

Thèse présentée pour l'obtention du
Doctorat de l'Université Paris 7

Spécialité: Biomathématiques

Par

Bernard HUGUENY

**BIOGÉOGRAPHIE ET STRUCTURE DES PEUPELEMENTS DE
POISSONS D'EAU DOUCE DE L'AFRIQUE DE L'OUEST: APPROCHES
QUANTITATIVES**

Soutenue le 28/11/89

devant le jury composé de MM

A. J. Valleron	Président
R. Barbault	Rapporteur
C. Chastang	Rapporteur
C. Lévêque	Directeur
D. Chessel	
D. Gerdeaux	

ASTA

A 27802, x 2

Thèse présentée pour l'obtention du
Doctorat de l'Université Paris 7

Spécialité: Biomathématiques

Par

Bernard HUGUENY

**BIOGÉOGRAPHIE ET STRUCTURE DES PEUPEMENTS DE
POISSONS D'EAU DOUCE DE L'AFRIQUE DE L'OUEST: APPROCHES
QUANTITATIVES**

Soutenue le 28/11/89

devant le jury composé de MM

A. J. Valleron	Président
R. Barbault	Rapporteur
C. Chastang	Rapporteur
C. Lévêque	Directeur
D. Chessel	
D. Gerdeaux	

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 27802, ex2

Cote : A

TDM 65



Editions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :

Travaux et Documents Microédités

PARIS 1990

ISBN : 2-7099-0988-X

© ORSTOM

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 « et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des- « tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les « analyses et les courtes citations dans un 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 ayants cause, est illicite» (alinéa 1^{er} de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé « que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

F 4

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier:

Alain-Jacques Valleron, qui a accepté que cette thèse se déroule dans le cadre de la formation en Biomathématiques qu'il dirige à Paris 7 et qui me fait l'honneur d'être le président du jury;

Christian Lévêque, qui a dirigé ces recherches et dont le soutien intellectuel et matériel n'a jamais fait défaut;

Claude Chastang, qui a accepté d'être rapporteur de cette thèse, bien que le sujet soit loin de l'épidémiologie qu'il affectionne;

Robert Barbault, qui, depuis que je m'intéresse à l'écologie, m'a toujours fait bénéficier de ses conseils, plus particulièrement pour ce travail dont il est un des rapporteurs;

Didier Paugy, qui m'a accueilli au Laboratoire d'Hydrobiologie de l'ORSTOM à Bamako, et m'a offert toutes les facilités de travail;

Rémy Bigorne, Didier Paugy, Guy Teugels, Christian Lévêque et Ian Harrison pour l'aide qu'ils m'ont apporté dans l'identification des poissons;

Laurent Lauzanne, Didier Paugy, Remy Bigorne et Christian Lévêque qui ont eu la tâche ingrate de lire les premières versions du manuscrit;

Daniel Gerdeaux et Daniel Chessel, qui ont accepté d'être membres du jury;

Amadou Kansaye, Elimane Diop et "Koï-Koï" Konde, pour leur aide sur le terrain;

Modibo Diarra et Bekaye Togola, pour leur aide au laboratoire;

Rémy Bigorne, qui s'est chargé des ultimes formalités de dépôt de thèse lors de mon absence.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme PEDALO, financé par le CNRS (PIREN) et l'ORSTOM.

PLAN

Introduction générale	p. 9
Contexte de l'étude et présentation générale	
Axes de l'étude	
Niveaux de perception	
Considérations méthodologiques	
Plan du mémoire	
Première partie - Méthodes statistiques et quantitatives	p. 21
Introduction à la première partie	p. 23
A propos des méthodes	
Approches détaillées lors de leur apparition dans le texte.	
Théorie des graphes	
Optimisation d'une partition par ré-allocation	
Critère d'endémicité	
Chaîne de Markov	
Chapitre I -Autocorrélation spatiale, ordination et régression	p.25
Autocorrélation spatiale	
Principe	
I de Moran	
Autocorrélation spatiale des résidus d'une régression	
Ordinations en espace réduit	
Analyse en composantes principales	
Régressions	
Le problème de la colinéarité entre variables prédictives	
Facteur d'inflation de la variance	
Régression pseudo-orthogonale (Ridge regression)	
Test de l'indépendance du signe des résidus	
Régressions non-linéaires	
Chapitre II- Analyse de la similitude et de la diversité	p. 33
Indices quantitatifs de distance, de similarité et de diversité	
Définitions	
Distance euclidienne	
Indice de Dice	
Biais de l'indice de Dice	
Indice de diversité de Shannon- Weaver	
Analyse en coordonnées principales	
Comparaison de matrices de distances	
Principe	
Dépendance entre les éléments d'une matrice de distances	
Méthodes existantes	
Le test de Mantel	
Distribution du Z de Mantel	
Procédure de permutation pour tester la significativité de Z	
Extension à plus de deux matrices	

Chapitre III - Modèles nuls et analyses associées	p. 43
Modèles nuls	
Principe	
Critiques	
Analyse d'une matrice de présence-absence par permutation de ses éléments	
Probabilités combinées de Fisher	
Deuxième partie - Richesse et composition des peuplements des fleuves d'Afrique de l'Ouest et centrale: biogéographie insulaire et historique.....	p. 53
Introduction à la seconde partie	p. 55
Les bassins versants	
Les espèces	
Chapitre IV - Les fleuves d'Afrique de l'Ouest et centrale considérées comme des îles biogéographiques: richesse spécifique des peuplements de poissons.	p. 61
Introduction	
Méthodes	
Données	
Méthodes statistiques	
Résultats	
Relations aire-espèces	
Régressions multiples	
Richesse spécifique des affluents	
Discussion	
Signification de la valeur de l'exposant de la relation puissance	
Hypothèse de la diversité du milieu	
Productivité du milieu et hypothèse de Livingstone <i>et al.</i>	
Taux d'extinction superficielle-dépendants	
Facteurs historiques	
Chapitre V - Etude quantitative des relations biogéographiques entre fleuves d'Afrique de l'Ouest et centrale d'après la distribution des poissons d'eau douce.	p. 81
Introduction	
Méthodes	
Données de base	
Analyse quantitative	
Similitude entre peuplements	
Distance géographique	
Mise en évidence d'une relation entre distance géographique et similitude des peuplements	
Elimination de l'effet de la distance géographique	
Ordination en espace réduit: analyse en coordonnées principales	
Optimisation d'une partition par ré-allocation	
Résultats	
Test de Mantel	
Ordination en espace réduit	
Optimisation	
Discussion	

Chapitre VI - Description d'une méthode de partition optimisant le degré d'endémisme par région biogéographique.	p. 101
---	--------

Introduction	
Description du modèle aléatoire	
Description du critère d'optimisation	
Procédure d'optimisation	
Utilisation du critère comme test statistique et interprétation des déviations	

Chapitre VII - Endémisme des poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest et centrale: étude géographique.	p. 107
--	--------

Introduction	
Méthodes	
Analyse de l'endémisme de bassin	
Analyse de l'endémisme de région	
Résultats et discussion	
Relation entre nombre d'endémiques et richesse spécifique des fleuves	
Centres d'endémisme	
Répartition géographique du nombre d'endémiques par bassin	
Comparaison avec d'autres organismes	
Données paleoclimatiques	
Autres évidences	
Critiques de l'hypothèse des zones refuges forestières	
Conclusion	

Conclusion à la deuxième partie.	p. 127
---------------------------------------	--------

Troisième partie - Influence des processus d'extinction et d'immigration sur la composition des peuplements des fleuves de la région sahélo-soudanienne	p. 131
--	--------

Introduction à la troisième partie	p. 133
Les bassins versants	
Les espèces	
Caractéristiques biologiques des espèces	
Longueur corporelle	
Catégorie trophique	
Tolérance à l'eau de mer	
Organe de respiration accessoire	

Chapitre VIII - Analyse de l'amplitude de répartition géographique des poissons d'eau douce de la zone sahélo-soudanienne.	p. 135
---	--------

Introduction	
Méthodes	
Données de base et définitions	
Simulations Monte Carlo	
Modèle stochastique	
Régressions multiples	
Résultats	
Modèle stochastique	
Recherche des caractéristiques associées à une grande amplitude de répartition géographique	
Amplitude de répartition géographique moyenne et richesse spécifique	

Discussion	
Distribution de fréquence des amplitudes de répartition	
Amplitude de répartition et caractéristiques biologiques	
Richesse spécifique des bassins et amplitude de répartition moyenne	
Facteurs historiques	
Annexe: modèle stochastique	

Chapitre IX - Modification de la composition écologique des peuplements de poissons en fonction de la richesse spécifique des fleuves	p. 161
---	--------

Introduction	
Méthodes	
Données de base et définitions	
Etude des séquences d'occurrence	
Méthodes statistiques	
Résultats	
Composition écologique des peuplements et richesse spécifique	
Groupes dont le nombre de représentants n'augmente pas proportionnellement avec la richesse spécifique	
Relation entre sous-représentation et amplitude de répartition géographique	
P _{sup} et caractéristiques biologiques	
Discussion	
Composition écologique des peuplements et richesse spécifique	
Importance de l'amplitude de répartition géographique	
Extinction sélective en fonction de la taille et du niveau trophique	
Influence de la zonation longitudinale des rivières	
Biais géographique	
Conclusion	

Conclusion à la troisième partie	p. 179
--	--------

Quatrième partie - Zonation longitudinale des peuplements de poissons du Niandan (Haut Niger).....	p. 185
---	---------------

Introduction à la quatrième partie	p. 187
Le Niandan	
Méthodes de prélèvement	
Identification des poissons	
Caractéristiques physiques des stations	
Résultats des pêches et traitement des données	

Chapitre X - Richesse spécifique, diversité du milieu et taille de la rivière dans le Niandan	p. 193
---	--------

Introduction	
Méthodes	
Description des variables	
Méthodes statistiques	
Résultats	
Discussion	
Diversité du milieu et richesse spécifique	
Variation longitudinale de la richesse spécifique	
Utilisation prédictive	

Chapitre XI - Relations entre la composition spécifique des peuplements de poissons du Niandan et les caractéristiques du milieu	p. 209
Introduction	
Méthodes	
Comparaison statistique de matrices de distances	
Matrices de distances	
Résultats	
Discussion	
Chapitre XII - Composition écologique des peuplements du Niandan et richesse spécifique.	p. 219
Introduction	
Méthodes	
Caractéristiques biologiques des espèces	
Séparation des adultes et des juvéniles	
Analyse statistique des données	
Résultats	
Adultes et juvéniles	
Adultes	
Discussion	
Structure de la zonation	
"Taxon cycle"	
Zonation et caractéristiques biologiques des espèces	
Occurrence et probabilité de présence en fonction de la richesse spécifique	
Conclusion à la quatrième partie	p. 237
Résumé des résultats	
Le "river continuum concept"	
Autres facteurs pouvant induire une zonation longitudinale	
Zonation et taille du bassin versant	
Conclusion générale	p. 243
Biogéographie insulaire	
Biogéographie historique	
"River continuum concept"	
Perspectives	
Résumé	p. 253
Bibliographie	p. 257
Annexes	p. 271

INTRODUCTION

CONTEXTE DE L'ETUDE ET PRESENTATION GENERALE

Les recherches sur les poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest ont débuté depuis plus d'un siècle mais les premiers travaux ont concerné essentiellement la systématique, à partir de collections rapportées par des explorateurs et examinées par des naturalistes tels que Pellegrin, au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris, et Boulenger, au British Museum, pour ne citer que les plus connus (voir Daget 1988 pour un historique plus précis). Ce n'est qu'après la seconde guerre mondiale qu'en plus des inventaires furent menées des études de terrain portant sur la biologie et l'écologie des espèces. Il est impossible ici de ne pas souligner le rôle primordial que joua J. Daget à cette phase de la recherche ichthyologique en Afrique de l'Ouest. Associant une très grande expérience de terrain à une large ouverture sur les courants de l'écologie et de la systématique théoriques, il dégagait des voies de recherches toujours d'actualité. A ses travaux personnels, il faut ajouter la mise en place du programme PBI sur le lac Tchad, démarré en 1965 qui donna lieu à de nombreux travaux d'ichtyologie (références dans Carmouze *et al.* 1983 et Benech & Quensière 1988). Plus récemment, diverses équipes françaises ou étrangères, ainsi que des chercheurs africains, ont largement contribué à accroître les connaissances dans divers domaines: inventaires régionaux, révisions systématiques, biologie, écologie, exploitation des espèces d'intérêt commercial. Ce fut le cas en particulier du programme de surveillance de l'environnement aquatique mis en place par l'OMS dès 1974 dans le cadre du Programme de Lutte contre l'Onchocercose en Afrique de l'Ouest (Lévêque *et al.* 1988 a) qui a permis de récolter de nombreuses informations dans des zones jusqu'ici peu explorées. Une étape importante est la publication du CLOFFA (Check-List Of the Freshwater Fishes of Africa; Daget *et al.* 1984 & 1986) qui permet de faire le point sur la systématique des poissons d'eau douce africains et apporte un outil de travail irremplaçable.

Compte tenu de l'expérience ainsi acquise, un programme de recherche multidisciplinaire (programme PEDALO, programme de recherche sur les Poissons d'Eau Douce d'Afrique de l'Ouest) a été mis en place fin 1984, avec la participation de différentes équipes françaises (ORSTOM, CNRS, Université, Muséum). L'accent a été mis sur l'approche fondamentale avec pour objectifs:

- 1-de synthétiser et de valoriser un ensemble de données, afin de dégager certaines lois générales d'organisation et de fonctionnement des peuplements de poissons.
- 2-de susciter et renforcer des recherches dans des disciplines (génétique, parasitologie, cytotaxonomie) pouvant contribuer à résoudre certains problèmes de systématique et d'écologie.

Les résultats présentés dans ce mémoire constituent une contribution au premier objectif du programme PEDALO. Ils ont nécessité, en amont, un important travail collectif de mise au point taxinomique et de recherches sur la distribution des espèces dans les différents bassins hydrographiques, dont une partie est déjà publiée (Teugels *et al.* 1988, Lévêque *et al.* 1989). En aval, l'objectif est d'aboutir à la mise au point de modèles écologiques dans un but finalisé d'aide à la gestion des milieux naturels et de leurs ressources.

La recherche des facteurs responsables de la structuration des peuplements ichtyologiques des rivières d'Afrique de l'Ouest nécessitait de travailler à différents niveaux de perception (voir plus loin). C'est pourquoi en plus des données déjà disponibles, il fut nécessaire de collecter des informations complémentaires en particulier sur le Niandan, affluent du Haut Niger en Guinée, qui fut choisi en partie pour des raisons logistiques, mais également en raison de sa situation dans la zone d'étude du laboratoire d'hydrobiologie de l'ORSTOM à Bamako.

En ce qui concerne les méthodes, une approche quantitative a été privilégiée aussi bien au plan descriptif qu'au plan explicatif pour lequel nous avons fait appel à diverses hypothèses développées en écologie théorique paraissant *a priori* applicables aux poissons (voir ci-dessous "considérations méthodologiques").

Bien que l'approche entreprise ait surtout été inspirée de la biogéographie et de l'écologie fondamentales, les résultats obtenus devraient contribuer à développer des outils permettant de prévoir les modifications susceptibles de survenir dans les rivières africaines qui font l'objet de perturbations de plus en plus nombreuses (pollution, aménagements divers etc). L'absence de tels modèles écologiques pour appréhender la structure des peuplements de poissons a, par exemple, été l'une des difficultés rencontrées lors de la mise en place du programme de surveillance des cours d'eau traités par les insecticides anti-simulidiens. Des indices d'intégrité biotique basés sur la richesse et la composition des peuplements de poissons comme ceux qui se développent aux USA (Karr 1981, Fausch *et al.* 1984) seraient sans conteste utiles.

AXES DE L'ETUDE

Pour aborder l'étude de la structuration des peuplements de poissons des cours d'eau d'Afrique de l'Ouest, nous sommes partis des constatations suivantes.

1-Les rivières ont une histoire. Leur tracé et leur extension ont évolué au cours du temps en fonction des facteurs climatiques et des mouvements tectoniques. Les recherches menées sur les fluctuations climatiques du Quaternaire récent ont, en particulier, mis en évidence l'alternance de périodes sèches et de périodes humides (Hamilton 1982), avec les conséquences que cela implique sur les peuplements de poissons

2-Les fleuves sont des îles biogéographiques (Sepkoski & Rex 1974), c'est à dire des milieux qui, du point de vue des organismes aquatiques étudiés, sont entourés de milieux défavorables à la survie. Les conséquences de cette situation sur l'immigration, l'extinction et la spéciation doivent être envisagées.

3-Les rivières ont une structure longitudinale. De la source vers l'embouchure les caractéristiques physiques, chimiques et hydrologiques se modifient et il en est de même des peuplements de poissons.

L'un des principaux objectifs de ce travail sera donc de rechercher quelle est l'influence respective de ces différents facteurs historiques ou structurels et comment ceux-ci contribuent à expliquer les structures actuelles des peuplements.

Pour m'aider dans cette tâche j'ai fait appel aux concepts, théories et hypothèses élaborées dans trois domaines de la biogéographie et de l'écologie contemporaines liés chacun à l'une des trois constatations faites ci-dessus.

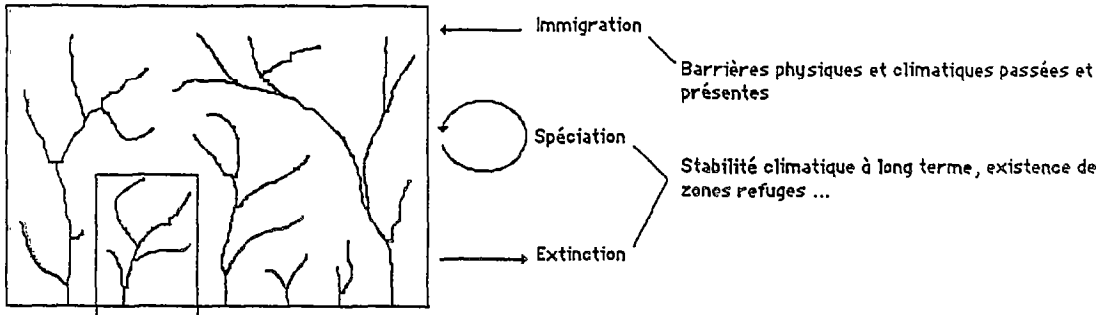
1- On ne peut actuellement étudier la répartition des organismes en milieu tropical à l'échelle continentale sans prendre en compte le concept de zone refuge Quaternaire (Haffer 1982). Pour décrire brièvement cette approche, il s'agit de postuler que, lors des variations climatiques du Pléistocène, certains milieux se sont trouvés fragmentés et réduits à de petits isolats, ainsi que la faune leur étant associée. Cette théorie permet de faire un certain nombre d'hypothèses concernant la répartition des centres d'endémisme ainsi que leur richesse spécifique. L'existence de régions biogéographiques peut également être interprétée à la lumière de ces concepts.

2- Souligner la nature insulaire des fleuves c'est explicitement reconnaître que le corpus théorique généré par la biogéographie insulaire (Mac Arthur & Wilson 1963, 1967) peut s'appliquer aux fleuves d'Afrique de l'Ouest. Dans ce domaine les études ont plus particulièrement porté sur les relations aire-espèces et la manière dont se complexifient les peuplements avec la superficie de l'île.

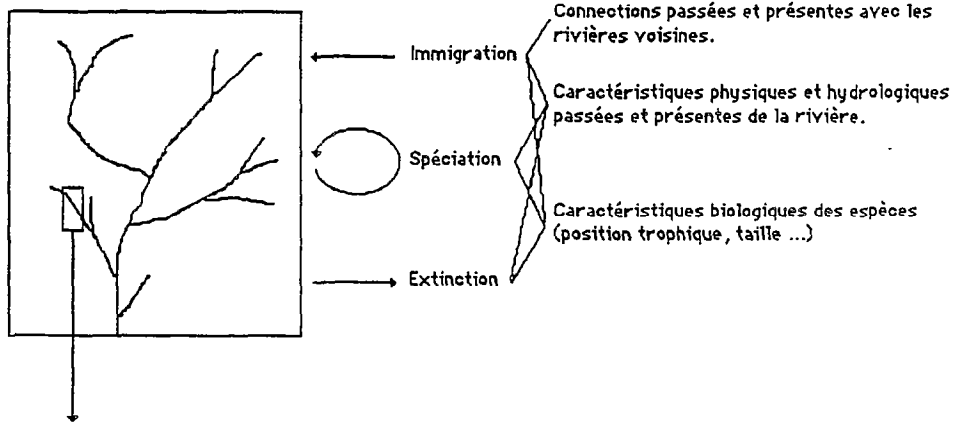
3- Enfin la zonation longitudinale des rivières, tant du point de vue biologique que de celui de la physico-chimie, a donné lieu à diverses hypothèses dont la plus récente est le "river continuum concept" (Vannote *et al.* 1980). Bien qu'élaborée à partir des peuplements d'invertébrés en milieu tempéré, cette approche se veut d'application plus générale.

A quelques exceptions près ces approches n'ont pas été appliquées jusqu'ici aux poissons d'eau douce Ouest africains. Selon les questions posées l'utilisation des concepts issus de l'un ou l'autre de ces domaines peut s'imposer logiquement et permettre une meilleure analyse partielle des données, mais on peut espérer que leur utilisation conjointe apporte une vision plus cohérente et cela à différents niveaux de perception.

Région biogéographique



Rivière



Station

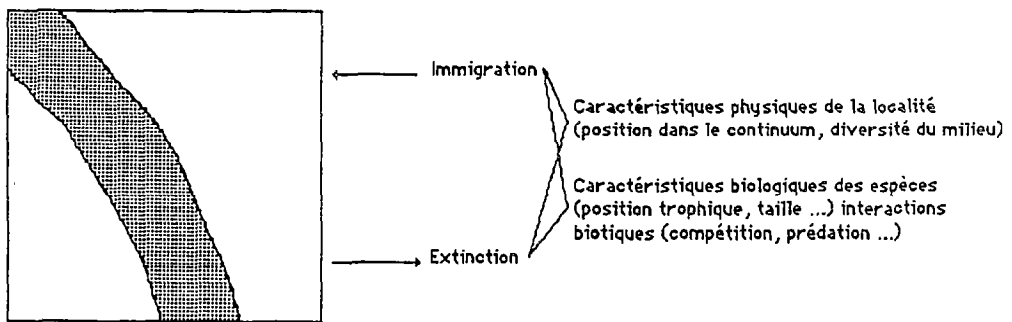


Figure 1: Représentation schématique des processus intervenant aux différents niveaux de perception impliqués dans cette étude.

Niveau de perception	Niveau d'organisation biologique	Variables et descripteurs	Problèmes biogéographiques
CONTINENTAL	Régions et provinces biogéographiques, ensembles fauniques	tectoniques, géographiques, paléobiologiques, paléoclimatiques	Biogéographie historique: cavenas de distribution, origine, caractérisation et mise en place des faunes, biosystématique, spéciation
REGIONAL	Faunes d'une subdivision biogéographique	Topographiques, géographiques, macroclimatiques, types de végétation	Histoire des peuplements, affinités biogéographiques et taxinomiques, étagement bioclimatique, convergences et divergences éco-morphologiques
SECTORIEL	Ensemble de peuplements	Ecologiques, phytologiques, climatiques, unités de végétation, régime de perturbations	Structure et dynamique des peuplements, colonisation-extinction-recolonisation, rôle régulateur des perturbations, successions écologiques, dispersion
DU BIOTOPE	Peuplements, populations	Microtopographiques, microclimatiques, édaphiques, structure de la végétation, grain du biotope	Composition et structure d'un peuplement, partage des ressources, mécanismes de coexistence, compétition, prédation, parasitisme, dynamique des populations
STATIONNEL	Guides, populations locales, démes	Structure et saisonnalité de l'environnement, contraintes et ressources	Biologie des populations, étude des niches, systèmes "populations-environnement", stratégies adaptatives

Tableau 1: Les niveaux de perception en biogéographie, d'après Blondel (1986)

Niveau de perception	Données	Etudes	Domaines
AFRIQUE DE L'OUEST ET CENTRALE	- Matrice de présences et absences de 736 espèces dans 45 bassins versants - Matrice 45 x 45 de contiguités entre bassins - Données physiques (débit, superficie) par bassins	- Relations biogéographiques entre bassins - Centres d'endémisme - Richesse spécifique des bassins	Biogéographie historique Biogéographie historique et insulaire
REGION SOUDANAISE ET COTE D'IVOIRE	- Matrice de présences et absences de 363 espèces dans 20 bassins versants - Données biologiques (taille, régime alimentaire) par espèces	- Amplitude de répartition géographique des espèces - Modification de la composition des peuplements avec la richesse spécifique	Biogéographie insulaire Biogéographie insulaire et "river continuum"
NIANDAN	- Matrice de présences et absences de 80 espèces dans 36 stations - Données environnementales par stations - Données biologiques par espèces	- Richesse spécifique des stations - Correspondance entre composition des peuplements et caractéristiques des stations - Modification de la composition des peuplements avec la richesse spécifique	"River continuum" "River continuum" "River continuum"

Tableau 2: Tableau synthétique des niveaux de perception géographique, des données et des études utilisés dans cette étude.

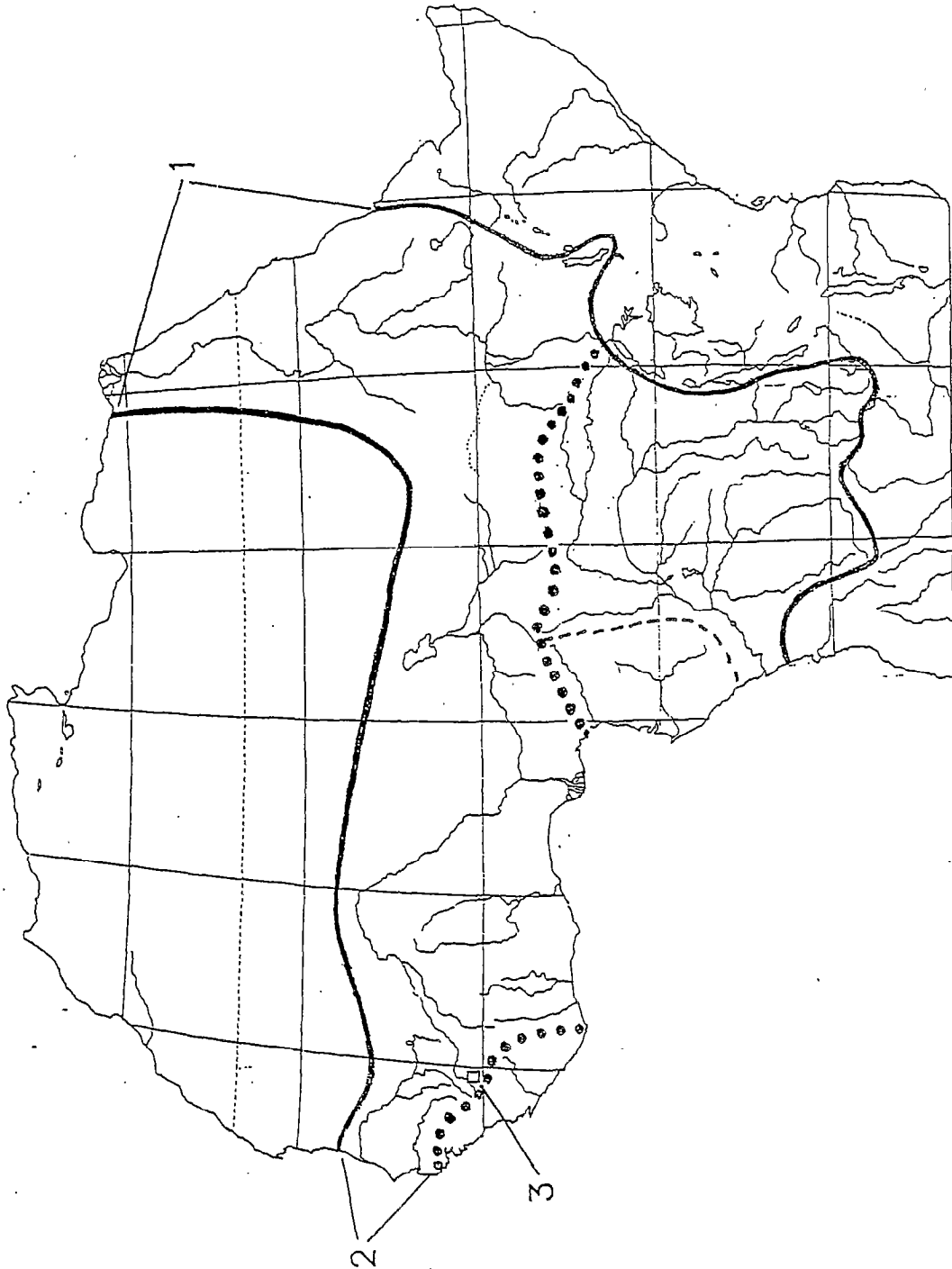


Figure 2: Carte de l'Afrique de l'Ouest et centrale montrant les différents niveaux de perception géographique impliqués dans cette étude. 1: Afrique de l'Ouest et centrale (la séparation entre le bassin du Zaïre et les autres bassins d'Afrique centrale est représentée en pointillé), 2: région soudanienne et Côte d'Ivoire, 3: Niandan.

La figure 1 synthétise ce qui précède. Elle représente les facteurs et les processus dont le rôle sur la composition des peuplements de poissons a été évoqué dans cette introduction.

NIVEAUX DE PERCEPTION

Dans cette étude, le niveau de perception géographique va d'un ensemble de stations dans une rivière (le Niandan) à un ensemble de rivières couvrant une bonne partie de l'Afrique. A différents niveaux de perception correspondent divers niveaux d'organisation biologique et des problèmes spécifiques. Pour fixer les idées, j'emprunte le tableau 1 à Blondel (1986) qui, à chaque niveau de perception, fait correspondre un niveau d'organisation biologique, les descripteurs du milieu et quelques problèmes appropriés. Compte tenu des objectifs fixés, mon travail englobe, en fonction des dénominations données par Blondel, les niveaux allant du biotope au continent.

Plus précisément trois niveaux géographiques emboîtés ont été distingués dans cette étude (fig 2): Afrique de l'Ouest et centrale (45 ou 46 fleuves, selon que le Zaïre est pris ou non en compte dans les analyses), région sahélo-soudanienne et Côte d'Ivoire (20 fleuves), Niandan (1 rivière).

Pour faire pendant au tableau 1, nous portons dans le tableau 2 ces trois niveaux géographiques, leur correspondance dans le tableau 1, les analyses que j'ai réalisées à ces différents niveaux, les caractéristiques de milieu retenues éventuellement, ainsi que les domaines fondamentaux concernés. J'espère que ce tableau permettra au lecteur d'avoir une vue d'ensemble satisfaisante de la nature des données et des problèmes biologiques posés à ces différents niveaux géographiques.

On peut s'interroger sur la pertinence de regrouper dans un même travail des études situées à des niveaux de perception aussi différents. Cette démarche reçoit cependant des justifications théoriques et pratiques. Tout d'abord dans la mesure où l'on travaille sur des partitions géographiques emboîtées les unes dans les autres les facteurs agissant sur la composition des peuplements à un niveau donné vont fixer le "degré de liberté" des peuplements du niveau inférieur. Pour prendre un exemple, au sein d'une rivière la composition en espèces de poissons d'une localité sera un sous ensemble de la composition globale de la rivière. Si, dans cette rivière, une catégorie taxinomique ou écologique n'est pas représentée, pour différentes raisons, il en sera de même pour chacun des peuplements locaux. Par conséquent, les résultats obtenus à un niveau de perception sont difficilement interprétables si l'on ne connaît pas les facteurs influant sur le niveau supérieur.

Il semble, par exemple, peu rationnel de travailler sur un ensemble de rivières sans savoir si elles ont eu une histoire commune, donc sans se livrer à une analyse objective des similitudes de peuplement entre rivières. Les seuls travaux qui dans cette optique

auraient pu nous servir proposaient chacun des délimitations biogéographiques établies de manière assez subjective et pas toujours cohérentes les unes avec les autres (Poll 1957, Roberts 1975 pour ne citer que les plus récentes). Cette seule constatation justifiait amplement le niveau de perception supérieur qui a été choisi.

La situation inverse peut également se présenter, à savoir que les données collectées à un niveau peuvent être difficilement interprétables si l'on ne dispose pas de celles collectées au niveau de perception inférieur. C'est ainsi que l'existence d'un gradient physique longitudinal dans les rivières a pour conséquence qu'un petit fleuve n'est pas un modèle réduit d'un grand fleuve. On peut considérer qu'un petit fleuve correspond au haut cours d'un fleuve plus grand. Par conséquent, la manière dont s'organisent les peuplements en fonction du gradient longitudinal est certainement utile pour comprendre comment s'organisent les peuplements en fonction de la superficie du bassin versant de la rivière. Si l'existence de zonations longitudinales des peuplements de poissons est plus ou moins bien établie en Afrique de l'Ouest (Sydenham 1977, Merona 1981), la relation entre caractéristiques de la rivière et composition des peuplements ainsi que la modification longitudinale écologique (fonctionnelle) des peuplements sont des champs d'études relativement inexplorés sur le continent africain. Mon travail de terrain s'est donc focalisé sur ces points.

CONSIDERATIONS METHODOLOGIQUES

A partir du traitement effectué sur les données de terrain, on peut distinguer en écologie et en biogéographie deux approches (fig 3). Une première approche sera une approche descriptive, où l'on recherchera une certaine structure dans les données. A ce stade, des hypothèses explicatives de la structure observée pourront être émises. La seconde approche consiste à utiliser les données pour tester une hypothèse déjà existante. Green (1980) discute de l'utilisation des techniques d'analyses multivariées en écologie selon cette double optique.

Il faut souligner dès à présent que la distinction entre approche descriptive et approche explicative n'est pas toujours très tranchée dans la mesure où une même analyse peut jouer les deux rôles pour un même jeu de données. La régression multiple en est un bon exemple: une même analyse peut permettre de confirmer ou d'invalider une hypothèse pré-existante concernant la relation entre la variable dépendante et une des variables explicatives, mais peut servir également à proposer un mécanisme reliant deux variables en fonction du lien mis en évidence entre la variable dépendante et une autre des variables explicatives.

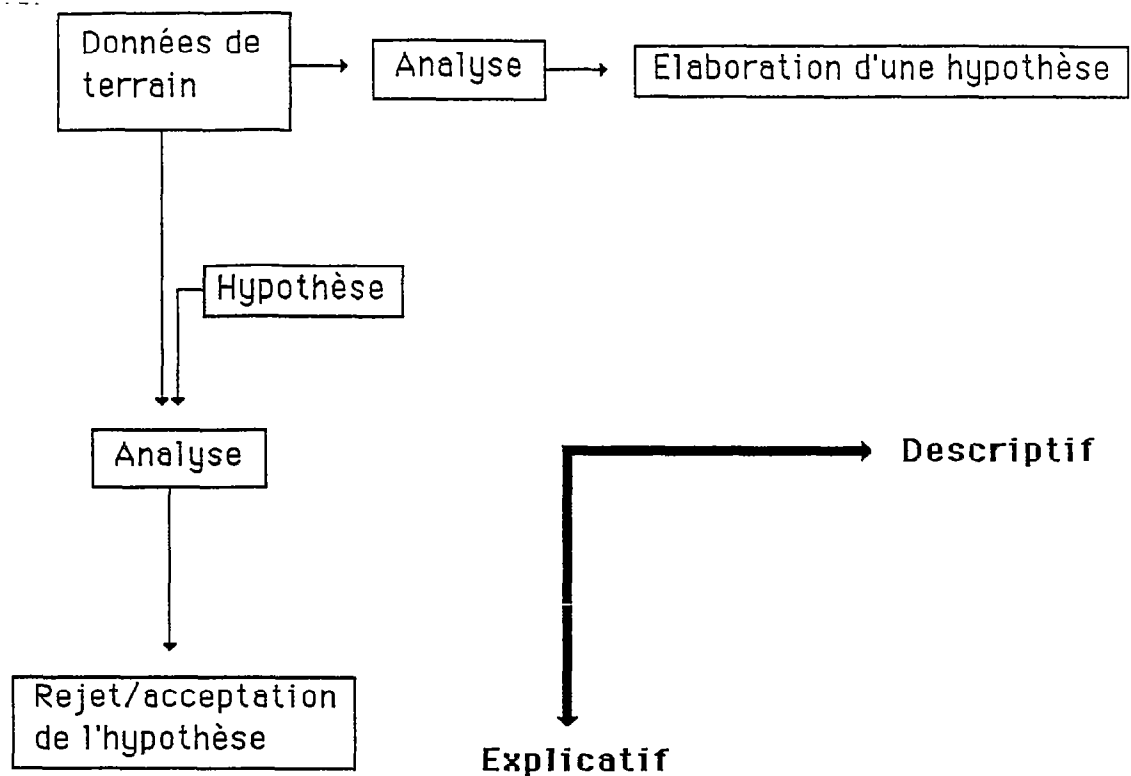


Figure 3: Les approches explicative et descriptive en écologie.

Dès que les données sont complexes un traitement quantitatif est indispensable, que l'on opte pour l'une ou l'autre de ces approches.

En biogéographie et en écologie des peuplements les données sont multivariées puisqu'elles concernent obligatoirement plusieurs espèces, et souvent plusieurs localités et plusieurs caractéristiques environnementales. Par exemple, les données traitées dans ce travail se présenteront souvent sous forme de matrices de présence-absence d'espèces dans des localités. Il est évident que la simple observation visuelle de ces matrices ne permet pas, ou alors de manière subjective, de dégager une structure dans les données. Il existe des méthodes quantitatives qui permettent de synthétiser l'information véhiculée par ces données et de mettre à jour une structure. Elles présentent de plus l'intérêt d'être "objectives", c'est à dire que, menées sur le même jeu de données par des personnes différentes, elles donneront le même résultat.

Ces méthodes sont désormais d'un emploi courant en écologie et en biogéographie. Crovello (1981) définit la biogéographie quantitative comme un domaine de la biogéographie où l'on utilise des méthodes quantitatives et/ou nécessitant un ordinateur, que ce soit dans un but explicatif ou dans un but descriptif. Selon Legendre & Legendre (1984 a) les domaines couverts par l'écologie quantitative sont la modélisation (approche explicative), les statistiques (approche explicative ou descriptive) et l'écologie

numérique qui traite de l'analyse numérique des complexes de données dans le but de dégager des structures afin d'en faciliter l'interprétation (approche descriptive).

Je pense qu'un large consensus existe pour reconnaître qu'en écologie et en biogéographie les hypothèses doivent être testées selon la méthodologie statistique classique qui prend en compte la variabilité intrinsèque des données biologiques. Dans cette optique un certain nombre de méthodes statistiques, univariées ou multivariées, que l'on peut qualifier d'usuelles en écologie et en biogéographie ont été utilisées (la régression multiple par exemple). Je me suis servi également de méthodes d'un emploi moins fréquent: régression pseudo-orthogonale, autocorrélation spatiale et comparaison statistique de matrices de distances pour citer les principales. Cependant les hypothèses et les données sont parfois telles qu'il n'existe pas de test statistique approprié et seules des simulations Monte Carlo permettent de pallier à cette difficulté. Nous avons notamment utilisé la méthode des modèles nuls (Strong 1982) qui consiste, pour remplacer la situation "témoin" d'une méthodologie expérimentale, inapplicable en biogéographie et en écologie, à générer des peuplements "aléatoires" de référence. Une controverse s'est développée en écologie et en biogéographie à propos de l'utilisation de cette méthode, débat décrit dans ses grandes lignes dans le chapitre III.

Cependant les méthodes existantes ne permettent pas toujours de répondre à des problèmes particuliers, et il est parfois nécessaire d'élaborer des méthodes *ad hoc*, comme cela a été le cas à deux reprises dans ce travail: une première fois pour classer les rivières de l'Afrique de l'Ouest en fonction de leur similitude de peuplement tout en prenant en compte leur plus ou moins grande proximité géographique (chapitre V); une deuxième fois pour optimiser une partition de ces rivières de telle sorte que l'endémisme par région soit maximum (chapitres VI et VII).

PLAN DU MEMOIRE

Plusieurs lignes conductrices s'offraient pour présenter les résultats obtenus. Une présentation chronologique aurait eu l'avantage de traduire la progression des résultats et du raisonnement. Mais il est rare qu'au cours d'une thèse la progression soit linéaire ! Ce travail n'y fait pas exception et une présentation chronologique n'aurait certainement pas eu le privilège de la clarté. Pour mémoire, je préciserai que je me suis d'abord attaché aux problèmes de biogéographie insulaire et aux relations biogéographiques entre bassins, pour des raisons de disponibilité des données.

Une autre possibilité aurait été de présenter les résultats par grand domaine conceptuel: biogéographie insulaire, théorie des zones refuges, "river continuum concept". Malheureusement, certains problèmes relèvent de plusieurs domaines et une telle présentation aurait entraîné de nombreuses répétitions.

J'ai finalement opté pour une présentation par niveau de perception géographique. Cette présentation n'est pas totalement indépendante de celle qui se baserait sur les domaines conceptuels. En effet le tableau 2 nous montre, qu'à mesure que le niveau s'affine, les domaines prépondérants sont, dans l'ordre, la biogéographie historique, la biogéographie insulaire et le "river continuum", cependant avec des recouvrements. A chaque niveau de perception géographique choisi correspond un jeu de données différent (tableau 2). Faire une présentation par niveau géographique permet donc de discuter des résultats obtenus sur le même jeu de données avec la même méthode sans les disperser dans différentes parties du texte parce qu'ils peuvent être interprétés à la lumière de différentes théories. J'ai choisi de commencer par le niveau "continental" pour aboutir au niveau "local", car la délimitation de la zone régionale "sahélo-soudanienne" dépend des résultats obtenus au niveau "continental".

Première partie - Méthodes statistiques et quantitatives.

La première partie de ce mémoire est consacrée aux méthodes d'analyses quantitatives et statistiques utilisées au cours de ce travail. En effet la plupart de ces méthodes interviennent à plusieurs reprises et, pour certaines d'entre elles, étaient encore peu employées en écologie ou en biogéographie, il était nécessaire de faire une plus longue présentation.

Seconde partie - Richesse et composition des peuplements des fleuves d'Afrique de l'Ouest et centrale: biogéographie insulaire et historique.

La seconde partie traite des résultats obtenus au niveau continental, c'est à dire sur l'ensemble des fleuves. L'accent a été mis sur la biogéographie insulaire et historique. A ce niveau les questions qui ont motivé les études sont les suivantes:

Existe-t-il des régions biogéographiques bien individualisées?

Si oui, comment s'interprètent-elles à la lumière du passé climatique de l'Afrique et sont-elles des centres d'endémisme?

Quels sont les facteurs agissant sur la richesse spécifique des fleuves?

Comment s'interprètent ces résultats en fonction de la biogéographie insulaire et du passé climatique et géologique de l'Afrique?

Troisième partie - Influence des processus d'extinction et d'immigration sur la composition des peuplements des fleuves de la région sahélo-soudanienne.

La troisième partie regroupe les résultats des études qui ont porté sur les 20 bassins de la région soudanienne (dont la délimitation a été établie dans la partie précédente). A ce niveau les questions traitées sont axées sur les processus stochastiques et les caractéristiques biologiques des espèces liées aux probabilités d'extinction et d'immigration. On supposera ces facteurs plus importants que les facteurs historiques au sein de cette zone biogéographique homogène. Les questions suivantes ont guidé les études. Quelle est la part des processus stochastiques dans l'amplitude de distribution géographique des espèces?

L'amplitude de distribution géographique est-elle affectée par les caractéristiques biologiques des espèces?

La composition des peuplements du point de vue de la répartition des espèces dans différentes catégories écologiques varie-t-elle avec la richesse spécifique des fleuves?

Peut-on mettre en évidence des processus d'extinction sélective des espèces dans les petits fleuves en fonction de leur écologie?

Comment ces résultats s'interprètent-ils en fonction de de la biogéographie insulaire et des "patterns" de zonation longitudinale éventuellement mis en évidence dans la partie suivante?

Quatrième partie - Zonation longitudinale des peuplements de poissons du Niandan (Haut Niger).

La quatrième partie est consacrée à l'étude de la zonation longitudinale des peuplements de poissons, avec les interrogations suivantes:

Quels sont les facteurs physiques expliquant la richesse spécifique par station?

Quels sont les facteurs expliquant la similitude des peuplements entre stations?

Sont-ils les mêmes ?

Comment se réalise la complexification des peuplements?

La présence de certains groupes écologiques est-elle plus probable dans les peuplements à forte richesse spécifique et inversement ?

La réponse à cette dernière question permet-elle d'expliquer les variations de composition des peuplements en fonction de la superficie de la rivière (partie précédente)?

PREMIERE PARTIE
METHODES STATISTIQUES ET
QUANTITATIVES

INTRODUCTION A LA PREMIERE PARTIE

A PROPOS DES METHODES

Dans cette section nous mentionnons les méthodes statistiques et quantitatives qui ont été utilisées dans ce travail. Les méthodes qui ne sont pas d'un usage courant en écologie et/ou pour lesquelles on ne dispose pas de logiciels facilement disponibles ont été détaillées plus particulièrement. L'approche des "modèles nuls" fait également l'objet d'un développement important car il existe une controverse à son propos dans la communauté écologique.

Certaines analyses, d'un usage routinier en écologie, ne sont pas décrites ici. Il s'agit essentiellement des méthodes statistiques univariées.

La plupart des méthodes décrites ici ont nécessité l'écriture par nos soins de programmes informatiques (en Turbo Pascal pour Macintosh ou compatible IBM AT), elles sont signalées par un (P). Les autres analyses statistiques, décrites ou non dans cette section, ont été réalisées à l'aide des logiciels STAT-ITCF et STATGRAPHICS sur compatible IBM AT.

En dessous du titre de chaque méthode figure également dans quel(s) chapitre(s) elle a été utilisée.

Dans le chapitre I sont regroupées les méthodes d'analyse dites "linéaires" d'ordination et de régression. Les méthodes permettant de constituer et d'analyser des matrices de distance se trouveront dans le chapitre II. Le chapitre III est une présentation de l'approche des modèles nuls. Nous y avons ajouté également les méthodes employées de concert avec cette approche.

Quelques méthodes ont été mises au point particulièrement pour cette étude. Elles seront brièvement évoquées ci-après et seront décrites plus en détail lorsqu'elles sont utilisées.

APPROCHES DETAILLEES LORS DE LEUR APPARITION DANS LE TEXTE

Théorie des graphes (P)

Chapitre V

La théorie des graphes a été utilisée pour définir une distance "géographique" entre bassins versants.

Optimisation d'une partition par ré-allocation (P)

Chapitres V, VI et VII

Un algorithme d'optimisation d'une partition par allocation successive des éléments aux groupes auxquels ils n'appartiennent pas a été utilisé à deux reprises et sous des formes légèrement différentes: 1- pour regrouper des rivières dans des régions biogéographiques sur la base de leur similitude de peuplement (chapitre V) et 2- pour déterminer des régions correspondant au mieux à des centres d'endémisme (chapitres VI et VII).

Critère d'endémicité (P)

Chapitres VI et VII

Un critère d'endémicité a été établi pour utiliser un des algorithmes d'optimisation décrit ci-dessus. Il est basé sur un modèle de répartition aléatoire des espèces de telle sorte qu'il prenne une valeur maximale quand le nombre d'espèces endémiques par région est le plus improbable possible.

Chaîne de Markov (P)

Chapitre X

Les chaînes de Markov ont été utilisées pour élaborer un modèle "nul" ou "neutre" de l'amplitude de répartition géographique.

CHAPITRE I :

AUTOCORRELATION SPATIALE, ORDINATION ET REGRESSION

AUTOCORRELATION SPATIALE (P)

Chapitres IV et VII

Principe

L'autocorrélation spatiale a pour but de tester si la valeur d'une variable en un point est indépendante des valeurs prises aux points avoisinants. Pour effectuer ce test il est nécessaire de définir pour chaque point quels sont ses voisins. Cette information est synthétisée dans une matrice symétrique de contiguïté dans laquelle un "1" à l'intersection de la ligne i et de la colonne j indique que les localités i et j sont contiguës, un "0" étant représentatif du cas contraire. La diagonale doit être composée de zéros.

I de Moran

Chapitres IV et VII

Divers tests sont disponibles selon que l'on ait affaire à des valeurs discrètes, ordinales ou continues. Dans ce travail seul le I de Moran pour valeurs continues sera utilisé. Cet indice prend des valeurs comprises entre -1 et $+1$, la valeur attendue sous l'hypothèse nulle étant proche de zéro si l'échantillon est de grande taille. Une valeur positive significative indique que les valeurs élevées (ou faibles) ont tendance à se regrouper dans l'espace, plus que ne le prévoit le hasard. Une valeur négative significative indique que les points ayant des valeurs élevées ont tendance à être entourés de points ayant des valeurs faibles et vice versa. Nous décrivons brièvement la manière dont on peut calculer cette statistique ainsi que son espérance et sa variance sous l'hypothèse nulle que les valeurs de la variable étudiée sont réparties au hasard dans l'espace (Sokal & Oden 1978 a&b, Cliff & Ord 1981).

Nous appellerons

x_i : valeur de la variable au point i

m_x : moyenne des x_i

$z_i = x_i - m_x$

C_{ij} : élément de la matrice de contiguïté

n : nombre de localités

$W = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n C_{ij}$

$$S_1 = 4 \cdot W$$

$$S_2 = 4 \cdot \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n C_{ij}^2$$

$$b = \frac{\sum_{i=1}^n z_i^4}{\left(\sum_{i=1}^n z_i^2\right)^2}$$

Le coefficient de Moran se calcule de la manière suivante

$$I = \frac{n \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n C_{ij} z_i z_j}{W \sum_{i=1}^n z_i^2}$$

Sous l'hypothèse nulle l'espérance de I , $E(I)$, est donnée par

$$E(I) = \frac{-1}{(n-1)}$$

et sa variance, $V(I)$, par

$$V(I) = \frac{n((n-3n+3)S_1 - nS_2 + 3W^2) - b((n^2-n)S_1 - 2nS_2 + 6W^2)}{(n-1)(n-2)(n-3)W^2} - \frac{1}{(n-1)^2}$$

Si n est grand (supérieur ou égal à 50) la significativité de I est calculée à l'aide d'un test de l'écart réduit. Dans le cas d'échantillons de plus petite taille une autre procédure est recommandée, si les conditions suivantes sont respectées: aucune localité ne doit intervenir dans plus de 30% des contiguités, l'échantillon doit être de taille supérieure à 8, les corrections sont valides seulement pour les queues de distribution.

Posons

$$R = \frac{2n^{1/2} - 1}{n^{1/2}}$$

$$Q = \frac{2(n^{1/2} - 1)(2n^{1/2} - 1)}{n}$$

si $R < W/2n \leq Q$, k_α prend la valeur $(10\alpha)^{1/2}$ dans le cas d'un test unilatéral, $(5\alpha)^{1/2}$ dans le cas d'un test bilatéral, sinon $k_\alpha = 1$.

On peut alors calculer la valeur limite de I de la manière suivante

$$I_\alpha = t_{\alpha[\infty]} V(I)^{1/2} - (k_\alpha / (n-1))$$

Si $n \leq 8$ il est recommandé d'évaluer la significativité de I à l'aide d'une procédure Monte Carlo.

Autocorrélation spatiale des résidus d'une régression

Chapitre IV

Si la variable testée est constituée de résidus d'une régression linéaire, les tests décrits ci-dessus ne sont plus applicables. En effet les résidus ne sont pas indépendants les uns des autres (Draper & Smith 1966), et cette corrélation doit être prise en compte dans le calcul de l'espérance et de la variance de I . Pour que les formules décrites ci-dessous, d'après Cliff & Ord (1981), soient applicables les résidus doivent être distribués normalement.

Posons

$$X = \begin{pmatrix} 1 & x_{12} & \dots & x_{1k} \\ 1 & x_{22} & \dots & x_{2k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & x_{n2} & \dots & x_{nk} \end{pmatrix}$$

où x_{ij} est la valeur prise par la variable prédictive $j-1$ pour l'observation i

X^t : transposée de X

C : matrice de contiguïté

e : vecteur des résidus

e^t : transposée de e

k : nombre de paramètres entrés dans la régression (y compris le terme constant)

$$A = (X^t X)^{-1} X^t W X$$

$$B = 4(X^t X)^{-1} X^t W^2 X$$

$$W_1 = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (C_{ij} + C_{ji})^2$$

En terme de résidus I s'écrit

$$I = \frac{ne^t C e}{We^t e}$$

son espérance est

$$E(I) = \frac{-n \operatorname{tr}(A)}{n-k}$$

La variance de I est calculée à l'aide de la formule suivante

$$V(I) = \frac{n^2}{W(n-k)(n-k-2)} \left[W_1 + 2 \operatorname{tr}(A^2) - \operatorname{tr}(B) - \frac{2(\operatorname{tr}(A))^2}{(n-k)} \right]$$

On teste alors la significativité de F par un test de l'écart réduit.

REGRESSIONS

Le problème de la colinéarité entre variables prédictives

On peut utiliser une analyse de régression multiple dans deux buts: prédictif ou explicatif. Dans les deux cas il est nécessaire que l'estimation des coefficients soit fiable. Cependant, dans certains cas, les estimations données par une analyse de régression multiple doivent être considérées avec prudence. Un de ces cas est celui où il existe une forte colinéarité entre les variables prédictives, c'est à dire que quelques unes ou la plupart de ces variables sont fortement corrélées. L'estimation des coefficients par la méthode des moindres carrés peut alors conduire à des valeurs erratiques dont le signe peut même être inversé par rapport à leur valeur réelle (Cazes 1978). Une manière d'apprécier la colinéarité entre les variables est de calculer le facteur d'inflation de la variance maximal (voir ci dessous). S'il dépasse dix, il est généralement conseillé d'utiliser des méthodes plus adaptées que celle des moindres carrés, telle que la régression pseudo-orthogonale (Hoerl & Kennard 1970 a, b; voir ci dessous).

Facteur d'inflation de la variance (P).

Chapitres IV et X

On appelle facteurs d'inflation de la variance les éléments diagonaux de la matrice:

$$(X' X)^{-1}$$

ou bien, dans le cas d'une régression pseudo-orthogonale (voir ci dessous), les éléments diagonaux de la matrice (Marquardt 1970)

$$(X' X + k I)^{-1} (X' X) (X' X + k I)^{-1}$$

où I est la matrice identité et k un paramètre dont la signification est donnée ci-dessous.

Dans les deux cas, $X' X$ doit être sous la forme d'une matrice de corrélation.

Le facteur d'inflation de la variance permet d'estimer l'augmentation de la variance du coefficient de régression d'une variable prédictive résultant d'une colinéarité avec les autres variables. Si toutes les variables sont orthogonales entre elles, tous les facteurs d'inflation de la variance sont égaux à l'unité. Si le plus grand facteur d'inflation de la variance dépasse 10, on peut s'attendre à ce que les coefficients de régression soient mal estimés par la méthode des moindres carrés.

Régression pseudo-orthogonale (ridge regression) (P).

Chapitre IV

Une forte colinéarité entre variables prédictives a pour effet d'augmenter artificiellement la longueur du vecteur coefficient de régression, c'est à dire que la norme de b (voir ci-dessous) est artificiellement élevée. Le principe de la régression pseudo-orthogonale est de fixer une limite à la longueur de ce coefficient, il s'agit donc d'une régression sous contrainte. L'équation normale permettant d'estimer la valeur des coefficients par la méthode des moindres carrés:

$$b = (X' X)^{-1} X' Y$$

est transformée, par introduction d'un paramètre supplémentaire k , en:

$$b = (X' X + k I)^{-1} X' Y$$

où I est la matrice identité (Hoerl & Kennard 1970 a). Les variables doivent être transformées de telle sorte que $X' X$ soit sous la forme d'une matrice de corrélation. On voit immédiatement que si $k=1$, nous sommes dans le cas de l'estimation par les moindres carrés.

L'estimation des coefficients obtenue par une régression pseudo-orthogonale est une estimation biaisée. Si le biais n'est pas trop important, on peut espérer être plus proche de la véritable valeur grâce à une moins grande variance de l'estimation.

A mesure que k augmente, la variance des coefficients de l'équation de régression diminue mais leur estimation est de plus en plus biaisée, et pour k infini les coefficients sont tous nuls. Il convient donc de choisir k de telle sorte que le gain de précision obtenu grâce à la plus faible variance ne soit pas annulé par un biais trop important. De même on observe une diminution du coefficient de détermination quand k augmente, mais pour de petites valeurs de k , on peut espérer obtenir un modèle plus prédictif (Marquardt & Snee 1975, Snee 1977).

La principale difficulté de cette méthode est de choisir une valeur de k optimale. Il existe plusieurs méthodes numériques pour ce faire, mais le plus simple est de procéder graphiquement (Hoerl & Kennard 1970 b, Marquardt & Snee 1975). Si on analyse l'évolution des coefficients réduits en fonction de k ("ridge trace"), on observe généralement qu'après des changements importants pour de faibles valeurs de k , les coefficients se stabilisent rapidement et c'est dans cette zone qu'il faut choisir k . Enfin il est recommandé de choisir $k < 1$ et que le facteur d'inflation de la variance maximum soit proche de 1.

L'examen de la "ridge trace " peut également servir à sélectionner les variables dans un modèle de régression multiple. On conseille généralement de conserver les variables qui sont instables en fonction de k et celles qui demeurent à des valeurs proches de zéro.

La supériorité de la régression pseudo orthogonale a été démontrée dans un certain nombre de cas. Les exemples les plus intéressants sont ceux où le pouvoir prédictif sur un échantillon indépendant de l'échantillon d'estimation est meilleur si l'estimation a été réalisée à l'aide d'une régression pseudo orthogonale plutôt que par la méthode classique (Marquardt & Snee 1975, Snee 1977). De plus la régression pseudo orthogonale donne souvent des estimations plus conformes à la réalité (Marquardt & Snee 1975). Par exemple dans certains cas des coefficients négatifs n'ont aucun sens et peuvent néanmoins être obtenus lors d'une régression multiple. Il semble que cela se produise moins souvent avec la régression pseudo orthogonale. Enfin des simulations montrent que la régression pseudo orthogonale donne des estimations plus proches de leur valeur réelle que la régression classique (Hocking 1976).

La régression pseudo orthogonale est d'un emploi peu courant en écologie, alors que bien souvent les variables utilisées dans ce genre d'étude sont fortement corrélées entre elles. Il est donc difficile de juger si la régression pseudo orthogonale présente autant d'avantages dans ce domaines que dans ceux où elle a été utilisée principalement jusqu'à présent. Dans une étude (Mauriello & Rokoski 1974) les coefficients obtenus par cette méthodes ont une signification biologique plus évidente que si la méthode classique est employée .

Test de l'indépendance du signe des résidus (P).

Chapitre IV

L'indépendance de la valeur des résidus en fonction des valeurs prédites par un modèle de régression peut être analysée à l'aide de la séquence des signes des résidus (Drapeer et Smith 1966). Le principe du test est de détecter si, une fois les résidus ordonnés en fonction de la valeur prédite par le modèle, les résidus de même signe ont tendance à être regroupés plus que ne le prévoit le hasard, auquel cas une absence de linéarité peut être suspectée.

Soit la séquence suivante:

(+ + + + + + +) (- - - - -) (+ + +) (- - - -) (+)

composée de 12 "+" et de 10 "-" et de 5 ensembles homogènes du point de vue du signe, représentés entre parenthèses.

Pour effectuer le test il faut compter le nombre de "+", n_1 , le nombre de "-", n_2 , et le nombre de groupes homogènes quand au signe, ng . Dans l'exemple précédent $n_1=12$, $n_2=10$ et $ng=5$.

