its life. Oxford University Press, Oxford and British Museum (Natural History), London. 359 p.
- Coupering van, J.A.H., 1982. - Fossil cichlid fishes of Africa. *Spec. Papers in Palaeontology: Palaeon. Assn: Lond.* n°29 : 1-103.
- Crapon de Crapona M.-D. & B. Fritsch, 1984. - Interspecific fertile hybrids of haplochromine Cichlidae (Teleostei) and their possible importance for speciation. *Neth. J. Zool.*, 34 (4) : 503-538.
- Crowell K.L., 1983. - Islands - insight or artifact ? : population dynamics and habitat utilization in insular rodents. *Oikos*, 41 : 442-454.
- Cuzin-Roudy J., 1975. - Étude de la variabilité et de l'allométrie de taille chez *Notonecta maculata* Fabricius (Insectes, Héteroptères) par les méthodes classiques et par la méthode des composantes principales. *Arch. Zool. exp. gén.*, 116 : 173-227.

- Daget J., 1988. - Systématique. In « Biology et écologie des poissons d'eau douce africain », C. Lévêque, M.N. Bruton and G.W. Ssentengo (eds.). Ed. ORSTOM, Paris. 15-35.
- Daget J., J.-P. Gosse, G.G. Teugels & D.F.E. Thys van den Audenaerde, 1986. - Catalogue des poissons d'eau douce d'Afrique. CLOFFA 2. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. 520 p.
- Daget J., J.-P. Gosse, G.G. Teugels & D.F.E. Thys van den Audenaerde, 1991. - Catalogue des poissons d'eau douce d'Afrique. CLOFFA 4. ISNB, Bruxelles, MRAC, Tervuren & ORSTOM, Paris. 740 p.
- Daget J. & A. Iltis, 1965. - Les poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et eaux saumâtres). *Mém. I.F.A.N.*, 74 : 1-385.
- Dagnélie P., 1975. - Théories et méthodes statistiques, tome II. Les Presses Agronomiques de Gembloux (Eds). 463 p.
- Darroch J.N. & J.E. Mosimann, 1985. - Canonical and principal components of shape. *Biometrika*, 72 (2) : 241-52.
- De Beer M., 1989. - Light measurements in Mwanza Gulf (Lake Victoria). *Annl. Mus. r. Afr. centr.*, 251 : 57-60.
- De Vos L., L. Janssens, J. Snoeks & D.F.E. Thys van den Audenaerde, 1987. - Étude des migrations verticales et cycles d'activité de quelques espèces d'*Haplochromis* (Pisces : Cichlidae) du lac Kivu. *Rev. Zool. Afr.*, 101 : 265-270.
- De Vos L. & P. Skelton, 1990. - Names changes for two common African catfishes. Rehabilitation of *Shilbe intermedius* Rüppel, 1832 (Siluriformes, Schilbeidae). *Cybium*, 14 (4) : 323-326.
- Diamond J.M., 1975. - Assembly of species communities. Ecology and evolution of communities. Eds. M.L. Cody & J.M. Diamond. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts., 342-344.
- Dodson P., 1978. - On the use of ratios in growth studies. *Syst. Zool.*, 27 : 62-67.
- Dominey W.J., 1984. - Effects of sexual selection and life history on speciation : species flocks of African cichlids and Hawaiian drosophila. In « Evolution of Species Flocks », A.A. Echelle and I. Kornfield (eds.), Orono, Maine : University of Orono, 231-250.
- EAAFFRO, 1950 à 1975. East African Freshwater Fisheries Research Organisation, Annual Report. Jinja, Uganda.

- Eccles D.H. & E. Trewavas, 1989. - Malawian cichlid fishes. The classification of some Haplochromine genera. Lake Fish Movies, Herten, FRG. 334 p.
- Ehlinger H., 1991. - Allometry and analysis of morphometric variation in the bluegill, *Lepomis macrochirus*. *Copeia*, (2) : 347-357.
- Evans J.H., 1961. - Growth of Lake Victoria phytoplankton in enriched cultures. *Nature*, 198 : 417.
- Evans J.H., 1962. - The distribution of phytoplankton in some Central East African waters. *Hydrobiologia*, 19 : 299-315.
- Falter U. & D. Dolisy, 1989. - The effect of female sexual pheromones on the behaviour of *Oreochromis niloticus*, *O. mossambicus* and hybrid males (Pisces, Cichlidae). *Annls. Mus. r. Afr. centr.*, 251 : 35-38.
- Fermon Y. & J. Voss, 1990. - Contribution à l'éthologie des poissons cichlidés : comportement agonistique chez *Astatotilapia brownae* Greenwood, 1962, lac Victoria. *Cah. Ethol. Appl.*, 10 : 401-420.
- Fernald R.D. & N.R. Hirata, 1977a. - Field study of *Haplochromis burtoni* : quantitative behavioural observations. *Anim. Behav.*, 25 : 964-975.
- Fernald R.D. & N.R. Hirata, 1977b. - Field study of *Haplochromis burtoni* : habitats and co-habitant. *Env. Biol. Fish.*, 2 (3) : 299-308.
- Fink W., 1990. - Data acquisition in systematic biology. In « Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop ». Rohlf & Bookstein spec. publ. n°2. Univ of Michigan, Museum of Zoology, USA, 9-20.
- Fish G.R., 1952. - Local hydrological conditions in Lake Victoria. *Nature*, 169.
- Fish G.R., 1957. - A seiche movement and its effect on the hydrology of Lake Victoria. *Col. Off. Fish. Publ., Lond.*, 10 : 1-68.
- Fryer G., 1960. - Concerning the proposed introduction of Nile perch into Lake Victoria. *E. Afr. Agric. J.*, 25 (4) : 267-270.
- Fryer G. & T.D. Iles, 1972. - The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa : their biology and evolution. Oliver & Boyd (eds.), Edinburgh. 642 p.
- Futuyama D.J., 1986. - Evolutionary biology. Sinauer Ass., Sunderland, Mass. 600 p.
- Gaemers P.A.M. & M.-D. Crapon de Crapona, 1986. - Sexual dimorphism in otholiths of haplochromines (Pisces: Cichlidae). *Annls. Mus. r. Afr. centr.*, 251 : 151-156.

- Galis F. & P.W. de Jong, 1988. - Optimal foraging and ontogeny; food selection by *Haplochromis piceatus*. *Oecologia*, 75 : 175-184.
- Gee J.M., 1964. - Nile perch investigations. *EAFRO Ann. Rep.*, 14-24.
- Gilbert F.S., 1980. - The equilibrium theory of island biogeography : fact or fiction ? *J. Biogeogr.*, 7 : 209-235.
- Gilpin M.E. & J.M. Diamond, 1976. - Calculation of immigration and extinction curves from the species area distance relation. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 73 : 4130-4134.
- Gleason H.A., 1922. - On the relation between species and area. *Ecology*, 3 : 158-162.
- Gleason H.A., 1925. - Species and area. *Ecology*, 6 : 158-162.
- Goldschmidt T., 1989. - Reproductive strategies, subtrophic niche differentiation and the role of competition for food in haplochromine cichlids (Pisces) from Lake Victoria, Tanzania. *Annls. Mus. r. Afr. centr.*, 257 : 66-74.
- Goldschmidt T., 1991. - Egg mimics in haplochromine cichlids from Lake Victoria ; *Ethology*, 88 : 177-190.
- Goldschmidt T. & J. de Visser, 1990. - On the possible role of egg mimics in speciation. *Acta biotheor.*, 38 : 125-134.
- Goldschmidt T. & F. Witte, 1990. - Reproductive strategies of zooplanktivorous haplochromine cichlids (Pisces) from Lake Victoria before the Nile perch boom. *Oikos*, 58 : 356-368.
- Goldschmidt T., F. Witte & J. de Visser, 1990. - Ecological segregation in zooplanktivorous haplochromine species (Pisces : Cichlidae) from Lake Victoria. *Oikos*, 58 : 343-355.
- Gophen M., P.B.O. Ochumba & L.S. Kaufman, 1995. - Some aspects of perturbation in the structure and biodiversity of the ecosystem of Lake Victoria (East Africa). *Aquat. Living Res.*, 8 : 27-45.
- Greenwood P.H., 1974. - Cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa. The biology and evolution of a species flocks. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, Suppl. 6.
- Greenwood P.H., 1981. - The haplochromine fishes of the East African lakes : collected papers on their taxonomy, biology and evolution. Kraus Int. Publ, München.

- Greenwood P.H., 1984. - African cichlids and evolutionary theories. In « Evolution of Species Flocks », A.A. Echelle and I. Kornfield (eds.). Orono, Maine : University of Orono, 231-250.
- Greenwood P.H., 1991. - Speciation. In « Cichlid fishes behaviour, ecology and evolution », M.H.A. Keenleyside ed. Eds. Chapman & Hall Fish and Fisheries series 2, 86-102.
- Greenwood P.H., 1994. - The species flock of cichlid fishes in Lake Victoria - and those of the other African Great Lakes. In « Speciation in ancient lakes », *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 44 : 347-354.
- Greenwood P.H. & C.D.N. Barel, 1978. - A revision of the Lake Victoria *Haplochromis* species (Pisces : Cichlidae). Part VIII. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 33 : 141-192.
- Greenwood P.H. & G.J. Howes, 1975. - Neogene fishes from Lake Albert-Lake Edward rift (Zaire). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)* 25.
- Gulland J.A., 1969. - Manuel des méthodes d'échantillonnage et des méthodes statistiques applicables à la biologie halieutique. *FAO, Rome. FRS/M3* : 90 p.
- Hamley J.M., 1975. - Review of gillnet selectivity. *J. Off. Rech. Pêch. Can.*, 32 (11) : 1943-1967.
- Harrison K., 1991. - The taxonomy of East African Nile Perch, *Lates* spp. (Perciformes, Centropomidae). *J. Fish Biol.*, 38 : 175-186.
- Hecky R.E., 1992. - Historical evidence of eutrophication in Lake Victoria. Abstract in « People, Fisheries, Biodiversity and the Future of Lake Victoria, New England Aquarium. 30-31.
- Hecky R.E., 1993. - The eutrophication of Lake Victoria. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 25 : 39-48.
- Hert E., 1986. - On the significance of egg-spots in an African mouthbrooder (*Haplochromis elegans*, Trewavas, 1933). *Annls. Mus. r. Afr. centr.*, 251 : 25-26.
- Hert E., 1989. - The function of egg-spots in an African mouth-brooding cichlid fish. *Anim. Behav.*, 37 : 726-732.
- HEST, 1985. Research program of HEST and TAFIRI.
- HEST/TAFIRI, 1989. - A handbook to the HEST/TAFIRI and FAO/DANIDA regional seminar. Mwanza, Jan.-Feb. 1989. Report of the Haplochromis Ecology Survey Team and the Tanzanian Fisheries Research Institute 53. Leiden, The Netherlands.

- Hill J.L., P.J. Curran & G.M. Foody, 1994. - The effect of sampling on the species area curve. *Global Ecol. and Biogeogr. Letters*, 4 : 97-106.
- Hills M., 1978. - On ratios - A response to Atchley, Gaskins and Anderson. *Syst. Zool.*, 27 : 61-62.
- Holzberg S., 1978. - A field and laboratory study of the behaviour and ecology of *Pseudotropheus zebra* (Boulenger), an endemic cichlid of Lake Malawi (Pisces, Cichlidae). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 16 (3) : 171-187.
- Hoogerhoud R.J.C., 1984. - A taxonomic reconsideration of the haplochromine genera *Gaurochromis* Greenwood, 1980 and *Labrochromis* Regan, 1920 (Pisces, Cichlidae). *Neth. J. Zool.*, 34 : 539-565.
- Hoogerhoud R.J.C. & F. Witte, 1981. - Revision of species from the *Haplochromis empodisma* group. *Neth. J. Zool.*, 31 : 232-272.
- Hoogerhoud R.J.C., F. Witte & C.D.N. Barel, 1983. - Ecological differentiation of two closely resembling haplochromine species of Lake Victoria (*H. iris* and *H. hiatus*; Pisces : Cichlidae). *Neth. J. Zool.*, 33 : 337-341.
- Hori M., 1983. - Feeding ecology of thirteen species of *Lamprologus* (Teleostei, Cichlidae) coexisting at a rocky shore of Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan*, 20 : 129-149.
- Hori M., 1987. - Mutualism and commensalism in a fish community in Lake Tanganyika. In « Evolution and coadaptation in biotic communities », Kawano S., J. H. Connell and T. Hidaka eds., University of Tokyo Press, Tokyo, 219-239.
- Hori M., K. Yamaoka & K. Takamura, 1983. - Abundance and micro-distribution of cichlid fishes on a rocky shore of Lake Tanganyika. *Afr. Study Monographs.*, 3 : 25-38.
- Houle G., 1990. - Species area relationship during primary succession in granite outcrop plant communities. *Am. J. Bot.*, 77 : 1433-1439.
- Hugueny B., 1989. - Biogéographie et structure des peuplements de poissons d'eau douce de l'Afrique de l'Ouest : approches quantitatives. Thèse de l'Université Paris VII. 295 p.
- Hugueny B., 1990. - West african rivers as biogeographic islands : species richness of fish communities. *Oecologia*, 79 : 236-243.
- Humphries J.M., F.L. Bookstein, B. Chernoff, G.R. Smith, R.L. Elder & S.G. Poss, 1981. - Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst. Zool.*, 30 : 291-308.

- Hustler K. & B.E. Marshall, 1990. - Population dynamics of two small cichlid fish species in a tropical man-made lake (Lake Kariba). *Hydrobiologia*, 190 : 253-262.
- Huyseune A., J.-Y. Sire & F.J. Meunier, 1994. - Comparative study of the lower pharyngeal structure in two phenotypes of *Astatoreochromis alluaudi* (Teleostei: Cichlidae). *J. Morph.*, 221 : 25-43.
- Hynes H.B.N., 1950. - The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim.*, 19 : 36-58.
- Hyslop E.J., 1980. - Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17 : 411-429.
- Iles T.D., 1960. - A group of zooplankton feeders of the genus *Haplochromis* (Cichlidae) in Lake Nyasa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (13) 2 (17) : 257-280.
- Iles T.D., 1971. - Ecological aspects of growth in African cichlid fishes. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 33 (3) : 363-385.
- Jolicoeur, P., 1963. - The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, Sept., 497-499.
- Jolicoeur P. & J.E. Mosimann, 1960. - Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth*, 24 : 339-354.
- Jones H.L. & J.M. Diamond, 1976. - Short time base studies on turnover in breeding bird populations on the California islands. *Condor*, 78 : 526-549.
- Kazmierczak J. B., 1985. - Analyse logarithmique. Deux exemples d'applications. *Rev. de Stat. Appl.*, vol. 33 n°01 : 13-24.
- Kelly B.J., J.B. Wilson & A.F. Mark, 1989. - Causes of the species area relation : a study of the islands in Lake Manapouri, New Zealand. *J. Ecol.*, 77 : 1021-1028.
- Kendall R.A., 1969. - An ecological history of the Lake Victoria Basin. *Ecol. Monograph.*, 39 : 121-176.
- Kent P.E., 1944. The Miocene beds of Kavirondo, Kenya. *Q. J. Geol. Soc. Lond.*, 100 : 85-118.
- Kirschshoffer R., 1953. - Aktions system des Maulbrüters *Haplochromis desfontainesii*. *Zeitschr. Tierpsychol.*, 10 : 297-318.
- Klingenberg P.C., 1995. - Communication lors de l'atelier Morphométrie 2. Groupe de travail « Morphométrie et analyses de formes », Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, février 1995.

- Kornfield I., 1984. - Descriptive genetics of cichlid fishes. In « Evolutionary Genetics of Fishes. B.J. Turner eds. Plenum Press, NY, 591-615.
- Kornfield I., 1991. - Genetics. In « Cichlid fishes behaviour, ecology and evolution. », M.H.A. Keenleyside ed. Eds. Chapman & Hall Fish and Fisheries series 2, 103-128.
- Kornfield I. & J.N. Taylor, 1983. - A new species of polymorphic fish *Cichlasoma minckleyi*, from cuatro cienegas, Mexico (Teleostei : Cichlidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 96 (2) : 253-269.
- Krishnamurty K.V. & M.A. Ibrahim, 1973. - Hydrometeorological studies of Lake Victoria, Kyoga and Albert. UNDP/WMO Hydrometeor. Survey, Entebbe, Uganda.
- Kudhongania A.W. & D.B.R. Chitamwebwa, 1995. - Impact of environmental change, species introductions and ecological interactions on the fish stocks of Lake Victoria. In « The impact of Species Changes in African Lakes ». T.J. Pitcher & P.J.B. Hart eds. Eds. Chapman & Hall Fish and Fisheries series 18, 19-32.
- Kudhongania A.W. & A.J. Cordone, 1974. - Batho-spatial distribution patterns and biomass estimates of the major demersal fishes in Lake Victoria. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 3 : 167-181.
- Kuwamura T., 1986. - Parental care and mating systems of cichlid fishes in Lake Tanganyika : a preliminary field survey. *J. Ethol.*, 4 : 129-146.
- Lack D., 1969. - The number of bird species on islands. *Bird study*, 16 : 193-209.
- Lack D., 1970. - Island birds. *Biotropica*, 2 : 29-31.
- Lack D., 1973. - The numbers and species of humming-birds in the West Indies. *Evolution*, 27 : 326-337.
- Lack D., 1976. - Island biology illustrated by the land birds of Jamaica. Blackwell Sc. Pub. Oxford.
- Lauzanne L., 1977. - Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'alimentation des poissons du Tchad. Thèse de Doctorat de Paris VI. 284 p.
- Lauzanne L., 1992. - The native species. The *Orestias*. In Lake Titicaca. A synthesis of limnological knowledge. C. Dejoux & A. Iltis Eds. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht, Boston, London, 405-420.
- Legendre L. & Legendre P., 1984a. - Écologie numérique. Tome I : le traitement multiple des données écologiques. Masson, Paris.

- Legendre L. & Legendre P., 1984b. - Écologie numérique. Tome II : la structure des données écologiques. Masson, Paris.
- Leps J. & J. Stursa, 1989. - Species area curve, life history strategies and succession : a field test to relationships. *Vegetatio*, 83 : 249-257.
- Lévêque C., Paugy D. & Teugels G. G., 1990. - Faune des poissons d'eau douce et saumâtres d'Afrique de l'Ouest. Tome 1. Collection faune tropicale n°XXVIII. MRAC, Tervuren ; ORSTOM, Paris. 384 p.
- Liem K., 1973. - Evolutionary strategies and morphological innovations : cichlid pharyngeal jaws. *Syst. Zool.*, 22 : 425-441.
- Liem K., 1978. - Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes. Part I : Piscivores. *J. Morph.*, 158 : 323-360.
- Liem K., 1980. - Adaptive significance of intra-and inter-specific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *Amer. Zool.*, 20 : 295-314.
- Liem K. & L.S. Kaufman, 1984. - Intraspecific macroevolution : functional biology of the polymorphic cichlid species *Cichlasoma minckleyi*. In « Evolution of fish species flocks », Eds A.A. Echelle and I. Kornfield, University of Maine at Orono Press, Orono Maine, 203-215.
- Ligtvoet W. & F. Witte, 1991. - Perturbation by predator introduction : effects on trophic structure and fisheries yields in Lake Victoria (East Africa). In « Perturbation and recovery of terrestrial and aquatic ecosystems », Ed O. Ravera. Ellis Orwood Ltd. Chichester.
- Liley R., 1969. - Hormones and reproductive behavior in fishes. In « Fish Physiology vol. III », Hoar W. S. and Randall D. J. (eds.) Academic Press, New York.
- Livingstone D.A., 1976. - The Nile - Palaeolimnology of headwaters. In « The Nile. Biology of an ancient River », J. Ržòska (ed.), The Hague : Junk, 21-30.
- Livingstone D.A., M. Rowland & P.E. Bailey, 1982. - On the size of african riverine fish fauna. *Am. Zool.*, 22 : 361-369.
- Lomolino M.V., 1990. - The target area hypothesis : the influence of island area on immigration rates of non-volant mammals. *Oikos*, 57 : 297-300.
- Lowe-McConnell R., 1994. - The changing ecosystem of Lake Victoria, East Africa. *Fresh. Forum.*, 4 (2) : 76-89.
- MacArthur R.H. & E.O. Wilson, 1963. - An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17 : 373-387.

- MacArthur R.H. & E.O. Wilson, 1967. - The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MacArthur R.H., J.R. Karr & J.M. Diamond, 1972. - Density compensation in island faunas. *Ecology*, 53 : 330-342.
- MacLeod N., 1980. - Digital image and automated image analysis systems. In « Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop ». Rohlf & Bookstein spec. publ. n°2. Univ of Michigan, Museum of Zoology, USA, 21-37.
- Mandahl-Barth G., 1954. - The freshwater Molluscs of Uganda and Adjacent territories. *Ann. Mus. Congo Belge, Sér. 8°, Sci. Zool.*, 32. 206 p.
- Mantel N., 1967. - The detection of disease clustering and a generalised regression approach. *Cancer Research*, 27 : 209-220.
- Marten G.G., 1979. - Impact of fishing on the inshore fishery of Lake Victoria (East Africa). *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 891-900.
- Mayr E., 1942. - Systematics and the origin of species. Columbia University Press., New York.
- Mayr E., 1963. - Animal Species and evolution. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- Mayr E., 1974. - Populations, espèces et évolution. Herman (éd.), Paris.
- McElroy D.M. & I. Kornfield, 1990. - Sexual selection, reproduction behaviour, and speciation in the mbuna species flock of Lake Malawi (Pisces : Cichlidae). *Env. Biol. Fish.*, 28 (1-4) : 285-294.
- McGuinness K.A., 1984. - Equations and explanations in the study of species area curves. *Biol. Rev.*, 59 : 423-440.
- McKaye K.R., 1977. - Competition for breeding sites between the cichlid fishes of Lake Jilola, Nicaragua. *Ecology*, 58 : 291-302.
- McKaye K.R., 1983. - Ecology and breeding behaviour of a cichlid fish, *Cyrtocara eucinostomus*, on a large lek in Lake Malawi, Africa. *Env. Biol. Fish.*, 8 : 81-96.
- McKaye K.R., 1991. - Sexual selection and the evolution of the cichlid fishes of Lake Malawi. In « Cichlid fishes behaviour, ecology and evolution », M.H.A. Keenleyside ed. Eds. Chapman & Hall Fish and Fisheries series 2, 241-257.
- McKaye K.R., T. Kocher, P. Reinthal & I. Kornfield, 1982. - Genetic analysis of a sympatric sibling complex of *Petrotilapia* Trewavas (Cichlidae, Lake Malawi). *Zool. J. Linn. Soc.*, 76 : 91-96.

- Melack J.M., 1979a. - Photosynthetic rates in four tropical lakes. *Freshw. Biol.*, 9 : 555-571.
- Melack J.M., 1979b. - Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia*, 44 : 1-7.
- Meunier F. J. & Y. François, 1992. - La croissance du squelette chez les téléostéens. II. - La croissance du squelette. *Ann. Biol.*, 31 : 185-219.
- Meyer A., 1986. - Changes in behaviour with increasing experience with a novel prey in fry of the Central American cichlid, *Cichlasoma managuense* (Teleostei, Cichlidae). *Behaviour*, 98 : 145-167.
- Meyer A., 1987. - Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes. *Evolution*, 41 : 1357-1369.
- Meyer A., 1988. - Influence of age and size on the response to novel prey by fry of the cichlid fish *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae). *Ethology*, 78 : 199-208.
- Meyer A., T.D. Kocher, P. Basasibwaki & A.C. Wilson, 1990. - Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature*, 347 : 550-553.
- Mina M.V., A.N. Mironovsky & Y.Y. Dgebuadze, 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification. *J. Fish Biol.*, 48 (3) : 383-404.
- Moller T.R. & C.P. Rordam, 1985. - Species numbers of vascular plants in relation to area, isolation and age of ponds in Denmark. *Oikos*, 45 : 8-16.
- Mosimann J.E. & James F.C., 1979. - New statistical methods for allometry with application to Florida Red-Winged Blackbirds. *Evolution*, 33 (1) : 444-459.
- Motta P.J. & K.M. Kotrschal, 1992. - Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Neth. J. Zool.*, 42 : 400-415.
- Moyerson J., 1979. - Surfaces d'aplanissement, anciens bassins hydrographiques et mouvements post-cambriens au Rwanda. *Bull. Soc. Belge Géol.*, 88 (2) : 87-96.
- Muggide R., 1993. - The increase in phytoplankton primary productivity and biomass in Lake Victoria (Uganda). *Ver. Theor. Ang. Limnol.*, 25 : 846-849.
- Nagelkerke L.A.J., F.A. Sibbink, J.G.M. van der Boogaart, H. Lammens & J.W.M. Osse, 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of lake Tana: a forgotten species flock ? *Env. Biol. of Fishes*, 39 (1) : 1-22.

- Nelissen M., 1977. - Sound production by *Haplochromis burtoni* (Günther) and *Tropheus moorii* Boulenger (Pisces : Cichlidae). *Annls. Soc. r. Zool. Belg.*, 106 : 155-166.
- Nelissen M., 1978. - Sound production by some Tanganyikan cichlid fishes and a hypothesis for the evolution of their communication mechanisms. *Behaviour*, 64 : 137-147.
- Nelson J.S., 1995. - Fishes of the world. 3rd Edition. J. Wiley & Sons eds., New York.
- Newell B.J., 1960. - The hydrology of Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 15 : 363-383.
- Nogrady T., 1983. - Succession of planktonic rotifer populations in some lakes of the East African Rift Valley, Kenya. *Hydrobiologia*, 98 : 45-54.
- Ochumba P.B.O., 1990. - Massive fish kills within the Nyanza Gulf of Lake Victoria, Kenya. *Hydrobiologia*, 208 : 93-99.
- Ochumba P.B.O., 1995. - Limnological changes in Lake Victoria since the Nile perch introduction. In « The impact of Species Changes in African Lakes ». T.J. Pitcher & P.J.B. Hart eds. Eds. Chapman & Hall Fish and Fisheries series 18, 33-44.
- Ogutu-Ohwayo R. & R.E. Hecky, 1991. - Fish introductions in Africa and some of their implications. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 48 (Suppl. 1) : 8-12.
- Oijen van M.J.P., 1991. - A systematic revision of the piscivorous haplochromine Cichlidae (Pisces : Teleostei) of Lake Victoria (East Africa). Part I. *Zool. Verh.*, 272 : 95 p.
- Oijen van M.J.P., 1992. - *Haplochromis howesi* spec. nov., a crab and fish eating cichlid from Lake Victoria. *Zoöl. Med. Leiden.*, 66 : 561-579.
- Oijen van M.J.P., F. Witte & E.L.M. Witte-Maas, 1981. - An introduction to ecological and taxonomic investigation on the haplochromine cichlids from the Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 31 (1) : 149-174.
- Okedi J.-Y., 1981. - The *Engraulicypris* "Dagaa" fishery of Lake Victoria with special reference to the southern waters of the Lake. In « Proceedings of the Workshop of the Kenya Marine and Fisheries Research Institute on Aquatic Resources of Kenya », July 13-19 1981, 440-444.
- Okedi J.-Y., 1990. - Observations on the benthos of Murchison Bay, Lake Victoria, East Africa. *Afr. J. Ecol.*, 28 (2) : 111-122.

- Paugy D., 1986. - Révision systématique des *Alestes* et *Brycinus* africains (Pisces : Characidae). Documents et Thèse de l'ORSTOM. 295 p.
- Pellegrin J., 1904. - Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des poissons de la famille des Cichlidae. Thèse de doctorat ès sciences naturelles, série A, N°476, Imprimeurs-Editeurs, Paris.
- Piper B.S., D.T. Plinston & J.V. Sutcliffe, 1986. - The water balance of Lake Victoria. *Hydr. Sc. J.*, 31 (1) : 25-38.
- Plisnier P.-D., 1990. - Écologie comparée et exploitation rationnelle de deux populations d'*Haplochromis* spp (Teleostei : Cichlidae) des lacs Ihema et Muhazi (Rwanda). Thèse de Doctorat. Univ. Catholique de Louvain.
- Poll M., 1986. - Classification des Cichlidae du lac Tanganyika : tribus, genres et espèces. *Mém. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, 45 : 5-163.
- Pont D., 1992. - Établissement d'une méthodologie pour un suivi piscicole du Rhône. Rapport Agence de L'eau. 56 p.
- Preston F.W., 1948. - The commonness, and rarity of species. *Ecology*, 29 : 254-283.
- Preston F.W., 1960. - Time and space and the variation of species. *Ecology*, 41 : 611-627.
- Preston F.W., 1962. - The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43 : 185-215 et 410-432.
- Ribbink A.J., 1986. - The species concept, sibling species and speciation. *Annls. Mus. r. Afr. Cent. Sci. zool.*, 251 : 109-116.
- Ribbink A.J., 1988. - Evolution and speciation of African cichlids. In « Biologie et écologie des poissons d'eau douce africain », C. Lévêque, M.N. Bruton and G.W. Ssentengo (eds.). Ed. ORSTOM, Paris, 35-51.
- Ribbink A.J., 1991. - Distribution and ecology of the cichlid of the African Great Lakes. In « Cichlid fishes behaviour, ecology and evolution », M.H.A. Keenleyside ed. Eds. Chapman & Hall Fish and Fisheries series 2, 241-257.
- Ribbink A.J., 1994. - Alternative perspectives on some controversial aspects of cichlid fish speciation. In « Speciation in ancient lakes », *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 44 : 101-125.
- Ribbink A.J., B.A. Marsh, A.C. Marsh, A.C. Ribbink & B.J. Sharp, 1983. - A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. *S. Afr. J. Zool.*, 18 : 149-310.

- Ricker W.E., 1968. - Methods for assessment of fish production in freshwaters. IBP Handbook n°3, London. 313 p.
- Rohlf F.J., 1990. - An overview of image processing and analysis techniques for morphometrics. In « Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop ». Rohlf & Bookstein spec. publ. n°2. Univ of Michigan, Museum of Zoology, USA, 37-60.
- Rohlf F.J., 1993. - Relative warp analysis and an exemple of its application to mosquito wings. In « Contribution to morphometrics », Monographias MNCN., 131-158
- Rzòska J., 1976. - The Nile, biology of an ancient river. Ed. J. Rzòska, Junk, The Hague. 417 p.
- Sage R.D. & R.K. Selander, 1975. - Trophic radiation through polymorphism in cichlid fishes. *Proc. natu. Acad. Sci. USA*, 72 : 4669-4673.
- Sage R.D., P.V. Loiselle, P. Basasibwaki & A.C. Wilson, 1984. - Molecular versus morphological change among cichlid fishes of Lake Victoria. In « Evolution of fish species flocks », Eds A.A. Echelle and I. Kornfield, University of Maine at Orono Press, Orono Maine, 185-202.
- Scherrer B., 1984. - Biostatistique. G. Morin (ed.) 850 p.
- Schwanck E., 1980. - The effect of size and hormonal state on the establishment of dominance in young males of *Tilapia mariae* (Pisces: Cichlidae). *Behav. Processes*, 5 : 45-53.
- Scully R.J., 1975. - The importance of "furu" (the *Haplochromis* species) in Lake Victoria's gill net fisheries. Part I. EAFFRO.
- Seehausen O., 1993. - Foraging and spatial behaviour of rock dwelling cichlids in Lake Victoria in the light of competition, community structure and speciation. Master Report. University of Hannover.
- Sevenster, 1986. - Report on mission. HEST Report.
- Simberloff D.S., 1976. - Experimental zoogeography of islands : effects of island size. *Ecology*, 57 : 629-648.
- Slice D., 1993. - The fractal analysis of shape. In « Contribution to morphometrics », Monographias MNCN. , 161-189.
- Snoeks J., 1988. - Redescription d'*Haplochromis paucidens* Regan, 1921 et description d'*Haplochromis occultidens* sp. nov. (Pisces : Cichlidae) du lac Kivu en Afrique. *Cybium*, 12 (3) : 203-218.

- Snoeks J., 1994. - The Haplochromines (Teleostei, Cichlidae) of Lake Kivu (East Africa). *Annl. Mus. r. Afr. centr.*, 270 : 221 p.
- Snoeks J., E. Coenen & D.F.E. Thys van den Audenaerde, 1987a. - Description de *Haplochromis scheffersi* sp. nov. (Pisces, Cichlidae) du lac Kivu. *Rev. Zool. afr.*, 100 : 443-452.
- Snoeks J., D. Thys van den Audenaerde & L. De Vos, 1987b. - Polymorphisme génétique des patrons de coloration et taxonomie des *Haplochromis* (Pisces: Cichlidae) du lac Kivu. *Rev. Zool. Afr.*, 101 : 293-295.
- Stager J.C., P.N. Reinthal, & D.A. Livingstone, 1986. - A 25000-year history for Lake Victoria, East Africa and some comments on its significance for the evolution of cichlids fishes. *Freshwater biology*, 16 : 15-19.
- Stiassny M.L.J., 1991. - Phylogenetic intrarelationship of the family of Cichlidae : an overview. In « Cichlid fishes behaviour, ecology and evolution », M.H.A. Keenleyside ed. Eds. Chapman & Hall Fish and Fisheries series 2, 1-31.
- Strauss R.E. & F.L. Bookstein, 1982. - The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.*, 31 : 113-135.
- Takamura K., 1983a. - Interspecific relationship between two aufwuchs eaters *Petrochromis polyodon* and *Tropheus moorii* (Pisces : Cichlidae) of Lake Tanganyika, with a discussion on the evolution and functions of a symbiotic relationship. *Physiol. Ecol. Japan*, 20 : 59-69.
- Takamura K., 1983b. - Interspecific relationships of Aufwuchs-eating fishes in Lake Tanganyika. *Env. Biol. of Fishes*, 10 : 225-241.
- Talling J.F., 1957a. - Diurnal changes of stratification and photosynthesis in some tropical African waters. *Proc. R. Soc. Lond.*, 147 : 57-83.
- Talling J.F., 1957b. - Some observations on the stratification of Lake Victoria. *Limnol. Oceanogr.*, 2 : 213-221.
- Talling J.F., 1960. - Productivity of phytoplankton. *EAFRO Annual Report 1960*, 41-48.
- Talling J.F., 1965. - The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 50 : 1-32.
- Talling, J.F., 1966. - The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 51 : 545-621.
- Tangney R.S., J.B. Wilson & A.F. Mark, 1990. - Bryophyte island biogeography. A study in Lake Manapouri; New Zealand. *Oikos*, 59 : 21-26.

- Temple P.H., 1969. - Some biological implications of a revised geological history of Lake Victoria. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1 : 363-371.
- Teugels G.G. & D.F.E. Thys van den Audenaerde, 1992. - Cichlidae. in « Faune des poissons d'eau douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest », Tome 2. Collection faune tropicale n°XXVIII. MRAC, Tervuren ; ORSTOM, Paris. 714-779.
- Thompson K., 1976. - Swamp development in the head waters of the White Nile. In « The Nile. Biology of an ancient River », J. Rzędowska (ed.), The Hague : Junk, 177-196.
- Trewavas E., 1983. - Tilapiines fishes of the Genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. British Museum (Nat. Hist), London.
- Trewavas E., 1992. - Spawning techniques in mouthbrooders. Fertilization in mouthbrooding cichlids. In « The cichlids yearbook, vol. 3 » Könings ed. 93-96.
- Tweddle D. & J.L. Turner, 1977. - Age, growth and natural mortality rates of some cichlid fishes of Lake Malawi. *J. Fish Biol.*, 10 : 385-398.
- Ulyel Ali-Patho, 1991. - Écologie alimentaire des *Haplochromis* spp. (Teleostei : Cichlidae) du lac Kivu en Afrique Centrale. Thèse de Doctorat. 271 p.
- Verheyen E., R. Blust & W. Declair, 1988. - Hemoglobin heterogeneity and the oxygen affinity of the hemolysate of some Victoria cichlids. *Comp. Biochem. Physiol.*, 84 : 315-318.
- Verheyen E. & J. van Rompaey, 1986. - Genetics and speciation in African lacustrine cichlids. *Anns. Mus. r. Afr. centr.*, 251 : 95-101.
- Verheyen E., J. van Rompaey & M. Selens, 1985. - Enzyme variations in Haplochromine cichlid fishes from Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 35 : 469-478.
- Voss J., 1981. - Color patterns of African cichlids. TFH publ. 125 p.
- Webb P.W., 1984a. - Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Am. Zool.*, 24 : 107-120.
- Webb P.W., 1984b. - Form and function in fish swimming. *Scient. Am.*, 251 : 58-68.
- Welcomme R.L., 1970. - Studies on the effect of abnormally high water levels on the ecology of fish in certain shallow region of Lake Victoria. *J. Zool. Lond.*, 160 : 405-436.
- Welcomme R.L., 1972. - The inland waters of Africa. *CIFA Technical Paper 1 Rome*, FAO, 117 p.