Sous l'hypothèse nulle de distribution des signes l'espérance de ng , $E(ng)$, est donnée par

$$E(ng) = \frac{2n_1n_2}{n_1+n_2} + 1$$

et sa variance $V(ng)$ par

$$V(ng) = \frac{2n_1n_2(2n_1n_2-n_1-n_2)}{(n_1+n_2)^2(n_1+n_2-1)}$$

On forme

$$Z = \frac{ng-E(ng)+0.5}{V(ng)^{1/2}}$$

qui, sous l'hypothèse nulle, est distribué selon une loi normale centrée réduite, à condition que n_1 et n_2 soient supérieurs à 10.

Régression non linéaire (P)

Chapitre IX

Les régressions non linéaires ont été réalisées selon l'algorithme de Davidson, Fletcher & Powel (cité dans Hazout, polycopié de cours DEA de biomathématiques). Il s'agit, par un processus itératif, de diminuer la somme des carrés des écarts entre les observations et le modèle. Cette méthode est basée sur les gradients et il est donc nécessaire de pouvoir dériver le critère d'optimisation en fonction des paramètres du modèle.

ORDINATIONS EN ESPACE REDUIT

Dans cette catégorie se classe également l'analyse en coordonnées principales qui est décrite dans le chapitre II car elle sert à étudier une matrice de distances.

Analyse en composantes principales.

Chapitre X et XI

L'analyse en composantes principales (ACP) permet d'analyser un tableau composé des valeurs de p variables prises par n individus. Cette méthode permet, soit d'analyser les relations entre individus en fonction des variables, soit d'étudier les corrélations entre variables. Le but de cette méthode est de réduire le nombre de dimensions de l'espace euclidien d'origine avec une perte minimale d'information. Nous ne décrivons pas plus cette méthode d'usage courant et pour laquelle de plus amples informations peuvent facilement être trouvées dans la littérature.

CHAPITRE II : ANALYSE DE LA SIMILITUDE ET DE LA DIVERSITE

INDICES QUANTITATIFS DE DISTANCE, DE SIMILARITE ET DE DIVERSITE (P)

Définitions

Nous préciserons tout d'abord un certain nombre de termes, essentiellement d'après Legendre & Legendre (1984 b).

On appelle *distance* entre deux objets i et j un indice $d(i,j)$ qui a les propriétés suivantes:

- si $i=j$ alors $d(i,j) = 0$
- si $i \neq j$ alors $d(i,j) > 0$
- $d(i,j) = d(j,i)$

On appelle aussi ces indices des *semi-métriques*.

Si la propriété suivante, ou *inégalité triangulaire*, est également vérifiée l'indice est alors une *métrique* :

- $d(i,j) + d(j,k) \geq d(i,k)$

Le terme de distance est parfois réservé aux métriques, les autres indices recevant le terme de *dissimilarité*. Dans ce texte le terme de distance sera employé dans son sens le plus large.

Quand les indices ne décrivent pas l'éloignement entre objets mais leur similitude on parle d'indices de *similarité*, qui peuvent être facilement transformés en indice de distance (par la transformation $d(i,j) = 1 - s(i,j)$ par exemple)

Les indices de distance et de similarité prennent souvent comme valeur maximale 1.

On distingue les indices de distance *quantitatifs* des indices de distance *binaires*. Les indices quantitatifs établissent la distance entre objets à partir d'attributs pouvant prendre des valeurs continues ou ordinales. Les indices de distance binaires sont basés sur des attributs qui ne peuvent prendre que deux valeurs: présence ou absence. La même distinction est réalisée pour les indices de similarité.

Distance euclidienne.

Chapitres IX et XI

Il s'agit d'une distance quantitative métrique.

La distance euclidienne, $d(i,j)$, entre l'objet i et l'objet j en fonction de p mesures quantitatives réalisées est la suivante

$$d(i,j) = \left[\sum_{k=1}^p (m_{ik} - m_{jk})^2 \right]^{1/2} \text{ où } m_{ik} \text{ représente la valeur de la } k^{\text{ème}} \text{ mesure pour}$$

l'objet i .

La distance euclidienne n'est pas bornée à 1.

On peut définir une distance euclidienne sur des proportions, en remplaçant dans la formule ci-dessus, m_{ik} par p_{ik} qui représente la proportion de l'attribut k pour l'objet i .

Dans ce cas la distance est bornée par $p^{1/2}$.

Indice de Dice

Chapitres V et XI

Il s'agit d'un indice de similarité binaire et dont le complément à un est une semi-métrique.

L'indice de Dice permet de calculer la similitude entre deux localités i et j à partir du nombre d'espèces qu'elles ont en commun, nc , (Dice 1945, cité dans Wolda 1981):

$$s(i,j) = \frac{nc}{\min(rs_i, rs_j)} \text{ } rs_i \text{ représente le nombre d'espèces de la localité } i.$$

$s(i,j)$ prend une valeur de 1 quand toutes les espèces présentes dans la localité la moins riche sont présentes dans la localité la plus riche.

Biais de l'indice de Dice.

Il est courant en écologie ou en biogéographie de classer des localités à partir de leur similitude de composition en espèces. De nombreux indices binaires existent pour établir la similitude de deux localités à partir des données de présence absence d'un ensemble d'espèces. Quelques auteurs ont souligné un certain nombre de problèmes soulevés par l'utilisation de ces indices (Henderson & Heron 1977, Connor & Simberloff 1978, Raup & Crick 1979, Wolda 1981, Rice & Belland 1982, Simberloff 1983 a).

Le premier est que la distribution statistique de ces indices n'est pas connue. L'idéal est de connaître leur distribution sous l'hypothèse de distribution au hasard des espèces dans les localités. Un certain nombre d'études ont été réalisées de ce point de vue et la

conclusion est que la plupart de ces indices sont biaisés par rapport à la richesse spécifique des localités (Wolda 1981, Rice & Belland 1982). En d'autres termes, si les espèces sont réparties aléatoirement dans les localités les valeurs de ces indices seront différentes si l'on compare deux localités possédant beaucoup d'espèces ou deux localités possédant peu d'espèces. Nous allons illustrer ce problème avec l'indice de Dice, en considérant le cas simple où les espèces sont équiprobables.

Si les espèces sont équiprobables, c'est à dire qu'elles ont toutes la même probabilité d'être présentes dans chacune des localités, alors le nombre d'espèces attendu entre deux localités i et j , si les espèces sont tirées au hasard dans un pool de N espèces, est, d'après la loi hypergéométrique (Connor & Simberloff 1978, Simberloff 1983 a)

$$nc = \frac{rs_i rs_j}{N}$$

où rs_i est la richesse spécifique de la localité i . On montre facilement que, sous cette hypothèse, l'indice de Dice croît linéairement avec la richesse spécifique la plus élevée des deux localités comparées. En effet à partir de la définition de l'indice de Dice et à partir de la valeur attendue de nc on a

$$s(i,j) = \frac{rs_i rs_j}{N \min(rs_i, rs_j)}$$

$$s(i,j) = \frac{\max(rs_i, rs_j)}{N}$$

Deux enseignements sont à retirer de ces résultats.

1- Dans la mesure du possible éviter d'utiliser l'indice de Dice ou tout autre indice binaire pour classer des localités. On pourrait être amené à regrouper les localités par taille sans que ce regroupement ait une quelconque signification. Le recours à des simulations Monte Carlo est dans la plupart des cas inévitable (voir chapitre XI par exemple), à moins que l'on puisse considérer les espèces comme équiprobables ce qui est rarement le cas.

2 - Dans le cas contraire, si l'on ne peut pas considérer les espèces comme équiprobables et si la simulation Monte Carlo constitue une approche trop lourde compte tenu des données (comme dans le chapitre V) la plus grande prudence est conseillée. On doit alors s'assurer que la classification obtenue est interprétable et n'est pas due à des regroupements de localités par richesse spécifique.

Indice de diversité de Shannon Weaver

Chapitres IV et X

Soit un objet décrit par k attributs représentés par des proportions (par exemple un échantillon composé de k espèces représentées par la proportion du nombre total d'individus collectés), l'indice de diversité de Shannon-Weaver (cité dans May 1975) est $H = -\sum_{i=1}^k p_i \ln(p_i)$

où p_i est la proportion de représentation de l'attribut i .

H augmente avec le nombre d'attributs et si les attributs tendent vers une distribution uniforme (où tous les p_i prennent la valeur $1/k$).

ANALYSE EN COORDONNÉES PRINCIPALES (P).

Chapitre V

L'analyse en coordonnée principale permet de représenter dans un espace euclidien les relations entre n individus à partir d'une matrice de distances, ou de similarité.

Les étapes du calcul sont les suivantes (Gower 1966):

- les éléments d_{ij} de la matrice de distances initiale subissent une première transformation: $a_{ij} = -\frac{1}{2} d_{ij}^2$.

- une seconde transformation est opérée sur les a_{ij} :

$$x_{ij} = a_{ij} - \frac{\sum_{i=1}^n a_{ij}}{n} - \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{n} + \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij}}{n(n-1)/2}$$

- on calcule ensuite les valeurs propres de cette matrice ainsi que les vecteurs propres normés à une longueur égale à la racine carrée de leur valeur propre. Un vecteur propre est alors composé des coordonnées des individus sur l'axe correspondant.

Deux cas doivent être considérés en fonction du signe des valeurs propres.

Premier cas, toutes les valeurs propres sont positives ou nulles. Dans ce cas la représentation des individus dans un espace euclidien est satisfaisante, et la qualité de la représentation obtenue à partir des k premiers axes peut être évaluée, comme pour une ACP, par le rapport

$$\frac{\sum_{i=1}^k \lambda_i}{\sum_{i=1}^c \lambda_i}$$

où c représente le nombre de valeurs propres non nulles, λ_i la $i^{\text{ème}}$ valeur propre.

Deuxième cas, il existe des valeurs propres négatives. Cela indique que les distances entre individus ne peuvent être entièrement représentées dans un espace euclidien. La

question qui se pose est de savoir si l'approximation fournie par les premiers axes retenus est néanmoins intéressante. Selon Cailliez & Pagès (1976) la représentation est acceptable si la valeur absolue de la valeur propre négative la plus importante est inférieure aux k premières valeurs propres retenues. La qualité de la représentation en espace réduit (k axes) est obtenue par le rapport :

$$\frac{\sum_{i=1}^k \lambda_i - k\lambda_p}{\sum_{i=1}^{p-1} \lambda_i - (p-1)\lambda_p}$$

où λ_p est la valeur propre négative la plus importante, p-1 le nombre de valeurs propres positives.

COMPARAISON DE MATRICES DE DISTANCES (P)

Principe.

Le but de cette section est de passer en revue un certain nombre de méthodes qui permettent de comparer les relations entre objets selon un premier critère avec celles obtenues par un second critère, ce qui revient à comparer deux matrices de distances du même ensemble d'objets. Nous emploierons ci-dessous le terme de distance dans un sens large regroupant à la fois les métriques et les semi métriques (voir ci dessus), et de manière générale tout indice traduisant une proximité entre objets.

Dépendance entre les éléments d'une matrice de distances

Diverses méthodes ont été utilisées pour tester l'hypothèse d'indépendance de deux matrices de distances. La plus simple consiste à effectuer une analyse de corrélation entre les valeurs correspondantes des deux matrices. Il apparaît alors la difficulté suivante: il n'est pas possible de tester, de la manière habituelle, la valeur statistique du coefficient de corrélation ainsi obtenu. En effet les diverses valeurs constituant une matrice de distance ne sont pas indépendantes les unes des autres. Prenons l'exemple des trois distances suivantes d_{ij} , d_{ik} , d_{kl} reliant les objets i, j, k et l. Les distances d_{ij} et d_{ik} possèdent en commun l'objet i et ne sont donc pas indépendantes. Si par exemple i a subi une forte erreur de mesure elle va affecter à la fois d_{ij} et d_{ik} . En revanche d_{ij} et d_{kl} sont de ce point de vue indépendantes. Une autre cause de dépendance entre les éléments d'une matrice de distances résulte de contraintes introduites par la structure de la distance. Une des ces contraintes est l'inégalité triangulaire $d_{ij} \leq d_{ik} + d_{kj}$. Cette inégalité est vraie pour les distances euclidiennes, mais elle est également vérifiée pour un grand nombre d'autres distances (qui constituent le groupe des métriques). Selon cette inégalité d_{ij} ne peut être

considérée comme indépendante de d_{ik} et d_{kj} puisque, si ces deux dernières distances sont petites, d_{ij} aura tendance à l'être aussi. A signaler que, même si l'inégalité triangulaire n'est pas vérifiée dans tous les cas, il suffit que $p(d_{ij} > x / d_{ik} > x \text{ et } d_{kj} > x) \neq p(d_{ij} > x / d_{ik} > x \text{ et } d_{kj} < x)$ pour l'on ne puisse pas considérer comme indépendants les éléments d'une matrice de distance. Or il est vraisemblable que ce cas est vérifié chez la plupart des indices de distance.

Méthodes existantes.

Un certain nombre de méthodes ont été proposées qui prennent en compte la dépendance interne des éléments d'une matrice de distance. Celle qui a eu le plus de succès et de prolongements a été proposée par Mantel (1967), pour mettre en évidence la relation entre le développement temporel et spatial d'une épidémie. On peut également citer l'approche de Dyer (1978) qui ne prend en compte que la dépendance entre les éléments d'une seule matrice et consiste, dans son principe, en une régression multiple des éléments d'une matrice de distances en fonction d'un lot de variables explicatives.

D'autres méthodes utilisent une étape intermédiaire supplémentaire qui est la transformation des deux matrices de distances en graphes. Lefkovitch (1984, 1985) propose de comparer deux matrices de distances à l'aide des deux "relative neighborhood graphs" (RNG) qui leur correspondent. Le test d'indépendance des deux matrices est effectué à l'aide d'un χ^2 ou d'un test G . D'autres approches consistent en une comparaison des dendrogrammes obtenus à partir des deux matrices de distances, mais aucune ne permet de tester statistiquement et analytiquement le lien entre les deux matrices (Nemec & Brinkhurst 1987, Zhang 1988).

Les caractéristiques principales des méthodes citées dans ce chapitre sont portées dans le tableau 3. La plupart de ces méthodes possèdent un, voire deux défauts majeurs: soit le lien entre les deux matrices de distances ne peut être testé statistiquement, soit il y a une perte d'information en ne considérant plus les distances entre objets mais leur relation dans un graphe. Le test de Lefkovitch est particulièrement significatif de ce point de vue. En effet à la matrice de distances initiale on substitue une matrice composée de 0 ou de 1 selon que les objets sont reliés ou non par le RNG, la perte d'information est très grande. D'ailleurs, à l'utilisation, ce test apparaît peu puissant (observation personnelle). Seuls deux tests utilisent toute l'information et permettent de porter un jugement statistique sur la relation entre les deux matrices de distances: le test de Mantel et le test de Dyer (1978). Le test de Mantel présente l'avantage d'être de calcul plus simple et d'application plus large. Un inconvénient du test de Dyer est qu'il ne prend en compte que la dépendance des éléments d'une seule matrice.

Méthodes	Comparaisons	Significativité statistique (1)
Mantel (1967)	Deux matrices de distances.	Analytique
Dyer (1978)	Une matrice de distance en fonction d'un ensemble de variables	Analytique
Lefkovitch (1984,1985)	Deux "relative neighborhood graphs"	Analytique
Nemec & Brinkhurst (1987)	Deux dendrogrammes	Monte carlo
Zhang (1988)	Sous ensembles "flous"	Aucune

1: d'après l'article original

Tableau 3: Tableau synthétique des caractéristiques des principales méthodes permettant la comparaison de matrices de distances.

E(Z) calculé	E(Z) simulé	V(Z) calculé	V(Z) simulé	Nombre de fois où test $t < 1.96$ (attendu : 25)	Nombre de fois où test $t > 1.96$ (attendu : 25)
154.844	154.069	48.438	45.749	8	26
163.965	163.619	20.517	20.023	12	29
2082.511	2071.511	11018.263	10632.320	0	43
890.627	887.612	199.791	186.843	13	26
2340.160	2333.468	13284.427	13283.212	7	41

Tableau 4: Comparaison des paramètres statistiques de la distribution de Z calculés et simulés (1000 simulations) lors de 5 comparaisons de matrices de distances. (voir texte).

Nous allons détailler plus particulièrement le test de Mantel qui nous apparaît le plus intéressant.

Le test de Mantel

Chapitres V, IX et XI

Le test de Mantel appliqué à deux matrices de distances d_1 et d_2 est basé sur la statistique suivante (i : colonnes, j : lignes, $n \times n$ dimension des matrices)

$$Z = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d_{1ij} d_{2ij}$$

Z correspond à un coefficient de corrélation de Pearson non normalisé, et comme tel va être dépendant des indices de distance utilisés (Dietz 1983). On peut dans chacune des matrices de distances remplacer les valeurs par leurs rangs, auquel cas Z devient un coefficient de Spearman non normalisé (Dietz 1983).

Pour juger de la significativité de son test, Mantel a développé des formules donnant son espérance et sa variance sous l'hypothèse que les colonnes et les lignes d'une des deux matrices de distances sont permutées au hasard, ce qui permet de tenir compte des dépendances existant entre cellules. Un test de l'écart réduit est alors utilisé, ce qui implique que Z est distribué normalement.

Nous donnons ci-après les formules qui permettent de calculer l'espérance et la variance de Z sous l'hypothèse nulle de permutation au hasard des colonnes et des lignes d'une des deux matrices. Seul le cas de matrices symétriques sera considéré ici, on se reportera à l'article de Mantel pour plus de détails.

Nous appellerons d_{1ij} l'élément situé à l'intersection de la ligne i et de la colonne j dans la matrice d_1 , d_{2ij} ayant la même signification dans la matrice d_2 . Le nombre de lignes et de colonnes dans chaque matrice est de n .

Posons

$$A_1 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d_{1ij}$$

$$B_1 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (d_{1ij}^2)$$

$$C_1 = \sum_{i=1}^n (\sum_{j=1}^n d_{1ij})^2$$

$$E_1 = (\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d_{1ij})^2$$

$$F_1 = C_1 - B_1$$

$$G_1 = E_1 - 2B_1 - 4C_1$$

$A_2, B_2, C_2, E_2, F_2, G_2$ se calculant de la même manière pour la matrice d_2 .

La variance de Z , $V(Z)$ est donnée par

$$V(Z) = \frac{1}{n(n-1)} \left[2B_1B_2 + \frac{4F_1F_2}{n-2} + \frac{G_1G_2}{(n-2)(n-3)} - \frac{E_1E_2}{n(n-1)} \right]$$

et son espérance, $E(Z)$, par

$$E(Z) = \frac{A_1A_2}{n(n-1)}$$

Distribution du Z de Mantel

La supposition selon laquelle la statistique Z est asymptotiquement normale, comme le suggère Mantel, pose problème. En effet Mielke (1978) démontre mathématiquement que, dans une application particulière du test de Mantel, cette affirmation n'est pas justifiée. Dans ce cas précis le test de Mantel est utilisé comme l'équivalent d'une analyse de variance. On dispose de n objets entre lesquels une distance a été calculée à partir de certaines caractéristiques. Ces objets sont classés *a priori* dans x groupes. On veut savoir si la distance entre objets appartenant au même groupe est inférieure à la distance entre objets de groupes différents. Il s'agit alors de réaliser un test de Mantel sur deux matrices de distances dont la seconde est composée de 0 et de 1, selon que les objets appartiennent ou non au même groupe. Mielke (1978) démontre alors que la distribution de Z n'est pas symétrique, et donc non normale. Dans quelle mesure ce résultat peut se généraliser au cas où les deux matrices sont constituées de distances prenant des valeurs continues reste à déterminer. Pour ce faire nous avons procédé à quelques simulations sur des matrices de distances d'une taille (36 x 36) courante dans des applications écologiques. Les simulations ont été réalisées de la manière suivante. Les colonnes et les lignes d'une des deux matrices sont permutées au hasard selon la procédure décrite ci-dessous. A chaque simulation la valeur de Z est calculée ainsi que le test t . Au bout de 1000 permutations on note l'espérance et la valeur de Z simulée et le nombre de fois où le test t a été inférieur ou égal à 1,96. Cinq comparaisons ont été effectuées sur des matrices "réelles", utilisées dans cette étude (dans le chapitre XI). Le tableau 4 donne les résultats de ces simulations. Il apparaît que les valeurs attendues de l'espérance et de la variance données par les formules de Mantel sont très proches de celles obtenues par simulation. Ces résultats indiquent également que le test de Mantel conduit à rejeter l'hypothèse nulle plus souvent si l'on veut tester une association positive entre les deux matrices (t supérieur à 1,96) que si l'on veut tester une association négative (t inférieur à -1,96). Il semble donc que Z ne soit pas distribué de manière symétrique, et les doutes émis par Mielke (1978) semblent pouvoir se généraliser aux matrices constituées de valeurs continues. Il est bien

évident qu'une étude de plus grande envergure est nécessaire, mais il semble d'ores et déjà acquis qu'il n'est pas possible de tester la significativité de Z de la manière préconisée par Mantel.

Procédure de permutation pour tester la significativité de Z

Chapitres V, IX et XI

Les résultats exposés ci-dessus doivent conduire à la plus grande prudence quant à l'interprétation de la valeur du test t obtenue selon la procédure décrite par Mantel, surtout si l'on est dans une situation unilatérale. La seule manière d'établir de manière rigoureuse la significativité de Z est de recourir à une procédure Monte Carlo. La démarche consiste à permuter au hasard les lignes et les colonnes d'une des deux matrices et de calculer Z à chaque permutation (Dietz 1983). On peut de cette manière, sous l'hypothèse nulle sur laquelle repose le test de Mantel, calculer la probabilité d'avoir une valeur supérieure ou égale à la valeur observée. Utiliser les permutations présente l'avantage de pas être limité à Z , d'autres coefficients de corrélation peuvent être employés tel que le tau de Kendall (Dietz 1983).

Extension à plus de deux matrices

Chapitre XI

Une des faiblesses du test de Mantel est qu'il ne permet pas de gérer plus de deux matrices de distances. Cependant Smouse *et al.* (1986) proposent une procédure Monte Carlo pour résoudre ce problème. Nous allons considérer le cas où il y a trois matrices de distances Y_1 , Y_2 , Y_3 . Supposons que l'on veuille tester si les matrices Y_1 et Y_3 sont indépendantes une fois que l'effet de la matrice Y_2 a été pris en compte, ce qui revient à calculer un coefficient de corrélation partiel entre Y_1 et Y_3 , Y_2 étant maintenu constant ($r_{13.2}$). La première étape consiste à régresser Y_1 sur Y_2 , et à créer une nouvelle matrice D_{12} constituée des résidus obtenus après régression. Dans la seconde étape la même opération est effectuée entre Y_3 et Y_2 et une nouvelle matrice de résidus est créée D_{32} . Pour tester si $r_{13.2}$ est significatif il suffit d'effectuer un test de Mantel sur les deux matrices D_{12} et D_{32} , en utilisant une procédure de permutation Monte Carlo pour juger de la significativité du résultat, les formules données par Mantel ne pouvant d'ailleurs être utilisées que si tous les éléments des matrices à comparer sont positifs.

CHAPITRE III :

MODELES NULS ET ANALYSES ASSOCIEES

MODELES NULS

Chapitres VII, VIII, XI et XII

Principe

La méthodologie des "modèles nuls", très controversée, a été introduite de manière systématique par Simberloff et ses collaborateurs (Simberloff 1970, Simberloff 1978, Connor & Simberloff 1979, Strong *et al.* 1979, Simberloff & Boecklen 1981, Strong 1982, Connor & Simberloff 1983 & 1984) pour tenter de remplacer, généralement par des simulations Monte Carlo, le "témoin" d'une approche expérimentale irréalisable dans la majorité des cas en écologie des peuplements et en biogéographie. Selon cette approche, avant d'expliquer tel type de répartition d'un ensemble d'espèces à l'aide de l'intervention d'un facteur particulier, il convient de vérifier s'il n'est pas compatible avec la situation qui serait produite si ce facteur n'intervenait pas lors de la répartition des espèces. Cette démarche revient à comparer la distribution observée à celle attendue sous une hypothèse "nulle" particulière de répartition aléatoire des espèces. Décrite ainsi elle est assez proche du test d'hypothèses en statistique. Pour donner un exemple tiré d'une autre discipline biologique on peut considérer la loi de Hardy-Weinberg comme un modèle nul en génétique des populations. Cette loi donne la fréquence génétique attendu à l'équilibre en l'absence de sélection, d'immigration et de mutation et si la reproduction est panmictique.

Nous allons illustrer l'approche des modèles nuls en écologie par un exemple. Grant (1966), en faisant le rapport du nombre d'espèces d'oiseaux présentes sur une île en fonction du nombre de genres représentés (par la suite dénommé par S/G), constate que ce rapport est d'autant plus faible que la superficie de l'île est réduite. L'interprétation que donna Grant de cette observation est que la compétition interspécifique, plus intense sur les petites îles, se traduisait par l'exclusion mutuelle d'espèces du même genre, donc par un rapport S/G faible. Les petites îles ont moins d'espèces que les grandes, aussi peut-on se poser la question suivante: comment évolue le rapport S/G en fonction de la richesse spécifique quand on tire au hasard des faunes de différentes tailles ? Williams (1964) et Simberloff (1970) ont réalisé cette expérience, le premier par tirage à la main, le second par simulations Monte Carlo, à partir de listes d'espèces réelles. Ils observent que, en l'absence de toute interaction entre espèces, le rapport S/G augmente avec le nombre d'espèces qui constituent la faune. Il semble donc que l'augmentation du rapport S/G avec la superficie de l'île ne soit qu'un artefact statistique, résultant de l'augmentation de la richesse spécifique, et que l'interprétation faisant intervenir la compétition

interspécifique perd de sa valeur, d'autant plus que les S/G observés sont souvent plus élevés que ceux simulés. Une controverse similaire avait déjà vu jour parmi les phytosociologues du début du siècle. On se reportera à Jarvinen (1982) qui a fait l'historique du rapport S/G et de ses interprétations. D'autres exemples de tendances engendrées par des distributions aléatoires peuvent être rencontrés dans ce mémoire: relation entre richesse spécifique et pourcentage d'endémiques (chapitre VII), et relation entre richesse spécifique et amplitude de répartition géographique moyenne des espèces résidentes (chapitre VIII).

D'après l'exemple précédent, l'utilisation des modèles nuls se justifie parce que, sous certaines contraintes, des distributions aléatoires d'espèces dans des localités peuvent produire des structures interprétables, de manière *a priori* plausible, à l'aide de facteurs qui n'auront pas contribué à leur genèse.

Critiques

L'utilisation des modèles nuls ne fait pas l'unanimité au sein de la communauté écologique et a suscité des débats parfois virulents. Les critiques formulées à l'encontre de cette approche peuvent être regroupées dans trois catégories que je dénommerai idéologique, épistémologique et technique.

Les critiques d'ordre idéologique proviennent de ce qu'à l'origine les modèles nuls ont été élaborés pour vérifier si certaines tendances de répartition classiquement interprétés comme résultant de la compétition interspécifique ne pouvaient pas résulter d'une simple répartition aléatoire (et donc non interactive) des espèces. S'est donc naturellement superposé au débat sur l'emploi des modèles nuls un débat sur l'importance de la compétition interspécifique comme facteur de structuration des peuplements. Dans ce contexte, on a la désagréable impression que les modèles nuls ont souvent été jugés en vertu de leur aptitude à confirmer ou à infirmer les positions de départ des auteurs. Ces attitudes peuvent masquer des réflexions plus intéressantes tant du point de vue du rôle de la compétition interspécifique que, sujet qui nous intéresse ici, de l'utilisation des modèles nuls.

Une seconde polémique est d'ordre épistémologique. Les promoteurs des modèles nuls déclarent que leur approche relève de la méthode scientifique, telle qu'elle est exposée par Popper (1959), ce qui laisse bien entendu entendre que ceux qui ne se rallient pas à leur cause sont hors de la science. Popper considère qu'une théorie est scientifique si elle est telle que l'on puisse concevoir une expérience qui, en cas de résultat positif, permettrait de la réfuter. Dans le cas qui nous occupe, l'hypothèse que la compétition interspécifique est importante, il suffit pour la réfuter que l'hypothèse alternative selon laquelle les structures observées résultent du hasard soit acceptée. Dans quelle mesure le rejet d'une

hypothèse sur une base statistique, comme cela est effectué lors de l'utilisation de modèles nuls, est une démarche "popperienne" reste à démontrer (Quinn & Dunham 1983). De plus il me semble que limiter la manière dont doit s'effectuer une recherche scientifique en fonction des idées d'un courant de pensée épistémologique et d'un seul me semble pour le moins restrictif voire stérilisant et, sur ce point, j'abonde dans le sens de Roughgarden (1983): "We compromise ourselves when we abandon our natural talents in adhering to a philosophical alignment".

Les modèles nuls ont fait l'objet de critiques plus techniques et d'un point de vue pratique plus utiles pour leur utilisation. Je ne dénigre pas l'intérêt du débat épistémologique, ou de celui sur la compétition interspécifique, et je crois même qu'ils sont capitaux pour l'évolution de l'écologie et de la biogéographie. Il faut cependant reconnaître qu'ils sortent largement du cadre de ce travail et de toute manière les problèmes posés ne seront certainement pas résolus ici!

Nous détaillons ci dessous les principales critiques qui peuvent être trouvées dans la littérature.

Formulation de l'hypothèse nulle . Les modèles nuls sont basés sur l'idée que chaque hypothèse faisant intervenir un processus particulier doit être testée par rapport à une hypothèse nulle alternative où ce processus n'intervient pas. Un des principaux problèmes est de définir cette hypothèse nulle, donc de construire le modèle approprié, et de définir les données élémentaires à y introduire. En toute rigueur ce modèle doit être basé sur des suppositions réalistes de la distribution des espèces dans les localités. L'idéal est un modèle intégrant capacité de dispersion et probabilité d'extinction des espèces dans chaque localité (Quinn & Dunham 1983, Harvey *et al.* 1983). Ces caractéristiques sont généralement inconnues et les modèles consistent généralement en une distribution aléatoire des espèces répondant à certaines contraintes établies à partir des distributions observées. Pour prendre en compte, dans le modèle nul, des différences de capacité de colonisation entre espèces on introduit, par exemple, la contrainte que le nombre de localité où chaque espèce est représentée soit constant au cours des simulations. Et dans ce cas se pose la justification de l'emploi de telle ou telle contrainte (Harvey *et al.* 1983). Cela conduit certains à affirmer que ces modèles sont empiriquement vides, basé sur aucun processus biologique connu, et que les réfuter n'apporte aucune information intéressante (Roughgarden 1983). On peut néanmoins objecter que cette situation souligne plus l'importance de notre ignorance de certains processus que la faiblesse de l'approche des modèles nuls.

Non-similitude avec la procédure statistique classique. Roughgarden (1983) dénie à la méthodologie des modèles nuls une parenté avec les tests statistiques classiques qui selon lui utilisent des hypothèses nulles d'une autre nature: "A null hypothesis in statistics is a justified model of a sampling procedure. It is not a hypothesis that the world has no

structure". J'avoue avoir du mal à suivre Roughgarden sur ce terrain. Il me semble que la plupart des modèles nuls sont tout à fait semblables aux "randomization tests", d'emploi courant en statistique, qui sont justement des "sampling procedures" mais effectuées par simulations Monte Carlo (voir Sokal & Rohlf 1981).

Problèmes techniques posés par les simulations Monte Carlo. Compte tenu de la complexité du problème qui ne reçoit généralement pas de solution analytique, la distribution aléatoire des espèces dans les localités est souvent effectuée par des simulations Monte Carlo. Les algorithmes proposés dans ce but sont souvent critiqués sur des points techniques (voir ci-dessous "analyse d'une matrice de présence-absence par permutation de ses éléments", pour les algorithmes utilisés dans cette étude).

Puissance. Le fait que, dans beaucoup de modèles nuls, la répartition des espèces se fasse aléatoirement tout en respectant des contraintes définies à partir des distributions observées, pose un problème de non-indépendance des simulations et des observations; non indépendance qui peut abaisser la puissance du test, c'est à dire augmenter le risque d'accepter l'hypothèse nulle alors que celle-ci est fautive (Gilpin & Diamond 1982, Quinn & Dunham 1983, Harvey *et al.* 1983, Gilpin & Diamond 1984). De manière générale on a accusé les modèles nuls de manquer de puissance (Toft & Shea 1983, Roughgarden 1983), mais une seule étude a vraiment tenté d'évaluer cette affirmation (Colwell & Winkler 1984). Même pour des tests statistiques classiques, le problème n'est pas simple. Dans la procédure expérimentale classique on fixe *a priori* un risque α (probabilité de rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie) et un risque β (probabilité d'accepter l'hypothèse nulle alors qu'elle est fautive). Connaissant l'amplitude de l'effet que l'on veut mettre en évidence, on détermine alors la taille de l'échantillon nécessaire. En écologie de terrain, il est rare que l'on puisse avoir le contrôle total de la taille de l'échantillon, ni une connaissance *a priori* de l'amplitude de l'effet que l'on veut mettre en évidence. Dans ces conditions la seule démarche envisageable c'est de déterminer pour un α et un β donnés l'effet maximum que l'on peut mettre en évidence (Rotenberry & Wiens 1985).

Préséance logique de l'hypothèse nulle. Selon Strong *et al.* (1979), l'hypothèse nulle a une "logical primacy" sur les hypothèses alternatives, ce que récuse Roughgarden (1983); et par la suite Simberloff (1983 b). Simberloff (1983 b) souligne néanmoins que l'hypothèse nulle, qui ne fait intervenir qu'un minimum de processus, doit être préférée selon la règle de parsimonie.

Compte tenu de ces critiques, les conclusions tirées de l'emploi d'un modèle nul doivent être considérées avec une certaine prudence. Il est évident, pour bon nombre de détracteurs, que les modèles nuls employés à l'heure actuelle pêchent souvent par manque de "réalisme". La notion même de réalisme nécessiterait à elle seule tout un débat. C'est le propre de tout modèle de simplifier la réalité afin de dégager les facteurs qui permettent d'expliquer, ou de prévoir, une grande partie des observations. Les modèles nuls sont basés

sur l'hypothèse que le "hasard" est le facteur important dans la mise en place des communautés. Tout le problème revient à déterminer ce que l'on entend par "hasard" et par quels processus il agit au moment de la constitution des communautés écologiques. Nous illustrerons ce problème à l'aide de l'hypothèse dénommée "a lottery for living space" par Sale (1978 & 1988) à propos des peuplements de poissons des récifs coralliens. Selon cette hypothèse, le peuplement en adultes d'un récif à un moment donné est la résultante de recrutements différentiels dans un pool de larves pélagiques. La multitude des facteurs, essentiellement imprévisibles (facteurs climatiques par exemple), qui interviennent entre l'émission des oeufs et le recrutement en adultes a pour conséquence qu'il n'est pas possible de déterminer quelle espèce sera plus abondante et sera donc en position privilégiée pour occuper la place libérée à la mort d'un adulte résident. Dans un tel système l'assemblage des espèces apparaît, dans l'espace (entre récifs proches similaires) et dans le temps (pour un même récif) comme aléatoire. Selon la définition de Grossman *et al.* (1982) on a affaire à un peuplement "stochastique" ("stochastic assemblage") par opposition à un peuplement "deterministe" ("deterministic assemblage"), c'est à dire un peuplement dont la structure et la composition résultent plus de facteurs aléatoires, imprévisibles et/ou indépendants, que de facteurs qui doivent promouvoir une communauté à l'équilibre ayant une structure constante (comme la compétition par exemple).

Au cours de ce travail nous utiliserons les modèles nuls comme situation de référence d'une répartition aléatoire d'espèces dans des localités, si le modèle nul est rejeté alors il faut envisager que des processus non-aléatoires sont à l'oeuvre. Généralement le rejet d'un modèle nul revient à rejeter l'hypothèse d'une répartition aléatoire des espèces au profit d'une hypothèse composite, sans que l'action d'un facteur non-aléatoire puisse être démontré en particulier. Par conséquent, de même qu'en statistique, on se gardera de toute interprétation hative en terme de causalité. Nous décrivons plus en détail dans la partie suivante les hypothèses nulles traitées dans ce travail et la manière dont elles ont été testées.

ANALYSE D'UNE MATRICE DE PRESENCE ABSENCE PAR PERMUTATION DE SES ELEMENTS (P)

Chapitres VII, VIII, XI et XII

Pour tester certaines hypothèses concernant des caractéristiques de la répartition d'espèces dans des localités (par exemple, le nombre d'espèces partagées par deux localités), il est parfois nécessaire de proposer une hypothèse nulle de distribution aléatoire des espèces (voir ci-dessus).

Si on définit par $p(i,j)$ la probabilité que, sous l'hypothèse nulle, l'espèce i soit présente dans la localité j , les situations suivantes peuvent se présenter:

1- $p(i,j)$ ne dépend ni de l'espèce, ni de la localité. C'est à dire que les localités sont équivalentes entre elles, aucune ne possède de caractéristiques qui rendent sa colonisation plus probable. Il en va de même pour les espèces: du point de vue de leur probabilité de présence dans chacune des localités, elles sont équivalentes.

2- $p(i,j)$ dépend de l'espèce mais pas de la localité. Les localités sont équivalentes, alors que les espèces ont des probabilités de présence dans chacune des localités qui sont différentes d'une espèce à l'autre.

3- $p(i,j)$ dépend de la localité mais pas de l'espèce. Les espèces sont équivalentes tandis que les localités, du point de vue de la probabilité de présence d'une espèce, sont différentes.

4- $p(i,j)$ dépend à la fois de l'espèce et de la localité.

Les situations 1,2 et 3 peuvent être analysées de manière analytique (à l'aide de la loi hypergéométrique par exemple), la situation 4 ne peut l'être qu'à l'aide de simulations Monte Carlo. Dans la plupart des cas la situation 4 est la plus réaliste et c'est sur elle que nous allons nous pencher. On peut supposer que les $p(i,j)$ dépendent de i et de j si les deux conditions suivantes sont vérifiées: 1- la variation de richesse spécifique entre localités ne résulte pas de fluctuations aléatoires et 2- la variation d'occurrence (le nombre de localités habitées) entre espèces ne résulte pas de fluctuations aléatoires. Sous l'hypothèse nulle les $p(i,j)$ doivent augmenter avec l'occurrence de l'espèce i et avec la richesse spécifique de la localité j .

Diverses solutions ont été proposées dans la littérature que l'on peut séparer en deux catégories: modèles log-linéaires (Gilpin & Diamond 1982,1984) et simulations Monte Carlo (Connor & Simberloff 1979). L'utilisation des modèles log-linéaires pose un certain nombre de problèmes non résolus (Connor & Simberloff 1983). Si l'on veut également que les totaux marginaux soient constants, c'est à dire que l'on s'intéresse à l'hypothèse nulle selon laquelle les espèces se répartissent au hasard dans les localités de telle sorte que chaque localité conserve le même nombre d'espèces et que chaque espèce conserve son occurrence, seules les simulations Monte Carlo sont applicables. Dans ce travail nous avons utilisé l'algorithme de Connor & Simberloff (1979) dont nous allons faire une description rapide.

Il s'agit de créer un grand nombre de matrices de présence-absence selon la procédure suivante. A chaque itération, l'algorithme permute une espèce présente dans la localité A mais absente de la localité B avec une espèce présente dans la localité B mais absente de la localité A. Les localités A et B ainsi que les espèces échangées sont choisies au hasard. On respecte de cette manière les deux contraintes définies ci-dessus (fig 4). Une fois qu'un certain nombre de permutations ont été réalisées, la caractéristique étudiée sur la matrice

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Σ
A	X	X	X	X	X		X		X		7
B	X		X	X	X	X					5
C	X	X		X				X			4
D	X	X	X								3
E		X		X	X						3
F	X		X							X	3
G	X						X				2
H	X		X								2
Σ	7	4	5	4	3	1	2	1	1	1	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Σ
A	X	X	X	X	X		X		X		7
B	X		X	X	X	X					5
C	X	X					X	X			4
D	X	X	X								3
E		X		X	X						3
F	X		X							X	3
G	X			X							2
H	X		X								2
Σ	7	4	5	4	3	1	2	1	1	1	

Figure 4: Exemple d'une permutation qui conserve les totaux marginaux dans une matrice de présence absence (les numéros représentent les espèces et les lettres les localités). L'espèce 7, présente dans la localité G mais absente de la localité C, et l'espèce 4, présente dans la localité C mais absente de la localité G sont permutées. La matrice du haut et celle du bas représentent respectivement la situation avant et après permutation; on peut vérifier que les totaux marginaux demeurent inchangés.

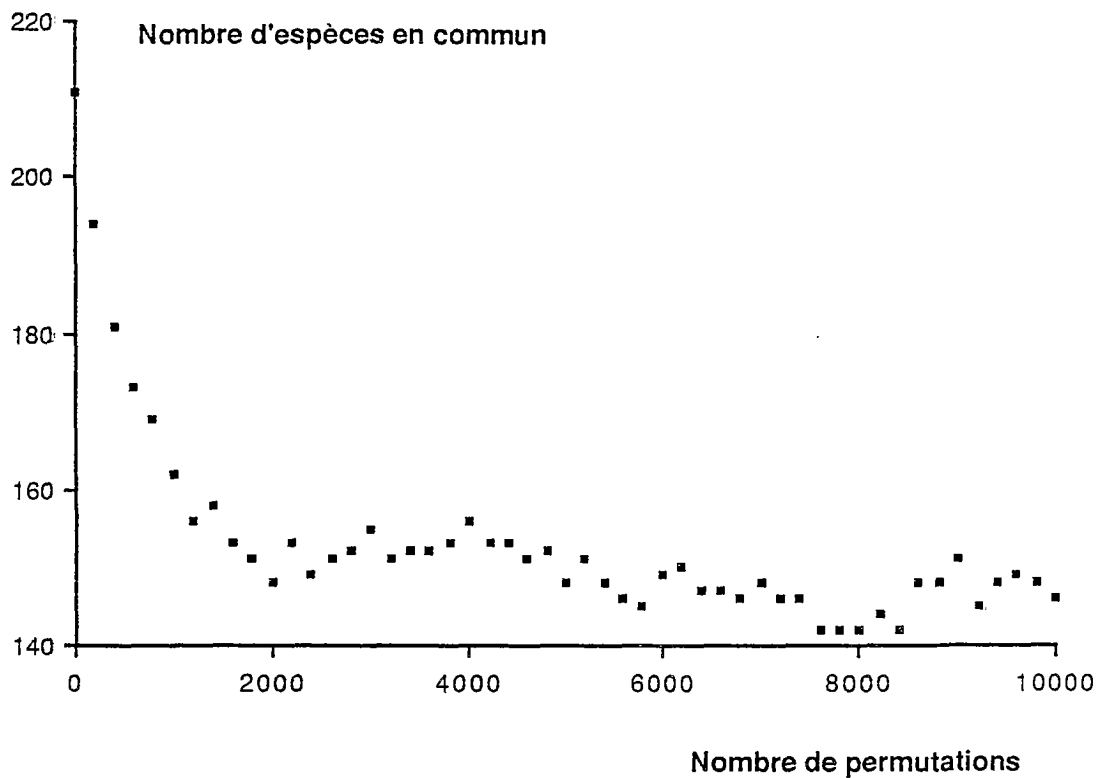


Figure 5: Evolution du nombre d'espèces en commun que possède une localité avec sa composition de départ en fonction du nombre de permutations réalisées (voir texte).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
B	X	X	X	X	X	X	X	X		
C	X	X	X	X	X	X				
D	X	X	X	X						
E	X	X								
F	X	X								
G	X									
H	X									

Figure 6: Exemple d'une matrice de présence absence dont les lignes et les colonnes sont parfaitement "emboîtées" ("nested matrix" , voir texte).

de présence absence est notée. On réalise à nouveau le même nombre de permutations et on note une deuxième fois la caractéristique étudiée, et ainsi de suite jusqu'à l'obtention d'un échantillon de la taille désirée.

Un des problèmes posés par cette procédure est que, si le nombre de permutations entre deux prélèvements n'est pas suffisamment élevé, il est difficile de considérer les deux valeurs échantillonnées comme indépendantes (Gilpin & Diamond 1982 & 1984). Pour trouver le nombre de permutations désiré, j'ai procédé de la manière suivante. On relève tout d'abord, avant d'effectuer les simulations, la composition spécifique de la localité la plus riche. A chaque permutation la composition en espèces de cette localité est comparée avec la composition initiale et le nombre d'espèces communes au deux (NC) est relevé. La figure 5 montre l'évolution de NC en fonction du nombre de permutations réalisées sur une matrice 363 espèces x 20 localités. Il apparaît qu'au fur et à mesure que le nombre de permutations augmente, NC diminue puis se stabilise. S'il y a stabilisation, cela signifie qu'à partir d'un certain nombre de permutations la composition simulée devient indépendante de la composition initiale. Dans l'exemple de la figure 5 on peut considérer que le nombre de permutations à effectuer pour s'assurer d'une indépendance des valeurs échantillonnées est de 5000 environ.

Un autre problème est posé par l'inefficacité de cet algorithme si la matrice est "nested" (Gilpin & Diamond 1984), comme dans la figure 6, c'est à dire si les localités de richesse spécifique faible sont des sous ensembles des localités les plus riches. En effet dans ce cas aucune permutation ne peut être effectuée. Fort heureusement l'existence de matrices de ce type, ou s'en approchant, est très rare.

Dans la partie suivante nous décrivons un test que nous avons employé en conjonction avec le modèle Monte Carlo décrit ci-dessus.

PROBABILITES COMBINEES DE FISHER (P)

Chapitres IX et XII

Soit une valeur I_1 prise par une variable aléatoire X_1 distribuée selon la loi L_1 et $P_1 = P(X_1 \geq I_1)$ la probabilité d'avoir des valeurs supérieures ou égales à la valeur I_1 . Si I_1 suit la loi L_1 , P_1 est distribuée selon une loi uniforme sur l'intervalle 0-1 et $-2\ln(P_1)$ est distribué selon un χ^2 à 2 d.d.l. En vertu de la propriété d'additivité des distributions χ^2 on a:

$\sum_{i=1}^n -2\ln(P_i)$ distribué selon un χ^2 à $2n$ d.d.l. Cette approche est connue sous le terme de

probabilités combinées de Fisher (Sokal & Rohlf 1981) et permet de rejeter, ou d'accepter, de manière globale une hypothèse nulle testée de manière indépendante par plusieurs analyses (qui peuvent être de nature différente). Supposons que deux tests ont été effectués: P_1 est la significativité statistique du premier test (la probabilité de rejeter

Ho alors qu'elle est vraie), P_2 du second. La significativité globale (la probabilité de rejeter H_0 alors qu'elle est vraie, compte tenu du résultat des deux tests) est alors $P(Y > -2\ln(P_1P_2)/ Y \text{ suit un } \chi^2 \text{ à } 4 \text{ d.d.l.})$. On trouvera un exemple d'application détaillé dans Sokal & Rohlf (1981) où une même hypothèse nulle est évaluée à l'aide de deux tests t , d'un χ^2 , d'un test U et d'une ANOVA .

Dans cette étude les probabilités combinées de Fisher ont été employées de concert avec le modèle de permutation décrit ci-dessus afin de tester l'hypothèse qu'une caractéristique donnée résulte de la distribution aléatoire des espèces, à l'aide des probabilités associées à chaque espèce. L'hypothèse nulle est donc testée indépendamment sur chaque espèce.

SECONDE PARTIE

RICHESSSE ET COMPOSITION DES PEUPLEMENTS DES FLEUVES D'AFRIQUE DE L'OUWEST ET CENTRALE: BIOGEOGRAPHIE INSULAIRE ET HISTORIQUE

INTRODUCTION A LA SECONDE PARTIE

Dans cette partie, nous allons présenter les études qui ont été réalisées au niveau de perception géographique le plus large. A ce niveau 45 bassins versants (46 si l'on y inclus le Zaïre, chapitre IV) et 736 espèces sont concernés (voir annexe 1). Trois études ont été réalisées sur ces données. Elles mettent l'accent sur les processus historiques et la biogéographie insulaire. La première (chapitre IV) concerne la richesse spécifique des bassins versants étudiés à la lumière de la biogéographie insulaire et des variations climatiques quaternaires. La seconde (chapitre V) a pour but de définir les grandes régions biogéographiques qu'il est possible de distinguer, au sein de cet ensemble de 45 bassins versants, à l'aide de méthodes quantitatives. Enfin la troisième étude (chapitre VII), qui complète la précédente, porte sur l'endémisme et traite de l'influence des facteurs historiques sur la différenciation des faunes. Entre le chapitre V et le chapitre VII, s'intercale la description d'une méthode permettant d'étudier les centres d'endémisme (chapitre VI), utilisée ensuite dans le chapitre VII.

LES BASSINS VERSANTS

Les cartes (figures 8 et 9) permettent de localiser les bassins versants étudiés, tandis que la figure 7 donne la liste des bassins et les relations de contiguïté qu'ils ont entre eux. On considérera que deux bassins sont contigus lorsqu'ils sont jointifs en au moins un point. Bien entendu, la contiguïté a été évaluée en consultant des cartes plus précises que celles présentées dans ce mémoire.

A l'exception du Nil et de deux bassins endoréiques (Tchad et Omo), tous les cours d'eau considérés ici se jettent dans l'océan Atlantique.

Les bassins versants ont été pris comme unité géographique pour des raisons de simplicité de collecte des données et d'analyse. Si dans un contexte de biogéographie insulaire ce choix est justifié, car chaque bassin versant peut être assimilé à une île (chapitre IV), il ne correspond pas à la solution optimale pour définir des zones biogéographiques. On peut très bien concevoir qu'une limite entre deux régions biogéographiques ne coïncide pas avec celle de bassins versants. C'est le cas pour le Niger, par exemple, qui n'est vraisemblablement pas homogène d'un point de vue biogéographique. La situation idéale est de disposer de cartes de localisation des individus collectés pour chaque espèce présente dans la zone considérée, afin de faire une analyse à partir d'unités géographiques qui seraient des cadrats. On peut envisager avec optimisme que de telles données seront disponibles lorsque la Faune des poissons d'eau d'Afrique de l'Ouest (Lévêque *et al.* éds) sera dans sa phase finale. Dans cette attente, des analyses

biogéographiques seront néanmoins effectuées avec les bassins versants comme unités géographiques, tout en étant conscient des limites éventuelles.

LES ESPECES

Pour chacun des bassins retenus, un travail d'équipe a permis d'établir à partir des publications existantes, de la littérature grise, et des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, du Musée Royal d'Afrique Centrale (Tervuren, Belgique) et du British Museum (Londres), la liste des espèces de poissons d'eau douce représentées. On se reportera aux annexes 1 et 2 pour avoir une bibliographie détaillée et la répartition des espèces.

Les espèces rencontrées en eau douce mais d'origine franchement marine, ou capables de se maintenir en eau de mer, n'ont pas été incluses dans ces listes, car pour ces espèces les bassins versants perdent leur caractère insulaire. Cela concerne les représentants des familles suivantes, recensées dans les eaux douces d'Afrique de l'Ouest par Daget *et al.* (1984 & 1986): Carcharhinidés, Pristidés, Elopidae, Megalopidae, Ophichthidés, Clupéidés, Ariidés, Hemiramphidés, Syngnathidés, Synbranchidés (sauf *Monopterus boueti*), Serranidés, Carangidés, Lutjanidés, Gerridés, Pomadasyidés, Sciaenidés, Monodactylidés, Ehippidés, Mugilidés, Sphyraenidés, Polynémidés, Blenniidés, Gobiidés, Eleotridés (sauf le genre *Kribia*), Periophthalmidés, Bothidés, Soleidés, Cynoglossidés.

Dans le cas de bassins versants possédant un ou plusieurs lacs (Nil, Omo, Tchad, Mungo), il n'a pas été tenu compte, dans la mesure du possible, des espèces lacustres endémiques. En effet ces espèces sont manifestement soumises à des processus de spéciation différents de ceux des espèces fluviales (Lowe Mc Connell 1975) ce qui rend délicate la comparaison d'un bassin versant abritant une ichthyofaune lacustre avec un bassin dépourvu de lac.

En ce qui concerne les noms et les synonymies des espèces nous nous sommes référés à Daget *et al.* (CLOFFA tomes 1 & 2, 1984 & 1986), sauf pour les groupes qui ont fait l'objet de révisions récentes: *Hippopotamyrus* (Lévêque & Bigorne 1985 a), *Marcusenius* (Jégu & Lévêque 1984 b), *Mormyrus* (Lévêque & Bigorne 1985 b), *Mormyrops* (Bigorne 1987), *Phago* et *Ichthyoborus* (Lévêque & Bigorne 1987), *Alestes* & *Brycinus* (Paugy 1986), *Hydrocynus* (Brewster 1986, Paugy & Guégan 1989), *Barbus* (Lévêque 1989 a & b, Lévêque *et al.* 1988 b), *Raiamas* & *Leptocypris* (Lévêque & Bigorne 1983, Howes & Teugels 1989), neoboline (Howes 1984), *Labeo* (Jégu & Lévêque 1984 a, Reid 1985, Paugy *et al.* sous presse), *Chrysiththys* (Risch 1986), *Clarias* (Teugels 1986), *Parachanna* (Bonou & Teugels 1985).

Pour les Cichlidés, qui n'ont pas été traités dans les deux premiers tomes du CLOFFA (Daget *et al.* 1984 & 1986), nous nous sommes référés aux travaux suivants: CLOFFA tome

4 (en prep.), Trewavas (1983), Greenwood (1979 & 1987), Stiasny (1989), Ufermann *et al.* (1987).

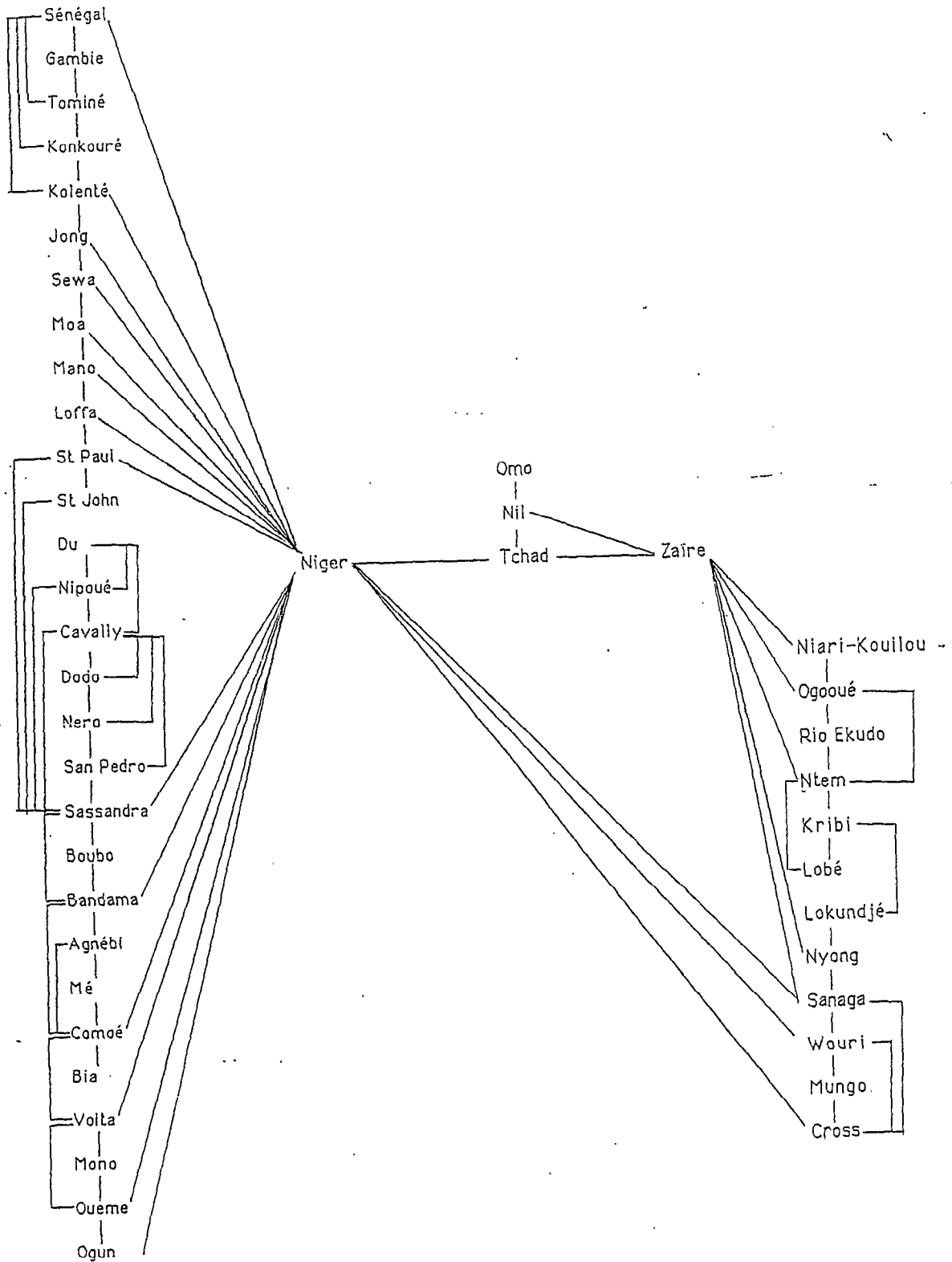


Figure 7: Représentation graphique des relations de contiguïté entre les 46 bassins versants

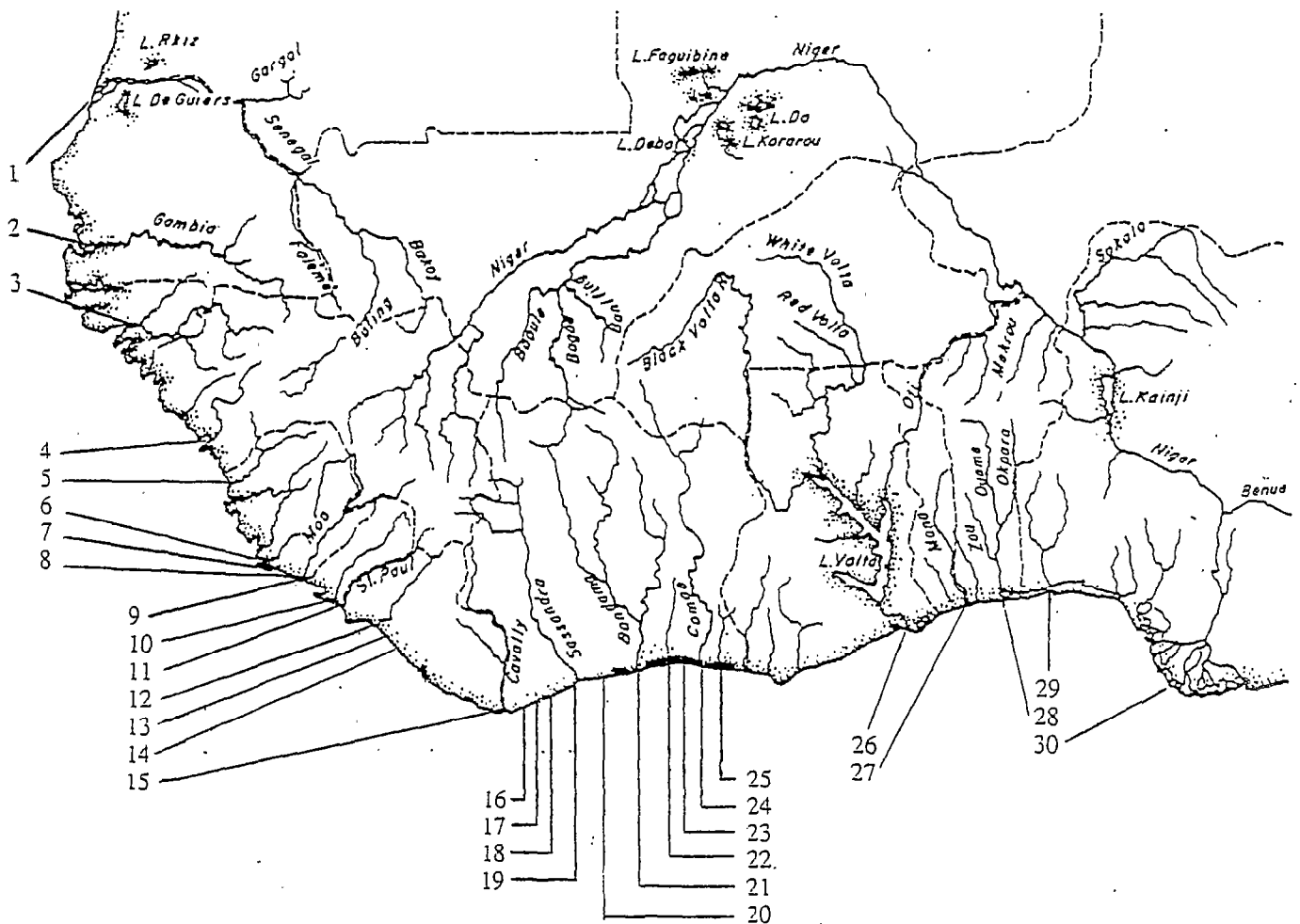


Figure 8: Localisation géographique des bassins versants étudiés en Afrique de l'Ouest. 1: Sénégal, 2: Gambie, 3: Tominé; 4: Konkouré, 5: Kolenté, 6: Jong, 7: Sewa, 8: Moa, 9: Mano, 10: Loffa, 11: St Paul, 12: St John, 13: Du, 14: Nipoué, 15: Cavally, 16: Dodo, 17: Nero, 18: San Pedro, 19: Sassandra, 20: Boubo, 21: Bandama, 22: Agnébi, 23: Mé, 24: Comoé, 25: Bia, 26: Volta, 27: Mono, 28: Ouémé, 29: Ogun, 30: Niger.

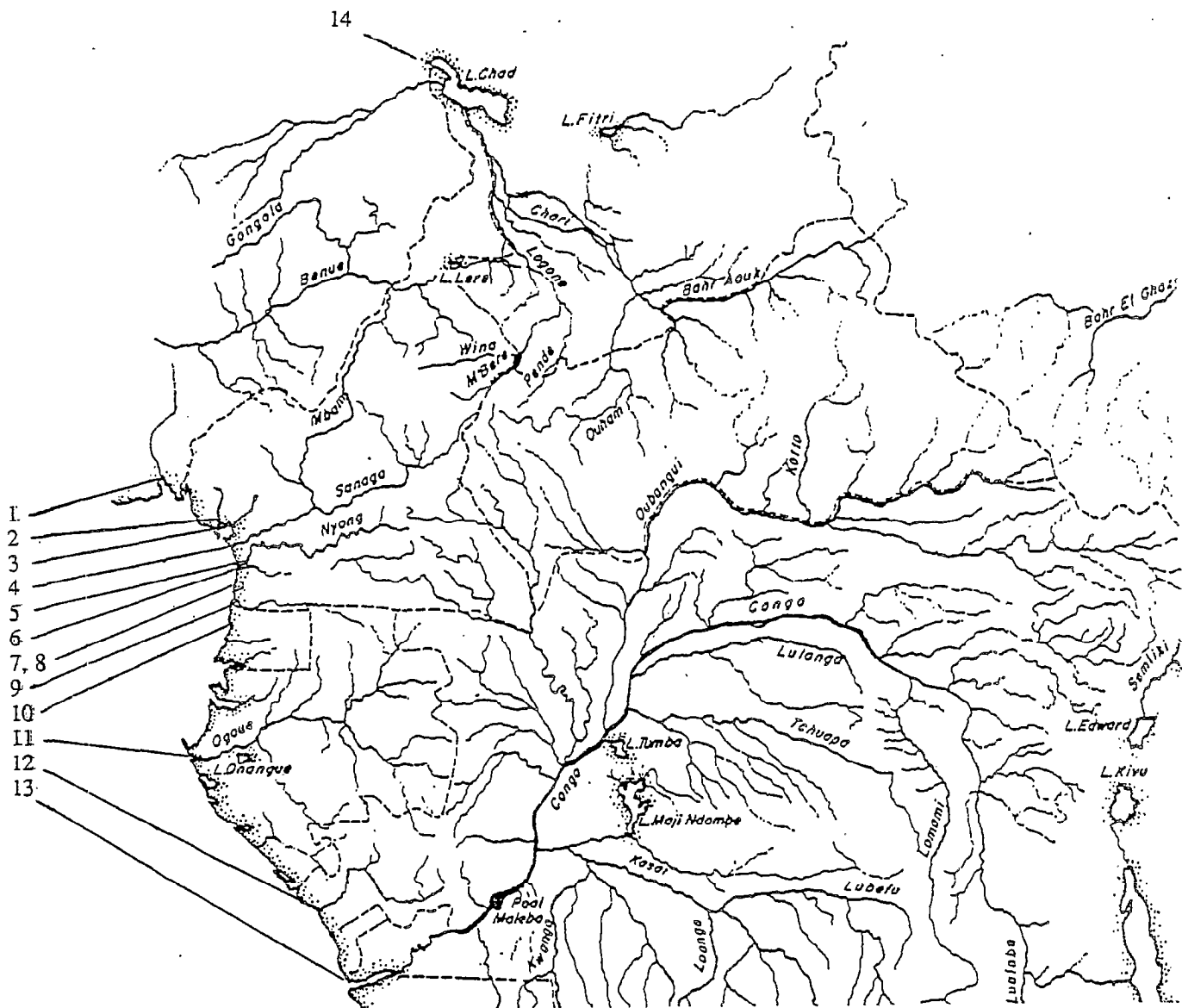


Figure 9: Localisation géographique des bassins versants étudiés en Afrique centrale. 1: Cross, 2: Mungo, 3: Wouri, 4: Sanaga, 5: Nyong, 6: Lokundjé, 7: Lobé, 8: Kribi, 9: Ntem, 10: Rio Ekudo, 11: Ogôoué, 12: Niari-Kouilou, 13: Zaire, 14: Tchad.

CHAPITRE IV :
LES FLEUVES D'AFRIQUE DE L'OUEST ET
CENTRALE CONSIDEREES COMME DES ILES
BIOGEOGRAPHIQUES: RICHESSE
SPECIFIQUE DES PEUPELEMENTS DE
POISSONS

INTRODUCTION

Il est désormais classique en écologie des peuplements, depuis les travaux de Mac Arthur et Wilson (1963,1967), de considérer comme des îles biogéographiques des milieux environnés d'habitats non-favorables aux représentants du groupe biologique étudié. Les sommets montagneux pour les espèces boréales (Brown 1971), les grottes pour les espèces cavernicoles (Vuilleumier 1973) et les bois pour les espèces forestières (Martin 1980) en sont des exemples parmi beaucoup d'autres.

Dans la mesure où les fleuves sont séparés les uns des autres par des barrières infranchissables pour les organismes strictement aquatiques, il est tout à fait justifié d'en aborder l'étude en faisant référence à la biogéographie insulaire, mais il n'y a eu jusqu'ici qu'un nombre limité de tentatives (Daget & Iltis 1965, Daget 1968, Sepkoski & Rex 1974, Daget & Economidis 1975, Welcomme 1979, Livingstone *et al.* 1982, Eadie *et al.* 1986, Hugueny 1989a). Dans cette perspective les peuplements de poissons d'eau douce africains ont été analysés à trois reprises et l'accent a été mis sur les relations aire-espèces. Daget & Iltis (1965) ont tenté de vérifier les prédictions de Preston (1962) concernant la valeur de l'exposant de la loi d'Arrhénius où la richesse spécifique d'un peuplement croît proportionnellement à une fonction puissance de la superficie. Comme il n'est pas possible de mesurer la surface en eau d'une rivière, Daget & Iltis, comme les auteurs suivants, ont utilisé la superficie du bassin versant. Leur étude, porte sur 13 rivières, la plupart situées en Côte d'Ivoire. Welcomme (1979) décrit la relation aire-espèces de 25 rivières réparties dans toute l'Afrique. L'étude la plus complète est celle de Livingstone *et al.* (1982). Des données concernant 26 rivières ont été analysées par régression multiple avec le nombre d'espèces comme variable dépendante et la superficie du bassin versant, la longueur du cours principal, et le débit à l'embouchure comme variables prédictives. Le résultat principal de cette dernière étude est que le débit est un meilleur prédicteur de la richesse spécifique que ne l'est la superficie.

Depuis une dizaine d'années les ichthyologistes de l'ORSTOM participent, en Afrique de l'Ouest, à un programme de surveillance des cours d'eau en vue d'évaluer l'impact sur les peuplements de poissons, des insecticides anti-simulidiens utilisés dans le cadre de la lutte contre l'onchocercose organisée par l'O.M.S (Lévêque *et al.* 1988 a). A la suite de ces campagnes, nos connaissances sur la faune ichthyologique ouest-africaine ont beaucoup progressé et il apparaît, notamment, que certaines valeurs de richesse spécifique utilisées dans les études pré-citées sont nettement sous-estimées. Une nouvelle analyse des facteurs liés à la richesse spécifique des rivières ouest-africaines à la lumière des acquis de la biogéographie insulaire était donc souhaitable et fait l'objet de cette étude.

Les résultats obtenus seront comparés à ceux d'un lot de 11 affluents que l'on peut considérer, pour des organismes aquatiques, comme représentatifs de conditions "continentales", puisque, au sein d'une rivière, il y a possibilité de libre circulation entre tous les bras. Cette comparaison nous permettra d'apprécier l'importance de l'action de l'insularité sur la richesse spécifique des rivières.

METHODES

Données

L'échantillon comprend 39 fleuves se jetant tous dans l'océan Atlantique (à l'exception du Nil qui se jette en Méditerranée) et s'étendant, le long de la côte ouest-africaine, de l'embouchure du Sénégal à celle du Zaïre.

De plus un échantillon de 11 affluents a été constitué. Ces affluents sont répartis dans les bassins versants suivants: Niger, Volta, Sassandra et Bandama. L'annexe 4 donne les sources bibliographiques à partir desquelles leur richesse spécifique a été déterminée.

Pour chaque fleuve et affluent les variables suivantes ont été relevées:

-RS: Richesse spécifique. Les listes d'espèces ont été établies de la manière décrite dans l'introduction de la seconde partie. Pour certains fleuves, les nouvelles valeurs de richesse spécifique ainsi obtenues peuvent être bien supérieures à celles précédemment utilisées par Livingstone *et al.* (1982).

-S: superficie (en km²). La superficie est celle du bassin versant telle qu'accessible dans la littérature ou, sinon, mesurée sur des cartes au 1/1 000 000.

Rivières	Richesse spécifique	Surface km ²	Débit moyen annuel m ³ s ⁻¹	Diversité de la végétation	% de forêt
Nil	126	33349000	2640	2,62	8
Sénégal	109	441000	687	0,97	3
Gambie	84	77000	170	0,50	20
Tominé	62	23200			
Konkouré	83	16470	353	0,00	100
Kolenté	63	7540			
Jong	67	7750			
Sewa	56	19050			
Moa	44	187760			
Mano	38	8260			
Loffa	37	13190			
St Paul	61	18180			
Nipoué	56	11920			
Cavally	59	28850	384	0,00	100
Dodo	18	850			
Néro	21	985	16	0,00	100
San Pedro	26	3310	31	0,00	100
Sassandra	74	75000	513	0,88	91
Boubo	45	4690	32	0,00	100
Bandama	86	97000	392	0,95	76
Agnébi	56	8520	50	0,00	100
Mé	52	3920	32	0,00	100
Comoé	88	78000	206	0,97	44
Bia	44	9730	81	0,00	100
Volta	137	398371	1260	1,08	19
Mono	50	22000	104	0,63	33
Cuemé	91	50000	220	0,37	12
Ogun	68	22370			
Niger	211	1125000	6100	1,88	25
Cross	111	48000			
Mungo	32	4570			
Wouri	51	11500	308	0,00	100
Sanaga	124	135000	2060	0,64	100
Nyong	77	27800	443	0,00	100
Lobé	28	2305	102	0,00	100
Ntem	94	31000	348	0,00	100
Ogoué	184	205000	4758	0,68	100
Niari	87	56000	913	0,69	100
Zaire	690	3457000	40487	2,08	65

Tableau 5: Caractéristiques des 39 bassins versants étudiés. A l'exception du Nil, les bassins sont ordonnés selon la position de leur embouchure le long de la côte atlantique.

Pour 26 des 39 fleuves nous avons également considéré:

-DV: diversité des types de végétation présents sur le bassin versant. La proportion de la superficie du bassin versant occupée par chaque type de végétation sert à définir un indice de diversité de Shannon (en utilisant les logarithmes népériens, voir chapitre II). Les types de végétation sont ceux donnés par White (1983).

-PF: pourcentage de la superficie recouverte de formations forestières humides et des formations de transition associées. Il s'agit des formations forestières n° 1 à 5, 8, 9, et 11 à 13 de la carte de la végétation donnée dans White (1983).

-DA: débit moyen annuel (en $m^3 \cdot s^{-1}$). Il a été établi à partir de la station la plus proche de l'embouchure (54 à 100 % de la superficie totale selon les fleuves) et pour une période de temps la plus longue possible (de 1 à 66 années selon les fleuves). Pour les affluents le débit a été pris au niveau des stations portées dans le tableau 10. Les sources bibliographiques de ces données sont reportées dans l'annexe 3.

Les valeurs de ces variables sont portées dans les tableaux 5 et 10 .

Méthodes statistiques

La contribution des facteurs hydrologiques et environnementaux à la variation du nombre d'espèces entre fleuves a été analysée à l'aide de régressions multiples comme c'est l'usage dans ce genre d'études.

En cas de forte colinéarité entre les variables prédictives, l'estimation des coefficients par la méthode des moindres carrés peut conduire à des valeurs erratiques dont le signe peut même être inversé par rapport à leur valeur réelle (chapitre I). Une manière d'apprécier la colinéarité entre les variables est de calculer le facteur d'inflation de la variance maximal (chapitre I). S'il dépasse dix, il est généralement conseillé d'utiliser des méthodes plus adaptées que celle des moindres carrés, telle que la régression pseudo-orthogonale (chapitre I). L'équation de la régression multiple est modifiée par ajout d'un paramètre supplémentaire k . L'analyse repose sur l'évolution de la valeur des coefficients en fonction de la valeur de k (chapitre I).

Une sélection des variables a été effectuée à partir des résultats de la régression pseudo-orthogonale. Nous avons également utilisé une sélection pas à pas ascendante en utilisant la méthode des moindres carrés. A chaque itération la variable présentant la plus forte corrélation partielle 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.

La qualité du modèle a été appréciée par l'examen des résidus (valeurs prédites par le modèle de régression moins les valeurs observées): en analysant leur distribution en fonction des valeurs prédites et en recherchant une éventuelle autocorrélation spatiale.

L'indépendance de la valeur des résidus en fonction des valeurs prédites a été vérifiée par une analyse de la séquence des signes des résidus, à l'aide d'un test proposé par Draper & Smith (1966, voir chapitre I pour une description détaillée du test). Le principe du test est de détecter si, une fois les résidus ordonnés en fonction des valeurs prédites, les résidus de même signe ont tendance à être regroupés plus que ne le prévoit le hasard, auquel cas une absence de linéarité peut être suspectée.

Pour apprécier à quel degré les modèles de régression multiple retenus rendaient compte d'éventuelles tendances géographiques, nous avons recherché l'existence d'autocorrélations spatiales des résidus, en utilisant le I de Moran (voir chapitre I). L'autocorrélation spatiale teste si la valeur d'une variable en un point est indépendante des valeurs prises aux points avoisinants. Une autocorrélation positive indique que les valeurs fortes ont tendance à être regroupées dans l'espace, ce qui dans notre cas indique qu'il existe peut-être un facteur lié à la géographie dont n'a pas tenu compte le modèle. Pour utiliser le I de Moran il faut disposer d'une matrice de proximité entre les bassins versants. Nous avons choisi de considérer deux bassins versants connexes s'ils sont contigus en au moins un point (se reporter à la figure 7, dans l'introduction à la seconde partie). Les résidus d'une régression linéaire n'étant pas indépendants les uns des autres (chapitre I), il faut en tenir compte lors du test de la significativité de la valeur du I de Moran. Pour ce faire nous utiliserons la méthode préconisée par Clif & Ord (1981; voir chapitre I pour une description détaillée du test). Comme seule une autocorrélation spatiale positive est interprétable, un test unilatéral est utilisé.

RESULTATS

Relations aire-espèces

Le tableau 6 résume les caractéristiques des différentes relations aire-espèces testées sur l'échantillon de 39 fleuves.

En terme de coefficient de détermination, le meilleur ajustement est obtenu par la relation puissance (après double transformation des données par les logarithmes népériens) avec un exposant de 0,33 (figure 10). C'est également la relation pour laquelle la distribution des résidus est la plus satisfaisante, puisque le signe des résidus

Transformation	r	I	Z
RS-S	0,760	-0,032 p>0,05	-2,594 p<0,01
RS-In S	0,689	-0,146 p>0,05	-2,901 p<0,01
In RS-In S	0,904	0,080 p>0,05	0,654 p>0,05
In RS- S	0,607	0,338 p<0,001	-1,875 p>0,05

Tableau 6: Relation aire-espèces pour diverses transformations des variables. Voir texte pour l'abréviation des variables. r: coefficient de corrélation; I: I de Moran; Z: test du signe des résidus.

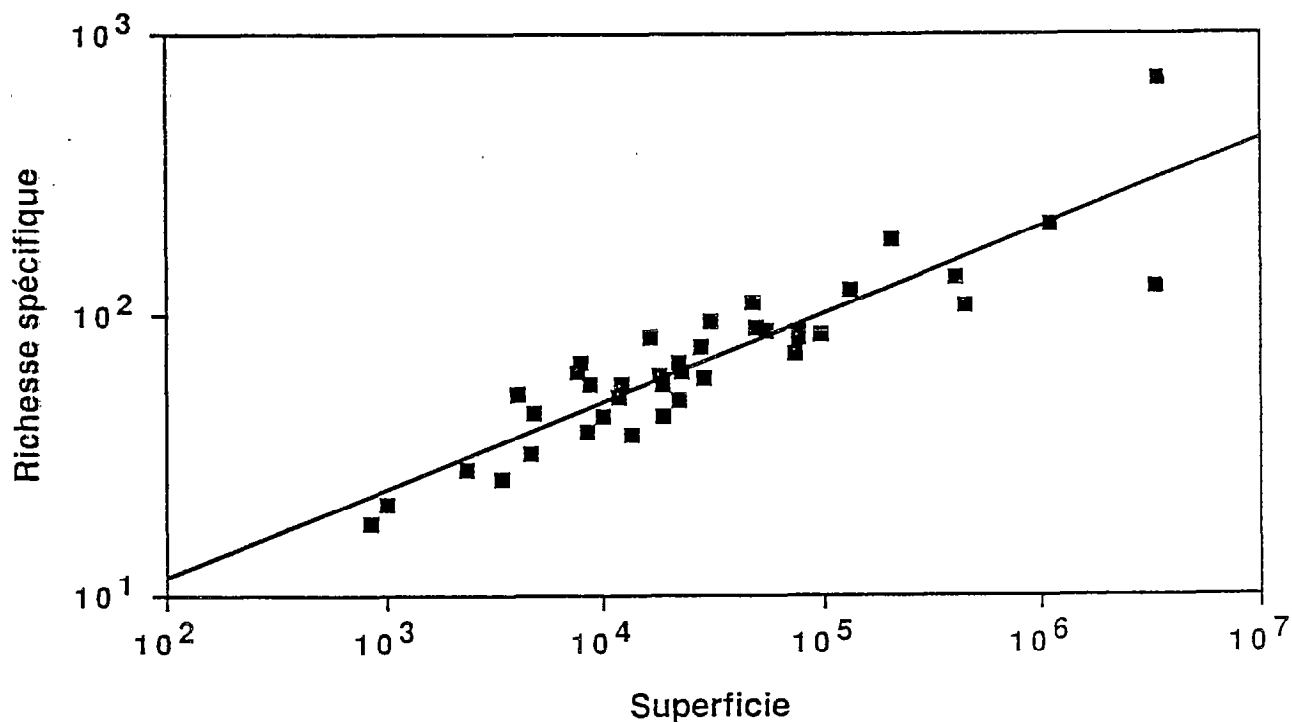


Figure 10: Richesse spécifique en fonction de la superficie du bassin versant (en km²) pour les 39 rivières étudiées.

est réparti aléatoirement en fonction des valeurs prédites, ce qui n'est pas le cas des autres transformations.

On note également l'absence d'autocorrélation spatiale des résidus, ce qui laisse à penser que la composante géographique de la variation du nombre d'espèces en fonction de la superficie a bien été décrite par le modèle.

Régressions multiples

Sachant que le débit est proportionnel à la superficie du bassin versant multiplié par les précipitations reçues par celui-ci, les variables superficie et débit sont intégrées dans l'analyse après transformation par les logarithmes népériens pour s'assurer d'une relation linéaire entre elles. La linéarité entre le nombre d'espèces et chacune des ces deux variables transformées est également meilleure si la richesse spécifique est remplacée par son logarithme. La transformation logarithmique du pourcentage de forêts et de l'indice de diversité de la végétation ne modifient pas sensiblement les résultats, aussi ces deux variables sont-elles conservées telles quelles dans l'analyse.

Le tableau 7 donne la matrice de corrélations entre variables. Il apparaît que certaines variables prédictives sont fortement corrélées entre elles: le \ln de la superficie avec le \ln du débit et avec l'indice de diversité. Les résultats de la régression multiple du \ln de la richesse spécifique en fonction de toutes les variables prédictives sont portés dans le tableau 8. On constate que le facteur d'inflation de la variance maximum est de 23, ce qui indique une forte colinéarité entre les variables prédictives et nous suggère de considérer avec prudence les résultats obtenus par régression multiple classique. Ceux-ci indiquent que trois variables ont des coefficients positifs: le \ln de la surface, le \ln du débit et le pourcentage de forêt, seule la première variable ayant une contribution statistiquement significative. La diversité de la végétation a un coefficient négatif non significatif. Le coefficient de corrélation multiple est élevé, puisqu'il est de 0,943, valeur bien entendu hautement significative.

Les résultats obtenus après régression pseudo-orthogonale pour des valeurs de k allant de 0 à 1 sont résumés dans la figure 11 qui donne l'évolution des coefficients de l'équation de régression en fonction de k . Puisque les variables ont été réduites au préalable, l'amplitude des coefficients est directement comparable. Le facteur d'inflation de la variance maximum est de 1 aux alentours de $k = 0,7$. Il est intéressant de constater qu'un des coefficients présente un changement de signe, après stabilisation de la valeur des coefficients vers $k = 0,5$. En effet le coefficient réduit de l'indice de diversité de la végétation passe de -0,24 à 0,11. Une valeur positive est plus conforme à l'action que l'on attribue généralement à la diversité du milieu sur la richesse spécifique des peuplements

	In S	In AD	DV	PF
In RS	0.90	0.92	0.73	-0.40
In S		0.90	0.90	-0.63
In AD			0.75	-0.31
DV				-0.64

Tableau 7. Matrice de corrélation entre les variables utilisées dans les analyses de régression multiple. Voir texte pour l'abréviation des variables.

Coefficients						
In S	In DA	DV	PF	Origine	FIV	R
0.248	0.178	-0.239	0.001	0.727	23.53	0.943
p=0.044	p=0.075	p=0.174	p=0.705			p<0.001

Tableau 8: Résultats de la régression multiple du ln de la richesse spécifique en fonction de quatre variables explicatives. Les coefficients sont estimés par la méthode des moindres carrés. Voir texte pour l'abréviation des variables, FIV: facteur d'inflation de la variance maximum, R: coefficient de corrélation multiple.

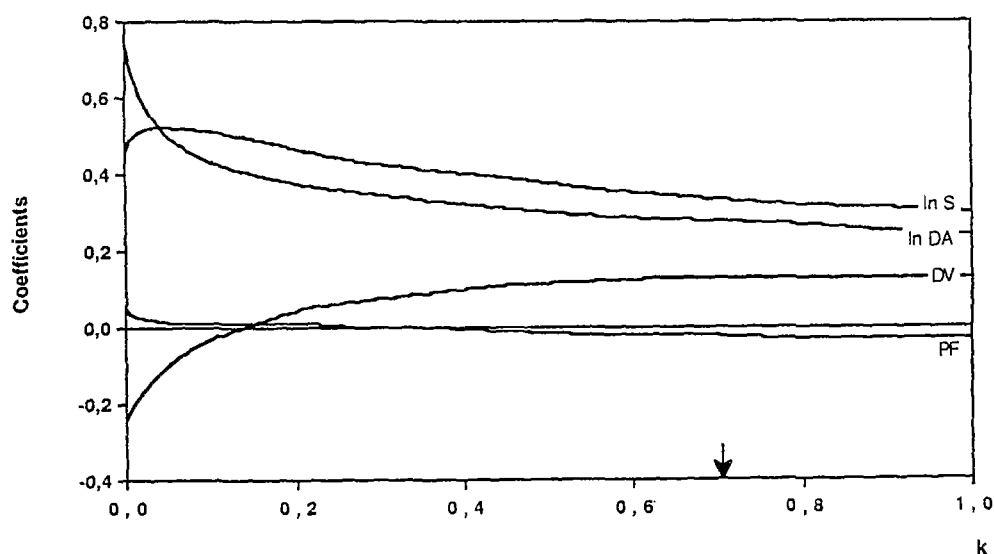


Figure 11: Evolution de la valeur des coefficients de régression réduits en fonction du paramètre k de la régression pseudo-orthogonale. La flèche indique la valeur de k approximative pour laquelle le facteur d'inflation de la variance est de 1. Voir texte pour l'abréviation des variables.

Coefficients

ln S	ln AD	Origine	FIV	I	Z	R
0.123	0.231	1.695	5.15	0.014	-2.038	0.937
$p=0.036$	$p=0.002$			$p>0.05$	$p<0.05$	$p<0.001$

Tableau 9: Résultats de la régression du ln de la richesse spécifique en fonction du ln de la superficie et du ln du débit moyen annuel. Les coefficients sont estimés par la méthode des moindres carrés. Voir texte pour l'abréviation des variables, FIV: facteur d'inflation de la variance maximum, R: coefficient de corrélation multiple, I: I de Moran, Z: test du signe des résidus.

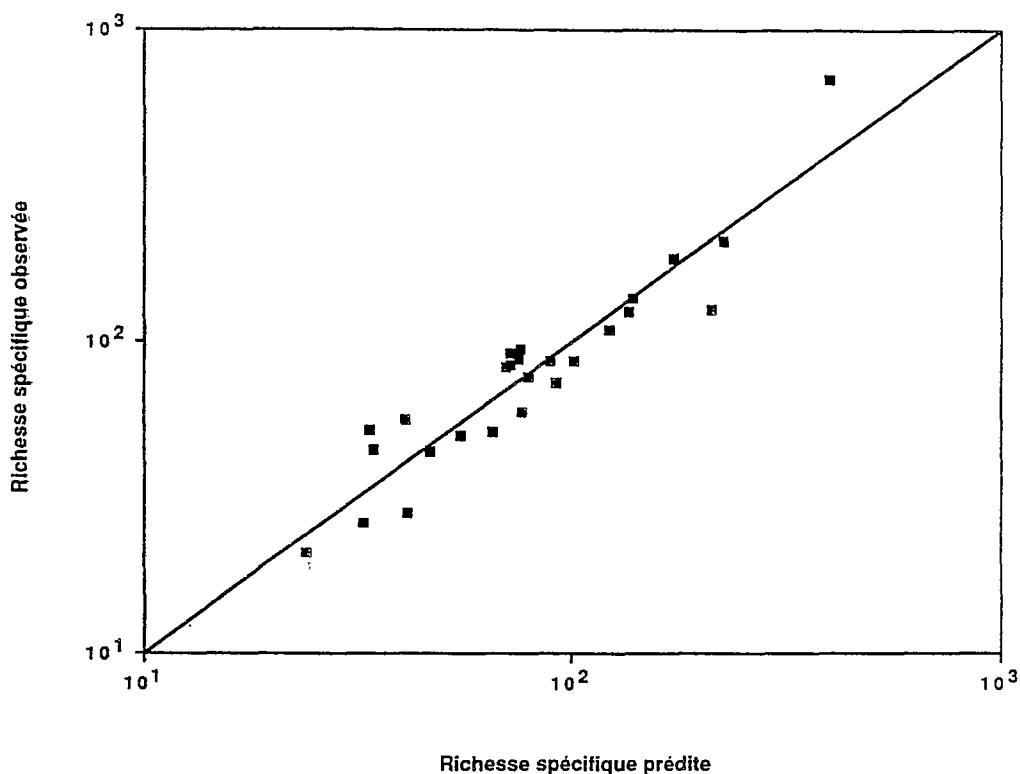


Figure 12: Relation entre le nombre d'espèces observé dans 26 rivières et celui prédit par la relation \ln richesse spécifique = (débit x 0,231) + (ln superficie x 0,123) + 1,695. La droite représente les points pour lesquels la valeur prédite est égale à la valeur observée.

mais il n'est pas possible de juger ici si cette action est statistiquement significative, les tests employés habituellement ne sont pas applicables dans le cas de la régression pseudo orthogonale (Hocking 1976). Le coefficient correspondant au pourcentage de forêts reste, quelque soit k , à une valeur proche de zéro, tandis que les coefficients de la superficie et du débit conservent des valeurs élevées.

Si l'on utilise ce graphique pour sélectionner les variables prédictives du modèle, Hocking (1976), suivant Hoerl & Kennard (1970 b), propose d'éliminer les variables dont le coefficient est proche de zéro ou varie rapidement avec k . Cela nous amène à éliminer le pourcentage de forêts et l'indice de diversité de la végétation pour ne conserver que la superficie et le débit.

Une sélection ascendante pas à pas nous conduit à intégrer le \ln du débit, puis le \ln de la superficie et la procédure s'arrête là. Nous sommes donc amené à conserver les mêmes variables par cette méthode que celles retenues après examen de l'évolution des coefficients en fonction de k .

Nous retenons donc comme modèle prédictif du \ln de la richesse spécifique celui intégrant le \ln du débit et le \ln de la superficie. Les résultats en sont portés dans le tableau

Affluents	Localité la plus en aval	Nombre d'espèces	Surface (km ²)	Débit moyen annuel (m ³ .s ⁻¹)
Niandan (Niger)	Baro	81	12770	252
Bénoué (Niger)	Lokoja	120	64000	382
Black Volta (Volta)	Bamboi	96	134200	247
Nasia (Volta)	Nasia	36	5175	30
Daka (Volta)	Yendi	28	1214	7
Yani (Bandama)	Seguela	39	3000	18
Marahoué (Bandama)	Mankono	65	6700	27
N'Zi (Bandama)	Dimbokro	68	24100	64
Kan (Bandama)	Tiebissou	36	1200	3
N'Zo (Sassandra)	Guiglo	40	6410	84
Sassandra (Sassandra)	Guessabo	62	35000	308

Tableau 10: Caractéristiques des 11 affluents étudiés.

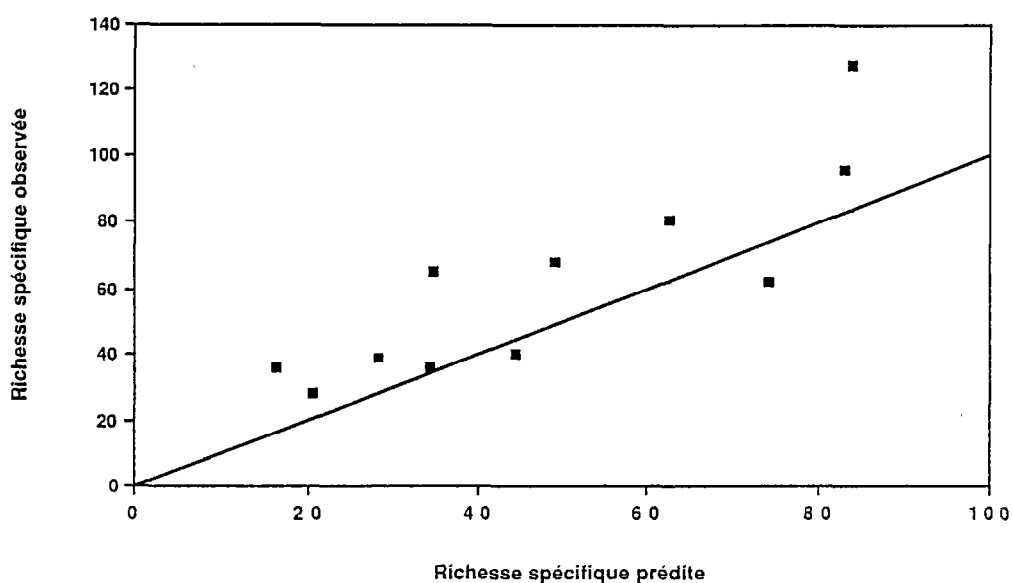


Figure 13: Relation entre le nombre d'espèces observé dans 11 affluents et celui prédit par la relation \ln richesse spécifique = (débit x 0,231) + (ln superficie x 0,123) + 1,695. La droite représente les points pour lesquels la valeur prédite est égale à la valeur observée.

II-5. Dans ce cas le facteur d'inflation de la variance maximum n'est plus que de 5, et on peut considérer comme acceptable l'estimation des coefficients par la méthode des moindres carrés. Le coefficient de corrélation multiple est de 0,937, valeur hautement significative.

Le test du signe des résidus permet de rejeter de justesse, au seuil de 5%, l'hypothèse nulle de distribution aléatoire des résidus en fonction des valeurs prédites. Un examen graphique ne permet pas cependant de constater de non-linéarité flagrante (figure 12). Aussi, et compte tenu de la très faible significativité du test, peut-on considérer la distribution des résidus comme satisfaisante. Il n'existe pas d'autocorrélation spatiale significative des résidus.

Richesse spécifique des affluents

Les caractéristiques des 11 affluents utilisés dans cette étude sont données dans le tableau 10.

Nous avons comparé dans la figure 13 les valeurs observées de richesse spécifique des affluents avec celles calculées à partir du modèle prédictif élaboré à partir des fleuves. Il y a une tendance à ce que les valeurs prédites soient inférieures aux valeurs observées, puisque c'est le cas pour 9 des 11 affluents. Cette proportion est statistiquement différente de celle attendue sous l'hypothèse nulle d'égalité de répartition des valeurs observées de part et d'autre des valeurs prédites ($\chi^2 = 4.45$, $p < 0.05$).

DISCUSSION

Les résultats les plus marquants de notre étude peuvent être résumés comme suit. Dans un échantillon de 39 fleuves africains, il existe une relation aire-espèce positive décrite par une fonction puissance du type $N = cS^z$ (N et S étant respectivement le nombre d'espèces et la superficie du bassin versant), z prenant une valeur de 0,33. Pour un échantillon de 26 fleuves, une analyse de régression multiple pseudo-orthogonale, et une sélection pas à pas, permet de retenir un modèle prédictif du ln du nombre d'espèces en fonction du ln de la superficie et du ln du débit. Il n'existe pas d'autocorrélation spatiale positive des résidus obtenus par ce modèle. Le modèle prédictif du nombre d'espèces élaboré à partir des fleuves est appliqué à 11 affluents. Le nombre d'espèces prédit sous-estime les valeurs observées, la richesse spécifique des cours d'eau en situation continentale (affluents) semble donc plus élevée que celle des cours d'eau en situation insulaire (fleuves).

Nous allons maintenant discuter de ces résultats en mettant l'accent sur les hypothèses élaborées en biogéographie insulaire et juger de leur pertinence, appliquées aux rivières

africaines. Nous discuterons également de l'intervention des facteurs historiques susceptibles d'expliquer la répartition géographique des résidus.

Signification de la valeur de l'exposant de la relation puissance

Preston (1962) a proposé que la valeur attendue de z en conditions d'insularité soit 0,25. Sa démonstration repose sur les conditions suivantes: (1) la distribution d'abondance des espèces sur chaque île est décrite par la même relation (en l'occurrence log normale canonique), (2) l'effectif total est proportionnel à la superficie de l'île. May (1975), en utilisant les mêmes conditions, mais en considérant plusieurs distributions d'abondance log-normales, et non plus seulement la canonique, arrive à des valeurs de z comprises entre 0,15 et 0,39, gamme dans laquelle sont incluses les valeurs de z connues de différents systèmes insulaires, notre étude ne faisant pas exception avec une valeur de 0,33.

Il semble que, à la lumière de nombreuses études (Connor & Mc Coy 1979, Martin 1981, Coleman *et al.* 1982), choisir *a priori* la relation puissance et *a fortiori* attribuer une signification biologique à la valeur de z doit être fait avec prudence. Dans le cas d'études telles que celles réalisées sur les rivières où la superficie n'est pas mesurée directement mais est estimée par celle du bassin versant, il faut que la condition de proportionnalité entre les effectifs et l'estimateur de la superficie soit vérifiée, pour justifier l'application de la relation puissance. Si une relation de proportionnalité entre surface et effectifs semble logique, celle entre surface réelle de la rivière et surface du bassin versant reste à démontrer. Daget & Iltis (1965) se sont servi de la relation de Preston pour établir la richesse spécifique théorique des fleuves de Côte d'Ivoire. En comparant les valeurs calculées avec les valeurs observées, et en constatant que ces dernières étaient inférieures aux premières, ils ont conclu que les rivières n'avaient pas été suffisamment prospectées. Cependant pour les raisons évoquées ci-dessus, il nous semble préférable de rechercher la relation empirique qui s'ajuste le mieux aux fleuves bien connus et à partir d'elle en inférer la capacité attendue des fleuves en cours de prospection, plutôt que d'appliquer une relation *a priori*.

Si la valeur de z n'a, en soi, certainement aucune signification biologique, du moins dans notre étude, il n'en demeure pas moins qu'il peut s'agir d'un critère utile pour comparer les résultats d'études réalisées dans des milieux différents. Les possibilités de comparaison sont malheureusement limitées par le petit nombre de travaux sur les relations aire-espèces en milieu fluvial. La valeur de z calculée dans notre étude s'éloigne sensiblement de celle rapportée par Welcomme (0,43; 1979) à partir d'un échantillon de rivières africaines plus étendu géographiquement. Cependant, dans son étude, il mélange affluents et fleuves et ne donne pas les valeurs qui ont servi à calculer z ,

de sorte qu'il est difficile de discuter plus avant ses résultats et notamment d'apprécier la part jouée par l'insularité. Les valeurs de z obtenues pour des rivières européennes sont beaucoup plus faibles (0.236, Welcomme 1979 ; 0.24 , Daget & Economidis 1975; 0,19 Daget 1968) que ceux obtenus en Afrique ou en Amérique du Sud (0,552, Welcomme 1979). Ces résultats indiquent une tendance à un accroissement plus rapide de la richesse spécifique avec la superficie sous les tropiques que sous les climats tempérés. Ce résultat est généralement interprété en invoquant une plus grande diversité inter-habitat sous les tropiques (Welcomme 1979). Cette conclusion n'est cependant plausible que si la relation liant superficie du bassin versant et superficie d'eau disponible pour les poissons est la même dans les deux régions.

Hypothèse de la diversité du milieu

L'hypothèse de diversité du milieu a été élaborée par Williams (1964). On peut l'énoncer comme suit: plus une surface est grande et plus la probabilité qu'un certain type de milieu soit représenté augmente et par conséquent la probabilité de présence de la faune associée augmente également. Dans sa formulation extrême, si cette hypothèse est valide, la superficie ne doit jouer que par l'intermédiaire de la diversité. Autrement dit, une fois l'effet de la diversité pris en compte, la superficie a une influence nulle. Dans sa formulation la plus lâche, l'effet de la diversité s'additionne à celui de la superficie. La principale difficulté pour valider cette hypothèse est de trouver de quelle manière le groupe étudié perçoit l'hétérogénéité du milieu, et de définir un indice pertinent. Les relations entre diversité du milieu et peuplements de poissons ont été analysées par différents auteurs (voir chapitre X), tant en région tempérée qu'en région tropicale. D'après ces études la diversité des peuplements de poissons fluviaux est localement déterminée par des facteurs comme la diversité du courant, de la profondeur et du substrat. Mais il est difficile de quantifier ces facteurs sur une échelle plus vaste.

En Afrique de l'Ouest, Daget & Itis (1965) ont constaté que l'on pouvait distinguer des espèces de savane et des espèces de forêt humide. Il paraît alors logique de supposer qu'un bassin versant possédant ces deux types de formations aura un plus grand nombre d'espèces qu'un autre n'en possédant qu'une seule. De plus la végétation est un intégrateur de nombreux facteurs climatiques et, comme telle, peut être un bon indicateur de facteurs pouvant agir sur l'hydrologie des fleuves. D'autre part la composition chimique des eaux, ainsi que leur productivité, sont affectées par l'apport d'éléments organiques exogènes qui sont différents selon le type de végétation traversée. Il est donc envisageable de penser que la diversité de la végétation d'un bassin versant est une mesure de l'hétérogénéité de l'habitat ayant une signification pour les poissons.

Quand la diversité de la végétation est intégrée dans le modèle de régression et que les coefficients sont calculés par la méthode des moindres carrés elle intervient de manière négative. Cependant, si les coefficients sont estimés à l'aide d'une régression pseudo-orthogonale, l'effet devient positif à partir de $k = 0,2$. La valeur des coefficients obtenus par cette méthode est plus fiable et la diversité du milieu agirait donc dans le sens attendu. Cependant la valeur du coefficient demeure peu élevée et il est possible que cette action ne soit pas significative.

Les données ne permettent pas de confirmer l'action de la diversité du milieu, appréhendée par la diversité de la végétation du bassin versant, mais des analyses complémentaires seraient souhaitables, avec éventuellement des mesures de la diversité qui seraient plus appropriées que celle que nous avons utilisée ici.

Un aspect particulier de l'hypothèse de la diversité de l'habitat doit être envisagé dans le cas des rivières. En effet l'existence d'une zonation longitudinale des peuplements de poissons de l'amont vers l'aval des rivières montre à l'évidence que les conditions environnementales varient le long du cours (voir quatrième partie). Il est donc certain que des grandes rivières présenteront dans leur bas cours des habitats inexistant dans les petites rivières. Sous cette hypothèse l'augmentation de la richesse spécifique en fonction de la superficie de la rivière ne serait que la conséquence de l'apparition, dans les grandes rivières, de nouveaux habitats, ou de nouvelles conditions, permettant à de nouvelles espèces de s'établir. Cette hypothèse pourrait, en quelque sorte, être considérée comme une hypothèse "nulle" de relation aire-espèce pour les poissons d'eau douce. Selon cette hypothèse fleuves et affluents, à caractéristiques égales, devraient avoir le même nombre d'espèces, ce qui n'est pas confirmé dans notre étude (voir plus bas). Par conséquent cette hypothèse ne permet pas d'expliquer à elle seule la relation aire-espèces observée.

Productivité du milieu et hypothèse de Livingstone *et al.*

A l'exception de l'hypothèse de la diversité de l'habitat, les hypothèses envisagées ci-dessus supposent que l'on ait affaire à un système d'îles suffisamment homogène pour que la superficie soit le principal facteur agissant sur l'effectif des espèces, en d'autres termes on considère que la densité est constante. Pour améliorer les hypothèses déjà existantes, on peut rechercher les facteurs susceptibles de faire varier la densité d'une île à l'autre. Wright (1983) a ainsi proposé de considérer la productivité primaire totale d'une île au lieu de sa superficie, car il a constaté un meilleur ajustement des données avec cette unique variable. Une approche très similaire a été proposée par Livingstone *et al.* (1982) à propos des rivières africaines. Ces auteurs constatent que dans un échantillon de 26 rivières distribuées sur toute l'Afrique, le log du débit moyen annuel est le seul

prédicteur significatif du log du nombre d'espèces, même si le log de la superficie est intégré dans l'analyse. Ils soulignent que:

débit = constante x précipitations x superficie

et

productivité primaire totale = constante x précipitations x superficie

et qu'il en découle que productivité primaire totale et débit sont très étroitement associés. La corrélation du débit avec la richesse spécifique résulterait alors probablement de l'action de la productivité. Soulignons que par productivité primaire du bassin versant Livingstone *et al.* (1982) entendent la productivité terrestre et non pas aquatique. Comme beaucoup de matière organique présente dans les rivières tropicales est d'origine allochtone, cette position est raisonnable.

En utilisant le log des variables (pour l'additivité des effets), une analyse des coefficients de direction (Sokal & Rohlf 1981) nous permet d'affirmer que, si cette hypothèse est juste, le coefficient de corrélation partiel du ln de la superficie avec le ln du nombre d'espèces, le ln du débit étant maintenu constant, doit être nul, puisque la superficie n'agit pas directement mais par l'intermédiaire du débit. Les données de l'article de Livingstone *et al.* (1982) sont en accord avec cette hypothèse. Cependant de nombreuses valeurs de richesse spécifique citées par ces auteurs sont nettement inférieures à celles actuellement connues, et les résultats doivent être considérés avec prudence. Notre étude qui reprend, avec de nouvelles valeurs, 12 des 26 rivières analysées par Livingstone *et al.* (1982) ne permet pas de confirmer leur hypothèse à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest. En effet le ln du débit et le ln de la superficie ont tous deux une action statistiquement significative sur le ln du nombre d'espèces de poissons.

La relation entre superficie, débit et richesse spécifique est donc plus complexe que ne le laissent supposer les résultats de Livingstone *et al.* (1982). Il est très vraisemblable que le débit n'agit pas seulement par l'intermédiaire de la productivité primaire mais soit également lié au volume d'eau habitable par les poissons.

Nous sommes néanmoins d'accord avec Livingstone *et al.* pour reconnaître que la superficie du bassin versant n'est pas un prédicteur satisfaisant du nombre d'espèces des rivières, surtout si l'on se place à une vaste échelle géographique, mais plutôt que de la remplacer par le débit nous proposons d'utiliser une combinaison de ces deux variables. C'est, selon nous, la base minimale à partir de laquelle des comparaisons entre zones géographiques différentes pourront être fructueuses.

Taux d'extinction superficie-dépendants

L'hypothèse des taux d'extinction superficie-dépendants est l'une des composantes de la théorie dite de l'équilibre dynamique (Mac Arthur & Wilson 1963,1967) mais que l'on peut considérer séparément. La probabilité d'extinction d'une population augmentant quand son effectif diminue, on peut supposer que les petites îles présentent des taux d'extinction plus importants car les populations ne peuvent pas y atteindre de grands effectifs. Il en découle que les petites îles doivent avoir moins d'espèces que les grandes. Il est impossible de vérifier cette hypothèse sur la seule base d'une relation aire-espèces positive (Gilbert 1980). Cependant les taux d'extinction superficie-dépendants sont un des mécanismes permettant d'expliquer que les îles, à superficie et à caractéristiques de milieu égales, possèdent moins d'espèces que les continents. En effet sur le continent les extinctions locales pourront rapidement être compensées par l'immigration de nouveaux individus à partir des populations voisines, tandis que sur une île, où le taux d'immigration est faible, cela est beaucoup plus aléatoire.

En suivant ce raisonnement on doit observer un plus grand nombre d'espèces dans un affluent (situation continentale) que dans un fleuve (situation insulaire) de taille et de caractéristiques comparables, et ce d'autant plus que l'immigration naturelle de nouvelles espèces de poisson dans un fleuve est, à l'échelle de temps écologique, quasi nulle compte tenu du fait qu'il n'existe pas de connexions aquatiques entre la plupart des fleuves. Les données analysées ici sont conformes à cette hypothèse puisqu'un modèle élaboré à partir de fleuves sous-estime la richesse spécifique d'un échantillon de 11 affluents.

Ce résultat doit être nuancé par la petite taille de l'échantillon d'affluents étudiés, et par le fait que d'autres modèles prédictifs que celui utilisé auraient pu conduire à des conclusions différentes.

Si les affluents possèdent effectivement plus d'espèces que des rivières de caractéristiques comparables, on ne peut pas considérer alors qu'un haut cours est strictement comparable à une petite rivière, et l'on peut rejeter l'hypothèse que la relation aire-espèce observée au sein d'une rivière est de la même nature que celle observée entre rivières.

Si l'hypothèse des taux d'extinction superficie-dépendants est vérifiée, on doit observer dans les petits fleuves une sur-représentation des espèces pouvant atteindre de grandes densités puisqu'elles seront moins sujettes aux extinctions. La vérification de cette hypothèse est l'objet du chapitre IX .

Facteurs historiques

Il est tentant d'essayer d'expliquer certains écarts au modèle par des caractéristiques particulières des fleuves concernés ou bien alors par l'intervention de facteurs historiques non pris en compte par l'analyse.

Il est intéressant de constater que le Nil fait partie des fleuves dont le nombre d'espèces est nettement inférieur à celui prédit, tandis que c'est le contraire pour le Zaïre. Ce résultat rappelle le paradoxe soulevé par Greenwood (1976) en constatant que, pour une superficie sensiblement égale, le Nil a considérablement moins d'espèces que le Zaïre. Par conséquent, même en prenant en compte les différences de débit entre ces deux fleuves, le paradoxe est atténué mais demeure. Dans ce cas particulier une explication historique est assez convaincante. En effet on sait que, durant le Quaternaire, l'Afrique a subi une succession de périodes sèches et humides et que le débit du Nil a fortement été affecté par ces vicissitudes climatiques (Beadle 1981, Hamilton 1982). Une réduction du débit lors de la dernière période sèche a pu provoquer une réduction importante du nombre d'espèces de poissons du Nil. Les poissons étant de mauvais immigrants, cette rivière n'aurait récupéré qu'une partie de sa richesse originelle quand le climat redevint plus humide. Ce qui est vrai pour le Nil l'est également pour les rivières sahéliennes et le Sénégal et le Niger présentent également un défaut d'espèces, par référence au modèle.

En généralisant la richesse spécifique actuelle des fleuves serait plus déterminée par les caractéristiques hydrologiques de la dernière période sèche que par les conditions présentes. Si vraiment ce mécanisme est important pour expliquer les résidus alors ceux-ci devraient avoir une distribution spatiale non-aléatoire, puisque l'intensité des perturbations climatique ne l'a certainement pas été. Cependant une étude d'autocorrélation spatiale ne permet pas de mettre en évidence une répartition non aléatoire des résidus du modèle.

L'étude de la répartition des oiseaux, des papillons et des mammifères indiquent trois zones de refuge probables pour les forêts humides pendant les périodes de sécheresse maximale (1) Libéria et Sierra Leone, (2) Cameroun et Gabon, (3) Est du Zaïre (Endler 1982, Mayr & O'Hara 1986, voir chapitre VII). On peut supposer que dans ces régions les rivières n'ont pas subi une réduction trop importante de leur débit et qu'elles devraient se caractériser aujourd'hui par un plus grand nombre d'espèces de poissons par rapport à des rivières aux caractéristiques similaires mais situées en dehors des zones de refuge forestières. Mais dans quelle mesure la distribution géographique des résidus est-elle conforme à la position des zones refuges généralement admises en Afrique de l'Ouest et centrale ? Un examen de la distribution géographique des résidus montre que la région Cameroun-Gabon-Zaïre, est dans l'ensemble une zone où quelques rivières possèdent une richesse spécifique supérieure aux prédictions du modèle (Ntem, Ogôoué, Zaïre), ce qui

est en partie cohérent avec la position supposée des zones de refuge (2) et (3). La Gambie et le Konkouré, qui sont les deux seuls fleuves qui, dans notre étude, sont proches de la zone refuge (1), présentent également plus d'espèces qu'attendu. Il faudrait bien entendu disposer de données sur les débits des fleuves du Libéria et de la Sierra Leone pour discuter plus avant. Nos données ne permettent donc pas de confirmer valablement, à l'aide de la richesse spécifique des rivières, la présence des zones refuges forestières généralement postulées. L'intérêt du concept de zone refuge Quaternaire appliqué aux peuplements de poissons de l'Afrique de l'Ouest devra être évalué en considérant la phylogénie de groupes apparentés, la distribution et l'endémisme (chapitre VII) et non pas seulement la richesse spécifique des rivières.

CHAPITRE V :
ETUDE QUANTITATIVE DES RELATIONS
BIOGEOGRAPHIQUES ENTRE FLEUVES
D'AFRIQUE DE L'OUEST ET CENTRALE
D'APRES LA DISTRIBUTION DES POISSONS
D'EAU DOUCE

INTRODUCTION.

Les poissons d'eau douce sont sans aucun doute des témoins privilégiés des événements biogéographiques passés. En effet, en dehors d'échanges possibles par voie de mer et d'extinctions fortuites dans certaines rivières, une espèce de poisson ne peut modifier son aire de répartition qu'à la suite d'événements écologiques, géologiques ou hydrologiques importants: capture ou modification du cours des rivières, extension-rétraction de la superficie des bassins versants en fonction des variations climatiques etc. L'étude de la distribution des poissons peut donc apporter des renseignements intéressants sur ces événements historiques.

Dès que les informations sont devenues disponibles, la distribution géographique des poissons d'eau douce africains a suscité l'intérêt des ichthyologistes et divers travaux ont essayé de définir des régions biogéographiques au sein du continent africain. Se sont ainsi succédées, pour ne citer que les plus importantes, les études de Boulenger (1905), Pellegrin (1912), Poll (1957), Roberts (1975) et Daget & Durand (1981).

Greenwood (1983) a critiqué, à juste titre, ce type d'approche: il considère que tant qu'elle n'intègre pas des données phylogénétiques et se borne à utiliser des données de distribution géographique elle ne peut que rester descriptive. S'il est vrai que la connaissance de la phylogénie d'un groupe systématique apporte un éclairage considérable sur son histoire et devrait permettre d'expliquer certaines caractéristiques de sa distribution, il nous semble que Greenwood (1983) fait peu de cas de la biogéographie classique. Ceci est d'autant plus vrai qu'une étude objective, utilisant les outils de la biogéographie quantitative, reste encore à réaliser sur les poissons africains. En effet les études pré-citées peuvent toutes être criticables, dans la mesure où les régions biogéographiques ont été établies de manière empirique sans que l'on sache très bien à partir de quelles données et à l'aide de quels critères.

En dépit des limites soulignées par Greenwood (1983), il nous semble donc qu'une étude de biogéographie quantitative à l'échelle de l'Afrique reste à réaliser et constituera une toile de fond indispensable pour toute étude ultérieure. Compte tenu des connaissances actuelles, trop souvent encore fragmentaires, une étude à l'échelle du continent africain

est pour l'instant prématurée. Néanmoins, là où les connaissances sont suffisantes, des études régionales sont possibles. C'est le cas pour l'Afrique occidentale, où nous possédons des données de distribution en présence absence de 736 espèces de poissons d'eau douce dans 45 fleuves de l'Afrique réparties du Sénégal à l'Ogôoué, le long de la côte atlantique, auxquelles s'ajoutent le Nil et deux bassins endoréiques (Tchad et Omo).

Qu'attend-on du classement objectif de ces 45 fleuves, à l'aide des méthodes de la biogéographie quantitative ? Qu'il mette en évidence des processus pertinents du point de vue biogéographique: zones de spéciation, couloirs ou barrières de dispersion par exemple. De ce point de vue les poissons posent un problème intéressant, à savoir qu'une analyse qui ne prend pas en compte les proximités géographiques entre fleuves risque de manquer son but. En effet, comme nous l'avons souligné, les poissons d'eau douce ne peuvent généralement coloniser un bassin qu'à partir d'un bassin adjacent. On peut donc s'attendre à ce que la similitude de peuplement entre deux fleuves diminue avec la distance qui les sépare, indépendamment de tout autre processus biogéographique. Un classement réalisé sans tenir compte de ce phénomène, risque de regrouper des fleuves qui n'auront comme similitude que leur seule proximité géographique ce qui n'apportera aucune information pertinente. Une partie du traitement consistera donc à éliminer l'influence de la proximité géographique sur la similitude des peuplements, afin de rendre les différentes rivières comparables.

Dans ce chapitre on se proposera essentiellement de définir, de la manière la plus objective possible, les grandes régions biogéographiques de l'Afrique de l'Ouest et centrale. En effet un consensus ne se dégage pas des études menées précédemment et, comme aucun auteur ne valide ses conclusions sur des données et des méthodes clairement définies, il n'y a pas lieu d'en privilégier une *a priori*.

METHODES

Données de base.

Les analyses réalisées dans cette étude portent sur une matrice de présence-absence de 736 espèces dans 45 bassins versants et sur une matrice de contiguïtés entre les bassins. On se reportera à l'introduction de la seconde partie, pour savoir comment ont été établies ces matrices.

Analyse quantitative.

Similitude entre peuplements.

La similitude entre peuplements sera établie à l'aide du coefficient de Dice (chapitre I). Dans la suite du texte l'indice de Dice entre les bassins i et j sera dénommé $s(i,j)$. Ce coefficient présente les deux avantages suivants. Premièrement, il ne prend pas en compte les doubles absences, qui n'apportent pas d'information sur les relations biogéographiques entre fleuves (Legendre & Legendre 1984 b). Deuxièmement, il tient compte de l'inégalité de richesse spécifique éventuelle des deux rivières comparées. En effet, la richesse spécifique des fleuves de notre échantillon présente une variabilité importante qui n'est pas fortuite mais résulte de différences de superficie et de débit des fleuves (Daget & Iltis 1965, Welcomme 1979, Livingstone *et al.* 1982, Hugué 1989a et chapitre II). On peut donc considérer la richesse spécifique d'une rivière comme fixée et, sous cette contrainte, le nombre maximum d'espèces que peuvent partager deux rivières est déterminé par la richesse spécifique de la rivière la moins peuplée. Il est donc normal que, lorsque cela se produit, les deux rivières se voient attribuer une similitude de 1.

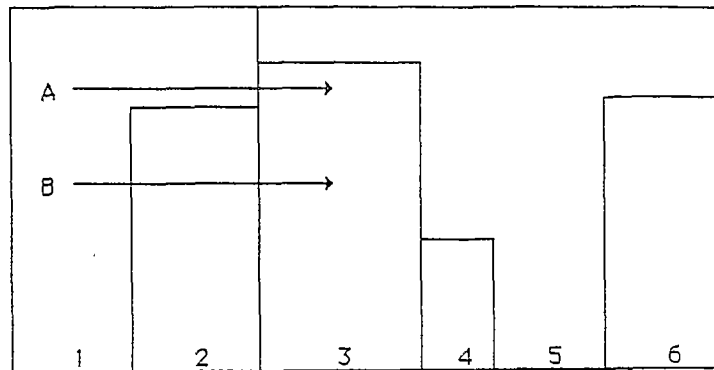
Une matrice de distance établie à partir de l'indice de Dice par la transformation $d(i,j)=1-s(i,j)$ n'est pas semi-définie positive: il n'est donc pas possible à l'aide de la recherche des coordonnées principales de représenter toute l'information dans un espace euclidien. Un autre inconvénient est que cet indice, comme d'ailleurs tous les indices basés sur la présence-absence, est biaisé en fonction de la richesse spécifique des localités comparées (chapitre I). En effet sous une hypothèse nulle de répartition aléatoire des espèces dans les localités, cet indice ne donnera pas la même valeur selon que l'on comparera deux localités riches, deux localités pauvres ou une localité pauvre et une localité riche. La seule solution est d'établir un indice dépourvu de ces biais. Si les espèces ne peuvent pas être considérées comme équivalentes du point de vue de leurs capacités de colonisation cela ne peut être réalisé que par une approche Monte Carlo (chapitre I). Pour des raisons pratiques (longueur des simulations nécessaires) nous avons conservé l'indice de Dice, malgré ces inconvénients.

Distance géographique.