- Welcomme R.L., 1988. - International introductions of inland aquatic species. *FAO Technical Paper* 295 : 318 p.
- Wickler W., 1962. - 'Egg-dummies' as natural releasers in mouth-brooding cichlids. *Nature*, 194 : 1092-1094.
- Wilkinson L., 1990. - SYSTAT: The System for Statistics. Evanston, IL : Systat.
- Williams C.B., 1943. - Area and the number of species. *Nature*, 152 : 264-267.
- Williams C.B., 1964. - Patterns in the balance of nature. Academic press, London.
- Williamson M., 1981. - Island Populations. Oxford Univ. Press.
- Williamson M., 1988. - Relationship of species number to area, distance and other variables. Analytical biogeography : an integrated approach to the study of animal and plant distributions. Eds. A.A. Myers and P.S. Giller, Chapman & Hall, London.
- Wissel C., 1992. - Aims and limits of ecological modelling exemplified by island theory. *Ecol. Modelling*, 63 : 1-12.
- Wissel C. & B. Maier, 1992. - A stochastic model for the species area relationship. *J. Biogeogr.*, 19 : 355-362.
- Witte F., 1981. - Initial results of the ecological survey of the haplochromine cichlid fishes from the Mwanza Gulf of Lake Victoria (Tanzania) : breeding patterns, trophic and species distribution, with recommendations for commercial trawl-fisher. *Neth. J. Zool.*, 31 : 175-202.
- Witte F., 1984a. - Ecological differentiation in Lake Victoria haplochromine : comparison of fish species flocks in African lakes. In « Evolution of fish species flocks », Eds A.A. Echelle and I. Kornfield, University of Maine at Orono Press, Orono Maine, 155-167.
- Witte F., 1984b. - Consistency and functional significance of morphological differences between wild-caught and domestic *Haplochromis squamipinnis* (Pisces : Cichlidae). *Neth. J. Zool.*, 34 : 596-612.
- Witte F., C.D.N. Barel & R.J.C. Hoogerhoud, 1990. - Phenotypic plasticity of anatomical structures and its ecomorphological significance. *Neth. J. Zool.*, 40 : 278-298.
- Witte F., T. Goldschmidt, J. Wanink, M.J.P. van Oijen, K. Goudswaard, E.L.M. Witte-Maas & N. Bouton, 1992. - The destruction of an endemic species flock : quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Envir. Biol. Fishes*, 34 : 1-28.

- Witte F. & M.J.P. van Oijen, 1990. - Taxonomy, ecology and fishery of Lake Victoria haplochromine trophic groups. *Zool. Verh.*, 262. 47 p.
- Witte F. & E.L.M. Witte-Maas, 1985. - *Haplochromis nyererei*, a new cichlid fish from Lake Victoria named in honour of Mwalimu Julius Nyerere, President of Tanzania. *Spec. Publ. Univ. of Leiden, the Netherlands*.
- Witte-Maas E.L.M., 1981. - Egg snatching : an observation on the feeding behaviour of *Haplochromis barbarae* Greenwood, 1967 (Pisces : Cichlidae). *Neth. J. Zool.*, 31 : 786-789.
- Wootton R.J., 1990. - Ecology of Teleost fishes. Chapman & Hall Publ. 404 p.
- Worthington E.B., 1954. - Speciation of fishes in African lakes. *Nature*, 173 : 1064.
- Wright D.H., 1983. - Species energy theory : an extension of species area theory. *Oikos*, 41 : 496-506.
- Wylie J.L. & D.J. Currie, 1993. - Species energy theory and patterns of species richness. *Biol. Conserv.*, 63 ; 137-148.
- Yamaoka K., 1983. - Feeding behaviour and dental morphology of algae scraping cichlids (Pisces : Cichlidae) in Lake Tanganyika. *African Study Monographs*, 4 : 77-89.
- Yamaoka K., 1985. - Intestinal coiling pattern in epilithic algal-feeding cichlids (Pisces : Cichlidae) of Lake Tanganyika, and its phylogenetic significance. *Zool. J. Linn. Soc.*, 84 : 235-261.
- Yamaoka K., 1987. - Comparative osteology of the jaw of algal-feeding cichlids (Pisces: Teleostei) from Lake Tanganyika. Rep. Usa. mar. biol. Inst., Kochi Univ., 9 : 87-137.
- Yamaoka K., 1991. - Feeding relationships. In « Cichlid fishes behaviour, ecology and evolution », M.H.A. Keenleyside ed. Eds. Chapman & Hall Fish and Fisheries series 2, 151-172.
- Yoccoz, N.G., 1988. - Le rôle du modèle euclidien d'analyse des données en biologie évolutive. Thèse de doctorat, Université Lyon 1. 1-254.
- Yoccoz, N.G., 1993. - Morphométrie et analyses multidimensionnelles. Une revue des méthodes séparant taille et forme. In : Biométrie et Environnement. Lebreton, J.D. & Asselain, B. (Eds.) Masson, Paris. 73-99.
- Zimmermann B.L. & R.O. Bierregaard, 1986. - Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species area relations to conservation with a case from Amazonia. *J. Biogeogr.*, 13 : 133-143.

Annexe 1A
Le lac Victoria

1. Histoire et formation du lac Victoria

Des études de géologie (Bishop, 1969 ; Temple, 1969 ; Moyerson, 1979), d'archéologie (Bishop & Posnansky, 1960), de paléolimnologie (Kendall, 1969 ; Livingstone, 1976) et de paléozoogéographie (Worthington, 1954 ; Fryer & Iles, 1972 ; Banister, 1973 ; Greenwood, 1974 ; Greenwood & Howes, 1975 ; Beadle, 1981 ; Stager *et al.*, 1986) ont été effectuées afin de dater et de retracer l'histoire du lac Victoria. Les auteurs s'accordent sur un certain nombre de points. Il est possible de résumer les grands événements qui ont amené à la formation du lac dans le Tableau 1.1 p. 182.

Du Précambrien au Prémioène, les rivières coulent vers l'est et l'ouest du continent africain. Il existe de bons indices fossiles dans des sédiments de l'âge du Miocène pour appuyer la thèse d'un 'protolac', nommé lac Karunga. Ce lac occupait la place de l'actuel Kavirondo Gulf du lac Victoria. D'après Kent, 1944, (cité par Beadle, 1981), le protolac Karunga aurait été formé en raison d'un blocage d'origine volcanique. Les fossiles retrouvés attestent d'une faune piscicole de type nilotique avec la présence de *Lates sp.* et de *Polypterus sp.* Par la suite, il semble que ce lac se soit asséché durant une période de grande sécheresse et que le lac Victoria se soit formé après (Fryer & Iles, 1972). C'est durant cette période que se forment les graben de la vallée du Grand Rift Africain. Graben qui, une fois remplis par les rivières, donnent naissance aux grands lacs profonds (Tanganyika et Malawi).

La Figure 1.1 p. 181 montre la situation supposée au Prépléistocène des différents cours d'eau de la région de l'est africain.

Au Moyen Pléistocène (- 500 000 ans), le soulèvement graduel du bord occidental de la cuvette du lac Victoria affecte l'hydrologie de la région. Une grande partie des rivières qui coulaient de l'est vers l'ouest de l'Afrique inversent leur cours (en particulier, la Kagera et la Katonga). Elles ont probablement formé de petits lacs peu profonds et marécageux comme se présente actuellement le lac Kyoga (Beadle, 1981). Suit alors le long remplissage de la cuvette du lac Victoria.

Il semble que le lac Victoria ait débordé pendant un laps de temps assez long et ses eaux auraient envahi à l'ouest la vallée du Katonga. La vallée de la Kagera aurait également été inondée, ce qui est attesté par les dépôts lacustres qui y sont observés à plus de 100 km par rapport à la situation actuelle du lac Victoria. L'âge estimé de ces dépôts serait de 60 000 ans (Bishop, 1963). Le niveau du lac aurait été de l'ordre de 30 m de plus qu'à l'heure actuelle. C'est à ce moment, c'est-à-dire vers la fin du Pléistocène, qu'aurait eu lieu la communication avec le lac Édouard. Cette connexion permet de comprendre l'origine de la faune piscicole actuelle de ce lac (Greenwood, 1981).

Il est possible qu'il y ait eu une sortie d'eau vers le sud, mais c'est vers le nord que va s'établir un flux d'eau vers une des rivières tributaires de l'originale rivière Kafu (actuel lac Kyoga) et par les Murchison Falls, selon son exutoire actuel, vers le Nil Victoria (Beadle, 1981). La jonction avec le lac Édouard aurait été finalement coupée il y a 25-35 000 ans (Bishop, 1969). Depuis 20-25 000 ans, il existe une relative stabilité tectonique. Néanmoins, les fluctuations du niveau du lac ont été très importantes : une première fois de 14 500 à 12 000 av. J.C., puis sur une courte période en 10 000 av. J.C. avec une baisse de 18 m par rapport au niveau actuel et l'arrêt de la sortie des eaux par le Nil Victoria. Ceci est corrélé avec des périodes de faibles précipitations (Kendall, 1969) [voir Figure 1.2 p. 181]. Ces variations de niveau du lac ont, en fait, scindé celui-ci en plusieurs petits lacs. Il est probable que le Kavirondo Gulf et le Speke Gulf étaient deux de ces petits lacs (Beadle, 1981).

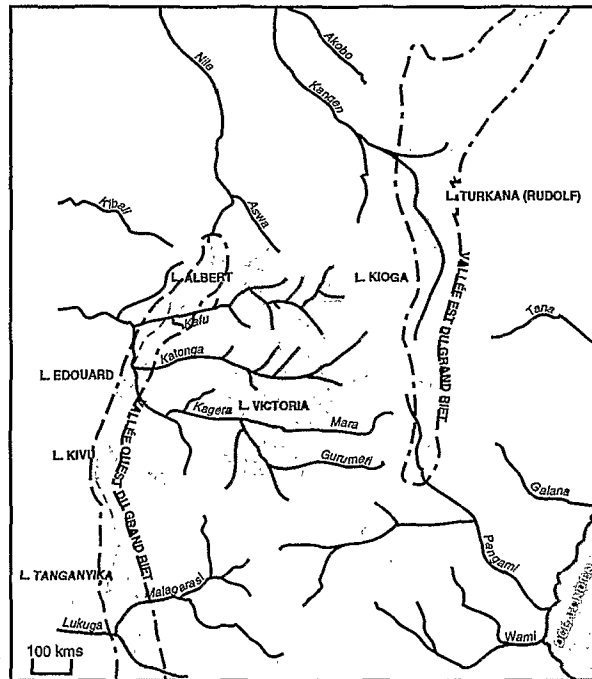


Figure 1.1 - Bassin supposé du lac Victoria au Prépléistocène en Afrique de l'Est (d'après Beadle, 1981).
En grisé, situation actuelle.

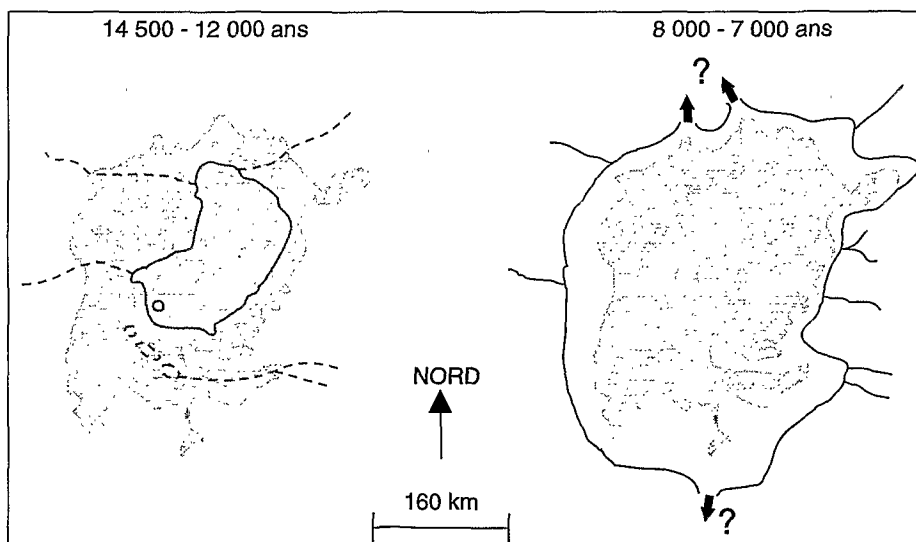


Figure 1.2 - Extension du lac Victoria. La partie grisée représente l'étendue actuelle du lac ; le trait plein la partie supposée du lac il y a respectivement $\approx 13\ 000$ et $\approx 8\ 000$ ans. Le trait en pointillé correspond aux trajets probables des rivières (d'après Stager *et al.*, 1986).
Les flèches indiquent les déversoirs supposés du lac. En grisé, situation actuelle.

Tableau 1.1 - Principaux événements géologiques et formation du lac Victoria (repris de Plisnier, 1990 et complété d'après Fryer & Iles, 1972 ; Rzóska, 1976 et Beadle, 1981).

Ères	Période	Années (million = m)	Événements	
Protéozoïque	Précambrien	3300 à 500 m. a.	Pénéplaine traversée par les rivières ; <i>Effet de l'érosion (?)</i> Rivières coulant vers l'ouest et l'est avec une ligne de partage située à l'est de l'actuel lac Victoria	
Tertiaire	Prémioène (Éocène et Oligocène)	70 m. a.	Très long calme tectonique ; Contacts importants entre les rivières ; Distribution des organismes aquatiques à un niveau continental	
	Miocène	25 m. a.	Grands mouvements tectoniques : fracturation du continent et formation de la vallée du Grand Rift ; Rivières qui s'inversent : une partie coule vers l'Atlantique et forme les grands lacs du Rift ; Protolac Karunga ; Multiplication des habitats lacustres en Afrique	
	Pliocène	12 m. a.	Vaste lac dans le bassin du Zaïre	
	Fin Pliocène	1.5 m. a.	Développement définitif des graben avec formation de volcans sur leur bord ; Rivières originaires de la cuvette du lac Victoria coulent vers les lacs du graben occidental (Édouard et Mobutu) puis vers le Nil au Nord	
Quaternaire	Pléistocène	1 m. a.	Mouvements tectoniques continuent. Le massif du Rwenzori se forme (barrières de rapide sur la Semlicki entre les lacs Mobutu et Édouard)	
		500 000 a.	Bord occidental de la cuvette du lac Victoria se soulève graduellement. Coupure et inversion du cours des rivières qui coulent vers l'est dans cette cuvette (Kafu, Katonga et Kagera). Il en résulte l'inondation de la cuvette : lacs ramifiés marécageux avec finalement la formation lente du lac Victoria	
	Holocène	(150 000 a.)	≈ 60 000 a.	Débordement du lac Victoria vers l'ouest par les vallées de la Katonga et la Kagera. Connexion avec le lac Édouard
		25 000 à 35 000 a.		Débordement vers le nord par les Murchison Falls Arrêt de la connexion avec le lac Édouard
		20 000 a. à nos jours		Période de stabilité tectonique Variations du niveau du lac :
		14 500 a. 12 000 a. 10 000 a. 7 000 a. 5 000 a. 3 700 a.		Arrêt de la sortie d'eau : période de sécheresse Changement de climat : remontée du niveau de l'eau Arrêt de la sortie d'eau : période de sécheresse Changement de climat : remontée du niveau de l'eau Transition vers l'état actuel du lac Séparation du lac Nabugabo et du lac Victoria

2. Climat

Le lac Victoria s'étend de part et d'autre de l'Équateur. Il se trouve à une altitude de 1134 m. Ces deux facteurs importants influencent le climat général du lac. Il est compris néanmoins dans la zone tropicale.

Deux types de climats sont observés :

- un climat tropical humide pour la partie de la cuvette du lac et la partie ougandaise de son bassin ;
- un climat tropical de savane pour la partie restante.

Les données climatiques récoltées à différentes stations autour du lac montrent que les conditions y sont différentes.

Sont présentés dans ce paragraphe, les facteurs climatiques principaux : le bilan hydrique, la pluviométrie, la température de l'air, le rayonnement solaire, l'évaporation et l'action du vent.

2.1. Bilan hydrique

Les données proviennent de travaux effectués dans les années 70 [voir Tableau 2.1 ci-dessous].

2.2. Température de l'air

La température de l'air varie peu. L'écart de température maximum observé selon la station de prélèvement est de 14°C (Balarin, 1985 ; cité dans HEST/TAFIRI, 1989). Pour l'ensemble des stations, les différences saisonnières n'excèdent pas 3°C. Le mois le plus chaud étant juillet et la période la plus froide se situant entre octobre et février.

Tableau 2.1 - Bilan hydrique du lac Victoria en $10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ (Krishnamurty & Ibrahim, 1973).

Entrée d'eau		Sortie d'eau	
Apport du Bassin	18 ± 5 %	Trop plein (Nil Victoria)	23,4 ± 5 %
Précipitations	100 ± 10 %	Évaporation	100 ± 10 %

2.3. Pluviométrie

Du fait de la grande stabilité de la température de l'air, ce sont les précipitations qui définissent essentiellement les saisons. Quatre saisons sont observées dans la région du lac Victoria :

- une petite saison sèche qui s'étend de décembre à janvier ;
- une grande saison des pluies de février à mai ;
- une grande saison sèche de juin à septembre ;
- une petite saison des pluies de septembre à décembre.

La quantité d'eau tombée peut varier du simple au double, selon les années et selon la saison [voir Figure 2.1 p. 185 et Figure 2.2 p. 185]. Les différences observées selon la station peuvent également être importantes [voir Tableau 2.2 p. 184]. Le plus grand pic apparaît durant le mois d'avril (grande saison des pluies), le plus petit entre septembre et novembre (petite saison des pluies). La quantité d'eau moyenne due aux pluies est de 1,45 m par an, ce qui correspond à un apport de $100 \times 10^9 \text{ m}^3$ pour toute la surface du lac [voir Tableau 2.1 p. 183] (Krishnamurty & Ibrahim, 1973).

Tableau 2.2 - Moyenne annuelle (1956 - 1978) des précipitations en mm pour 8 stations autour du lac Victoria (Piper *et al.*, 1986).

Station	Pays	Quantité moyenne d'eau (mm)
Jinja	Ouganda	1336
Entebbe	Ouganda	1620
Kisumu	Kenya	1377
Bukoba	Tanzanie	2147
Kagondo	Tanzanie	1770
Mwanza	Tanzanie	1100
Musoma	Tanzanie	895

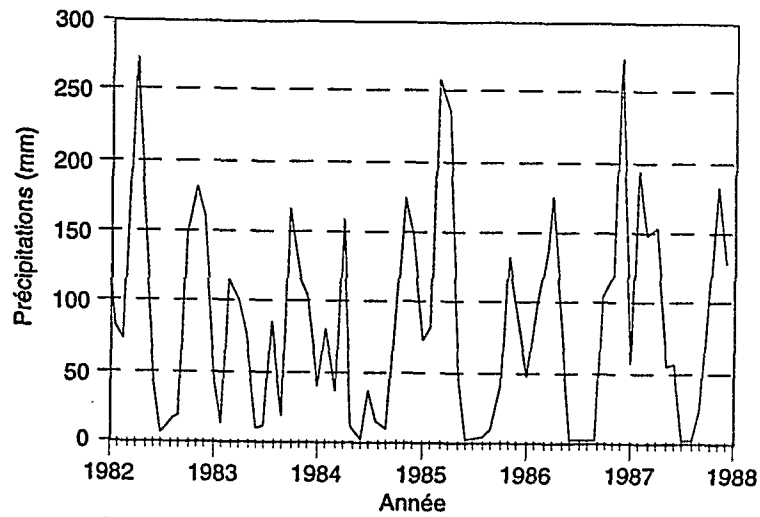


Figure 2.1 - Précipitations mensuelles totales (en mm) à Mwanza pour la période 1982 - 1988 (d'après la Dir. de la Mét. de Mwanza, cité dans HEST/TAFIRI, 1989).

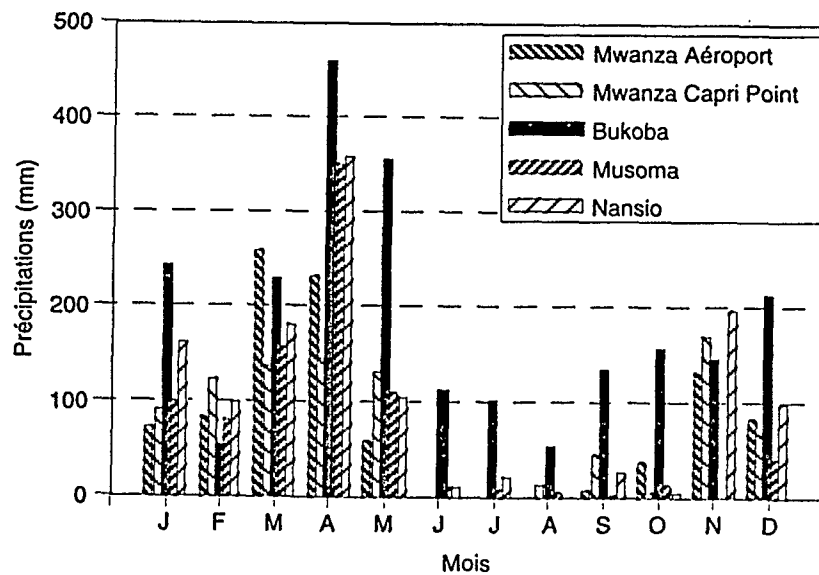


Figure 2.2 - Précipitations mensuelles totales (en mm) collectées dans cinq stations en 1985 (d'après la Dir. de la Mét. de Mwanza, cité dans HEST/TAFIRI, 1989).

2.4. Rayonnement solaire

Il n'existe que peu de variations saisonnières du rayonnement solaire. Le bilan calorifique est compris entre 9 000 à 11 000 cal.cm⁻² (Newell, 1960 ; Talling, 1966). La perte d'énergie se produit principalement entre mars et août et le gain entre septembre et mai.

La perte calorifique est probablement influencée par les variations saisonnières du taux d'évaporation (Rzòska, 1976).

2.5. Humidité relative

L'humidité relative de 4 stations autour du lac varie annuellement de 61 à 89 % à 8 h 30 et de 44 à 74 % à 14 h 30 avec des différences locales considérables (Newell, 1960).

2.6. Régime des vents

Le régime des vents qui provoque les courants d'eau sur le lac, est prédominant selon un axe sud-est / nord-ouest spécialement de mai à juillet (grandes saisons des pluies et sèche) (Talling, 1966). Néanmoins, il existe des variations journalières avec un vent qui souffle vers le sud-est le matin, puis vers le nord-ouest l'après-midi. Il s'inverse et faiblit durant la nuit. Il existe des variations journalières de la force du vent avec un minimum le matin et un maximum l'après-midi. (HEST/TAFIRI, 1989) [voir Tableau 2.3p. 186].

La force du vent est maximum pendant la période de juin à août (grande saison sèche) avec peu de variations saisonnières [voir Figure 2.3 p. 187].

2.7. Niveau du lac

Des variations du niveau du lac sont enregistrées depuis le début du siècle et sont dues principalement aux fluctuations du régime des pluies. Il existe aussi des variations annuelles [voir Figure 2.4 p. 188, Figure 2.5 p. 188 et Figure 2.6 p. 188] (Beadle, 1981 ; Burgis *et al.*, 1988).

Tableau 2.3 - Directions principales des vents à Mwanza, Bukoba et Musoma par mois à 6 h 00 et à 12 h 00 (EAMD, 1975 cité par HEST/TAFIRI, 1989).

Site	Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Mwanza	6 h	S/SE	S/SE	S/SE	SE	SE	SE	S/SE	SE	S/SE	S/SE	SE	S/SE
	12 h	N	NO	N/NO	N	N	N	N	N	N	N/NO	N/NO	N/NO
Bukoba	6 h	O	O	O	SE	S/SE	SE	S/SE	SE	O	O	O	O
	12 h	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	SE	E	E	E/SE
Musoma	6 h	E/SE	E	E	SE	SE	E/SE	E/SE	E	E	E	E	E
	12 h	O/NO	O/NO	O/NO	NO	NO	NO	NO	O/NO	N	NO	N	NO

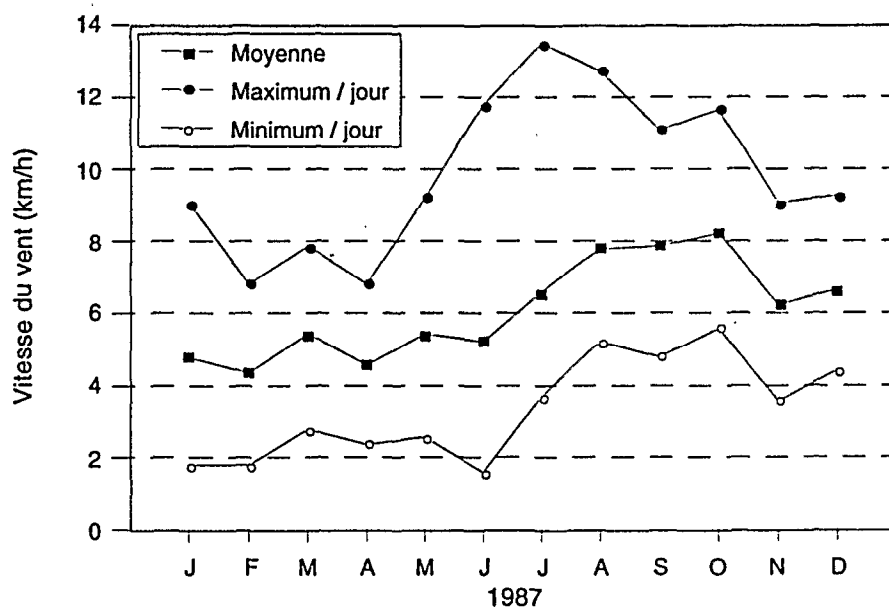


Figure 2.3 - Moyenne de la vitesse du vent ($\text{km}\cdot\text{h}^{-1}$) à l'aéroport de Mwanza en 1987 avec le minimum et le maximum par mois (d'après la Dir. de la Mét. de Mwanza, cité dans HEST/TAFIRI, 1989).

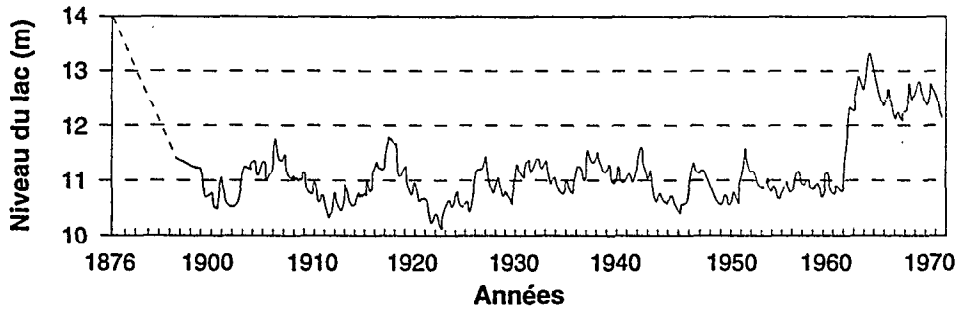


Figure 2.4 - Niveau du lac à Jinja (Ouganda) entre 1876 et 1970 (Beadle, 1981).

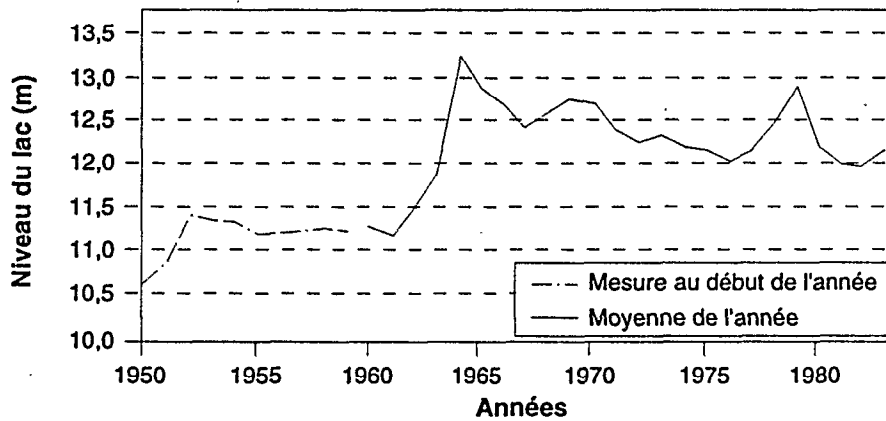


Figure 2.5 - Niveau du lac à Kisumu (Kenya) entre 1950 et 1980 (Burgis et al., 1988).

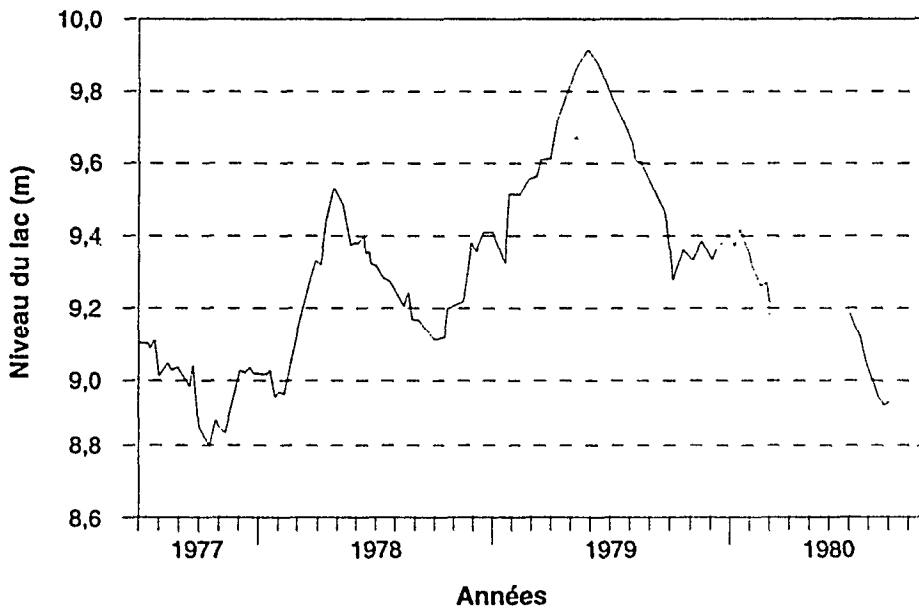


Figure 2.6 - Niveau du lac dans le sud de Mwanza Bay (Tanzanie) entre 1977 et 1980 basé sur les informations de l'Office de l'Eau (MAJI-office). 10 m correspondent à 1133,86 m au-dessus du niveau de la mer (Van Oijen et al., 1981).

3. Milieu physico-chimique

Une étude des paramètres physico-chimiques a été conduite sur deux stations dans le Mwanza Gulf en 1991, à la demande du TAFIRI (Tanzanian Fisheries Research Institute), dans le but de comparer les données obtenues avec celles récoltées dans les années 80.

3.1. Matériels et méthodes

Les mesures ont été effectuées, une fois par mois, pour chaque station entre 10 et 11 heures du matin, pour chaque mètre de profondeur. La première station se situe en pleine eau, au milieu du Mwanza Gulf. La profondeur est de 12 m avec un substrat vaseux. La deuxième station est située à l'entrée de Luanza Bay, sur la côte est du golfe. La distance à la rive y est d'environ 100 m. Le substrat est de type sableux pour une profondeur de 6 m. La transparence de l'eau a été mesurée à l'aide d'un disque de Secchi d'un diamètre de 20 cm. L'oxygène et la température de l'eau ont été également mesurés. Un échantillon d'eau de 200 ml a été préservé dans du lugol pour une étude quantitative du phytoplancton. Le pH et la conductivité ont été mesurés en surface sur les échantillons d'eau et corrigés en fonction de la pression et de la température. Des échantillons d'eau de deux litres ont été prélevés tous les mètres et ont ensuite été conservés dans de la glace et à la pénombre, afin de ralentir les processus biologiques. Les mesures concernant les substances azotées et autres paramètres chimiques de l'eau (gaz carbonique, alcalinité, Silicates, Phosphates, Calcium, Chlore) ont été effectuées immédiatement après l'arrivée au laboratoire, à l'aide d'un spectrophotomètre de terrain et de boîtes de réactifs.

3.2. Transparence

Le Tableau 3.1 p. 192 présente les résultats des mesures effectuées en différents points du lac Victoria. Des mesures, à l'aide d'un photomètre, ont été prises par Melack (1979a) dans le Kavirondo Gulf (partie Ougandaise du lac) et par De Beer (1989) dans le Mwanza Gulf (partie Tanzanienne du lac). La zone euphotique se situe entre 15 m en zone pélagique, et 3 m dans le Kavirondo Gulf.

La transparence de l'eau varie de façon importante au cours de l'année, selon le type de milieu considéré (Talling, 1966 ; Akiyama *et al.*, 1977) et selon la profondeur et le type de substrat (Van Oijen *et al.*, 1981 ; De Beer, 1989). La Figure 3.1 p. 190 et la Figure 3.2 p. 191 présentent les mesures effectuées à des stations de profondeurs différentes dans le Mwanza Gulf en 1987-88 (Kashindie, *com. pers.*) et en 1991.

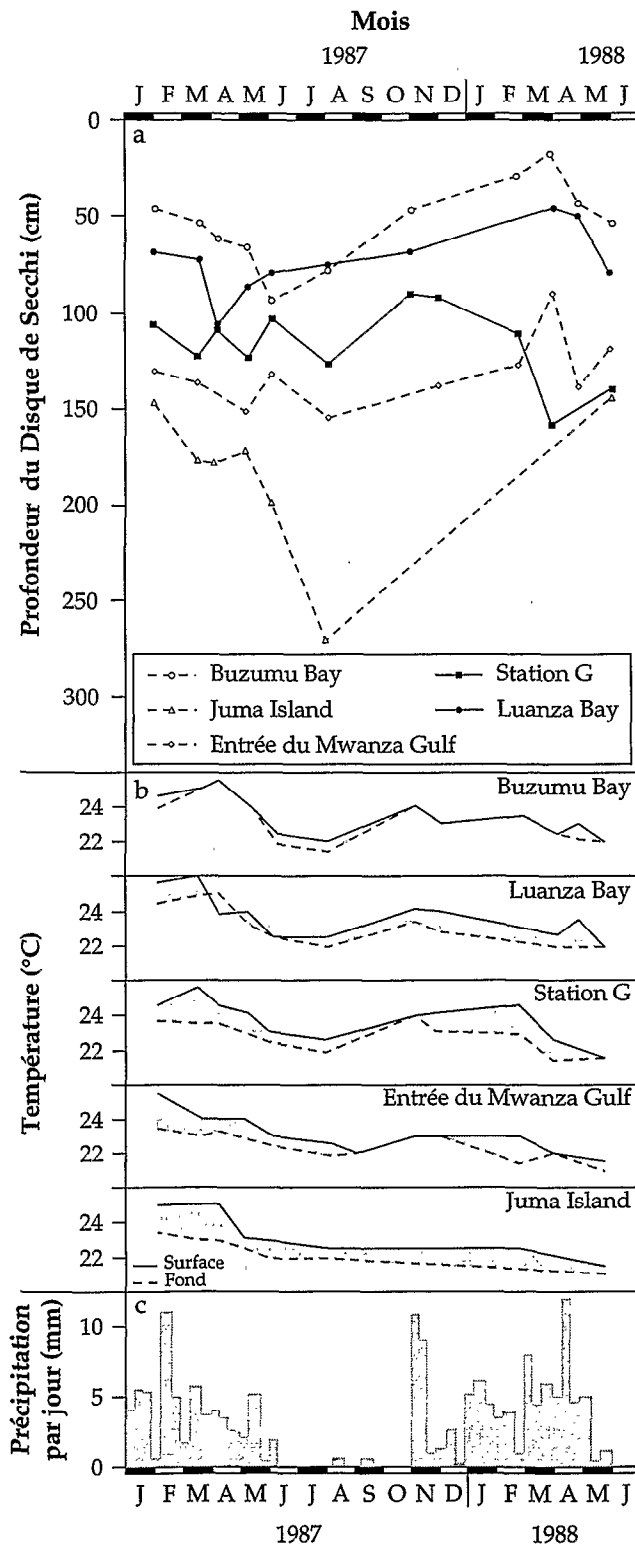


Figure 3.1 - Mesure de la transparence avec le disque de Secchi (a), de la température de l'eau (b) et des précipitations (c) dans différentes stations dans le Mwanza Gulf en 1987 et 1988 (Kashindie, *com. pers.*).