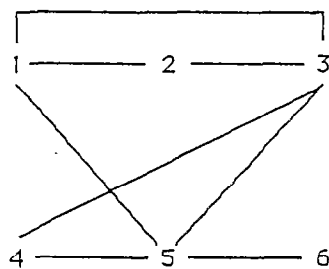
Pour éliminer l'effet de la distance géographique sur la similitude des peuplements de poissons, il faut pouvoir le quantifier, et, dans un premier temps, définir une distance géographique.

Une mesure possible serait la distance minimale séparant les limites des bassins versants de deux rivières. Cette distance ne nous satisfait pas car ce qui est important

A



B



C

	1	2	3	4	5	6
1		1	1		1	
2	1		1			
3	1	1		1	1	
4			1		1	
5	1		1	1		1
6					1	

Figure 14 A: Représentation schématique des relations géographiques entre 6 bassins versants. B: Représentation graphique des relations de contiguïté entre les bassins versants de la fig.14A. C: Matrice correspondant au graphe de la fig.14B.

pour la dispersion d'un poisson ce n'est pas tant la distance géographique réelle qui existe entre deux bassins que le nombre de lignes de partage des eaux qui les séparent. Nous proposons comme distance géographique entre deux bassins le nombre minimal de ligne de partage des eaux qu'il faut franchir en respectant la contiguïté géographique des bassins. Dans la figure 14 A on peut par exemple passer du bassin 1 au bassin 3 par le chemin B (d=2), ou par le chemin A (d=1) qui est la distance minimale.

Cette distance peut être formulée de manière plus rigoureuse en faisant appel à la théorie des graphes. On peut représenter les relations géographiques entre bassins à l'aide d'un graphe dont les sommets sont les bassins, deux bassins étant reliés par un arc si et seulement s'ils sont contigus. Nous considérerons deux bassins comme contigus s'ils sont jointifs en au moins un point. La figure 14 B représente par exemple le graphe correspondant aux bassins de la figure 14 A. Ce graphe peut être représenté de manière matricielle dans une matrice symétrique où un 1 à l'intersection de la ligne i et de la colonne j indique que les bassins i et j sont contigus tandis qu'un zéro indique le cas contraire. La matrice correspondant au graphe de la figure 14 B est représentée en 14 C. Déterminer la distance géographique minimale entre le bassin i et le bassin j revient à trouver le chemin minimum, en terme de nombre d'arcs, qu'il faut parcourir dans le graphe pour joindre i et j . Cette distance, $dg(i,j)$, est obtenue en portant à la puissance la matrice de contiguïtés C :

$dg(i,j) = \min_k (k) \text{ tq } c^k(i,j) \neq 0$ où $c^k(i,j)$ représente la valeur de l'élément situé à la $i^{\text{ème}}$ ligne et à la $j^{\text{ème}}$ colonne de la matrice C portée à la puissance k .

Cette distance est une métrique, apparentée ou similaire à la métrique de Wilkinson (in Chatfield & Collins 1980).

Mise en évidence d'une relation entre distance géographique et distance biogéographique.

Avant d'éliminer l'effet de la distance géographique, il est nécessaire d'établir si son effet est significatif. L'hypothèse nulle à tester est qu'il n'y a pas de liaison significative entre les éléments de la matrice de distance géographique et les éléments correspondants de la matrice de similitude des peuplements. Ce problème est donc celui de la comparaison statistique de deux matrices de distances. Pour ce faire, nous utiliserons le test de Mantel (chapitre I), mais comme la statistique Z n'est pas distribuée normalement (chapitre I), la significativité du test sera jugée par permutation selon la procédure décrite chapitre I.

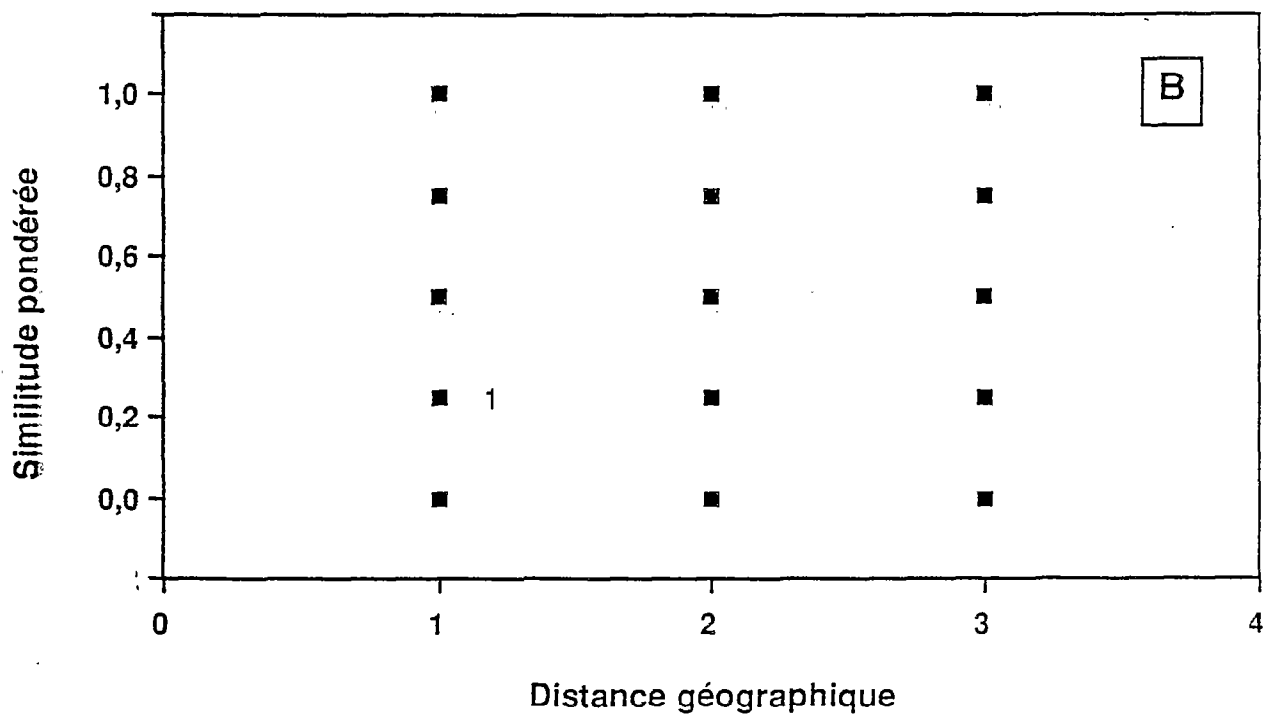
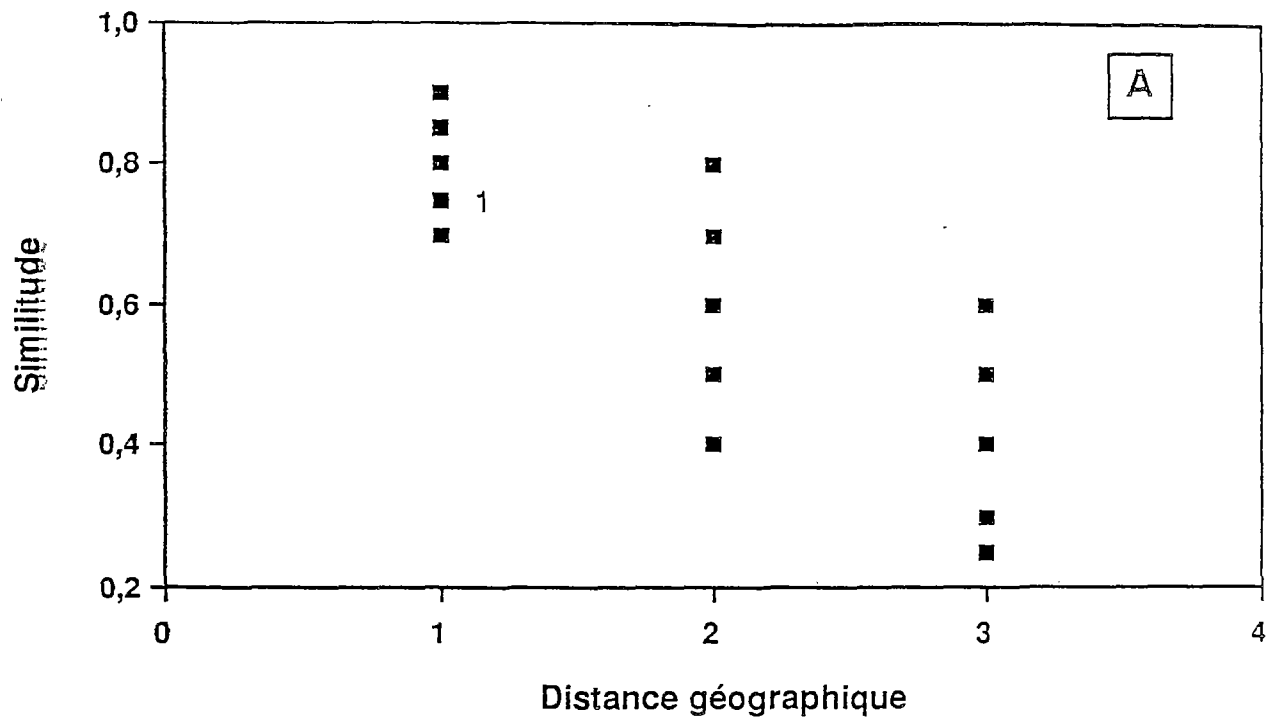


Figure 15 A: Représentation des relations entre similitude des peuplements et distance géographique dans un exemple fictif. B: Représentation des similitudes des peuplements pondérées par la distance géographique dans l'exemple A.

Pondération de l'indice de Dice par la distance géographique.

La distance géographique entre bassins que nous avons définie prend des valeurs discrètes comprises entre 1 et 8. Nous avons donc 8 classes de distances géographiques. Considérons les n_m couples de bassins pour lesquels la distance géographique prend la valeur m ($1 \leq m \leq 8$). Considérons l'ensemble E_m des indices de Dice qui correspondent à ces n_m couples. Si l'on prend l'un de ces indices, $s(i,j)$, il va y avoir k_m ($0 \leq k_m \leq n_m - 1$) indices dont la valeur sera inférieure à celle de $s(i,j)$. La distance pondérée sera $pd(i,j) = k_m / (n_m - 1)$, qui est d'autant plus grande que l'indice de Dice entre les bassins i et j est élevé, comparé aux autres indices entre bassins situés à la même distance géographique. On procède de même pour tous les couples de bassins. La figure 15 détaille ces opérations dans le cas d'un exemple fictif. La similitude de peuplement représentée par le point 1, et dont la distance géographique correspondante est de 1, est strictement supérieure à une des cinq similitudes ayant une distance géographique de 1. La valeur de pd est donc 0,25 (1/4).

Ordination en espace réduit: analyse en coordonnées principales.

Afin de percevoir visuellement, méthode recommandée par Chatfield & Collins (1980) au détriment des méthodes de classifications hiérarchiques, les relations entre bassins une ordination en espace réduit a été réalisée à l'aide d'une analyse en coordonnées principales sur la matrice de similitude de Dice transformée en distance par $d(i,j) = 1 - s(i,j)$. Cependant la matrice de distances ainsi obtenue n'est pas semi définie positive et sa diagonalisation va se traduire par l'existence de valeurs propres négatives. Ce résultat indique que les localités ne peuvent être totalement représentées dans un espace euclidien. Cailliez & Pagès (1976) considèrent que l'on peut accepter une représentation en espace plan si la valeur absolue de la plus grande valeur propre négative est inférieure aux deux premières valeurs propres positives, ce qui est le cas ici.

Le but de l'ordination en espace réduit est de donner une première idée de la relation globale entre bassins afin de servir de point de départ à des analyses plus fines. Nous pensons donc qu'en dépit des limitations évoquées ci dessus, l'analyse en coordonnées principales peut nous apporter les informations nécessaires. A l'aide de l'analyse en coordonnées principale nous nous proposons de définir une partition des bassins, partition qui sera de point de départ d'un programme d'optimisation.

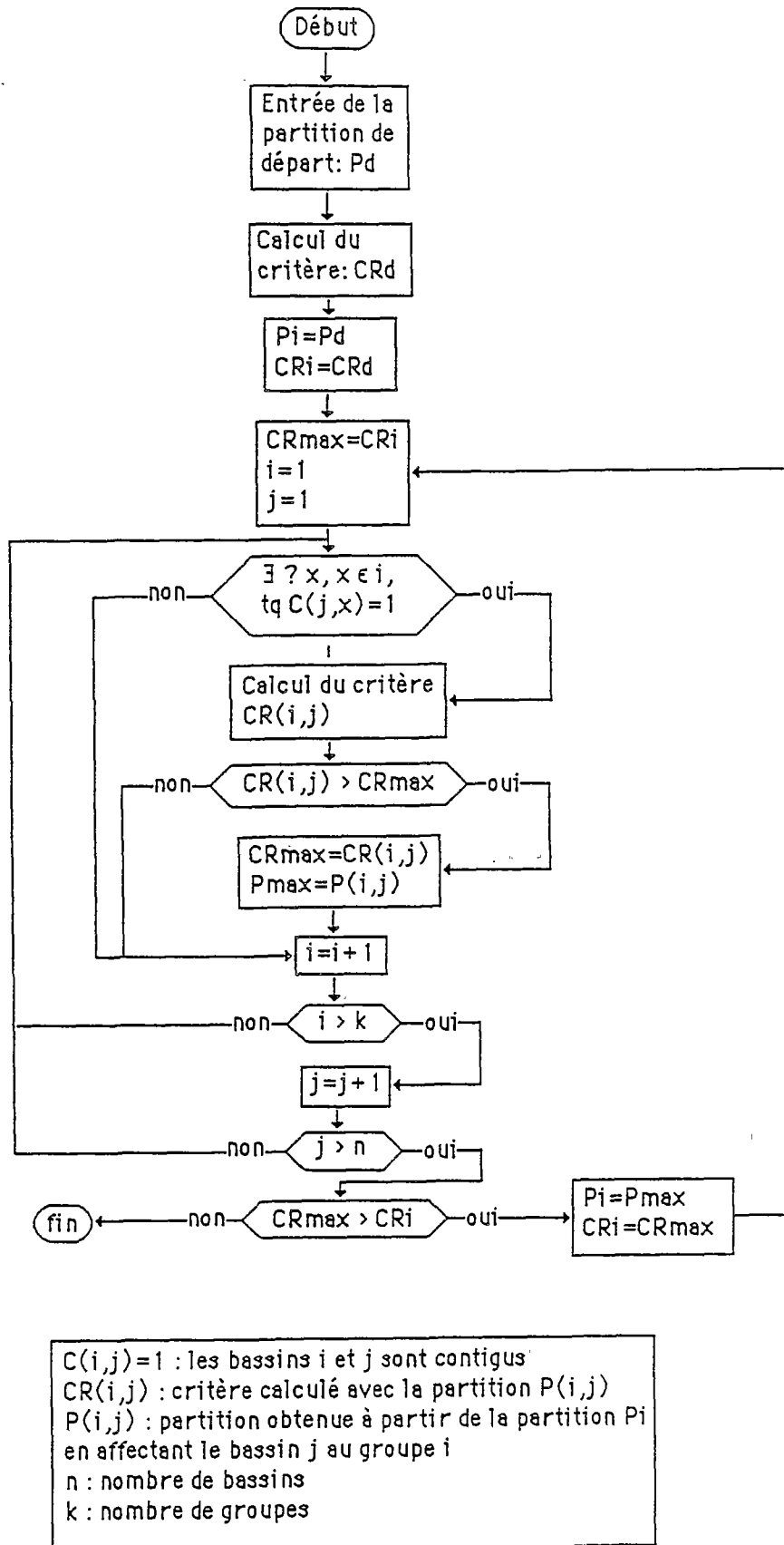


Figure 16: Organigramme de l'algorithme de ré-allocation utilisé.

Optimisation des groupes par ré-allocation.

Une fois qu'une partition des bassins a été définie d'après les résultats de l'ordination en espace réduit, on tente d'améliorer cette classification à l'aide d'allocations successives des rivières à l'un ou l'autre groupe de telle sorte que la similitude moyenne intra-groupe augmente à chaque itération, le processus s'arrête quand le critère ne peut plus être augmenté. Cet algorithme ne permet pas d'obtenir la meilleure partition, il a toutes les chances de se bloquer dans un optimum local, son avantage principal est d'améliorer une partition de départ que l'on espère ne pas être éloignée de l'optimum. La distance utilisée est la similitude de Dice pondérée par la distance géographique (voir ci-dessus). L'algorithme agit sous contrainte de contiguïté spatiale, c'est à dire que l'allocation d'une rivière à un groupe ne pourra se réaliser que si elle est contiguë à au moins un des représentants de ce groupe. Il faut signaler que cette contrainte limite les possibilités de ré-allocation et augmente les risques de piégeage dans un minimum local, mais elle a l'avantage de maintenir des régions qui ont une cohérence géographique. La figure 16 donne un organigramme de cet algorithme.

RESULTATS

Test de Mantel

Le test de Mantel réalisé sur les deux matrices de distances, similitudes des peuplements et distances géographiques, présente la plus grande valeur si les éléments des deux matrices sont transformés au préalable par les logarithmes népériens. La valeur du test t est alors de 10.30, valeur hautement significative ($p < 0.001$, 1000 tirages). On rejette donc l'hypothèse nulle d'indépendance des deux matrices. Par conséquent deux bassins ont d'autant plus d'espèces en commun qu'ils sont géographiquement proches (figure 17). Il convient donc de prendre en compte cette relation dans les analyses. A l'examen de la figure 17, il apparaît que la relation entre indice de Dice et distance géographique atteint un plateau à partir d'une distance géographique de 6. Par conséquent les distances comprises entre 6 et 8 ne constitueront qu'une seule classe pour la création d'une similitude entre bassin pondérée par la distance géographique. Ce regroupement présente également l'avantage de créer des classes d'effectifs plus homogènes (compris entre 78 et 268, au lieu de 3 à 268)

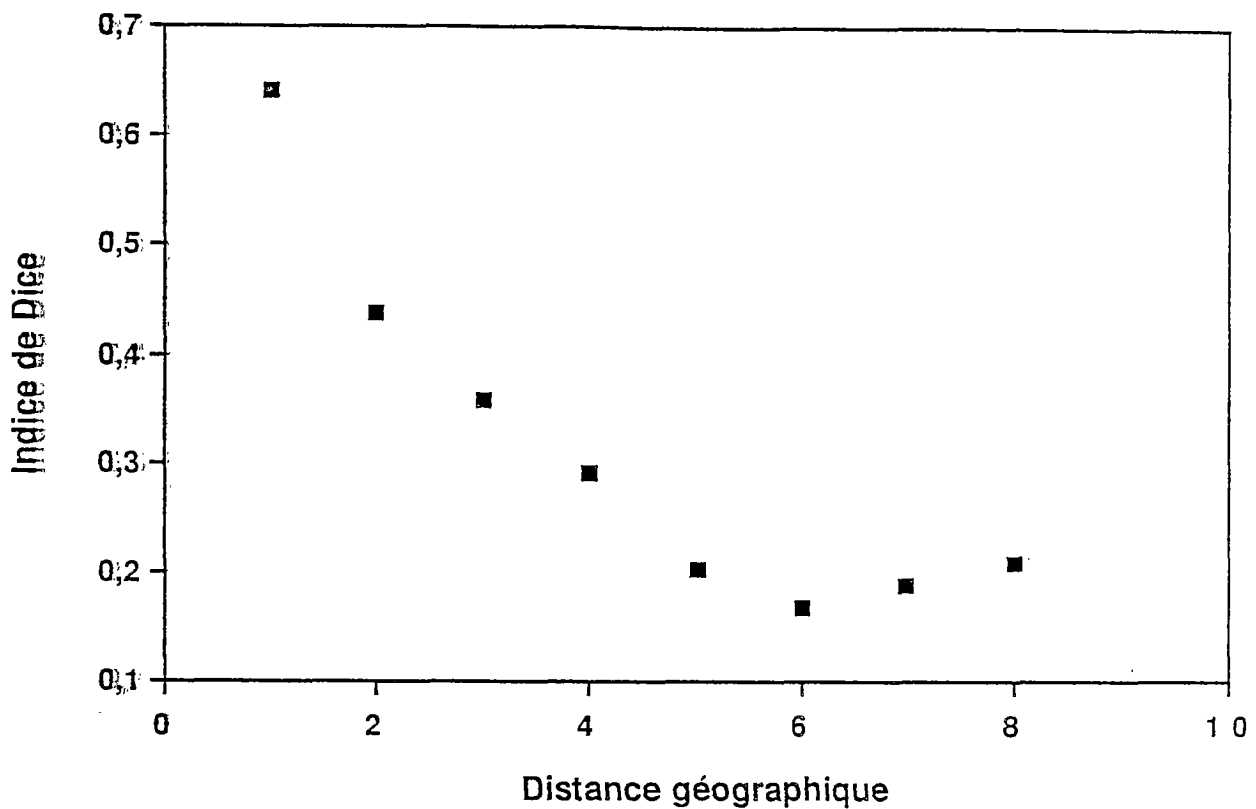


Figure 17: Indice de Dice moyen en fonction de la distance géographique.

Ordination en espace réduit

Le résultat de l'ordination selon les deux premiers axes de l'analyse en coordonnées principales est représenté dans la figure 18. La valeur propre négative la plus importante est de -0.445, et les deux premières valeurs propres positives sont 3.038 et 2.446. Selon les critères de Cailleux & Pagès (1976) on peut considérer la représentation dans un plan comme satisfaisante. Les points sont grossièrement disposés selon un V dont une des branches correspond aux bassins de Sierra Leone, Libéria et Guinée, et la seconde correspond aux bassins du Cameroun et du Gabon. A l'intersection de ces deux branches se trouvent les bassins de Côte d'Ivoire et les bassins soudaniens. L'ordination nous permet donc de distinguer trois régions. Nous avons délimité sur la figure les régions décrites par Roberts (1975) qui, parmi les travaux antérieurs, sont celles s'accordant le mieux avec le résultat de l'ordination. L'examen de la figure nous indique cependant quelques incohérences entre ces deux classifications. Les petits bassins côtiers de Côte d'Ivoire constituent le cas le plus marqué. Selon Roberts (1975) ils font partie de l' "upper guinea", alors que selon l'ordination ils sont inclus dans la "soudanian". De même la Gambie classée elle aussi dans l' "upper guinea" par cet auteur appartient, selon l'ordination, à la région soudanienne.

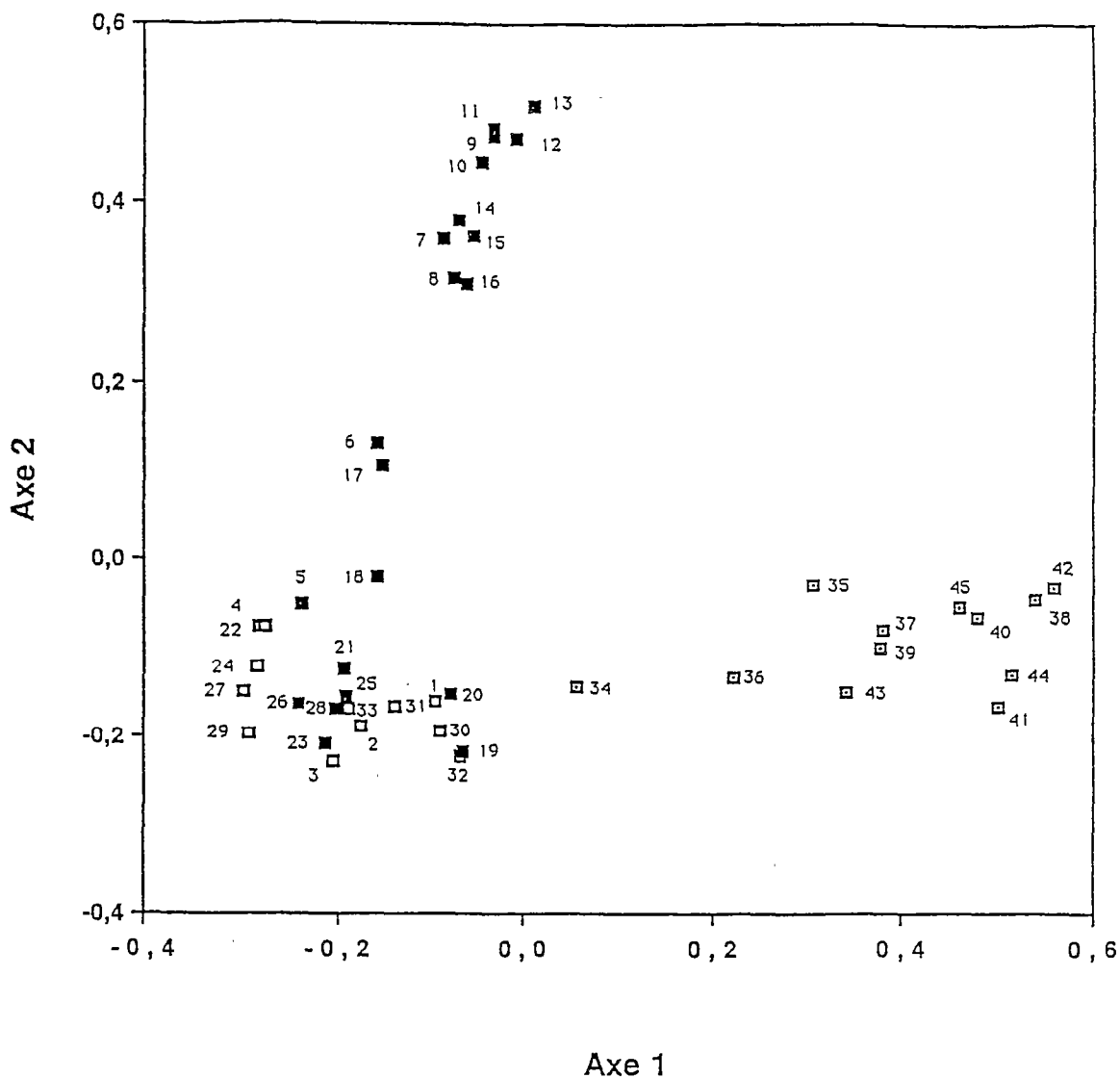


Figure 18: Position des 45 bassins versants selon les deux premiers axes d'une analyse en coordonnées principales. Selon Roberts (1975), les rivières appartenant à la région guinéenne occidentale sont représentées par des carrés noirs, celles appartenant à la région nilo-soudanienne par des carrés blancs, et celles appartenant à la région guinéenne orientale par des carrés blancs pointés. 1: Omo; 2: Nil; 3: Tchad; 4: Sénégal; 5: Gambie; 6: Tominé; 7: Konkouré; 8: Kolenté; 9: Jong; 10: Sewa; 11: Moa; 12: Mano; 13: Loffa; 14: Saint Paul; 15: Saint John; 16: Du; 17: Nipoué; 18: Cavally; 19: Dodo; 20: Néro; 21: San Pedro; 22: Sassandra; 23: Boubo; 24: Bandama; 25: Agnébi; 26: Mé; 27: Comoé; 28: Bia; 29: Volta; 30: Mono; 31: Ouémé; 32: Ogun; 33: Niger; 34: Cross; 35: Mungo; 36: Wouri; 37: Sanaga; 38: Nyong; 39: Lokundjé; 40: Lobé; 41: Kribi; 42: Ntem; 43: Rio Ekudo; 44: Ogooué; 45: Niari-Kouilou.

Optimisation

Comme point de départ de l'optimisation nous avons choisi la partition donnée par Roberts, qui s'accorde assez bien avec les résultats de l'ordination. La partition de départ ainsi que la partition finale, après ré-allocations des bassins de telle sorte que la similitude intra groupe de Dice pondérée par la distance géographique soit maximale, sont représentées dans la figure 19. La figure 20 cartographie la partition obtenue. Les bassins qui ont changé de groupe sont les suivants: les petits bassins côtiers de Côte d'Ivoire ont rejoint le groupe des bassins soudaniens; de même que le Cavally, la Gambie et la Cross.

DISCUSSION

La figure 21 résume les diverses tentatives de classification des rivières d'Afrique en régions biogéographiques sur la base de leur composition en espèces de poissons d'eau douce. Selon Boulenger (1905) une seule région est reconnaissable en Afrique de l'Ouest: la région mégamopotamique. A la suite de Boulenger, Pellegrin (1912) divise cette région en deux en séparant les rivières du Cameroun et du Gabon. Poll (1957) reconnaît une troisième région composée du Nil et du bassin de l'Omo, tandis que Roberts (1975) distingue également trois régions mais différentes: la Guinée supérieure, composée des bassins de Sierra Leone, Libéria, Guinée et des petits bassins côtiers de Côte d'Ivoire, la Guinée inférieure regroupant les rivières du Cameroun et du Gabon, et la région nilo-soudanienne qui inclut les autres bassins, du Nil au Sénégal. La classification proposée par Durand & Daget (1981) est quasiment identique.

Le découpage biogéographique mis en évidence par Roberts (1975), sur des bases empiriques, et celui que nous avons obtenu par une analyse quantitative, sont assez bien concordants, même si les limites sont quelque peu différentes. Aussi conserverons nous, pour désigner les régions obtenues dans cette étude, les mêmes dénominations que Roberts. Nous avons donc au terme de notre étude une région guinéenne occidentale, Guinée supérieure ou haute Guinée (= "upper Guinea" de Roberts) composée des bassins versants du Libéria, de Sierra Leone et de Guinée, c'est à dire du Tomine au Nipoué. Une vaste région sahélo-soudanienne (= "nilo-sudan" de Roberts) comprend la Gambie, le Sénégal, le Tchad, le Nil, l'Omo et les bassins versants compris entre le Cavally et la Cross. La région guinéenne orientale, Guinée inférieure ou basse Guinée, (= "lower Guinea" de Roberts) comprend les bassins versants du Cameroun et du Gabon.

Néanmoins certaines différences avec la classification de Roberts (1975) et celle de Daget & Durand (1981) sont à signaler. La plus nette concerne les bassins de Côte d'Ivoire qui selon notre classification se regroupent tous avec les bassins dits soudaniens, tandis

PARTITION INITIALE. Critère: 0,657.

Sénégal	Gambie	Cross
Sassandra	Tominé	Mungo
Bandama	Konkouré	Wouri
Comoé	Kolenté	Sanaga
Volta	Jong	Nyong
Mono	Sewa	Lokundjé
Ouémé	Moa	Lobé
Ogun	Mano	Kribi
Niger	Loffa	Ntem
Tchad	Saint Paul	Rio Ekudo
Nil	Saint John	Ogooué
Omo	Du	Niari-Kouilou
	Nipoué	
	Cavally	
	Dodo	
	Néro	
	San Pedro	
	Boubo	
	Agnébi	
	Mé	
	Bia	

PARTITION FINALE. Critère: 0,714.

Sénégal	Tominé	Mungo
Gambie	Konkouré	Wouri
Cavally	Kolenté	Sanaga
Dodo	Jong	Nyong
Néro	Sewa	Lokundjé
San Pedro	Moa	Lobé
Sassandra	Mano	Kribi
Boubo	Loffa	Ntem
Bandama	Saint Paul	Rio Ekudo
Agnébi	Saint John	Ogooué
Mé	Du	Niari-Kouilou
Comoé	Nipoué	
Bia		
Volta		
Mono		
Ouémé		
Ogun		
Niger		
Tchad		
Nil		
Omo		
Cross		

Figure 19: Résultats du programme d'optimisation par ré-allocation.

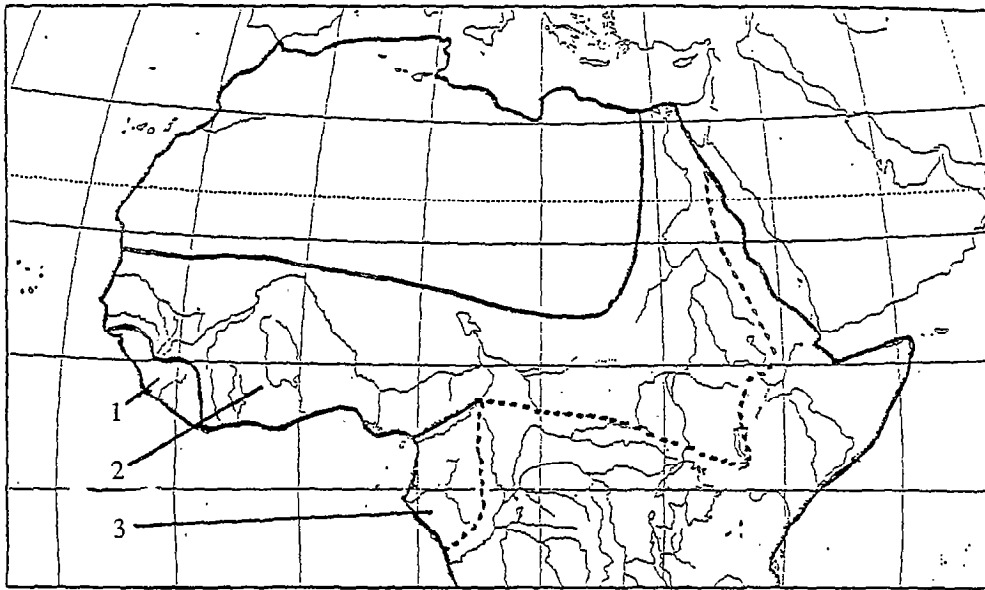
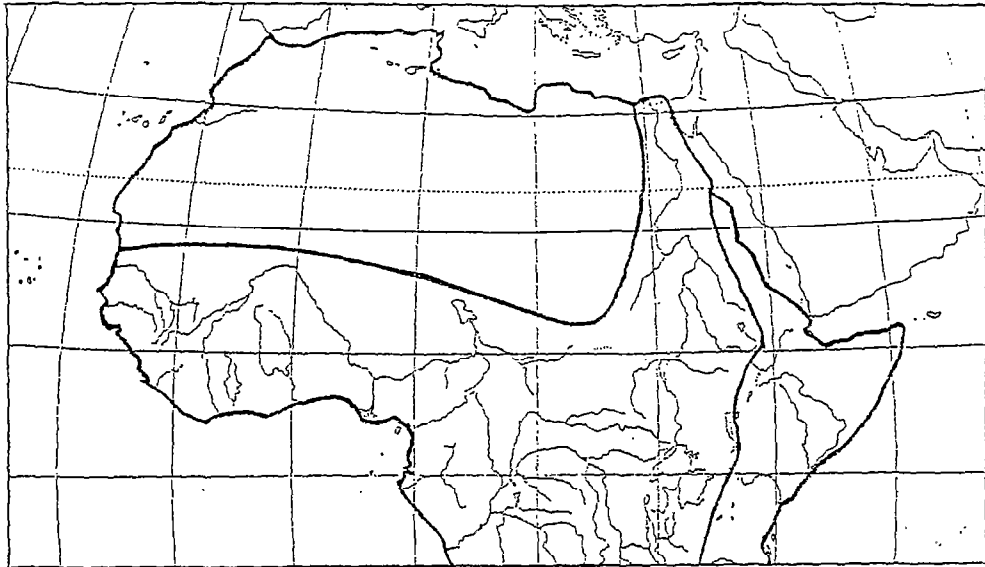


Figure 20: Carte montrant la délimitation des trois régions biogéographiques reconnues dans cette étude. 1-région guinéenne occidentale, 2- région sahélo-soudanienne (au sens large), 3- région guinéenne orientale. Les lignes pointillées ne représentent pas des limites entre régions mais délimitent la zone d'étude.

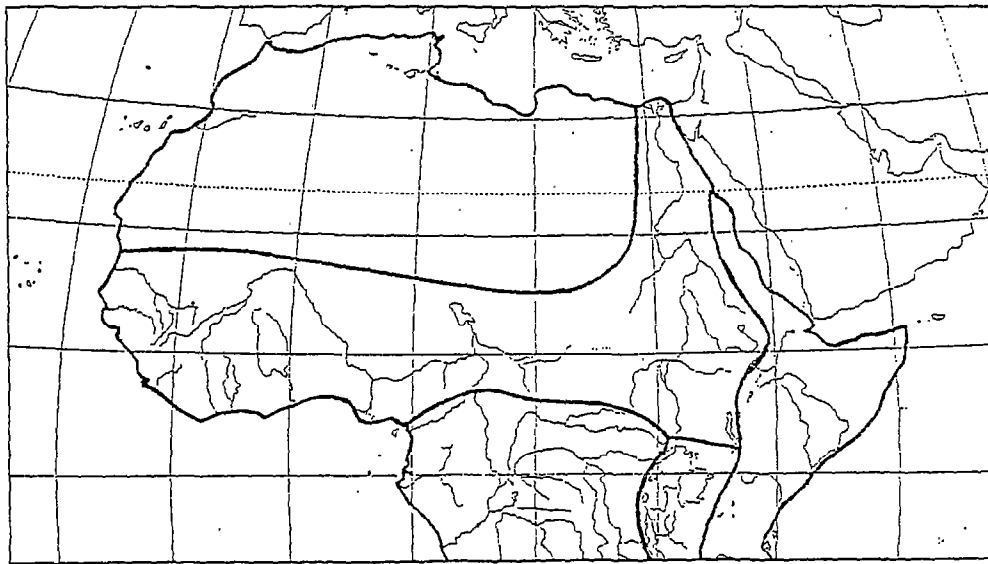
que selon Roberts les petits bassins côtiers et le Cavally faisaient partie de la Guinée supérieure et donc se regroupaient avec les bassins du Libéria et de Sierra Leone. Roberts plaçait également la Gambie avec les bassins de Sierra Leone et du Libéria, alors que selon nos résultats cette rivière se regroupe avec les bassins soudaniens. Il en est de même pour la rivière Cross placée par Roberts en basse Guinée.

La différence majeure entre notre analyse et celle de Roberts est que nous délimitons une région soudanienne plus importante, englobant une partie des deux régions guinéennes que reconnaît cet auteur. Dans la mesure où il est probable qu'il n'existe pas de limite tranchée entre régions, leur emplacement est certainement très dépendant des méthodes de classifications utilisées ainsi que de la plus ou moins bonne connaissance que l'on peut avoir de l'ichtyofaune des rivières situées dans les zones de transition. Par conséquent le fait que telle rivière située en zone de transition soit classée dans telle ou telle région ne doit pas faire l'objet de jugements trop catégoriques.

Le fait que les petits bassins côtiers de Côte d'Ivoire appartiennent tous sans exception à la région soudanienne et non, comme le suggérait Roberts, à la région de haute Guinée, nous semble être un résultat méritant discussion. Roberts n'argumente pas son choix, mais il

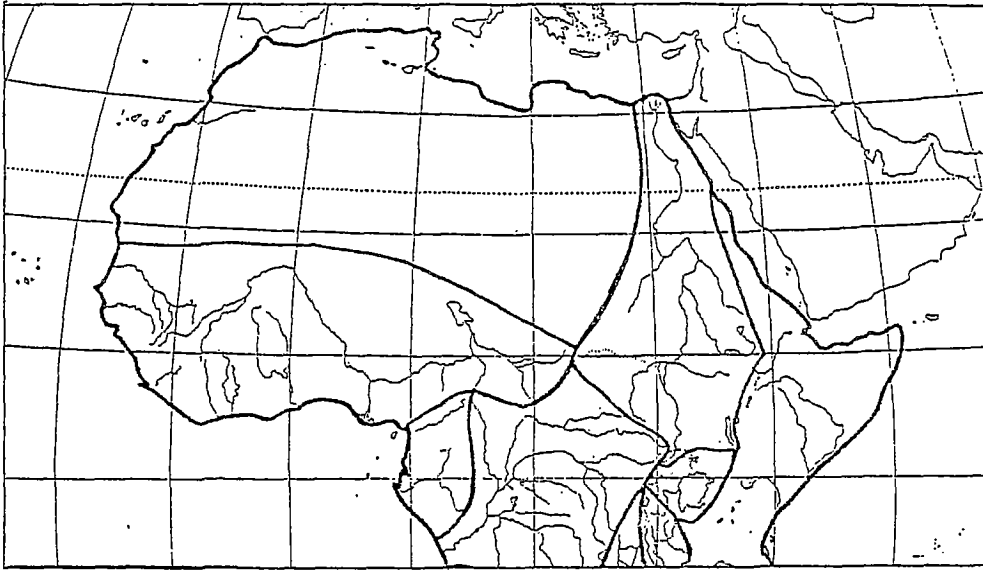


BOULENGER (1905)

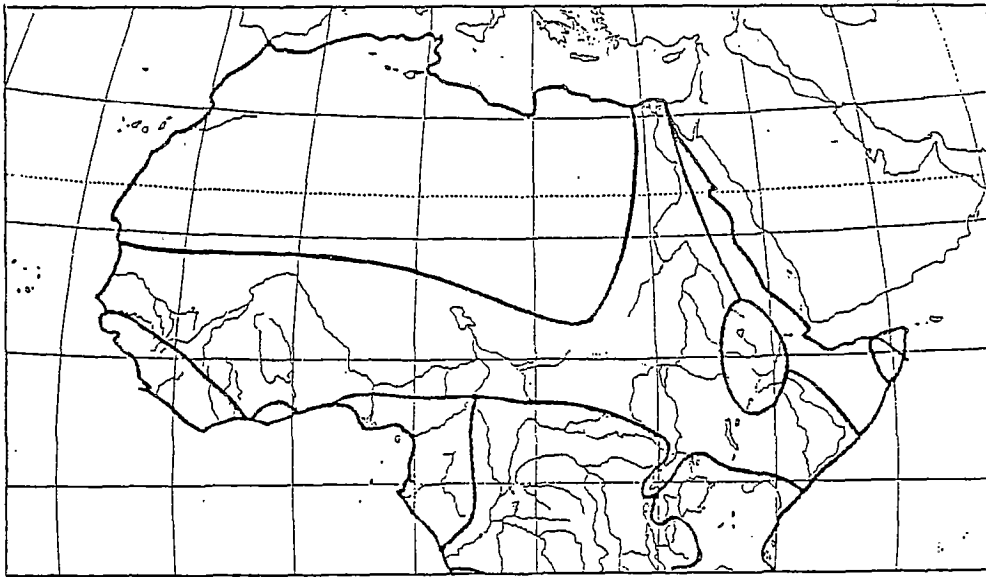


PELLEGRIN (1912)

Figure 21: Représentation des subdivisions biogéographiques reconnues en Afrique de l'Ouest par différents auteurs à partir de la répartition des poissons d'eau douce.



POLL (1957)



ROBERTS (1975)

Figure 21: Suite.

semble que, si les petits bassins côtiers de Côte d'Ivoire ont été classés en Guinée occidentale, c'est surtout à cause de leur situation forestière. On sait, d'après Daget & Ittis (1965), que l'on peut distinguer des espèces de poissons inféodées aux zones de forêts et d'autres caractéristiques des zones de savane. Il semble donc logique de penser que les bassins situés dans la même portion de forêt vont posséder des ichtyofaunes semblables, et il est probable que ce raisonnement a été suivi par Roberts. C'est en tout cas le raisonnement suivi par Daget & Durand (1981) pour séparer la région sahélo-soudanienne des régions guinéennes. Nos résultats montrent qu'il n'est pas possible d'expliquer l'étendue de la région guinéenne occidentale par l'extension actuelle de la zone forestière, ces deux régions ne se superposant pas parfaitement. Une telle explication ne peut d'ailleurs pas être retenue non plus pour la région guinéenne orientale. Il semble donc que, si la répartition des poissons est conditionnée par l'extension de la forêt, cela ne peut l'être par l'extension actuelle mais éventuellement par une extension passée. En effet la superficie de la forêt en Afrique de l'Ouest a fluctué au cours du Pléistocène (voir Maley 1987 pour une revue récente). Ce résultat n'est d'ailleurs pas propre aux poissons d'eau douce, et pour de nombreux groupes la distribution actuelle des espèces forestières n'est pas totalement superposable à celle de la forêt (Diamond & Hamilton 1980, Endler 1982, Grubb 1982, Mayr & O'Hara 1986). Le concept de zones refuges forestières a été élaboré pour rendre compte de ces observations (Haffer 1982). Ce concept étant essentiellement basé sur la distribution des espèces endémiques nous discuterons plus en détail de cette approche dans une étude des "patterns" d'endémisme chez les poissons d'Afrique de l'Ouest (chapitre V).

Poll (1957), Matthes (1964) et Roberts (1975) ont souligné la grande homogénéité de la faune de la région sahélo-soudanienne. Cependant d'après le tableau 11, la région sahélo-soudanienne vient en deuxième position, légèrement après la région guinéenne occidentale, si l'on prend comme indice d'homogénéité les similitudes intra-groupe (pondérées ou non par la distance géographique). Il n'est pas impossible qu'il y ait un biais dans ces résultats. En effet nous savons que l'indice de Dice a tendance à être d'autant plus élevé que les faunes comparées sont de même taille (chapitre I). Or la région guinéenne occidentale est plus homogène du point de vue de la richesse spécifique de ses rivières que la région sahélo-soudanienne: la richesse spécifique y est comprise entre 30 et 83 alors que pour la région sahélo-soudanienne les limites inférieures et supérieures sont respectivement de 18 et 211. Par conséquent on doit s'attendre à ce que la similitude entre bassins de la région guinéenne occidentale soit plus importante que la similitude entre bassins de la région sahélo-soudanienne, toutes choses étant égales par ailleurs. La légère supériorité de la similitude moyenne intragroupe de la région guinéenne occidentale par rapport celle de la région sahélo-soudanienne doit donc être considérée avec prudence. D'autre part les auteurs mentionnés ci-dessus faisaient référence à la région sahélo-

Régions	Dice	Dice pondéré
sahélo-soudanienne	0,536	0,733
guinéenne occidentale	0,575	0,767
guinéenne orientale	0,444	0,564

Tableau 11: Similitudes intra-groupes moyennes de Dice et pondérées par la distance géographique dans les trois régions reconnues dans cette étude.

soudanienne telle qu'elle était préalablement définie, c'est à dire, grosso modo sans les bassins de Côte d'Ivoire. Une fois ces bassins retirés, la région sahélo-soudanienne possède alors une similitude intragroupe pondérée par la distance géographique de 0.783. Ce résultat confirme donc la grande similitude de peuplement de la région soudanienne au sens strict. Il laisse en outre penser qu'une subdivision au sein de la région soudanienne est envisageable, qui séparerait la Côte d'Ivoire d'une région sahélo-soudanienne au sens strict. La similitude des peuplements entre rivières de la région sahélo-soudanienne est encore accentuée si l'on considère les espèces nilotiques qui sont taxinomiquement très proches d'espèces d'Afrique de l'Ouest. On peut citer par exemple (d'après Lévêque *et al.*, manuscrit): *Mormyrus cashive* (Nil) proche de *M. rume*, *Barbus neglectus* (Nil) proche de *B. baudoni*, *Barbus yeiensis* (Nil) proche de *B. punctitaeniatus*, *Labeo horie* (Nil) proche de *L. senegalensis*, *Chiloglanis niloticus* (Nil) proche de *C. occidentalis*.

Cette grande similitude des peuplements soudaniens résulte de deux phénomènes probablement inter-dépendants: d'une part l'existence d'espèces largement répandues dans toute cette zone dont *Synodontis schall*, *Raiamas senegalensis*, *Labeo senegalensis*, *Distichodus rostratus* et *Mormyrus rume* sont de bons exemples, d'autre part le faible nombre d'espèces endémiques d'un seul bassin (chapitre V). L'existence d'espèces répandues de l'Omo au Sénégal implique que ces différents bassins ont été en contact à une période relativement récente. Les données palynologiques, géologiques, hydrologiques et paléontologiques sont trop parcellaires pour confirmer, et encore moins dater, l'ensemble de ces connections supposées. Un contact entre le Nil et l'Omo est connu, daté de moins 9900 à 7900 ans, et éventuellement entre moins 6600 et 3250 ans (Adamson & Williams 1980, Adamson *et al.* 1980). Un contact entre le Nil et le Tchad n'a pu se produire que lorsque les bassins versants de ces deux rivières étaient jointifs, c'est à dire lors d'une

période plus humide que l'actuelle. La dernière période de large extension du lac Tchad est datée de 6000 ans (Servant 1973). Il existe de nos jours, via le Mayo Kebi, un contact entre le Niger et le Tchad, mais le passage de faune ne peut avoir lieu que dans un sens, du Tchad vers le Niger, à cause de la présence de chutes. Les connections entre Niger et Sénégal sont inconnues mais ont dû se produire lors de période humides.

CHAPITRE VI: DESCRIPTION D'UNE METHODE DE PARTITION OPTIMISANT LE DEGRE D'ENDEMIISME PAR REGION BIOGEOGRAPHIQUE

INTRODUCTION

"Biogeographers are universally agreed that endemism is one of the most significant features of biogeographical distribution" (Rosen 1988). Cette préoccupation rejoint celle consistant à subdiviser la surface terrestre en régions, zones ou provinces biogéographiques qui sont souvent définies comme des centres d'endémisme pour un taxon donné. C'est également celle des phytosociologues lorsqu'ils veulent proposer des associations d'espèces caractérisées par des espèces "exclusives", qui ne sont pas rencontrées en dehors de ces associations.

De plus en plus la mise en évidence de régions biogéographiques, ou d'associations d'espèces, se fait à l'aide de méthodes multivariées qui vont regrouper des localités possédant des affinités quand à leur faune ou flore. Cependant, ces méthodes ne vont pas explicitement prendre en compte le critère d'endémisme (ou d'exclusivité), et il n'est pas évident que les régions obtenues ainsi définissent les "meilleurs" centres d'endémisme possibles.

Le but de ce chapitre est de décrire une méthode qui permette d'optimiser une partition de telle sorte que la valeur d'un critère basé sur l'endémisme soit rendue maximum. Le critère repose sur un modèle de distribution aléatoire des espèces qui permet de calculer le nombre attendu d'endémiques dans un ensemble de localités données.

DESCRIPTION DU MODELE ALÉATOIRE

Dans ce chapitre une espèce sera qualifiée d'endémique toujours en référence à une région donnée, c'est à dire l'espèce i est endémique de la région j , si elle n'est pas représentée dans les localités qui n'appartiennent pas à j .

On supposera que l'on a affaire à L localités, et que E espèces sont réparties dans au moins une de ces localités. Chaque espèce peut donc être répartie dans 1 à L localités. Supposons que chaque localité est équiprobable, c'est à dire qu'il n'y a pas, *a priori*, de raisons pour une localité de posséder plus ou moins d'espèces qu'une autre. Un exemple d'une telle situation est le cas où chaque localité représente un cadrat de superficie constante. Supposons de plus que chaque espèce est distribuée aléatoirement et

indépendamment des autres espèces dans les localités. Considérons une région j constituant un sous ensemble de l_j localités parmi les L , quel est le nombre d'endémiques attendu si les suppositions précédentes sont vérifiées?

Considérons tout d'abord une espèce k répandue dans i localités ($i \leq l_j$). La probabilité qu'elle soit endémique de j est donnée par

$$P(k \text{ endémique de } j / k \text{ est répandue dans } i \text{ localités}) = \frac{C_{l_j}^i}{C_L^i}$$

Supposons que les L localités soient scindées en r régions, la probabilité qu'une espèce k répandue dans i localités ne soit endémique d'aucune de ces régions est donnée par

$$P(k \text{ n'est pas endémique} / k \text{ répandue dans } i \text{ localités}) = p_j = 1 - \frac{\sum_{j=1}^r C_{l_j}^i}{C_L^i}$$

La probabilité que n espèces répandues dans i localités ne soient endémiques d'aucune région est donnée par la loi binomiale suivante:

$$P(X=n / i) = C_{ne_i}^n p_i^n (1-p_i)^{ne_i - n}$$

où ne_i est le nombre d'espèces répandues dans i localités.

Le nombre attendu total d'espèces endémiques d'aucune des r régions (désigné par la suite par NNE) est donné par:

$$E(NNE) = \sum_{i=1}^L ne_i p_i$$

et sa variance par:

$$V(NNE) = \sum_{i=1}^L ne_i p_i (1-p_i)$$

NNE étant une somme de L variables aléatoires indépendantes est distribuée grossièrement comme une loi normale si L est suffisamment grand.

DESCRIPTION DU CRITERE

Un critère servant à l'optimisation de l'endémisme global doit prendre en compte le nombre d'espèces qui ne sont endémiques d'aucune des régions constituant la partition (désigné par NNE_{obs}) et faire en sorte que cette quantité soit la plus petite possible. Cependant il est préférable de caractériser cette quantité par rapport à celle qui serait attendue sous le modèle aléatoire décrit ci-dessus. En effet sous ce modèle le nombre attendu d'espèces non-endémiques et sa variance est dépendant de la partition considérée, aussi le nombre d'espèces non endémiques ne peut servir à lui seul de critère valable. Nous proposons donc comme critère l'écart réduit suivant.

$$\text{critère} = \frac{NNE_{obs} - E(NNE)}{V(NNE)^{1/2}}$$

Plus la valeur en est élevée et plus l'endémisme observé est important et improbable sous l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des espèces dans les localités.

Ce critère n'est utilisable que s'il présente une distribution grossièrement normale, ou du moins symétrique. Si le nombre d'espèces est suffisamment grand on peut supposer que cette condition est vérifiée. Un cas où cette condition n'est vraisemblablement pas vérifiée est celle où $E(NNE)$ est proche de zéro ou du nombre maximum d'espèces, car on peut attendre alors une distribution asymétrique du critère sous l'hypothèse nulle, et donc non normale. Un tel cas peut arriver si les régions contiennent en moyenne peu de localités, rendant la probabilité que des espèces soient endémiques de ces régions très faible et induisant par la même un $E(NNE)$ élevé.

PROCÉDURE D'OPTIMISATION

Nous allons décrire ici la procédure d'optimisation que nous avons utilisée. D'autres sont concevables ("sélection biologique"- Brady 1985; "recuit" simulé- Bonomi & Lutton 1988) mais nécessitent des temps de calcul beaucoup plus longs.

Comme il n'est pas possible d'explorer toutes les partitions possibles de N localités en r ensembles même si N est petit, l'optimisation de la partition peut se faire selon un algorithme de réallocation. On commence par une partition de départ, chaque localité est ensuite attribuée successivement aux groupes auxquels elle n'appartient pas initialement et à chaque fois on calcule le critère correspondant, on procède de même pour toutes les localités. Supposons que l'attribution de la localité i au groupe j soit l'opération qui entraîne l'augmentation la plus importante du critère, alors la partition résultante sert de partition initiale dans l'étape suivante. On procède ainsi jusqu'à ce que le critère ne

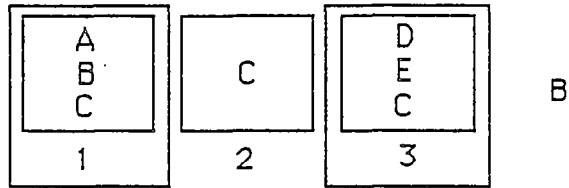
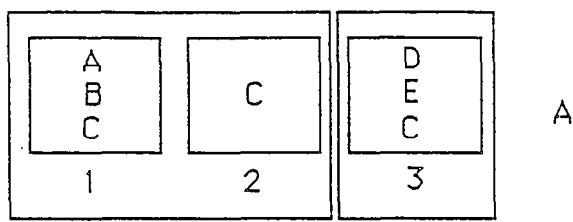


Figure 22 A: Exemple d'une partition optimale en deux centres d'endémisme, sans zone "neutre". B: Partition obtenue si l'on permet l'existence d'une zone "neutre". Voir texte pour explications, les numéros représentent des localités, les lettres des espèces.

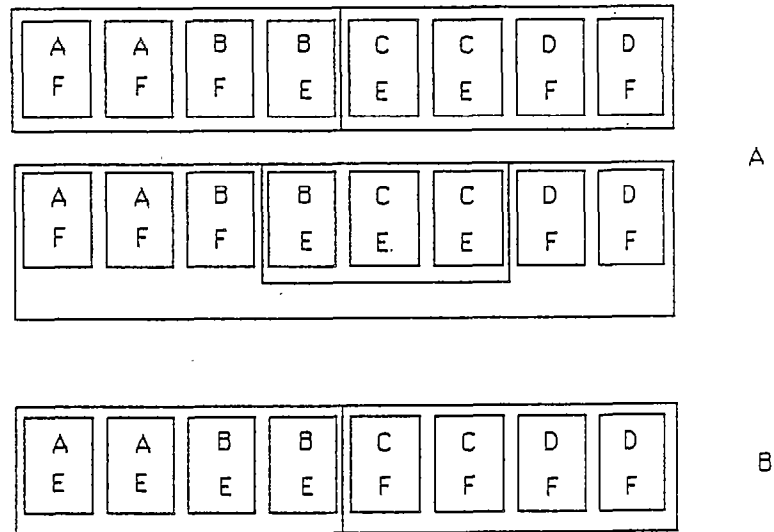


Figure 23 A: Exemple d'une partition en deux centres d'endémisme instable selon que l'on élimine ou non les espèces les moins répandues. En haut partition obtenue si l'on prend en compte les espèces présentes dans au moins deux localités, en bas partition obtenue si l'on prend en compte les espèces présentes dans au moins trois localités. B: Exemple d'une partition en deux centres d'endémisme stable: la même partition (celle représentée) est obtenue si l'on prend en compte les espèces présentes dans au moins deux localités ou bien celles présentes dans au moins trois localités. Les lettres représentent des espèces.

puisse plus être augmenté. Cette procédure ne garantit pas que l'on atteigne la partition optimale, mais seulement, ce qui est déjà un progrès important, que l'on tende vers une solution meilleure que la solution de départ. Cet algorithme est similaire à celui dont l'organigramme est donné dans le chapitre V, sauf qu'il n'y a pas de contrainte de contiguïté spatiale pour les groupements. Comme partition de départ, il est conseillé d'en choisir une obtenue par une méthode de classification automatique classique des localités, ou à partir de toute autre classification des localités, afin d'éviter de démarrer à partir d'une partition loin de l'optimum et d'être piégé dans un optimum local qui peut éventuellement être éloigné de l'optimum global.

On peut améliorer cet algorithme de la manière suivante. Les différentes régions obtenues doivent avoir entre elles des intersections nulles, mais il n'est pas nécessaire que leur réunion ait comme cardinal l'ensemble des localités, le critère peut éventuellement être augmenté si certaines localités n'appartiennent à aucune des régions considérées. Prenons un exemple fictif, représenté dans la figure 22. Selon l'algorithme défini ci-dessus, une partition finale éventuelle serait celle représentée dans la figure 22A, alors qu'intuitivement les zones d'endémisme sont représentées dans la figure 22B. Il apparaît que la localité n° 2 a été attribuée à une région d'une manière arbitraire, car le fait de l'attribuer à l'une ou l'autre des régions ne modifie pas le "pattern" d'endémisme. Il semble donc préférable, si l'on cherche à trouver r zones d'endémisme, de créer une $r + 1$ ème région, sorte de région "neutre", qui n'interviendra pas dans le calcul du critère, mais qui pourra recevoir des localités quand celles-ci ne pourront être attribuées de manière satisfaisante à l'une ou l'autre des régions.

Enfin il est conseillé d'éliminer les espèces présentes dans une seule localité car elles n'apportent aucune information quant aux relations entre localités. De même on peut utiliser la méthode en considérant uniquement les espèces présentes dans un nombre minimum de localités, ce qui peut conduire à des résultats différents et apporter des indications supplémentaires quand au pattern d'endémisme mis en évidence, et notamment la "taille" des centres d'endémisme. Selon le modèle aléatoire sur lequel repose le critère d'optimisation les espèces répandues dans peu de bassins ont plus de chances d'être endémiques d'une région donnée que les espèces répandues dans un nombre plus important de bassins. Faire une optimisation en enlevant les espèces peu informatives permet d'étudier la stabilité et l'homogénéité des centres d'endémisme. Supposons que la délimitation des centres d'endémisme se modifie notablement quand on ne prend plus en compte les espèces à faible répartition. Ce résultat peut, par exemple, s'expliquer par la présence de petits centres d'endémisme juxtaposés regroupés artificiellement dans un seul centre (figure 23). Quand on ne considère que les espèces dont l'amplitude de répartition est supérieure à l'effectif du plus grand de ces centres, ils cessent alors d'être des centres

d'endémisme, d'où une variation notable de la délimitation des centres opérée par le programme.

UTILISATION DU CRITERE COMME TEST STATISTIQUE ET INTERPRÉTATION DES DÉVIATIONS.

Le critère peut servir à tester l'hypothèse nulle que, sous les conditions émises dans le modèle aléatoire, le nombre d'espèces non-endémiques (ou d'espèces non exclusives) observé ne diffère pas de celui attendu.

Une des conditions est que la distribution du critère soit normale (voir ci-dessus).

Une déviation significative de ce nombre par rapport à celui attendu peut être due à l'une des situations suivantes:

- Il existe des facteurs qui favorisent une richesse spécifique élevée dans les régions testées (l'hypothèse de localités équivalentes n'est pas vérifiée).
- Il existe une tendance à ce que les espèces ne se répartissent pas aléatoirement dans les N localités, mais dans des localités proches géographiquement, par suite par exemple de mauvaises capacités de dispersion.
- Il existe une tendance à ce que les espèces se regroupent significativement dans des zones d'endémisme par suite de facteurs qui ont favorisé la spéciation.

Le test est donc à manier avec précaution car dans les trois cas, il pourra donner une déviation significative, alors que la signification biogéographique sera différente. Néanmoins, s'il n'est pas significatif, il est déraisonnable de parler de zones d'endémisme pour les régions considérées et d'invoquer d'autres hypothèses qu'une distribution aléatoire pour rendre compte de ce pattern. On pourra cependant l'utiliser avec profit dans les cas où les hypothèses suivantes seront à peu près vérifiées: espèces potentiellement capables d'occuper toutes les localités et chaque localité est équiprobable. Cependant il nous semble que si l'on travaille à grande échelle (c'est à dire dans la plupart des études biogéographiques) ces hypothèses ont peu de chance d'être vérifiées. De plus, il faut que la normalité soit respectée, donc travailler avec un assez grand nombre d'espèces, pour que la somme des binomiales correspondantes s'approche d'une loi normale et pour que la distribution ne soit pas tronquée vers la gauche, si $E(NNE)$ est petit.

Ces réserves ne s'appliquent pas au critère qui peut être utile pour délimiter des centres d'endémisme même si certaines des conditions ne sont pas respectées.

CHAPITRE VII: ENDEMISME DES POISSONS D'EAU DOUCE D'AFRIQUE DE L'OUEST ET CENTRALE: ETUDE GEOGRAPHIQUE

INTRODUCTION

Il est maintenant bien établi que le climat en Afrique n'a pas été constant au cours du Quaternaire et que des périodes humides et des périodes sèches se sont succédées, la dernière phase sèche datant d'environ 18000 ans et la dernière phase humide de 8-10000 ans (Hamilton 1982). Les conséquences de cette alternance climatique sur la répartition et l'endémisme des organismes doivent être encore perceptibles de nos jours et une quantité croissante de travaux essaient d'interpréter la répartition des organismes en fonction de ces conditions passées. Certaines de ces approches trouvent leur unité dans ce que l'on a appelé la théorie des refuges forestiers Quaternaires (Haffer 1982).

Le but de ce chapitre est d'estimer la pertinence de cette théorie appliquée aux poissons d'eau douce Ouest africains, en évaluant les prédictions qui peuvent être formulées concernant l'endémisme et en les confrontant à des hypothèses concurrentes.

La théorie des refuges forestiers prend en compte le fait que la forêt équatoriale a subi des périodes de régression et des périodes d'extension, essentiellement en fonction de la plus ou moins grande aridité du climat. En période d'extension maximale on suppose que, en Afrique occidentale par exemple, la forêt s'étendait sans discontinuité majeure le long de la côte atlantique. En période sèche la forêt devait être localisée à certaines zones qualifiées de zones refuges forestières. Ces dernières devaient également servir de refuge aux animaux qui, pour une raison ou une autre, sont dépendants de la forêt.

La figure 24A, empruntée en partie à Hamilton (1982) résume les événements qui peuvent se produire lors de la fragmentation d'un écosystème initialement d'un seul tenant, puis ceux qui peuvent survenir lors d'une nouvelle expansion. Pendant la période t₂, les espèces inféodées à la forêt subissent de fortes extinctions dans la zone située entre les deux zones refuges dans lesquelles la plupart des espèces forestières peuvent subsister. Durant la période d'isolement de ces deux régions, des phénomènes évolutifs peuvent se produire, conduisant à des spéciations allopatriques. Quand la forêt retrouve son expansion maximale on doit donc s'attendre à ce que les anciennes zones refuges se caractérisent par une endémicité élevée et une richesse spécifique élevée. Dans les zones comprises entre les zones refuges la richesse spécifique croît graduellement à mesure que des espèces s'installent en provenance des anciennes zones refuges. En ce qui concerne la répartition individuelle des espèces il est théoriquement possible de rencontrer les quatre types extrêmes représentés fig. 24B ainsi que leurs intermédiaires. Si la distribution 4

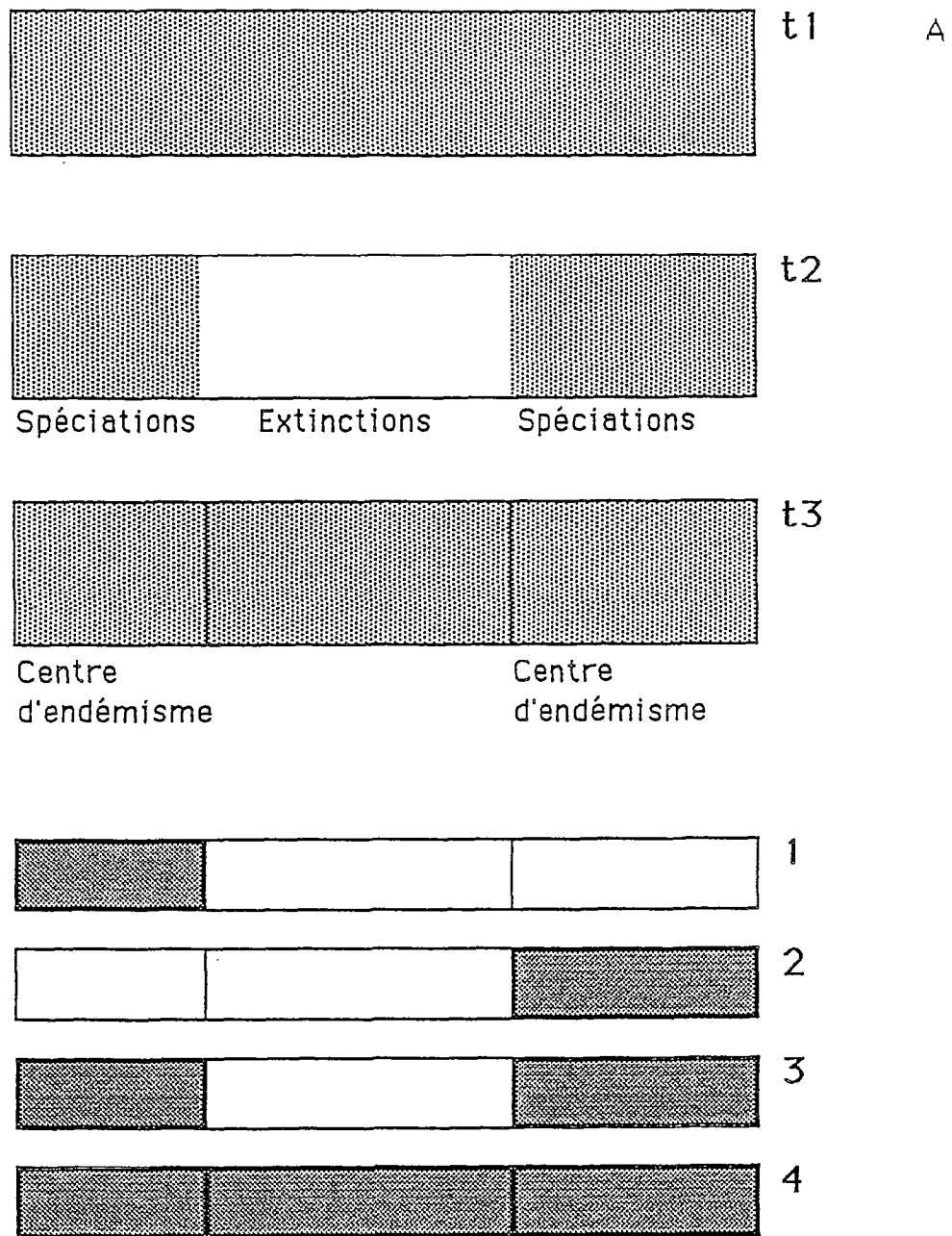


Figure 24 A: Processus survenant lors de la fragmentation (de t1 à t2) du bloc forestier (représenté en grisé) puis lors d'une nouvelle extension (de t2 à t3); B: Quelques distributions résultantes, la présence d'une espèce étant représentée en gris foncé.

n'apporte aucune information, les distributions de type 1, 2 et surtout 3 sont la résultante de l'existence de zones refuges antérieures.

Haffer (1982) propose la procédure suivante pour mettre en évidence les zones refuges: tout d'abord établir une segmentation de la zone étudiée en régions biogéographiques à partir, par exemple, de la similitude des faunes; déterminer ensuite si ces régions correspondent à des centres d'endémisme; établir enfin si ces centres d'endémismes sont interprétables, à la lumière de la paléoclimatologie, en terme de zone refuge.

Ce chapitre se propose de suivre cette démarche appliquée aux poissons d'eau douce en prenant en compte 45 bassins versants couvrant l'Afrique de l'Ouest, du Sénégal à l'Omo, ainsi que le Cameroun et le Gabon. La première étape, reconnaissance de zones biogéographiques, a été réalisée dans une étude antérieure (chapitre V). Nous nous intéresserons essentiellement à la mise en évidence des centres d'endémisme et de leur interprétation dans le contexte des zones refuges qu'elles soient forestières ou non.

Nous étudierons l'endémisme sous deux formes: un endémisme de région, c'est à dire l'existence d'espèces restreintes à une région donnée; et un endémisme de bassin, c'est à dire l'existence d'espèces restreintes à un bassin versant.

Si l'hypothèse des zones refuges forestières est valide, il est possible de formuler différentes prédictions concernant la distribution des poissons d'eau douce Ouest africains.

Selon cette hypothèse la distribution de certaines espèces inféodées à la forêt ne se superpose pas entièrement à celle de la forêt actuelle, mais se trouve limitée aux anciennes zones refuges. Cette prédiction est encore plus vraisemblable pour les poissons d'eau douce. En effet il s'agit d'animaux qui ne peuvent réaliser librement de longs déplacements, ils dépendent pour ce faire des connexions entre bassins. De ce fait il est peu probable que beaucoup d'espèces concentrées dans les zones refuges forestières augmentent notablement leur aire de répartition quand la forêt s'étend à nouveau.

Notre étude porte sur l'ensemble de la faune des poissons d'eau douce sans qu'une distinction ait été faite entre espèces strictement forestières et les autres. Daget et Ittis (1965) ont séparé des espèces guinéennes et des espèces soudaniennes, fréquentant respectivement les forêts et les zones de savane. Cependant, la distinction entre ces espèces a été réalisée en partie d'après leur répartition géographique et il ne nous a pas semblé rigoureux de prendre en compte cette distinction dans une étude de la répartition des poissons afin d'éviter toute circularité. Les facteurs environnementaux qui peuvent expliquer l'association entre la forêt et certaines espèces de poissons sont dans la plupart des cas hypothétiques. On ne sait pas s'il s'agit d'une association directe où, par exemple, une espèce de poisson dépend pour se nourrir des productions forestières ou s'il s'agit d'une association indirecte par le biais d'un tiers facteur comme, par exemple, les précipitations qui détermineront la présence ou non de forêt mais également le régime

hydrologique. Les zones refuges pourront alors être soit des zones refuges à proprement parler forestières, soit des zones refuges qui coïncideront plus ou moins avec des zones refuges forestières, selon que le facteur déterminant est plus ou moins bien corrélé à la présence de la forêt.

Puisque nous utiliserons dans nos analyses la totalité de l'ichtyofaune, nous devons nous attendre à la mise en évidence de zones d'endémismes qui pourront correspondre éventuellement à d'anciennes zones refuges forestières, mais également des zones d'endémisme correspondant à l'extension des espèces non forestières.

D'autres paramètres à prendre en compte sont ceux liés à la taille des rivières: superficie du bassin versant et débit. On sait que la richesse spécifique est corrélée à ces variables (Daget & Iltis 1965, Livingstone *et al.* 1982, Hugueny 1989a et chapitre IV). Lors d'une période sèche le débit et la superficie d'une rivière diminuent et très probablement le nombre d'espèces. Au pire, une rivière peut perdre ainsi l'ensemble de son ichtyofaune. Une zone refuge forestière est une zone, où par définition, la forêt persiste, donc une zone recevant suffisamment de précipitations. Une zone refuge forestière a ainsi de grandes chances de correspondre également à une zone où le débit des fleuves n'est pas trop affecté. Du point de vue hydrologique, on peut donc s'attendre à ce que les zones refuges soient stables. Une des conséquences de cette stabilité est de favoriser très vraisemblablement la différenciation des espèces. Donc les zones refuges doivent également correspondre à des zones où l'endémisme par bassin est élevé.

Nous faisons donc les prédictions suivantes: les zones refuges forestières 1-sont des centres d'endémisme 2-qui ne se superposent pas strictement à la répartition actuelle de la forêt 3- qui correspondent aux centres d'endémisme d'organismes autres que les poissons et 4-des régions où l'endémisme par bassin est élevé. Nous tenterons d'évaluer dans quelle mesure ces prédictions sont vérifiées et si des hypothèses autres que celle des refuges forestiers sont également compatibles.

METHODES

Analyse de l'endémisme de bassin.

Des résultats de simulations Monte Carlo nous ont appris que, sous l'hypothèse nulle de répartition aléatoire d'espèces à amplitude de distribution inégales dans des rivières de richesse spécifique inégale, les espèces à faible amplitude de distribution étaient sur-représentées dans les rivières de richesse spécifique élevée (Hugueny 1989b, chapitre VIII). Nous devons donc nous attendre, indépendamment de processus de spéciation

particuliers, à ce que le pourcentage d'espèces endémiques augmente avec la richesse spécifique de la rivière. Il faut par conséquent prendre en compte ce phénomène avant de comparer l'endémisme de rivières de richesse spécifique différente. Pour ce faire nous avons procédé à des simulations Monte Carlo selon l'algorithme de Connor et Simberloff (1979, chapitre III) en notant à chaque simulation si le nombre d'endémiques simulé était supérieur à celui observé. 100 simulations seulement ont été effectuées compte tenu de la lourdeur de cette opération et 10000 permutations ont été effectuées entre deux tirages. Cela nous a permis d'établir, sous l'hypothèse nulle, la probabilité pour chaque bassin d'avoir un nombre d'endémique supérieur à celui observé (P_{sup}).

Une analyse d'autocorrélation spatiale (I de Moran, voir chapitre I) a été effectuée sur P_{sup} afin de savoir si cette variable est distribuée aléatoirement dans l'espace. La matrice de contiguïté entre bassin est la même que celle utilisée dans les études précédentes (voir introduction à la seconde partie).

Analyse de l'endémisme de région

Pour trouver des zones d'endémisme nous avons utilisé une méthode décrite par ailleurs (chapitre VI) qui permet d'optimiser une partition en k régions de telle sorte que le nombre d'endémiques de ces régions soit maximum. Cela revient à rechercher des centres d'endémismes. Le critère à optimiser est tel qu'à des valeurs élevées correspondent des répartitions des espèces endémiques qui s'éloignent d'une distribution aléatoire. L'algorithme procède par ré-allocation successive de chaque bassin aux différentes régions de telle sorte que le critère soit augmenté à chaque itération. Cet algorithme ne garantit pas l'atteinte de l'optimum, mais seulement d'un optimum local. Le but est d'améliorer une partition existante. Dans la mesure où les centres d'endémisme ne sont pas obligatoirement jointifs, les bassins peuvent faire partie d'une zone "neutre" (voir chapitre VI) qui n'intervient pas dans le calcul du critère. A signaler qu'il n'est pas possible de considérer les bassins versants comme équivalents du point de vue de la probabilité de présence de chaque espèce car les différences de richesse spécifique entre bassins ne sont pas aléatoires mais sont dues à leurs caractéristiques physiques et hydrologiques (chapitre IV). Par conséquent il n'est pas possible d'utiliser le critère comme test statistique (voir chapitre précédent).

Comme partition de départ nous avons pris les régions biogéographiques établies précédemment (Chapitre V). Les espèces endémiques d'un seul bassin ne sont pas incluses dans l'analyse car elles n'apportent aucune information sur la relation entre bassins. Les optimisations ont été effectuées en excluant successivement les espèces distribuées dans au moins deux, trois, quatre, cinq rivières. Selon le modèle aléatoire sur lequel repose le critère d'optimisation, les espèces répandues dans peu de bassins ont plus de chances d'être

Bassins	Nb espèces	endémiques	Nb simulé	psup
Sassandra	74	1	3,77	0,930
Bandama	86	1	5,18	0,960
Comoe	88	3	4,48	0,710
Volta	137	10	9,3	0,340
Oueme	91	0	5,04	1,000
Niger	211	20	19,99	0,450
Sénégal	109	2	6,98	0,990
Gambie	84	0	4,57	0,990
Nil	126	16	8,34	0,000
Tchad	125	1	8,43	1,000
Omo	50	4	2,21	1,000e-2
Sanaga	124	18	8,48	0,000
Nyong	77	7	4,46	0,060
Ntem	94	8	5,75	0,110
Ogooué	184	48	15,55	0,000
Niari	87	7	4,55	0,080
Wouri	51	0	2,25	0,900
Lobé	28	0	0,96	0,650
Ekudo	15	0	0,42	0,320
Kribi	64	4	3,26	0,240
Agnebi	56	0	2,54	0,940
Cavally	59	1	2,9	0,850
Nipoué	56	3	2,71	0,290
Bia	44	0	2,13	0,940
Mé	52	0	2,32	0,940
Boubo	45	0	2,09	0,850
San Pedro	26	0	0,78	0,580
Nero	21	0	0,83	0,560
Dodo	18	0	0,57	0,450
Lokundjé	34	3	1,25	1,000e-2
Mono	50	0	2,53	0,940
Ogun	68	0	3,33	0,990
Jong	67	1	3,24	0,820
Sewa	56	1	2,5	0,730
Moa	44	0	1,97	0,870
Mano	38	0	1,49	0,720
Loffa	37	1	1,59	0,440
St Paul	61	1	2,85	0,780
St John	47	1	2,23	0,690
Du	30	0	1,26	0,750
Cross	111	8	7,12	0,250
Mungo	32	4	1,31	0,000
Tomine	62	1	2,75	0,760
Konkouré	83	9	4,56	0,020
Kolenté	63	0	3,18	0,980

Tableau 12: Richesse spécifique, nombre d'endémiques et résultats des simulations pour les 45 rivières étudiées.

endémiques d'une région donnée que les espèces répandues dans un nombre plus important de bassins. Faire une optimisation en enlevant les espèces peu informatives permet d'étudier la stabilité et l'homogénéité des centres d'endémismes. Supposons que la délimitation des centres d'endémisme se modifie notablement quand on ne prend plus en compte les espèces à faible répartition. Ce résultat peut, par exemple, s'expliquer par la présence de petits centres d'endémisme juxtaposés regroupés artificiellement dans un seul centre. Quand on ne considère que les espèces dont l'amplitude de répartition est supérieure à l'effectif du plus grand de ces centres, ils cessent alors d'être des centres d'endémisme, d'où une variation notable de la délimitation des centres opérée par le programme.

RESULTATS ET DISCUSSION

Relation entre nombre d'endémiques et richesse spécifique des rivières.

Le nombre d'endémiques observé, le nombre d'endémiques simulé et la probabilité d'avoir plus d'endémiques qu'observé (P_{sup}) correspondant à chaque bassin sont portés dans le tableau 12. La figure 25 montre la relation entre le pourcentage d'endémiques observé, le pourcentage d'endémiques simulé et la richesse spécifique des bassins. On constate que ces deux pourcentages augmentent de manière positive en fonction de la richesse spécifique. P_{sup} étant indépendant de la richesse spécifique ($r = 0,2$; non significatif, fig. 26) on peut considérer que l'évolution de l'endémisme avec la richesse spécifique est bien rendue par le modèle.

Une relation positive entre pourcentage d'endémiques et superficie de l'île a été établie chez les oiseaux et les mammifères pour quelques systèmes insulaires (Mayr 1965, Terborgh 1973, Heaney 1986). L'interprétation qui est donnée par Mayr (1965) de ce phénomène est que les petites îles sont soumises, à cause de taux d'extinction élevés des populations, à des taux de renouvellement importants (turnover). Par conséquent la durée de présence d'une espèce sur une île n'est pas suffisante pour qu'une différenciation évolutive puisse se réaliser. Cependant nous avons mis en évidence une relation positive entre le pourcentage d'espèces endémiques simulé et la richesse spécifique dans les bassins de notre étude. Il semble donc que la relation entre pourcentage d'endémiques et superficie puisse résulter de processus purement stochastiques et ne requiert pas d'explication biologique. Il n'est pas possible, en l'absence de simulations similaires aux nôtres, de trancher cette question. En ce qui concerne les bassins d'Afrique de l'Ouest, la relation entre richesse spécifique et proportion d'endémiques est conforme à ce qui est attendu, selon les simulations Monte Carlo, et il n'y a pas lieu d'envisager d'autres explications pour rendre compte de ce résultat.

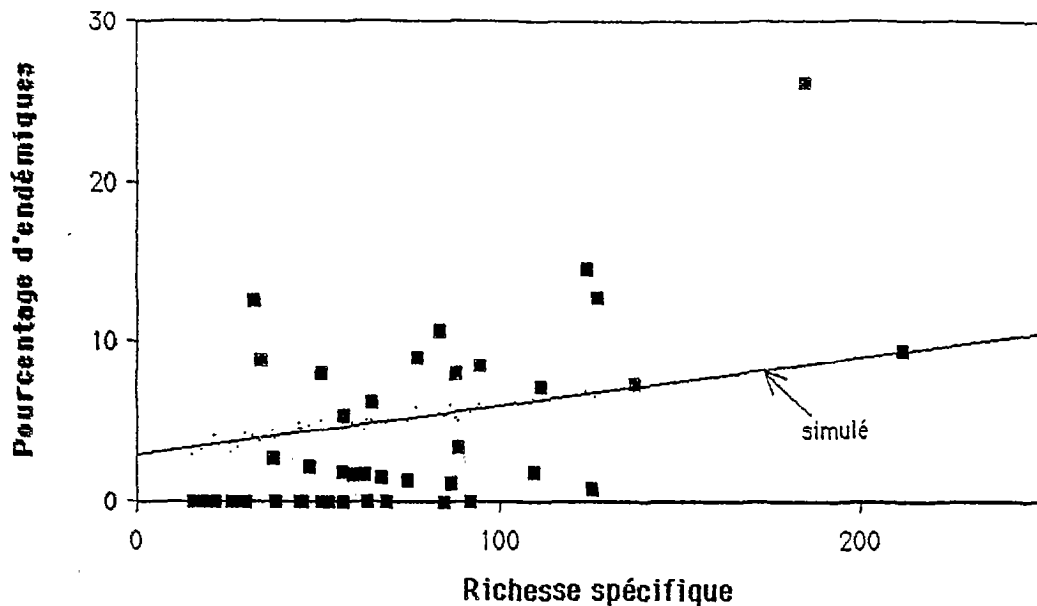


Figure 25: Relation entre le pourcentage d'endémiques par bassin observé et le pourcentage simulé en fonction de la richesse spécifique des bassins.

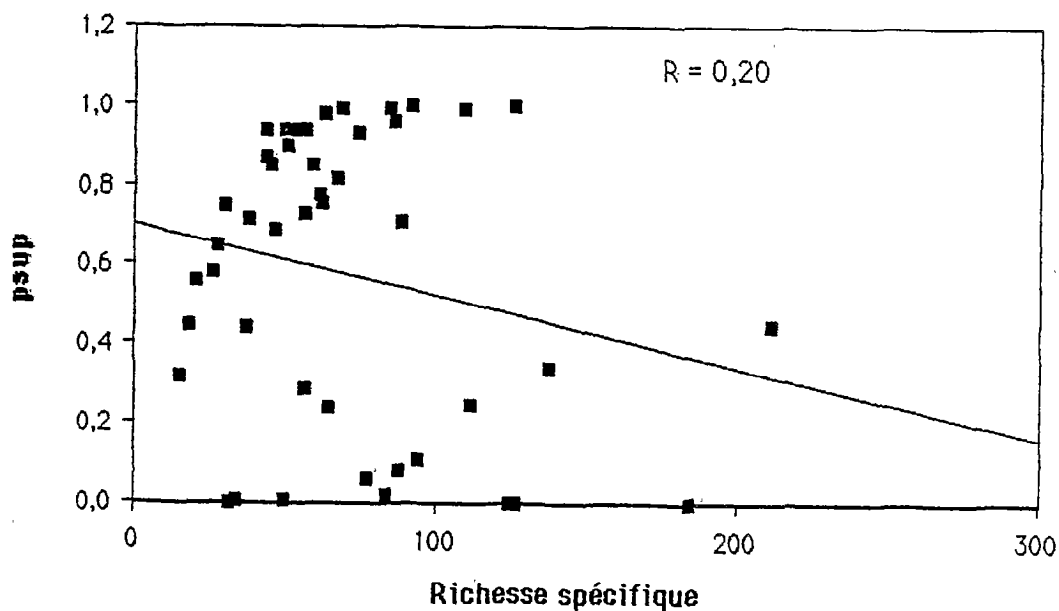


Figure 26: Probabilité d'avoir plus d'endémique par bassin qu'observé (psup) en fonction de la richesse spécifique des bassins.

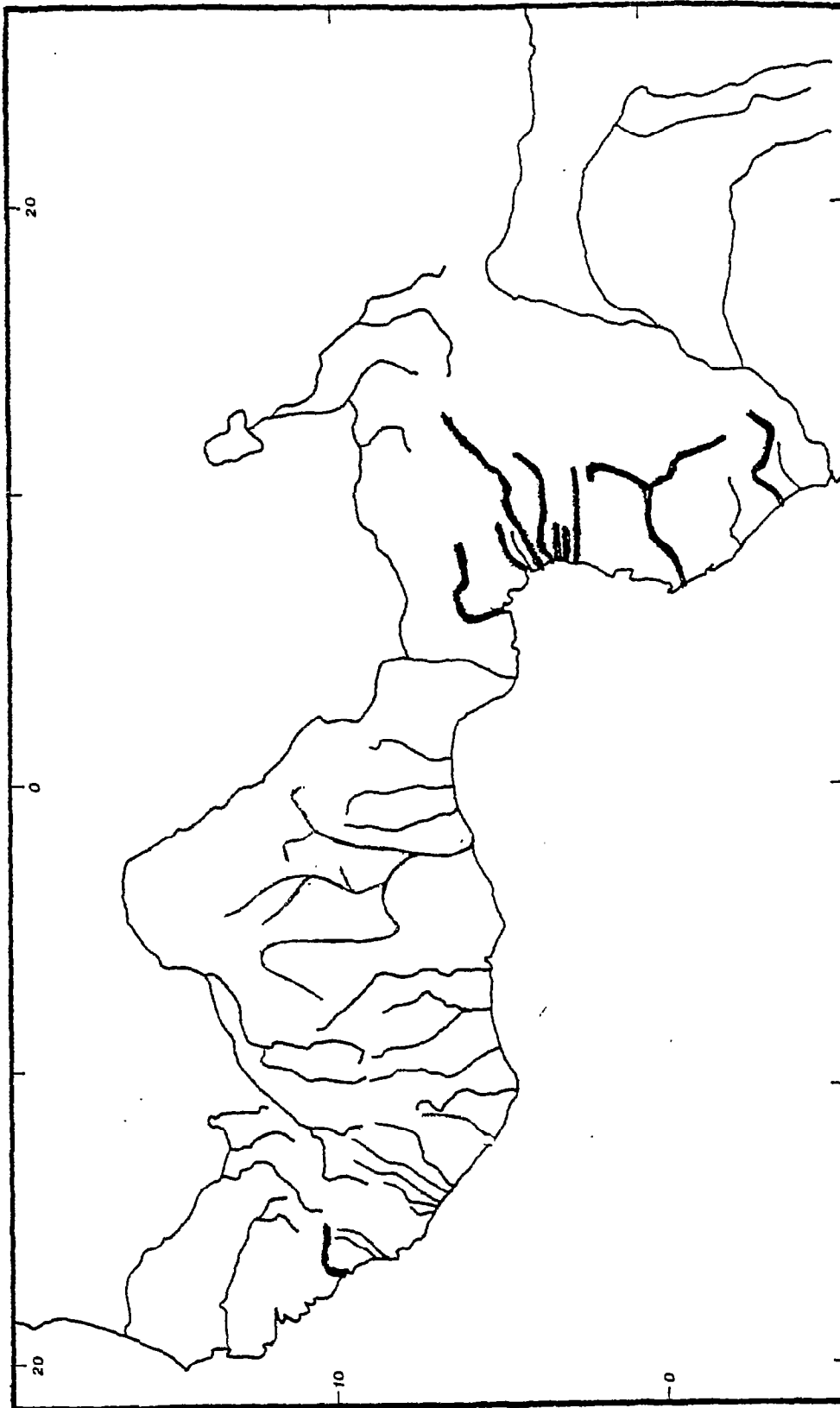


Figure 27: Localisation des rivières (en gras) ayant nettement plus d'endémiques qu'attendu d'après le modèle Monte Carlo ($psup < 0,25$). A ces rivières il faut ajouter le Nil et l'Omo.

Centres d'endémisme

La figure 27 montre la partition initiale avant optimisation sur la base de l'endémisme de région, qui correspond à la partition finale obtenue dans le chapitre V. Les figures 29 à 31 représentent les partitions obtenues après optimisation en ne considérant que les espèces répandues dans au moins deux, trois, quatre, cinq rivières. Ces figures indiquent une grande stabilité de la délimitation des centres d'endémisme.

Sur la base d'une étude de la similitude des ichtyofaunes entre bassins et d'un programme d'optimisation du nombre d'espèces endémiques par région, nous pouvons donc établir l'existence en Afrique de l'Ouest de trois centres principaux d'endémisme que nous désignerons par le nom de la région biogéographique qui leur correspond: c'est à dire région guinéenne occidentale, région sahélo-soudanienne, région guinéenne orientale (figure 28). La délimitation des ces centres d'endémisme est très stable, même si l'on exclue les espèces de répartition restreinte, moins informatives pour délimiter des régions d'effectif relativement élevé comme les nôtres. Comme refuges forestiers nous pouvons à cette étape de l'analyse proposer les deux régions guinéennes. Le centre d'endémisme guinéen occidental comprend dans son extension maximale les bassins situés entre le Tominé et le Nipoué. Le centre d'endémisme guinéen oriental comprend les bassins situés entre le Mungo et l'Ogôoué. L'examen de la figure 28 montre que ces deux centres d'endémisme, bien que situés en zone forestière, ne se superposent pas avec la distribution actuelle de la forêt. La région sahélo-soudanienne correspondrait alors à la zone d'extension des espèces strictement savanicoles, lors de la dernière période sèche.

Répartition géographique du nombre d'endémiques par bassin

L'autocorrélation spatiale réalisée sur P_{sup} est significative ($I=0.215$ $p<0.05$) et indique une répartition contagieuse. Il apparaît donc d'après ces résultats que la déviation du nombre d'endémiques observé par rapport au nombre d'endémiques attendu selon le modèle Monte Carlo n'est pas distribuée aléatoirement dans l'espace. En d'autres termes, les bassins qui ont plus d'endémiques qu'attendu ont tendance à se regrouper par zone géographique. La figure 27 indique la localisation des bassins qui ont un p_{sup} de 0.25 ou moins, c'est à dire les bassins qui ont un net surplus d'endémiques par rapport à ce qui est attendu. Ils se répartissent selon trois groupes géographiques: le Nil et l'Omo, un bassin de la côte atlantique Ouest (Konkouré) et un ensemble de bassins du Cameroun et du Gabon.

Selon ces données la localisation de la zone refuge guinéenne orientale et, dans une moindre mesure, celle de la zone refuge guinéenne occidentale semblent confirmées puisque, à part trois exceptions, les bassins présentant un fort surplus d'endémiques sont situés à l'emplacement de ces centres d'endémisme. Seuls le Nil et l'Omo ne correspondent

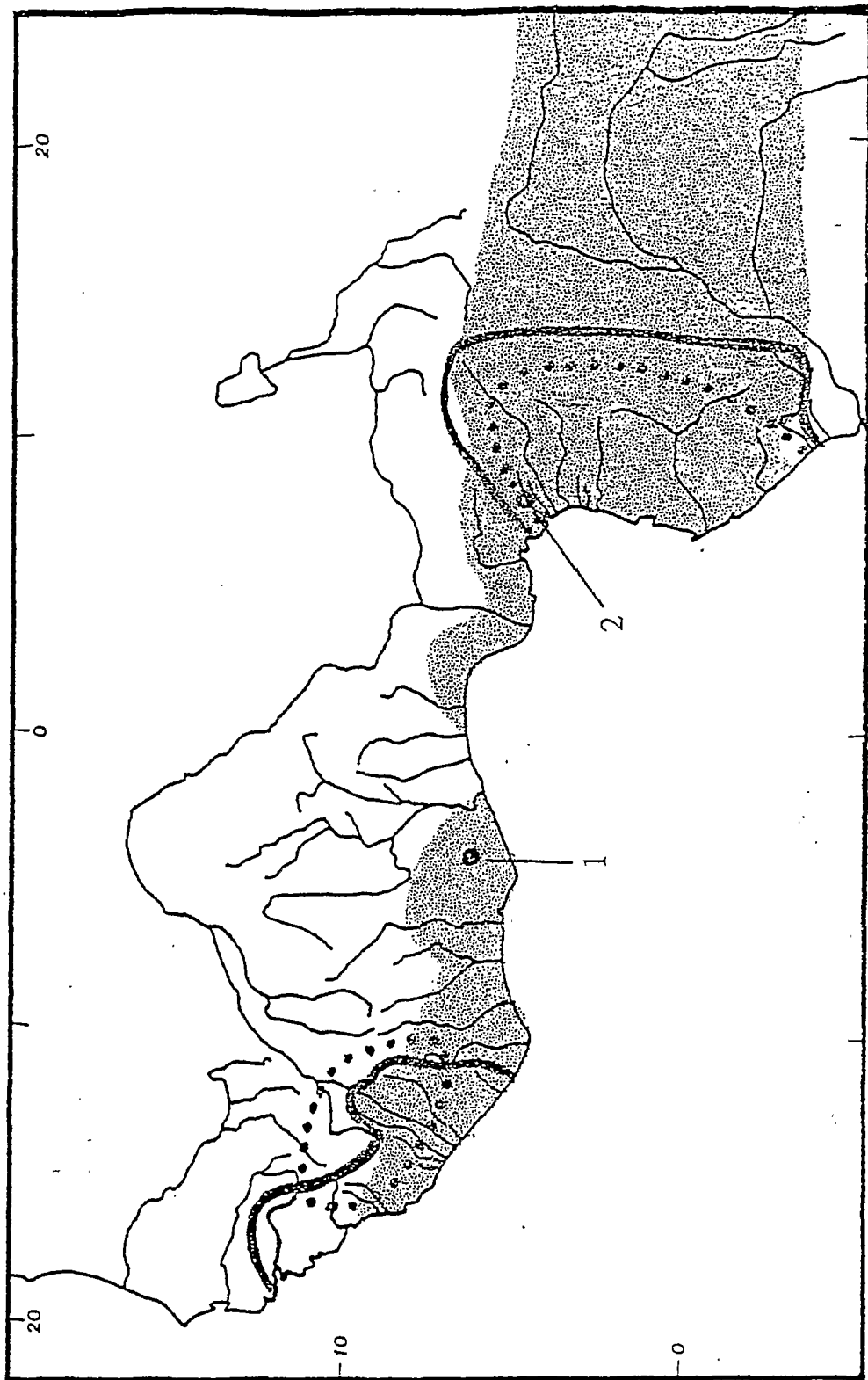


Figure 28: Carte montrant les régions biogéographiques établies d'après la répartition des poissons d'eau douce (séparées par un trait noir gras continu); les centres d'endémisme des papillons, oiseaux et mammifères (entourés par des pointillés); la zone d'extension actuelle de la forêt (représentée en grisé); et la localisation des lacs cités dans le texte (1: Lac Bosumtwi, 2: Lac Barombi Mbo).

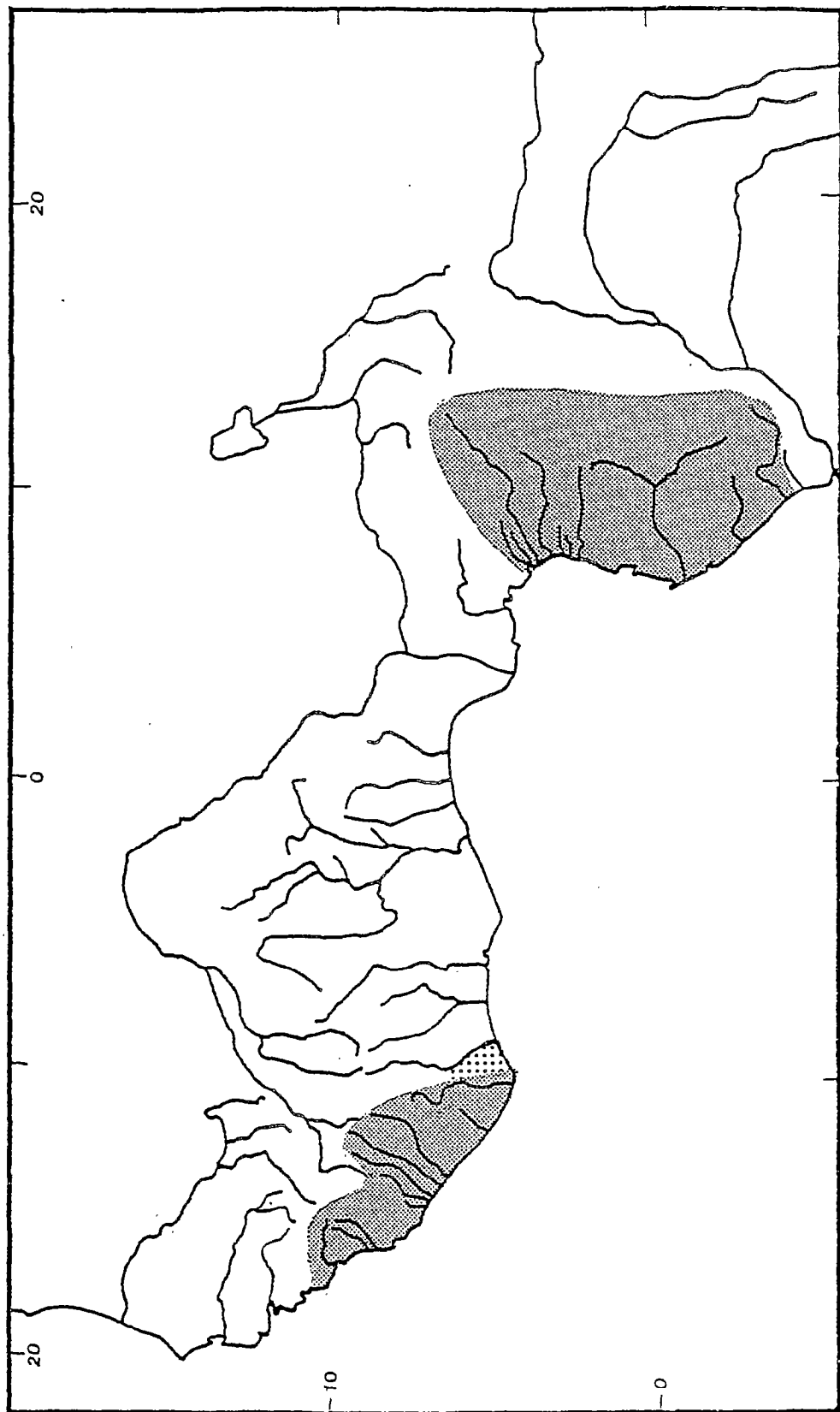


Figure 29: Centres d'endémisme (grisé foncé: centres guinéens; blanc: centre sahélo-soudanien) obtenus après optimisation en ne considérant que les espèces présentes dans au moins deux bassins. Les bassins qui ne sont attribués à aucune des trois régions sont représentés en grisé clair.

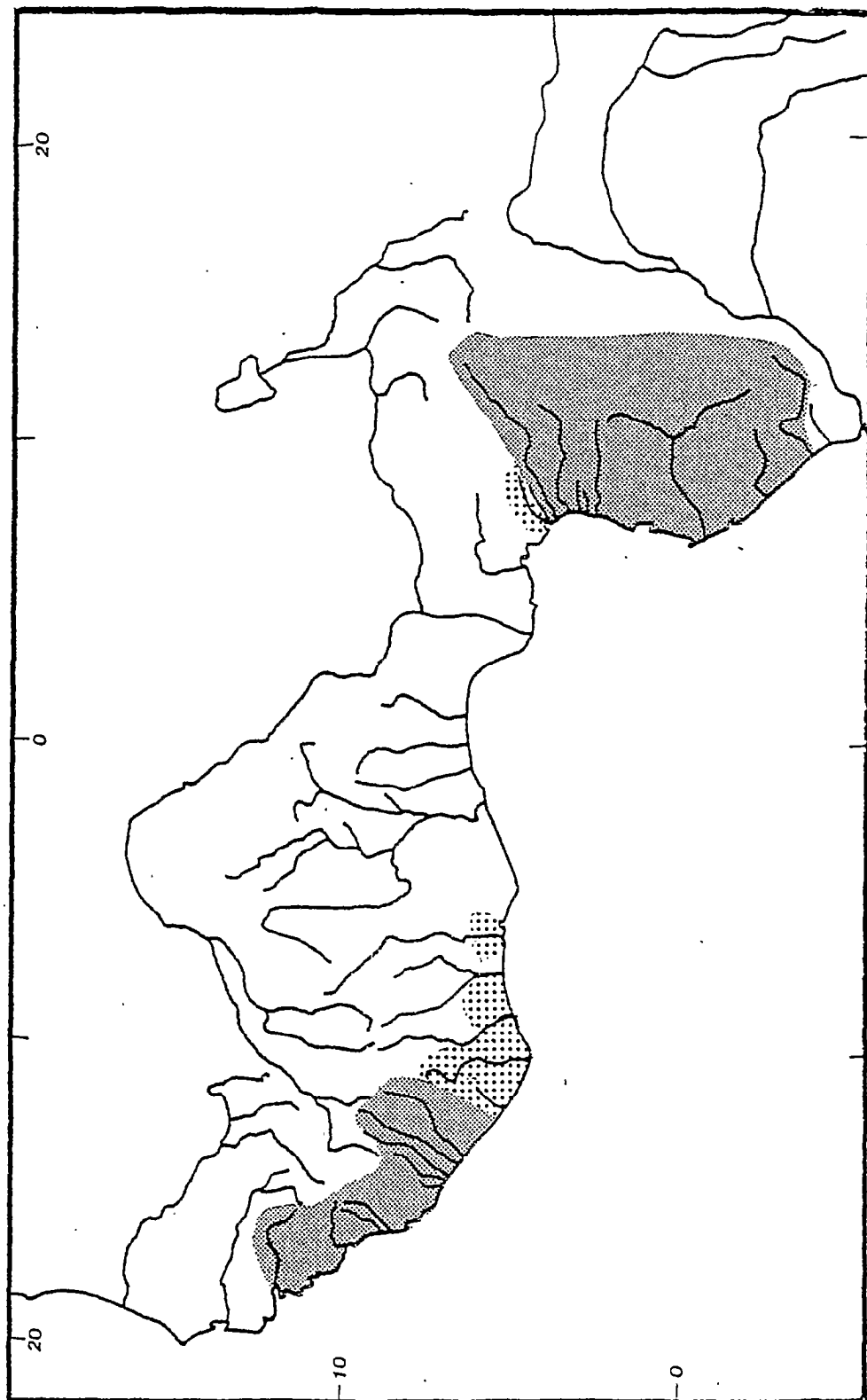


Figure 30: Centres d'endémisme (grisé foncé: centres guinéens; blanc: centre sahélo-soudanien) obtenus après optimisation en en considérant que les espèces présentes dans au moins trois bassins. Un résultat identique est obtenu en ne considérant que les espèces présentes dans au moins quatre bassins. Les bassins qui ne sont attribués à aucune des trois régions sont représentés en grisé clair.

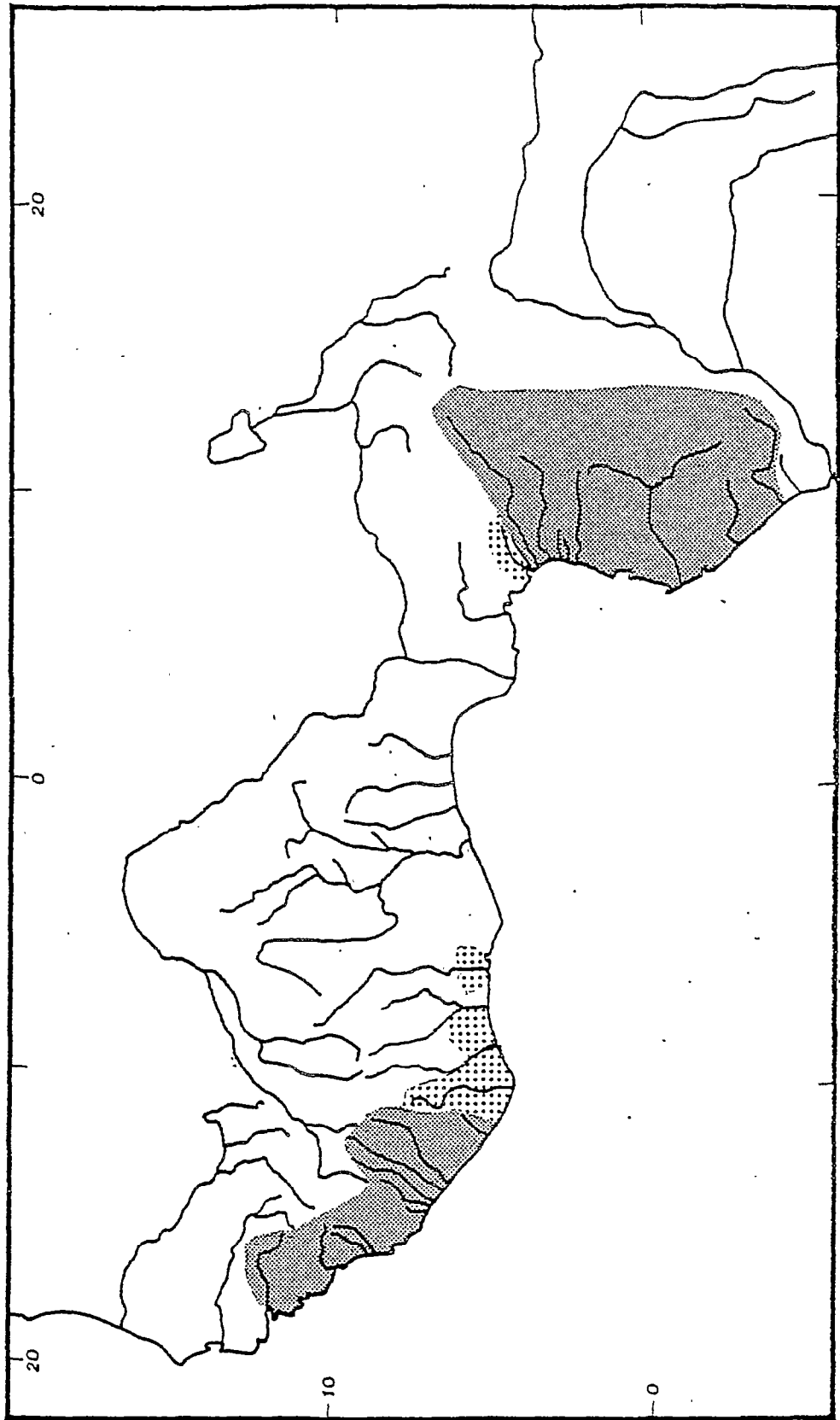


Figure 31: Centres d'endémisme (grisé foncé: centres guinéens; blanc: centre sahélo-soudanien) obtenus après optimisation en ne considérant que les espèces présentes dans au moins cinq bassins. Les bassins qui ne sont attribués à aucune des trois régions sont représentés en grisé clair.

pas à ce schéma. Le pourcentage élevé d'endémiques du Nil et de l'Omo peut ne pas être comparable avec ceux des autres bassins sahéliens. En effet ces deux rivières sont en communication avec des lacs et l'on sait que la spéciation y est très active (Lowe Mac Connell 1975). Dans la mesure du possible nous avons tenté de ne pas prendre en compte les espèces endémiques aux lacs pour ne pas introduire de biais dans la comparaison entre bassins dépourvus de lacs et ceux en possédant. Cependant, il n'est pas toujours très facile de déterminer si une espèce a évolué ou non en milieu lacustre avant de coloniser le milieu fluvial. Un tel problème ne se pose pas pour le lac Tchad, car on sait qu'en période sèche ce lac était quasiment inexistant (Servant 1973). D'ailleurs une seule espèce endémique (douteuse) du bassin Tchadien est connue (*Garra lacrenomensis*).

Un troisième bassin présente un surplus d'endémiques sans être situé dans une des zones d'endémisme, il s'agit de la Cross. Elle se situe néanmoins à la périphérie du centre d'endémisme de basse guinée.

Si l'on considère le psup moyen par centre d'endémisme nous obtenons 71,22 pour la région soudanienne; 65,41 pour la région guinéenne occidentale et 21,54 pour la région guinéenne orientale. La valeur moyenne pour l'ensemble des bassins est de 51,53. Seule la région guinéenne orientale a, dans l'ensemble, un endémisme par bassin élevé, la région de haute guinée se rapproche plutôt de la région soudanienne, même si les valeurs sont légèrement inférieures. Par conséquent la prédiction selon laquelle les zones refuges forestières doivent avoir un endémisme par bassin élevé n'est confirmée que pour la région guinéenne orientale.

Comparaison avec d'autres organismes.

Les études réalisées sur les espèces forestières d'oiseaux, de mammifères et de papillons s'accordent à déterminer, en Afrique de l'ouest, deux centres d'endémismes principaux: un, situé en Sierra Leone, et un second, situé au Cameroun-Gabon (Diamond & Hamilton 1980, Grubb 1982, Endler 1982, Mayr & O'Hara 1986). Ces centres se superposent donc avec ceux que, dans notre étude, nous avons dénommés guinéen occidental et guinéen oriental (figure 28). Il ne fait pas de doute qu'une telle concordance est difficilement interprétable sans invoquer un processus commun. L'hypothèse des zones refuges forestières permet d'interpréter l'ensemble de ces résultats et c'est l'un de ses avantages principaux.

Données paléoclimatiques.

Une condition nécessaire pour valider la théorie des zones refuges est de pouvoir, sur des bases paléoclimatiques, localiser des zones refuges forestières qui coïncident avec les centres d'endémisme. Malheureusement les connaissances du passé climatique de l'Afrique de l'Ouest ne sont pas encore suffisantes pour permettre d'affirmer qu'à tel ou tel endroit et qu'à telle ou telle époque la forêt était ou non présente. En effet les meilleures indications sont données par les études palynologiques. Ces études sont généralement menées dans des lacs, et ceux-ci sont rares en Afrique de l'Ouest, par comparaison avec l'Afrique de l'Est, et encore plus rares en zone de forêt. Cependant les travaux de palynologie menés récemment au lac Barombi-Mbo (Maley 1987) désignent cette région comme une zone refuge forestière, ce qui est donc une confirmation partielle de l'existence de la zone refuge Cameroun-Gabon. L'existence continue de la forêt depuis 25 000 BP y a été démontrée. Du point de vue paléoclimatique, la zone refuge de Sierra Leone est encore hypothétique et ne reçoit pas de confirmation aussi précise. Cependant, les données accumulées au lac Bosumtwi (Maley 1987), au Ghana, démontrent que la forêt a été absente de cette région entre 25000 et 9000 BP. La répartition du bloc de forêt s'arrêtait alors à l'Ouest de ce lac, ce qui est en faveur d'une zone refuge de superficie plus limitée que celle du bloc forestier actuel.

Autres évidences.

Il est bien évident que la seule analyse des zones d'endémisme n'est pas suffisante et d'autres données doivent venir corroborer ou invalider la théorie des zones refuges. Nous allons discuter rapidement de certaines d'entre elles, disponibles pour les poissons d'eau douce africains.

La présence de zone refuge forestière doit concorder avec la présence de rivières où la richesse spécifique est élevée par rapport à ce que l'on est en droit d'attendre, car la réduction du débit de ces rivières n'a pas du être trop importante lors des périodes sèches et l'on peut penser que cela s'est traduit par un taux d'extinction des espèces moins élevé que dans les rivières situées en dehors des zones refuges. Selon Hugueny (1989a et chapitre IV) la richesse actuelle des rivières est bien décrite à partir d'un modèle linéaire intégrant superficie et débit. Une analyse des résidus de ce modèle montre que la distribution géographique de ceux-ci est aléatoire (chapitre IV), et qu'il n'est donc pas possible de mettre en évidence de zones géographiques caractérisées par une richesse spécifique inexplicablement élevée de leurs rivières et donc de confirmer l'existence de zones refuges. Cependant les bassins sahéliens suivants se caractérisent par des valeurs de richesse spécifique inférieures à ce qui est attendu: Nil, Niger, Sénégal, ce qui est en

accord avec les phases d'assèchement important qu'ils ont dû subir durant le Quaternaire.

Selon l'hypothèse des zones refuges, les zones de contact entre sous espèces ou espèces apparentées doivent se trouver à mi-distance de la localisation des zones refuges guinéennes. Une étude préliminaire de Endler (1982) montrait que ce n'était pas le cas pour les oiseaux. Mais une réanalyse de Mayr et O'Hara (1986) démontre le contraire. Les études actuelles sur les poissons ne sont pas suffisantes pour que des sous espèces ou des espèces soeurs puissent être désignées en assez grand nombre pour que ce genre d'analyse soit réalisable. Cependant comme le soulignent Mayr & O'Hara (1986), il existe une catégorie d'espèces dont la répartition est difficilement interprétable sans faire appel à la théorie des refuges forestiers. Ce sont les espèces à aire disjointe, localisées aux régions guinéennes (Zaïre inclus). De tels exemples sont connus chez les poissons d'eau douce: *Polypterus palmas palmas*, *Marcusenius mento*, *Mormyrus tapirus* entre autres. L'importance biogéographique de ce type de distribution avait déjà été signalée par Daget (1962) et Roberts (1975). Dans le cas des poissons, l'hypothèse de zones refuges forestières semble la seule permettant d'expliquer ce genre de répartition: en effet compte tenu du mode de dispersion des poissons, l'existence d'une aire de répartition disjointe implique que l'espèce ait été présente entre les deux zones refuges postulées. Dans le cas d'espèces forestières cela ne peut se traduire que par la présence d'une bande de forêt plus ou moins continue entre les deux refuges lors d'une période humide.

Critiques de l'hypothèse des zones refuges forestières.

La théorie des zones refuges en Afrique ne fait pas l'unanimité et un certain nombre de critiques peuvent être trouvées dans la littérature. Nous en envisagerons deux, à nos yeux les plus pertinentes.

La première a été soulevée par Livingstone (1982). Selon lui les alternances de périodes sèches et de périodes humides n'ont pas été des événements brutaux mais très progressifs. La rétraction maximale des forêts n'a été qu'un événement de durée limitée qui n'a pas pu induire, chez les organismes forestiers les modifications évolutives qu'on lui impute. Il est difficile de discuter de cet argument en l'absence de données sur les vitesses d'évolution des organismes considérés. Il nous semble cependant que le paramètre important n'est pas la durée de rétraction minimale mais la durée, plus longue, de fragmentation du bloc forestier qui a brisé le flux génique des populations.

La seconde est celle d'Endler (1982) qui estime que la position des centres d'endémisme peut très bien s'expliquer à partir des caractéristiques environnementales actuelles. Pour ce faire il a établi une carte des discontinuités géographiques, géologiques et climatiques majeures en Afrique. Il constate alors que les zones refuge postulées concordent avec des

zones de grande uniformité environnementale, c'est à dire des zones où il y a peu ou pas de discontinuités. Des changements climatiques importants ont bien été mis en évidence en Afrique au cours du Pleistocène. Par conséquent dire que les animaux se distribuent en fonction des conditions présentes suppose que ceux-ci s'y sont "ajustés" depuis que ces conditions prévalent, c'est à dire depuis 9000 BP. Les poissons ayant de mauvaises capacités de dispersion, il est peu probable que l'"ajustement" chez ces organismes se fasse rapidement, et l'hypothèse de Endler perd de son pouvoir explicatif, à moins de supposer une constance à long terme des conditions environnementales, ce qui est faux.

En ce qui concerne plus particulièrement les résultats exposés ici, il est possible de faire un certain nombre de remarques affaiblissant la validité de la théorie des zones refuges forestières.

La première est que l'échantillon utilisé comprend l'ensemble de l'ichtyofaune de la région considérée et non pas seulement les espèces associées à la forêt. Il est possible alors que les centres d'endémisme mis en évidence ne résultent en rien de la rétraction de la forêt au Quaternaire récent. Par exemple le centre d'endémisme de haute guinée déborde de la région forestière actuelle: les bassins du Konkouré, du Tominé et du Kolenté sont situés dans une zone qui est qualifiée par White (1983) de mosaïque de forêt ombrophile planitiaire et de formations herbeuses secondaires. Or une zone refuge forestière, même si elle ne coïncide pas avec l'extension actuelle de la forêt, doit au moins y être incluse. Cependant, d'après Daget & Ittis (1965), ce qui importe dans la distribution des espèces guinéennes ce n'est pas tant la présence de la rivière dans une zone géographique qui est globalement forestière mais l'existence d'une forêt galerie autour de celle-ci.

Tant que l'on ne connaîtra pas avec précision les facteurs expliquant l'association des espèces dites guinéennes avec la forêt, il sera difficile d'affirmer que l'aire de répartition de ces espèces a dû se rétracter en même temps que la couverture forestière. En effet le facteur important de l'association actuelle avec la forêt a très bien pu, par le passé, ne pas être lié à la forêt comme il l'est actuellement. Un test plus rigoureux de l'hypothèse des refuges forestiers devrait faire intervenir des espèces de poissons que l'on sait être confinées aux zones forestières et pour lesquelles les raisons de cette association sont connues.