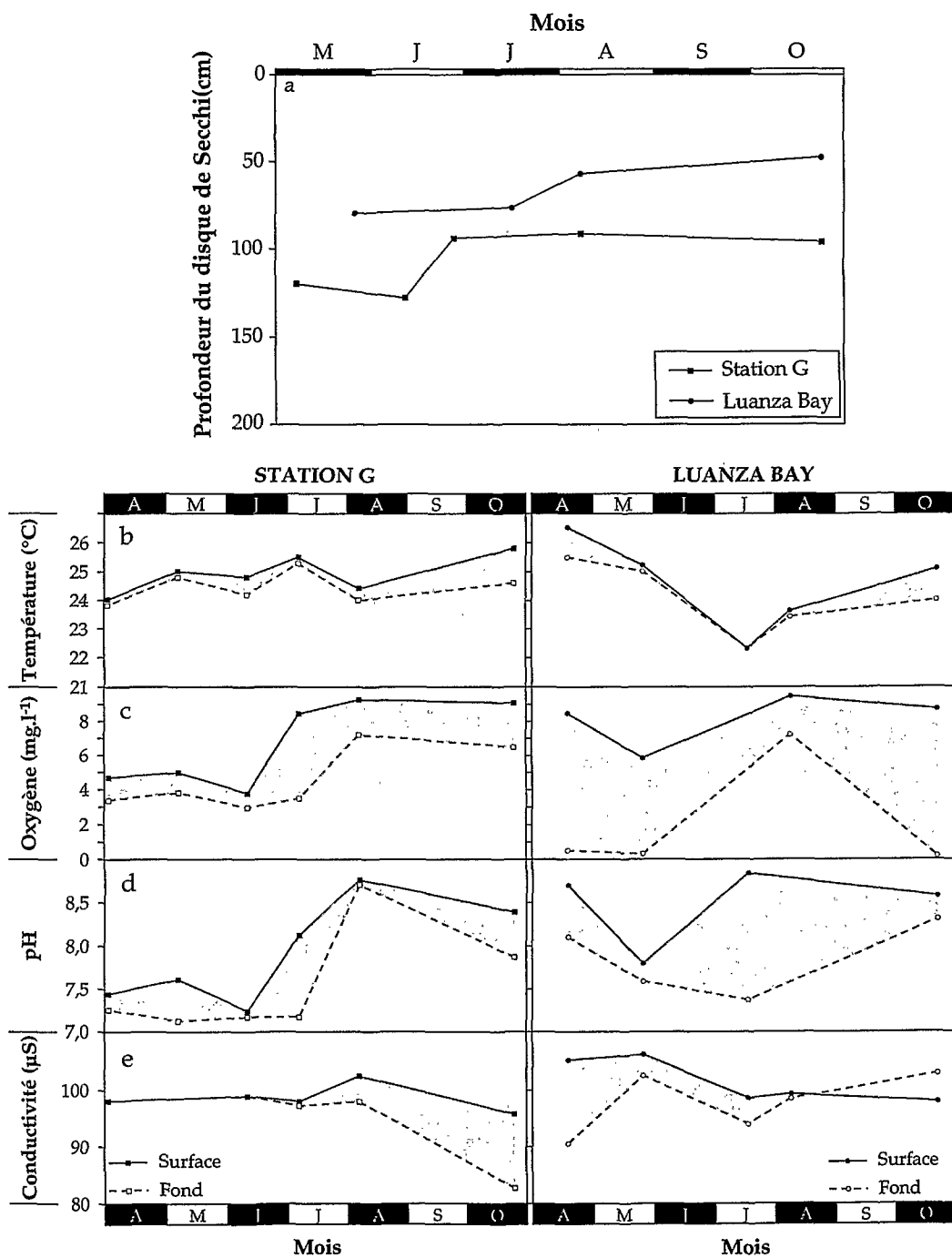


Figure 3.2 - Mesures de la transparence par le Disque de Secchi (a), de la température de l'eau (b), de l'oxygène dissous (c), du pH (d) et de la conductivité (e) à deux stations différentes dans le Mwanza Gulf : Luanza Bay (substrat sableux, profondeur de 6 m) et la Station G (substrat vaseux, profondeur de 12 m) en 1991.

Tableau 3.1 - Mesures de la transparence par le disque de Secchi (en cm) dans le lac Victoria.

Lieu	Date	Profondeur	Disque de Secchi	Sources
Kavirondo Gulf	Août-Sept. 1973	n.c.	75-140	Melack, 1979a
Kavirondo Gulf	Juin 1984	n.c.	35-155	Burgis <i>et al.</i> , 1988
Mwanza Gulf	Avril 1973-Janv. 1975	8	110-190	Akiyama <i>et al.</i> , 1977
Mwanza Gulf	Fév.-Avril 1980	3-14	180-250	Van Oijen <i>et al.</i> , 1981
Mwanza Gulf	Nov. 1986	7-14	69-95	HEST Report, 1986
Mwanza Gulf	Mars-Mai 1987	4-14	84-126	De Beer, 1989
Mwanza Gulf	Mai-Oct. 1991	6-12	48-130	Cette étude

3.3. Température de l'eau

La distribution de la température a été étudiée par de nombreux auteurs (Fish, 1957 ; Newell, 1960 ; Talling, 1957b ; 1960 ; EAFFRO, 1950 à 1975 ; Akiyama *et al.*, 1977). Les études de Talling (1966) dans le nord du lac, en zone pélagique, ont permis de distinguer trois phases de stratification (voir Figure 3.4 p. 194) :

- 1) De septembre à décembre. Il existe une faible discontinuité dans la partie supérieure de la colonne d'eau. L'épaisseur de cette couche d'eau varie selon les conditions climatiques, en particulier, sous l'effet du vent. La stratification présente alors deux petites discontinuités.

- 2) De janvier à mai. La stratification présente une discontinuité entre 30 et 60 mètres de profondeur. La température est à son maximum en mars, puis l'eau commence à se refroidir.

- 3) De juin à août. Les températures chutent jusqu'à leur minimum en raison de l'accroissement de l'évaporation et des vents qui mélangent les différentes couches d'eau. La colonne d'eau devient alors homogène.

La stratification de la colonne d'eau présente différents schémas. Dans les zones où la profondeur excède 30 mètres, on peut observer une stratification à partir du mois d'août et qui disparaît en décembre, comme c'est le cas dans Buvuma Chanel (Fish, 1952 ; 1957 ; EAFFRO, 1950 à 1975). Dans le Mwanza Gulf où la profondeur est de 14 mètres au maximum, il n'existe pas de stratification prononcée de la couche d'eau, sauf lors de périodes de temps calme. Dans les zones dont la profondeur est inférieure à 8 mètres, la colonne d'eau est homogène, mais des variations journalières peuvent apparaître avec une légère stratification dans la journée, en raison de l'augmentation de la température de l'air [Figure 3.3 p. 194]. Néanmoins, cette stratification n'apparaît qu'en l'absence de vent puisque celui-ci tendrait à mélanger les différentes couches d'eau (Kavirondo Gulf, Talling, 1965 ; Mwanza Gulf, Akiyama *et al.*, 1977).

3.4. Oxygène

Comme le montrent la Figure 3.4 a et b p. 194, l'oxygène dissous suit la même variation que la température en zone pélagique de profondeur importante (60 m). Elle varie entre 2 et 7 mg.l⁻¹ mais peut être nulle à proximité du fond.

En zone côtière (5 m de profondeur), une couche désoxygénée, d'une épaisseur de 10 à 40 cm, près du fond, peut également être observée [voir Figure 3.4 p. 194] lorsque le vent n'est pas assez puissant pour mélanger les couches d'eau. En eau peu profonde, la concentration évolue classiquement, selon l'heure, en raison de l'activité photosynthétique (Welcomme, 1970).

3.5. Conductivité

Les eaux du lac Victoria sont pauvres en sels dissous, mais assez bonnes conductrices avec une conductivité qui varie entre 73 et 110 μS dans le Mwanza Gulf. Cet intervalle est sensiblement le même pour tout le lac.

3.6. pH

La distribution du pH suit celle de l'oxygène dans les zones pélagiques (Talling, 1957a et 1957b). Il est compris entre 6,2 et 9,0. Ces variations sont principalement dues aux changements de la teneur de l'eau en CO₂. Cela est particulièrement sensible pour les 20 premiers mètres où le pH est élevé, en raison de l'activité photosynthétique, et, au fond, où il est faible en raison de l'accumulation organique. Dans le Mwanza Gulf, le pH varie de 6,8 à 9,0. Il est, en général, plus faible au fond (6,9 à 8,6) qu'en surface (7,8 à 9,0) (Akiyama *et al.*, 1977). Cependant, des valeurs inférieures (6,2 à 6,5) ont également été observées à Butimba Bay, lors de journées de temps calme près des zones à graminées (*Papyrus*) à 1 m de profondeur.

3.7. Cations et Anions

L'alcalinité varie entre 0,7 et 1,4 meq.l⁻¹ dans le Mwanza Gulf. Les concentrations des différents ions varient peu, à l'exception des silicates (SiO₂) qui présentent une variation saisonnière. L'augmentation de la densité des Diatomées *Melosira* est corrélée à cette forte concentration de silicates durant la saison des pluies (Akiyama *et al.*, 1977).

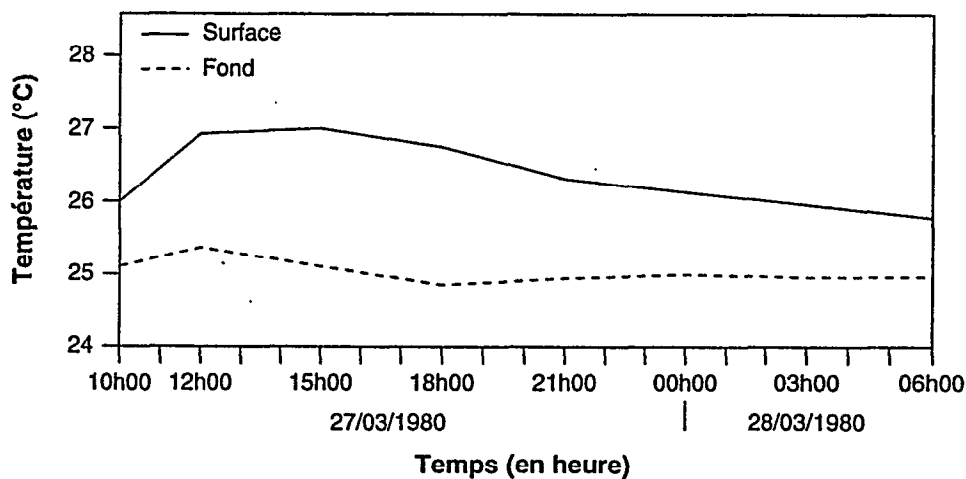


Figure 3.3 - Variations nyctémérales de la température de l'eau à Butimba Bay (Mwanza Gulf) (d'après Van Oijen *et al.*, 1981).

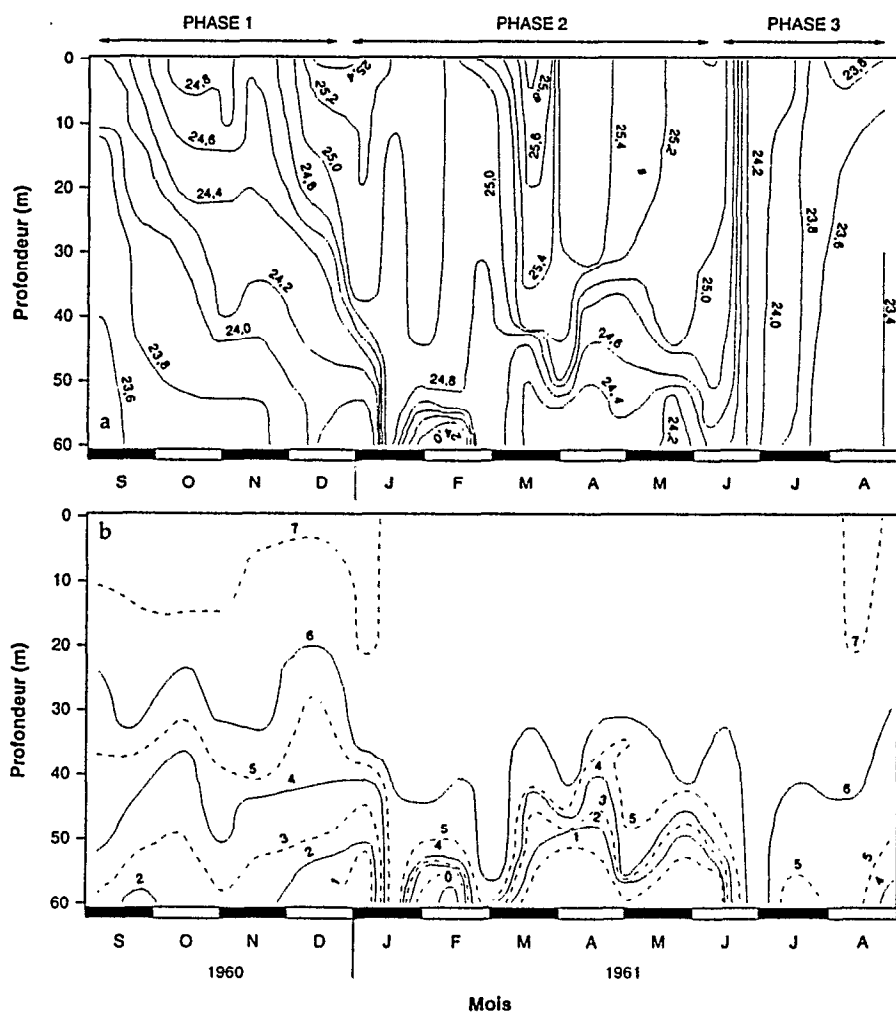


Figure 3.4 - Distribution de la température (a) et de l'oxygène dissous (b) à une station en zone pélagique dans la partie nord du lac Victoria (d'après Talling, 1966).

4. Milieu biotique

4.1. Flore

4.1.1. Phytoplancton

4.1.1.1. Composition de la flore et production primaire

La flore composant le phytoplancton a été étudiée par Talling, (1957a ; 1965) et Evans (1961 ; 1962), la productivité primaire par Talling (1957a ; 1965) et par Melack (1979b) et, plus récemment, par Cocquyt & Vyverman (1994). Le phytoplancton est principalement composé d'Algues Vertes, de Cyanophycées et de Diatomées. Sa composition est relativement stable depuis 40 ans.

Le Tableau 4.1 p. 196 présente les différents genres observés dans le lac Victoria. On notera le nombre important d'espèces de Chlorophycées par rapport aux autres taxons [voir Figure 4.1 p. 195]. Cocquyt & Vyverman (1994) l'estiment à 602 espèces réparties en 117 genres dans le lac Victoria.

Les Cyanophycées les plus abondantes appartiennent aux genres *Anabaena* spp., *Aphanocapsa* spp. et *Anabaenopsis* spp.. La Diatomée la plus abondante du milieu pélagique est *Melosira nyassensis*. Sur les côtes, celle qui prédomine, selon la saison, est *Nitzschia acicularis*. Parmi les Zygothécées et de Chlorophycées prédominent les genres *Staurastrum* et *Coelastrum*.

Il existe une différence importante entre le phytoplancton pélagique et celui des régions côtières. Les espèces de ces dernières sont *Merispomedia* spp. et *Melosira ambigua*.

Les baies recèlent une densité de phytoplancton plus importante qu'en pleine eau. C'est le cas du Kavirondo Gulf dont la concentration en chlorophylle-a est comprise entre 17 et 21 mg.m³, alors que celle observée en milieu pélagique, est comprise entre 1,3 et 4,9 mg.m³. La production primaire est de 4,9 à 11,0 g. d'O₂.m³.j⁻¹ (Talling, 1965 ; 1966 ; Melack, 1979b).

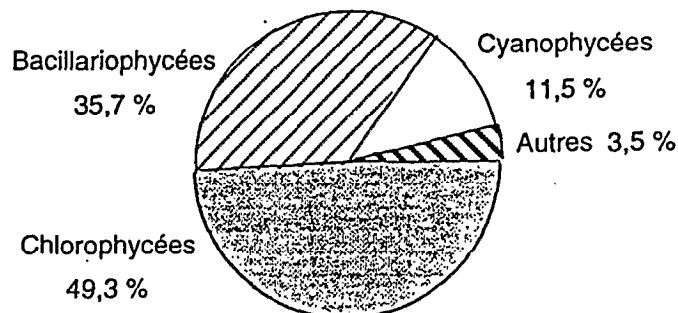


Figure 4.1 - Composition taxinomique de la flore algale dans l'ensemble du lac Victoria (d'après Cocquyt & Vyverman, 1994).

Tableau 4.1 - Liste de genres les plus importants et nombre d'espèces par genres présents dans le lac Victoria (d'après Cocquyt & Vyverman, 1994).

* Algues de densité importante observées durant notre étude.

Classe	Ordre	Genre	Nombre	
CYANOPHYCEES		<i>Anabaena*</i>	7	
		<i>Anabaenopsis</i>		
		<i>Aphanocapsa</i>		
		<i>Chroococcus*</i>	6	
		<i>Coelosphaerium</i>		
		<i>Gomphosphaeria</i>		
		<i>Lyngbya*</i>	9	
		<i>Merismopedia</i>		
		<i>Microcystis</i>	9	
		<i>Oscillatoria</i>	2	
		<i>Phormidium</i>	4	
		<i>Spirulina*</i>		
DINOPHYCEES		<i>Ceratium</i>		
		<i>Glenodinium</i>		
		<i>Peridinium</i>		
EUGLENOPHYCEES		<i>Trachelomonas</i>		
BACILLARIOPHYCEES (DIATOMOPHYCEES)		<i>Achnanthes</i>	2	
		<i>Amphora</i>	3	
		<i>Asterionella</i>		
		<i>Aulacoseira</i>	16	
		<i>Cocconeis</i>		
		<i>Cyclotella*</i>		
		<i>Cymatopleura</i>	9	
		<i>Cymbella</i>	12	
		<i>Diatoma</i>		
		<i>Epithemia</i>		
		<i>Eunotia</i>	3	
		<i>Fragilaria</i>	15	
		<i>Gomphonema</i>	8	
		<i>Melosira*</i>		
		<i>Navicula</i>	27	
		<i>Nitzschia</i>	29	
		<i>Pinnularia</i>	6	
		<i>Rhizosolenia</i>		
		<i>Rhopalodia</i>	6	
		<i>Stauroneis</i>		
<i>Stephanodiscus</i>	4			
<i>Surirella</i>	19			
<i>Synedra</i>	9			
<i>Tabellaria</i>				
CHLOROPHYCEE	Chlorococcales	<i>Ankistrodesmus</i>		
		<i>Botryococcus</i>		
		<i>Characium</i>		
		<i>Chodatella</i>		
		<i>Coelastrum</i>	16	
		<i>Crucigenia</i>		
		<i>Dictyosphaerium</i>		
		<i>Dimorphococcus</i>		
		<i>Hofmania</i>		
		<i>Kirchneriella</i>		
		<i>Oocystis</i>		
		<i>Pediastrum</i>	21	
		<i>Rhaphidium</i>		
		<i>Scenedesmus*</i>	19	
		<i>Schmidtea</i>		
		<i>Schroederiella</i>		
	<i>Slenastrum</i>			
	<i>Sorastrum</i>			
	<i>Sphaerocystis*</i>			
	<i>Tetradron*</i>	21		
		Desmidiales	<i>Arthrodesmus</i>	
			<i>Closterium</i>	20
			<i>Cosmarium</i>	38
			<i>Euastrum</i>	13
			<i>Micrasterias</i>	
			<i>Mougeotia</i>	
			<i>Netrium</i>	
	<i>Pleurotaenium</i>		5	
	<i>Staurastrum</i>		56	
	<i>Staurodesmus</i>		16	

4.1.1.2. Variations saisonnières du phytoplancton

Les fluctuations saisonnières des Diatomées et des Cyanobactéries peuvent être importantes et sont à relier avec les variations de la stratification des eaux. La réponse des algues à cette stratification peut être positive (Diatomées et *Coelastrum* sp.), neutre (Zygophycées) ou négative (Cyanobactéries). Les variations de la composition spécifique peuvent également être dues aux différences liées à la sédimentation et à la résistance offerte par les différentes espèces à l'approche de la zone désoxygénée (Talling, 1957b).

Les données acquises depuis les années 60 (Hecky, 1993), indiquent des changements structuraux importants liés à l'eutrophisation du lac Victoria. La transparence a fortement diminué depuis 1930. La densité algale s'est considérablement accrue, mais diffère dans sa composition. La densité des Diatomées (*Melosira*) et des Chlorophycées a diminué autant dans les zones pélagiques que côtières à l'inverse des Cyanophycées (Muggide, 1993). La couche oxygénée s'est également réduite lors des saisons de stratification. Ces différents paramètres sont associés à la mortalité importante observée chez les poissons, par exemple, dans le Nyanza Gulf (Ochumba, 1990). Dans le Mwanza Gulf, ce phénomène n'a été jusqu'à présent observé que de façon ponctuelle. Cependant, en saison sèche, certains jours, nous avons pu observer de nombreux cadavres de poissons flottants sur le lac (principalement perche du Nil (*Lates niloticus*) et Tilapia (*Oreochromis niloticus*)).

4.1.2. Phytobenthos

De même que dans les lacs Malawi et Tanganyika, les rochers sont recouverts par du périphyton. Les algues composant cette couverture sont :

- des algues vertes filamenteuses (Chlorophytes) qui prédominent sur la surface exposée au rayonnement solaire et représentées principalement par les genres *Cladophora* spp. et *Ulothrix* spp. ;
- des algues vertes unicellulaires (Chlorococcales) ;
- des Cyanophycées filamenteuses : genres *Anabeana* spp., *Plectonema* / *Tolypothrix* spp. et *Phormidium* spp.. Elles sont trouvées, principalement, sur les surfaces verticales des rochers dans des zones non exposées au rayonnement solaire ;
- des Diatomées pennates : *Synedra* spp., *Navicula* spp. et *Cymbella* spp..

Il existe également des algues épiphytes dans les zones herbeuses. On peut citer des algues vertes (*Spirogyra* spp.) et des Cyanophycées (*Anabeana* spp., *Oscillatoria* spp., *Rivularis* spp., *Microcystis* spp....).

4.1.3. Macrophytes

Un des biotopes les plus importants dans le lac est celui composé principalement de hautes Graminées et communément appelé zones à papyrus. Sur la Figure 4.2 p. 199 est représentée l'étagement de la végétation observée dans ces zones.

Régulièrement, des morceaux de végétation se séparent du bloc principal et forment ainsi des îles flottantes. Ce phénomène peut jouer un rôle important dans la dissémination des espèces de poissons, ainsi que dans la protection des juvéniles contre la prédation.

La jacinthe d'eau (*Eicchornia crassipes*) a fait son apparition et a envahi de nombreuses petites baies. Cette plante se trouve également en grande quantité près des zones urbaines. Comme c'est le cas avec les îles flottantes de papyrus, des jacinthes d'eau sont observées régulièrement en îlots, surtout après des périodes de grands vents.

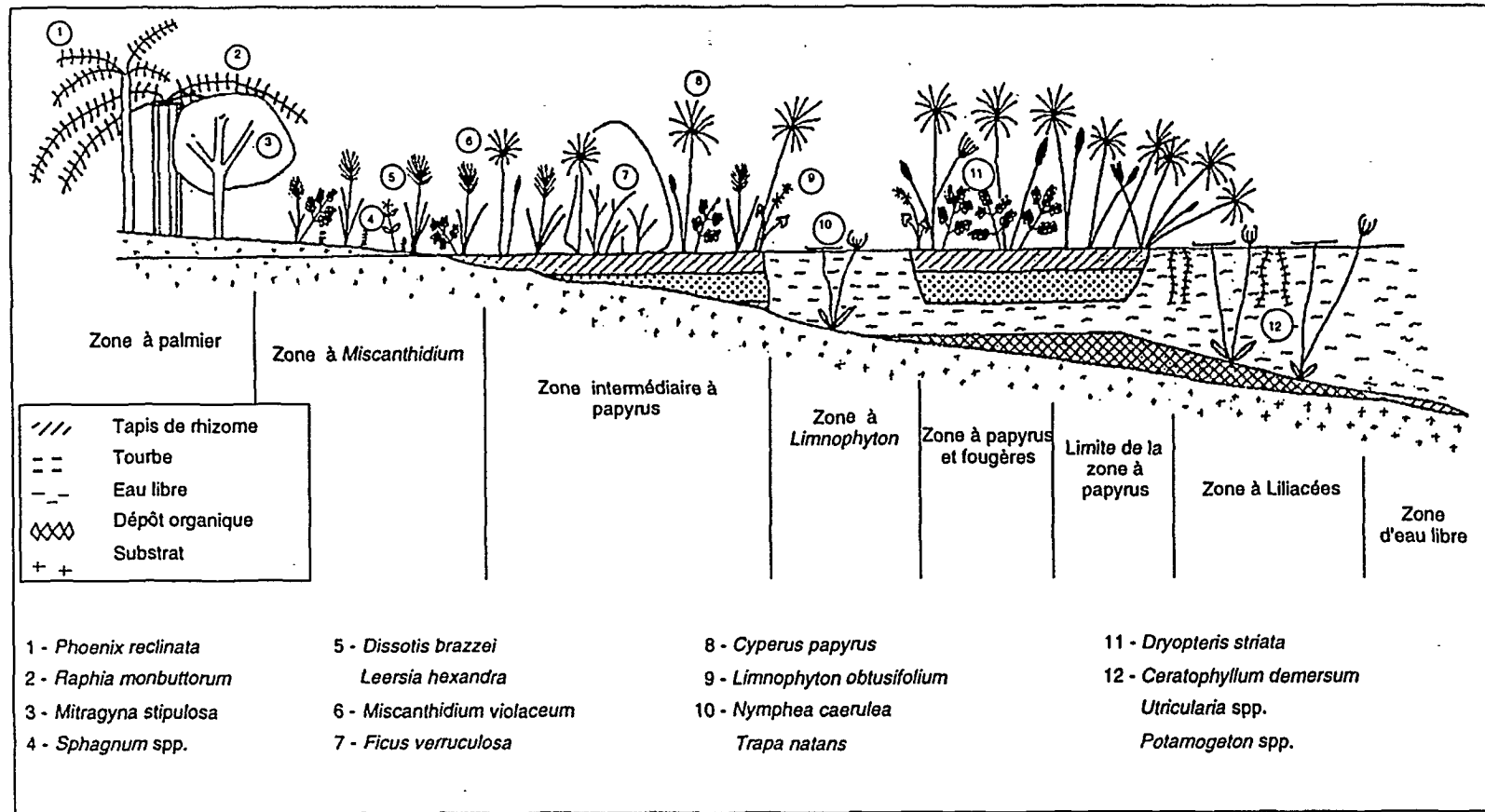


Figure 4.3 - Etagement de la végétation des zones marécageuses du lac Victoria. Les espèces représentées sont les plus représentées dans ce type d'habitat (d'après Thompson, 1976).

4.2. Faune

4.2.1. Invertébrés

4.2.1.1. Zooplancton

Peu d'études concernent le zooplancton du lac Victoria. Néanmoins, Ròzka (1976) établit une liste de 20 espèces. Trois groupès peuvent être établis :

- les Rotifères (genres *Brachionus* sp., *Anuraenopsis* sp. principalement) (Nogrady, 1983) ;
- les Cladocères (genres *Daphnia*, *Bosmina*, *Leptodora* et *Chydorus*) (Ròzka, 1976);
- les Copépodes, les plus abondants, (genres *Cyclops* et *Diaptomus*) (Ròzka, 1976 ; Akiyama *et al.*, 1977).

La densité de la biomasse de Copépodes augmente en mai et août, puis décroît rapidement en septembre. Les Cladocères semblent être plus abondants durant la saison des pluies (Akiyama *et al.*, 1977). Mais ces variations saisonnières restent encore mal connues, les observations étant juste ponctuelles.

4.2.1.2. Annélides

Deux groupes d'Annélides sont rencontrés dans le lac Victoria :

- des Achètes (Hirudinae) ;
- des Oligochètes (*Alma* spp.) (Burgis *et al.*, 1988).

4.2.1.3. Insectes

Les larves d'insectes forment une grande partie de la faune benthique (Ròzka, 1976). Elles appartiennent aux familles suivantes (Ròzka, 1976 ; Okedi, 1990) :

- Ephéméroptères : Baetidae, Polymitarcyidae (*Povilla* sp.) ;
- Diptères : Chironomidae (*Chironomus* spp., *Simulium* spp.) et Chaoboridae (Culicidae) (*Chaoborus* spp.) ;
- Trichoptères : Hydropsychidae ;
- Hétéroptères : Notonectidae.

Des Odonates (*Brachythenius* spp.) sont également observés (Burgis *et al.*, 1988).

Les Diptères représentent le groupe le plus important en terme de biomasse. Les *Chaoborus* spp. montrent une densité de 2000 à 2500 individus par m², celle des larves de Chironomides est d'environ 1000 individus par m², ceci jusqu'à une profondeur de 30 m (Ròzka, 1976 d'après MacDonald, 1956).

4.2.1.4. Crustacés supérieurs

Deux crustacés supérieurs se trouvent dans le lac Victoria (Rzòska, 1976 ; Burgis *et al.*, 1988) :

- une crevette, *Caridina nilotica* qui était fréquente uniquement dans les zones de haut fond mais qui est également trouvée en grand nombre actuellement le long des côtes ;
- un crabe, *Potamonautes niloticus*.

4.2.1.5. Mollusques

4.2.1.5.1. Lamellibranches

Trois genres sont représentés dans le lac Victoria (Rzòska, 1976 ; Burgis *et al.*, 1988 ; Okedi, 1990) :

- *Pisidium* spp. ;
- *Mutela* spp. ;
- *Caelatura* spp..

4.2.1.5.2. Gastéropodes

56 espèces et sous-espèces de Gastéropodes ont été observées dans le lac Victoria (Ròzka, 1976 d'après Mandahl-Barth, 1954) [voir Tableau 4.2 p. 201].

Bellamyia unicolor compose la biomasse la plus importante des Gastéropodes (Okedi, 1990).

Tableau 4.2 - Nombre de "formes" (n) de Gastéropodes présents dans le lac Victoria (Mandahl-Barth, 1954).

Familles	Espèces ou Genres	n
Viviparidae	<i>Bellamyia unicolor</i>	13
Ampullaridae	<i>Pila ovata</i>	7
Bytiniidae	<i>Gabbia</i>	1
Thieridae	<i>Melanoides tuberculata</i> <i>Cleopatra</i>	2 4
Limnaeidae	<i>Limnaea</i>	3
Planorbidae	<i>Biomphalaria</i>	6
Pulmonata	<i>Anisus</i> <i>Gyraulus</i> <i>Lentorbis</i> <i>Segmentorbis</i>	1 7 1 2
Bulinidae	<i>Bulinus</i>	10
Ancylidae	<i>Burnupia</i>	2

4.2.1.6. Autres invertébrés

Des Bryozoaires (*Plumatella* sp.) sur les parois verticales des rochers, ou sous les surplombs, et des éponges (*Porifera* sp. : Spongillidae) composent également la couverture des rochers.

La méduse d'eau douce *Limnognathia* sp. a également été observée (Burgis *et al.*, 1988).

4.2.2. Vertébrés

4.2.2.1. Poissons

La faune piscicole du lac Victoria comprend plus de 200 espèces de Cichlidés haplochrominiens et cinq espèces de tilapias *sensu lato*.

Voir Partie I et Annexe 1B pour les poissons.

4.2.2.2. Autres vertébrés

Deux grands reptiles inféodés au milieu aquatique sont régulièrement trouvés dans le lac Victoria : la varan du Nil (*Varanus niloticus*) qui est très abondant, et le crocodile du Nil (*Crocodilus niloticus*). Autrefois, présent tout autour du lac, ce dernier a quasiment disparu de certaines zones en raison d'une chasse intense en vue du commerce de sa peau.

De nombreux oiseaux piscivores sont régulièrement présents surtout dans les zones rocheuses : les pélicans (*Pelecanus onocrotalus* et *P. rufescens*), deux espèces de cormorans (*Phalacrocorax carbo* et *P. africanus*), l'hamercop (*Scopus umbretta*) célèbre pour son nid, plusieurs espèces de martin-pêcheurs (*Ceryle rudis*, *Alcedo cristata*, *Halcyon leucocephala*) et l'aigle pêcheur (*Haliaeetus vocifer*).

Peu de mammifères habitent le lac proprement dit si ce n'est l'hippopotame (*Hippopotamus amphibius*), devenu assez rare, et la loutre (*Aonyx capensis*).

5. Milieu anthropique : les pêcheries du lac Victoria

Les données sur les pêches dans le lac Victoria sont bien documentées depuis le début du siècle. Un certain nombre d'espèces cibles ont été surexploitées et les efforts de pêche se sont dirigés vers d'autres espèces qui, à leur tour, déclinent également.

Les Cichlidés *Oreochromis esculentus* et *O. variabilis* étaient les deux espèces cibles principales au début du siècle. Mais, en raison d'un manque de législation, ces espèces ont décliné rapidement. Les données de l'EAFRO (East African Freshwater Fisheries Research Organisation) nous indiquent également des pêches pour *Protopterus aethiopicus*, *Bagrus docmac*, *Clarias gariepinus* ainsi que *Labeo victorianus* dont les populations ont dramatiquement diminué, en raison d'une surexploitation surtout lors des migrations qu'effectuent ces poissons dans les rivières pour se reproduire (Cadwalladr, 1965).

Au début des années 50, ont été introduits les tilapias *Tilapia zilli*, *T. melanopleura*, *Oreochromis niloticu* et *O. leucostictus* et (Welcomme, 1988). Puis ce fut le tour de la perche du Nil, *Lates niloticus*, dans les années 60, malgré des avis défavorables concernant son introduction (Fryer, 1960).

A la fin des années 70, différents types de pêches étaient utilisées dont les filets maillants pour *Haplochromis* spp., *Synodontis* spp. et *Schilbe intermedius* (Marten, 1979 ; Scully, 1975). L'utilisation de la senne de plage était également répandue tout autour du lac. Des pêches au lamparo ont également été développées au Kenya et en Tanzanie, avec, pour cible principale, *Rastrineobola argentea* (ou "sardine") (Marten, 1979 ; Okedi, 1981).

Les Cichlidés haplochrominiens n'ont été exploités intensivement que tardivement, en raison de leur faible taille (Scully, 1975). Des pêches expérimentales ont mis en avant l'importance du stock de poissons benthiques et pélagiques en zones sub-littorales. De ces recherches a démarré l'exploitation de ces stocks par des chalutiers. Mais, vers la fin des années 70, des signes de surexploitation des stocks ont été observés (Marten, 1979 ; Witte, 1981).

La modification des communautés piscicoles, due, entre autres, à l'explosion démographique de la perche du Nil, a provoqué des changements structuraux importants dans les pêches. Benda (1979), dans une analyse des captures dans trois pêcheries au Kenya entre 1968 et 1976, note une nette décroissance des *Haplochromis* spp., *Tilapia* spp. et *Protopterus aethiopicus*. En revanche, *Rastrineobola argentea* et *Lates niloticus* étaient devenus très importants dans le nombre total de captures.

Actuellement, les trois poissons cibles sont *R. argentea* (18 % des captures), *O. niloticus* (14 %) et *L. niloticus* (60 %) (Achieng, 1990 ; Lowe-McConnell, 1994). En 1991, les pêches effectuées par le « Kiboko » et le « Mdiria », respectivement bateaux du TAFIRI et de la Fishery School Institute de Nyegezi, dans le Mwanza Gulf, montrent, depuis quelques années, une décroissance des captures de la perche du Nil. Si celle-ci décline encore dans le Mwanza Gulf, il semble que ses stocks se soient stabilisés dans les eaux Ougandaises (Witte, *com. pers.*).

Le devenir des pêcheries du lac Victoria est actuellement incertain. En 1992, dans le Mwanza Gulf, l'intensification de la pêche industrielle de la perche du Nil par les chalutiers en raison de la demande de nouvelles usines de traitement (filetage) du poisson (5 se sont implantées en 1992), ainsi que par les demandes en provenance du Kenya, laissent craindre de nombreux problèmes pour les années à venir. À cela, s'ajoutent les dégâts provoqués par l'utilisation des sennes de plage qui déciment les juvéniles de perche du Nil et des *Tilapia* spp.. Pour tenter d'y remédier lors d'un meeting national qui a eu lieu à Mwanza en novembre 1991 sous l'égide de la FAO, le bannissement de ce mode de pêche a été suggéré comme cela est déjà le cas en Ouganda et au Kenya.

Annexe 1B
Les Cichlidés

Nous présentons ici les caractéristiques générales des poissons de la famille des Cichlidés et, plus particulièrement, des espèces des Grands Lacs Africains. Les connaissances actuelles des Cichlidés du lac Victoria se limitent à leur morphologie et leur taxinomie. Leur écologie et leur biologie sont encore mal connues.

1. Importance faunistique

Dès le début du siècle, Pellegrin (1904) note le nombre élevé d'espèces connues de cette famille (136 pour le Nouveau monde, 167 pour l'Ancien continent). Avec plus de 1300 espèces décrites (Nelson, 1995), les Cichlidés constituent une des familles les plus importantes, en nombre d'espèces, parmi les 445 familles de poissons connues à ce jour. À eux seuls, les Grands Lacs Africains Malawi, Tanganyika et Victoria recèlent la majorité des espèces connues. Néanmoins, ces chiffres doivent être reconsidérés à la hausse. En 1974, Greenwood donne les chiffres de 200 pour les lacs Victoria, Edward et Georges, 200 pour le lac Malawi et 126 pour le Tanganyika. Actuellement, le nombre d'espèces décrites, ou en attente de l'être, est estimé entre 1000 et 1500 dont la plupart sont endémiques (Greenwood, 1994 ; Ribbink, 1994) [voir Tableau 1.1 p. 208]. D'autres petits lacs de cette région recèlent également un certain nombre d'espèces qui ont été récemment décrites ou sont en passe de l'être. C'est le cas des lacs du Rwanda : lacs Kivu (16 espèces), Ihema (5), Muhazi (>1), Bugesera (5) (Plisnier, 1990 ; Snoeks, 1994). À titre de comparaison, l'Europe ne compte que 197 espèces d'eau douce réparties en 29 genres.