Un examen d'une carte du relief de l'Afrique fait apparaître que les régions guinéennes sont des régions montagneuses par rapport à la région soudanienne et il est possible que l'endémisme de ces régions résulte de l'existence d'espèces qui, d'une manière ou d'une autre, sont liées aux zones de relative altitude. Un faciès montagneux crée des conditions de milieu particulières pour les espèces aquatiques: nombreux cours d'eau torrentiels, eaux plus froides etc. Quelques espèces endémiques du Fouta Djallon sont des espèces plus ou moins rhéophiles (*Tilapia rheophila*, par exemple) mais ce n'est cependant pas la majorité. En plus des conditions écologiques qu'elles créent, les montagnes peuvent avoir

une conséquence sur l'isolement des faunes. Une hypothèse alternative pour expliquer l'existence d'un centre d'endémisme dans la région guinéenne occidentale fait intervenir la surrection de la dorsale guinéenne, au Jurassique. Cet événement géologique qui a isolé les bassins versants guinéens de ceux situés plus au nord (Niger, Sénégal, Gambie) a donc pu favoriser la différenciation d'une faune originale. Il existe cependant des espèces endémiques de cette région qui se trouvent de part et d'autre de la dorsale guinéenne, ce sont les espèces dénommées amphiguinéennes par Daget (1962). Cette barrière n'est donc pas le facteur explicatif de leur endémisme. De plus il n'y a pas de barrière géographique aussi importante que la dorsale guinéenne entre la région guinéenne occidentale et les bassins adjacents de Côte d'Ivoire, par conséquent la position de la limite Est de la zone guinéenne occidentale doit recevoir une autre explication. Une explication similaire peut être avancée pour expliquer l'existence de la zone d'endémisme guinéenne orientale qui est également une région montagneuse. Ici le mont Cameroun jouerait le rôle de la dorsale guinéenne comme barrière entre les faunes soudanienne et guinéennes. Le fait que dans l'ensemble les régions guinéennes soient des régions montagneuses peut également affecter l'endémisme par bassin, qui sera d'autant plus important que les bassins sont isolés les uns des autres. Il est probable que des événements comme les captures de rivières, les plaines d'inondations débordant dans un bassin voisin sont peu fréquents dans des régions où le relief est important. Cela permettrait d'expliquer l'endémisme par bassin élevé de la région guinéenne orientale, qui des trois est sans conteste la plus montagneuse.

L'hypothèse décrite ci dessus ne permet pas d'expliquer de manière simple l'existence d'espèces rencontrées seulement dans les deux zones guinéennes. Il faudrait imaginer qu'une espèce se soit trouvée séparée à la suite des surrections montagneuses en trois sous-populations, l'une en zone soudanienne, la seconde en zone guinéenne orientale et la dernière en zone guinéenne occidentale et que seule la population soudanienne se soit éteinte ou se soit différenciée en une nouvelle espèce, tandis que les deux autres ne se seraient pas modifiées malgré l'ancienneté de l'événement.

Conclusion

L'ensemble des données disponibles sur les poissons d'eau douce est en assez bon accord avec les prédictions faites d'après l'hypothèse des zones refuges forestières, et ces données sont concordantes avec celles provenant d'autres groupes zoologiques. De plus la zone refuge de la région guinéenne orientale reçoit une confirmation paléoclimatique partielle. Partielle parce que seule une fraction géographique de cette zone a été validée. Cette situation est particulièrement encourageante par rapport à celle rencontrée en Amérique du Sud où les zones refuges sont toujours, du point de vue paléoclimatique, hypothétiques. De plus l'Afrique apparaît comme un modèle particulièrement simple, avec trois zones

refuges principales (à celles mentionnées dans ce texte il faut en ajouter une dans l'est du Zaïre), comparé au modèle Sud américain qui fait intervenir au moins 5 zones refuges forestières.

Cependant un certain nombre de points doivent encore être éclaircis. Premièrement il est important de préciser quels sont les facteurs qui déterminent l'association de certaines espèces de poissons avec la forêt si l'on veut que les centres d'endémisme guinéens puissent être interprétés sans ambiguïté comme des zones refuges forestières. Il est notamment important de déterminer si les espèces associées directement à la forêt sont nombreuses ou si, au contraire, l'association avec la forêt est secondaire par suite de l'action d'un tiers facteur. Dans le premier cas les centres d'endémisme doivent être totalement inclus dans la zone d'extension actuelle de la forêt, dans le second cas ils peuvent en déborder un peu, comme cela est observé pour le centre de haute Guinée.

Bien que les données soient compatibles avec l'hypothèse des zones refuges forestières, il est peu vraisemblable que l'ensemble de l'endémisme observé puisse être expliqué par cette seule hypothèse. Il est nécessaire de déterminer dans quelle mesure les centres d'endémisme guinéens ne résultent pas, d'une part, de la position des formations montagneuses et des conséquences qu'elles peuvent avoir sur la dispersion des poissons et donc l'isolement des faunes et, d'autre part, de l'existence de conditions écologiques particulières induites par leur nature montagneuse.

Un autre point non éclairci est que, du point de vue de l'endémisme par bassin, les deux régions guinéennes sont très différentes, la région occidentale se caractérisant par un nombre d'endémiques par bassin en moyenne plus faible que dans la région orientale. Les facteurs historiques et les facteurs physiques ne permettent pas d'expliquer à l'heure actuelle cette différence. En effet il s'agit de deux régions montagneuses situées à l'emplacement supposé de zones refuges forestières et l'on devrait observer un taux d'endémiques par bassin élevé, premièrement parce que ces régions ont dû être relativement stables au cours du temps et deuxièmement parce que les bassins ont dû être isolés les uns des autres à cause du relief.

CONCLUSION A LA SECONDE PARTIE

L'étude quantitative réalisée (chapitre IV), a permis de mettre en évidence trois régions biogéographiques principales en Afrique de l'Ouest: une région guinéenne occidentale, une région sahélo-soudanienne et une région guinéenne orientale. Par rapport aux études antérieures de Roberts (1975) et de Daget & Durand (1981), cette subdivision se caractérise par une superficie plus importante de la région sahélo-soudanienne au détriment des régions guinéennes, ces dernières ne coïncidant pas totalement avec l'étendue actuelle de la forêt ombrophile, comme les auteurs cités ci-dessus le pensaient. Ces régions correspondent également à des centres d'endémisme, comme cela a été montré chapitre VII.

La similitude des peuplements entre rivières de la même région est élevée pour la région guinéenne occidentale et la région sahélo-soudanienne, plus faible pour la région guinéenne orientale. A cette tendance s'ajoute une distribution géographique non aléatoire de l'endémisme par bassin: dans la région guinéenne orientale de nombreux bassins versant possèdent plus d'endémiques par bassin qu'attendu sous l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des espèces, cela n'est pas le cas pour la région guinéenne occidentale et encore moins pour la région sahélo-soudanienne.

La richesse spécifique actuelle des rivières Ouest africaines est corrélée à la superficie du bassin versant et au débit moyen annuel (chapitre IV). Une fois ces facteurs pris en compte, il y a une répartition géographique aléatoire des rivières qui ont un surplus d'espèces, il n'est donc pas possible de mettre en évidence de régions géographiques à richesse spécifique élevée. On note cependant que les bassins sahéliens, situés le plus au nord (Nil, Sénégal, Niger) sont habités par moins d'espèces que le laisse prévoir leur superficie et leur débit.

A la lumière des résultats évoqués ici, et compte tenu de ce que l'on sait de l'histoire climatique de l'Afrique, on peut proposer le scénario suivant. Durant la dernière période sèche, avant -12000 ans, nombre de rivières ont dû voir leur débit diminuer fortement et leur ichtyofaune s'appauvrir, comme il est probable que ce fut le cas pour le Sénégal et une partie du Nil. On peut donc supposer que l'homogénéité de la faune des poissons soudaniens remonte à la dernière période humide, quand les conditions hydrologiques favorisaient les passages entre bassins, ainsi que la recolonisation des bassins appauvris en espèces à cause de la sécheresse. L'existence de restes fossiles et d'espèces relictées en des régions maintenant désertiques du Sahara montre que l'ichtyofaune sahélo-soudanienne a eu pendant les périodes humides une extension beaucoup plus grande qu'actuellement, essentiellement parce que les bassins du Tchad et du Niger avaient une superficie beaucoup plus importante (Talbot 1980). La dernière période humide étant datée de -12000 à -8000 ans, on conçoit que les espèces ayant colonisé un bassin à cette époque n'aient pas

eu le temps de se différencier, d'où le faible endémisme par bassin constaté dans cette région et la faible différenciation des populations relictives sahariennes. On conçoit également que certains bassins de cette région présentent un défaut d'espèces par rapport à ce que l'on pourrait attendre sur la base de leur superficie et de leur débit.

Il est probable également que la géographie a favorisé les échanges de faunes dans cette partie de l'Afrique. En effet le relief y est peu marqué ce qui peut favoriser les captures de rivières et l'existence de plaines d'inondation de grande superficie, phénomènes hydrologiques qui favorisent les échanges de faune entre rivières (Matthes 1964).

Si l'on suppose que certains bassins se sont asséchés au point de perdre une partie de leur ichtyofaune, ils ont dû être recolonisés à partir de rivières ayant servi de refuges. On peut faire diverses hypothèses à ce propos. La première est que ce sont les grands bassins qui ont servi de refuge, car ils n'ont pas dû s'assécher totalement. On peut penser au Nil et au Niger. Une étude de Guillet & Crowe (1985) propose des zones refuges pour les oiseaux aquatiques situées sur ces deux rivières. Une autre hypothèse est que les espèces ont trouvé refuge dans les zones montagneuses, plus arrosées: Haut Nil et Benoué (Roberts 1975). Enfin la dernière hypothèse est que les espèces ont trouvé refuge plus au Sud: Côte d'Ivoire par exemple. Des données génétiques suggèrent l'existence d'une zone refuge en Côte d'Ivoire pour *Chrysichthys maurus* où cette espèce se serait différenciée (Agnès 1988). Cependant cette espèce ne peut pas être considérée comme soudanienne aussi est-il hasardeux de généraliser. Il est difficile de choisir entre ces hypothèses en l'état actuel de nos connaissances. Seules des études de phylogénie supplémentaires et une analyse plus fine des relations biogéographiques entre bassins de la zone sahélo-soudanienne peuvent nous apporter la réponse à ces questions. Une question que l'on peut se poser à la suite de ces réflexions est de savoir quelles sont les espèces qui ont le plus profité des connections entre bassins lors des périodes humides pour étendre leur aire de répartition. Une tentative de réponse fera l'objet du chapitre VIII.

L'originalité des régions guinéennes occidentales et orientales peut s'expliquer essentiellement par l'intervention de deux types de facteurs: historiques et orographiques. Les variations climatiques qui ont affecté l'Afrique au cours du Quaternaire se sont traduites par des modifications de la couverture forestière: aux périodes humides correspondait une extension maximale, aux périodes sèches une extension minimale. L'association de certaines espèces de poissons avec la forêt est connue en Afrique de l'Ouest, même si les processus (probablement indirects) qui y conduisent ne sont généralement pas bien établis. Il est donc possible d'appliquer à ces espèces la théorie des zones refuges forestières et d'expliquer l'emplacement des régions guinéennes occidentales et orientales par la persistance de la forêt en ces endroits durant les périodes sèches. L'autre hypothèse est de considérer que l'isolement des faunes des régions guinéennes résulte d'obstacles à la dispersion qui se seraient mis en place lors de la surrection de la dorsale guinéenne ou de

la formation du mont Cameroun. Des arguments peuvent être trouvés en faveur des deux hypothèses, qui d'ailleurs ne sont pas incompatibles. Ici encore des études phylogénétiques permettraient peut-être d'avoir des éléments de réponses, au moins en ce qui concerne la durée d'isolement des faunes, qui sont très différentes dans les deux cas. En effet selon la première hypothèse le dernier facteur d'isolement remonte à la dernière période sèche (c'est à dire il y a environ 12 000 ans), alors que les événements tectoniques qui ont donné naissance à la dorsale guinéenne actuelle ont eu lieu entre le Jurassique et le Pliocène (c'est à dire entre - 150 et 3 millions d'années).

Du point de vue de l'endémisme par bassin les deux régions guinéennes sont très différentes: la région occidentale présentant peu d'endémiques par bassin contrairement à ce qui est observé dans la région orientale. Un endémisme par bassin élevé peut résulter de deux phénomènes: un isolement important des bassins les uns des autres et/ou une spéciation intense. Il n'est pas possible à l'heure actuelle de savoir lequel de ces deux processus est responsable de l'endémisme de bassin plus important de la région guinéenne orientale.

Il est bien évident que tant que nous ne disposerons pas de données phylogénétiques fines pour plusieurs groupes d'espèces, il ne sera pas possible de proposer autre chose qu'une série de scénarios plus ou moins plausibles parmi lesquels le choix sera difficile. Cependant une étude phylogénétique ne permet d'apporter des éclaircissements que pour un groupe donné. Seule la comparaison avec ce que nous apprend la zoogéographie permet de juger de la généralité éventuelle des résultats obtenus.

L'extinction et l'immigration sont deux processus qui, comme on vient de le voir, ont probablement joué un rôle important dans la constitution des ichtyofaunes en Afrique de l'Ouest. La théorie de l'équilibre insulaire met également l'accent sur ces deux processus en postulant que la richesse spécifique d'une île résulte d'un équilibre entre immigration et extinction. Si la nature insulaire des rivières ne fait pas de doute, il est peu vraisemblable, compte tenu des variations climatiques importantes qui ont eu lieu en Afrique au cours du Quaternaire, que tous les bassins soient dans un équilibre de cette sorte, d'autant plus que l'immigration n'est pas un phénomène continu mais limité à certaines occasions au cours du temps. Les processus d'extinction semblent plus compatibles avec la théorie. En effet il semblerait que des processus d'extinction superficie-dépendants soient perceptibles au niveau des fleuves Ouest-africains. La question qui se pose alors est de savoir si ces extinctions se sont faites au hasard ou, si, au contraire, elles ont touché préférentiellement certains types d'espèces, et, si cela est perceptible au niveau de l'amplitude de distribution géographique des espèces et de la variation de la composition des peuplements en fonction de la richesse spécifique des rivières. Ce sera l'objet, à l'échelle de la région sahélo-soudanienne, de la troisième partie.

TROISIEME PARTIE

INFLUENCE DES PROCESSUS D'EXTINCTION ET D'IMMIGRATION SUR LA COMPOSITION DES PEUPELEMENTS DES FLEUVES DE LA REGION SAHELO-SOUDANIENNE

INTRODUCTION A LA TROISIEME PARTIE

Dans cette partie seront abordées les études réalisées à un niveau de perception intermédiaire: celui de la région sahélo-soudanienne, telle qu'elle est définie dans le chapitre V. Le chapitre VIII traite de l'amplitude de répartition des espèces, tandis que le chapitre IX est centré sur la modification des peuplements avec la richesse spécifique des rivières. Le but de ces études, dans une optique de biogéographie insulaire, est de cerner de quelle manière les processus d'immigration et d'extinction modulent la composition des peuplements.

La région sahélo-soudanienne a été choisie pour les deux raisons suivantes: 1- pour travailler sur une zone relativement homogène quant à la composition faunistique et éviter les biais éventuels introduits par l'existence de plusieurs centres d'endémisme 2- parce que c'est la mieux connue des trois régions biogéographiques définies précédemment.

LES BASSINS VERSANTS

Les études décrites ci-après reposent sur des données de présence-absence de poissons d'eau douce dans 20 bassins situés dans la zone sahélo-soudanienne telle que définie dans la seconde partie de ce travail (chapitre V): Sénégal, Gambie, Niger, Comoé, Volta, Ouémé, Mono, Ogun, Tchad, Nil, Omo, Bandama, Sassandra, Agnébi, Mé, Boubo, Bia, San Pedro, Nero, Dodo. Les bassins du Cavally et de la Cross, bien que situés dans cette région n'ont pas été considérés à cause de leur situation intermédiaire.

LES ESPECES

Une espèce a été incluse dans l'échantillon d'analyse sous les mêmes conditions que dans la première partie, à laquelle on se reportera pour plus de détail.

Compte tenu des bassins pris en compte 363 espèces sont concernées.

Caractéristiques biologiques des espèces.

Le détail des caractéristiques biologiques des espèces considérées est donné dans l'annexe 5.

Longueur corporelle.

Comme estimation de la taille corporelle nous avons pris les longueurs standards maximales indiquées par Daget *et al* (1984 & 1986), exprimées en centimètres. Pour

deux familles, les Characidés et les Mormyridés, cette mesure n'a pas été mentionnée dans cet ouvrage, et nous avons dû la rechercher dans la littérature. Cette recherche n'ayant pas été exhaustive, toutes les espèces de ces deux familles présentes dans la zone considérée n'ont pu être prises en compte et notre échantillon d'espèces pour lesquelles nous connaissons la longueur standard maximum est de 295.

Catégorie trophique

Nous avons distingué quatre niveaux trophiques: T1- herbivores-détritivores, T2- omnivores, T3- prédateurs consommant essentiellement des invertébrés, T4- prédateurs avec une tendance plus ou moins marquée à l'ichtyophagie. La répartition des espèces dans ces catégories a été faite à partir de la synthèse de Lauzanne (1988), qui donne la position trophique des principaux genres de poissons africains. Seul le régime alimentaire des adultes a été considéré, de même qu'il n'a pas été tenu compte des variations saisonnières ou géographiques. Ont pu être ainsi classées dans une catégorie trophique 336 espèces, soit plus de 90% de l'ensemble considéré.

Tolérance à l'eau de mer

A la suite de Myers (1938) on distingue trois grandes catégories parmi les poissons d'eau douce: les espèces "périphériques" (peripheral), les espèces "secondaires" (secondary) et les espèces "primaires" (primary). Les espèces périphériques sont des espèces d'origine marine qui vivent une partie, ou la totalité, de leur cycle de vie en eau douce et qui ont conservé la faculté de se déplacer sans problèmes en eau de mer. Ces espèces n'ont pas été intégrées dans notre analyse. Les espèces secondaires sont des espèces qui vivent en eau douce mais qui peuvent à l'occasion effectuer des trajets plus ou moins longs en mer. Enfin les espèces primaires sont des espèces très intolérantes à l'eau de mer. La classification a été effectuée d'après le statut donné aux familles africaines par Roberts (1975).

Organe de respiration accessoire

Roberts (1975) a souligné l'importance que pouvaient avoir, pour expliquer la répartition des poissons d'eau douce africains, la possession d'un organe de respiration accessoire permettant d'utiliser l'oxygène de l'air et la capacité à pouvoir supporter l'eau de mer. Nous avons donc distingué les espèces possédant un organe de respiration accessoire de celles n'en possédant pas d'après les données de Roberts (1975).

CHAPITRE VIII :

ANALYSE DE L'AMPLITUDE DE REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES POISSONS D'EAU DOUCE DE LA ZONE SAHELO-SOUDANIENNE

INTRODUCTION

L'aire de répartition géographique d'une espèce est une caractéristique dont l'étude a été abordée de diverses manières. On peut par exemple s'intéresser aux facteurs physiques ou climatiques qui fixent, ou ont fixé, une limite à la répartition d'une ou de plusieurs espèces. Selon cette approche on suppose que toutes les espèces ne peuvent occuper tout l'espace géographique étudié et qu'il existe, ou a existé, des barrières à leur dispersion. On trouvera dans la littérature biogéographique un grand nombre d'exemples de telles barrières. Pour nous limiter aux poissons d'eau douce, Legendre & Legendre (1983) constatent que bon nombre de limites de répartition d'espèces québécoises coïncident avec des limites climatiques, botaniques ou géomorphologiques, tandis que, dans un contexte biogéographique différent, Daget & Ittis (1965) distinguent au sein des poissons Ouest africains des espèces dites soudaniennes "qui habitent exclusivement ou principalement les savanes de pénéplaines" et des espèces dites guinéennes "qui se rencontrent uniquement ou principalement dans les régions forestières".

Une autre approche est de considérer au contraire que toutes les espèces sont potentiellement capables d'occuper toute la zone géographique étudiée, et que l'existence d'espèces à aires de répartition plus ou moins étendues est essentiellement une question de hasard, comme on l'a supposé dans certains modèles (Sepkoski & Rex, 1974; Anderson, 1985), ou résulte de différences dans des caractéristiques intrinsèques des espèces, telles que probabilité d'extinction des populations, capacités de dispersion etc (Reaka, 1980; Brown, 1981; Brown & Maurer, 1987) ou encore d'interactions inter-spécifiques (compétition et prédation, par exemple).

Il est bien évident que ces deux approches ne sont pas incompatibles et sont bien au contraire complémentaires, mais l'emploi de l'une ou l'autre peut-être plus ou moins pertinent selon le niveau de perception auquel on se place. Selon Blondel (1986) on peut distinguer un certain nombre de subdivisions géographiques, allant du niveau de perception "continental" au niveau de perception "stationnel", à chacune correspond des niveaux d'organisation biologique et une problématique différente. Au niveau de perception continental se posent essentiellement des problèmes de délimitation de régions

biogéographiques et/ou de centres d'endémisme et les caractéristiques de la distribution géographique des espèces sont en grande partie déterminées par l'existence de barrières à la dispersion, passées ou présentes. En règle générale une approche mettant l'accent sur les processus aléatoires et les caractéristiques biologiques des espèces ne doit être abordée qu'à l'échelle d'une région dont on a de bonnes raisons de penser que les barrières climatiques, physiques ou biogéographiques n'ont qu'une faible influence sur la répartition des espèces, c'est à dire à des échelles plus grandes que celle du niveau continental. C'est probablement le cas pour les poissons d'eau douce dans la région qualifiée de sahélo-soudanienne (Durand & Lèveque, 1980) ou de "nilo-sudan" (Roberts, 1975) en Afrique de l'Ouest qui seront l'objet de cette étude. Cette région s'étend d'Ouest en Est du bassin du Sénégal au bassin de l'Omo et inclut les bassins du Niger, du Tchad, du Nil, du Sénégal, de la Gambie et de la Volta. Elle constitue une des trois principales zones d'endémisme en Afrique de l'Ouest et centrale, les deux autres étant les régions guinéennes occidentale et orientale (chapitre V). La délimitation de ces zones résulte probablement de l'action conjointe de barrières géographiques (montagnes) et de l'existence de zones refuges Quaternaires (chapitre VII). L'existence de barrières à la dispersion, passées ou présentes, entre ces trois régions ne fait pas de doute. En revanche la région sahélo-soudanienne se caractérise par une homogénéité importante de sa faune, signalée à diverses reprises (Matthes, 1964; Roberts, 1975), laissant supposer l'existence de contacts passés fréquents entre les bassins versants, argument favorable à l'hypothèse que l'ensemble de cette région fut potentiellement colonisable par toutes les espèces. Un argument supplémentaire est l'existence de plusieurs espèces que l'on rencontre dans la plupart des rivières de cette zone.

Un ensemble de fleuves peut être considéré comme un système d'îles biogéographiques, les bassins versants étant isolés les uns des autres par des barrières (terre ferme, milieu marin) difficilement franchissables par des organismes strictement d'eau douce (Sepkoski & Rex, 1974). Dans ce contexte les rivières africaines ont déjà fait l'objet de quelques études, centrées essentiellement sur la richesse spécifique (Daget & Iltis, 1965; Welcomme, 1979; Livingstone *et al.*, 1982; Hugueny, 1989 et chapitre IV). En Afrique de l'Ouest il a été ainsi montré que la richesse spécifique d'une rivière est liée à la superficie de son bassin versant et à son débit (Hugueny, 1989 a et chapitre IV). La nature insulaire des rivières étudiées dans ce chapitre nous amènera donc à discuter l'amplitude de répartition géographique des espèces essentiellement en termes d'immigration et d'extinction.

Nous mettrons l'accent sur l'amplitude de répartition géographique des espèces et nous n'étudierons pas d'autres aspects tels que la concordance des aires de répartition ou, au contraire, l'existence d'espèces à distribution exclusive ou vicariante. Nous tenterons de

répondre à trois questions principales relatives à l'amplitude de répartition géographique des poissons sahélo-soudaniens.

Premièrement nous essaierons de savoir si la distribution de fréquence des aires de répartition peut s'expliquer à partir d'un modèle stochastique où toutes les espèces sont équivalentes quant à leurs capacités de colonisation. En effet Sepkoski & Rex (1974) ont montré qu'à l'aide d'un modèle Monte Carlo, basé sur l'hypothèse d'espèces équivalentes quant à leurs probabilités d'extinction et d'immigration, il était possible de générer des distributions de fréquence du nombre de rivières habitées proches de celle observée chez des bivalves d'eau douce Nord américains. Avant de s'intéresser aux facteurs liés à l'amplitude de répartition, il convient donc d'étudier jusqu'à quel point cette caractéristique peut s'expliquer par l'intervention de processus purement stochastiques. Le modèle stochastique proposé ici peut être considéré alors comme un modèle "nul" ou "neutre", modèle de référence élaboré à partir d'un minimum d'hypothèses.

Le second point abordé sera de déterminer si certaines caractéristiques biologiques sont associées à une grande amplitude de répartition géographique. Pour un certain nombre de groupes zoologiques il existe, par exemple, une corrélation significative entre la taille corporelle et la superficie de l'aire de répartition (Van Valen, 1972; Reaka, 1980; Brown, 1981; Brown & Maurer, 1987; McAllister *et al.*, 1986). Les caractéristiques d'une espèce qui sont *a priori* capables d'influer sur l'amplitude de répartition géographique sont celles liées à la probabilité d'extinction et aux capacités de dispersion. Dans la deuxième partie de ce chapitre on tentera de trouver, parmi un ensemble de caractéristiques biologiques, celles qui seront le plus corrélées avec l'amplitude de répartition géographique. Ces caractéristiques seront choisies de telle sorte qu'elles soient susceptibles d'être associées, de manière générale, ou plus particulièrement pour les poissons Ouest-africains, aux probabilités d'extinction et d'immigration.

Troisièmement nous porterons notre attention sur la prépondérance, dans les peuplements à richesse spécifique peu élevée, d'espèces à vaste aire de répartition qui a été signalée à diverses reprises (Rosenzweig, 1975; Blondel, 1986; Patterson & Atmar, 1986). Les simulations effectuées par Patterson & Atmar (1986) indiquent qu'une tendance similaire doit être attendue dans des peuplements engendrés aléatoirement à partir d'un ensemble d'espèces à amplitudes de répartition inégales. Nous tenterons donc dans ce travail, d'une part de vérifier si l'amplitude de répartition moyenne des espèces résidentes d'un bassin augmente si la richesse spécifique diminue, et d'autre part de comparer cette évolution avec celle obtenue s'il y a distribution aléatoire des espèces.

METHODES

Données de base et définitions.

On se reportera à l'introduction de la troisième partie pour avoir la liste des 20 bassins versants considérés dans cette étude ainsi que la manière dont on a sélectionné les 363 espèces et déterminées leurs caractéristiques biologiques.

Pour chaque espèce on a calculé le nombre de bassins où elle est représentée. Cette valeur sera par la suite considérée comme étant une mesure de l'amplitude de répartition géographique. Cette mesure est donc différente de la superficie de l'aire de répartition, mais elle présente ici deux avantages. Tout d'abord elle est la mieux adaptée à nos données de présence-absence par bassin à partir desquelles il est très difficile, voire impossible, de calculer la superficie de l'aire de répartition des espèces. D'autre part, compte tenu du mode de dispersion des poissons d'eau douce, une telle mesure intègre probablement plus d'informations biogéographiquement pertinentes que la simple mesure de l'aire de répartition. Si la dispersion à l'intérieur d'un bassin versant ne présente généralement pas de difficulté particulière, en l'absence de barrières physiques notables (chutes par exemple), le passage vers un bassin voisin est plus délicat. Il nécessite, soit la capacité de franchir la ligne de séparation des eaux par la terre ferme, soit la capacité de survivre en eau de mer pour passer d'une embouchure à l'autre, soit un contact entre les deux bassins versants (lagune, plaine d'inondation, capture, cf Matthes 1964). Par conséquent on doit s'attendre à ce qu'une espèce ayant de grandes capacités de colonisation soit présente dans un grand nombre de bassins. Cet indice a, en revanche, l'inconvénient de donner le même poids à des rivières dont les bassins versants ont des superficies très diverses, comme c'est le cas dans notre échantillon.

Les caractéristiques biologiques pour lesquelles une corrélation avec l'amplitude de répartition a été recherchée sont au nombre de quatre. La taille corporelle a été retenue car pour de nombreux groupes, dont les poissons, une corrélation positive entre cette variable et la superficie de l'aire de répartition a été reportée (Van Valen, 1972; Reaka, 1980; Brown, 1981; McAllister et al., 1986; Brown & Maurer, 1987). D'autre part on considère généralement que les risques d'extinction d'une espèce augmentent avec la taille corporelle (Fowler & MacMahon, 1982; Glazier, 1987), du fait d'un lien inverse entre la taille des populations et la taille corporelle. La deuxième variable choisie est le niveau trophique, que l'on considère souvent comme associé aux risques d'extinction (Fowler & MacMahon, 1982; Glazier, 1987). Les espèces en haut de pyramide trophique doivent être sujettes à des risques d'extinction plus importants car elles sont généralement représentées par des populations de faible densité. Roberts (1975) a souligné

l'importance que pouvaient avoir, pour expliquer la répartition des poissons d'eau douce africains, la possession d'un organe de respiration accessoire permettant d'utiliser l'oxygène de l'air et la capacité à pouvoir supporter l'eau de mer. Nous avons donc distingué les espèces possédant un organe de respiration accessoire de celles n'en possédant pas. Enfin nous avons distingué les espèces "primaires " des "secondaires" (voir introduction à la troisième partie, "tolérance à l'eau de mer").

Simulations Monte Carlo.

Le but est de créer des peuplements par distribution aléatoire des espèces en respectant deux contraintes. La première est que chaque bassin conserve le même nombre d'espèces, la seconde est que chaque espèce conserve la même amplitude de répartition, ces valeurs étant celles relevées dans la matrice de présence-absence observée (363 espèces x 20 bassins). Le maintien de ces contraintes est justifié d'une part parce que les bassins présentent des différences de richesse spécifique qui ne sont pas dues au hasard mais à leurs caractéristiques (superficie et débit, Daget & Ittis, 1965; Welcome, 1979; Livingstone *et al.*, 1982; Hugueny, 1989 a et chapitre IV) et d'autre part parce que les différences dans l'amplitude de répartition géographique des espèces ne résultent pas non plus de fluctuations aléatoires (cette étude).

Pour ce faire nous avons réalisé des simulations selon l'algorithme décrit par Connor & Simberloff (1979 et chapitre III).

La taille de l'échantillon a été fixée à 100, valeur pour laquelle les moyennes simulées sont stabilisées, si le nombre de permutations est de 10000. Pour chaque bassin, outre l'amplitude de répartition moyenne simulée, on a noté la proportion de fois où les valeurs simulées ont été supérieures à la valeur observée (psup). Cette mesure, mieux qu'un écart type, donne une idée de la dispersion des valeurs observées par rapport aux valeurs simulées. Si la corrélation entre le nombre de fois où les simulations ont donné des valeurs supérieures à celle observée (psup) et la richesse spécifique est significative alors on accepte l'hypothèse d'une relation entre amplitude de répartition moyenne et richesse spécifique incompatible avec le modèle Monte Carlo. Une relation positive est l'indication d'une diminution moins rapide de l'amplitude de répartition en fonction de la richesse spécifique qu'attendue sous le modèle nul; une relation négative est significative d'une diminution plus rapide.

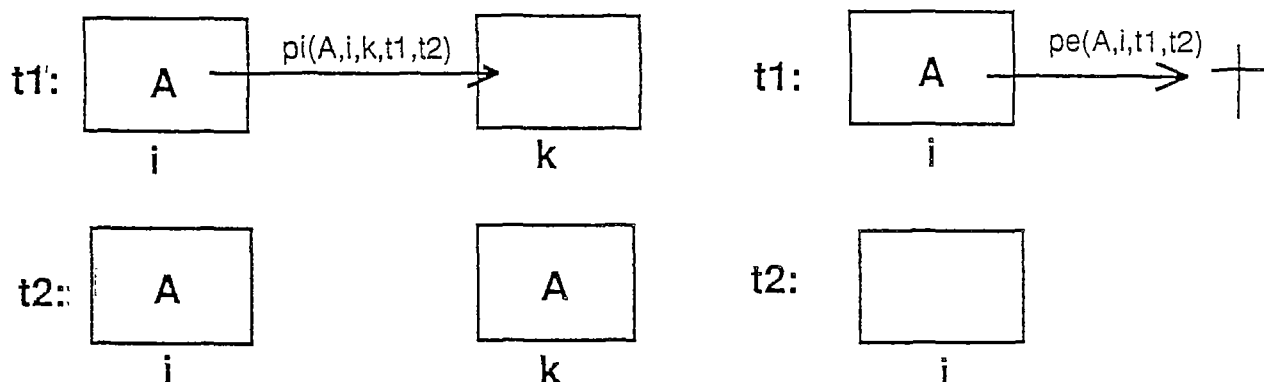


Figure 32: Schématisation des processus qui peuvent conduire à l'augmentation ou à la diminution du nombre de rivières habitées par une espèce de poisson.

Modèle stochastique.

Le modèle décrit ici et en annexe s'inspire en grande partie de celui proposé par Sepkoski & Rex (1974), même si la résolution en est différente, par les processus de Markov au lieu de simulations Monte Carlo.

Les processus conduisant à l'augmentation ou à la diminution du nombre de rivières habitées par une espèce de poisson sont schématisés dans la figure 32. Deux paramètres sont importants : $pe(A,i,t1,t2)$ qui est la probabilité pour l'espèce A de s'éteindre dans le bassin i entre le temps t1 et le temps t2, et $pi(A,i,k,t1,t2)$ qui est la probabilité de colonisation du bassin i par l'espèce A à partir du bassin k entre le temps t1 et le temps t2. On fera les suppositions suivantes: pe et pi sont indépendants de a, de i, et de k. C'est à dire que l'on suppose que toutes les espèces, dans un intervalle de temps donné ont les mêmes probabilités d'extinction et d'immigration et ce quels que soient les bassins où elles sont présentes. Notre modèle sera donc basé sur les deux paramètres suivants: pe , la probabilité d'extinction d'une espèce dans une rivière par intervalle de temps, et pi , la probabilité qu'une espèce immigrer d'un bassin où elle est présente dans un bassin où elle est absente durant l'intervalle de temps considéré.

A partir de ces deux paramètres, et en supposant que le nombre d'espèces est constant au cours du temps, il est possible, grâce à un modèle stochastique décrit plus en détail en

annexe, de déterminer une distribution stable des fréquences d'amplitude de répartition, caractéristique qui nous intéresse ici.

Le modèle décrit ici s'appuie sur un certain nombre de suppositions dont la validité peut-être contestable. Si, comme le prévoit la théorie de l'équilibre dynamique insulaire (Mac Arthur & Wilson, 1967), les risques d'extinction des populations augmentent quand la superficie du bassin versant diminue, on ne peut pas, comme nous l'avons fait, considérer que pe est indépendant du bassin, d'autant plus que nous nous intéressons à un échantillon de bassins versants de superficies très disparates. De même pi doit dépendre vraisemblablement de la distance entre bassins. La comparaison des résultats de notre modèle avec celui proposé par Sepkoski & Rex (1974) qui prend en compte les relations spatiales entre bassins nous porte à croire que cela ne modifie pas sensiblement l'allure des distributions de fréquence, pour une moyenne d'amplitude de répartition donnée. Considérer qu'il existe un équilibre strict au cours du temps de la richesse spécifique dans l'ensemble des bassins étudiés, est probablement une approximation de la réalité. Il est cependant vraisemblable qu'une tendance à l'équilibre existe dans la mesure où des relations aire-espèces nettes ont été signalées pour les rivières africaines (Welcome, 1979; Livingstone *et al.*, 1982; Hugueny, 1989 a et chapitre IV) ce qui porte à croire que le nombre d'espèces ne peut pas dépasser un certain seuil dans une zone géographique donnée.

Le modèle développé ici n'a pas pour but de modéliser strictement la répartition de poissons dans un système de rivières particulier, mais de servir en quelque sorte de référence d'une situation idéale où un minimum de facteurs interviennent, afin, par comparaison, de mieux interpréter les données réelles.

Régressions multiples.

La recherche des caractéristiques biologiques corrélées avec l'amplitude de répartition géographique a été effectuée à l'aide de deux modèles de régression. Le premier consiste en une régression du nombre de bassins habités en fonction des quatre variables explicatives retenues: longueur (Lg), catégorie trophique (Tr), possession d'un organe de respiration accessoire (Re), tolérance à l'eau de mer (To). Les variables qualitatives ont été codées de la manière suivante. Re prend la valeur 1 si l'espèce possède un organe de respiration accessoire, 0 dans le cas contraire. To prend la valeur 1 si l'espèce appartient au groupe des poissons primaires, 0 s'il s'agit d'une espèce secondaire. Tr prend 4 valeurs codées de 1 à 4 qui donnent une idée de la position dans la pyramide trophique: 1 si l'espèce est phytophage-détritivore, 2 si elle est omnivore, 3 s'il s'agit d'un prédateur consommant essentiellement des invertébrés, 4 s'il s'agit d'un prédateur présentant une tendance à

l'ichtyophagie. Ce codage permet de tester s'il existe une relation linéaire entre le nombre de bassins habités et la position dans la pyramide trophique. Le second modèle est identique au premier à l'exception du codage de la variable Tr qui est réalisé de telle sorte que l'on puisse tester un effet de l'appartenance à une catégorie trophique sur l'amplitude de répartition. Pour ce faire nous remplaçons Tr par trois variables indicatrices prenant chacune la valeur 0 ou 1 ("dummy variables", Draper & Smith, 1966): DTr1, DTr2, DTr3. Les variables DTr1, DTr2 et DTr3 prennent respectivement les valeurs 0, 0 et 0 si l'espèce est omnivore; 1, 0 et 0 si l'espèce est un prédateur à tendance ichtyophage; 0, 1 et 0 s'il s'agit d'une espèce phytophage-détritivore; 0, 0 et 1 s'il s'agit d'un prédateur consommant essentiellement des invertébrés.

Pour savoir si l'ensemble des variables indicatrices des catégories trophiques a une contribution significative, en plus de l'action éventuelle d'autres variables, le test F suivant a été utilisé

$$F(p-q, n-p-1) = \frac{(R_p^2 - R_{p-q}^2) / (p-q)}{(1 - R_p^2) / (n-p-1)}$$

où p représente le nombre total de variables intégrées dans l'analyse, q le nombre de variables moins les trois variables trophiques et n le nombre d'observations.

Pour chacun des modèles une sélection des variables par une procédure pas à pas ascendante a également été effectuée. A chaque itération la variable présentant la plus forte corrélation partielle avec la variable dépendante est recherchée et elle est incluse dans le modèle seulement si la contribution est significative au seuil de 5%. Quand aucune variable ne peut être ajoutée au modèle la procédure est terminée. Dans le cas du modèle 2, les trois variables indicatrices de la catégorie trophique ont été incluses ou retirées ensemble du modèle, leur contribution commune est testée de la manière décrite ci-dessus.

RÉSULTATS

Modèle stochastique

Un certain nombre de valeurs de p_e et de p_i ont été étudiées. Il n'a pas été surprenant de constater que si p_e , la probabilité d'extinction, diminue l'amplitude de répartition moyenne augmente. Il en est de même si p_i , la probabilité d'immigration, augmente.

Il est plus intéressant de se pencher sur l'évolution de la forme de la distribution des fréquences d'amplitude de répartition géographique à mesure que le nombre de bassins occupés en moyenne augmente. La figure 33 résume pour une probabilité d'extinction constante, fixée à 0,1, l'évolution de la distribution des fréquences d'amplitude de

Amplitude de répartition

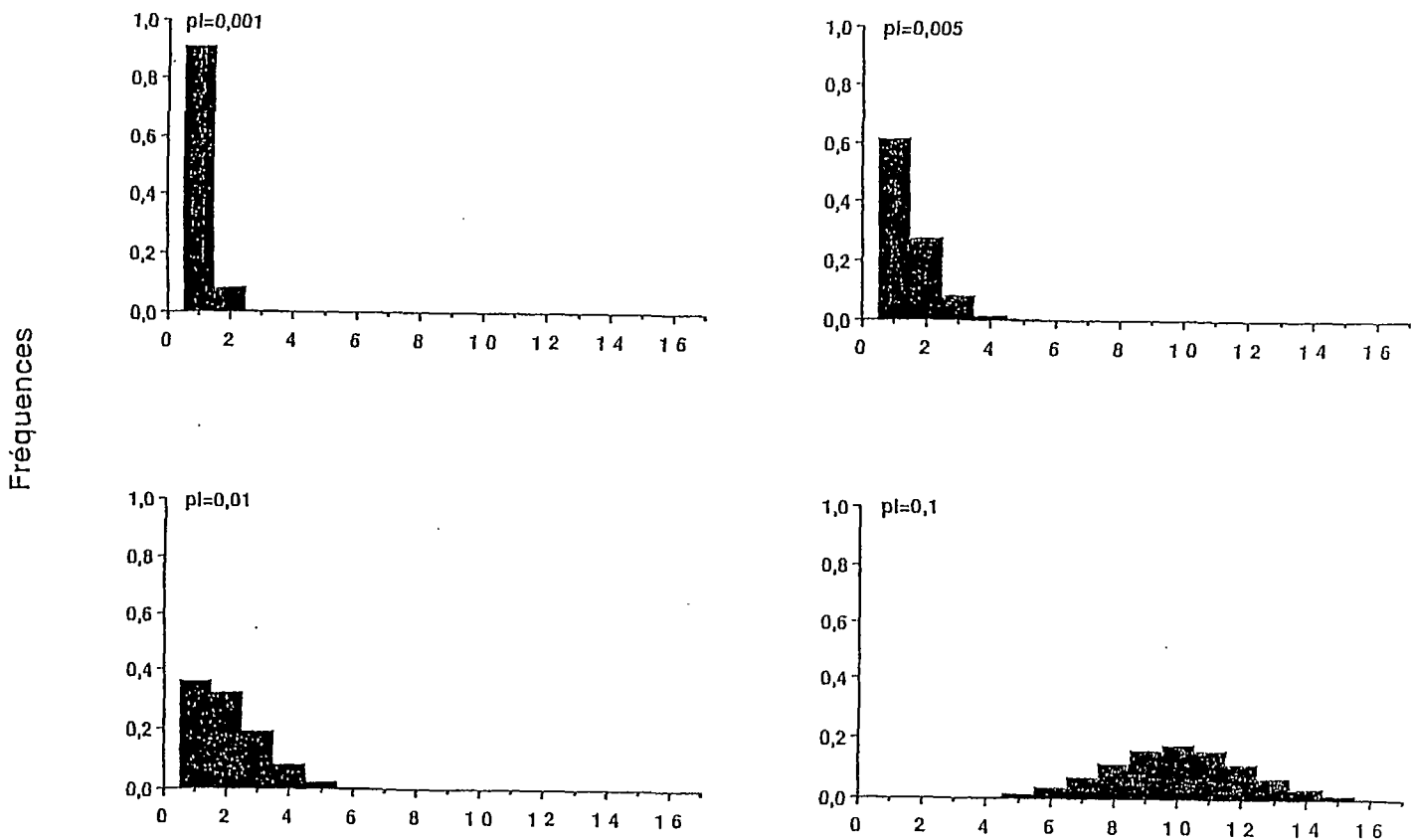


Figure 33: Distribution des fréquences d'amplitude de répartition obtenues à partir du modèle stochastique pour quatre valeurs de π , π étant fixé à 0,1.

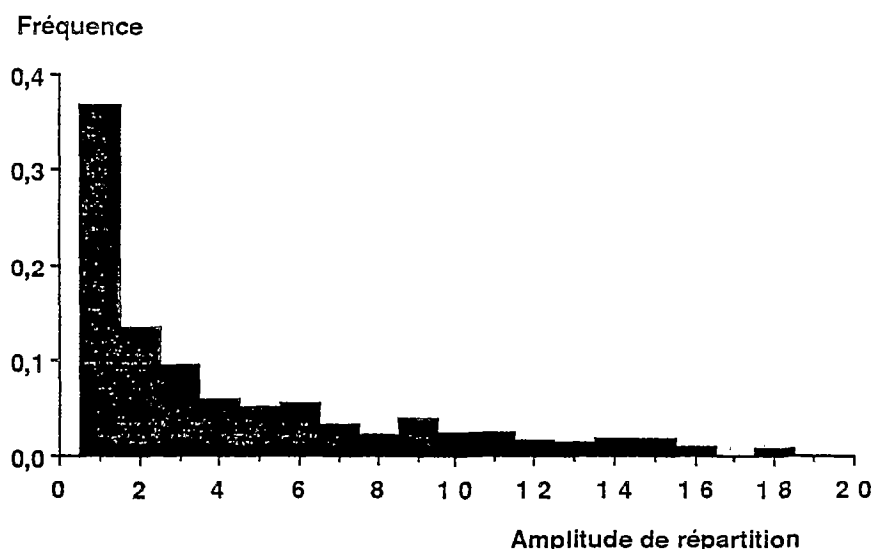


Figure 34: Distribution des fréquences de l'amplitude de répartition géographique de 363 espèces de poissons de la zone sahélo-soudanienne.

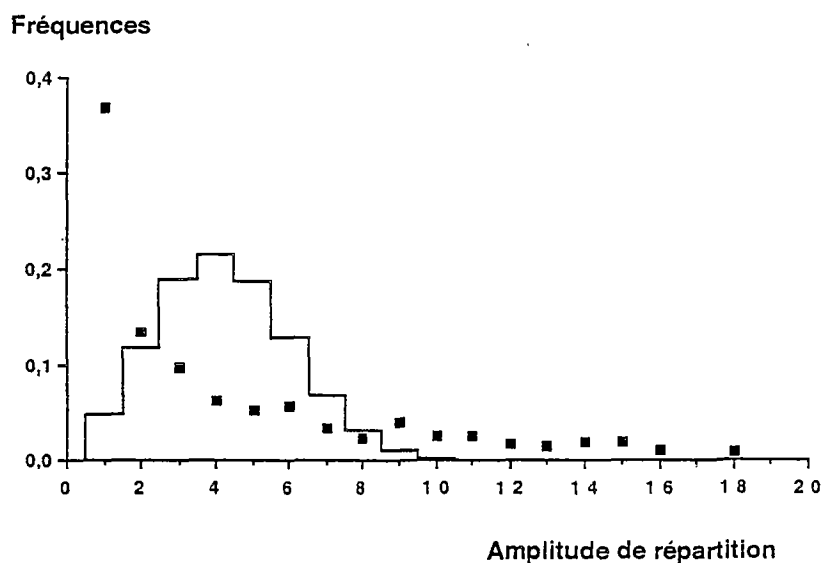


Figure 35: Comparaison de la distribution de fréquence de l'amplitude de répartition géographique observée (points) avec une distribution de même moyenne obtenue par le modèle stochastique où $p_e=0,1$ et $p_i=0,027$ (histogramme).

répartition à mesure que la probabilité d'immigration augmente. Il apparaît que pour de petites valeurs d'amplitude de répartition, la distribution des fréquences peut être assimilée grossièrement à une fonction puissance négative, puis à mesure que l'amplitude de répartition moyenne augmente elle se transforme en une distribution unimodale symétrique. Une évolution similaire est observée si la probabilité d'immigration est maintenue constante et si la probabilité d'extinction diminue.

Voyons maintenant à quel point le modèle stochastique peut rendre compte de la distribution des fréquences de l'amplitude de répartition géographique observée chez les poissons de la zone sahélo-soudanienne. Celle-ci est représentée en figure 34. Elle est très bien représentée par une fonction puissance négative ($r=0,98$). On notera l'abondance des espèces à faible amplitude de répartition. Le modèle stochastique ne donne une distribution qui s'y apparente, c'est à dire proche d'une fonction puissance, que pour de faibles valeurs d'amplitude de répartition.

La figure 35 représente la distribution observée et une distribution produite par le modèle stochastique ayant une moyenne de 4,3, c'est à dire identique à la moyenne observée. Il apparaît que 1- la distribution donnée par le modèle est unimodale symétrique, et donc très différente de la distribution observée; 2- la variance donnée par le modèle est plus faible que celle observée. Une moyenne de 4,3 peut être obtenue par une infinité de couples p_e et p_i , mais un balayage de l'espace des paramètres ne nous a pas permis de trouver un couple de paramètres donnant une distribution foncièrement différente de celle décrite ci-dessus.

Recherche des caractéristiques associées à une grande amplitude de répartition géographique.

La distribution des amplitudes de répartition ne suivant pas une loi normale, au vu de la figure 34, nous avons effectué une transformation log de cette variable. La longueur corporelle n'étant pas non plus distribuée normalement mais plutôt log-normalement (Eadie *et al.*, 1987) cette variable a également subi une transformation log. Les autres variables n'ont pas été transformées.

Les résultats de la régression du log de l'amplitude de répartition en fonction des quatre variables explicatives (modèle de régression no 1) sont donnés dans le tableau 13. Seul le log de la longueur corporelle présente un coefficient de corrélation partiel significatif. Par conséquent les poissons de grande taille ont tendance à avoir une plus grande amplitude de répartition géographique (figure 36). Une fois l'effet de la taille pris en compte par le modèle le fait d'appartenir au groupe des espèces primaires ou à celui des espèces secondaires n'a pas d'effet significatif sur l'amplitude de répartition. Le fait de posséder ou

Variables	Coefficients	p (%)
Log Lg	0,306	<0,01
Fe	-0,064	39,56
To	-0,001	98,69
Tr	0,058	5,09
Origine:	0,006	
R multiple:	0,339	
p (%):	<0,01	

Tableau 13: Résultats de la régression du log de l'amplitude de répartition géographique en fonction de 4 caractéristiques biologiques selon le modèle 1 (voir texte). Se reporter au texte pour l'abréviation des variables.

Variables	Coefficients	p (%)
Log Lg	0,282	<0,01
Origine:	0,166	
r	0,319	
p (%):	<0,01	

Tableau 14: Résultats de la régression pas à pas du log de l'amplitude de répartition géographique en fonction de 4 caractéristiques biologiques selon le modèle 1 (voir texte). Une seule variable est intégrée dans l'équation: log Lg. Se reporter au texte pour l'abréviation des variables.

Variables	Coefficients	p (%)
Log Lg	0,320	<0,01
Re	-0,060	43,21
To	0,005	92,55
DTr1	0,079	42,99
DTr2	-0,027	74,25
DTr3	0,094	7,12
Origine:	0,085	
R multiple:	0,342	
p (%):	<0,01	
Contribution des variables trophiques		
F(288,3):	2,92	
p(%):	<5	

Tableau 15: Résultats de la régression du log de l'amplitude de répartition géographique en fonction de 4 caractéristiques biologiques selon le modèle 2 (voir texte). Se reporter au texte pour l'abréviation des variables.

Variables	Coefficients	p (%)	
Log Lg	0,302	<0,01	Contribution des variables trophiques
DTr1	0,086	38,60	
DTr2	-0,015	84,82	
DTr3	0,093	7,10	F(290,3): 2,85
Origine:	0,100		p(%): <5
R multiple:	0,339		
p (%):	<0,01		

Tableau 16: Résultats de la régression pas à pas du log de l'amplitude de répartition géographique en fonction de 4 caractéristiques biologiques selon le modèle 2 (voir texte). log Lg et l'ensemble des variables trophiques sont intégrées dans l'équation. Se reporter au texte pour l'abréviation des variables.

Amplitude de répartition

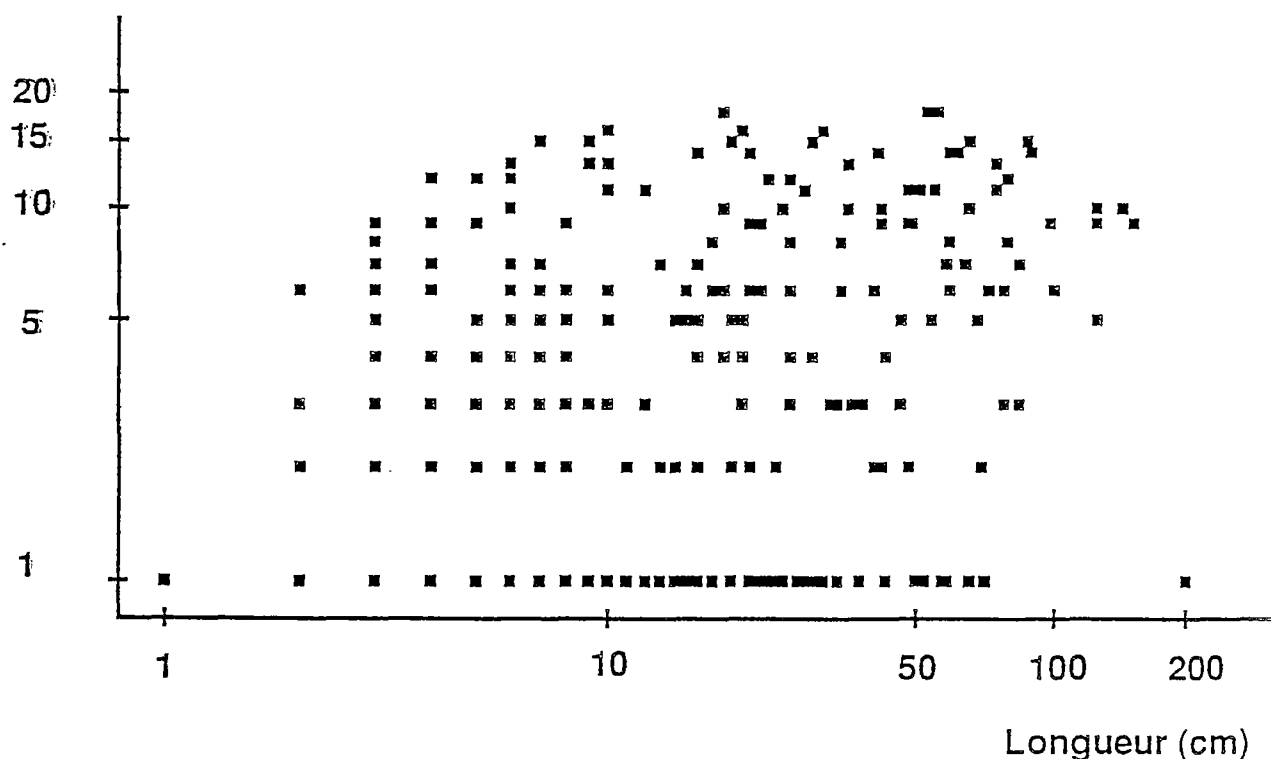


Figure 36: Relation entre le nombre de rivières habitées et la longueur corporelle maximale chez 295 espèces de poissons de la zone sahélo-soudanienne. Abscisses et ordonnées sont représentées en échelle logarithmique.

non un organe de respiration accessoire est sans effet également sur l'amplitude de répartition. Le coefficient de régression attaché à Tr n'est pas significatif (de justesse), il n'y a donc pas de relation linéaire entre la position dans la pyramide trophique et l'amplitude de répartition. Si une régression pas à pas ascendante est effectuée, ce résultat n'est pas modifié puisque seul le log de la longueur est intégré dans le modèle (tableau 14).

Selon le modèle de régression no 2, que l'on considère le modèle incluant toutes les variables (tableau 15) ou la procédure pas à pas (tableau 16) les résultats sont identiques: le log de la longueur et la catégorie trophique contribuent tout deux significativement à la variation du log de l'amplitude de répartition géographique. D'après l'examen des coefficients de corrélation ce sont les prédateurs consommant essentiellement des invertébrés qui, à longueur égale, ont la plus grande amplitude de répartition, suivis par les prédateurs à tendance ichtyophages, les omnivores puis les herbivores-détritivores.

Amplitude de répartition géographique moyenne et richesse spécifique.

Le tableau 17 donne la richesse spécifique, l'amplitude de répartition moyenne des espèces résidentes ainsi que les résultats des simulations Monte Carlo. Si pour chaque bassin on calcule l'amplitude de distribution géographique moyenne des espèces qui y résident, on constate qu'elle varie inversement avec la richesse spécifique du bassin (figure 37). Plus un bassin est pauvre en espèces et plus il abrite d'espèces à vaste aire de répartition.

Cependant si l'on effectue des simulations Monte Carlo selon le protocole décrit dans la partie "méthodes", on observe qu'ici aussi l'amplitude de répartition moyenne diminue avec une augmentation de la richesse spécifique. Les valeurs simulées peuvent être ajustées par une fonction exponentielle avec un coefficient de corrélation de 0,99. La valeur très élevée du coefficient de corrélation suggère que le nombre de simulations effectuées a été suffisant pour mettre en évidence une relation nette entre amplitude de répartition moyenne et richesse spécifique, et que celle-ci peut être résumée très avantageusement par la relation exponentielle. Le coefficient de régression entre le nombre de simulations donnant des valeurs supérieures aux valeurs observées et la richesse spécifique n'est pas significatif ($r=0,20$), la relation amplitude de répartition moyenne-richeesse spécifique observée sur les 20 bassins étudiés ne diffère pas de celle produite par le modèle Monte-Carlo. Pour s'en convaincre encore, il suffit de comparer la fonction exponentielle ajustée aux données observées avec celle ajustée aux données simulées: les courbes qui les représentent sont quasiment superposées (figure 37).

DISCUSSION

Distribution de fréquence des amplitudes de répartition

Des distributions de fréquence de la superficie des aires de répartitions ont été publiées pour divers groupes zoologiques, citons les poissons d'eau douce, les amphibiens, les reptiles et les mammifères des Etats Unis (Anderson, 1985), ainsi que les oiseaux australiens (Schoener, 1987). Ces distributions ont toutes un air de ressemblance et on les regroupe généralement sous la dénomination d' "hollow curve". Il s'agit de courbes que l'on peut représenter plus ou moins par une fonction exponentielle ou une fonction puissance négative. La distribution des fréquences d'amplitude de répartition géographique des poissons d'eau douce de la zone sahélo-soudanienne a une allure semblable à ces "hollow curves", confirmant ainsi la généralité de ce type de distribution et que Schoener (1987)

Bassin	Richesse spécifique	Amplitude de répartition moyenne observée	Amplitude de répartition moyenne simulée	psup (voir texte)
Nil	126	5,61	7,64	1,00
Tchad	125	7,12	7,61	1,00
Omo	50	6,76	9,78	1,00
Sénégal	109	8,19	8,05	0,33
Gambie	84	8,70	8,80	0,68
Dodo	18	10,22	11,37	0,89
Nero	21	10,76	10,89	0,48
San Pedro	26	11,61	11,06	0,24
Sassandra	74	9,83	9,07	0,02
Boubo	45	11,08	10,17	0,03
Bandama	86	10,12	8,75	0,00
Agnébi	56	10,48	9,83	0,06
Mé	52	10,67	9,90	0,02
Comoé	88	9,78	8,70	0,00
Bia	44	10,72	10,05	0,09
Volta	137	7,78	7,35	0,00
Mono	50	10,84	10,06	0,04
Ouemé	91	8,71	8,54	0,31
Ogun	68	8,60	9,35	0,97
Niger	212	5,85	5,90	0,73

Tableau 17: Nombre d'espèces, amplitude de répartition géographique moyenne des espèces résidentes observée et simulée, proportion de fois où la valeur d'amplitude simulée a été supérieure à la valeur observée (psup) pour les 20 bassins étudiés. A l'exception du Nil, du Tchad et de l'Omo les bassins sont ordonnés en fonction de la position de leur embouchure le long de la côte Atlantique.

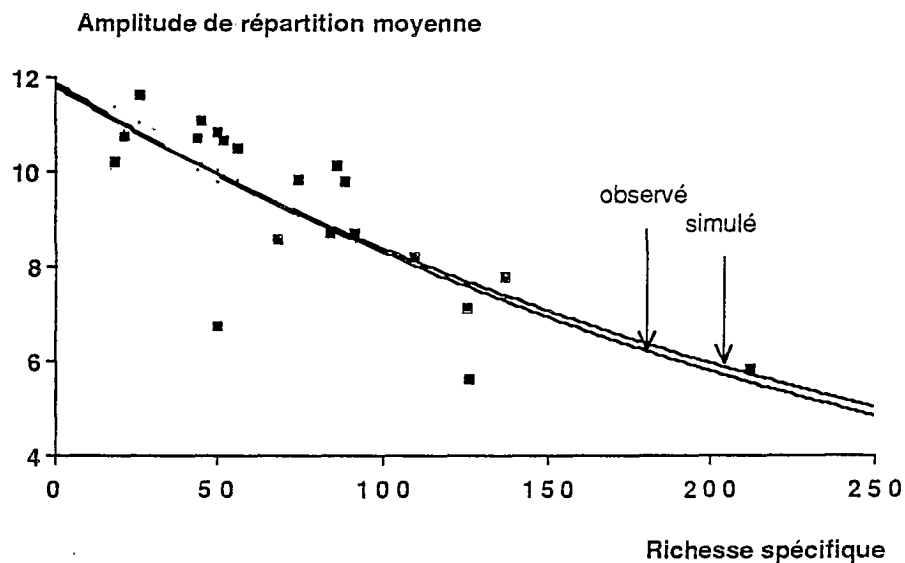


Figure 37: Amplitude de répartition géographique moyenne des espèces résidentes en fonction de la richesse spécifique dans 20 rivières sahélo-soudaniennes. Les points représentent les valeurs observées. Les courbes correspondent à l'ajustement d'une fonction exponentielle aux données observées et aux données simulées (non représentées).

appelle une "macroscopic rule ". Un des objectifs du biogéographe qui s'intéresse à ces problèmes sera d'expliquer la généralité de cette distribution et de comprendre les mécanismes qui en sont à l'origine. Nous allons discuter dans les lignes qui vont suivre de l'apport de l'étude de l'amplitude de répartition géographique des poissons Ouest-africains à cette problématique.