1.1. Distribution géographique

Les Cichlidés ont une répartition géographique tropicale qui est conforme à un modèle type Gondwana, c'est-à-dire qu'ils sont présents sur tous les continents dans la zone tropicale, à l'exception de l'Océanie [voir Figure 1.1 p. 208]. Les premiers fossiles découverts en Amérique du Sud, datent de l'Éocène et ceux découverts en Afrique, de l'Oligocène (van Couvering, 1982 cité par Stiassny, 1991). Les Cichlidés haplochrominiens comprennent la majeure partie des espèces endémiques des lacs Malawi (> 600), Victoria et Kyoga (> 400) et d'autres petits lacs de l'Afrique de l'Est [voir Tableau 1.1 p. 208]. Le genre *Haplochromis*, au sens large, a, plus précisément, une distribution qui s'étend du nord de l'Afrique jusqu'en Namibie du Sud. Au Nord, elle va de la Tunisie (*H. desfontenaisi*) jusqu'en Israël et

en Syrie (*H. flavijosephi*) (Daget *et al.*, 1991). Ce genre est peu représenté en Afrique de l'Ouest où on ne rencontre que *Haplochromis (Astatotilapia)* cf. *bloyeti* connue dans le bassin tchadien et le lac Débo (Haut Niger au Mali) (Teugels & Thys, 1992).

Tableau 1.1 - Nombre d'espèces de Cichlidés et leur pourcentage d'endémicité comparé à ceux des autres familles dans les lacs et les systèmes hydriques les plus importants d'Afrique. Ces chiffres sont basés sur le nombre total d'espèces décrites et d'espèces en attente de l'être (d'après Greenwood, 1991 ; modifié d'après Coulter, 1991 et Ribbink, 1991).

Système aquatique		Nombre d'espèces de Cichlidés	Endémisme (%)	Nombre de familles de non-Cichlidés	Nombre d'espèces de non-Cichlidés	Endémisme (%)
Lacs	Malawi	> 600	99	8	45	63
	Tanganyika	165	99	13	75	70
	Victoria et Kyoga	> 400	99	11	42	42
	Mobutu (Albert)	12	98	13	36	9
	Edward et George	> 60	99	7	17	9
	Turkana	12	98	14	35	16
Rivières	Niger	10	20	25	124	4
	Nil	10	20	16	105	20
	Zaire	40	65	23	650	80

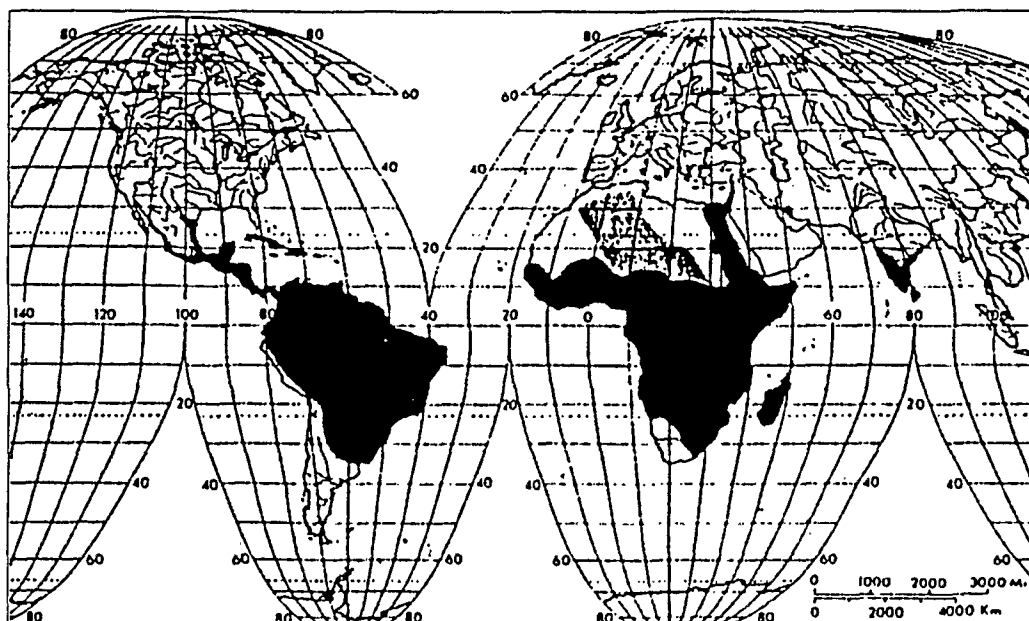


Figure 1.1. - Distribution de la famille des Cichlidés (d'après Berra, 1981 modifié par Stiassny, 1991).

2. Systématique des Cichlidés haplochrominiens

2.1. Position systématique et relation phylogénétique

La position systématique du genre *Haplochromis* dans la classification ichtyologique est la suivante :

- ⇒ Phylum : Chordata
- ⇒ Subphylum : Vertebrata
- ⇒ Infraphylum : Craniata
- ⇒ Cladus : Gnathostoma
- ⇒ Classis : Osteichthyes
- ⇒ Subclassis : Actinopterygii
- ⇒ Subdivision : Teleostei
- ⇒ Ordo : Perciformes
- ⇒ Subordo : Labroidei
- ⇒ Familia : Cichlidae
- ⇒ Genus : *Haplochromis*

La Figure 2.1 présente les relations existant entre les Cichlidés et les autres familles du sous-ordre des Labroidei. Elles sont basées sur des caractères morphologiques.

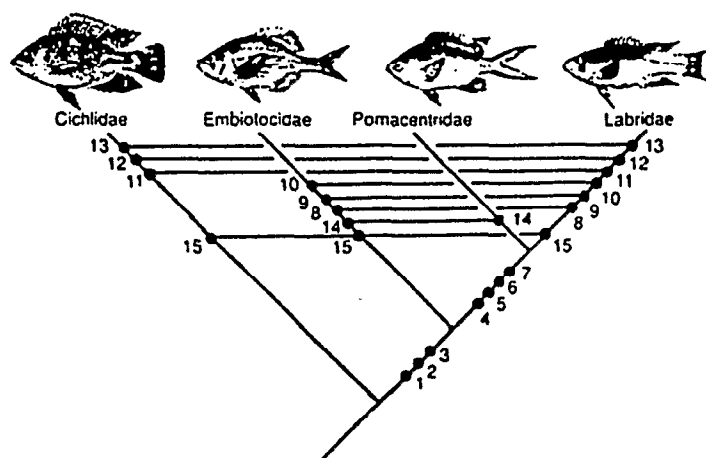


Figure 2.1 - Relations phylogénétiques au sein des Labroidei selon des critères morphologiques (d'après Stiassny, 1991).

L'espèce type du genre *Haplochromis* Hilgendorf, 1888 est *H. obiquidens*, endémique du lac Victoria.

Description générale : (Witte & Van Oijen, 1990)

La taille standard des adultes est comprise entre 5 et 25 cm SL (Longueur Standard). Présence d'une seule narine de chaque côté du museau. La nageoire dorsale qui comprend une partie composée d'actinotriches (rayons épineux) et une autre de lépidotriches (rayons mous), est continue. La ligne latérale est interrompue.

Les Cichlidés haplochrominiens se distinguent des tilapias par des écailles cténoïdes sur les flancs et le pédoncule caudal. Les mâles adultes présentent sur leur nageoire anale des taches de couleurs et sont, en général, brillamment colorés. La tache noire "tilapienne", située sur la partie inférieure de la nageoire dorsale, vers l'arrière, est absente.

Les poissons du genre *Haplochromis* du lac Victoria possèdent sur leur nageoire anale 3 rayons épineux. Le genre proche, *Astatoreochromis*, représenté par une seule espèce non endémique dans le lac Victoria, *A. alluaudi* Pellegrin, 1903, présente 4 (ou plus) rayons durs sur la nageoire anale.

Outre les genres *Haplochromis* et *Astatoreochromis*, Greenwood (1981) a déterminé 3 genres apparentés monospécifiques dans le lac Victoria : *Macroleurodus bicolor* (Boulenger, 1906), *Platytaenodius degeni* Boulenger, 1906 et *Hoplotilapia retrodens* Hilgendorf, 1888. En 1979 et 1980, il a séparé le genre *Haplochromis* en 17 genres distincts. Cependant, les définitions de ces genres n'ont pu être appliquées sur les poissons récoltés dans le Mwanza Gulf (Hoogerhoud & Witte, 1981 ; Hoogerhoud, 1984 ; Van Oijen, 1991).

2.2. Morphologie

Comparativement aux espèces des lacs Malawi et Tanganyika et vues dans leur ensemble, les espèces du lac Victoria présentent une diversité assez faible en ce qui concerne la forme générale du corps (Fryer & Iles, 1972 ; Greenwood, 1974) [voir Figure 2.2 p. 211]. Certains piscivores ont une forme allongée et une bouche très grande. D'autres présentent des structures particulières comme *Haplochromis chilotes* qui possède des lèvres charnues très développées (Greenwood, 1974 ; 1981).

En fait, la diversité chez les Cichlidés est liée à l'apparition d'un certain nombre d'adaptations morphologiques en relation avec leur régime et leur comportement alimentaire. Elles concernent principalement l'appareil de préhension alimentaire, plus particulièrement les dents, les mâchoires labiales et les

mâchoires pharyngiennes [Figure 2.3 p. 208 et Figure 2.4 p. 212]. Ainsi, la molarisation des dents pharyngiennes peut être assimilée à une fonction de broyage des mollusques (exemple : *H. ishmaili*) ; la présence de dents labiales nombreuses, serrées et amovibles indique une fonction de broutage d'algues (exemple : *H. nigricans*).

Plusieurs catégories de caractères sont utilisées en taxinomie : les caractères morphométriques (distances entre deux points anatomiquement définis), les caractères méristiques ou comptages (nombre d'écaillés sur la ligne latérale, nombre de vertèbres, nombre de rayons épineux et mous des nageoires...) et des caractères qualitatifs (formes et types de dents, structure des mâchoires labiales...) (Barel *et al.*, 1977). La coloration brillante des mâles est un autre caractère morphologique très commun chez les poissons du lac Victoria et qui est utilisé, en systématique, en raison de son aspect spécifique (Barel *et al.*, 1977 ; Greenwood & Barel, 1978).

Les relations entre ces différents caractères et l'étude des contenus stomacaux ont permis d'associer les espèces en groupes trophiques, c'est-à-dire en groupes où les espèces possèdent le même type d'habitude alimentaire (Greenwood, 1974 ; Witte & Van Oijen, 1990). Dans un certain nombre de cas, ces critères permettent de séparer les espèces entre elles.

Une liste des espèces nominales du lac Victoria, ainsi que leur régime alimentaire, est présentée dans l'Annexe 1C.

Ces critères de différenciation ont été utilisés lors de notre étude et une liste des caractères mesurés est présentée dans les paragraphes « matériel et méthodes » des parties I et II.

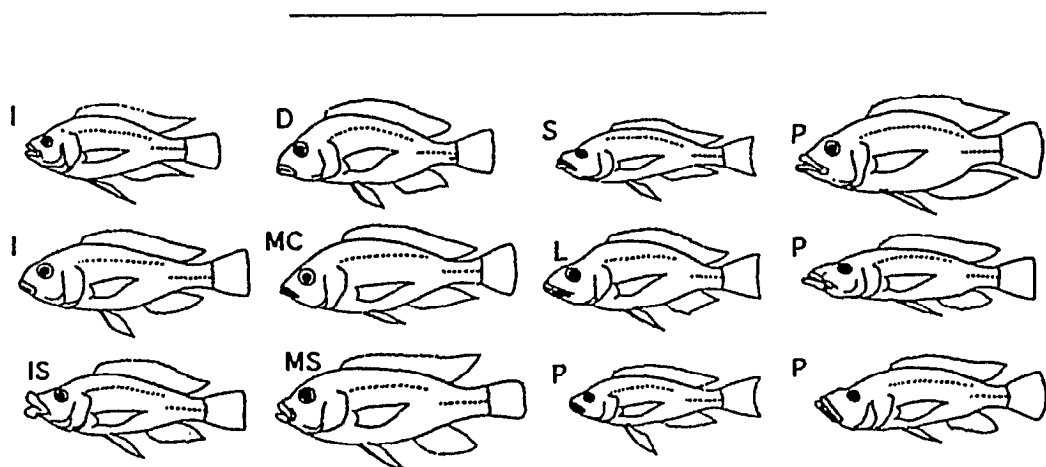


Figure 2.2 - Formes corporelles observées chez les *Haplochromis* spp. du lac Victoria (d'après Greenwood, 1974).

D = détritivore ; I = insectivore ; IS = insectivore spécialiste ; MC = molluscivore (broyeur pharyngien) ; MS = molluscivore (extraction de l'animal de sa coquille) ; P = piscivore ; L = paédophage ; S = lépidophage. L'échelle de tailles n'est pas la même pour toutes les espèces

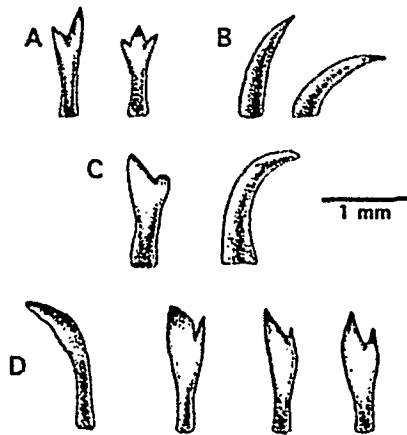


Figure 2.3 - Forme des dents labiales chez quelques espèces du lac Victoria (d'après Greenwood, 1974);

A = dents internes et externes d'un type généraliste, cas d'un insectivore, *H. macrops* ;
 B = dents unicuspidées en forme de canine montrant différents degrés de courbure, cas d'un piscivore, *H. dentex* ;

C = dents étroites bicuspidées d'un mangeur d'écaïlle (vue de face et de profil).

D = dents de quatre espèces végétariennes montrant le changement graduel dans la forme de la dent. De gauche à droite : d'abord les 'brouteurs' de périphyton épiphytique avec le type spécialiste unicuspide oblique (*H. obliquidens*), puis, avec différents type de dents bicuspidées *H. lividus*, *H. nuchisquamulatus*. Enfin, les dents bicuspidées observées chez un phytoplanctivore (*H. erythrocephalus*).

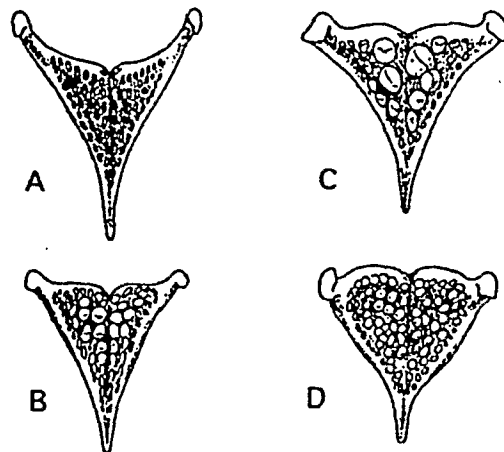


Figure 2.4 - Surface dentaire de la mâchoire pharyngienne de quatre *Haplochromis* spp. du lac Victoria (d'après Greenwood, 1974).

A = détritivore (*H. empodisma*) ;

B = molluscivore et insectivore (*H. obtusidens*) ;

C = molluscivore (petits gastéropodes et bivalves) (*H. humilior*) ;

D = molluscivore, 'broyeur pharyngien' (*H. pharyngomylus*).

2.3. Génétique

Dans certains cas, l'apport des techniques génétiques en systématique a été déterminant dans la discrimination des espèces. Cependant, les méthodes utilisées ne sont pas encore totalement fiables pour les Cichlidés (Kornfield, 1991).

La première méthode utilisée est l'électrophorèse. Les études de Verheyen *et al.* (1985, 1986 et 1988), sur les enzymes musculaires, de l'hémoglobine et de protéines de l'oeil n'ont montré aucune différence entre 8 espèces d'*Haplochromis* du lac Victoria et les genres monospécifiques *Hoplotilapia* et *Macropleurodus*. L'interprétation de ces résultats a été vivement critiquée par Kornfield (1991) pour ce qui concerne la méthode utilisée. Sage *et al.* (1984), mesurant la distance génétique par électrophorèse des protéines de l'oeil et des muscles n'ont trouvé que de faibles différences sur 10 espèces du lac Victoria. Il leur a été toutefois possible de distinguer, légèrement, le genre *Hoplotilapia* de *Haplochromis* et, clairement, *Astatoreochromis* des deux autres.

La deuxième méthode utilisée est l'analyse de l'ADN mitochondrial par enzymes de restrictions. Dorit (1986, cité par Kornfield, 1991) a trouvé des différences séparant diverses populations de la même espèce entre elles, mais n'a pu discriminer deux espèces sympatriques.

La troisième méthode est le séquençage de l'ADN mitochondrial. Cette méthode a été utilisée par Meyer (1990) pour une étude comparative entre les Cichlidés du lac Victoria et ceux du lac Malawi. Il a pu séparer les différentes espèces entre elles et déterminer les relations existant entre les "essaims d'espèces" du lac Victoria et celui du lac Malawi.

2.4. Le concept d'espèce chez les Cichlidés et les problèmes liés à leur détermination taxinomique

En raison de leur morphologie peu différenciée, l'identification systématique de ces poissons pose de nombreux problèmes. A-t-on affaire à des espèces différentes ou à des espèces à fort degré de polymorphisme ?

Les études réalisées sur une espèce de Cichlidé d'Amérique centrale, *Cichlasoma minckleyi*, ont démontré la présence de deux morphotypes interféconds dans le même biotope (Sage & Selander, 1975 ; Kornfield & Taylor, 1983 ; Liem & Kaufman, 1984). Par ailleurs, Holzberg (1978) a observé l'appariement chez des individus de couleurs différentes chez un Cichlidé pétricole du lac Malawi,

Pseudotropheus zebra, dont l'étude génétique par électrophorèse a confirmé la présence d'espèces jumelles (McKaye *et al.*, 1982).

Les espèces haplochrominiennes manifestent une plasticité phénotypique importante (Barel *et al.*, 1976 ; Witte *et al.*, 1990 ; Huysseune *et al.*, 1994). Chaque espèce possède une étendue de variations morphologiques pour certains caractères qui peut se superposer à celles d'une autre espèce. De ce fait, les variations intraspécifiques peuvent être plus importantes que les variations interspécifiques (Greenwood, 1981 ; Hoogerhoud *et al.*, 1983) ce qui, on le comprend, ne facilite guère la tâche du systématicien.

D'après Mayr (1974), « les espèces sont des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables ». Si deux espèces peuvent s'individualiser à partir d'une seule souche commune, dans quelle mesure peut-on dire, à partir d'un critère morphologique, qu'il existe réellement deux espèces différentes ? (Daget, 1988). La présence d'espèces jumelles isolées géographiquement tend à valider le concept biologique de l'espèce tel qu'il a été défini par Mayr.

Dans le cas où les populations étudiées sont des espèces naissantes qui ont acquis certains des caractères de l'espèce mais pas tous, la validité du concept d'espèce à ces populations en voie de spéciation est remise en question. Ce type de problème se rencontre fréquemment dans le cas des Cichlidés des Grands Lacs Africains mais également chez d'autres familles de poissons comme les *Orestias* spp. du lac Titicaca en Bolivie (Lauzanne, 1992) ou bien les *Barbus* spp. du lac Tana, en Ethiopie (Nagelkerke *et al.*, 1994 ; Mina *et al.*, 1996).

3. Biologie générale et écologie

3.1. Régime alimentaire

Les poissons du lac Victoria, comme ceux des lacs Malawi (Ribbink *et al.*, 1983) et du lac Tanganyika (Hori, 1983 ; 1987 ; Yamaoka, 1991), utilisent toutes les ressources présentes dans le milieu.

3.1.1. Groupes trophiques

Un groupe trophique est défini comme un groupe d'espèces qui se nourrissent principalement, mais non uniquement, d'un certain type de nourriture et qui possèdent des comportements de prise alimentaire identiques (Greenwood, 1981 ; Witte, 1981). Même si deux espèces sont incluses dans le même groupe trophique, un certain nombre de divergences peuvent apparaître. Par exemple, dans le lac Tanganyika, plusieurs espèces du genre *Lamprologus*, qui ont le même type d'alimentation, utilisent des comportements de prise de nourriture complètement différents (Yamaoka, 1987). Dans le lac Victoria, cette distinction se retrouve dans le cas des piscivores et des molluscivores.

Onze groupes trophiques sont reconnus dans le lac Victoria [voir Figure 3.1 p. 217] (Witte & Van Oijen, 1990) :

- des molluscivores (' pharyngeal crusher' : broient les coquilles à l'aide de leurs mâchoires pharyngiennes ; 'oral shellers' : extraient les gastéropodes de leur coquille) ;
- des brouteurs d'algues épilithiques ou épiphytiques ;
- des macrophytophages ;
- des phytoplanctonophages ;
- des zooplanctonophages ;
- des détritivores.
- des insectivores ;
- des 'mangeurs de crevettes' ;
- des carcinophages ;
- des piscivores (40 %) comprenant des piscivores au sens strict, des paédophages (se nourrissant des larves et des oeufs d'autres Cichlidés) et des mangeurs d'écailles (qui se nourrissent de morceaux de chair et d'écailles prélevés sur d'autres poissons) ;
- des 'mangeurs de parasites externes' ;

3.1.2. Variations du régime alimentaire

Malgré une spécialisation apparente, la plupart des espèces sont également opportunistes (Witte et Van Oijen, 1990).

3.1.2.1. Variations saisonnières

Haplochromis hiatus et *H. iris*, deux espèces benthiques insectivores, ont des régimes alimentaires différents selon la saison. En saison sèche, les Chironomes composent la majeure partie de leur nourriture. En saison des pluies, *H. iris* consomme une quantité plus importante de *Chaoborus*. Il n'existe pas de corrélations entre les variations saisonnières du ratio entre les biomasses de Chironomes et de *Chaoborus*, et les contenus stomacaux des poissons pêchés, ce qui indiquerait l'opportunisme des poissons. D'autres items ont également été observés, en particulier des mollusques (*Sphaerium* dans plus de 50 % des estomacs) (Hoogerhoud *et al.*, 1983).

3.1.2.2. Variations nycthémérales :

En général, les *Haplochromis* spp. sont actifs durant le jour (Hoogerhoud *et al.*, 1983 ; Goldschmidt *et al.*, 1990).

Une étude, sur plusieurs espèces zooplanctivores dans le Mwanza Gulf, a montré un changement de régime alimentaire en fonction de l'heure (Goldschmidt *et al.*, 1990) [voir Figure 3.2 p. 217]. La nuit, plusieurs espèces (*H. pyrrhocephalus*, *H. heusinkveldi* et *H. 'argens'*) se nourrissent aux dépens des larves de *Chaoborus* qui quittent le fond pour la zone pélagique. Des variations nycthémérales sont également observées chez d'autres haplochrominiens comme ceux du lac Kivu (De Vos *et al.*, 1987).

Les larves de *Chaoborus* sont présentes dans les contenus stomacaux de *H. iris* et des espèces zooplanctivores pélagiques. Cependant, ces espèces différentes n'entrent pas en compétition alimentaire, car leurs rythmes d'activités et leur niche trophique sont différents. *H. iris* se nourrit aux dépens des larves de *Chaoborus* lorsque celles-ci sont dans la zone benthique, donc durant la journée. Par contre, les espèces zooplanctivores se nourrissent des larves de ces insectes lorsque celles-ci migrent du fond vers la surface, donc durant la nuit.

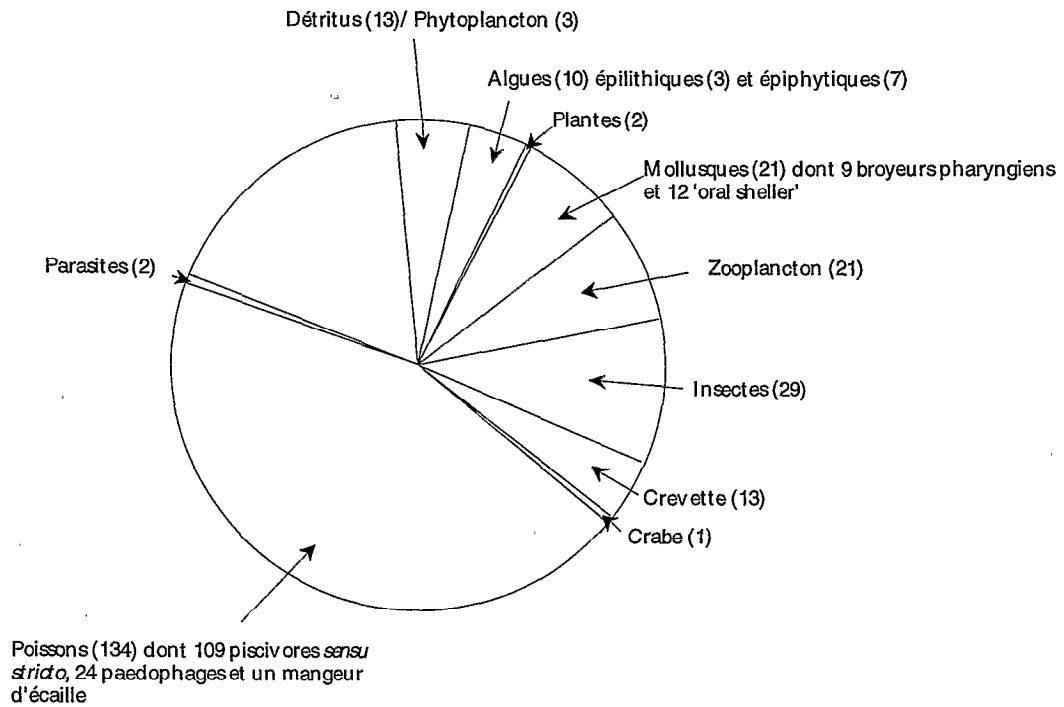


Figure 3.1 - Nombre d'espèces par groupe trophique rencontrées dans le Mwanza Gulf avant le "boom" de la Perche du Nil (Witte & Van Oijen, 1990).

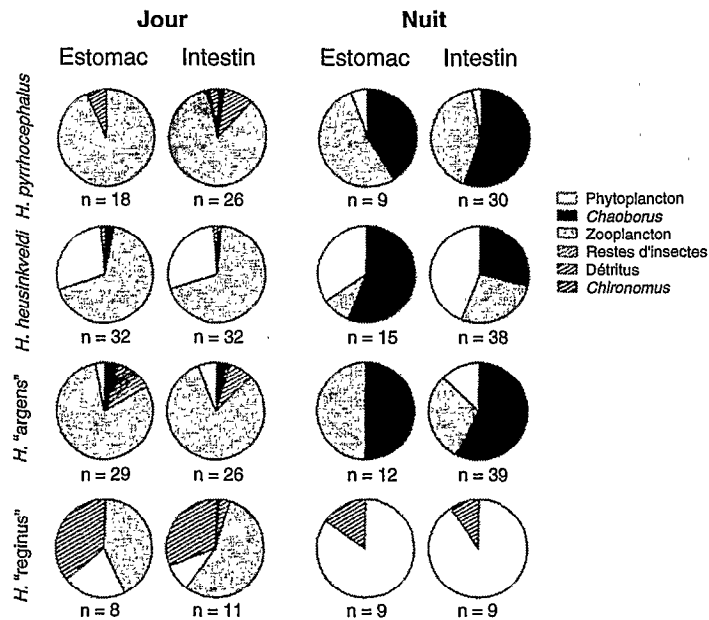


Figure 3.2 - Variations nyctémérales de la composition du régime alimentaire (pourcentage moyen du volume) pour quatre espèces zooplanctivores pélagiques qui vivent en sympatrie dans le Mwanza gulf (d'après Goldsmith *et al.*, 1990).

3.2. Reproduction

3.2.1. Comportement reproducteur

Tous les Cichlidés haplochrominiens sont des incubateurs buccaux de type maternel (Fryer & Iles, 1972 ; Greenwood, 1981 ; Van Oijen *et al.*, 1981). Les mâles sont polygames. Ils possèdent sur leur nageoire anale des taches qui miment les oeufs par leur forme, leur taille et leurs couleurs. Durant la parade nuptiale, la femelle pond ses oeufs par chapelets de 2 à 4 et les reprend immédiatement en bouche, sans que le mâle ait pu les fertiliser. Il déploie alors sa nageoire anale sur le substrat, à l'emplacement où la femelle vient de pondre ses oeufs. Celle-ci, à ce moment là, essaie de collecter les ocelles comme si elle les prenait pour des oeufs. C'est à ce moment là, d'après Wickler (1962), que le mâle éjacule. Cette position est généralement appelée position en "T". Elle est commune à toutes les espèces haplochrominiennes (Fryer & Iles, 1972).

Les mâles prennent une coloration brillante durant la reproduction. Les patrons de coloration jouent un rôle primordial dans la communication des Cichlidés. Néanmoins, bien qu'ils soient spécifiques, ils n'empêchent pas l'hybridation des espèces (Crapon de Crapona & Fritzsich, 1984). La parade de reproduction du mâle est nécessaire et est reconnue par la femelle (Hert, 1986). Un choix sexuel de la femelle en fonction de certains critères, comme le nombre d'ocelles sur la nageoire anale, ou bien la coloration générale, est une hypothèse bien acceptée par les auteurs (Crapon de Crapona & Fritzsich, 1984 ; Hert, 1986 ; Ribbink, 1991).

Il existe chez les Cichlidés d'autres moyens de communication qui peuvent être sonores (Nelissen, 1977 ; 1978) ou bien chimiques avec la mise en évidence de phéromones (Falter & Dolisy, 1989) qui peuvent également intervenir dans la maturation et la ponte.

3.2.2. Saisonnalité de la reproduction

Il est possible de distinguer deux groupes d'espèces présentant des stratégies de reproduction différentes :

- les espèces de reproduction saisonnière. Les pics de reproduction durent 2 à 3 mois et l'incubation de 4 à 6 semaines (Fryer & Iles, 1972 ; Witte, 1981). Une étude précise conduite par Goldschmidt (1989), sur 4 espèces zooplanctivores pélagiques dans le Mwanza Gulf, montre que la reproduction s'effectue durant la saison des

pluies, lorsque la colonne d'eau est homogène. Le même phénomène a été observé chez les "Utakas", groupes de poissons haplochrominiens zooplanctivores du lac Malawi (Iles, 1960).

- les espèces à reproduction continue. Cela semble être le cas de la majorité des espèces (Witte, 1981). Néanmoins, une augmentation du taux de poissons matures et de mâles présentant les couleurs de frai peut être observée de façon temporaire (Witte, 1981 ; Hoogerhoud *et al.*, 1983).

3.2.3. Sites de reproduction

Le sexe-ratio a été utilisé pour déterminer les sites de pontes des *Haplochromis* spp. zooplanctivores pélagiques (Goldschmidt *et al.*, 1990). Il est peu important chez *H. pyrrhocephalus* en zones peu profondes. Tous les mâles présents possédaient leur couleur de frai, ce qui a permis d'en déduire que ces zones littorales devaient constituer des sites de ponte. Le même schéma a été observé pour *H. "argens"* et *H. heusinkveldi*. En revanche, *H. laparogramma* ne suit pas ce schéma. Les sites d'incubation sont différents pour chacune de ces espèces et varient en fonction de la profondeur.

3.2.4. Fécondité, tailles des oeufs et des alevins, maturité sexuelle

Pour les poissons du lac Malawi, la fécondité est faible. Elle est liée à la taille des oeufs ou à une taille de première maturité très petite (Tweddle & Turner, 1977). Dans le lac Victoria, la plupart des espèces produisent de l'ordre de 50 oeufs par ponte (Witte, 1981). Des valeurs plus importantes ont été observés pour *H. maxillaris* (n=115) et *H. parvidens* (n=155) (Basasibwaki - EAFFRO, 1975).

Deux groupes peuvent être distingués dans le lac Victoria (Goldschmidt & Witte, 1990):

- nombre important d'oeufs de petite taille ;
- peu d'oeufs mais de taille importante.

Le Tableau 3.1 p. 220 présente différentes caractéristiques reproductives de 6 zooplanctivores du Mwanza Gulf (d'après Goldschmidt, 1989). L'hypothèse d'une relation entre la taille des individus et le nombre d'oeufs n'est pas à exclure, dans la mesure où, en raison de l'incubation buccale, les femelles de petite taille ont le

volume de la cavité buccopharyngienne plus réduit que celui de femelles de taille plus importante. La taille maximale des alevins incubés est, en général, de l'ordre de 10 mm (Witte, 1981 ; pers. obs.).

Les données concernant la taille de première maturité sont peu abondantes. Dans le lac Victoria, les individus de taille supérieure à 50 mm (longueur totale) sont généralement matures. Pour les espèces *H. iris* et *H. hiatus*, cette taille est comprise entre 75 et 80 mm (longueur totale).

Tableau 3.1 - Caractéristiques reproductrices de 4 espèces zooplanctivores

SL = Longueur standard (mm) - P = Poids (g) - TO = Taille moyenne des oeufs (axe majeur, mm) - PO = Poids moyen des oeufs (mg) - F = fécondité relative (nombre d'oeuf par gramme de poisson) - IG = Indice Gonadosomatique (= Poids des ovaires/Poids du corps)

Moyenne et écart-type, n = nombre de spécimens entre parenthèse (d'après Goldschmidt, 1989).

Espèce	SL	P	TP	TO	PO	F	IG
<i>H. pyrrhocephalus</i>	51,9 ± 9,8 (23)	4,7 ± 0,6 (19)	26,7 ± 6,4 (23)	3,05 ± 0,22 (23)	6,60 ± 1,78 (23)	5,29	0,044
<i>H. heusinkveldi</i>	66,3 ± 1,6 (31)	7,4 ± 1,6 (31)	25,8 ± 7,1 (31)	3,70 ± 0,33 (31)	11,15 ± 2,72 (31)	3,49	0,051
<i>H. laparogramma</i>	68,7 ± 7,1 (15)	6,2 ± 1,2 (4)	20,33 ± 6,4 (15)	3,63 ± 0,28 (15)	12,73 ± 2,58 (15)	3,23	0,039
<i>H. "argens"</i>	58,3 ± 7,6 (30)	6,1 ± 1,6 (30)	23,30 ± 11,1 (30)	3,39 ± 0,36 (30)	9,86 ± 3,12 (30)	3,85	0,044
<i>H. piceatus</i>	56,9 ± 3,5 (8)	4,3 ± 0,9 (8)	33,30 ± 13,3 (6)	3,01 ± 0,34 (8)	6,58 ± 1,49 (8)	7,21	0,057
<i>H. "reginus"</i>	52,0 ± 2,2 (4)	4,1 ± 0,6 (4)	27,5 ± 13,4 (4)	3,13 ± 0,36 (4)	7,03 ± 2,17 (4)	6,5	0,055

3.3. Éthologie

Les travaux, en conditions naturelles et semi-naturelles, sur *Haplochromis (Astatotilapia) burtoni* par Fernald et Hirata (1977a ; 1977b), ont montré que les femelles, les subadultes et les mâles non territoriaux vivaient en groupe autour de l'aire des territoires des mâles territoriaux. Les patrons de coloration observés ont été reliés à la mise en place de la dominance et de la défense de leur territoire.

D'autres études concernant les réponses à une agression, ou la mise en place de la dominance, ont été effectuées sur différentes espèces du lac Malawi (Holzberg, 1978), du lac Georges (Carlstead, 1983) et du lac Victoria (Fermon & Voss, 1990). Elles ont montré la ritualisation de ce comportement par la présence de schèmes bien déterminés, avec des séquences définies, qui varient plus ou moins selon l'espèce, ce qui semble diminuer les risques de mortalité.

3.4. Distribution

Le lac Victoria, comme les autres Grands Lacs, n'est pas un milieu homogène et présente différents types d'habitat. Deux zones peuvent se dégager :

- Une zone de pleine eau qui se décompose en deux parties : une zone benthique et une zone pélagique ;
- Une zone côtière qui comprend différents habitats selon le type de substrat : substrat rocheux, substrat vaseux, substrat sableux et zones à papyrus.

Alors que différents auteurs pensaient que la distribution des espèces était homogène dans le lac Victoria (Fryer & Iles, 1972 ; Greenwood, 1981), les études du HEST ont mis en évidence la ségrégation par habitats et la taille réduite et localisée du territoire alimentaire des différentes espèces. (Witte, 1981 ; Witte, 1984a ; Goldschmidt *et al.*, 1990). Par exemple, les molluscivores ont une distribution limitée, non seulement en fonction du substrat, mais aussi en fonction de la profondeur. C'est le cas également chez les piscivores où une combinaison entre le substrat, la profondeur et la turbulence de l'eau influe sur la répartition des espèces. Le même cas se présente avec *H. hiatus* et *H. iris*, deux espèces insectivores benthiques, (Hoogerhoud *et al.*, 1983) ainsi qu'avec les zooplanctivores pélagiques (Goldschmidt *et al.*, 1990).

Il existe également des migrations horizontales selon l'âge. Les jeunes piscivores, dont les adultes sont pêchés dans des zones profondes du Mwanza Gulf, sont régulièrement observés dans les eaux littorales peu profondes. Il semble que

leur préférence alimentaire pour des crustacés planctoniques et de jeunes alevins soit le facteur primordial dans l'établissement de nurseries en eau peu profonde (Van Oijen *et al.*, 1981).

3.5. Croissance, mortalité, production

Peu d'informations existent concernant le taux de croissance. Dans le lac Victoria, les espèces du sous-genre *Gaurochromis* (groupe *empodisma*) atteignent des tailles supérieures à celles des insectivores généralistes. Les femelles sont plus grandes que les mâles. C'est le cas également chez d'autres espèces du même sous-genre (Hoogerhoud & Witte, 1981 ; Greenwood, 1981).

H. nigrofasciatus présente une croissance de 4 cm par an environ (Witte, 1981). Des études sur les otolithes de *H. "velvet black"* ont montré un dimorphisme sexuel avec une croissance plus importante pour les mâles que pour les femelles (Geamers & Craon de Craona, 1986). Les arrêts de croissance peuvent être interprétés de deux manières différentes :

- une partie des réserves lipidiques est utilisée durant la reproduction (Benda & Mainga, 1977) ;
- les mâles ont tendance à se nourrir moins en période de reproduction (Witte, 1981). Les femelles ne se nourrissent pas lorsqu'elles incubent, dans la majorité des espèces (McKaye, 1977).

L'étude de diverses espèces de Cichlidés du lac Malawi a permis d'obtenir, par la méthode des progressions modales des fréquences de taille, une valeur moyenne de 0,6 pour K (K est le coefficient de croissance de l'équation de Von Bertalanffy) (Tweddle & Turner, 1977). Cette valeur est légèrement plus faible que pour *Copadichromis quadrimaculatus* (K = 0,65) et *C. virginalis* (K = 0,778) (Iles, 1971). K est supérieur chez les deux populations d'*Haplochromis* spp. des lacs Ihema et Muhazi au Rwanda (Plisnier, 1990).

La mortalité naturelle de quatre espèces du lac Malawi est comprise entre 0,92 et 1,69, ce qui équivaut à un taux annuel de mortalité de 73 % (Tweddle & Turner, 1977).

La production de *Haplochromis darlingi* au lac Kariba est estimée à 4,97 kg.ha⁻¹.an⁻¹ (Balon & Muyanga, 1974). La valeur du rapport production sur biomasse (P/B), trouvée par Hustler & Marshall (1990), est de 5,45, ce qui correspond à une production annuelle de 25 kg.ha⁻¹.an⁻¹. Dans des lacs du Rwanda, Plisnier (1990) obtient une valeur de 74 kg.ha⁻¹.an⁻¹ pour *H. "muhazi"*. Cette productivité serait supérieure de 16% pour *H. "ihema"*.

4. Intérêt économique

4.1. Pêche et pêcheries

Les *Haplochromis* spp. ont été le dernier groupe de poissons du lac Victoria à être exploité en raison de leur petite taille et de leur texture (Scully, 1975). Dans les années 70, les Cichlidés composaient la majeure partie de la faune présente dans tous les habitats [voir Tableau 4.1 p. 224]. Du fait de la décroissance des autres poissons cibles, les pêcheurs utilisant la senne de plage et les filets maillants ont commencé à exploiter les *Haplochromis* spp. Les résultats de chaluts expérimentaux ont amené à l'établissement d'une pêcherie à l'aide de petits chalutiers dans le Mwanza Gulf utilisant des filets de 19 mm de vide de maille [voir Tableau 4.2 p. 224]. Des signes de surexploitation étaient présents dans les régions littorales et sub-littorales à la fin des années 70. En raison de l'explosion démographique de la perche du Nil, les Cichlidés ont presque complètement disparu des zones sublittorales et benthiques du lac. On peut noter également la disparité entre les captures en Tanzanie et celles de deux autres pays, ces dernières étant relativement stables.

4.2. Autres intérêts

Un des intérêts possibles des *Haplochromis* spp. concerne le marché aquariophile, cela en raison de leurs couleurs vives et de leur comportement. Depuis quelques années, il est possible de trouver, sur le marché, des poissons en provenance soit du Kenya, soit d'Ouganda. Cependant, les problèmes taxinomiques de ces animaux font que leur succès peut être relatif, en raison de la difficulté d'apparier correctement mâles et femelles de la même espèce.

À la fin des années 80, il a été question d'utiliser certains poissons, en particulier, *Astatoreochromis alluaudi* qui est un molluscivore, pour lutter contre la bilharziose. Malheureusement, la plasticité alimentaire observée chez cette espèce a empêché d'obtenir des résultats probants.

Tableau 4.1 - Moyenne du poids d'*Haplochromis* spp. pêchés par heure par un chalut de fond (38 mm de vide de maille) dans le lac Victoria pour la période 1969-71 (d'après Kudhongania & Cordone, 1974).

Profondeur (m)	kg.h ⁻¹	% des captures
4-9	493,8	76,7
10-19	800,2	85,5
20-29	639,5	87,4
30-39	507,5	87,3
40-49	448,0	87,3
50-59	486,3	85,7
60-69	196,3	73,1
70-79	29,6	56,8

Tableau 4.2 - Capture des *Haplochromis* spp. (en tonnes) et pourcentage (tonne) de leur contribution au total des captures entre 1975 et 1977 (d'après Witte, 1981).

Année	Kenya	Tanzanie	Ouganda	Total
1975	4 626 (27,9)	16 148 (34,7)	1 690 (10,9)	22 464 (28,6)
1976	6 368 (34,1)	25 184 (49,8)	1 000 (9,0)	32 552 (40,5)
1977	6 255 (32,4)	36 158 (55,3)	1 560 (10,0)	43 973 (43,8)
1978	6 621 (27,8)	18 810 (40,4)	1 560 (10,0)	26 991 (31,4)
1979	6 599 (21,6)	21 760 (37,6)	1 550 (9,2)	29 909 (28,8)

5. Évolution des Cichlidés

La diversité spécifique observée dans les lacs Victoria, Malawi et Tanganyika a attiré, depuis près d'un siècle, l'attention de nombreux chercheurs. De nombreuses questions concernant l'origine et l'évolution de ces « essaims d'espèces » ou « species flocks » se posent.

5.1. *Radiation adaptative*

Le terme 'adaptative' implique, pour les Cichlidés, l'existence d'espèces qui possèdent des caractéristiques leur permettant d'utiliser des niches bien définies (Fryer & Iles, 1972 ; Liem, 1973 ; 1978 ; Greenwood, 1974 ; 1981 ; 1984 ; 1991). Par exemple, pour la nourriture, ces espèces sont capables d'occuper des niches trophiques plus variées que les espèces dites généralistes, en raison de leur opportunisme associé à leur spécialisation (Greenwood, 1974 ; Liem, 1980).

La stabilité de l'environnement lacustre, par rapport aux systèmes lotiques, a probablement favorisé une spéciation plus importante. La forme ancestrale d'*Haplochromis*, qui a colonisé les différents types d'habitats, a dû nécessairement s'adapter à ces nouveaux environnements. De ces adaptations, a pu résulter la diversification des espèces (Ribbink, 1988).

La radiation adaptative se traduit, principalement, par l'existence de spécialisations morphologiques liées à des types trophiques reflétant la diversité des régimes alimentaires. L'observation précise des morphotypes du lac Victoria indique que les spécialisations extrêmes sont le résultat de modifications graduelles impliquant des changements hétérochroniques dans l'ontogénèse (Greenwood, 1991). Il est effectivement possible de rencontrer, dans le lac Victoria, des formes qui sont intermédiaires entre le type généraliste et les types dits spécialisés.

En liaison avec ces variations liées au régime alimentaire, la radiation adaptative se traduit également par l'existence d'espèces à habitats bien déterminés. La radiation adaptative concerne aussi un certain nombre de paramètres comme la taille et la couleur des oeufs, les migrations ontogéniques, la fécondité... comme le soulignent Fryer & Iles (1972).

5.2. Les processus évolutifs

5.2.1. Influences externes

Deux thèses concernant les modes de spéciation s'opposent pour expliquer l'émergence de la diversité des Grands Lacs :

- la spéciation allopatrique (Mayr, 1942 ; 1963) : la division d'une espèce en deux espèces distinctes résulte de la séparation géographique de deux populations qui ont divergé.

Pour le lac Victoria, l'hypothèse généralement émise est la succession de la ségrégation du lac Victoria en différents petits lacs où les populations piégées ont pu évoluer différemment et former deux espèces distinctes. L'origine du lac Victoria appuie cette hypothèse (voir Annexe 1A).

Dans le lac Victoria, trois groupes d'espèces ont été définis :

- les espèces du groupe 1 datent de la formation du lac et appartiennent à de nombreux types trophiques ;
- le groupe 2 ne comprend que des prédateurs ;
- le groupe 3 se compose de prédateurs mais peu inféodés au substrat.

La séparation du lac Victoria en petits lacs, puis leur réunion, permet de confirmer une spéciation extralacustre. Les espèces des lacs George, Nabugabo et Edward possèdent des similitudes morphologiques avec celles du lac Victoria (Greenwood, 1981). Les espèces des groupes 1 et 2 sont présentes dans le lac Edward. L'absence de représentants du groupe 3 amène l'hypothèse que celui-ci est apparu après la séparation des deux lacs et, de ce fait, la spéciation serait intralacustre.

Les études sur le lac Victoria concernant la ségrégation écologique des espèces, en particulier des espèces benthiques, suggèrent que la spéciation microallopatrique a pu jouer un rôle important (Witte, 1984).

- la spéciation est sympatrique si une barrière reproductrice se met en place dans une population confinée spatialement (Futuyama, 1986).

Jusqu'à maintenant, il n'y a aucune évidence pour confirmer l'hypothèse d'une spéciation sympatrique. Néanmoins, certains auteurs pensent que la présence d'espèces soeurs, dans le même biotope, pourraient résulter de la mise en place progressive de barrières isolantes reproductrices, en liaison avec le comportement de reproduction très élaboré chez ces espèces.

5.2.2. Influences comportementales

5.2.2.1. Reconnaissance spécifique et sélection sexuelle

Le concept de Paterson (SMRS = Specific Mate Recognition Species) nous donne une autre approche des processus évolutifs qui ont amené aux 'essaims d'espèces', c'est-à-dire à un nombre important d'espèces issues d'un petit nombre d'espèces ancestrales. Baerends & Baerends Van Roon (1950) ont démontré l'importance des changements comportementaux liés à la reconnaissance d'individus de la même espèce pour la spéciation des Cichlidés. Les travaux de Voss (1981), sur les patrons de coloration des espèces de l'Afrique de l'Ouest, ont effectivement montré les relations existant entre l'espèce, ses patrons de coloration et son mode de reproduction. Chez les incubateurs buccaux, plusieurs auteurs ont mis l'accent sur la coloration spécifique des mâles en période de reproduction (Fryer & Iles, 1972 ; Greenwood, 1981 ; Ribbink *et al.*, 1983).

Dominey (1984) met en avant l'hypothèse d'une sélection sexuelle qui pourrait expliquer la divergence rapide observée chez les Cichlidés. Les femelles choisiraient des mâles selon certains critères. Dans ce cas là, les signaux spécifiques de reconnaissance pourraient évoluer. Ce type de scénarios expliquerait les complexes spécifiques observés dans le lac Malawi et, probablement, dans le lac Victoria (Ribbink *et al.*, 1983 ; Ribbink, 1986) bien que McElroy & Kornfield (1990) et McKaye (1991) n'aient pas trouvé de preuves. Néanmoins, la sélection sexuelle peut être un évènement évolutif intrapopulationnel. Une des conséquences de la sélection sexuelle serait d'observer une grande variété des caractères reproductifs comme le site de ponte, la taille du nid... Mais, contrairement à cela, malgré la complexité de la parade nuptiale, ces différences n'apparaissent pas de façon claire chez les Cichlidés du lac Malawi (Ribbink, 1991).

Les travaux de Crapon de Craona & Fritsch (1984) ont démontré que les parades pré-nuptiales existent. Goldschmidt et de Visser (1990) ont observé des divergences concernant la taille, la forme et la couleur des taches présentes sur la nageoire anale des mâles. Wickler (1962) a émis l'hypothèse, largement acceptée, que ces ocelles avaient pour fonction d'imiter les oeufs. Leurs différences, par espèces, laissent à penser que ce sont des caractéristiques spécifiques. D'autre part, Hert (1989) a mis en évidence le choix des femelles pour les mâles possédant le plus grand nombre d'ocelles.

Suite à ces différentes observations, il est nécessaire de procéder à des études supplémentaires pour apporter plus d'arguments quant au rôle possible de la sélection sexuelle dans la spéciation des Cichlidés du lac Victoria.

5.2.2.2. Comportement et apprentissage

Greenwood (1991), suite aux travaux de Sage *et al.* (1984) sur la radiation trophique des Cichlidés, estime que leurs résultats, pourraient être reliés à un mécanisme comportemental. Celui-ci impliquerait la propagation rapide d'un nouveau comportement nutritionnel dans la population. Sage *et al.* (1984) vont plus loin, en émettant l'hypothèse que ce comportement pourrait se propager aux autres espèces.

5.3. Évolution et phylogénie

Les travaux effectués par Greenwood (1974) ont mis en avant l'origine monophylétique possible des espèces du lac Victoria. Il a également inclus les poissons des autres lacs (Kyoga, Edward, George et Kivu), pour émettre l'hypothèse d'un 'super-flock' (1981), en utilisant une analyse cladistique fondée sur les caractères morphologiques. Néanmoins, il n'a pu mettre en évidence de caractères synapomorphiques, ce qui l'a amené à reconsidérer l'origine monophylétique de ces espèces (1991). Cependant, les travaux de Meyer (1990) sur l'ADN mitochondrial chez 14 espèces du lac Victoria, appuient l'hypothèse d'une origine monophylétique. Le débat reste ouvert. Mais, le fait que le lac Victoria ait été formé à partir de trois rivières distinctes, permet à Greenwood (1994) de supposer que plusieurs espèces ancestrales ont colonisé le lac.

Annexe 1C
Liste des espèces nominales
des Cichlidés haplochrominiens
du lac Victoria

Le classement est établi en fonction du nom de l'espèce. La deuxième colonne comprend les noms des genres donnés par Greenwood (1981) mais qui ne sont pas unanimement acceptés (d'après Hoogerhoud *et al.*, 1983 ; van Oijen, 1992).
End. = endémique.

Genre	Genre nov.	Espèce	Auteur	End.	Régime alimentaire
<i>Haplochromis</i>	<i>Psammochromis</i>	<i>acidens</i>	Greenwood, 1967	*	Phytophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Psammochromis</i>	<i>aeocephalus</i>	Greenwood, 1959	*	Insectivore
<i>Astatoreochromis</i>	<i>Astatoreochromis</i>	<i>alluaudi</i>	Pellegrin, 1904		Molluscivore / broyeur pharyngien
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>altigenis</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	" <i>Incertae sedis</i> "	<i>apogonoides</i>	Greenwood, 1967	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>arcanus</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>argenteus</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>artaxerxes</i>	Greenwood, 1962	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>barbarae</i>	Greenwood, 1967	*	Paedophage
<i>Haplochromis</i>		<i>bareli</i>	van Oijen, 1990	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>bartoni</i>	Greenwood, 1962	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>bayoni</i>	(Boulenger, 1909)	*	Piscivore
<i>Macropocheilichthys</i>	<i>Macropocheilichthys</i>	<i>bicolor</i>	(Boulenger, 1906)	*	Molluscivore / extracteur
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>boops</i>	Greenwood, 1967	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>brownae</i>	Greenwood, 1962	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Psammochromis</i>	<i>cassius</i>	Greenwood & Barel, 1978	*	Zooplanctivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>cavifrons</i>	(Hilgendorf, 1888)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Paralabidochromis</i>	<i>chilotes</i>	(Boulenger, 1911)	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>chlorochrous</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	<i>Paralabidochromis</i>	<i>chromogynos</i>	Greenwood, 1959	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>		<i>chrysogynaion</i>	van Oijen, 1990	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Enterochromis</i>	<i>cinctus</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Détritivore / Phytoplanctivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>cinereus</i>	(Boulenger, 1906)	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>		<i>cnester</i>	Witte & Witte-Maas, 1981	*	Mangeur de parasites
<i>Haplochromis</i>	<i>Paralabidochromis</i>	<i>crassilabris</i>	Boulenger, 1906	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>crocopeplus</i>	Greenwood & Barel, 1978	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	" <i>Incertae sedis</i> "	<i>cronus</i>	Greenwood, 1959	*	Paedophage

Genre	Genre nov.	Espèce	Auteur	End.	Régime alimentaire
<i>Haplochromis</i>	<i>Lipochromis</i>	<i>cryptodon</i>	Greenwood, 1959	*	Paedophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>cryptogramma</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>decticostoma</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Piscivore
<i>Platytaeniodus</i>	<i>Platytaeniodus</i>	<i>degeni</i>	Boulenger, 1906	*	Molluscivore / extracteur
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>dentex</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>dichrourus</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis ?</i>	<i>diplotaenia</i>	Regan & Trewavas, 1928	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>dolychorhynchus</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	<i>Gaurochromis</i>	<i>emposdima</i>	Greenwood, 1960	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Enterochromis</i>	<i>erythrocephalus</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Détritivore / Phytoplanktivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>estor</i>	Regan, 1929	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>eutaenia</i>	Regan & Trewavas, 1928	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>flavipinnis</i>	(Boulenger, 1906)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Yssichromis</i>	<i>fusiformis</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Zooplanktivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>gilberti</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>gowersi</i>	Trewavas, 1928	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Ptyochromis</i>	<i>granti</i>	Boulenger, 1906	*	Molluscivore / extracteur
<i>Haplochromis</i>		<i>guiarti</i>	(Pellegrin, 1904)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>		<i>harpakteridion</i>	van Oijen, 1990	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>		<i>heusinkveldi</i>	Witte & Witte-Maas, 1987	*	Zooplanktivore
<i>Haplochromis</i>		<i>hiatus</i>	Hoogerhoud & Witte, 1981	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>		<i>howesi</i>	van Oijen, 1991	*	Mangeur de crabes
<i>Haplochromis</i>	<i>Labrochromis</i>	<i>humilior</i>	(Boulenger, 1911)	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>		<i>iris</i>	Hoogerhoud & Witte, 1981	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Labrochromis</i>	<i>ishmaeli</i>	Boulenger, 1906	*	Molluscivore / broyeur pharyngien
<i>Haplochromis</i>		<i>kunjunjui</i>	van Oijen, 1990	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>		<i>labriformis</i>	(Nichols & LaMonte, 1938)	*	inconnu
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>lacrimosus</i>	(Boulenger, 1906)	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Yssichromis</i>	<i>laparogramma</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Zooplanktivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Haplochromis</i>	<i>lividus</i>	Greenwood, 1956	*	Brouteur d'algues épiphytiques

Genre	Genre nov.	Espèce	Auteur	End.	Régime alimentaire
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>longirostris</i>	(Hilgendorf, 1888)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>macrognathus</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>macrops</i>	(Boulenger, 1911)	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>maculipinna</i>	(Pellegrin, 1912)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>		<i>maisomei</i>	van Oijen, 1990	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>mandibularis</i>	Greenwood, 1962	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>martini</i>	(Boulenger, 1906)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Lipochromis</i>	<i>maxillaris</i>	Trewavas, 1928	*	Paedophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>megalops</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Zooplanctivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Lipochromis</i>	<i>melanopterus</i>	Trewavas, 1928	*	Paedophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>melanopus</i>	Regan, 1922	*	inconnu
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>melichrous</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>mento</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>michaeli</i>	Trewavas, 1928	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Lipochromis</i>	<i>microdon</i>	(Boulenger, 1906)	*	Paedophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Labrochromis</i>	<i>mylergates</i>	Greenwood & Barel, 1978	*	Molluscivore / broyeur pharyngien
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>nanoserranus</i>	Greenwood & Barel, 1978	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>nigrescens</i>	(Pellegrin, 1909)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Neochromis</i>	<i>nigricans</i>	(Boulenger, 1906)	*	Brouteur d'algues épilithiques
<i>Haplochromis</i>	<i>Xystichromis</i>	<i>niloticus</i>	Greenwood, 1960	*	inconnu
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>nubilus</i>	(Boulenger, 1906)		Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Xystichromis</i>	<i>nuchisquamulatus</i>	(Hilgendorf, 1888)	*	Brouteur d'algues épiphythiques
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>nyanzae</i>	Greenwood, 1962	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>		<i>nyererei</i>	Witte-Mass & Witte, 1985	*	Zooplanctivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Lipochromis</i>	<i>obesus</i>	(Boulenger, 1906)	*	Paedophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Haplochromis</i>	<i>obliquidens</i>	Hilgendorf, 1888	*	Brouteur d'algues épiphythiques
<i>Haplochromis</i>	<i>Gaurochromis</i>	<i>obtusidens</i>	Trewavas, 1928	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>pachycephalus</i>	Greenwood, 1967	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>pallidus</i>	(Boulenger, 1911)	*	Insectivore

Genre	Genre nov.	Espèce	Auteur	End.	Régime alimentaire
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>paraguiarti</i>	Greenwood, 1967	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i> ?	<i>paraplagiostoma</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	inconnu
<i>Haplochromis</i>	<i>Enterochromis</i>	<i>paropijs</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Détritivore / Phytoplanctivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Pyxichromis</i>	<i>parorthostoma</i>	Greenwood, 1967	*	inconnu
<i>Haplochromis</i>	<i>Lipochromis</i>	<i>parvidens</i>	(Boulenger, 1911)	*	Paedophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>pellegrini</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>percoides</i>	Boulenger, 1906	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>		<i>perrieri</i>	(Pellegrin, 1909)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Labrochromis</i>	<i>pharyngomilus</i>	Regan, 1929	*	Molluscivore / broyeur pharyngien
<i>Haplochromis</i>	<i>Xystichromis</i>	<i>phytophagus</i>	Greenwood, 1966	*	Phytophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Astatotilapia</i>	<i>piceatus</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Zooplanctivore
<i>Haplochromis</i>		<i>pitmani</i>	Fowler, 1936	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Paralabidochromis</i>	<i>plagiodon</i>	Regan & Trewavas, 1928	*	Molluscivore / extracteur
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>plagiostoma</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>plutonium</i>	Greenwood & Barel, 1978	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	<i>Ptyochromis</i>	<i>prodromus</i>	Trewavas, 1935	*	Molluscivore / extracteur
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>prognathus</i>	(Pellegrin, 1904)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>pseudopellegrini</i>	Greenwood, 1967	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Labrochromis</i>	<i>ptistes</i>	Greenwood & Barel, 1978	*	Molluscivore / broyeur pharyngien
<i>Haplochromis</i>		<i>pyrrhocephalus</i>	Witte & Witte-Maas, 1987	*	Zooplanctivore
<i>Haplochromis</i>		<i>pyrrhopteryx</i>	van Oijen, 1990	*	Piscivore
<i>Hoplotilapia</i>	<i>Hoplotilapia</i>	<i>retrodens</i>	Hilgendorf, 1888	*	Molluscivore / extracteur
<i>Haplochromis</i>	<i>Psammochromis</i>	<i>riponianus</i>	(Boulenger, 1911)	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Ptyochromis</i>	<i>sauvagei</i>	(Pfeffer, 1894)	*	Molluscivore / extracteur
<i>Haplochromis</i>	<i>Psammochromis</i>	<i>saxicola</i>	Greenwood, 1960	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>serranus</i>	(Pfeffer, 1896)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>spekii</i>	(Boulenger, 1906)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>squamulatus</i>	Regan, 1922	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>sulphureus</i>	Greenwood & Barel, 1978	*	Mangeur de crevette

Genre	Genre nov.	Espèce	Auteur	End.	Régime alimentaire
<i>Haplochromis</i>	<i>Labrochromis</i>	<i>tegeelaari</i>	Greenwood & Barel, 1978	*	Molluscivore / broyeur pharyngien
<i>Haplochromis</i>		<i>teunisrasi</i>	Witte & Witte-Maas, 1981	*	Mangeur de parasites
<i>Haplochromis</i>	" <i>Incertae sedis</i> "	<i>theliodon</i>	Greenwood, 1960	*	Insectivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>thuragnathus</i>	Greenwood, 1967	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>tridens</i>	Regan & Trewavas, 1928	*	Mangeur de crevette
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>tyrianthinus</i>	Greenwood & Gee, 1969	*	Mangeur de crevette
<i>Paralabidochromis</i>	<i>Paralabidochromis</i>	<i>victoriae</i>	Greenwood, 1956	*	inconnu
<i>Haplochromis</i>	<i>Harpagochromis</i>	<i>victorianus</i>	(Pellegrin, 1906)	*	Piscivore
<i>Haplochromis</i>	<i>Allochromis</i>	<i>welcommei</i>	Greenwood, 1966	*	Lépidophage
<i>Haplochromis</i>	<i>Ptyochromis</i>	<i>xenognathus</i>	Greenwood, 1957	*	Molluscivore / extracteur
<i>Haplochromis</i>	<i>Prognathochromis</i>	<i>xenostoma</i>	Regan, 1922	*	Piscivore

Annexe 2
Source du logiciel
pour l'appareil d'acquisition
de données morphométriques

Source du logiciel créé pour l'acquisition des données morphologiques en 2 dimensions

(Y. Fermon, C. Fermon & P. Saux)

Ce logiciel a été écrit sous TurboPascal.

```

                                { programme d'édition d'un fichier matp}
program yves;
uses wobjects,WinTypes,Winprocs,Strings,windos,perconpo;
{$R c:\fishprg\fishmorp\res\poisson.res}
const
  cm_nouv=301;
  cm_ouvrir=302;
  cm_sauver=303;
  cm_suppr=304;
  cm_quitter=305;
  snul: string=' ';
  nofilpoi='c:\poissons.dat';
type
  buftrans=^tbuftrans;
  tbuftrans=array[0..30000] of char;
type
  ppoidlg=^tpoidlg;
  tpoidlg=object(tdialog)
  procedure SetupWindow; virtual;
  function canclose:boolean;virtual;
end;
type
  TMyAp = object(TApplication)
  procedure InitMainWindow; virtual;
end;
type
  Ptabl fou=^Ttabl fou;
  Ttabl fou=object(Ttablesi)
  end;
type
  Ppoisson=^poisson;
  poisson=record
  nom:array[0..20] of char;
  numpech:longint;
  lieupech:integer;
  coul:array[1..10] of integer;
  eau:array[1..20] of real;
  pts:array[1..100,1..6] of real;
  end;
type
  PMywin=^TMywin;
  TMywin=object(TWindow)
  tabm:ptabl fou;
  tabm1:ptabl fou;
  tabm2:ptabl fou;
  tabm3:ptabl fou;
  tabm4:ptabl fou;
  tabm5:ptabl fou;
  tabm6:ptabl fou;
  tabm7:ptabl fou;
  tabm8:ptabl fou;
  ecran:ppoisson;
  EDnom:pedit;
  numpech:pedit;
  change:boolean;
  tpos:longint;
  nouv:boolean;
  typcol:array[1..100,1..2] of integer;
```



```

constructor Init(AParent: Pwindowobject;Atitle:Pchar);
procedure SetupWindow; virtual;
procedure paint(paintdc: hdc;var paintinfo:Tpaintstruct); virtual;
destructor Done; virtual;
function CanClose: Boolean; virtual;
procedure SAUVED1(var Msg:Tmessage);virtual cm_first+303;
procedure NOUVEAU(var Msg:Tmessage);virtual cm_first+301;
procedure CHARGE(var Msg:Tmessage);virtual cm_first+302;
procedure quitter(var Msg:Tmessage);virtual cm_first+306;
procedure impr(var Msg:Tmessage);virtual cm_first+304;
procedure copier(var Msg:Tmessage);virtual cm_first+311;
procedure paste(var Msg:Tmessage);virtual cm_first+312;
procedure copierdata(var Msg:Tmessage);virtual cm_first+313;
procedure atsel(var Msg:Tmessage);virtual wm_user+3031;
procedure lect(var Msg:Tmessage);virtual wm_user+4354;
procedure ecriecran;
procedure liecran;
function sauve:boolean;
procedure transff;
procedure transdata;
procedure WMTimer(var Msg: TMessage);virtual wm_First + wm_Timer;
end;

var
cx,dx,cy,dy:real;
i,j:integer;
s:string;
mt:array[0..200] of char;
escotis:longint;
bouton:integer;
tabact,ligact,colact:integer;
curnum:integer;
poi:ppoisson;
buf:buftrans;
pair:integer;
a,b,c,d,a1,b1,c1,d1:integer;

      {-----fonctions g n rales-----}
function fexis(nomf:string):boolean;
var
fich:file;
begin
{$I-}
assign(fich,nomf);
reset(fich);
close(fich);
{$I+}
fexis:=(IOresult=0) and (length(nomf)>0);
end;

function dist(i,j:integer):real;
var
x,y:real;
begin
x:=(poi^.pts[i,1]-poi^.pts[j,1]);y:=(poi^.pts[i,2]-poi^.pts[j,2]);
dist:=sqrt(x*x+y*y);
end;

function disthor(i,j:integer):real;
begin
if dist(1,49)<>0 then
disthor:=((poi^.pts[i,1]-poi^.pts[j,1])*(poi^.pts[1,1]-poi^.pts[49,1])+
(poi^.pts[i,2]-poi^.pts[j,2])*(poi^.pts[1,2]-poi^.pts[49,2]))/dist(1,49)
else disthor:=0;
end;

function distvert(i,j:integer):real;
begin
distvert:=(sqrt((dist(i,j)*dist(i,j))-(disthor(i,j)*disthor(i,j))));

```

```

end;

function rapport(i,j,k,l:integer):real;
begin
if dist(k,l)<>0 then rapport:=dist(i,j)/dist(k,l) else rapport:=0;
end;

function rapporthor(i,j,k,l:integer):real;
begin
if dist(k,l)<>0 then rapporthor:=distor(i,j)/dist(k,l) else rapporthor:=0;
end;

function rapportvert(i,j,k,l:integer):real;
begin
if disthor(k,l)<>0 then rapportvert:=distvert(i,j)/distor(k,l) else rapportvert:=0;
end;

function angle(i,j,k,l:integer):real;
var
u1:real;
begin
u1:=dist(i,j)*dist(k,l);
if u1<>0 then angle:=((poi^.pts[i,1]-poi^.pts[j,1])*(poi^.pts[k,1]-poi^.pts[l,1])+
(poi^.pts[i,2]-poi^.pts[j,2])*(poi^.pts[k,2]-poi^.pts[l,2]))/u1 else angle:=0;
end;

function surface(i,j,k:integer):real;
var
p:real;
begin
p:=(dist(i,j)+dist(i,k)+dist(j,k))/2;
surface:=sqrt(p*(p-dist(i,j))*(p-dist(i,k))*(p-dist(j,k)));
end;

function recherpoi(var s:string):longint;
{cl:0 recherche par nom}
var
mt:array[0..255] of char;
fich:file of poisson;
trans:ppoisson;
i:integer;
j:longint;
begin
trans:=new(ppoisson);
strcpy(mt,s);
assign(fich,nofilpoi);
j:=1;
i:=0;
if fexist(nofilpoi) then
begin
reset(fich);
while(i<filesize(fich)) and (strcmp(mt,trans^.nom)<>0) do
begin
seek(fich,i);
read(fich,trans^);
i:=i+1;
end;
if (strcmp(mt,trans^.nom)=0) then j:=i-1;
close(fich);
end;
recherpoi:=j;
dispose(trans);
end;

{-----tmywin-----}
constructor TMyWin.Init(AParent: PWindowsObject; ATitle: PChar);
begin

```

```

TWindow.Init(AParent, ATitle);
Attr.Menu := LoadMenu(HInstance, PChar(300));
attr.X:=1;
attr.y:=1;
attr.W:=630;
attr.H:=460;
attr.style:=attr.style or ws_vscroll;
scroller:=new(Pscroller,init(@self,8,13,80,60));
nouv:=false;change:=false;
tabm:=new(ptablfou,init(@self,104,"3,50,11,3,11,7));
tabm1:=new(ptablfou,init(@self,105,"3,150,11,3,11,7));
tabm2:=new(ptablfou,init(@self,106,"3,250,11,3,11,7));
tabm3:=new(ptablfou,init(@self,107,"3,350,11,3,11,7));
tabm4:=new(ptablfou,init(@self,108,"3,450,11,3,11,7));
tabm5:=new(ptablfou,init(@self,109,"3,550,11,3,11,7));
tabm6:=new(ptablfou,init(@self,110,"3,650,11,3,11,7));
tabm7:=new(ptablfou,init(@self,111,"3,750,11,3,11,7));
tabm8:=new(ptablfou,init(@self,112,"3,850,11,3,11,7));
EDnom:=new(pedit,init(@self,102,"50,5,188,25,21,false));
ecran:=new(ppoisson);
poi:=new(ppoisson);
buf:=new(buftrans);
tabm^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm^.tabl^.typco[1]:=5;
tabm1^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm1^.tabl^.typco[1]:=5;
tabm2^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm2^.tabl^.typco[1]:=5;
tabm3^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm3^.tabl^.typco[1]:=5;
tabm4^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm4^.tabl^.typco[1]:=5;
tabm5^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm5^.tabl^.typco[1]:=5;
tabm6^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm6^.tabl^.typco[1]:=5;
tabm7^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm7^.tabl^.typco[1]:=5;
tabm8^.tabl^.lenco[1]:=4;
tabm8^.tabl^.typco[1]:=5;
for i:=2 to 11 do
begin
tabm^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm^.tabl^.typco[i]:=1;
tabm1^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm1^.tabl^.typco[i]:=1;
tabm2^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm2^.tabl^.typco[i]:=1;
tabm3^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm3^.tabl^.typco[i]:=1;
tabm4^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm4^.tabl^.typco[i]:=1;
tabm5^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm5^.tabl^.typco[i]:=1;
tabm6^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm6^.tabl^.typco[i]:=1;
tabm7^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm7^.tabl^.typco[i]:=1;
tabm8^.tabl^.lenco[i]:=6;
tabm8^.tabl^.typco[i]:=1;
end;
bouton:=0;
cx:=-10/145.127;dx:=29860.826/145.127;cy:=10/191.712;dy:=-6280.287/191.712;
pair:=1;
end;

destructor TMyWin.Done;
begin

```

```

KillTimer(HWindow, 0);
TWindow.Done;
dispose(ecran);
dispose(poi);
dispose(buf);
end;

procedure TMywin.paste(var Msg:Tmessage);
begin
end;

procedure TMyWin.setupwindow;
var
result:integer;
begin
showwindow(hwindow,sw_maximize);
Twindow.setupwindow;
strcpy(mt,' x1');
tabm^.tabl^.setcase(mt,1,1);
tabm1^.tabl^.setcase(mt,1,1);
tabm2^.tabl^.setcase(mt,1,1);
tabm3^.tabl^.setcase(mt,1,1);
tabm4^.tabl^.setcase(mt,1,1);
tabm5^.tabl^.setcase(mt,1,1);
tabm6^.tabl^.setcase(mt,1,1);
tabm7^.tabl^.setcase(mt,1,1);
tabm8^.tabl^.setcase(mt,1,1);
strcpy(mt,' y1');
tabm^.tabl^.setcase(mt,1,2);
tabm1^.tabl^.setcase(mt,1,2);
tabm2^.tabl^.setcase(mt,1,2);
tabm3^.tabl^.setcase(mt,1,2);
tabm4^.tabl^.setcase(mt,1,2);
tabm5^.tabl^.setcase(mt,1,2);
tabm6^.tabl^.setcase(mt,1,2);
tabm7^.tabl^.setcase(mt,1,2);
tabm8^.tabl^.setcase(mt,1,2);
strcpy(mt,' x2');
tabm^.tabl^.setcase(mt,1,3);
tabm1^.tabl^.setcase(mt,1,3);
tabm2^.tabl^.setcase(mt,1,3);
tabm3^.tabl^.setcase(mt,1,3);
tabm4^.tabl^.setcase(mt,1,3);
tabm5^.tabl^.setcase(mt,1,3);
tabm6^.tabl^.setcase(mt,1,3);
tabm7^.tabl^.setcase(mt,1,3);
tabm8^.tabl^.setcase(mt,1,3);
strcpy(mt,' y2');
tabm^.tabl^.setcase(mt,1,4);
tabm1^.tabl^.setcase(mt,1,4);
tabm2^.tabl^.setcase(mt,1,4);
tabm3^.tabl^.setcase(mt,1,4);
tabm4^.tabl^.setcase(mt,1,4);
tabm5^.tabl^.setcase(mt,1,4);
tabm6^.tabl^.setcase(mt,1,4);
tabm7^.tabl^.setcase(mt,1,4);
tabm8^.tabl^.setcase(mt,1,4);
strcpy(mt,' x3');
tabm^.tabl^.setcase(mt,1,5);
tabm1^.tabl^.setcase(mt,1,5);
tabm2^.tabl^.setcase(mt,1,5);
tabm3^.tabl^.setcase(mt,1,5);
tabm4^.tabl^.setcase(mt,1,5);
tabm5^.tabl^.setcase(mt,1,5);
tabm6^.tabl^.setcase(mt,1,5);
tabm7^.tabl^.setcase(mt,1,5);
tabm8^.tabl^.setcase(mt,1,5);
strcpy(mt,' y3');