Pour certaines valeurs des paramètres d'extinction et d'immigration du modèle stochastique, il est possible d'obtenir des distributions d'amplitude de répartition qui se rapprochent d'une exponentielle négative. Le modèle permet donc de produire des distributions où beaucoup d'espèces sont peu répandues, comme cela est souvent observé. On peut donc suggérer que les "hollow curves" ne présentant pas un étalement important de leur queue de distribution sont susceptibles d'être explicables en terme de processus aléatoires jouant sur un pool d'espèces "équivalentes". Ce n'est pas le cas de nos données puisque le modèle ne permet pas d'expliquer toute la variabilité de l'amplitude de répartition des espèces de poissons de l'Afrique de l'Ouest.

Comme dans tout modèle un certain nombre d'hypothèses peuvent apparaître comme irréalistes ou au mieux comme des approximations de la réalité. On peut en relever un certain nombre dans notre modèle, comme nous l'avons souligné lors de sa description. Mais, au vu des résultats, et notamment de la surdispersion des valeurs observées par rapport à celles modélisées, l'hypothèse qui peut être le plus vigoureusement contestée est celle considérant toutes les espèces comme équivalentes dans leurs capacités d'immigration et dans leurs risques d'extinction. A l'examen des autres "hollow curves" publiées, une conclusion similaire semble pouvoir être émise.

Le modèle Monte Carlo de Sepkoski & Rex (1974) permet également d'engendrer des distributions qui se rapprochent, par l'allure, de la distribution observée. Cependant, bien que ces auteurs ne se soient pas livrés à une telle comparaison, il semble qu'ici aussi le modèle ne permette pas de rendre compte de toute la variabilité observée. Anderson (1985) en employant une approche par les chaînes de Markov, différente de la nôtre, a réussi à obtenir des distributions de fréquence des aires de répartition ayant une allure très proche de celles observées. Son modèle ne repose pas sur des processus biologiques simples (réductibles en termes de capacités de colonisation) aussi est-t-il très difficile d'en tirer un enseignement.

Il nous semble que la généralité de la distribution de type "hollow curve" doit résulter d'une autre loi macroscopique à savoir que les petites espèces sont plus nombreuses que les grandes (Van Valen, 1972). La figure 38 représente la distribution des longueurs corporelles des 296 espèces retenues dans cette analyse, on constatera une similitude d'allure avec la courbe représentant la distribution des amplitudes de répartition géographique (comparer avec la figure 34). Sachant que longueur corporelle et

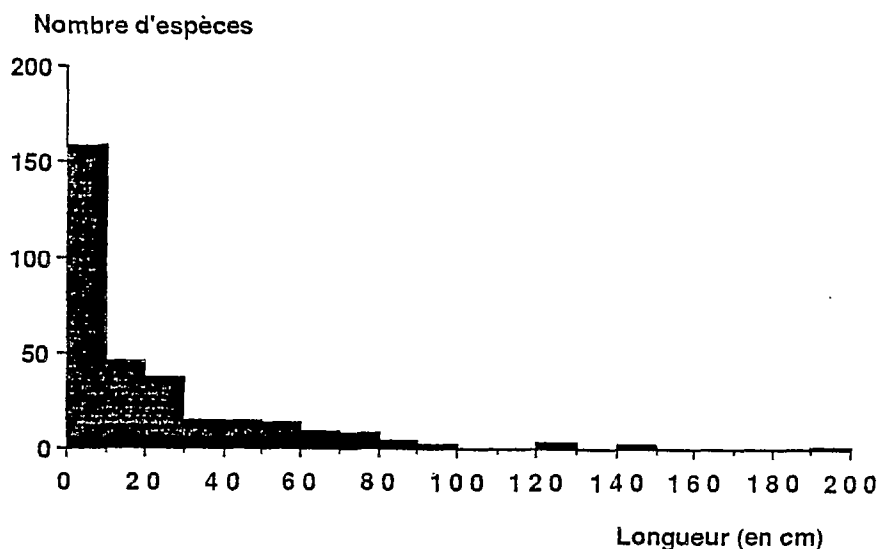


Figure 38: Répartition de 295 espèces de poissons de la zone sahélo-soudanienne en classes de longueur corporelle.

amplitude de répartition sont corrélées comme nous l'avons montré, un tel résultat ne surprendra pas. Il est possible que les "hollow curves" signalées dans la littérature puissent-être la conséquence de processus similaires puisque pour de nombreux groupes il existe une corrélation entre taille corporelle et superficie de l'aire de répartition (Van Valen, 1973; Reaka, 1980; Brown, 1981; Brown & Maurer, 1987; McAllister *et al.*, 1986).

Amplitude de répartition et caractéristiques biologiques.

Les résultats du modèle stochastique nous encouragent à considérer les espèces comme n'étant pas un groupe homogène quant à leurs capacités de colonisation. Une confirmation peut être obtenue en trouvant des caractéristiques biologiques corrélées à l'amplitude de répartition géographique et que l'on pourrait associer à des différences dans les taux d'extinction ou d'immigration. Un facteur pour lequel nous avons pu mettre en évidence une corrélation significative avec l'amplitude de répartition est la taille corporelle. Ce résultat semble cohérent avec ceux obtenus par Brown (1981), Brown & Maurer (1987), McAllister *et al.* (1986) qui ont signalé une corrélation significative entre superficie de l'aire de répartition et taille corporelle chez respectivement les mammifères terrestres, les oiseaux, et les poissons d'eau douce, tous trois en Amérique du Nord. Comme nous allons le voir cette cohérence n'est que partielle, dans la mesure où elle ne résulte vraisemblablement pas de l'action des mêmes facteurs chez tous ces groupes.

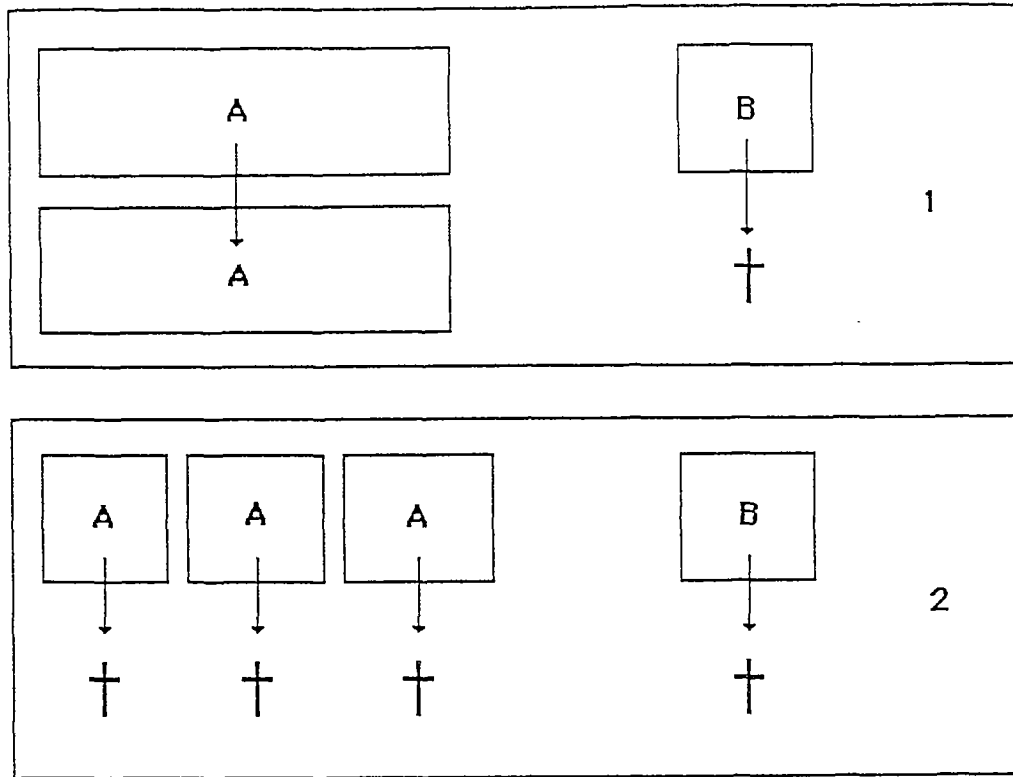


Figure 39 1: Illustration schématique de l'hypothèse de Brown (voir texte). La surface des rectangles est proportionnelle à la superficie de l'aire de répartition des espèces A et B; 2: Hypothèse de Brown appliquée à des aires de répartition morcelées.

McAllister *et al.* (1986) n'avancent pas d'explication à la relation qu'ils ont mise en évidence entre longueur corporelle et la superficie de l'aire de répartition chez les poissons d'eau douce d'Amérique du Nord. En revanche Brown (1981) propose une hypothèse, qui repose sur les risques d'extinction des populations, pour rendre compte de la relation positive liant poids et superficie de l'aire de répartition chez les mammifères d'Amérique du Nord. Il suggère que les grands mammifères ont une plus vaste répartition géographique parce qu'ils sont plus sensibles aux risques d'extinction. Le raisonnement est le suivant. On peut considérer que la probabilité d'extinction d'une espèce diminue quand le nombre d'individus qui la compose augmente. Ce nombre d'individus dépend de la densité et de la superficie de l'aire de répartition. Les espèces de grande taille présentent une faible densité, par conséquent les espèces occupant une aire réduite ont plus de chances de s'éteindre que des espèces occupant la même superficie mais de plus petite taille corporelle. Il en découle qu'à mesure que la taille augmente, seules survivent les espèces dont l'aire de répartition est de plus en plus grande. Cette explication ne peut cependant pas être avancée pour rendre compte de la relation entre taille corporelle et amplitude de répartition géographique observée chez les poissons sahélo-soudaniens. En effet les mécanismes décrits par Brown (1981) ne sont pas opérants si l'aire de répartition est

morcelée en régions entre lesquelles il n'y a pas ou peu de possibilités d'immigration, comme c'est le cas pour les poissons d'eau douce. La figure 39 schématise une situation où l'hypothèse de Brown opère, l'espèce B, ayant une aire de répartition restreinte s'éteint, tandis que l'espèce A ayant une aire de répartition dont la superficie est supérieure à la superficie critique se maintient. Cette même figure schématise également une situation où nous avons deux espèces A et B dont les aires de répartition sont de même superficie que dans la situation précédente, mais ici l'aire de l'espèce A est divisée en trois régions entre lesquelles l'immigration est très réduite. Cette situation entraîne cette fois-ci l'extinction de l'espèce A, au contraire de la situation précédente, les trois régions où cette espèce est présente étant de superficie inférieure à la superficie critique. Des risques d'extinction élevés des espèces de poissons de grande taille devraient, dans notre cas, se traduire au contraire par une amplitude de répartition géographique réduite.

Il faut souligner également que ces spéculations reposent essentiellement sur l'hypothèse que les espèces de grande taille ont des populations d'effectifs plus réduits ou atteignent des densités plus faibles que les espèces de petite taille. Les données sur les poissons sont rares et contradictoires. Brown & Maurer (1986) ne trouvent pas de lien entre la taille corporelle et la densité pour des poissons marins, tandis que Duarte *et al.* (1987) font état d'une liaison significative (voir également la conclusion à la 3^e partie).

Nous proposons, à titre d'hypothèse, que les capacités de dispersion des poissons ouest-africains, et des poissons en général, soient liées positivement avec la taille corporelle, ce qui permettrait d'expliquer la plus grande amplitude de répartition des espèces de grande taille. Comme nous allons maintenant le voir, il existe quelques indices en faveur de cette hypothèse. Une caractéristique pouvant accroître la capacité de dispersion d'une espèce est la possibilité de franchir rapidement des milieux hostiles (mer ou milieu peu oxygéné), afin de limiter dans le temps l'exposition de l'animal à de mauvaises conditions. Il est probable que la taille joue ici un grand rôle: la vitesse de nage des poissons étant corrélée avec leur taille (Bainbridge, 1958). Une autre caractéristique importante est la possibilité de franchir de longues distances. Ici encore les grands poissons sont avantagés, puisque pour une dépense énergétique égale ils pourront franchir de plus longues distances que les petites espèces (Beamish, 1978). Par ailleurs une étude de Roff (1988) montre que chez les poissons marins les espèces de grande taille sont plus souvent migratrices que les espèces de petite taille. Cela semble être également le cas pour les poissons d'eau douce en Afrique de l'Ouest. Par exemple, parmi les 23 espèces qui, dans le bassin Tchadien sont connues pour effectuer des migrations de reproduction de grande ou moyenne amplitude, seules 2 sont de longueur inférieure à 20 cm (Benech & Quensièrè, 1988). D'autres facteurs sont également envisageables: meilleure résistance des espèces de grande taille aux variations du milieu (Brown & Maurer 1986) par exemple.

Les résultats des régressions multiples de l'amplitude de répartition géographique en fonction des caractéristiques biologiques des espèces permettent de rejeter trois hypothèses.

La première est celle stipulant que les risques d'extinction des populations sont d'autant plus élevés que les espèces se situent haut dans la pyramide trophique (Fowler & MacMahon, 1982; Glazier, 1987). Si les taux d'extinction par bassin sont faibles cela doit, toutes les autres variables étant supposées constantes, se traduire par une amplitude de répartition élevée. Par conséquent les espèces situées en bas de chaîne trophique, comme les herbivores, devraient avoir une amplitude de répartition plus importante que les espèces situées en haut de chaîne trophique comme les prédateurs, ce qui n'est pas le cas chez les poissons d'Afrique de l'Ouest. En effet les résultats des régressions effectuées sont que, à taille égale, ce sont les prédateurs qui ont la plus grande amplitude de répartition, soit l'inverse de ce qui est attendu sous cette hypothèse.

La seconde hypothèse non confirmée par les données est que les poissons possédant un organe de respiration accessoire ont de meilleures capacités de dispersion (Roberts, 1975; Lowe Mc Connell, 1988). Les zones d'inondation, ainsi que les têtes de sources marécageuses, qui sont des moyens d'échanges entre bassins, sont généralement peu oxygénées. La possession d'un organe de respiration accessoire peut favoriser la traversée de ces milieux et donc augmenter les capacités de dispersion des espèces qui en sont pourvues. Cependant les espèces possédant un organe de respiration accessoire ne sont pas plus répandues géographiquement que celles qui en sont dépourvues, une fois que l'effet de la taille corporelle a été pris en compte. L'importance de la respiration accessoire dans la dispersion des espèces a été soulignée par Lowe Mc Connell (1988), qui pense que la grande aire de répartition de nombreuses espèces de *Clarias* peut s'interpréter ainsi. Elle considère même que la possession d'un organe accessoire a favorisé la dispersion entre le continent africain et l'Asie du Sud Est, car de nombreux genres communs à ces deux régions en sont pourvu. Ces hypothèses attendent encore une validation quantitative.

Enfin la troisième hypothèse qu'il est possible de rejeter est celle selon laquelle les espèces de poissons classés dans la catégorie des "secondaires" auraient de meilleures capacités de dispersion. Si la colonisation d'un bassin à l'autre à partir de la mer est un processus d'immigration important, les espèces secondaires sont alors avantagées et doivent se caractériser par de plus grandes amplitudes de distribution. Les données recueillies en Afrique de l'Ouest ne confirment pas cette attente, puisqu'il semblerait que, une fois la taille corporelle prise en compte, les espèces secondaires n'aient pas de meilleures capacités de colonisation que les primaires. Il faut cependant noter que la division entre espèces primaires et secondaires au niveau des familles est une généralisation assez grossière (Rivas, 1986), et il est bien évident que la tolérance à l'eau

de mer devrait être définie au niveau spécifique. Par exemple *Brycinus longipinnis*, qui est un Characidé et donc appartient, selon Roberts (1975), à la catégorie des poissons primaires, a probablement colonisé les fleuves de la côte Ouest de l'Afrique en passant par la mer (Paugy, 1986), cette espèce étant tolérante à une salinité élevée puisqu'on la rencontre dans des lagunes ivoiriennes (Paugy, 1986). Il est probable que de nombreux autres exemples d'espèces appartenant à des familles classées comme primaires mais néanmoins tolérantes à l'eau de mer pourraient être cités.

Richesse spécifique des bassins et amplitude de répartition moyenne.

Une relation inverse entre la richesse d'une communauté et l'amplitude de répartition moyenne des espèces qui la composent a été observée pour les 20 bassins de notre étude. Des résultats similaires sont connus de peuplements continentaux (Tortues et chauves-souris en Amérique du Nord; Rosenzweig, 1975) et insulaires (Oiseaux des îles méditerranéennes; Blondel, 1986), où l'on observe que les peuplements pauvres en espèces sont composés d'espèces à vaste aire de répartition. Patterson & Atmar (1986) constatent que les espèces de mammifères de milieux insulaires (vrais ou "continentaux") ont tendance à avoir des distributions "emboîtées" (nested): l'ensemble des espèces constituant le peuplement de chaque île est un sous-ensemble des peuplements rencontrés sur les îles de richesse spécifique supérieure. Rosenzweig (1975) ne s'étend pas longuement sur les mécanismes qui peuvent être responsables de la relation qu'il a mise en évidence. Il suggère simplement que "perhaps the decline results from more intense habitat selection in more diverse areas". En situation insulaire, l'interprétation qui est donnée de ce phénomène est que la colonisation des îles n'est pas un phénomène aléatoire, ce sont les espèces les plus répandues géographiquement qui sont favorisées. En effet, les espèces les plus répandues sont souvent celles capables d'atteindre des densités élevées (Brown, 1984), ou sont alors des espèces capables d'occuper une grande gamme d'habitats, caractéristiques qui toutes deux peuvent conférer un avantage en milieu insulaire, en réduisant notamment les risques d'extinction car ces espèces pourront atteindre de grands effectifs. Patterson & Atmar (1986) expliquent les distributions emboîtées qu'ils ont observées comme la résultante d'un processus d'extinction sélective lié à la superficie: les espèces les plus sujettes à l'extinction sont celles ne pouvant pas atteindre des densités élevées, elles disparaissent donc préférentiellement des petites "îles" où elles ne peuvent maintenir de populations d'un effectif suffisant.

Des simulations réalisées en prenant en compte l'amplitude de répartition géographique de chaque espèce (c'est à dire que ces espèces conservent, à chaque simulation, la même amplitude de répartition que celle observée), montrent que sous l'hypothèse d'une

distribution aléatoire des espèces dans les différents bassins, on constate que les espèces à vaste aire de répartition sont plus nombreuses dans les bassins pauvres en espèces. Ce résultat est compatible avec celui des simulations réalisées par Patterson & Atmar (1986). Si les espèces largement répandues présentent des risques d'extinction plus faibles que les autres espèces parce qu'elles sont capables d'atteindre des densités élevées, alors les valeurs d'amplitude de répartition géographique moyennes observées devraient décroître plus vite avec la richesse spécifique que les valeurs simulées: les espèces à amplitude de répartition restreinte devant avoir des probabilités d'extinction plus importantes dans les petits bassins que les espèces à grande amplitude de répartition. Comme ce n'est pas le cas, il semble donc que la sur-représentation des espèces à large amplitude de répartition dans les petits bassins résulte d'une propriété statistique des matrices de présence-absence.

Reste à savoir si ce résultat présente un caractère de généralité, et notamment si les exemples cités ci-dessus requièrent une explication biologique, ou sont eux aussi interprétables de la même manière. Seules les distributions des mammifères en milieu insulaire étudiées par Patterson & Atmar (1986) ont fait l'objet d'une comparaison avec des distributions engendrées par simulation Monte Carlo; ces comparaisons montrent que la sur-représentation dans les petites "îles" des espèces à large répartition ne résulte pas d'un phénomène aléatoire.

Les propriétés biologiques favorisant une large répartition ne confèrent pas de plus grandes probabilités de persistance des poissons dans les petits bassins. Ce résultat n'est pas très surprenant dans la mesure où, parmi celles que nous avons étudiées, la caractéristique biologique qui est principalement liée à une vaste aire de répartition chez les poissons Ouest-africains, une grande taille corporelle, est très vraisemblablement liée aux capacités de dispersion favorisant l'immigration d'un bassin à l'autre, mais pas aux risques d'extinctions, comme nous l'avons vu précédemment.

Facteurs historiques

La discussion a jusqu'ici essentiellement porté sur l'interprétation des amplitudes de répartition en fonction des caractéristiques biologiques des espèces, et il n'a été que très peu question des processus historiques. Il ne s'agit pas d'une sous estimation de leur importance mais les données disponibles ne permettent pas d'aborder ces problèmes sur un plan autre que spéculatif. Nous allons néanmoins évoquer rapidement les principaux processus historiques dont il faut tenir compte.

L'amplitude de répartition d'une espèce peut être conditionnée par les possibilités de transfert d'un bassin à l'autre qui se sont offertes à elle au cours du temps.

Malheureusement il n'existe que peu d'éléments solides pour démontrer l'existence d'une connexion entre deux bassins à une époque donnée. Dans la plupart des cas il s'agit de présomptions souvent établies d'ailleurs à partir de la répartition des poissons. L'existence d'espèces largement répandues dans la zone considérée montre que des connexions ont dû exister à un moment ou un autre entre la plupart des bassins et que, si certaines espèces sont peu répandues, il faut rechercher l'action d'autres facteurs que le manque de connexions entre bassins.

Un facteur historique qui a dû avoir des conséquences très importantes sur l'amplitude de répartition des poissons en Afrique de l'Ouest est l'alternance des périodes climatiques sèches et humides qui se sont succédées durant le Quaternaire (Hamilton, 1982). Il est probable que durant les périodes humides les contacts entre bassins étaient facilités et la possibilité était alors offerte aux poissons d'étendre leur amplitude de répartition. En période sèche il est vraisemblable que l'amplitude de distribution s'est réduite car certains bassins ont dû s'assécher suffisamment pour que des espèces s'y éteignent. La dernière période sèche date d'environ 12 000 ans. Il est donc possible que des espèces anciennement répandues n'aient plus actuellement qu'une distribution relictive, ce qui peut masquer les relations entre caractéristiques biologiques et amplitude de répartition géographique.

Un autre facteur important est la date d'apparition des espèces: on peut *a priori* considérer que les espèces anciennes ont eut plus d'occasions d'étendre leur aire de répartition que celles apparues plus récemment. La situation n'est cependant certainement pas aussi simple. Il a par exemple été décrit l'existence d'un "taxon cycle" chez des oiseaux (Ricklefs & Cox, 1972) et des fourmis (Wilson, 1961) insulaires. Selon cette hypothèse les espèces au cours de leur histoire passeraient par différentes étapes de répartition géographique. Une première étape serait celle d'une distribution réduite au moment de la spéciation ou de la colonisation suivie d'une période d'extension. La dernière étape correspondrait à une régression de l'aire de répartition. Si un tel processus existe chez les poissons, il est illusoire de mettre en évidence une relation entre amplitude de répartition et "âge" de l'espèce. Par ailleurs, en l'absence de données suffisantes sur la phylogénie et la paléontologie de l'ichtyofaune Ouest africaine, ces interrogations ne peuvent recevoir à l'heure actuelle de réponse précise.

ANNEXE AU CHAPITRE VIII: Modèle stochastique.

Nous définissons les variables aléatoires suivantes:

N_t : nombre de bassins occupés au temps t ,

N_{t+1} : nombre de bassins occupés au temps $t+1$,

NC_{t+1} : nombre de bassins colonisés au temps $t+1$,

NE_{t+1} : nombre de bassins subissant une extinction au temps $t+1$.

A partir des deux paramètres pe et pi définis dans le texte il est possible de déterminer la probabilité qu'une espèce soit présente dans m bassins au temps $t+1$ si elle est présente dans n bassins au temps t : $P(N_{t+1}=m / N_t=n)$.

Nous allons tout d'abord déterminer la probabilité que nc bassins soient colonisés au temps $t+1$, à partir de la situation où n bassins sont habités au temps t : $P1(NC_{t+1}=nc/N_t=n)$.

Si N est le nombre total de bassins, alors on supposera que $N-n$ bassins sont potentiellement accessibles.

La probabilité qu'un bassin soit colonisé durant un intervalle de temps à partir d'un autre bassin est, par définition, pi .

On en déduit la probabilité qu'un bassin ne soit colonisé à partir d'aucun des n bassins: $(1-pi)^n$.

La probabilité qu'un bassin soit colonisé à partir d'au moins un des n bassins est alors $1-(1-pi)^n$. Appelons pc cette probabilité.

La probabilité que nc ($0 \leq nc \leq N-n$) bassins soient colonisés durant un intervalle de temps à partir de n bassins est donnée par la loi binomiale:

$$P1(NC_{t+1}=nc/N_t=n) = C_{N-n}^{nc} pc^{nc} (1-pc)^{N-n-nc}$$

Nous allons expliciter maintenant la probabilité que des extinctions interviennent dans ne bassins au temps $t+1$, à partir de n bassins habités au temps t : $P2(NE_{t+1}=ne/N_t=n)$

Si pe est la probabilité d'extinction dans 1 bassin, la probabilité que ne ($0 \leq ne \leq n$) bassins subissent une extinction est donnée par la loi binomiale:

$$P2(NE_{t+1}=ne/N_t=n) = C_n^{ne} pe^{ne} (1-pe)^{n-ne}$$

$P1$ et $P2$ peuvent être combinés pour connaître la probabilité que, au temps $t+1$, m bassins soient occupés si n sont occupés au temps t : $P(N_{t+1}=m/N_t=n)$.

On supposera que $m > 0$, ce qui revient à considérer que si une espèce s'éteint dans l'ensemble des N bassins elle est aussitôt remplacée par une espèce équivalente (ayant les mêmes pe et pi), par immigration à partir des zones avoisinantes ou par spéciation. Cela revient à maintenir constant le nombre d'espèces dans les N bassins au cours du temps. D'où il en découle que la probabilité $P(N_{t+1}=m/N_t=n)$ est donnée par

$$P'(N_{t+1}=m/N_t=n) = \sum' P1(NC_{t+1}=i/y=n) P2(NE_{t+1}=j/N_t=n)$$

$$P(N_{t+1}=m/N_t=n) = P'(N_{t+1}=m/N_t=n) \text{ pour } m \geq 2 \text{ et}$$

$$P(N_{t+1}=1/N_t=n) = P'(N_{t+1}=0/N_t=n) + P'(N_{t+1}=1/N_t=n)$$

avec

$$\sum' = \sum_{i=0}^{N-n} \sum_{j=0}^N \text{ tq } i-j=n-m$$

Pour chaque valeur de n il est donc possible de connaître la probabilité que m bassins soient occupés au temps t+1. Si ces probabilités sont indépendantes du temps le processus est décrit alors par une chaîne de Markov homogène. Les valeurs de P correspondant aux différentes combinaisons de n et de m peuvent être regroupées dans une matrice N x N dont les éléments donnent la probabilité de passer du nombre de bassins indiqué par le no de colonne au nombre de bassins indiqué par le no de ligne:

$$M = \begin{bmatrix} P(N_{t+1}=1/N_t=1) & P(N_{t+1}=1/N_t=2) & \dots & P(N_{t+1}=1/N_t=N) \\ P(N_{t+1}=2/N_t=1) & P(N_{t+1}=2/N_t=2) & \dots & P(N_{t+1}=2/N_t=N) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ P(N_{t+1}=N/N_t=1) & P(N_{t+1}=N/N_t=2) & \dots & P(N_{t+1}=N/N_t=N) \end{bmatrix}$$

Cette matrice M constitue une matrice de transition, car si l'on connaît la distribution de fréquence de l'amplitude de répartition au temps t, représentée par un vecteur de taille N, il est possible de connaître la distribution au temps t+1, par l'opération matricielle suivante:

$$M \times V_t = V_{t+1}$$

avec

$$V_t = \begin{bmatrix} f_1 \\ f_2 \\ \vdots \\ f_N \end{bmatrix}$$

et f_i étant la fréquence (ou le nombre) d'espèces présentes dans i bassins au temps t.
De manière générale

$$M^t \times V_0 = V_t$$

Si la matrice est ergodique à mesure que t augmente elle tend vers une matrice composée de colonnes identiques. Quel que soit le vecteur initial le vecteur de l'état final sera donc le même lorsque t tend vers l'infini. Dans notre cas cela veut dire qu'il est possible de trouver une distribution stable des fréquences de l'amplitude de répartition qui ne dépende que de p_e et p_i . L'étude du graphe associé nous apprend que M est irréductible et apériodique, donc ergodique. La distribution stable des fréquences d'amplitude de répartition pour un p_e et un p_i donnés a été recherchée par élévations à la puissance successives jusqu'à ce que les colonnes de la matrice de transition soient identiques, à un seuil de précision près. Ces opérations ont été effectuées avec un nombre de bassin de N=20 qui correspond à la taille de l'échantillon pour lequel nous avons des données.

CHAPITRE IX:
MODIFICATION DE LA COMPOSITION
ECOLOGIQUE DES PEUPEMENTS DE
POISSONS EN FONCTION DE LA RICHESSE
SPECIFIQUE DES FLEUVES.

INTRODUCTION

Dans le chapitre IV nous avons montré que la richesse spécifique des fleuves d'Afrique de l'Ouest et centrale augmentait en même temps que le débit et la superficie de leur bassin versant. Une question que l'on peut se poser face à cette constatation est de savoir si le peuplement des "petits" fleuves correspond à un sous ensemble aléatoire du peuplement des fleuves de plus grande taille. En d'autres termes, peut-on mettre en évidence certaines tendances dans la manière dont se complexifient les peuplements de poissons ? Plus précisément nous nous intéresserons ici à déterminer si la présence ou l'absence d'une espèce en fonction de la richesse spécifique des fleuves peut-être corrélée avec certaines caractéristiques biologiques (taille corporelle et position trophique). La richesse spécifique a été préférée à la superficie du bassin versant, car ces deux caractéristiques sont hautement corrélées et nous nous intéressons surtout à la manière dont les peuplements s'appauvrissent.

On peut *a priori* envisager au moins trois hypothèses selon lesquelles la probabilité de présence des espèces en fonction de la richesse spécifique des fleuves doit être dépendante de caractéristiques biologiques.

Hypothèse 1: Effet de l'amplitude de répartition géographique.

Considérons une matrice de présence-absence où toutes les localités n'ont pas la même richesse spécifique et où toutes les espèces n'ont pas la même occurrence (nombre de localités occupées). Il a été démontré (chapitre VIII) que, si les espèces sont distribuées au hasard, les localités à faible richesse spécifique seront peuplées préférentiellement par des espèces à occurrence élevée. Il en résulte que les espèces à faible amplitude de répartition géographique (c'est à dire présentes dans un petit nombre de fleuves) seront présentes essentiellement dans les fleuves à richesse spécifique élevée. Nous pouvons donc prédire que, indépendamment de l'action de tout autre facteur, certains groupes écologiques seront sous représentés (en proportion du nombre d'espèces) dans les petits fleuves à condition qu'ils soient composés d'espèces à faible amplitude de répartition géographique. Comme nous avons montré, dans le chapitre VIII, que l'amplitude de répartition géographique était liée aux caractéristiques biologiques des poissons d'eau douce en Afrique de l'Ouest, l'hypothèse décrite ci-dessus est donc réaliste.

Hypothèse 2: Probabilité d'extinction liée à la taille des populations.

Un bassin versant peut être assimilé à une île biogéographique comme nous l'avons vu précédemment (chapitre IV). Une hypothèse centrale de la théorie de l'équilibre dynamique insulaire (Mac Arthur & Wilson 1967) suppose que taux d'extinction des populations et superficie de l'île sont liés de manière inverse; ce qui permet d'expliquer qu'une île soit peuplée par moins d'espèces qu'une zone continentale comparable. Il est admis également que plus une population est de taille réduite et plus ses risques d'extinction sont élevés, que se soit à la suite de fluctuations aléatoires de la taille des populations ou de perturbations accidentelles du milieu (Mac Arthur & Wilson 1967, Richter-Dynn & Goel 1972, Leigh 1981, Shaffer 1981).

Un corollaire important de l'hypothèse des taux d'extinction liés à la taille des populations est que les risques d'extinction d'une espèce dans une île donnée seront d'autant plus élevés que sa densité sur l'ensemble de l'île sera faible. Il doit donc exister, sur les petites îles, des taux d'extinction différents pour les espèces en fonction de leur densité.

Des taux d'extinction différentiels en milieu insulaire ont été démontrés ou suspectés chez la plupart des vertébrés terrestres: lézards (Case 1975), oiseaux (Karr 1982), mammifères (Brown 1971, Heaney 1984, Patterson & Atmar 1986). Ces études montrent que certaines espèces seraient plus particulièrement susceptibles de s'éteindre dans les petites îles. Ces espèces peuvent être schématiquement réparties dans trois catégories: les espèces de grande taille, celles situées en haut de la pyramide trophique, et les espèces spécialistes.

Ces observations sont en accord avec l'hypothèse d'un taux d'extinction densité dépendant en milieu insulaire. Sur une même superficie une espèce de petite taille pourra atteindre des densités plus importantes qu'une espèce de grande taille. Les espèces au sommet de la pyramide trophique présentent également des densités faibles car la perte énergétique qui se produit dans la succession des niveaux trophiques ne permet pas le maintien de populations importantes. Quant aux espèces spécialistes elles ne peuvent occuper tout l'espace disponible, et seront donc représentées par moins d'individus qu'une espèce généraliste.

Hypothèse 3: zonation longitudinale des rivières.

Si l'on considère qu'une petite rivière est équivalente au cours supérieur d'une plus grande (fig. 40), on doit s'attendre à observer une modification de la composition écologique des peuplements en fonction de la taille de la rivière. En effet il est bien connu que la composition des peuplements de poissons se modifie selon un gradient amont-aval, et les rivières africaines n'y font pas exception, même si ce phénomène est moins net que dans les rivières tempérées (voir quatrième partie). A cette modification de la composition spécifique s'ajoute une modification de la composition écologique et notamment en fonction de catégories trophiques comme l'on montré quelques études (références chapitre XII).

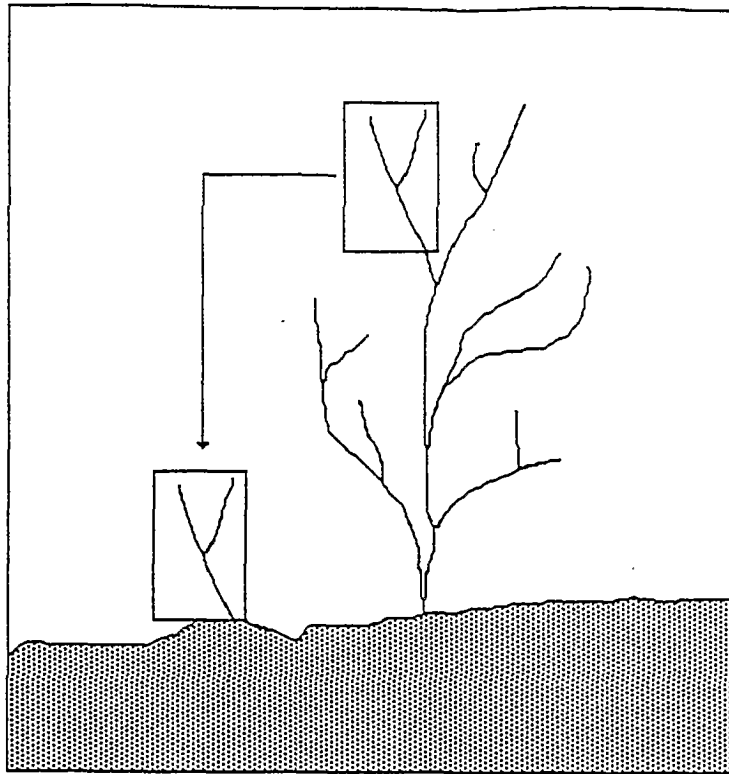


Figure 40: Schéma montrant qu'une petite rivière est l'équivalent du haut cours d'une grande rivière.

L'évolution de la composition écologique des peuplements en fonction de la zonation longitudinale de la rivière n'a été étudiée qu'une seule fois en Afrique de l'Ouest (chapitre XII), sur le Niandan, un affluent du haut Niger en Guinée, mais on peut trouver dans Lowe Mc Connell (1975) la description de quelques tendances générales. Il ressort de ces études que les espèces présentes essentiellement dans les bas cours sont les espèces de grande taille, les détritivores-herbivores et les ichtyophages plus ou moins stricts. On doit donc s'attendre à ce que les espèces appartenant à ces catégories écologiques soient absentes des petites rivières, équivalentes des hauts cours. Le processus sous-jacent est également l'extinction mais en fonction des caractéristiques de l'habitat.

L'hypothèse 1 peut être considérée comme une hypothèse nulle qui ne fait intervenir que des processus aléatoires, par rapport à laquelle les hypothèses 2 et 3 (basées sur des processus d'extinction) devront être évaluées. Par conséquent l'analyse se fera en deux temps. Premièrement on déterminera quels sont les groupes écologiques qui constituent une proportion croissante ou décroissante du nombre d'espèces à mesure que la richesse spécifique augmente. On déterminera ensuite l'importance de l'amplitude de répartition géographique des espèces constitutives de chaque groupe pour expliquer ces résultats (hypothèse 1). Par la suite, pour éliminer l'effet de l'amplitude de répartition on procédera de la manière suivante. Les analyses porteront sur le schéma de présence absence des espèces en fonction de la richesse spécifique des rivières. On calcule ensuite la richesse spécifique moyenne des rivières dans lesquelles l'espèce est présente et on détermine la probabilité d'avoir une valeur supérieure ou égale si l'espèce est répandue au

	L1T1	L1T2	L1T3	L1T4	L2T1	L2T2	L2T3	L2T4	L3T1	L3T2	L3T3	L3T4	RS
Sassandra	0	11	17	0	5	15	8	1	2	2	8	7	74
Bandama	0	13	21	0	6	17	9	1	2	3	9	7	86
Comoe	0	10	29	0	6	12	11	1	2	3	11	6	88
Volta	2	25	32	0	6	23	17	2	6	5	17	13	137
Oueme	0	12	24	1	4	16	11	3	2	2	11	8	91
Niger	5	31	62	2	10	35	22	3	7	5	22	17	211
Senegal	1	18	25	0	10	16	12	1	5	5	12	12	109
Gambie	1	12	20	0	6	14	11	1	4	3	11	8	84
Nil	2	15	27	1	10	19	15	1	6	5	15	13	126
Tchad	4	17	30	1	8	19	16	1	6	4	16	13	125
Omo	0	2	8	0	5	10	6	0	2	3	6	9	50
Agnebi	0	7	19	0	3	8	6	1	0	1	6	4	56
Bia	0	3	11	0	4	10	6	1	1	1	6	3	44
Me	0	4	20	0	3	8	7	1	1	1	7	2	52
Boubo	0	3	15	0	1	8	5	1	3	2	5	2	45
San Pedro	0	4	4	0	2	5	4	1	0	2	4	1	26
Nero	0	3	2	0	2	5	3	1	0	1	3	1	21
Dodo	1	3	4	0	2	3	1	1	0	0	1	1	18
Mono	0	8	10	0	4	13	5	1	1	1	5	4	50
Ogun	1	7	11	1	5	13	11	2	2	2	11	7	68

Tableau 18: Richesse spécifique totale (RS) et nombre de représentants des 12 groupes écologiques (voir texte pour les abréviations) dans les 20 rivières étudiées.

hasard dans le même nombre de fleuves. Cette approche, décrite plus précisément dans la partie "méthodes", permettra, une fois l'amplitude de répartition prise en compte, de déterminer quels groupes écologiques ont une plus faible probabilité de présence dans les petits fleuves.

On se propose donc de répondre aux questions suivantes:

La composition écologique se modifie-t-elle avec la richesse spécifique?

Si oui quels sont les groupes dont le nombre de représentants n'augmente pas proportionnellement avec la richesse spécifique?

Les groupes dont le nombre de représentants augmente moins vite que la richesse spécifique sont-ils constitués d'espèces à faible amplitude de répartition géographique (hypothèse 1) ?

Une fois l'amplitude de répartition prise en compte, y-a-t-il des différences liées à la taille corporelle ou à la position trophique dans la probabilité de présence en fonction de la richesse spécifique?

Comment peut-on interpréter ces résultats à la lumière des hypothèses 2 et 3

METHODES

Données de base et définitions.

Cette étude est basée sur la présence absence d'espèces de poissons d'eau douce dans 20 bassins de la région sahélo-soudanienne, telle que définie dans la première partie. On se référera à l'introduction de la troisième partie pour une présentation de ces bassins.

Les études porteront sur trois échantillons d'espèces.

Le premier échantillon (No 1) comprend les 363 espèces présentes dans la zone d'étude.

Le second échantillon (No 2) est composé des 295 espèces dont la longueur standard maximale est connue (voir introduction à la troisième partie).

Le troisième échantillon (No 3) est composé des 336 espèces que l'on a pu classer dans l'une des catégories trophiques définies en introduction de la troisième partie.

Nous avons défini 12 catégories écologiques à partir de quatre catégories trophiques (T1, T2, T3 et T4, voir introduction à la troisième partie) et de trois catégories de taille: longueur maximum observée inférieure ou égale à 15 cm (L1), comprise entre 15 et 55 cm (L2), supérieure à 55 cm (L3). Les espèces ont été affectées dans ces classes en fonction des longueurs standards données dans Daget *et al* (1984 & 1986) ou à partir de la longueur d'une espèce voisine. La catégorie L1T1, par exemple, comprendra les espèces herbivores-détritivores de taille inférieure ou égale à 15 cm.

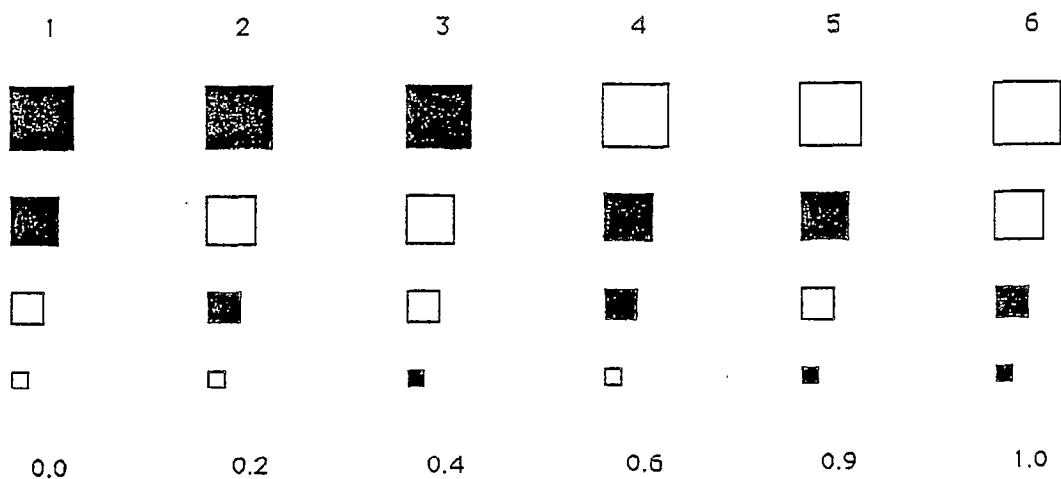


Figure 41: Les 6 différentes possibilités de placer une espèce dans deux bassins parmi quatre sont représentées. La surface des carrés est proportionnelle à la richesse spécifique des rivières. La présence de l'espèce dans une rivière est représentée par un carré noirci. Sous chaque possibilité est donné la valeur de p_{sup} correspondante (voir texte).

Le tableau 18 donne, pour les 20 rivières étudiées, la richesse spécifique totale ainsi que la répartition des espèces dans les 12 groupes écologiques définis ci-dessus.

Etude des séquences d'occurrence

Afin d'éliminer l'effet de l'amplitude de répartition des espèces sur leur sous ou sur représentation dans les fleuves de faible richesse spécifique nous proposons l'approche suivante. Pour chaque espèce on calcule la richesse spécifique moyenne des fleuves dans lesquels l'espèce est présente. On détermine également la probabilité d'avoir une valeur supérieure ou égale à la valeur observée, sous une hypothèse nulle de répartition aléatoire des espèces dans les fleuves, avec la double contrainte que chaque espèce garde son amplitude de répartition et que chaque fleuve conserve sa richesse spécifique. Si cette probabilité, que par la suite nous désignerons par p_{sup} , est faible cela indique que l'espèce a tendance à se rencontrer dans des fleuves de richesse spécifique supérieure à ce qui est attendu sous l'hypothèse nulle. On peut donc considérer p_{sup} comme un indice de sous représentation de l'espèce dans les petits fleuves quant son amplitude de répartition est

prise en compte: dans la figure 41 l'espèce 1 est sous représentée dans les bassins de faible richesse spécifique. Ces probabilités sont calculées à l'aide de simulations Monte Carlo (voir ci-dessous méthodes statistiques). Sous l'hypothèse nulle considérée la distribution attendue de p_{sup} est une loi uniforme sur (0,1).

Cette approche est très semblable à celle de Schoener & Schoener (1983) qui analysent également des séquences d'occurrence d'espèces dans des îles. Le caractère aléatoire ou non des occurrences est jugé par un test des rangs qui présente l'inconvénient de considérer chaque île comme équivalente du point de vue de la probabilité de présence des espèces. La probabilité de présence d'une espèce n'est, par exemple, pas pondérée par la richesse spécifique de l'île.

Méthodes statistiques.

Relation entre richesse spécifique et composition écologique. La mise en évidence d'un lien entre la richesse spécifique et la composition des peuplements selon la répartition des espèces dans les 12 catégories écologiques se fera à l'aide du test de Mantel (chapitre II). Ce test permet de vérifier si deux matrices de distance sont statistiquement indépendantes. Dans le cas présent nous considérerons les deux matrices de distances suivantes: la première (RICH) sera une matrice rendant compte de la différence de richesse spécifique entre chaque bassin et sera basée sur la distance:

$$d(i,j) = rs(i) - rs(j) / rs(i)$$

avec $rs(i)$ = richesse spécifique du bassin i et $rs(i) > rs(j)$; la deuxième (ECOL) rendra compte de la distance entre deux bassins selon leur composition en groupes écologiques, et sera basée sur la distance euclidienne entre les pourcentages des groupes écologiques (chapitre II). Un test de Mantel positif indiquera que les petits fleuves auront tendance à avoir la même proportion d'espèces dans les différentes catégories écologiques, et qu'au contraire petits et grands fleuves auront tendance à être composés dans des proportions différentes. La significativité des résultats sera testée par une procédure de permutation (chapitre II).

Détermination des groupes écologiques qui n'augmentent pas proportionnellement à la richesse spécifique. Pour déterminer les catégories écologiques pour lesquelles le nombre de représentants n'augmente pas proportionnellement avec la richesse spécifique nous calculerons la valeur du coefficient d'allométrie (b) dans l'équation suivante: $s_i = aS^b$, où s_i est le nombre de représentants du groupe écologique considéré, S le nombre total d'espèces présentes dans le fleuve. Si la valeur du coefficient b est inférieure à 1, le nombre de représentants du groupe considéré croît moins vite que la richesse spécifique (allométrie

négative), si b est supérieur à 1, c'est le phénomène inverse qui se produit (allométrie positive) et si b est égal à 1 le nombre de représentants du groupe considéré augmente proportionnellement avec la richesse spécifique (isométrie). Étant donné que certains groupes sont absents dans quelques bassins, il n'est pas possible de réaliser une transformation logarithmique pour calculer par régression linéaire les coefficients a et b . Ils seront donc calculés par régression non linéaire selon l'algorithme de Davidson, Fletcher & Powell (chapitre 1) basé sur les gradients. Pour déterminer si la valeur de b diffère statistiquement de 1 nous utiliserons le test suivant: on calcule la somme des carrés des écarts selon le modèle isométrique $s_i = aS$ (sce1), puis selon le modèle allométrique $s_i = aS^b$ (sce2), on forme le rapport suivant:

$$\frac{(sce1 - sce2)}{\{sce2 / (n - 2)\}}$$

distribué selon un $F(1, n-2)$; où n est le nombre d'observations (20 dans notre cas). Si la valeur du rapport est significativement élevée cela veut dire que le fait de passer d'un modèle isométrique à un modèle allométrique augmente significativement l'ajustement aux données et que l'hypothèse d'isométrie peut être rejetée. Signalons cependant que, dans notre cas, ce test est approximatif. Il suppose notamment que les résidus ont une variance constante en fonction de S (homoscédasticité), ce qui n'est probablement pas vérifié: s_i ne peut prendre que des valeurs comprises entre 0 et S , sa gamme de variation potentielle augmente donc avec S . De plus en effectuant 12 tests parallèles on augmente le risque de rejeter l'hypothèse nulle alors qu'elle est vraie. En effet si on effectue n tests et si l'on prend un risque α , sous l'hypothèse nulle on doit s'attendre à ce que $n\alpha$ tests donnent des résultats significatifs.

Relation entre coefficient d'allométrie et amplitude de répartition. Pour chaque groupe écologique nous avons calculé l'amplitude de répartition géographique moyenne de ses représentants, c'est à dire le nombre de fleuves occupés en moyenne. Un test de corrélation entre cette valeur et le coefficient d'allométrie sera réalisé pour tester leur indépendance.

Simulations Monte Carlo. Pour déterminer si une espèce, compte tenu de son amplitude de répartition, a tendance à être représentée surtout dans les fleuves à richesse spécifique élevée nous avons procédé à des simulations Monte Carlo, selon l'algorithme décrit par Connor & Simberloff (1979 et chapitre III), avec 100 tirages toutes les 10000 permutations. À chaque simulation et pour chaque espèce on mesure la richesse spécifique moyenne des fleuves dans lesquels l'espèce est présente et l'on compare cette valeur avec la valeur observée. Pour chaque espèce on peut donc calculer le pourcentage de simulations qui ont donné des valeurs supérieures ou égales à celle observée (p_{sup}).

P_{sup} et caractéristiques biologiques. Si un groupe écologique comprend des espèces qui sont représentées en moyenne dans des fleuves à richesse spécifique plus élevée que celle attendue si la répartition est aléatoire, il va y avoir un excès d'espèces à *p_{sup}* faibles. Pour juger de la significativité de cet excès on peut utiliser les probabilités combinées de Fisher (chapitre III). Sous l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des espèces la quantité $-2\sum_{i=1}^n \ln p_{sup}(i)$, où n est le nombre de représentants du groupe écologique considéré, est distribuée selon un chi-deux à 2n d.d.l. La remarque faite précédemment sur l'augmentation du risque de première espèce en réalisant 12 tests parallèles s'applique également ici. Sur l'échantillon no3 on déterminera la significativité de la corrélation entre *p_{sup}* et la longueur corporelle. Comme on s'attend, d'après les hypothèses 2 ou 3, à une relation négative entre ces deux variables un test unilatéral sera utilisé. De plus comme la distribution attendue de *P_{sup}* n'est pas normale, mais proche d'une loi uniforme et que la taille corporelle des représentants d'un groupe zoologique est généralement distribuée selon une loi log-normale, un test non-paramétrique sera utilisé (Corrélation de rang de Spearman).

RESULTATS

Composition écologique des peuplements et richesse spécifique.

Le test de Mantel indique que les matrices de distance RICH et ECOL ne sont pas indépendantes ($p < .05$). Il y a donc une évolution parallèle de la richesse spécifique d'un fleuve et de la répartition de son ichtyofaune dans les groupes écologiques.

Groupes dont le nombre de représentants n'augmente pas proportionnellement avec la richesse spécifique

L'examen du tableau 19 indique que les groupes L2T4, L3T3, L2T3, L3T2, L2T2 et L2T1 sont d'autant moins bien représentés que la richesse spécifique augmente (allométrie négative). Cette tendance n'est significative (d'après la valeur du test F, approximative rappelons le) que pour le dernier (herbivores-détritivores de taille moyenne). Les autres groupes présentent une allométrie positive, qui n'est significative que pour L1T1, L1T2 et L1T4 (respectivement les herbivores-détritivores de petite taille, les omnivores de petite taille et les prédateurs à tendance ichtyophage de petite taille). Cette dernière valeur doit être considérée avec prudence car le groupe L1T4 n'est composé que de 2 espèces. Les valeurs de b varient de 0.57 à 2.16 (2.33 si l'on considère le groupe L1T4), de 0.74 à 2.16 (2.33) si l'on ne prend en compte que les valeurs significatives, ce qui représente

Groupe écologique	effectif	amplitude de distribution moyenne	coefficient d'allométrie	test F
L1T1	11	1.54	2.16	<i>18.22</i>
L1T2	62	3.35	1.18	<i>4.47</i>
L1T3	107	3.65	1.12	<i>1.87</i>
L1T4	2	3.00	2.33	<i>8.73</i>
L2T1	19	5.36	0.74	<i>5.15</i>
L2T2	55	4.89	0.89	<i>3.14</i>
L2T3	35	5.31	0.90	<i>4.02</i>
L2T4	5	5.00	0.57	<i>2.92</i>
L3T1	9	5.77	1.17	<i>1.40</i>
L3T2	7	7.28	0.84	<i>1.50</i>
L3T3	6	7.16	0.90	<i>4.02</i>
L3T4	18	7.66	1.00	<i>0.00</i>

Tableau 19: Caractéristiques des 12 groupes écologiques (voir texte pour les abréviations). En italique sont représentées les valeurs du test F significatives au seuil de 5%.

Groupe écologique	Psup moyen	Probabilités combinées de Fisher	p
L1T1	0,401	25,26	>0,05
L1T2	0,445	146,33	>0,05
L1T3	0,455	264,99	<0,05
L1T4	0,351	5,47	>0,05
L2T1	0,476	55,03	<0,05
L2T2	0,424	173,14	<0,001
L2T3	0,475	110,94	<0,001
L2T4	0,466	12,39	>0,05
L3T1	0,267	47,06	<0,001
L3T2	0,361	30,34	<0,01
L3T3	0,469	12,3	>0,05
L3T4	0,181	93,97	<0,001

Tableau 20: Valeurs de p_{sup} moyennes pour les 12 groupes écologiques (voir texte pour les abréviations) et résultat du test des probabilités combinées de Fisher.

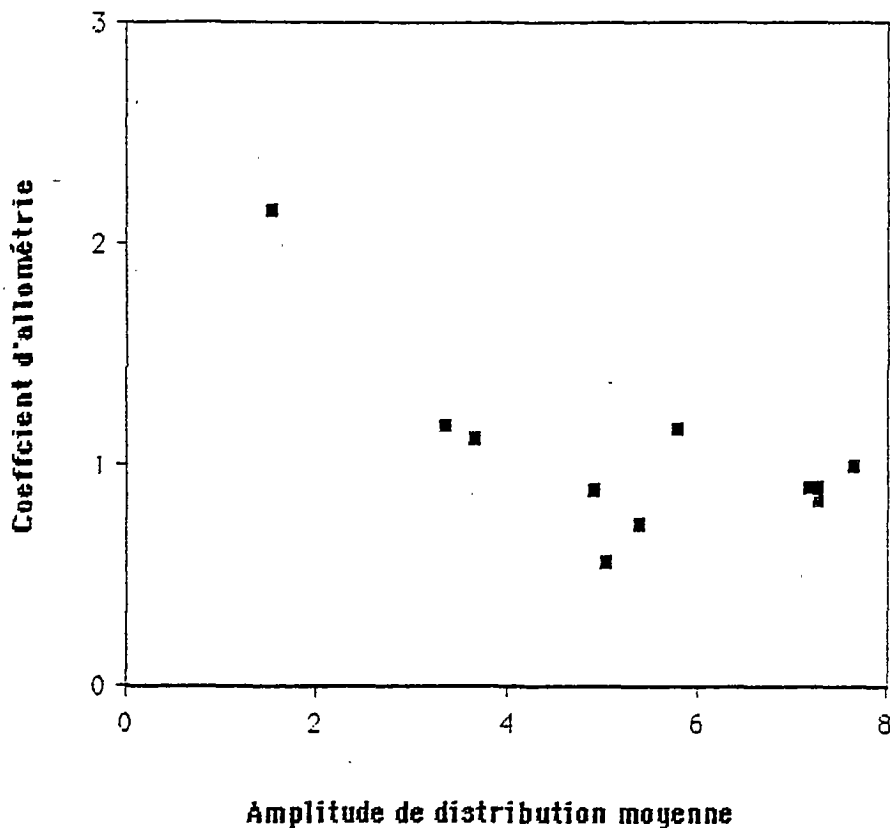


Figure 42: Relation entre le coefficient d'allométrie et l'amplitude de répartition géographique moyenne pour 11 groupes écologiques.

une gamme de variation étendue et souligne encore la variation notable de la composition des peuplements en fonction de la richesse spécifique.

Relation entre sous-représentation et amplitude de répartition géographique

La figure 42 montre qu'il existe un lien négatif entre l'amplitude de répartition géographique moyenne des représentants d'un groupe écologique et la valeur du coefficient d'allométrie. Le coefficient de corrélation (en excluant les valeurs correspondant au groupe L1T4) est de $r=0.67$, valeur significative au seuil de 5% (9 d.d.l.). Ce résultat indique que, dans l'ensemble, les groupes écologiques sous-représentés (en proportion du nombre d'espèces) dans les petits fleuves sont ceux dont les représentants sont largement distribués.

P_{sup} et caractéristiques biologiques

L'indice de corrélation de Spearman permet d'accepter l'hypothèse d'une relation négative entre p_{sup} et la longueur corporelle ($r=-0,100$, $p<0,05$, formulation unilatérale)

Le tableau 20 représente par catégorie écologique la moyenne de p_{sup} de ses représentants, plus cette moyenne est faible et plus le groupe considéré est composé d'espèces représentées surtout dans les fleuves à richesse spécifique supérieure à celle attendue sous l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des espèces dans les bassins. On constate que tous les groupes présentent des valeurs inférieures à 0.5 qui est la valeur attendue sous l'hypothèse nulle. Par conséquent tous les groupes écologiques ont tendance à avoir des représentants occupant essentiellement les fleuves de richesse spécifique élevée. Le tableau 20 donne également les résultats des analyses utilisant les probabilités combinées de Fisher. Les résultats sont significatifs pour les groupes suivants: herbivores-détritivores de taille moyenne (L2T1), herbivores-détritivores de grande taille (L3T1), omnivores de taille moyenne (L2T2), omnivores de grande taille (L3T2), prédateur sans tendance ichtyophage de petite taille (L1T3), prédateurs sans tendance ichtyophage de taille moyenne (L2T3), prédateurs à tendance ichtyophage de grande taille (L3T4).

DISCUSSION

Composition écologique des peuplements et richesse spécifique.