```

tabm¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);
 tabm¹¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);
 tabm²¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);
 tabm³¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);
 tabm⁴¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);
 tabm⁵¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);
 tabm⁶¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);
 tabm⁷¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);
 tabm⁸¹.tabl¹.setcase(mt,1,6);

strcopy(tabm¹.titre[2]¹, 'LJW-D');{1}
 strcopy(tabm¹.titre[3]¹, 'LJW-G');{2}
 strcopy(tabm¹.titre[4]¹, 'SnW-D');{3}
 strcopy(tabm¹.titre[5]¹, 'SnW-G');{4}
 strcopy(tabm¹.titre[6]¹, 'LaW-D');{5}
 strcopy(tabm¹.titre[7]¹, 'LaW-G');{6}
 strcopy(tabm¹.titre[8]¹, 'POW-D');{7}
 strcopy(tabm¹.titre[9]¹, 'POW-G');{8}
 strcopy(tabm¹.titre[10]¹, 'IOW-D');{9}
 strcopy(tabm¹.titre[11]¹, 'IOW-G');{10}
 strcopy(tabm¹¹.titre[2]¹, 'nc1=A');{11}
 strcopy(tabm¹¹.titre[3]¹, 'nc2');{12}
 strcopy(tabm¹¹.titre[4]¹, 'nc3');{13}
 strcopy(tabm¹¹.titre[5]¹, 'nc4');{14}
 strcopy(tabm¹¹.titre[6]¹, 'nc7');{15}
 strcopy(tabm¹¹.titre[7]¹, 'nc5');{16}
 strcopy(tabm¹¹.titre[8]¹, 'nc6');{17}
 strcopy(tabm¹¹.titre[9]¹, 'pdc2');{18}
 strcopy(tabm¹¹.titre[10]¹, 'pdc1');{19}
 strcopy(tabm¹¹.titre[11]¹, 'll1');{20}
 strcopy(tabm²¹.titre[2]¹, 'll2');{21}
 strcopy(tabm²¹.titre[3]¹, 'na6');{22}
 strcopy(tabm²¹.titre[4]¹, 'na5');{23}
 strcopy(tabm²¹.titre[5]¹, 'na12');{24}
 strcopy(tabm²¹.titre[6]¹, 'na7');{25}
 strcopy(tabm²¹.titre[7]¹, 'na11');{26}
 strcopy(tabm²¹.titre[8]¹, 'na4');{27}
 strcopy(tabm²¹.titre[9]¹, 'na10');{28}
 strcopy(tabm²¹.titre[10]¹, 'na8');{29}
 strcopy(tabm²¹.titre[11]¹, 'na9');{30}
 strcopy(tabm³¹.titre[2]¹, 'na3');{31}
 strcopy(tabm³¹.titre[3]¹, 'na1');{32}
 strcopy(tabm³¹.titre[4]¹, 'na2');{33}
 strcopy(tabm³¹.titre[5]¹, 'npl1');{34}
 strcopy(tabm³¹.titre[6]¹, 'npl4');{35}
 strcopy(tabm³¹.titre[7]¹, 'npl2');{36}
 strcopy(tabm³¹.titre[8]¹, 'npl3');{37}
 strcopy(tabm³¹.titre[9]¹, 'pi1=B');{38}
 strcopy(tabm³¹.titre[10]¹, 'nd9=C');{39}
 strcopy(tabm³¹.titre[11]¹, 'nd1');{40}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[2]¹, 'nd2');{41}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[3]¹, 'nd10');{42}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[4]¹, 'nd3');{43}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[5]¹, 'nd11');{44}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[6]¹, 'nd4');{45}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[7]¹, 'nd12');{46}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[8]¹, 'nd5');{47}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[9]¹, 'nd13');{48}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[10]¹, 'nd6');{49}
 strcopy(tabm⁴¹.titre[11]¹, 'nd8');{50}
 strcopy(tabm⁵¹.titre[2]¹, 'nd7');{51}
 strcopy(tabm⁵¹.titre[3]¹, 'npc3');{52}
 strcopy(tabm⁵¹.titre[4]¹, 'npc4');{53}
 strcopy(tabm⁵¹.titre[5]¹, 'npc2');{54}
 strcopy(tabm⁵¹.titre[6]¹, 'npc1');{55}
 strcopy(tabm⁵¹.titre[7]¹, 'op1=D');{56}
 strcopy(tabm⁵¹.titre[8]¹, 'op2');{57}
 strcopy(tabm⁵¹.titre[9]¹, 'pi2');{58}

```

strcopy(tabm5^.titre[10]^,' pop4');{59}
strcopy(tabm5^.titre[11]^,' pop3');{60}
strcopy(tabm6^.titre[2]^,' pop2');{61}
strcopy(tabm6^.titre[3]^,' pop1');{62}
strcopy(tabm6^.titre[4]^,' Ey1');{63}
strcopy(tabm6^.titre[5]^,' Ey2');{64}
strcopy(tabm6^.titre[6]^,' Ey3');{65}
strcopy(tabm6^.titre[7]^,' Ey4');{66}
strcopy(tabm6^.titre[8]^,' Ey5');{67}
strcopy(tabm6^.titre[9]^,' porb');{68}
strcopy(tabm6^.titre[10]^,' ls3');{69}
strcopy(tabm6^.titre[11]^,' ls4');{70}
strcopy(tabm7^.titre[2]^,' li2');{71}
strcopy(tabm7^.titre[3]^,' li1');{72}
strcopy(tabm7^.titre[4]^,' ls1=E');{73}
strcopy(tabm7^.titre[5]^,' ls2');{74}
strcopy(tabm7^.titre[6]^,' ps3');{75}
strcopy(tabm7^.titre[7]^,' ps-a');{76}
strcopy(tabm7^.titre[8]^,' ps-b');{77}
strcopy(tabm7^.titre[9]^,' ps2');{78}
strcopy(tabm7^.titre[10]^,' ps-c');{79}
strcopy(tabm7^.titre[11]^,' ps1');{80}
strcopy(tabm8^.titre[2]^,' ps-d');{81}
strcopy(tabm8^.titre[3]^,' I');{82}
strcopy(tabm8^.titre[4]^,' II');{83}
strcopy(tabm8^.titre[5]^,' III');{84}
strcopy(tabm8^.titre[6]^,' IV');{85}
strcopy(tabm8^.titre[7]^,' V');{86}
strcopy(tabm8^.titre[8]^,' VI');{87}
strcopy(tabm8^.titre[9]^,' VII');{88}
strcopy(tabm8^.titre[10]^,' VIII');{89}
strcopy(tabm8^.titre[11]^,' IX');{90}

```

```

strLcopy(tabm^.comment[2]^,'Largeur de la mâchoire inférieure - Point Droit',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{LJW-D}
strLcopy(tabm^.comment[3]^,'Largeur de la mâchoire inférieure - Point Gauche',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{LJW-G}
strLcopy(tabm^.comment[4]^,'Largeur du museau - Point Droit',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{SnW-D}
strLcopy(tabm^.comment[5]^,'Largeur du museau - Point Gauche',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{SnW-G}
strLcopy(tabm^.comment[6]^,'Largeur du museau au niveau des Lachrymales - Point Droit',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{LaW-D}
strLcopy(tabm^.comment[7]^,'Largeur du museau au niveau des Lachrymales- Point Gauche',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{LaW-G}
strLcopy(tabm^.comment[8]^,'Largeur du museau au niveau du Préorbitale- Point Droit',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{POD-D}
strLcopy(tabm^.comment[9]^,'Largeur du museau au niveau du Préorbitale- Point Gauche',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{POD-G}
strLcopy(tabm^.comment[10]^,'Largeur InterOrbitaire - Point Droit',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{IOW-D}
strLcopy(tabm^.comment[11]^,'Largeur InterOrbitaire - Point Gauche',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{IOW-G}
strLcopy(tabm1^.comment[2]^,'Base médiane de la nageoire caudale à l'origine de la ligne
latérale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nc1=A - (1)}
strLcopy(tabm1^.comment[3]^,'Base supérieure de la nageoire caudale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nc2 - (2)}
strLcopy(tabm1^.comment[4]^,'Extrémité supérieure de la nageoire caudale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nc3 - (3)}
strLcopy(tabm1^.comment[5]^,'Extrémité médiane de la nageoire caudale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nc4 - (4)}
strLcopy(tabm1^.comment[6]^,'Limite de l'extension des écailles sur la nageoire caudale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nc5 - (5)}
strLcopy(tabm1^.comment[7]^,'Extrémité inférieure de la nageoire caudale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nc6 - (6)}
strLcopy(tabm1^.comment[8]^,'Base inférieure de la nageoire caudale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nc7 - (7)}

```

```

strLcopy(tabm1^.comment[9]^,'Point inférieur de la hauteur minimale du pédoncule caudal',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{pdc2 - (8)}
strLcopy(tabm1^.comment[10]^,'Point supérieur de la hauteur minimale du pédoncule caudal',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{pdc1 - (9)}
strLcopy(tabm1^.comment[11]^,'Extrémité postérieure de la ligne latérale supérieure',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ll1 - (10)}
strLcopy(tabm2^.comment[2]^,'Extrémité antérieure de la ligne latérale inférieure',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ll2 - (11)}
strLcopy(tabm2^.comment[3]^,'Base postérieure de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na6 - (12)}
strLcopy(tabm2^.comment[4]^,'Extrémité du dernier rayon mou de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na5 - (13)}
strLcopy(tabm2^.comment[5]^,'Base du 7ème rayon mou de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na12 - (14)}
strLcopy(tabm2^.comment[6]^,'Extrémité du 7ème rayon mou de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na7 - (15)}
strLcopy(tabm2^.comment[7]^,'Base du 5ème rayon mou de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na11 - (16)}
strLcopy(tabm2^.comment[8]^,'Extrémité du 5ème rayon mou de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na4 - (17)}
strLcopy(tabm2^.comment[9]^,'Base du 3ème rayon mou de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na10 - (18)}
strLcopy(tabm2^.comment[10]^,'Extrémité du 3ème rayon mou de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na8 - (19)}
strLcopy(tabm2^.comment[11]^,'Base du 3ème rayon dur de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na9 - (20)}
strLcopy(tabm3^.comment[2]^,'Extrémité du 3ème rayon dur de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na3 - (21)}
strLcopy(tabm3^.comment[3]^,'Base antérieure de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na1 - (22)}
strLcopy(tabm3^.comment[4]^,'Extrémité du 1er rayon dur de la nageoire anale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{na2 - (23)}
strLcopy(tabm3^.comment[5]^,'Base de la nageoire pelvienne (ventrale)',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{npl1 - (24)}
strLcopy(tabm3^.comment[6]^,'Extrémité du rayon dur de la nageoire pelvienne (ventrale)',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{npl4 - (25)}
strLcopy(tabm3^.comment[7]^,'Extrémité du rayon mou le plus long de la nageoire pelvienne
(ventrale)',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{npl2 - (26)}
strLcopy(tabm3^.comment[8]^,'Extrémité du 2ème rayon mou de la nageoire pelvienne
(ventrale)',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{npl3 - (27)}
strLcopy(tabm3^.comment[9]^,'Point inférieur de la hauteur maximale du poisson',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{pi=B - (28)}
strLcopy(tabm3^.comment[10]^,'Point supérieur de la hauteur maximale du poisson',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd9=C - (29)}
strLcopy(tabm3^.comment[11]^,'Base antérieure de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd1 - (30)}
strLcopy(tabm4^.comment[2]^,'Extrémité antérieure de la nageoire dorsale (1er rayon)',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd2 - (31)}
strLcopy(tabm4^.comment[3]^,'Base du 5ème rayon dur de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd10 - (32)}
strLcopy(tabm4^.comment[4]^,'Extrémité du 5ème rayon dur de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd3 - (33)}
strLcopy(tabm4^.comment[5]^,'Base du 10ème rayon dur de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd11 - (34)}
strLcopy(tabm4^.comment[6]^,'Extrémité du 10ème rayon dur de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd4 - (35)}
strLcopy(tabm4^.comment[7]^,'Base du dernier rayon dur de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd12 - (36)}
strLcopy(tabm4^.comment[8]^,'Extrémité du dernier rayon dur de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd5 - (37)}
strLcopy(tabm4^.comment[9]^,'Base du plus grand rayon mou de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd13 - (38)}
strLcopy(tabm4^.comment[10]^,'Extrémité du plus grand rayon mou de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd6 - (39)}
strLcopy(tabm4^.comment[11]^,'Base du dernier rayon mou de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd8 - (40)}

```

```

strLcopy(tabm5^.comment[2]^,'Extrémité du dernier rayon mou de la nageoire dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{nd7 - (41)}
strLcopy(tabm5^.comment[3]^,'Extrémité du rayon mou le plus long de la nageoire pectorale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{npc3 - (42)}
strLcopy(tabm5^.comment[4]^,'Base du rayon mou le plus long de la nageoire pectorale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{npc4 - (43)}
strLcopy(tabm5^.comment[5]^,'Base inférieure de la nageoire pectorale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{npc2 - (44)}
strLcopy(tabm5^.comment[6]^,'Base supérieure de la nageoire pectorale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{npc1 - (45)}
strLcopy(tabm5^.comment[7]^,'Extrémité postérieure maximale de la tête juste derrière
l"opercule',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{op1=D - (46)}
strLcopy(tabm5^.comment[8]^,'Limite inférieure de la tête dans la continuité de l"axe Vx',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{op2 - (47)}
strLcopy(tabm5^.comment[9]^,'Limite postérieure inférieure de la mâchoire inférieure',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{pi2 - (48)}
strLcopy(tabm5^.comment[10]^,'Extrémité antérieure du limbe préoperculaire postérieur',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{pop4 - (49)}
strLcopy(tabm5^.comment[11]^,'Extrémité postérieure du limbe préoperculaire postérieur',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{pop3 - (50)}
strLcopy(tabm6^.comment[2]^,'Extrémité inférieure du limbe préoperculaire postérieur',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{pop2 - (51)}
strLcopy(tabm6^.comment[3]^,'Extrémité supérieure du limbe préoperculaire postérieur',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{pop1 - (52)}
strLcopy(tabm6^.comment[4]^,'Limite orbitale au niveau du neurocrâne',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{Ey1 - (53)}
strLcopy(tabm6^.comment[5]^,'Point ventral du postérieur-orbital',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{Ey2 - (54)}
strLcopy(tabm6^.comment[6]^,'Limite orbitale de l"inférieur orbital',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{Ey3 - (55)}
strLcopy(tabm6^.comment[7]^,'Point antérieur orbital',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{Ey4 - (56)}
strLcopy(tabm6^.comment[8]^,'Centre de l"oeil',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{Ey5 - (57)}
strLcopy(tabm6^.comment[9]^,'Limite inférieure du préorbital',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{porb - (58)}
strLcopy(tabm6^.comment[10]^,'Limite postérieur du maxillaire',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ls3 - (59)}
strLcopy(tabm6^.comment[11]^,'Limite postérieure inférieure de la lèvre supérieure',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ls4 - (60)}
strLcopy(tabm7^.comment[2]^,'Limite antérieure inférieure de la mâchoire inférieure',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{li2 - (61)}
strLcopy(tabm7^.comment[3]^,'Limite antérieure supérieure de la mâchoire inférieure',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{li1 - (62)}
strLcopy(tabm7^.comment[4]^,'Extrémité antérieure de la mâchoire supérieure',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ls1=E - (63)}
strLcopy(tabm7^.comment[5]^,'Limite inférieure du pédicelle prémaxillaire',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ls2 - (64)}
strLcopy(tabm7^.comment[6]^,'Limite supérieure du pédicelle prémaxillaire',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ps3 - (65)}
strLcopy(tabm7^.comment[7]^,'Point du pédicelle prémaxillaire',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ps-a - (66)}
strLcopy(tabm7^.comment[8]^,'Point entre le pédicelle prémaxillaire
+' et la courbure au niveau de l"oeil',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ps-b - (67)}
strLcopy(tabm7^.comment[9]^,'Point sur la courbure au niveau de l"oeil',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ps2 - (68)}
strLcopy(tabm7^.comment[10]^,'Point entre la courbure au niveau de l"oeil et la 1ère courbure
de la tête',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ps-c - (69)}
strLcopy(tabm7^.comment[11]^,'Point au niveau de la 1ère courbure de la tête',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ps1 - (70)}
strLcopy(tabm8^.comment[2]^,'Point entre la 1ère courbure de la tête et la base de la nageoire
dorsale',
sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{ps-d - (71)}
strLcopy(tabm8^.comment[3]^,'',sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{I}
strLcopy(tabm8^.comment[4]^,'',sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{II}

```



```

strLcopy(tabm8^.comment[5]^,"sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{III}
strLcopy(tabm8^.comment[6]^,"sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{IV}
strLcopy(tabm8^.comment[7]^,"sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{V}
strLcopy(tabm8^.comment[8]^,"sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{VI}
strLcopy(tabm8^.comment[9]^,"sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{VII}
strLcopy(tabm8^.comment[10]^,"sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{VIII}
strLcopy(tabm8^.comment[11]^,"sizeof(tabm^.comment[2]^)-1);{IX}
for i:=1 to 100 do begin typcol[i,1]:=6;typcol[i,2]:=3;end;
Result := IDRetry;
while (SetTimer(hWindow, 0, 100, nil) = 0) and (Result = IDRetry) do
Result := MessageBox(GetFocus,'Could not Create Timer', 'GDI Demo',
mb_RetryCancel);
if Result = IDCANCEL then PostQuitMessage(0);
end;

```

```

procedure tmywin.quitter(var Msg:Tmessage);

```

```

begin
if canclose then twindow.done;
end;

```

```

function TMyWin.CanClose: Boolean;

```

```

var
Reply : Integer;
tf:boolean;

```

```

begin
tf:= True;
if nouv then
begin

```

```

Reply := MessageBox(HWindow, 'Voulez-vous sauver le fichier?',
'attention,fichier modifié!', mb_YesNoCancel);

```

```

if Reply = id_Yes then
begin
tf:=tmywin.sauve;
end;
if reply= id_cancel then tf:=false;
end;
canclose:=tf;
end;

```

```

procedure TMywin.paint(paintdc: hdc;var paintinfo:Tpaintstruct);
begin

```

```

textout(paintDC,1,5,' n°:',4);
end;

```

```

procedure TMywin.ecriecran;

```

```

var
i,j:integer;
s:string;
mt:array[0..20] of char;
begin
EDnom^.transfer(@ecran^.nom,tf_setdata);

```

```

for i:=1 to 10 do
for j:=1 to 6 do
begin
str(ecran^.pts[i,j]:typcol[i,1]:typcol[i,2],s);
strcpy(mt,s);tabm^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
str(ecran^.pts[i+10,j]:typcol[i+10,1]:typcol[i+10,2],s);
strcpy(mt,s);tabm1^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
str(ecran^.pts[i+20,j]:typcol[i+20,1]:typcol[i+20,2],s);
strcpy(mt,s);tabm2^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
str(ecran^.pts[i+30,j]:typcol[i+30,1]:typcol[i+30,2],s);
strcpy(mt,s);tabm3^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
str(ecran^.pts[i+40,j]:typcol[i+40,1]:typcol[i+40,2],s);
strcpy(mt,s);tabm4^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
str(ecran^.pts[i+50,j]:typcol[i+50,1]:typcol[i+50,2],s);
strcpy(mt,s);tabm5^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
str(ecran^.pts[i+60,j]:typcol[i+60,1]:typcol[i+60,2],s);

```

```

strpcopy(mt,s);tabm6^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
str(ecran^.pts[i+70,j]:typcol[i+70,1]:typcol[i+70,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm7^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
str(ecran^.pts[i+80,j]:typcol[i+80,1]:typcol[i+80,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm8^.tabl^.setcase(mt,i+1,j);
end;
end;

procedure TMYwin.liecran;
var
er:integer;
begin
for i:=1 to 10 do
for j:=1 to 6 do
begin
tabm^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i,j],er);
tabm1^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i+10,j],er);
tabm2^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i+20,j],er);
tabm3^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i+30,j],er);
tabm4^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i+40,j],er);
tabm5^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i+50,j],er);
tabm6^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i+60,j],er);
tabm7^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i+70,j],er);
tabm8^.tabl^.getcase(mt,i+1,j,6);s:=strpas(mt);val(s,ecran^.pts[i+80,j],er);
end;
EDnom^.transfer(@ecran^.nom,tf_getdata);
end;

procedure TMywin.CHARGE(var Msg:Tmessage);
var
fich: file of poisson;
D:Pdialog;
retval:integer;
begin
D:=New(Ppoidlg,init(@self,Pchar('POIDLG')));
retval:=d^.execute;
if retval<>idcancel then
begin
assign(fich,nofilpoi);
if fexis(nofilpoi) then
begin
reset(fich);
tpos:=escotis;
seek(fich,tpos);
read(fich,ecran^);
close(fich);
nouv:=false;
change:=true;
ecriecran;
end;
end;
end;

procedure TMywin.impr(var Msg:Tmessage);
begin
messagebox(hwindow,'pour imprimer ouvrir le programme'+
#13#10+'listes','attention!',mb_ok);
end;

procedure TMywin.NOUVEAU(var Msg:Tmessage);
var
fich: file of poisson;
t1:longint;
ST:string;
mt:array[0..7] of char;
tf:boolean;
reply:integer;
i,j:integer;

```

```

begin
assign(fich,nofilpoi);
if fexis(nofilpoi) then reset(fich) else rewrite(fich);
tpos:=filesize(fich);
for i:=1 to 100 do
for j:=1 to 6 do ecran^.pts[i,j]:=0;
strcpy(ecran^.nom,"");
ecran^.numpech:=0;
ecran^.lieupech:=0;
for i:=1 to 10 do ecran^.coul[i]:=0;
for i:=1 to 20 do ecran^.eau[i]:=0;
nouv:=true;
change:=true;
ecriecran;
curnum:=0;
end;

```

```

procedure TMywin.SAUVED1(var Msg:Tmessage);
begin
TMYwin.sauve;
end;

```

```

function TMywin.SAUVE;
var
tt:array[0..7] of char;
fich: file of poisson;
tf:boolean;
ts:string;
begin
tf:=true;
tabm^.tabl^.select(1,1);
tabm1^.tabl^.select(1,1);
tabm2^.tabl^.select(1,1);
tabm3^.tabl^.select(1,1);
tabm4^.tabl^.select(1,1);
tabm5^.tabl^.select(1,1);
tabm6^.tabl^.select(1,1);
tabm7^.tabl^.select(1,1);
tabm8^.tabl^.select(1,1);
liecran;
if (strlen(ecran^.nom)<=2) then
begin
messagebox(Hwindow,'nom invalide'#13#10'sauvegarde non faite'
,'attention!',mb_ok);
tf:=false;
end;
ts:=strupas(ecran^.nom);
if (recherpoi(ts)<>-1) and (nouv) then
begin
messagebox(Hwindow,'nom existant'#13#10'sauvegarde non faite'
,'attention!',mb_ok);
tf:=false;
end;
if tf then
begin
assign(fich,nofilpoi);
if fexis(nofilpoi) then reset(fich) else rewrite(fich);
seek(fich,tpos);
write(fich,ecran^);
close(fich);
change:=false;
nouv:=false;
end;
sauve:=tf;
end;

```

```

procedure Tmywin.atsel(var Msg:Tmessage);

```

```

var
hwi:hwnd;
dc:hdc;
s,s1:string;
err:integer;
begin
dc:=getdc(hwindow);
strcpy(mt,' ');
textout(dc,400,5,mt,strlen(mt));
str(msg.wparam:2,s);
str(msg.lparam:2,s1);
hwi:=getfocus;
ligact:=msg.wparam;colact:=msg.lparam-1;
if ligact=2 then ligact:=1;
if ligact=4 then ligact:=3;
if ligact=6 then ligact:=5;
if ligact=1 then cumum:=0;
if ligact=3 then cumum:=2;
if ligact=5 then cumum:=4;
if hwi=tabm^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=1;strcpy(mt,'1'+s+','+s1);end;
if hwi=tabm1^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=2;strcpy(mt,'2'+s+','+s1);end;
if hwi=tabm2^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=3;strcpy(mt,'3'+s+','+s1);end;
if hwi=tabm3^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=4;strcpy(mt,'4'+s+','+s1);end;
if hwi=tabm4^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=5;strcpy(mt,'5'+s+','+s1);end;
if hwi=tabm5^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=6;strcpy(mt,'6'+s+','+s1);end;
if hwi=tabm3^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=7;strcpy(mt,'7'+s+','+s1);end;
if hwi=tabm4^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=8;strcpy(mt,'8'+s+','+s1);end;
if hwi=tabm5^.tabl^.zone^.hwindow then begin
tabact:=9;strcpy(mt,'9'+s+','+s1);end;
textout(dc,300,5,mt,strlen(mt));
releaseDC(hwindow,dc);
end;

```

```

procedure Tmywin.lect(var Msg:Tmessage);

```

```

var
hwi:hwnd;
dc:hdc;
s,s1:string;
err:integer;
begin
dc:=getdc(hwindow);
strcpy(mt,' ');
textout(dc,400,10,mt,strlen(mt));
str(msg.wparam:2,s);
str(msg.lparam:2,s1);
strcpy(mt,s+','+s1);
textout(dc,400,10,mt,strlen(mt));
releaseDC(hwindow,dc);
end;

```

{-----timer-----}

```

procedure tmywin.WMTimer(var Msg: TMessage);
{lecture des deux positions}
var
j:integer;
re1,re2:real;
dc:hdc;
s,s1,s2,s3:string;
begin
if pair=0 then begin

```

```

asm {conversion}
mov dx,$378
mov ax,$36
out dx,al
mov ax,$32
out dx,al
end;
for i:=1 to 100 do b:=0;
asm {lecture}
mov dx,$378
mov ax,$37
out dx,al
xor ax,ax
mov dx,$379
in al,dx
and ax,$F0
xor ax,$80
mov a,ax
mov dx,$378
mov ax,$16
out dx,al
xor ax,ax
mov dx,$379
in al,dx
xor ax,$80
and ax,$F0
mov b,ax
mov dx,$378
mov ax,$26
out dx,al
xor ax,ax
mov dx,$379
in al,dx
mov d,ax
xor ax,$80
and ax,$F0
mov c,ax
mov dx,$378
mov ax,$76
out dx,al
end;
end else begin
asm
mov dx,$378
mov ax,$76
out dx,al
mov ax,$72
out dx,al
end;
for j:=1 to 100 do b1:=0;
asm
mov dx,$378
mov ax,$77
out dx,al
xor ax,ax
mov dx,$379
in al,dx
and ax,$F0
xor ax,$80
mov a1,ax
mov dx,$378
mov ax,$56
out dx,al
xor ax,ax
mov dx,$379
in al,dx
xor ax,$80
and ax,$F0

```

```

mov b1,ax
mov dx,$378
mov ax,$66
out dx,al
xor ax,ax
mov dx,$379
in al,dx
mov d1,ax
xor ax,$80
and ax,$F0
mov c1,ax
mov dx,$378
mov ax,$26
out dx,al
end;
end;
pair:=1-pair;
dc:=getdc(hwindow);
strcpy(mt ' ');
textout(dc,400,20,mt,strlen(mt));
textout(dc,400,30,mt,strlen(mt));
textout(dc,400,10,mt,strlen(mt));
str(a/16+b*16+c:5:2,s3);
str(a1/16+b1*16+c1:5:2,s2);
re1:=(a/16+b*16+c)*cx+dx;re2:=(a1/16+b1*16+c1)*cy+dy;
str(re1:6:2,s);
str(re2:6:2,s1);
strcpy(mt,'x'+s+', y'+s1);
textout(dc,400,15,mt,strlen(mt));
if ((d and 8)<>0) and (bouton=0) then begin
strcpy(mt,' ');
textout(dc,400,20,mt,strlen(mt));
textout(dc,400,30,mt,strlen(mt));
re1:=(a/16+b*16+c)*cx+dx;re2:=(a1/16+b1*16+c1)*cy+dy;
str(re1:6:2,s);
str(re2:6:2,s1);
strcpy(mt,'x'+s+', y'+s1);
textout(dc,400,25,mt,strlen(mt));
if tabact=1 then
begin
tabm^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strcpy(mt,s);tabm^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strcpy(mt,s);tabm^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
if colact<10 then tabm^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else begin tabm1^.tabl^.select(2,1+curnum);tabact:=2;end;
end else
if tabact=2 then
begin
tabm1^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strcpy(mt,s);tabm1^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm1^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strcpy(mt,s);tabm1^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
if colact<10 then tabm1^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else begin tabm2^.tabl^.select(2,1+curnum);tabact:=3;end;
end else
if tabact=3 then
begin
tabm2^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strcpy(mt,s);tabm2^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm2^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strcpy(mt,s);tabm2^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);

```

```

if colact<10 then tabm2^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else begin tabm3^.tabl^.select(2,1+curnum);tabact:=4;end;
end else
if tabact=4 then
begin
tabm3^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm3^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm3^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm3^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
if colact<10 then tabm3^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else begin tabm4^.tabl^.select(2,1+curnum);tabact:=5;end;
end else
if tabact=5 then
begin
tabm4^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm4^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm4^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm4^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
if colact<10 then tabm4^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else begin tabm5^.tabl^.select(2,1+curnum);tabact:=6;end;
end else
if tabact=6 then
begin
tabm5^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm5^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm5^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm5^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
if colact<10 then tabm5^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else begin tabm6^.tabl^.select(2,1+curnum);tabact:=7;end;
end else
if tabact=7 then
begin
tabm6^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm6^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm6^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm6^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
if colact<10 then tabm6^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else begin tabm7^.tabl^.select(2,1+curnum);tabact:=8;end;
end else
if tabact=8 then
begin
tabm7^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm7^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm7^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm7^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
if colact<10 then tabm7^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else begin tabm8^.tabl^.select(2,1+curnum);tabact:=9;end;
end else
if tabact=9 then
begin
tabm8^.tabl^.select(colact+1,1+curnum);
str(re1:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm8^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
tabm8^.tabl^.select(colact+1,2+curnum);
str(re2:typcol[colact,1]:typcol[colact,2],s);
strpcopy(mt,s);tabm8^.tabl^.zone^.transfer(@mt,tf_setdata);
if colact<10 then tabm8^.tabl^.select(colact+2,1+curnum)
else

```

```

begin
if cumum<5 then
begin
  cumum:=cumum+2;
  tabm^.tabl^.select(2,1+cumum);tabact:=1;
end else
  messagebox(hwindow,'attention!','sauvegarder et faire nouveau',mb_ok);
end;
end;
end;
bouton:=d and 8;
releaseDC(hwindow,dc);
end;

procedure transf(i:real);
var
s,s1:string[30];
mt:array[0..100] of char;
begin
str(i:6:2,s);s:=s+#13#10;strcpy(mt,s);
strcat(buf^,mt);
end;

procedure transf1(i,j:real);
var
s,s1:string[12];
mt:array[0..100] of char;
begin
str(i:6:2,s);str(j:6:2,s1);s:=s+#9+s1+#13#10;strcpy(mt,s);
strcat(buf^,mt);
end;

{-----fonctions de transfert-----}
procedure TMywin.copier(var Msg: TMessage);
var
strglH:thandle;
strglp:pchar;
q,k:real;
j,i:integer;
s,s1:string[30];
mt:array[0..100] of char;
begin
strcpy(buf^,"");
strglh:=globalalloc(gmem_moveable,30000);
if strglh<>0 then
begin
strglp:=globallock(strglh);
if strglp<> nil then
begin
transff;
strcpy(strglp,buf^);
globalunlock(strglh);
if openclipboard(hwindow) then
begin
emptyclipboard;
setclipboarddata(cf_text,strglh);
closeclipboard;
end
else globalfree(strglh);
end
else globalfree(strglh);
end;
end;

procedure TMywin.copierdata(var Msg: TMessage);
var
strglH:thandle;
strglp:pchar;

```



```

q,k:real;
j,i:integer;
s,s1:string[30];
mt:array[0..100] of char;
begin
strcpy(buf^,"");
strglh:=globalalloc(gmem_moveable,30000);
if strglh<>0 then
begin
strglp:=globallock(strglh);
if strglp<> nil then
begin
transdata;
strcpy(strglp,buf^);
globalunlock(strglh);
if openclipboard(hwnd) then
begin
emptyclipboard;
setclipboarddata(cf_text,strglh);
closeclipboard;
end
else globalfree(strglh);
end
else globalfree(strglh);
end;
end;

```

```

procedure tmywin.transdata;

```

```

var
s,s1:string[12];
mt:array[0..100] of char;
i:integer;
begin
liecran;
poi^:=ecran^;
for i:=1 to 90 do begin
{str(i:3,s);
s:=s+#9;
strcpy(mt,s);
strcat(buf^,mt);}
for j:=1 to 6 do begin
str(poi^.pts[i,j]:6:2,s);s:=s+#9;strcpy(mt,s);
strcat(buf^,mt);
end;
strcat(buf^,#13#10);
end;
end;

```

```

procedure tmywin.transff;

```

```

begin
liecran;
poi^:=ecran^;
transf(dist(1,2)); {Tnc1+Tq1 - [nc1=A;nc2]}
transf(dist(1,3)); {Tnc1+Tnc2 - [nc1=A;nc3]}
transf(dist(1,4)); {CFL+Tnc2+Tnc3 - [nc1=A;nc4]}
transf(dist(1,5)); {Tnc3+Tnc4 - [nc1=A;nc5]}
transf(dist(1,6)); {Tnc4+Tq2 - [nc1=A;nc6]}
transf(dist(1,7)); {CFSc - [nc1=A;nc7]}
transf(dist(1,8)); {Tq1+Tq3 - [nc1=A;pd1]}
transf(dist(1,9)); {Tq2+Tq3 - [nc1=A;pd2]}
transf(dist(1,11)); {Axe H1+Axe V1 +Gl+PrLI - [nc1=A;ll2]}
transf(dist(1,29)); {CPL - [nc1=A;nd6]}
transf(dist(1,49)); {Axe H2+Axe V2+SL+DHI+PPI+Gl'+LSno+DHP+PrLI' - [nc1=A;ls1=E]}
transf(dist(2,3)); {Tnc1 - [nc2;nc3]}
transf(dist(2,8)); {Tq1 - [nc2;pd1]}
transf(dist(3,4)); {Tnc2 - [nc3;nc4]}
transf(dist(4,5)); {Tnc3 - [nc4;nc5]}
transf(dist(4,49)); {TL - [nc4;ls1=E]}

```

transf(dist(5,6)); {Tnc4 - [nc5;nc6]}
 transf(dist(6,9)); {Tq2 - [nc6;pd2]}
 transf(dist(6,12)); {APE - [nc6;na6]}
 transf(dist(8,9)); {CPD+Tq3+Tq4 - [pd1;pd2]}
 transf(dist(8,12)); {Tq4+Tq5 - [pd1;na6]}
 transf(dist(8,28)); {Tq5 - [pd1;nd6]}
 transf(dist(9,12)); {Tq4 - [pd2;na6]}
 transf(dist(12,13)); {Tna4 - [na6;na5]}
 transf(dist(12,14)); {APE - [na6;na4]}
 transf(dist(12,17)); {AFbL+Tc1+Tna4 - [na6;na1]}
 transf(dist(12,28)); {Tc1+Tq5 - [na6;nd6]}
 transf(dist(13,14)); {Tna3 - [na5;na4]}
 transf(dist(13,17)); {Tna3+Tna4 - [na5;na1]}
 transf(dist(14,15)); {Tna2 - [na4;na3]}
 transf(dist(14,17)); {Tna2+Tna3 - [na4;na1]}
 transf(dist(15,16)); {Tna1 - [na3;na2]}
 transf(dist(15,17)); {Tna1+Tna2 - [na3;na1]}
 transf(dist(16,17)); {Tna1 - [na2;na1]}
 transf(dist(17,18)); {Tc4 - [na1;npl1]}
 transf(dist(17,28)); {Tc1+Tc2 - [na1;nd6]}
 transf(dist(17,29)); {Tc2+Tc3 - [na1;nd7]}
 transf(dist(17,30)); {Tc3+Tc4 - [na1;nd8]}
 transf(dist(17,49)); {dSnA - [na1;ls1=E]}
 transf(dist(18,19)); {VFL+Tnpl - [npl1;npl2]}
 transf(dist(18,20)); {Tnpl - [npl1;npl3]}
 transf(dist(18,21)); {Tc6 - [npl1;pi1=B]}
 transf(dist(18,22)); {Tc5+Tc6 - [npl1;nd9=C]}
 transf(dist(18,30)); {Tc4+Tc5 - [npl1;nd8]}
 transf(dist(18,49)); {dSnV - [npl1;ls1=E]}
 transf(dist(19,20)); {Tnpl - [npl2;npl3]}
 transf(dist(21,22)); {BD+Tc6+Tc7 - [pi1=B;nd9=C]}
 transf(dist(21,34)); {Tc7+Tc9 - [pi1=B;op1=D]}
 transf(dist(21,35)); {Tc9 - [pi1=B;op2]}
 transf(dist(22,23)); {Tc8+Tnd1 - [nd9=C;nd1]}
 transf(dist(22,24)); {Tnd1+Tnd2 - [nd9=C;nd2]}
 transf(dist(22,25)); {Tnd2+Tnd3 - [nd9=C;nd3]}
 transf(dist(22,30)); {Tc5+Tnd3 - [nd9=C;nd8]}
 transf(dist(22,34)); {Tc7+Tc8 - [nd9=C;op1=D]}
 transf(dist(23,24)); {Tnd1 - [nd1;nd2]}
 transf(dist(23,28)); {DFbL - [nd1;nd6]}
 transf(dist(23,34)); {Tc8+Tt4 - [nd1;op1=D]}
 transf(dist(23,40)); {DHP+Tt5 - [nd1;ps1]}
 transf(dist(23,45)); {Tt4+Tt5 - [nd1;Ey5]}
 transf(dist(23,49)); {dSnD - [nd1;ls1=E]}
 transf(dist(24,25)); {Tnd2 - [nd2;nd3]}
 transf(dist(25,26)); {Tnd4 - [nd3;nd4]}
 transf(dist(25,30)); {Tnd3+Tnd4 - [nd3;nd8]}
 transf(dist(26,27)); {Tnd6 - [nd4;nd5]}
 transf(dist(26,29)); {Tnd5+Tnd6 - [nd4;nd7]}
 transf(dist(26,30)); {Tnd4+Tnd5 - [nd4;nd8]}
 transf(dist(27,28)); {Tnd7 - [nd5;nd6]}
 transf(dist(27,29)); {Tnd6+Tnd7 - [nd5;nd7]}
 transf(dist(28,29)); {Tc2+Tnd7 - [nd6;nd7]}
 transf(dist(29,30)); {Tc3+Tnd5 - [nd7;nd8]}
 transf(dist(31,32)); {PFbL+Tnpc - [npc1;npc2]}
 transf(dist(31,33)); {PFL+Tnpc - [npc1;npc3]}
 transf(dist(31,49)); {dSnP - [npc1;ls1=E]}
 transf(dist(32,33)); {Tnpc - [npc2;npc3]}
 transf(dist(34,35)); {Tc9+Tt1 - [op1=D;op2]}
 transf(dist(34,45)); {Tt3+Tt4 - [op1=D;Ey5]}
 transf(dist(34,49)); {HL+Tt2+Tt3 - [op1=D;ls1=E]}
 transf(dist(34,56)); {Tt1+Tt2 - [op1=D;pi2]}
 transf(dist(35,56)); {Tt1 - [op2;pi2]}
 transf(dist(36,37)); {PrLl+PrLl' - [pop4;pop3]}
 transf(dist(36,43)); {ChD - [pop4;Ey3]}
 transf(dist(38,39)); {Axe Vx+MxPE - [pop2;pop1]}
 transf(dist(40,45)); {Tt5+Tt6 - [ps1;Ey5]}
 transf(dist(40,46)); {DHP+Tt6 - [ps1;ps2]}

transf(dist(41,43)); {EyD+LTh - [Ey1;Ey3]}
 transf(dist(42,44)); {EyL - [Ey2;Ey4]}
 transf(dist(44,48)); {POD - [Ey4;porb]}
 transf(dist(44,49)); {SnL - [Ey4;ls1=E]}
 transf(dist(44,51)); {MxPE - [Ey4;ls3]}
 transf(dist(45,46)); {Tt6+Tt7 - [Ey5;ps2]}
 transf(dist(45,47)); {Tt7+Tt8 - [Ey5;ps3]}
 transf(dist(45,49)); {Tt3+Tt8 - [Ey5;ls1=E]}
 transf(dist(46,47)); {DHI+DHP+Tt7 - [ps2;ps3]}
 transf(dist(47,49)); {PPL+Tt8 - [ps3;ls1=E]}
 transf(dist(47,50)); {PPI+SnA+LSno - [ps3;ls2]}
 transf(dist(49,50)); {LTh - [ls1=E;ls2]}
 transf(dist(49,51)); {UJL - [ls1=E; ls3]}
 transf(dist(49,52)); {GI+GI' - [ls1=E;ls4]}
 transf(dist(49,55)); {LJAE - [ls1=E;li3]}
 transf(dist(49,56)); {Tt2 - [ls1=E;pi2]}
 transf(dist(53,54)); {LSnO - [li1;li2]}
 transf(dist(53,55)); {LJAE - [li1;li3]}
 transf(dist(53,56)); {LJL - [li1;pi2]}
 transf(dist(54,56)); {SnA - [li2;pi2]}
 transf(dist(47,57)); {Tête1 - [ps3;ps-a]}
 transf(dist(57,58)); {Tête2 - [ps-a;ps-b]}
 transf(dist(58,46)); {Tête3 - [ps-b;ps2]}
 transf(dist(46,59)); {Tête4 - [ps2;ps-c]}
 transf(dist(59,60)); {Tête5 - [ps-c;ps-d]}
 transf(dist(60,40)); {Tête6 - [ps-d;ps1]}

transf(disthor(4,49)); {TL'}
 transf(disthor(1,4)); {CFL'}
 transf(disthor(1,7)); {CFSc'}
 transf(disthor(1,28)); {CPL'}
 transf(disthor(12,17)); {AFbL'}
 transf(disthor(17,49)); {dSnA'}
 transf(disthor(18,19)); {VFL'}
 transf(disthor(18,49)); {dSnV'}
 transf(disthor(23,28)); {DFbL'}
 transf(disthor(23,49)); {dSnD'}
 transf(disthor(31,33)); {PFL'}
 transf(disthor(31,49)); {dSnP'}
 transf(disthor(34,49)); {HL'}
 transf(disthor(36,43)); {ChD'}
 transf(disthor(42,44)); {EyL'}
 transf(disthor(44,48)); {POD'}
 transf(disthor(44,49)); {SnL'}
 transf(disthor(49,51)); {UJL'}
 transf(disthor(53,56)); {LJL'}

transf(distvert(21,22)); {BD'}
 transf(distvert(8,9)); {CPD'}
 transf(distvert(31,32)); {PFbL'}
 transf(distvert(41,43)); {EyD'}
 transf(distvert(47,49)); {PPL'}

transf(rapport(4,49,1,49)); {TL/SL}
 transf(rapport(21,22,1,49)); {BD/SL}
 transf(rapport(1,4,1,49)); {CFL/SL}
 transf(rapport(1,28,1,49)); {CPL/SL}
 transf(rapport(8,9,1,49)); {CPD/SL}
 transf(rapport(12,17,1,49)); {AFbL/SL}
 transf(rapport(17,49,1,49)); {dSnA/SL}
 transf(rapport(18,19,1,49)); {VFL/SL}
 transf(rapport(18,49,1,49)); {dSnV/SL}
 transf(rapport(23,28,1,49)); {DFbL/SL}
 transf(rapport(23,49,1,49)); {dSnD/SL}
 transf(rapport(31,32,1,49)); {PFbL/SL}
 transf(rapport(31,33,1,49)); {PFL/SL}
 transf(rapport(31,49,1,49)); {dSnP/SL}
 transf(rapport(34,49,1,49)); {HL/SL}

transf(rapport(36,43,34,49));{ChD/HL}
 transf(rapport(42,44,34,49));{EyL/HL}
 transf(rapport(44,48,34,49));{POD/HL}
 transf(rapport(44,49,34,49));{SnL/HL}
 transf(rapport(47,49,34,49));{PPL/HL}
 transf(rapport(49,51,34,49));{UJL/HL}
 transf(rapport(53,56,34,49));{LJL/HL}
 transf(rapport(1,7,1,4));{CFSc/CFL}
 transf(rapport(1,28,8,9));{CPL/CPD}
 transf(rapport(8,9,1,28));{CPD/CPL}
 transf(rapport(41,43,42,44));{EyD/EyL}
 transf(rapport(41,43,49,50));{LTh=EyD/{ls1=E;ls2}}
 transf(rapport(12,14,6,12));{APE=[na6;na4]/[nc6;na6]}

transf(rapporthor(4,49,1,49));{TL'/SL}
 transf(rapporthor(1,4,1,49));{CFL'/SL}
 transf(rapporthor(1,28,1,49));{CPL'/SL}
 transf(rapporthor(12,17,1,49));{AFbL'/SL}
 transf(rapporthor(17,49,1,49));{dSnA'/SL}
 transf(rapporthor(18,19,1,49));{VFL'/SL}
 transf(rapporthor(18,49,1,49));{dSnV'/SL}
 transf(rapporthor(23,28,1,49));{DFbL'/SL}
 transf(rapporthor(23,49,1,49));{dSnD'/SL}
 transf(rapporthor(31,33,1,49));{PFL'/SL}
 transf(rapporthor(31,49,1,49));{dSnP'/SL}
 transf(rapporthor(34,49,1,49));{HL'/SL}
 transf(rapporthor(36,43,34,49));{ChD'/HL'}
 transf(rapporthor(42,44,34,49));{EyL'/HL'}
 transf(rapporthor(44,48,34,49));{POD'/HL'}
 transf(rapporthor(44,49,34,49));{SnL'/HL'}
 transf(rapporthor(49,51,34,49));{UJL'/HL'}
 transf(rapporthor(53,56,34,49));{LJL'/HL'}
 transf(rapporthor(1,7,1,4));{CFSc'/CFL'}
 transf(rapporthor(12,14,6,12));{APE'=[na6;na4]/[nc6;na6]}
 transf(rapportvert(41,43,42,44));{BD'/SL}
 transf(rapportvert(41,43,42,44));{CPD'/SL}
 transf(rapportvert(41,43,49,50));{PFbL'/SL}}
 transf(rapportvert(41,43,42,44));{PPL'/HL'}
 transf(rapportvert(41,43,42,44));{CPD'/CPL'}
 transf(rapportvert(41,43,42,44));{EyD'/EyL'}
 transf(rapportvert(41,43,42,44));{LTh'=EyD'/{ls1=E;ls2}}

transf(angle(1,49,46,47));{DHI}
 transf(angle(1,49,47,50));{PPI}
 transf(angle(47,50,54,56));{SnA}
 transf(angle(1,11,49,52));{GI}
 transf(angle(1,49,49,52));{GI'}
 transf(angle(47,50,53,54));{LSnO}
 transf(angle(38,39,44,51));{MxPE}
 transf(angle(1,11,36,37));{PrL}
 transf(angle(1,49,36,37));{PrL'}
 transf(angle(47,57,58,46));{Tête1 - courbure inférieure de la tête au niveau de l'oeil}
 transf(angle(46,59,60,40));{Tête2 - courbure supérieure de la tête}

transf(surface(1,2,3));{Tnc1}
 transf(surface(1,3,4));{Tnc2}
 transf(surface(1,4,5));{Tnc3}
 transf(surface(1,5,6));{Tnc4}
 transf(surface(15,16,17));{Tna1}
 transf(surface(14,15,17));{Tna2}
 transf(surface(13,14,17));{Tna3}
 transf(surface(12,13,17));{Tna4}
 transf(surface(22,23,24));{Tnd1}
 transf(surface(22,24,25));{Tnd2}
 transf(surface(22,25,30));{Tnd3}
 transf(surface(25,26,30));{Tnd4}
 transf(surface(26,29,30));{Tnd5}
 transf(surface(26,27,29));{Tnd6}

```

transf(surface(27,28,29));{Tnd7}
transf(surface(18,19,20));{Tnpl}
transf(surface(31,32,33));{Tnpc}
transf(surface(1,2,8));{Tq1}
transf(surface(1,6,9));{Tq2}
transf(surface(1,8,9));{Tq3}
transf(surface(8,9,12));{Tq4}
transf(surface(8,12,28));{Tq5}
transf(surface(12,17,28));{Tc1}
transf(surface(17,28,29));{Tc2}
transf(surface(17,29,30));{Tc3}
transf(surface(17,18,30));{Tc4}
transf(surface(18,22,30));{Tc5}
transf(surface(18,21,22));{Tc6}
transf(surface(21,22,34));{Tc7}
transf(surface(22,23,34));{Tc8}
transf(surface(21,34,35));{Tc9}
transf(surface(34,35,56));{Tt1}
transf(surface(34,49,56));{Tt2}
transf(surface(34,45,49));{Tt3}
transf(surface(23,34,45));{Tt4}
transf(surface(23,40,45));{Tt5}
transf(surface(40,45,46));{Tt6}
transf(surface(45,46,47));{Tt7}
transf(surface(45,47,49));{Tt8}
end;

```

{-----fonctions Tpoidlg-----}

```

procedure Tpoidlg.setupwindow;

```

```

var
test:pchar;
fich: file of poisson;
trans: ppoisson;
i,po:longint;
j:integer;
tf:boolean;
begin
trans:=new(ppoisson);
Tdialog.setupwindow;
assign(fich,nofilpoi);
if fexis(nofilpoi) then
begin
reset(fich);
tf:=true;
for i:=0 to filesize(fich)-1 do
begin
seek(fich,i);
read(fich,trans^);
po:=SendDlgItemMsg(601,cb_addstring,0,longint(@trans^.nom));
senddlgitemmsg(601,cb_setitemdata,po,i);end;
close(fich);
end;
dispose(trans);
end;

```

```

function Tpoidlg.CanClose: Boolean;

```

```

var
po:longint;
begin
po:=SendDlgItemMsg(601,cb_getcursel,0,0);
if po<0 then
begin
canclose:=false;
messagebox(Hwindow,'il faut annuler ou choisir un fichier','attention!!',mb_ok)
end
else
begin
canclose:=true;

```

```

    escotis:=SendDlgItemMsg(601,cb_getitemdata,po,0);
end;
end;

      {-----procedures tmyap-----}
procedure TMyAp.InitMainWindow;
begin
    MainWindow := New(PMyWin, Init(nil,
'Saisie morphométrique 2D des poissons'))
end;

      {-----}
      { Main program: }
      {-----}

var
    MyApp : TMyAp;
begin
    MyApp.Init('Saisie poissons');
    MyApp.Run;
    MyApp.Done;
end.

```


Annexe 3
Tableaux des données
concernant les pêches effectuées
à Nyamatala Island

Abréviations utilisées

N°	Numéro du poisson
Pêche	Numéro de la pêche
B	<i>Haplochromis</i> "velvet black"
G	<i>Haplochromis nigricans</i>
Y	<i>Haplochromis nyererei</i>
K	<i>Haplochromis</i> "rockkribensis"
S	<i>Haplochromis</i> "pseudonigricans"
Labeo	<i>Labeo victorianus</i>
Lates	<i>Lates niloticus</i>
Bagrus	<i>Bagrus docmac</i>
M	Mâle
F	Femelle
Stade	Stade de maturation
Graisse	Contenu des viscères en graisse
NES	Nombre d'ocelles
Engin	Engin de pêche
L	Ligne
1.0, 1.25, 1.5	maille de filet (en pouces)

Pour les tableaux des données morphométriques, se référer au texte pour les variables.

Pour les noms des poissons :

- la première lettre indique l'espèce ;
- la deuxième le numéro de la pêche ;
- le chiffre est le numéro du poisson ;
- la lettre M ou F indique le sexe ;
- le dernier chiffre est la longueur standard en mm.

Le premier tableau donne des caractéristiques biologiques.
Les tableaux suivants sont les données morphométriques.

Données biologiques

N°	Pêche	Espèce	Sexe	Stade	Graisse	NES	Engins	N°	Pêche	Espèce	Sexe	Stade	Graisse	NES	Engins
1	A	G	M	4	1	?	1,5	62	A	Y	M	3,5	2,5	4,5	L
2	A	G	M	4	2,5	?	1,5	63	A	Y	M	4,5	3	3	L
3	A	G	M	3	2	3	1,5	64	A	Y	M	3	3	6	L
4	A	G	F	3	2,5	3	1,5	65	A	Y	M	3	3	3	L
5	A	Y	M	4	3	2	1,5	66	A	Y	M	3	3	3,5	L
6	A	Y	M	4	3	2	1,5	67	A	Y	M	2,5	3	4	L
7	A	B	M	2	3	1	1,5	68	A	Y	M	2	2,5	2,5	L
8	A	Lates					1,5	69	A	Y	M	3	2	3	L
9	A	Lates					1,5	70	A	Y	M	2,5	1,5	3,5	L
10	A	Labeo					1,5	71	A	Y	M	2	1,5	2	L
11	A	Labeo					1,5	72	A	Y	M	2,5	2	1	L
12	A	Labeo					1,5	73	A	Y	M	2	1,5	2,5	L
13	A	Labeo					1,5	74	A	Y	M	3	2	3,5	L
14	A	B	F	3	3	1	1,5	75	A	Y	M	2	2	2	L
15	A	B	M	2	2	1	1	76	A	Y	M	2,5	2	2	L
16	A	K	M	4	2	5	1,5	77	A	Y	F	3	1,5	0	L
17	A	K	M	3,5	2	5	1,5	78	A	Y	M	2,5	1,5	3	L
18	A	G	M	4	3	3	1,5	79	A	Y	M	2	2	3,5	L
19	A	G	M	4	1	4	1,5	80	A	Y	M	2	1,5	2,5	L
20	A	S	F	3	3	2	1,5	81	A	Y	M	2	1,5	3	L
21	A	B	M	3	2	2	1,5	82	A	Y	M	2	1,5	2,5	L
22	A	G	M	4	3	3,5	1,5	83	A	Y	F	3	1	0	L
23	A	Labeo					1,25	84	A	Y	F	2,5	1,5	2,5	L
24	A	Labeo					1,25	85	A	Y	M	2	1,5	2	L
25	A	Labeo					1,25	86	A	Y	M	2	1	2	L
26	A	Y	M	2	2	1	1,25	87	A	Y	M	2	1,5	1,5	L
27	A	G	F	3	3	1	1,25	88	A	Bagrus					L
28	A	Labeo					1,25	89	A	Bagrus					L
29	A	B	M	2	1	1	1,25	1	B	Y	M	4	3	4	1,5
30	A	B					1,25	2	B	Y	M	4	3	6	1,5
31	A	B	F	3,5	2	1	1,25	3	B	Y	M	3	2,5	2	1,5
32	A	G	F	3	1	?	1,25	4	B	Y	M	5	3	3	1,5
33	A	K	F	4,5	0	1	L	5	B	G	M	3	2,5	2,5	1,5
34	A	S	M	2	0	2	L	6	B	B	F	3	2,5	1	1,5
35	A	Y	M	3	2	5	L	7	B	B	F	2,5	1	1	1,5
36	A	G	M	5	1	3	L	8	B	B	M	3	2	3	1,5
37	A	G	M	3	1	3,5	L	9	B	Y	M	5	2,5	3	1,5
38	A	G	M	3	1	3	L	10	B	Y	M	4	3	4	1,5
39	A	G	F	3,5	1	2	L	11	B	Y	M	3,5	2	5	1,5
40	A	B	M	2	0	2	L	12	B	Y	M	3	3	4	1,5
41	A	G	F	2,5	0,5	1	L	13	B	B	M	3	1	2,5	1,25
42	A	B	M	3	2	4	L	14	B	K	M	2,5	3	6,5	1,5
43	A	B	M	3	2,5	2,5	L	15	B	Y	M	4	3	5,5	1,5
44	A	B	F	3	1,5	2	L	16	B	G	M	3	0	3,5	L
45	A	B	F	5	2	1	L	17	B	G	F	4	0	2	L
46	A	B	M	3	0,5	3	L	18	B	Y	M	5	3	4	L
47	A	B	M	2	2	3	L	19	B	Y	M	5	3	5	L
48	A	B	M	3	1,5	2	L	20	B	Y	M	2	0	2,5	L
49	A	B	F	3	2,5	0	L	21	B	Y	F	5	0,5	1	L
50	A	B	M	3	2	3	L	22	B	Y	F	3	0,5	2	L
51	A	B	M	2,5	2	1	L	23	B	Y	M	3	0	2	L
52	A	B	M	2	1,5	2	L	24	B	Y	F	3	0	0	L
53	A	B	M	2	1,5	4	L	25	B	Y	F	3,5	1	3	L
54	A	B	F	2	1,5	2	L	26	B	Y	F	3	0	1	L
55	A	B	M	3	2	2	L	27	B	Y	F	4	2,5	0	L
56	A	Y	F	4	2,5	1	L	28	B	Y	F	5	0	0	L
57	A	Y	F	3	2	0	L	29	B	Y	F	3	0	0	L
58	A	Y	F	3	1	0	L	30	B	Y	F	3	1	0	L
59	A	Y	F	4,5	2	2	L	31	B	B	F	3	1,5	3	L
60	A	Y	F	3	2	0	L	32	B	B	F	3,5	2	3	L
61	A	Y	F	5	1	2	L	33	B	Labeo					1,5
								34	B	Labeo					1,5

Données morphométriques

Variables Poissons	Traditionnelle																					
	SL	BD	CPLd	CPLv	CPD	VFL	pVFL	PFL	PFLd	PFLv	DFdL	DFPaA	DFPaP	DFPaF	DFPaFv	DFPaFv	DFPaFv	DFPaFv	DFPaFv	DFPaFv	DFPaFv	DFPaFv
BA07M	90.71	35.48	13.08	15.00	10.34	12.66	35.39	24.71	6.04	28.96	52.77	34.55	44.23	15.98	56.07	28.97	19.03	19.70	35.01	49.10	19.34	37.17
BA14F	82.55	32.68	12.61	12.04	10.80	9.83	36.01	23.26	6.88	29.59	48.18	31.74	39.99	14.61	49.84	25.28	16.84	16.53	31.56	42.57	17.10	35.53
BA15M	49.61	18.53	6.85	6.95	5.06	22.04	13.51	4.44	18.47	47.01	19.63	24.71	11.47	31.45	15.84	10.57	11.26	18.80	25.45	9.71	33.95	
BA21M	78.80	32.25	10.83	11.92	10.71	11.28	32.76	21.22	6.29	28.11	45.35	31.48	38.99	13.78	50.08	24.91	15.97	15.54	31.52	41.29	17.41	36.61
BA25M	78.56	31.20	11.35	12.86	12.05	11.57	31.65	19.93	7.07	25.49	45.08	29.07	39.83	14.77	49.09	25.92	16.44	17.80	29.98	42.56	16.32	31.50
BA31F	77.21	33.36	11.40	12.42	10.32	9.29	32.59	20.04	6.18	26.63	43.98	29.24	38.77	14.45	48.72	24.73	16.10	16.95	31.76	41.24	16.30	30.19
BA40M	81.55	22.65	9.78	11.13	8.82	4.22	23.78	14.62	4.69	19.24	36.04	23.26	29.63	11.10	39.18	19.45	14.17	14.21	25.03	35.22	13.20	37.39
BA42M	106.09	44.47	16.81	16.63	14.81	11.69	41.83	24.39	8.11	32.76	61.93	37.51	53.78	17.85	66.37	34.93	21.30	20.97	42.11	57.92	32.22	67.29
BA43M	104.36	35.72	16.88	17.82	14.12	14.35	39.47	24.29	8.42	31.39	60.32	36.29	52.16	18.75	65.30	34.50	20.07	23.17	40.23	58.20	23.71	65.80
BA44F	83.79	31.70	12.57	13.66	10.49	10.19	34.71	23.33	6.76	26.60	45.92	31.81	39.89	13.25	50.74	25.29	16.58	18.48	32.40	43.21	18.18	33.71
BA45F	71.50	30.15	10.71	11.26	8.69	9.55	31.85	20.91	5.70	26.55	37.77	28.96	34.97	12.75	43.33	22.10	14.55	15.44	29.48	37.34	14.10	48.00
BA46M	71.10	28.48	9.91	11.24	8.04	8.10	29.70	19.65	4.90	23.87	41.69	26.42	33.06	12.57	45.18	23.40	14.64	15.25	29.43	38.96	16.12	42.24
BA47M	78.86	32.67	11.34	11.65	10.74	9.76	33.41	20.70	6.47	26.25	45.28	30.71	34.69	13.65	50.12	25.25	15.73	16.16	31.71	41.49	18.23	30.55
BA48M	78.63	30.72	11.34	11.13	10.00	10.67	32.90	20.37	6.34	26.45	44.66	29.93	39.18	15.01	48.71	25.67	16.17	19.84	31.59	42.68	16.07	31.15
BA49F	79.24	28.24	11.51	11.58	10.87	1.17	33.06	20.10	7.48	24.36	45.37	29.39	38.97	14.36	50.55	25.41	15.62	16.34	32.03	43.35	17.82	31.39
BA50M	76.18	30.48	11.09	12.21	10.88	9.52	32.53	20.17	6.60	26.62	42.66	28.96	37.61	14.95	47.11	25.32	16.40	16.73	30.84	41.11	14.00	49.65
BA51M	78.89	32.35	10.50	11.54	11.37	9.31	32.66	19.71	7.35	25.35	46.47	29.73	39.87	14.21	50.77	25.99	16.59	16.33	31.64	43.01	17.74	31.29
BA52M	74.29	27.90	11.04	12.22	10.22	9.20	29.66	20.52	6.75	24.12	42.10	28.47	36.95	13.36	46.03	24.29	15.31	15.51	29.66	40.74	15.96	47.78
BA53M	75.71	29.63	11.20	12.86	10.27	8.12	31.52	19.53	6.96	24.53	43.22	29.34	36.27	13.85	46.81	24.37	15.67	16.06	32.96	42.50	16.22	47.69
BA54F	70.16	29.51	9.84	10.61	10.34	9.57	29.32	18.33	7.02	21.80	39.49	25.83	35.48	12.76	44.46	22.70	14.61	15.08	26.32	38.88	15.62	46.29
BA55M	63.54	24.65	9.81	10.64	9.30	7.73	25.81	16.02	5.80	19.54	35.99	23.16	32.17	11.73	39.53	20.11	13.77	14.18	24.33	33.84	12.70	41.86
BB06F	87.89	37.53	12.81	14.37	11.96	11.74	37.76	24.19	6.36	31.01	50.84	34.02	43.12	15.30	55.48	27.40	17.96	17.28	37.24	46.07	17.66	37.49
BB07F	94.51	38.52	13.52	15.64	11.77	12.38	40.92	24.22	6.91	33.26	53.84	35.65	45.77	17.02	58.35	30.72	18.54	21.91	39.28	50.73	20.42	60.63
BB08M	96.64	40.83	13.80	15.02	13.71	12.10	41.51	27.08	7.92	32.58	57.31	34.75	50.10	17.35	62.09	33.08	19.23	21.51	40.27	55.89	21.61	65.25
BB13M	76.43	31.37	10.84	12.31	9.98	9.91	33.05	19.92	5.63	26.26	43.32	28.71	37.77	12.31	46.56	24.23	14.60	15.80	31.55	41.28	16.22	30.19
BB31F	92.16	38.17	11.71	14.20	12.79	10.34	35.55	25.57	7.26	32.31	56.12	36.12	46.18	15.77	59.92	29.51	17.61	17.80	38.46	50.94	20.42	58.73
BB32F	86.67	34.12	12.97	12.91	11.11	10.77	36.49	23.64	7.59	28.96	50.46	33.17	44.95	15.07	56.06	28.00	18.07	17.71	34.59	47.41	19.52	58.70
GA01M	80.93	34.73	10.75	11.18	10.95	13.13	31.62	23.19	7.20	26.63	49.95	30.23	43.46	14.67	55.09	27.87	16.17	16.59	33.77	45.73	19.74	32.03
GA02M	83.49	35.17	11.09	11.75	11.90	12.11	32.37	20.50	7.12	25.41	50.66	31.14	44.22	15.02	55.94	28.54	15.83	17.05	34.51	47.73	20.17	33.92
GA03M	83.98	34.43	12.97	13.21	11.45	12.55	32.49	17.83	6.10	25.85	49.38	29.55	43.52	15.92	54.90	27.77	18.11	18.15	33.26	46.96	18.77	34.22
GA04F	84.77	38.88	13.01	15.91	12.68	12.49	37.08	24.96	6.26	29.07	52.46	33.17	47.01	16.71	58.98	29.45	18.26	18.34	38.25	48.48	20.36	37.77
GA18M	87.64	35.99	14.39	15.60	9.80	12.67	32.97	24.64	7.43	26.27	52.76	30.23	45.07	17.09	57.65	29.01	19.53	20.31	34.27	47.93	19.13	34.45
GA19M	84.56	37.30	14.53	14.29	9.76	13.87	35.44	26.76	7.46	27.38	50.67	32.11	47.69	16.75	57.80	29.75	17.67	19.99	37.97	49.41	20.03	37.95
GA22M	93.31	41.47	16.47	18.69	12.38	13.04	35.29	25.22	8.71	27.11	56.53	33.54	48.62	18.54	61.58	31.04	22.08	20.93	39.52	50.24	19.91	36.01
GA27F	70.34	29.26	9.99	11.00	10.23	10.52	30.02	18.97	6.19	23.38	40.49	26.31	35.45	13.22	44.47	22.08	15.05	14.96	28.08	37.16	14.20	46.49
GA32F	77.30	29.60	11.81	12.39	6.49	9.69	32.36	18.66	5.64	26.04	43.93	29.32	38.05	12.55	48.38	22.68	13.30	14.98	31.67	40.63	16.05	30.10
GA36M	98.27	41.69	15.48	18.00	12.11	13.06	39.35	24.24	7.13	29.94	58.52	36.20	52.88	18.95	65.37	32.67	21.56	19.15	37.19	53.38	21.79	63.11
GA37M	90.52	33.40	13.66	13.44	12.89	11.93	34.91	22.45	7.40	27.47	51.96	37.11	47.45	20.94	60.67	32.23	22.68	19.44	49.44	51.77	22.11	56.65
GA38M	81.04	33.02	13.96	13.52	10.34	8.32	32.91	21.14	6.85	24.69	47.01	29.81	42.47	17.67	53.92	28.21	20.36	17.00	36.00	44.94	18.66	30.49
GA39F	75.84	30.93	11.62	11.27	10.20	8.65	30.44	20.41	5.71	24.83	41.67	30.23	38.26	13.99	47.80	24.29	15.53	16.44	32.67	45.90	16.44	49.57
GA41F	59.41	22.32	8.68	9.88	7.55	7.29	23.52	14.17	3.83	18.42	34.49	21.60	29.99	11.46	37.81	19.48	12.08	13.36	23.22	32.98	12.58	38.41
GB05M	88.58	38.42	12.01	13.52	11.77	11.50	36.66	22.14	7.61	28.24	54.65	31.66	46.17	15.85	58.86	30.67	18.13	17.72	37.59	49.35	21.11	36.20
GB10M	83.22	35.21	11.00	13.16	12.50	10.66	32.37	23.13	6.45	25.72	51.95	30.84	42.87	15.50	56.23	29.40	16.10	16.46	34.76	46.74	20.75	30.96
GB17F	76.32	32.72	10.63	11.06	10.14	10.84	30.17	23.13	6.37	23.40	46.14	31.95	36.05	12.75	49.99	24.24	14.75	14.70	29.74	43.05	17.29	49.73
KA10M	86.28	29.16	13.64	15.32	9.04	11.25	33.75	21.48	7.04	27.17	51.12	30.46	42.63	15.23	54.15	29.28	18.21	18.63	34.76	47.18	18.91	33.49
KA17M	89.47	34.85	5.57	14.66	13.01	11.76	34.69	24.25	7.55	26.78	60.46	32.41	46.43	18.45	57.69	35.48	15.49	19.05	34.79	50.01	19.77	37.52
KA33F	51.49	19.21	6.19	9.28	7.10	6.10	21.20	11.69	4.09	16.75	28.20	18.68	23.61	10.61	30.97	15.97	12.27	12.01	18.97	27.18	10.55	32.85
KB14M	82.71	34.20	11.10	12.29	11.65	9.43	33.81	22.46	6.38	26.55	48.26	31.04	41.96	14.41	52.38	26.93	16.25	17.29	33.12	45.96	18.03	34.50
KB29F	86.38	33.77	15.15	15.03	11.09	11.53	32.99	24.58	6.84	28.43	45.13	33.82	42.30	14.47	54.30	27.38	15.85	18.16	34.13	43.51	19.73	32.59
SA34M	46.92	17.29	2.19	7.96	6.31	6.94	18.47	4.22	0.10	10.19	31.11	19.00	22.34	13.44	30.00	20.47	11.99	10.33	17.58	29.18	10.44	28.82
YA03M	83.36	33.76	12.01	13.56	12.11	10.82	33.65	18.77	6.88	26.21	48.92	32.07	42.37	15.59	53.67	28.70	17.64	17.85	33.71	47.90	19.44	34.05
YA06M	83.68	31.38	11.06	13.35	11.79	11.33	33.73	16.69	6.08	26.46	51.23	31.18	42.93	15.10	54.98	28.87	17.74	17.27	34.38	45.92	19.60	32.43
YA2																						

Données morphométriques

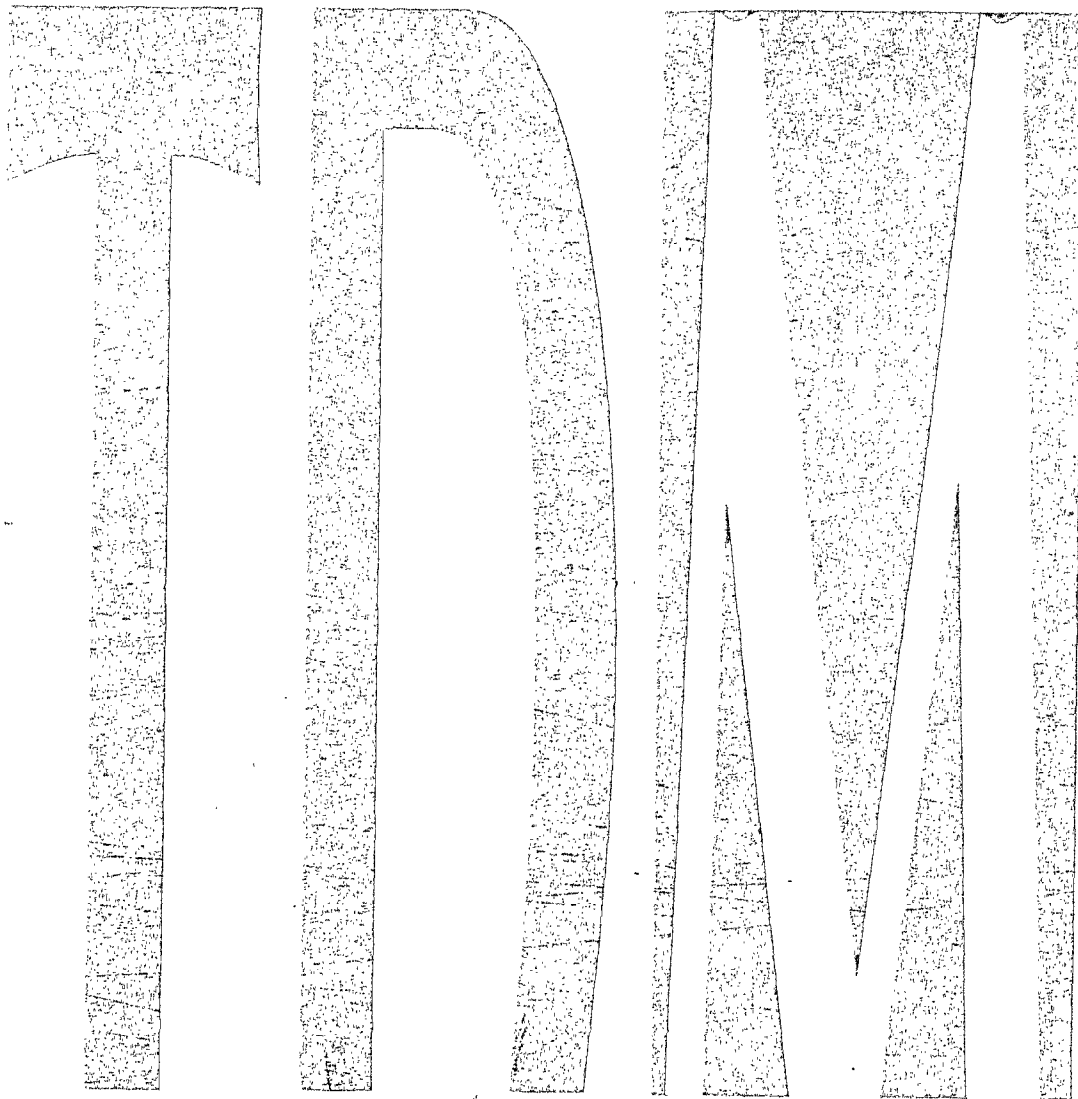
Variables Poisson	Traditionnelle (tot)														
	HL	POHL	SnL	SnW	LxW	POW	TOW	FOD	EFL	EFD	ChD	LJL	LJW	UJL	PPL
BA07M	28,93	14,18	7,63	11,10	10,27	9,75	10,23	4,22	4,94	9,05	6,18	10,79	7,05	5,91	8,04
BA14F	27,90	13,42	7,67	12,83	10,14	10,62	9,60	3,96	4,53	8,75	6,94	12,36	8,80	5,94	9,12
BA15M	18,09	9,08	3,64	5,79	4,48	5,37	5,14	1,87	2,94	5,58	3,26	8,12	3,26	4,04	6,41
BA21M	27,70	13,59	7,50	9,30	6,83	9,01	8,76	3,25	4,24	7,52	6,55	10,34	6,28	7,09	7,77
BA29M	24,92	12,80	5,87	10,03	4,66	4,93	8,38	3,10	4,06	7,85	6,28	10,21	7,44	5,86	7,75
BA31F	25,59	13,13	6,69	10,76	8,78	8,84	7,51	3,84	4,20	7,45	7,29	9,86	8,37	5,87	6,60
BA40M	19,46	9,60	4,87	10,16	8,98	7,55	6,82	2,38	4,91	6,36	3,83	5,68	6,76	3,49	6,43
BA42M	32,19	16,73	9,32	14,49	12,04	9,92	9,32	3,94	4,23	8,55	8,61	12,60	11,93	7,74	10,34
BA43M	30,74	15,58	8,47	15,11	13,98	11,92	10,96	4,02	4,65	8,82	7,80	10,34	12,71	6,63	7,79
BA44F	27,74	13,59	6,73	12,41	10,20	9,79	8,48	4,09	4,63	9,78	7,11	12,08	8,82	6,71	7,78
BA45F	25,62	11,68	7,22	9,58	8,97	9,24	7,97	3,43	4,14	8,12	6,96	11,47	7,10	7,74	7,54
BA46M	23,25	11,69	5,34	8,06	7,58	7,33	7,01	2,84	4,13	6,96	5,32	8,28	8,12	5,96	6,79
BA47M	25,65	13,79	6,91	11,23	9,97	9,03	9,42	3,25	7,18	7,51	6,71	9,49	9,24	4,85	7,09
BA48M	25,96	13,80	7,64	11,92	11,44	9,10	8,61	3,20	7,47	6,79	7,20	9,84	10,90	7,99	8,77
BA49F	24,60	12,63	6,60	9,95	10,56	10,01	9,28	2,87	7,48	7,09	7,05	10,56	10,34	5,55	8,71
BA50M	25,69	13,09	7,66	11,51	10,77	8,89	8,48	2,79	6,45	6,69	6,54	10,24	9,65	6,33	7,83
BA51M	25,71	13,44	7,10	11,71	9,43	10,88	10,28	2,86	7,65	7,26	7,09	9,86	9,50	6,83	9,65
BA52M	24,88	12,14	6,86	6,76	5,17	8,68	9,00	2,50	7,62	7,33	6,17	10,33	8,98	5,57	9,96
BA53M	25,11	11,61	6,94	8,62	10,42	10,30	9,04	2,66	7,91	7,69	5,53	9,17	9,40	6,44	10,34
BA54F	21,88	11,78	4,96	9,42	9,80	9,31	6,77	2,19	6,58	6,40	5,74	8,93	8,13	5,62	7,39
BA55M	19,86	9,64	4,44	3,88	8,75	7,38	6,15	1,79	7,28	6,27	4,92	7,33	7,96	4,09	7,96
BB06F	29,48	14,80	8,45	11,92	9,86	10,82	9,59	5,10	4,15	8,51	8,34	13,84	7,28	9,07	9,58
BB07F	32,19	16,19	9,43	12,76	11,37	12,16	11,23	4,35	4,31	8,89	8,54	13,45	9,79	7,53	10,70
BB08M	31,45	16,66	8,65	13,21	11,22	12,49	12,68	4,41	4,04	9,64	8,94	15,45	9,79	7,53	10,70
BB13M	25,46	12,06	7,40	9,45	8,35	8,24	8,06	4,33	6,63	6,91	6,10	10,94	8,52	7,41	9,27
BB13F	31,02	15,15	8,48	12,58	11,26	11,17	11,30	4,02	4,65	9,81	7,33	12,81	8,49	8,85	10,29
BB32F	29,11	13,77	8,70	11,71	6,96	10,35	10,74	4,78	7,97	6,48	6,84	11,52	7,79	8,05	8,38
GA01M	25,54	12,12	6,71	11,99	10,40	9,51	10,36	3,52	4,63	8,84	7,24	8,24	9,86	4,52	7,31
GA02M	26,23	13,24	6,73	11,09	9,71	9,10	9,30	2,74	4,45	8,54	6,30	8,54	8,68	5,81	7,26
GA03M	24,91	12,82	5,73	9,51	8,96	9,31	9,95	3,20	4,49	8,32	6,20	7,80	9,24	5,74	8,39
GA04F	28,66	13,42	8,77	11,23	10,54	11,51	11,05	3,45	4,65	9,11	7,48	8,14	9,04	7,85	9,16
GA18M	25,37	12,66	6,54	4,69	3,18	8,89	9,01	3,47	4,36	7,86	6,42	8,95	8,93	4,43	7,95
GA19M	27,35	13,24	7,68	11,02	8,29	9,99	9,00	4,26	4,32	9,10	6,95	9,43	8,20	6,95	8,49
GA22M	18,72	17,24	6,05	11,67	7,66	9,45	9,10	3,55	7,72	9,05	8,58	8,08	9,69	5,62	8,92
GA27F	22,24	11,49	5,32	11,12	9,23	8,92	7,99	3,10	4,28	8,07	6,12	7,66	8,88	6,12	5,77
GA32F	25,08	12,42	7,79	7,37	9,22	9,37	8,47	4,14	4,06	8,01	4,55	7,28	10,54	4,22	6,84
GA36M	29,04	14,91	9,30	12,82	12,37	10,76	11,46	5,89	4,29	8,12	8,90	9,31	15,47	5,49	9,06
GA37M	27,75	13,73	8,32	8,69	11,10	7,65	10,85	4,69	4,24	7,64	7,30	9,07	10,95	5,34	9,61
GA38M	25,02	13,12	7,01	10,34	8,96	9,51	8,90	3,90	7,80	7,23	6,57	7,37	10,29	5,58	7,22
GA39F	24,57	13,01	6,75	5,35	4,92	9,51	8,64	3,29	4,11	7,78	6,16	4,48	8,72	5,66	9,78
GA41F	18,31	8,90	4,88	9,56	7,02	7,64	7,22	2,77	4,18	5,79	4,40	5,52	6,41	3,53	5,29
GB05M	26,68	13,30	7,54	12,35	10,48	10,27	11,10	3,94	7,70	7,86	6,77	9,91	11,08	7,14	8,26
GB16M	26,70	14,25	6,64	11,01	8,07	9,26	9,11	4,46	7,83	8,20	6,96	11,22	7,12	6,92	8,33
GB17F	24,31	12,93	6,64	8,96	7,62	7,82	7,72	2,75	7,64	6,71	6,27	8,77	7,59	5,26	7,33
KA16M	16,88	8,33	3,39	7,10	6,41	6,20	5,17	1,54	4,40	5,09	4,37	7,29	6,28	3,25	6,49
KA17M	25,76	19,59	5,94	9,88	9,50	9,83	9,06	4,38	6,96	8,51	6,06	10,26	8,54	6,69	7,39
KA33F	18,31	8,90	4,88	9,56	7,02	7,64	7,22	2,77	4,18	5,79	4,40	5,52	6,41	3,53	5,29
KB14M	25,49	12,06	6,96	10,08	8,08	8,77	8,36	3,21	7,91	7,52	5,70	9,90	5,79	6,74	7,50
SA20F	28,73	13,44	7,25	8,05	8,14	9,11	8,68	3,65	4,64	9,67	3,87	12,07	8,13	7,07	8,04
SA34M	15,72	7,49	3,39	6,39	5,88	5,49	4,55	1,89	5,75	5,32	3,03	6,30	5,77	2,73	4,92
YA05M	25,46	13,32	6,23	10,16	8,93	9,74	8,51	4,09	7,65	7,20	6,46	11,64	6,15	7,69	8,47
YA06M	25,76	13,83	6,34	5,31	8,08	7,68	8,51	3,17	7,76	8,06	6,73	11,47	6,15	6,75	8,95
YA08M	23,61	11,94	5,88	5,79	4,76	7,25	7,69	3,22	7,14	7,43	4,48	11,47	6,12	6,62	7,54
YA15M	30,64	15,91	8,11	12,59	8,50	9,87	8,80	4,01	4,29	8,41	8,18	13,32	7,99	8,99	8,99
YA15F	20,16	9,38	5,27	4,07	6,85	6,58	5,55	1,83	4,79	6,49	4,48	7,36	5,38	4,66	5,84
YA17F	20,05	10,05	4,78	7,44	6,15	6,08	5,51	1,76	6,61	6,34	4,35	8,70	6,16	3,64	6,09
YA18F	19,44	9,48	4,71	8,20	5,52	6,55	5,26	1,76	4,78	6,70	4,06	7,79	5,51	3,87	5,86
YA19F	18,74	9,00	4,37	8,55	6,92	7,37	5,24	1,75	6,66	6,82	4,06	7,79	6,20	4,33	5,02
YA20F	19,42	9,14	4,77	7,72	6,90	6,55	5,59	1,91	6,66	6,01	4,11	7,86	5,93	4,91	6,59
YA21F	18,20	9,18	4,08	7,34	5,88	6,20	5,13	1,46	6,46	6,48	3,33	7,12	4,22	4,33	5,69
YA23M	27,28	13,30	7,57	12,45	10,63	10,06	8,75	3,70	4,36	8,54	6,38	10,52	9,45	7,97	8,75
YA23M	24,59	12,53	5,60	5,86	6,07	8,75	8,75	3,36	4,02	7,52	6,37	9,82	9,25	6,61	7,04
YA24M	27,02	13,47	7,24	10,63	6,76	8,65	8,69	3,69	4,07	8,41	3,46	11,16	8,61	6,73	7,49
YA25M	25,71	12,53	7,00	9,66	9,80	9,46	7,97	3,06	7,92	7,37	6,87	10,44	8,07	6,27	8,51
YA26M	25,10	12,64	6,61	10,61	9,22	9,44	8,28	3,00	7,93	7,09	6,58	10,79	8,06	6,05	6,90
YA27M	23,18	11,33	6,24	8,16	6,42	7,67	8,34	3,12	7,29	6,96	5,66	9,36	7,24	5,38	5,77
YA28M	22,66	11,37	5,34	9,72	8,61	8,28	7,48	2,33	7,26	7,10	5,53	9,14	7,59	5,67	6,37
YA29M	22,45	10,91	5,78	9,58	7,30	7,13	6,75	2,10	7,03	6,82	5,07	9,46	7,07	5,67	6,49
YA70M	21,50	10,60	5,24	4,27	6,64	7,79	7,11	2,59	6,66	6,61	4,69	8,64	6,27	4,73	6,37
YA71M	22,10	10,79	5,55	7,37	3,36	8,96	7,41	2,44	7,04	6,96	5,70	9,31	6,28	5,40	6,02
YA72M	22,82	10,12	6,09	9,30	7,31	7,97	7,65	2,79	7,77	8,00	4,27	9,03	6,41	5,58	7,55
YA73M	21,91	10,81	5,33	10,28	8,27	7,53	7,07	3,54	7,33	7,05	5,05	8,86	7,70	5,01	6,49
YA74M	22,12	9,72	6,07	9,56	8,17	8,32	7,22	2,65	7,32	6,89	5,06	8,94	6,69	5,53	7,03
YA75M	21,47	12,00	5,18	3,27	1,39	7,31	7,22	2,66	6,03	6,00	4,83	8,81	7,04	4,54	5,16
YA76M	19,82	11,91	4,59	8,89	5,86	6,97	5,76	2,03	6,62	6,69	4,06	8,29	5,46	3,88	6,79
YA77F	20,91	9,93	5,13	4,69	7,52	7,44	6,43	4,17	6,77	7,37	4,61	8,64	5,73	4,81	7,01
YA78M	20,12	9,57	4,60	6,90	7,03	7,73	6,25	2,16	6,83	6,99	4,06	7,91	5,42	4,37	6,93
YA79M	19,42	8,74	4,65	8,89	6,69	7,52	5,67	1,75	6,89	6,13	4,29	7,64	5,74	4,23	6,03
YA80M	20,05	9,38	4,84	8,83	6,27	6,58	5,99	1,79	6,65	5,66	4,50	6,82	5,94	5,27	6,18
YA81M	19,87	9,58	4,81	6,90	6,69	7,41	5,86	1,74	6,72	5,32					

Données morphométriques

Variables	Poisson	pPFL	POD	SnL	CentEyl3	Centroide															
						CentEyl2	CentEyl1	CentEyl0	HL	CentEyl3	pPFL	pVFL	pAFL	CentEyl4	CentEyl5	SI	CentEyl2	CentEyl0			
BA07M	34.56	3.49	7.66	11.75	16.32	13.94	10.66	24.94	31.14	23.95	35.40	57.17	75.47	87.78	90.71	89.97	78.09				
BA14F	31.73	5.23	7.66	10.90	16.16	13.90	11.15	27.90	33.03	29.58	36.02	55.52	70.83	81.06	82.55	81.38	70.37				
BA15M	19.63	2.55	3.64	6.40	9.48	7.91	7.17	18.09	20.71	18.46	22.04	33.94	43.24	49.29	49.61	49.18	43.11				
BA21M	31.48	4.85	7.49	9.93	15.69	14.12	10.43	23.69	30.67	28.11	32.73	50.60	67.13	77.10	78.60	77.64	58.42				
BA29M	29.07	3.02	5.86	9.13	13.92	11.86	9.92	24.91	28.87	25.48	31.66	51.50	66.08	77.55	78.55	77.79	67.62				
BA31F	29.24	4.40	6.59	10.75	14.82	12.73	9.51	25.59	30.16	26.63	32.59	50.19	65.25	76.29	77.21	75.74	66.15				
BA40M	23.26	2.50	4.87	7.04	11.77	10.72	5.93	19.46	20.96	19.24	23.78	37.39	50.62	60.96	61.55	61.44	52.19				
BA42M	37.50	5.45	9.32	12.76	18.40	16.26	11.92	32.19	37.29	32.76	41.83	67.29	83.82	102.44	106.09	103.81	89.83				
BA43M	36.28	4.46	8.47	12.26	18.02	15.97	10.58	30.74	35.32	31.38	39.46	65.79	87.15	102.61	104.35	101.41	87.87				
BA44F	31.81	3.67	6.73	12.09	16.23	14.34	11.56	27.74	31.94	28.61	34.72	53.72	70.38	82.62	83.79	83.25	70.62				
BA45F	28.96	4.02	7.21	11.21	15.26	13.10	10.73	25.61	28.84	26.54	31.84	48.07	60.57	70.97	71.49	70.45	61.10				
BA46M	26.42	2.88	5.34	9.21	13.05	10.69	9.21	23.24	26.06	23.37	29.69	45.20	60.19	70.79	71.10	70.62	61.50				
BA47M	29.71	3.67	6.90	9.75	14.07	12.76	9.02	25.65	29.59	26.34	33.41	50.55	67.54	77.77	78.86	77.60	67.87				
BA48M	29.93	4.74	7.68	11.00	14.78	13.06	10.36	25.97	29.52	26.45	32.59	51.15	65.88	76.58	78.63	78.21	67.74				
BA49F	29.40	3.81	6.60	9.55	13.86	11.90	10.05	24.60	28.98	24.36	33.06	51.39	67.95	76.76	79.24	77.91	68.22				
BA50M	28.96	5.24	7.86	11.20	14.24	12.57	10.19	25.69	29.02	26.62	32.53	49.64	64.33	74.08	76.17	75.42	65.58				
BA51M	29.73	4.24	7.09	10.58	14.59	12.91	9.74	25.71	29.73	25.35	32.65	51.29	67.66	77.73	78.89	78.35	68.81				
BA52M	28.47	4.63	6.86	10.51	14.24	12.73	9.70	24.87	26.91	24.11	29.66	47.77	62.28	72.09	74.28	72.72	63.68				
BA53M	29.34	4.32	6.93	9.97	14.85	13.02	9.55	25.11	27.17	24.53	31.52	47.59	63.02	72.92	75.70	74.88	65.15				
BA54F	25.82	2.85	4.97	7.90	11.44	9.81	8.95	21.88	25.77	21.82	29.32	46.29	59.88	68.96	70.16	69.77	60.67				
BA55M	23.16	3.07	4.43	7.68	11.44	9.77	7.41	19.87	23.10	19.54	25.81	41.87	53.24	62.91	63.54	62.44	54.54				
BB06F	34.02	6.64	8.45	11.84	16.27	13.97	14.39	29.44	33.88	31.01	37.75	57.49	73.84	86.39	87.88	85.38	73.03				
BB07F	35.65	5.65	9.43	12.94	17.47	14.76	13.34	32.18	36.76	33.25	40.91	60.44	79.35	92.55	94.51	94.01	81.40				
BB08M	34.75	6.17	8.65	13.11	16.32	13.91	12.83	31.45	37.02	32.58	41.50	65.25	84.16	97.34	98.64	98.97	85.19				
BB13M	28.70	3.98	7.39	10.43	13.89	11.46	10.82	25.46	28.93	26.26	33.05	50.19	64.48	74.97	76.43	74.90	65.82				
BB31F	35.27	4.86	8.89	12.94	17.41	15.82	12.58	31.02	35.03	32.52	37.55	58.73	78.26	90.13	92.16	91.60	80.90				
BB32F	33.17	4.22	8.70	11.58	16.65	14.68	11.29	29.11	32.45	28.56	36.49	58.70	76.12	87.36	88.66	87.17	76.07				
GA01M	30.20	6.20	6.71	9.14	15.23	14.12	9.47	25.54	28.16	26.03	29.40	45.41	60.63	70.03	78.64	80.93	81.06	70.69			
GA02M	31.13	4.14	6.72	9.64	15.17	14.01	9.16	26.23	29.40	25.41	33.37	53.91	72.18	81.64	83.49	82.08	72.73				
GA03M	29.56	2.73	5.74	8.87	14.18	12.92	9.08	24.92	29.22	25.85	33.49	54.23	71.23	82.39	83.98	83.03	71.66				
GA04F	33.16	4.11	6.77	11.94	17.79	14.96	11.30	28.45	32.34	29.07	37.07	57.76	76.28	87.47	88.77	87.41	76.37				
GA18M	30.23	3.15	6.53	8.89	14.89	13.33	8.81	25.37	29.67	26.27	32.96	54.45	72.37	83.55	87.64	86.21	73.96				
GA19M	32.11	4.91	7.69	11.76	16.00	14.52	10.70	27.34	30.84	27.38	35.44	57.95	75.09	86.81	88.56	85.44	74.25				
GA22M	33.53	3.56	6.05	7.37	13.44	14.73	13.59	18.72	20.73	17.11	25.29	56.01	74.91	90.19	93.31	91.17	77.75				
GA27F	26.32	3.03	5.32	8.78	13.48	11.24	8.61	22.24	26.83	23.38	30.03	46.49	59.68	70.45	70.34	68.92	60.73				
GA32F	29.32	3.95	7.78	9.99	15.79	13.20	8.88	25.07	28.71	26.04	32.36	50.19	65.26	75.23	77.30	74.46	65.73				
GA36M	36.20	4.52	9.30	11.77	17.55	15.82	9.64	29.03	33.33	29.94	39.35	63.10	82.91	95.17	96.27	95.20	83.45				
GA37M	37.10	4.15	8.32	11.50	16.56	15.18	10.12	27.75	31.37	27.48	34.91	56.66	77.43	87.94	90.52	90.88	78.07				
GA38M	29.81	3.52	7.01	9.71	14.81	13.05	8.63	25.02	27.91	24.69	32.91	50.50	67.83	79.44	81.25	79.55	68.03				
GA39F	30.23	3.86	6.75	10.38	14.66	12.94	9.03	24.57	27.03	24.83	30.44	49.56	65.01	74.89	75.84	74.57	64.55				
GA41F	21.60	2.49	4.88	7.08	11.06	9.77	5.30	18.31	20.65	18.41	23.52	38.41	49.97	57.92	59.41	58.73	50.95				
GB05M	31.46	4.23	7.54	10.27	15.25	13.64	10.84	26.68	31.38	28.24	36.67	56.21	75.39	86.76	88.58	87.86	77.06				
GB16M	30.85	4.87	7.28	10.12	14.92	13.50	9.87	25.78	28.63	25.72	32.37	50.96	70.55	81.87	83.23	81.71	72.57				
GB17F	26.05	4.24	6.64	9.84	13.98	11.86	8.96	24.31	26.99	23.41	30.17	49.73	65.57	76.01	76.32	74.26	65.99				
KA16M	30.46	2.57	6.04	9.02	14.33	12.15	10.59	26.70	30.06	27.17	33.74	53.49	71.39	85.09	86.24	84.31	73.00				
KA17M	32.41	3.03	5.95	8.87	12.61	14.28	9.33	25.77	31.03	26.78	34.69	57.52	75.22	88.11	89.47	87.90	84.30				
KA33F	18.68	2.04	3.39	6.75	9.73	8.06	6.10	14.88	19.25	16.75	21.20	32.85	42.57	50.61	51.49	50.31	43.59				
KB14M	31.04	4.64	6.98	10.38	14.63	12.73	9.73	25.49	29.33	26.55	33.81	54.50	70.73	81.37	82.71	82.02	72.02				
SA20F	33.82	3.99	7.26	11.55	16.88	14.95	11.71	28.72	31.34	28.64	33.99	52.99	71.62	83.85	86.38	84.84	71.71				
SA34M	19.00	1.50	3.39	5.60	9.13	8.37	5.27	15.71	16.28	14.19	18.86	28.81	39.12	45.58	46.92	47.25	45.53				
YA05M	29.03	3.87	6.23	10.26	13.52	11.66	12.73	25.46	30.23	26.21	33.65	54.05	71.25	82.58	83.36	82.34	71.77				
YA06M	31.18	3.33	6.35	9.77	13.94	12.93	10.53	25.78	29.44	26.47	33.74	52.44	70.70	82.69	83.68	83.22	73.02				
YA26M	25.90	3.51	5.90	10.19	12.56	10.28	10.54	23.81	27.24	25.82	29.64	48.12	61.08	69.39	70.27	69.94	60.55				
YA35M	34.78	4.36	8.10	12.31	16.92	14.87	12.61	30.23	36.24	32.10	40.42	62.99	81.46	93.63	96.04	94.64	82.63				
YA45F	22.68	3.45	5.28	8.64	11.75	10.03	8.11	20.16	23.15	21.18	25.64	39.26	50.97	58.77	59.43	58.83	51.63				
YA57F	29.94	3.12	4.77	7.91	10.99	9.82	7.78	20.04	23.24	21.08	24.86	38.82	49.54	58.17	58.99	57.74	50.79				
YA58F	21.25	3.24	4.71	8.51	11.07	9.50	7.53	19.46	21.15	19.40	23.43	35.86	47.13	54.29	55.24	54.29	47.85				
YA59F	21.62	2.87	4.37	7.68	10.91	10.03	7.29	18.75	20.89	19.43	22.93	35.28	46.02	54.02	55.65	55.57	46.74				
YA60F	21.13	3.13	4.77	8.08	11.05	9.73	7.23	19.42	21.84	19.83	23.52	36.57	47.30	55.18	55.87	55.78	48.68				
YA61F	21.46	2.78	4.06	7.06	10.45	9.08	6.89	18.20	18.88	17.89	21.01	33.73	44.60	52.16	52.80	52.90	45.63				
YA62M	33.21	4.28	7.57	10.69	15.68	13.73	10.57	27.28	32.34	28.87	37.11	57.90	74.28	88.81	87.20	87.36	75.35				
YA63M	28.43	3.14	5.60	9.58	13.51	11.15	10.37	24.59	29.08	26.74	34.48	51.94	68.79	79.47	81.38	79.96	72.03				
YA64M	30.53	4.12	7.24	10.92	15.20	13.01	10.80	27.01	29.97	27.34	33.34	53.00	68.87	79.41	80.40	79.73	69.27				
YA65M	28.86	4.35	7.00	10.54	14.89	12.98	10.65	25.71	29.48	26.86	33.78	52.01	66.48	78.05	78.39	77.64	67.90				
YA66M	28.06	4.14	6.61	10.71	14.35	12.79	10.40	25.10	28.42	25.20	32.31	49.63	64.34	75.02	76.58	74.54	65.90				
YA67M	27.11	3.61	6.24	9.51	13.37	11.27	10.52	23.18	26.94	23.90	30.26	47.97	63.56	72.99	73.70	73.78	63.92				
YA68M	25.97	4.41	5.34	9.38	12.24	10.72	9.48	22.66	26.09	23.69	29.13	45.83</									

Données morphométriques

Variables Poisson	Réseau (Truss)																			
	pDFL	vFL	DVF	DFAAFA	FAVF	VFnD	DFnd9	AFnd9	DFnd9	AFnd9	DFnd9	AFnd9	DFnd9	AFnd9	DFnd9	AFnd9	DFnd9	AFnd9	DFnd9	AFnd9
BA01M	34,50	35,40	35,00	44,22	23,00	42,60	34,72	24,40	14,83	25,37	24,97	19,34	13,94	12,43	19,69	14,47	12,20	19,03	16,83	16,83
BA14F	31,73	36,02	31,56	39,99	21,03	36,63	31,69	25,34	12,44	23,36	23,28	17,10	14,61	11,00	16,53	10,56	10,83	16,83	16,83	16,83
BA15M	19,63	22,04	18,79	24,71	12,40	22,42	21,87	15,07	5,20	14,09	15,84	9,71	11,47	6,63	11,27	7,09	6,30	10,56	10,56	10,56
BA21M	31,48	32,75	31,52	34,98	18,82	37,24	34,67	25,37	11,80	22,28	24,91	17,41	13,78	9,77	15,53	10,05	10,90	15,98	15,98	15,98
BA29M	29,07	31,66	29,94	39,83	20,76	37,56	33,67	26,60	12,24	22,83	25,92	16,31	14,76	10,44	17,80	11,80	11,57	16,48	16,48	16,48
BA31F	29,24	32,59	31,76	34,76	19,27	35,69	32,27	23,98	12,01	21,92	24,72	16,30	14,46	9,83	16,95	11,46	11,09	16,10	16,10	16,10
BA40M	23,26	23,78	25,02	29,63	14,94	28,89	26,57	18,41	9,88	17,40	19,45	13,60	11,10	9,66	14,21	10,38	9,10	14,10	14,10	14,10
BA42M	37,50	41,83	42,11	53,78	27,38	50,31	43,87	35,76	19,22	32,15	34,93	25,22	17,85	13,95	20,97	12,77	15,04	21,30	21,30	21,30
BA43M	36,28	39,46	40,23	52,16	28,32	50,37	44,32	34,10	16,78	30,03	34,50	23,71	18,74	13,67	23,16	16,85	12,66	20,67	20,67	20,67
BA44F	31,81	34,72	32,40	39,89	20,59	36,65	32,82	24,28	13,38	22,32	25,29	18,18	13,25	12,68	18,48	12,61	11,21	16,59	16,59	16,59
BA45F	28,96	31,84	29,47	34,97	18,03	34,64	28,96	23,42	9,58	19,63	22,10	14,10	12,75	9,53	15,45	10,84	9,55	14,56	14,56	14,56
BA46M	26,42	29,69	29,43	35,07	17,35	34,27	29,75	23,33	12,69	21,27	23,40	16,12	12,57	9,41	15,25	10,82	9,73	14,69	14,69	14,69
BA47M	29,71	33,41	31,71	38,59	18,70	36,65	33,79	24,69	12,05	22,04	25,25	18,23	13,65	9,92	16,17	10,51	11,00	15,73	15,73	15,73
BA48M	29,93	32,59	31,59	39,18	20,07	37,92	33,39	25,83	11,95	22,55	25,66	16,07	15,01	10,49	19,83	10,99	14,12	16,16	16,16	16,16
BA49F	29,40	33,06	32,03	38,97	20,40	37,83	33,33	24,83	12,55	22,83	25,41	17,83	14,35	9,99	16,33	9,08	11,48	15,62	15,62	15,62
BA50M	28,96	32,53	30,84	37,61	18,74	36,36	31,68	25,10	11,49	22,09	25,32	16,10	14,95	10,44	16,74	9,94	11,42	16,40	16,40	16,40
BA52M	29,73	32,63	31,63	39,87	19,92	37,80	34,00	26,23	13,30	23,42	25,99	17,75	14,21	9,94	16,33	10,13	11,99	16,59	16,59	16,59
BA53M	29,73	32,63	31,63	39,87	19,92	37,80	34,00	26,23	13,30	23,42	25,99	17,75	14,21	9,94	16,33	10,13	11,99	16,59	16,59	16,59
BA54F	25,82	29,32	28,62	35,48	18,79	35,12	30,47	23,56	11,03	21,84	24,37	16,31	13,65	10,49	16,06	9,96	10,64	15,67	15,67	15,67
BA55M	23,16	25,81	24,34	32,18	16,97	28,11	25,17	19,79	11,05	18,50	20,11	12,70	11,73	8,61	14,18	9,31	9,34	13,77	13,77	13,77
BB06F	34,02	37,75	37,24	45,12	21,53	41,34	37,64	28,34	14,03	24,95	27,41	17,86	15,30	10,40	17,28	12,74	11,66	17,95	17,95	17,95
BB07F	35,65	40,91	39,27	45,77	22,24	44,76	39,88	24,96	14,66	26,43	30,72	20,41	17,02	12,76	21,91	13,64	13,95	18,54	18,54	18,54
BB08M	34,75	41,50	40,27	50,10	26,79	48,52	39,68	33,97	18,68	30,19	33,08	21,96	17,35	11,84	21,51	13,70	14,61	19,23	19,23	19,23
BB13M	28,70	33,05	31,55	37,76	19,35	36,00	30,83	24,18	13,02	20,92	24,23	16,22	13,30	9,26	15,80	10,79	10,06	14,09	14,09	14,09
BB31F	35,27	37,55	34,45	46,17	23,28	44,53	40,62	28,93	16,43	26,81	29,51	20,42	15,77	9,40	17,80	11,99	12,73	17,61	17,61	17,61
BB32F	35,17	36,49	34,59	44,94	23,57	41,35	36,62	28,83	14,61	25,70	28,00	19,52	15,07	11,33	17,72	11,42	12,66	18,07	18,07	18,07
GA01M	30,23	31,62	33,77	43,46	21,49	40,75	36,20	29,44	15,07	26,16	27,87	19,74	14,67	10,90	16,59	8,74	11,82	16,17	16,17	16,17
GA02M	31,13	32,37	34,51	44,22	22,91	42,10	38,04	28,69	13,37	24,53	28,54	20,16	15,02	9,54	17,07	9,88	11,71	15,84	15,84	15,84
GA03M	29,56	32,49	33,26	43,52	23,29	40,73	35,85	28,22	14,27	25,82	27,77	18,77	15,92	12,06	18,15	11,49	11,94	18,11	18,11	18,11
GA04F	33,16	37,07	38,25	47,02	22,58	44,38	39,09	31,47	14,70	27,97	29,46	20,36	16,72	11,63	18,34	11,73	11,88	18,26	18,26	18,26
GA11M	30,23	32,96	34,27	45,07	22,64	41,55	37,71	29,79	16,19	28,23	29,01	19,13	17,09	13,22	19,30	13,46	11,64	19,53	19,53	19,53
GA19M	32,11	35,44	37,96	47,69	24,68	44,43	38,52	30,79	12,76	25,92	29,76	20,02	16,75	11,22	19,99	13,00	12,50	17,67	17,67	17,67
GA22M	33,53	35,29	39,51	48,62	22,22	45,66	41,62	32,79	16,53	30,17	31,05	19,91	18,54	15,05	20,93	15,39	12,47	22,08	22,08	22,08
GA27F	26,32	30,03	28,09	35,45	17,73	32,84	29,28	22,99	12,02	21,49	22,08	14,19	13,22	8,51	14,96	11,14	9,88	15,05	15,05	15,05
GA32F	29,32	32,36	31,64	38,05	19,90	37,24	35,58	22,53	8,88	18,74	22,68	16,05	12,55	8,85	14,97	10,34	9,89	14,39	14,39	14,39
GA36M	36,20	39,35	41,79	52,88	25,34	48,13	43,40	34,65	16,34	30,99	32,67	21,79	19,95	13,02	19,15	12,47	13,36	21,55	21,55	21,55
GA37M	37,10	34,91	39,44	47,66	23,02	44,61	36,74	32,48	15,57	30,82	33,24	22,11	20,94	15,44	19,44	10,68	13,24	22,67	22,67	22,67
GA38M	29,81	32,91	36,00	42,47	19,78	39,47	32,85	28,53	14,71	27,59	28,21	18,66	17,67	13,40	17,00	11,84	10,86	20,35	20,35	20,35
GA39F	30,23	30,44	32,67	38,26	21,54	37,51	28,73	25,00	13,40	23,72	24,29	16,95	13,99	10,15	16,46	10,47	10,68	15,54	15,54	15,54
GA41F	21,60	23,52	23,22	29,99	15,90	27,51	24,67	18,66	10,04	17,42	19,48	12,56	11,46	8,09	13,36	8,30	8,29	12,08	12,08	12,08
GB05M	31,46	36,67	37,59	46,17	21,47	43,45	38,95	31,12	16,88	27,70	30,67	21,12	15,85	11,60	17,72	11,48	11,86	18,12	18,12	18,12
GB18M	30,85	32,37	34,77	42,87	19,80	40,01	37,24	28,13	13,39	25,65	29,39	20,75	15,50	9,29	18,46	11,81	12,21	16,10	16,10	16,10
GB17F	26,05	30,17	29,74	34,74	21,43	37,83	34,99	24,09	11,93	21,16	24,24	17,29	12,74	8,43	14,70	10,83	9,85	14,74	14,74	14,74
KA16M	30,46	33,74	33,76	42,62	21,21	41,75	36,50	29,78	14,77	25,30	29,27	19,91	15,23	11,64	18,62	13,99	11,53	18,21	18,21	18,21
KA17M	32,41	34,69	34,78	46,42	23,79	41,61	36,34	30,90	24,38	28,38	35,48	19,76	18,44	4,28	19,04	13,09	12,97	15,49	15,49	15,49
KA33F	18,68	21,20	18,91	23,61	12,77	23,13	20,78	14,86	7,61	14,64	15,97	10,05	10,61	7,08	12,01	8,48	7,09	11,26	11,26	11,26
KI14M	31,04	33,81	33,13	41,97	22,33	40,61	35,92	27,25	13,13	23,33	26,93	18,03	14,40	10,47	17,29	10,85	11,45	16,25	16,25	16,25
SA20F	33,82	33,99	34,13	42,30	19,30	38,24	35,15	27,56	13,65	24,72	27,37	20,37	14,47	13,54	18,16	12,34	11,74	18,55	18,55	18,55
SA34M	19,07	18,66	17,58	22,34	10,12	18,18	14,35	20,88	8,45	17,19	20,47	10,43	13,44	9,57	10,52	7,51	6,64	11,60	11,60	11,60
YA03M	23,03	33,63	33,70	42,57	22,71	42,83	33,98	28,08	11,30	23,95	24,70	19,44	13,59	10,20	17,84	11,80	12,06	17,58	17,58	17,58
YA06M	31,18	33,74	34,36	45,03	19,40	40,24	37,51	28,69	14,66	26,93	28,87	19,69	15,11	11,00	17,27	12,05	11,92	17,74	17,74	17,74
YA26M	25,00	29,84	28,78	35,29	20,65	32,42	30,48	21,67	12,02	20,09	21,45	13,60	12,36	9,59	15,04	9,74	9,13	13,63	13,63	13,63
YA35M	34,76	40,42	40,07	47,94	24,69	45,12	41,28	30,05	15,45	27,40	29,77	19,96	18,88	12,34	20,00	12,44	13,57	19,04	19,04	19,04
YA56F	22,64	25,64	23,15	27,16	15,83	27,15	22,84	16,31	10,75	16,34	16,99	12,33	8,90	7,43	10,96	7,82	7,65	11,41	11,41	11,41
YA57F	32,94	34,86	30,99	38,28	14,30	36,82	34,59	19,45	8,12	16,22	19,12	11,92	11,00	7,32	12,44	8,75	8,57	12,78	12,78	12,78
YA54F	21,25	23,43	20,12	25,30	13,29	24,39	21,41	16,53	9,20	15,21	17,46	12,17	9,33	6,74	10,68	7,30	6,96	10,69	10,69	10,69
YA59F	21,62	22,93	20,11	24,87	13,19	24,50	22,72	15,45	7,77	15,36	15,44	10,87	9,93	9,57	11,93	8,03	7			



Thèses et documents microfichés

Mots-clés

Haplochromis, Cichlidae, Lac Victoria, Mwanza Gulf, Zones rocheuses,
Structures des communautés, Écomorphologie, Plasticité phénotypique,
Spéciation

CRISTOM
éditions

209-213, rue La Fayette
75480 Paris cedex 10

ISSN : 0767-922X
ISBN : 2-7099-1342-9

Diffusion :
32, avenue Henri Varagnat
93143 Bondy cedex