La présente étude indique que la répartition des espèces dans les 12 groupes écologiques que nous avons considérés n'est pas indépendante de la richesse spécifique du fleuve, et ce résultat a son importance, indépendamment de la connaissance des processus qui sont en cause. En effet, si la répartition des espèces dans les différentes catégories écologiques n'est pas la même selon que l'on a affaire à un fleuve de grande ou de petite taille, cela peut se traduire par des fonctionnements différents des communautés, à condition bien sûr que la tendance observée au niveau du peuplement total d'une rivière se retrouve localement dans chaque communauté. La connaissance des peuplements de poissons de l'Afrique de l'Ouest n'est cependant pas suffisante pour mettre en évidence un fonctionnement différent des communautés de poissons en fonction de la taille de la rivière, mais cela reste une possibilité qu'il ne faudra pas oublier lors d'études ultérieures.

l'on peut s'attendre à trouver dans un fleuve de taille et de débit comparable (Hugueny 1989 a et chapitre IV). Si un petit fleuve est strictement l'équivalent d'un haut cours alors le nombre d'espèces rencontrées devrait être le même dans les deux cas.

Biais géographique.

Les modifications observées dans la composition des peuplements en fonction de la richesse spécifique peut résulter d'un biais géographique si les fleuves de grande taille ont tendance à se regrouper dans la même zone géographique. Dans ce cas l'existence d'espèces restreintes aux fleuves de forte richesse spécifique peut résulter de facteurs biogéographiques agissant indépendamment de la taille du fleuve. Il n'est pas impossible que cela soit le cas ici. En effet les grands bassins versants de cette étude sont pour la plupart situés en zone sahélienne: Nil, Niger, Tchad, Sénégal et partagent de nombreuses espèces.

Conclusion

Les données analysées ici sont favorables à l'hypothèse selon laquelle les groupes écologiques qui présentent la plus forte probabilité d'absence dans les fleuves de faible richesse spécifique sont ceux qui, dans les grandes rivières, affectionnent les bas-cours. Cependant l'hypothèse selon laquelle les petites rivières correspondent strictement au haut cours d'une rivière plus grande ne permet pas d'expliquer pourquoi les affluents, quand on les compare à des fleuves de taille similaire présentent une richesse spécifique inférieure. Cette observation est compatible avec l'hypothèse que les risques d'extinction des populations sont plus importants dans les petits fleuves que dans les grands. Il semble donc qu'un compromis entre l'hypothèse des taux d'extinction dépendant de la taille des populations et celle postulant que les petites rivières sont l'équivalent écologique des hauts cours des grandes puisse être trouvé. L'hypothèse des taux d'extinction liés à la taille des populations postule que les espèces les plus susceptibles de s'éteindre dans un milieu sont celles présentes en faible effectif, parmi lesquelles se rencontreront les espèces qui pour diverses raisons ne pourront pas occuper toute la superficie disponible. L'étude de la zonation du Niandan a montré (chapitre XII) que les espèces avaient surtout des limites de distribution amont plutôt qu'aval. Par conséquent plus une espèce est inféodée au bas cours et plus il y a des chances qu'elle soit présente, à l'échelle de la rivière, en faible effectif. Par conséquent sous l'hypothèse de taux d'extinctions liés à la taille des populations, les espèces les plus sujettes à l'extinction seront celles représentées seulement dans le bas cours. La présence préférentielle d'espèces appartenant à certaines catégories écologiques dans les fleuves de faible richesse

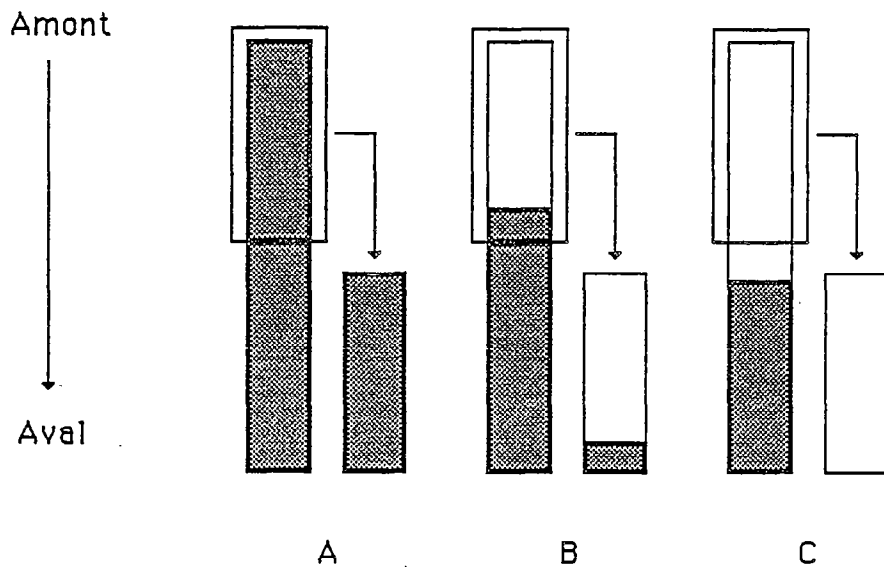


Figure 43: Schéma montrant la répartition de trois espèces dans une grande rivière (grand rectangle) et leur répartition dans une petite rivière (petit rectangle) si celle-ci est l'équivalent du haut cours.

spécifique s'explique alors par la présence de conditions écologiques de haut cours où 1- les espèces de bas cours ne pourront pas s'établir et 2- les espèces pouvant remonter un peu plus haut vers l'amont ne seront présentes qu'en faible effectif et auront des risques d'extinction plus importants. La figure 43 représente trois types de distribution d'une espèce dans une grande rivière. L'espèce A est présente du bas cours au haut cours et on doit s'attendre à ce qu'elle soit présente dans les petites rivières. L'espèce C n'est présente que dans les bas cours aussi cette espèce sera-t-elle absente dans les petites rivières. L'espèce B remonte plus haut que l'espèce C aussi sera-t-elle présente seulement dans la portion inférieure des petites rivières. Cependant sa distribution limitée augmente les risques d'extinction et l'on peut s'attendre à ce qu'elle disparaisse de certaines petites rivières.

L'existence de taux d'extinctions liés à la taille des populations a entraîné de nombreuses interrogations sur la manière de préserver au mieux les espèces isolées dans des réserves naturelles, assimilées à des îles au milieu de biotopes perturbés par l'homme. Le débat a essentiellement porté sur les vertébrés terrestres (oiseaux et

mammifères principalement), la préservation des communautés de poissons d'eau douce n'a pas été l'objet d'une aussi large approche théorique. Si l'hypothèse d'extinction sélective en fonction de la densité se trouvait confirmée de manière irréfutable chez les poissons d'eau douce, les conséquences en seraient importantes pour leur gestion et leur conservation, comme les deux exemples suivants vont le montrer.

Supposons que l'on veuille introduire une espèce de poisson dans un petit fleuve, si elle fait partie des espèces qui ont de hauts risques d'extinction on peut s'attendre à ce que tôt ou tard elle s'éteigne et donc que l'introduction échoue, à moins que l'on ne réalimente constamment la population avec de nouveaux individus.

Un autre exemple sera le cas où une rivière est morcelée en plusieurs fractions dépourvues de communications entre elles. Le cas le plus simple est la création d'un barrage qui va partager une rivière en deux. Si une des parties ainsi isolée est de superficie réduite, il y a tout lieu de croire que les espèces les plus sujettes à l'extinction vont, à plus ou moins longue échéance, disparaître. Il est possible que ces processus opèrent sur un laps de temps suffisamment long pour que l'on puisse les négliger. Contrairement aux autres groupes de vertébrés nous n'avons aucune indication de la vitesse à laquelle un milieu sursaturé en espèces de poissons retourne à une valeur d'équilibre, si elle existe. La création de barrages est une perturbation de plus en plus fréquente et fait généralement l'objet d'une étude d'impact. Les travaux ont plus particulièrement porté sur les conséquences provoquées en aval par la modification du régime hydrologique, ainsi que la colonisation du lac de barrage. Aucune étude ne paraît avoir envisagé la possibilité d'extinction d'espèces consécutive au morcellement et comme les données n'ont pas été recueillies dans cette optique il est très difficile, *a posteriori*, de s'en servir pour évaluer la pertinence de cette hypothèse.

CONCLUSION A LA TROISIEME PARTIE

Dans le chapitre IV, nous avons mis en évidence que les affluents possédaient, en Afrique de l'Ouest, plus d'espèces que des fleuves de caractéristiques comparables. Une des explications qui peut rendre compte de ce résultat est qu'il y a eu dans les fleuves des extinctions qui n'ont pas pu être compensées par des immigrations. Le dénominateur commun des deux chapitres constituant la troisième partie de ce travail est le concept d'extinction sélective. En d'autres termes les extinctions que l'on suppose avoir eu lieu dans les rivières se sont-elles produites au hasard ou ont-elles touché plus particulièrement certains types d'espèces, et si oui comment cela peut-il être perceptible dans la distribution des espèces?

L'étude de l'amplitude de répartition géographique des poissons de la région sahélo-soudanienne (chapitre VIII) nous a montré que: 1- les différences d'amplitude de répartition géographique entre espèces ne sont pas dues au hasard et sont associées à certaines caractéristiques biologiques, 2- il y a un lien significatif entre la longueur corporelle et le nombre de bassins versants habités, 3- quand la longueur est prise en compte, ce sont les espèces prédatrices qui ont la plus grande amplitude de répartition, 4 - les espèces à faible amplitude de répartition sont sur-représentées dans les rivières à richesse spécifique élevée, 5- cette dernière tendance est compatible avec un modèle Monte Carlo de répartition aléatoire des espèces dans les bassins.

Ces résultats ne permettent pas de considérer que les phénomènes liés à l'extinction sélective des populations interviennent de manière déterminante pour expliquer les variations de l'amplitude de répartition observées entre espèces. Si l'on se fie aux études qui ont porté sur d'autres vertébrés, les populations des espèces de grande taille et/ou en haut de la pyramide trophique sont les plus vulnérables à l'extinction car ne pouvant pas atteindre de grands effectifs. Dans ces conditions les poissons de grande taille devraient avoir une amplitude de répartition réduite, puisqu'ils devraient s'éteindre dans certaines rivières. C'est tout le contraire que l'on observe et il est plus raisonnable de considérer que l'autre facteur susceptible de modifier l'amplitude de répartition d'une espèce, la dispersion, joue un rôle plus important. Bien que la démonstration n'en a pas été faite il semble, d'après certains indices, que les espèces de grande taille ont de meilleures capacités de dispersion.

La relation entre amplitude de répartition moyenne des espèces résidentes d'une rivière et sa richesse spécifique semble résulter d'une propriété statistique des matrices de présence-absence, comme le suggère la très bonne concordance entre la tendance observée et celle simulée. Le fait que les espèces de large amplitude de répartition sont sur-représentées dans les rivières de faible richesse spécifique va avoir pour conséquence que, puisque l'amplitude de répartition des espèces n'est pas indépendante de leur

caractéristiques écologiques, la composition écologique des rivières sera dépendante de la richesse spécifique.

Les espèces dont les populations ne peuvent atteindre de grands effectifs doivent présenter des risques d'extinction d'autant plus importants que l'île est de petite taille. Quant l'amplitude de répartition est prise en compte, les espèces qui sont sous représentées dans les rivières à faible richesse spécifique appartiennent au groupe des prédateurs de grande taille et aux herbivores-détritivores de grande taille. Seule la tendance manifestée par le premier groupe est compatible avec un processus d'extinction différentiel tel qu'il est connu dans les autres groupes de vertébrés.

L'analyse des résultats en fonction de l'hypothèse de l'extinction sélective repose sur le principe que les poissons d'eau douce présentent les mêmes relations entre taille -densité et niveau trophique - densité que les autres vertébrés. Selon Fowler & Mac Mahon (1982) les risques d'extinction des populations ne sont pas les mêmes selon les caractéristiques biologiques des espèces et il mettent en particulier l'accent sur la taille corporelle et le niveau trophique: les risques d'extinction augmenteraient avec la taille corporelle et avec l'élévation dans la pyramide trophique. Ces auteurs, et d'autres avec eux, supposent en effet qu'une population possède des risques d'extinction d'autant plus importants que son effectif est réduit. On sait par ailleurs, du moins pour les vertébrés terrestres, qu'il existe un lien inverse entre la densité et la taille corporelle, de même qu'entre la densité et l'élévation dans la pyramide trophique. Par conséquent, pour qu'un phénomène d'extinction sélective, s'il existe, se manifeste de la même manière chez les poissons d'eau douce que chez les autres vertébrés, il faut que les relations entre densité, taille corporelle et niveau trophique aillent dans le même sens que celles citées ci-dessus. La relation entre taille corporelle et densité semble *a priori* pouvoir s'appliquer aux poissons et il est vraisemblable qu'elle soit universelle. Généraliser aux poissons d'eau douce la relation observée chez les vertébrés terrestres entre niveau trophique et densité (ou taille des populations) semble plus hasardeux. En effet, selon toute vraisemblance, cette relation résulte de la déperdition énergétique qui se produit d'un niveau trophique à l'autre: comparés aux herbivores, les carnivores disposent de moins d'énergie et toute chose étant égale par ailleurs ne pourront pas maintenir de populations de grande taille. Cependant en milieu fluvial et plus particulièrement dans les hauts cours la pyramide trophique ne repose pas sur la production primaire autochtone mais essentiellement sur les invertébrés aquatiques et les apports allochtones (tant d'origine animale que végétale). Par conséquent il n'y pas de raison *a priori* pour que les poissons herbivores disposent de plus d'énergie que les petits prédateurs se nourrissant d'invertébrés aquatiques par exemple. Le seul groupe qui doit être confronté à une perte d'énergie est celui des poissons ichtyophages.

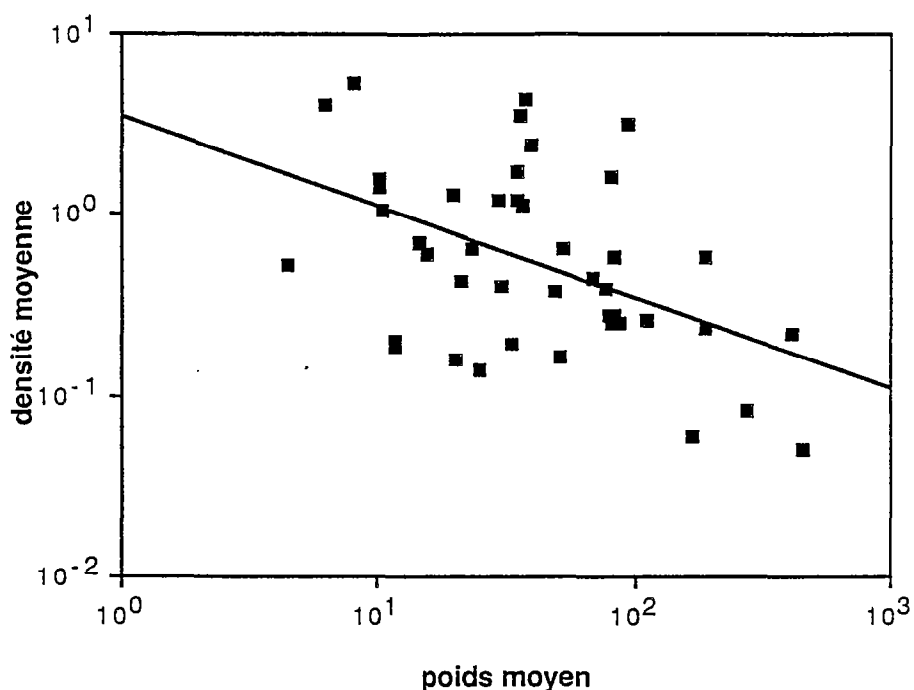


Figure 44: Relation entre densité moyenne et poids moyen pour 44 espèces de poissons du Bandama.

Qu'en est-il réellement ? Il est difficile de répondre car les relations entre densité et caractéristiques biologiques n'ont pas fait l'objet chez les poissons d'études aussi nombreuses que chez les autres vertébrés. En ce qui concerne la relation entre densité et la taille corporelle Maurer & Brown (1986) font état d'une absence de relation significative (pour des poissons marins), tandis que Duarte *et al.* (1987) citent une relation négative significative. A notre connaissance, il n'existe aucune étude cherchant à établir un lien entre densité et niveau trophique chez les poissons d'eau douce.

Compte tenu de ce manque d'informations nous avons traité les données de pêches au poison réalisées par Daget & Planquette (1973) dans le Bandama (Côte d'Ivoire), afin d'avoir au moins une première base de discussion. Nous avons considéré pour l'ensemble des espèces la relation entre la densité moyenne et le poids moyen des specimens pêchés. Compte tenu des informations disponibles pour les autres groupes zoologiques, on attend une relation poids-densité négative. La corrélation négative significative (fig. 44) entre le log de la densité et le log du poids moyen confirme cette attente. Le niveau trophique n'apporte aucune information significative supplémentaire. Par conséquent une relation taille-densité de la même nature que pour les vertébrés terrestres est confirmée, tandis que celle entre densité et niveau trophique reste à mettre en évidence. Bien entendu la généralité de ce résultat devra être vérifiée par d'autres études.

L'hypothèse alternative à celle de l'extinction sélective est que la modification de la composition des peuplements avec la richesse spécifique des rivières n'est que le reflet de

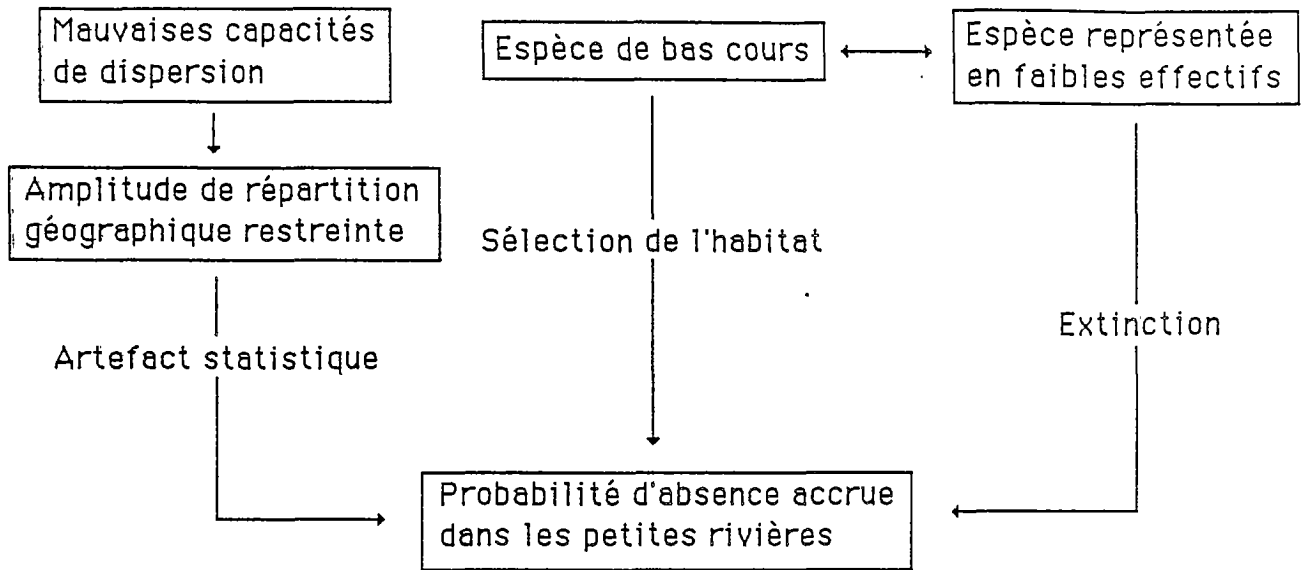


Figure 45: Représentation schématique des mécanismes supposés intervenir pour expliquer la variation de la composition des peuplements des rivières d'Afrique de l'Ouest avec la richesse spécifique.

la zonation longitudinale des rivières. Le processus ne serait plus un processus d'extinction mais un processus de sélection d'habitat. Les espèces de bas cours ne seraient pas représentées dans les petite rivières par suite de l'absence d'habitat favorable. Si l'on considère, à la lumière des seules études disponibles, qu'en Afrique de l'Ouest les espèces les plus susceptibles de se rencontrer dans les bas cours sont celles de grande taille et/ou détritivores-herbivores ou ichtyophages plus ou moins strictes cette hypothèse est tout à fait vérifiée. Elle ne permet pas d'expliquer, cependant, le déficit en espèces des fleuves par rapport à des affluents de caractéristiques comparables.

Nous proposons, à titre d'hypothèse, une combinaison des deux processus discutés ci-dessus: extinction sélective en fonction de l'effectif des populations et sélection de l'habitat. En effet dans une petite rivière les espèces de bas cours, soit ne pourront pas s'établir par manque d'habitat favorable, soit s'éteindront parce que l'habitat favorable sera trop limité et ne permettra pas le maintien d'une population de taille adéquate.

La figure 45 synthétise les différents points établis au cours de ce travail ainsi que les hypothèses avancées pour en rendre compte.

L'existence d'une zonation longitudinale des peuplements de poissons est l'un des éléments importants de ce schéma. Il est notamment capital de connaître comment les

peuplements s'enrichissent au sein d'une même rivière et s'ils suivent les tendances mises en évidence lors de l'enrichissement des peuplements d'une rivière à l'autre. Malheureusement les études de ce genre sont inexistantes et les conclusions que nous tirons ici sont fragiles car elles reposent essentiellement sur les résultats d'une étude effectuée sur le Niandan, affluent du Niger en Guinée, et qui fait l'objet de la quatrième partie de ce travail.

QUATRIEME PARTIE

ZONATION LONGITUDINALE DES PEUPELEMENTS DE POISSONS DU NIANDAN (HAUT NIGER)

INTRODUCTION A LA QUATRIEME PARTIE

Les trois chapitres suivants traiteront des analyses menées sur la zonation des peuplements de poissons du Niandan, affluent du Niger en Guinée. A ce niveau de perception l'évolution des caractéristiques de la rivière selon un axe longitudinal constitue l'élément en fonction duquel s'organisent les peuplements de poissons. La connaissance de la manière dont se modifient les peuplements de l'amont vers l'aval présente un double intérêt: faciliter l'interprétation des modifications observées à un niveau de perception supérieur (modification de la composition des peuplements en fonction de la superficie des bassins versants par exemple) et constituer une base nécessaire pour développer la gestion des communautés de poissons.

Trois aspects ont été étudiés: les facteurs affectant la richesse spécifique locale des peuplements (chapitre X), les facteurs affectant les similitudes de composition entre peuplements (chapitre XI) et la manière dont se complexifient les peuplements (chapitre XII).

LE NIANDAN

Le cours d'eau que nous avons étudié est le Niandan et ses affluents en amont de Sansanbaya, en Guinée, soit sur environ une centaine de km de son cours (fig 46). Le Niandan est un affluent du Haut Niger, et traverse une région qui du point de vue botanique est une "mosaïque de forêt ombrophile planitaire et de formation herbeuse secondaire" (White 1983) et qui du point de vue climatique appartient à la zone soudano-guinéenne (Daget 1954). Les pluies tombent d'avril à novembre avec un maximum en août, les crues maximales ont lieu en septembre-octobre (Daget 1954). La superficie du bassin versant, en amont de Baro (qui est situé plus en aval que notre zone d'étude, fig 46), est de 12770 km², le débit moyen y est de 252 m³ s⁻¹ (Brunet-Moret *et al.* 1986).

METHODES DE PRELEVEMENT

Les pêches, pour des raisons d'accessibilité aux stations, ont eu lieu en période sèche de mars à mai 1987 et en avril 1988. Nous nous assurons ainsi en outre que des variations saisonnières ne vont pas perturber les résultats. Vingt quatre localités ont été retenues dans cette analyse, et dans chacune d'entre elles, entre un et cinq points de pêche ont été choisis portant le total des stations à 36 (fig 46). Sur chaque station les pêches ont été réalisées à l'aide d'un ichtyotoxique, la Roténone, et selon la procédure suivante: une portion de rivière est choisie puis isolée en amont et aval par des filets de vide de maille de 5 mm. Après action du poison, tous les poissons visibles sont collectés, conservés dans le

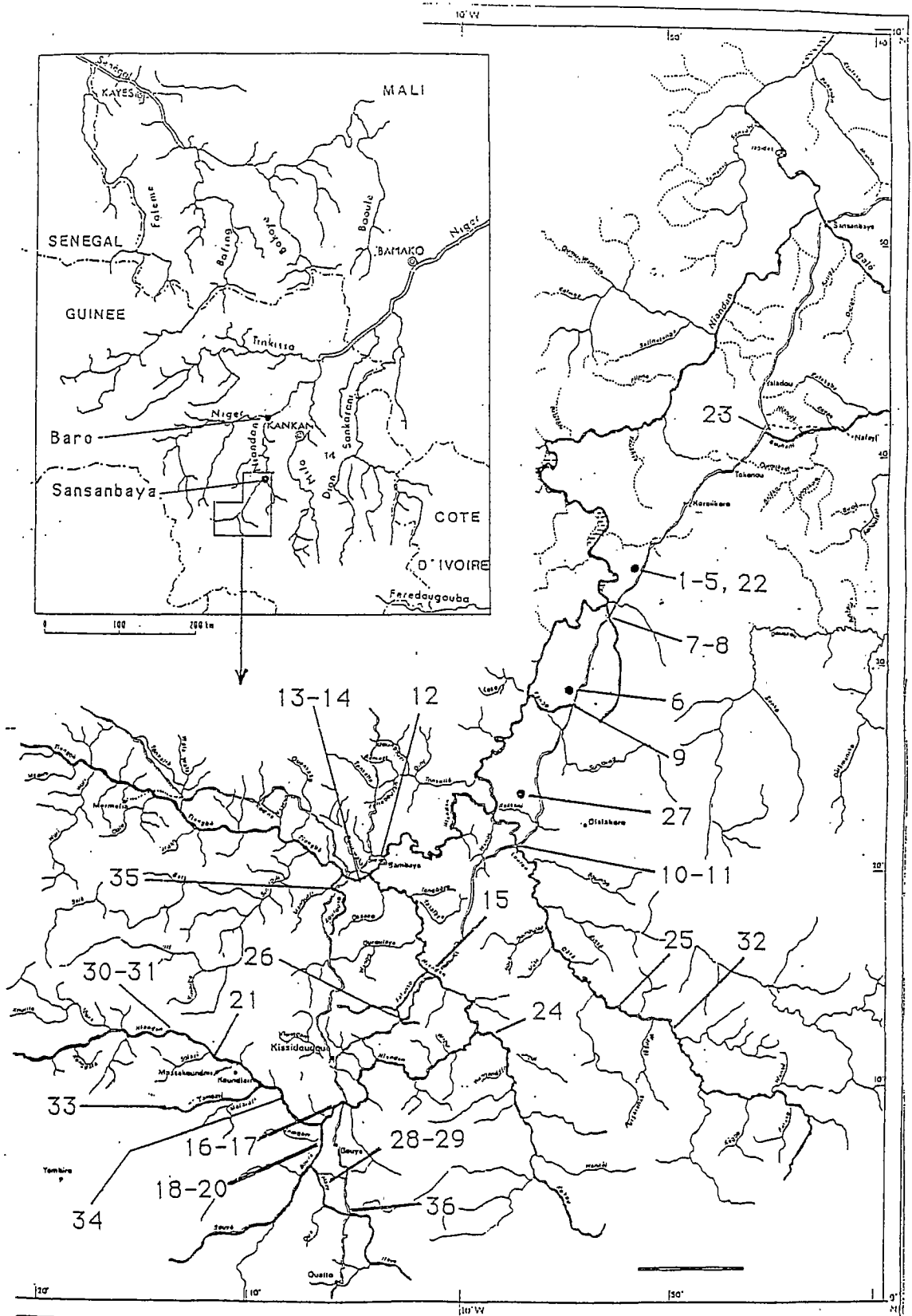


Figure 46: Carte montrant la localisation géographique de la zone étudiée ainsi que la localisation des 36 stations échantillonnées sur le Niandan et ses affluents.

formol (à 10%) afin d'être identifiés ultérieurement au laboratoire. Pour des raisons pratiques inhérentes à la méthode utilisée, les pêches ont été réalisées dans des portions de rivière ne dépassant pas 12 m de large et 1,6 m de profondeur, et ne présentant pas de courant fort sur toute leur longueur.

IDENTIFICATION DES POISSONS.

Les identifications ont été réalisées jusqu'à l'espèce, sauf pour les Cyprinodontidés pour lesquels nous n'avons pas dépassé le genre et les juvéniles de *Barbus*, *Raiamas*, *Tilapia* et *Sarotherodon*. Deux formes de *Micralestes* ont été prélevées dans le Niandan, mais il n'a pas été possible de les assigner de manière précise à l'une des espèces existantes. Deux formes de *Petrocephalus* ont été rencontrées sans qu'il soit possible en l'état actuel de leur attribuer un nom (Bigorne com. pers.), car la systématique de ces Mormyridés est confuse et nécessite une révision. Ces deux formes seront désignées par un numéro. Des spécimens de *Leptoglanis* ont été pêchés. Ceux ci sont très proches de *L. camerunensis* signalé seulement jusqu'à présent dans la Bénoué. Dans l'attente de la confirmation ou de l'invalidation du statut conspécifique des deux formes, nous désignerons nos spécimen par *cf camerunensis*. L'ensemble des espèces prises en compte dans cette étude s'élève à 66, plus deux genres de Cyprinodontidés, soit au minimum 68 espèces. Ce nombre est proche du total actuellement connu pour le Niandan qui est de 81 d'après nos pêches et les résultats des pêches effectuées par l'ORSTOM à Baro, nettement plus en aval, dans le cadre du monitoring des rivières traitées à l'insecticide (programme de lutte contre l'onchocercose de l'OMS). Nous pouvons donc considérer que l'ensemble de nos pêches donne un bon aperçu de l'ichtyofaune de la portion du Niandan que nous avons étudiée.

CARACTERISTIQUES PHYSIQUES DES STATIONS.

Sur chaque station nous avons procédé à une évaluation des caractéristiques physiques selon la méthode décrite par Gorman & Karr (1978), qui consiste en mesures ponctuelles effectuées régulièrement sur la portion de cours d'eau retenue. Nous avons considéré les caractéristiques suivantes: nature du substrat, vitesse du courant et profondeur. Nous avons différencié 8 catégories de substrat: sableux (1), vaseux (2), feuilles mortes (3), troncs et branches (4), végétaux immergés (5), dalles rocheuses (6), gros blocs de rocher (7), boueux (8). Les pourcentages de répartition de ces catégories dans les 36 stations sont portés dans le tableau 21. La vitesse du courant a été évaluée selon la méthode de Schlosser (1982) qui consiste à mesurer, sur une règle plate plongée verticalement dans l'eau, la différence de hauteur d'eau entre la face exposée au courant et la face opposée, cette différence étant d'autant plus importante que la vitesse du courant est

Stations	1	2	3	4	5	6	7	8
1	14,0	76,7	0,0	0,0	9,3	0,0	0,0	0,0
2	19,1	70,2	0,0	2,1	8,5	0,0	0,0	0,0
3	0,0	21,4	0,0	0,0	2,4	42,9	33,3	0,0
4	0,0	9,1	0,0	13,6	0,0	0,0	77,3	0,0
5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0
6	0,0	0,0	0,0	0,0	23,6	0,0	0,0	76,4
7	33,3	29,2	12,5	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0
8	31,8	27,3	0,0	0,0	0,0	0,0	40,9	0,0
9	0,0	18,0	0,0	4,0	24,0	0,0	10,0	44,0
10	37,3	7,8	5,9	2,0	0,0	47,1	0,0	0,0
11	15,0	25,0	25,0	12,5	0,0	12,5	0,0	10,0
12	0,0	83,0	12,8	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0
13	0,0	20,3	73,0	2,7	4,1	0,0	0,0	0,0
14	0,0	52,4	36,6	2,4	0,0	8,5	0,0	0,0
15	0,0	93,0	0,0	0,0	0,9	0,9	0,0	5,2
16	0,0	91,8	0,9	0,0	0,9	0,9	0,0	5,5
17	0,0	98,4	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	0,0
18	0,0	52,1	42,5	2,7	0,0	0,0	0,0	2,7
19	0,0	84,5	12,1	0,0	3,4	0,0	0,0	0,0
20	0,0	63,8	34,5	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0
21	0,0	68,9	0,0	0,0	10,8	0,0	0,0	20,3
22	0,0	8,8	52,9	0,0	0,0	0,0	0,0	38,2
23	0,0	25,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	74,1
24	0,0	54,9	8,5	1,2	0,0	0,0	35,4	0,0
25	1,5	74,2	10,6	0,0	0,0	0,0	13,6	0,0
26	0,0	19,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,1	69,0
27	0,0	0,0	34,4	0,0	0,0	0,0	0,0	65,6
28	6,7	24,4	48,9	0,0	0,0	0,0	4,4	15,6
29	43,5	41,9	8,1	6,5	0,0	0,0	0,0	0,0
30	38,0	28,3	15,2	5,4	0,0	0,0	12,0	1,1
31	34,8	31,5	20,2	4,5	0,0	0,0	0,0	9,0
32	76,9	0,0	4,6	4,6	0,0	0,0	0,0	13,8
33	12,2	20,4	65,3	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0
34	16,7	59,0	16,7	7,7	0,0	0,0	0,0	0,0
35	0,0	8,7	89,1	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2
36	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0

Tableau 21: Répartition, en pourcentage, des 8 catégories de substrat définies dans le texte dans les 36 stations. Les numéros des stations font référence à la carte de la figure 46.

Stations	1	2	3	4	5	6	7
1	0,0	90,7	9,3	0,0	0,0	0,0	0,0
2	0,0	83,0	17,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3	28,6	59,5	4,8	7,1	0,0	0,0	0,0
4	13,6	31,8	27,3	27,3	0,0	0,0	0,0
5	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7	16,7	58,3	20,8	4,2	0,0	0,0	0,0
8	0,0	63,6	22,7	4,5	0,0	9,1	0,0
9	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10	33,3	35,3	21,6	5,9	0,0	0,0	3,9
11	83,7	16,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13	39,2	54,1	6,8	0,0	0,0	0,0	0,0
14	32,9	61,0	6,1	0,0	0,0	0,0	0,0
15	0,0	86,1	11,3	2,6	0,0	0,0	0,0
16	0,0	85,5	11,8	2,7	0,0	0,0	0,0
17	1,7	98,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
18	43,8	47,9	8,2	0,0	0,0	0,0	0,0
19	5,2	89,7	5,2	0,0	0,0	0,0	0,0
20	1,7	98,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
21	0,0	100,0	0	0,0	0,0	0,0	0,0
22	67,6	29,4	2,9	0	0,0	0,0	0,0
23	22,2	72,2	3,7	1,9	0,0	0,0	0,0
24	30,5	61,0	4,9	0,0	2,4	0,0	1,2
25	7,6	77,3	15,2	0,0	0,0	0,0	0,0
26	0,0	98,3	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0
27	93,8	6,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
28	2,2	73,3	22,2	2,2	0,0	0,0	0,0
29	3,2	37,1	51,6	8,1	0,0	0,0	0,0
30	14,1	48,9	28,3	2,2	6,5	0,0	0,0
31	4,5	61,8	19,1	14,6	0,0	0,0	0,0
32	0,0	50,8	49,2	0,0	0,0	0,0	0,0
33	46,9	46,9	6,1	0,0	0,0	0,0	0,0
34	9,0	69,2	20,5	1,3	0,0	0,0	0,0
35	97,8	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
36	0,0	21,0	0,0	0,0	79,0	0,0	0,0

Tableau 22: Répartition, en pourcentage, des 7 catégories de courant définies dans le texte dans les 36 stations. Les numéros des stations font référence à la carte de la figure 46.

élevée. Cette méthode nous a servi à définir 7 classes de vitesse de courant. A titre indicatif, la classe immédiatement supérieure à la classe zéro correspond à un courant faible mais perceptible (débris flottants animés d'un mouvement visible) et la classe la plus élevée correspond à un courant fort et bouillonnant. Les pourcentages de répartition de ces catégories dans les 36 stations sont portés dans le tableau 22. A chaque point d'échantillonnage la profondeur a été mesurée à 5 cm près. Enfin la largeur moyenne de la rivière a été mesurée. Les valeurs de profondeur maximale et moyenne ainsi que la largeur sont données dans le tableau 23 (chapitre X).

RESULTATS DES PECHEES ET TRAITEMENT DES DONNEES.

Lors de chaque pêche, et pour chaque espèce, le nombre d'individus, la biomasse et la longueur du plus grand spécimen ont été relevés. Les effectifs par espèce et par station sont donnés dans l'annexe 6. La pêche au poison permet, sous certaines conditions, d'avoir un échantillonnage quasi exhaustif du milieu. Les conditions sont l'absence de courant pour que le poison ait le temps d'agir et une main d'oeuvre nombreuse pour récolter tous les poissons, surtout quand ils montent respirer en surface au début de l'action du poison. Ces conditions n'étaient réunies que dans un faible nombre de nos stations. Traiter les données en abondance relative n'est réalisable que si d'une station à l'autre chaque espèce a les mêmes chances d'être collectée. Un biais important de ce point de vue est la transparence de la rivière. En effet après action du poison, de nombreuses espèces restent au fond et il est probable que le nombre d'individus collectés pour ces espèces va être différent selon que le fond de la rivière sera plus ou moins visible. La transparence de l'eau dans nos stations étant très variable, ce biais risque d'être important. Les données ont par conséquent été traitées en présence-absence d'espèces, sauf dans le chapitre XII où la biomasse a été considérée.

CHAPITRE X: RICHESSSE SPECIFIQUE, DIVERSITE DU MILIEU ET TAILLE DE LA RIVIERE DANS LE NIANDAN

INTRODUCTION

La recherche des facteurs qui conditionnent le nombre d'espèces pouvant coexister dans un peuplement a fait l'objet de nombreuses études en écologie théorique: théorie de la niche (Mac Arthur 1965), biogéographie insulaire (Mac Arthur & Wilson 1963), rôle de la prédation (Roughgarden & Feldman 1975) ou rôle des perturbations (Connell 1978), pour ne citer que les plus importantes. Ces études ont suscité de nombreuses approches empiriques, dont la mise en évidence d'une relation positive entre la diversité (ou la complexité) du milieu et la richesse (ou la diversité) des peuplements, et ce avec des groupes zoologiques aussi variés que les oiseaux (Mac Arthur & Mac Arthur 1961), les mammifères (Rosenzweig & Winakur 1969), les reptiles (Pianka 1967). Chez les poissons des études ont été réalisées en milieu lacustre (Eadie & Keast 1984) et fluvial (Gorman & Karr 1978, Schlosser 1982, Perez 1984), essentiellement en zone tempérée, et dans les récifs coralliens (Molles 1978). Il existe quelques travaux menés dans des rivières tropicales, surtout en Amérique du Sud et centrale (Gorman & Karr 1978, Perez 1984), mais les études quantitatives des relations milieu-peuplements sont quasi inexistantes en Afrique. Cette situation est d'autant plus regrettable que de nombreux travaux ont pour but d'évaluer l'impact, sur les communautés de poissons, d'un nombre croissant de perturbations (barrages, traitements insecticides, pollution etc). Dans ce contexte la connaissance des facteurs pouvant influencer sur la richesse spécifique locale des peuplements en milieu non perturbé est un atout important pour expliquer et éventuellement prévoir les conséquences de futures perturbations.

Nous présenterons dans ce chapitre les résultats d'une étude réalisée en Guinée sur le Niandan, affluent du Niger, dans le but de quantifier la relation entre richesse spécifique locale des peuplements de poissons et un certain nombre de caractéristiques physiques du milieu. L'un des problèmes majeurs de ce genre d'études est de définir des variables de milieu pertinentes. En d'autres termes, il est important de se demander comment la diversité du milieu est "perçue" par le type d'organisme que l'on étudie. En milieu fluvial les facteurs habituellement retenus pour définir l'habitat des poissons sont la profondeur, la nature du substrat et la vitesse du courant (Matheson & Brooks 1983, Moreau & Legendre 1979, Felley & Hill 1983, Kinzie 1988, Gorman 1988, Baker & Ross 1981,

Gorman & Karr 1978, Schlosser 1982, pour ne citer que quelques études). Notre étude reposera par conséquent sur ces trois variables de milieu.

Un autre facteur à considérer chez les organismes fluviatiles est l'existence d'une zonation longitudinale des peuplements (Hawkes 1975), qui s'accompagne souvent d'une augmentation de la richesse spécifique selon un gradient amont-aval. Il faudra donc tenir compte, éventuellement, de cette source de variation de la richesse spécifique locale des peuplements de poissons.

Nous avons tenté de répondre aux questions suivantes: existe-il une relation entre la richesse spécifique locale des peuplements de poissons du Niandan et la diversité du milieu? existe-t-il une variation longitudinale de la richesse spécifique? ces relations sont-elles suffisamment précises pour être utilisées à des fins prédictives?

METHODES

On se reportera à l'introduction de la quatrième partie pour une présentation des méthodes de pêche et de description des stations.

Description des variables.

Richesse spécifique (RS). Il s'agit du nombre d'espèces pêchées dans chaque station.

Diversité de la vitesse du courant (DIVCR). La diversité de la vitesse du courant en une localité donnée est déterminée à l'aide de la formule suivante: $-\sum p_i \ln(p_i)$

où p_i représente la proportion des points d'échantillonnage qui sont compris dans la catégorie de vitesse de courant i . Cette mesure de diversité est celle de Shannon-Weaver (Chapitre II). Elle prend la valeur 0 quand une seule catégorie est représentée et prend sa valeur maximale quand toutes les catégories sont représentées dans la même proportion. Les catégories de courant sont au nombre de 7.

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

Diversité de la nature du substrat (DIVSB). Elle est mesurée à l'aide de l'indice de Shannon-Weaver, en considérant les 8 catégories de nature de substrat définies ci-dessus.

Largeur moyenne (LARG). Il s'agit de la largeur moyenne de la rivière à l'emplacement de la pêche.

Profondeur maximale (PRMAX). Il s'agit de la profondeur maximale à plus ou moins 5 cm près.

Profondeur moyenne (PRMOY). Il s'agit de la profondeur moyenne calculée à partir des effectifs dans les différentes classes de profondeur.

Stations	RS	LARG	PRMOY	PRMAX	DIVPR	DIVCR	DIVSUB
7	5	2.5	0.16	0.40	0.89	1.07	1.36
22	5	1.2	0.13	0.30	0.83	0.73	1.21
16	6	9.0	0.12	0.45	0.86	0.49	1.05
6	8	5.0	0.41	1.10	1.95	0.00	0.55
31	10	4.9	0.21	0.70	1.41	1.03	1.51
12	11	11.0	0.26	0.60	1.44	0.00	0.79
27	11	1.5	0.31	0.55	1.56	0.23	0.77
33	11	1.9	0.22	0.55	1.35	0.88	1.10
35	11	2.0	0.19	0.45	1.11	0.10	0.39
4	13	5.3	0.11	0.40	0.82	1.34	1.05
5	13	8.0	0.57	1.00	2.06	0.00	0.00
8	13	1.8	0.15	0.30	0.85	0.98	1.35
9	14	5.0	0.54	0.90	2.10	0.00	1.37
36	14	1.0	0.16	0.45	0.99	0.51	0.00
17	15	6.0	0.22	0.70	1.35	0.09	0.66
21	16	12.0	0.37	1.10	1.93	0.00	1.10
23	16	1.2	0.30	0.85	1.70	0.77	0.57
29	16	5.5	0.18	0.55	1.23	1.02	1.17
3	17	4.3	0.13	0.30	0.82	1.00	1.39
32	17	8.7	0.28	0.90	1.71	0.69	0.97
1	18	3.0	0.17	0.30	0.97	0.31	0.71
13	18	6.0	0.19	0.50	1.27	0.88	0.72
26	18	2.4	0.31	0.80	1.76	0.09	0.89
2	19	2.5	0.19	0.55	1.02	0.46	0.83
28	19	5.2	0.40	1.00	2.01	0.73	1.25
20	21	4.0	0.21	0.50	1.31	0.09	0.90
15	22	12.0	0.12	0.45	0.85	0.47	0.97
14	23	4.3	0.13	0.45	0.97	0.84	1.20
19	24	2.0	0.10	0.45	0.74	0.40	0.82
18	25	4.5	0.17	0.60	1.18	0.92	1.05
10	27	10.0	0.25	0.65	1.52	1.36	1.37
30	28	3.5	0.17	0.60	1.20	1.24	1.48
34	31	10.0	0.30	1.50	1.72	0.85	1.15
11	32	12.0	0.52	1.10	2.25	0.44	1.67
25	34	10.5	0.40	1.60	1.92	0.70	0.92
24	40	11.5	0.51	1.40	2.29	0.96	0.98

Tableau 23: Caractéristiques des 36 stations étudiées. Les abréviations des variables sont données dans le texte. Les numéros des stations font référence à la figure 46. Les stations sont ordonnées selon leur richesse spécifique.

Les valeurs prises par ces différentes variables dans chaque localité sont portées dans le tableau 23.

Méthodes statistiques.

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

La relation entre variables prédictives sera étudiée plus précisément à l'aide d'une analyse en composantes principales. Cette analyse permet de représenter graphiquement les relations entre variables, et de créer de nouvelles variables orthogonales entre elles, permettant ainsi de pallier au problème de la colinéarité.

Une méthode de sélection ascendante pas à pas des variables sera effectuée, à partir des variables originales et à partir des nouvelles variables obtenues après ACP. Le critère retenu pour inclure une variable dans le modèle est qu'elle présente le coefficient de corrélation partiel le plus élevé des variables candidates et que celui-ci soit significatif au seuil de 5%. Les variables sont retirées du modèle lorsqu'à la suite de l'introduction d'une nouvelle variable, leur coefficient de corrélation partiel n'est plus significatif au seuil de 5%.

RESULTATS

Le tableau 24 donne la matrice de corrélation des variables retenues dans cette analyse.

On constate que la richesse spécifique est corrélée significativement avec la largeur, la profondeur maximale et la diversité de la profondeur. C'est avec la profondeur maximale que la relation est la plus forte (fig 47).

	LARG	PRMOY	PRMAX	DIVPR	DIVCR	DIVSUB
LARG						
PRMOY	0.430					
PRMAX	0.581	0.792				
DIVPR	0.475	0.952	0.861			
DIVCR	-0.059	-0.383	-0.147	-0.302		
DIVSUB	0.184	-0.079	-0.005	-0.016	0.519	
RS	0.466	0.291	0.541	0.365	0.243	0.210

Tableau 24: Matrice de corrélation des variables utilisées dans les analyses de régression multiple. Les abréviations sont données dans le texte.

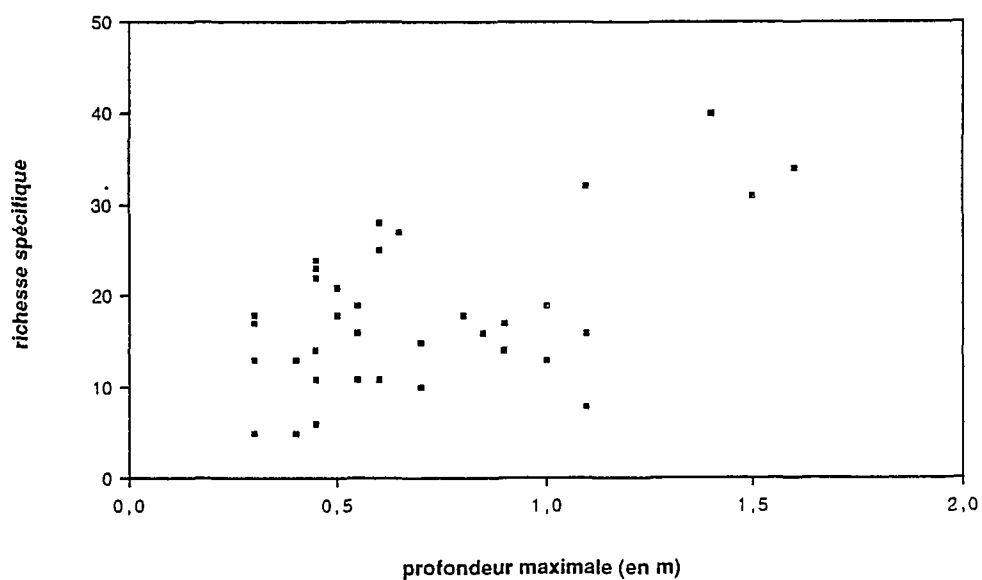


Figure 47: Relation entre la richesse spécifique et la profondeur maximale pour les 36 stations étudiées.

Si l'on examine les relations entre les variables prédictives, on remarque que trois variables sont hautement corrélées entre elles: la diversité de la profondeur, la profondeur maximale et la profondeur moyenne. La diversité du substrat est corrélée assez fortement avec la diversité du courant, tandis que la largeur moyenne est corrélée significativement avec le groupe des variables de profondeur. Ces résultats indiquent une colinéarité importante des variables prédictives.

Les résultats de l'ACP réalisée sur les variables prédictives (fig 48) nous permettent d'interpréter les deux premiers axes comme, respectivement, un facteur de "taille" de la rivière et un facteur de "diversité du milieu". En effet, l'examen de la figure 48 et du tableau 25, nous indique que les variables qui sont liées au premier axe sont la largeur et les variables de profondeur, tandis que celles liées au second sont les variables diversité du courant et diversité du substrat. Les deux premiers axes exprimant près de 80% de la variabilité, les autres axes sont difficilement interprétables.

Les résultats de la régression de la richesse spécifique en fonction des 6 variables explicatives sont portés dans le tableau 26. Le facteur d'inflation de la variance maximum associé à ce modèle étant élevé (16.71) la valeur des coefficients doit être considérée avec prudence. D'ailleurs on constate que certaines variables ont des coefficients de régression négatifs, alors qu'on attend un effet positif de toutes les variables. Ce modèle explique 44% de la variance de la richesse spécifique ($p < 0.007$). Aucune variable ne présente de coefficient de corrélation partiel significatif au seuil de 5%, bien que celui de la profondeur maximale soit proche de la significativité. Ces résultats indiquent que, par suite de la colinéarité entre variables, le modèle complet est inadéquat. Des coefficients sont négatifs, ce qui est peu réaliste, et il n'est pas possible d'interpréter correctement l'action des variables, aucune n'ayant d'effet significatif. Une sélection des variables est conseillée.

La régression pas à pas effectuée sur les 6 variables explicatives ne retient que deux variables (tableau 27): la profondeur maximale et la diversité du courant, ces deux variables expliquant ensemble environ 40% de la variance de la variable dépendante. Le facteur d'inflation de la variance maximum associé à ce modèle est de 1.02 ce qui est très proche de la valeur idéale de 1.

Une procédure similaire réalisée sur les 5 axes de l'ACP (Tableau 28) ne retient que les deux premiers, qui expliquent ensemble environ 34 % de la variance.

Les résultats des régressions effectuées à partir des variables prédictives originales ou à partir des nouvelles variables obtenues à la suite de l'ACP sont cohérents et mettent en évidence l'action de deux facteurs sur la richesse spécifique des peuplements: un facteur taille de la rivière (profondeur maximale et axe 1) et un facteur diversité du milieu (diversité de la vitesse du courant et axe 2). La profondeur maximale est hautement corrélée avec les autres variables de profondeur (profondeur moyenne et diversité de la

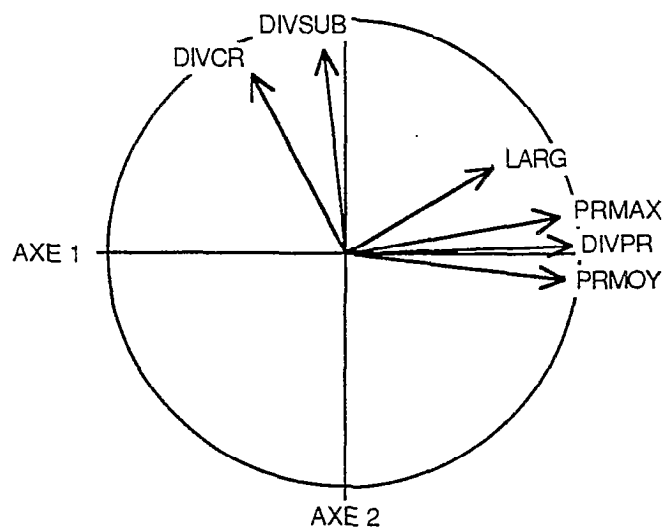


Figure 48: Cercle des corrélations (axes 1 et 2 d'une ACP) entre les variables de milieu. Les abréviations sont données dans le texte.

Variables	axe 1	axe 2	axe 3	axe 4	axe 5
LARG	0.636	0.381	0.664	-0.050	0.085
PRMOY	0.940	-0.059	-0.236	0.084	0.190
PRMAX	0.910	0.167	-0.071	-0.226	-0.294
DIVPR	0.958	0.039	-0.233	0.023	0.075
DIVCR	-0.393	0.772	-0.202	-0.442	0.109
DIVSUB	-0,082	0.875	-0.103	0.459	-0.068
% variance cumulé	53.2	78.9	89	97.5	100

Tableau 25: Corrélations des variables prédictives avec les 5 axes de l'ACP, et pourcentage cumulé de variance expliquée par les axes. Les abréviations sont données dans le texte.

Variables	Coefficients	p
LARG	0.464	0.261
PRMOY	-4.893	0.869
PRMAX	14.885	0.057
DIVPR	-1.893	0.857
DIVCR	5.288	0.156
DIVSUB	0.618	0.865
Constante	4.956	
R multiple	0.662	
p	0.007	

Tableau 26: Résultats de la régression de la richesse spécifique en fonction des 6 variables prédictives. Les abréviations sont données dans le texte.

Variables	Coefficients	p
PRMAX	14.230	0.0002
DIVCR	6.488	0.0203
Constante	4.017	
R multiple	0.632	
p	0.0003	

Tableau 27 : Résultats de la régression pas à pas de la richesse spécifique en fonction des variables originales. Les abréviations sont données dans le texte.

Variables	Coefficients	p
AXE 2	2.721	0.0063
AXE 1	1.854	0.0071
Constante	17.806	
R multiple	0.579	
p	0.0013	

Tableau 28: Résultats de la régression pas à pas de la richesse spécifique en fonction des axes de l'ACP.

profondeur) et il est probable que toutes ces variables soient redondantes, la profondeur maximale captant alors à elle seule tout l'effet associé à la profondeur. Avec un jeu de données différent une autre de ces trois variables aurait pu jouer ce rôle. La profondeur maximale est également corrélée, mais moins fortement, avec la largeur de la rivière et une interprétation semblable est également envisageable. La même prudence doit être appliquée à la relation entre diversité du substrat et diversité du courant. En effet la nature du substrat est en étroite dépendance avec le courant: à un courant faible correspond un substrat généralement boueux ou vaseux, à un courant fort un substrat sableux. Le fait que seule la diversité du courant a une contribution significative dans l'équation de régression ne doit pas par conséquent laisser croire que le substrat ne joue aucun rôle. Il semble donc raisonnable en l'état actuel des choses de parler, comme nous l'y invite les relations entre variables mises en évidence par l'ACP, de variables de taille et de variables de diversité du milieu.

DISCUSSION

Diversité du milieu et richesse spécifique.

Nos résultats soulignant la relation positive entre complexité de l'habitat et richesse spécifique locale des peuplements de poissons du Niandan sont à mettre en parallèle avec ceux obtenus dans d'autres milieux et dans d'autres régions. En milieu lacustre tempéré, Eadie & Keast (1984) ont démontré qu'il existait une relation entre diversité spécifique et complexité de la végétation aquatique ainsi qu'entre richesse spécifique et diversité du

substrat. Des études menées sur des cours d'eau tempérés et tropicaux (Gorman & Karr 1978, Schlosser 1982), utilisant les mêmes variables de milieu que dans la présente étude (profondeur, substrat, et courant) ont mis en évidence une relation entre diversité du milieu et diversité des peuplements de poissons. Toujours en milieu fluvial tropical, Perez (1984) décrit la relation positive qui lie richesse et diversité des peuplements de poissons d'un affluent de l'Orénoque avec un indice de la complexité du milieu établi à partir de la vitesse du courant, de la végétation aquatique et surplombante et de la richesse en matière organique du substrat.

Ces travaux montrent que l'on peut considérer la relation positive entre diversité et/ou richesse spécifique locale des peuplements de poissons et la diversité du milieu comme un phénomène très général, partagé d'ailleurs avec de nombreux autres groupes zoologiques (Mac Arthur & Mac Arthur 1961, Rosenzweig & Winakur 1969, Pianka 1967).

Un certain nombre de mécanismes ont été avancés pour rendre compte de ce type de relation, dont nous allons brièvement discuter.

La compétition interspécifique a longtemps été considérée comme le mécanisme clef de la régulation de la diversité des communautés (Mac Arthur 1965). Dans cette optique il a souvent été signalé qu'un milieu hétérogène permettait plus facilement la coexistence d'espèces compétitrices qu'un milieu homogène. Des exemples sont connus chez les poissons où une espèce change de microhabitat en présence d'une espèce compétitrice (Werner 1982, Gorman 1988).

Un autre facteur pouvant interagir avec l'hétérogénéité de l'habitat est la prédation. On peut supposer que les milieux complexes offrent plus de refuges aux espèces proies et les rendent de ce fait moins vulnérables à l'action des prédateurs. Ici encore on peut citer un certain nombre d'études qui ont montré que la complexité de l'habitat diminue l'efficacité des poissons prédateurs (Savino & Stein 1982) et qu'en présence d'espèces prédatrices certaines espèces de poissons se cantonnent dans des milieux complexes, offrant plus d'abris (Werner *et al.* 1976).

Seules des expérimentations précises, réalisées sur le terrain, permettraient d'évaluer l'importance des interactions biotiques dans la relation entre diversité du milieu et richesse des peuplements de poissons dans le Niandan.

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

En l'absence d'études fines de l'utilisation de l'habitat espèce par espèce, il n'est pas possible d'aller au delà d'une approche descriptive soulignant les facteurs apparents responsables de la sélection de l'habitat chez les poissons du Niandan. Il semble de toute

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

D'autres adaptations morphologiques notables sont liées à l'alimentation. *Labeo parvus* se nourrit essentiellement à partir de la pellicule organique recouvrant les rochers et sa bouche est adaptée en conséquence. Quelques espèces de Mormyridés ont une bouche tubulaire parfois très allongée, comme chez *Campylomormyrus tamandua*, qui doit faciliter la prise des invertébrés benthiques entre les pierres ou les rochers.

Ces quelques exemples ont pour but de souligner que si un lien entre richesse spécifique et diversité de la vitesse du courant (et donc probablement aussi entre richesse spécifique et diversité du substrat) a été constaté dans cette étude cela n'est certainement pas fortuit et résulte bien, pour certaines espèces tout au moins, d'une sélection de l'habitat en fonction de ces caractéristiques. Cela est d'ailleurs en accord avec de nombreuses études réalisées en milieu fluvial, qui ont mis en évidence le rôle déterminant de la vitesse du courant, de la nature du substrat et de la profondeur dans la sélection de l'habitat chez les poissons (Matheson & Brooks 1983, Moreau & Legendre 1979, Felley & Hill 1983, Kinzie 1988, Gorman 1988, Baker & Ross 1981, Gorman & Karr 1978, Schlosser 1982, chapitre XI).

Variation longitudinale de la richesse spécifique

Nos résultats mettent également en évidence une relation entre la richesse spécifique et la "taille" de la rivière, c'est à dire largeur et profondeur, deux caractéristiques bien corrélées. Comme la taille d'une rivière augmente selon un gradient amont-aval, il y a une

variation longitudinale de la richesse spécifique des peuplements de poissons, du moins sur la portion du cours que nous avons étudiée. Des résultats semblables, en considérant le "stream order" ou la position de la station selon un gradient amont-aval, ont été reportés à maintes reprises pour des rivières de zone tempérée (Beecher *et al.* 1988, Sheldon 1968, Schlosser 1982, Whiteside & Mc Natt 1972, Kuehne 1962). En zone tropicale, Angermeier & Karr (1983) ont montré l'existence d'un lien entre la largeur du cours et la richesse spécifique dans 9 petits cours d'eau de Panama. En Afrique, les résultats obtenus dans le Mono par Paugy *et al.* (1988) montrent que la richesse spécifique augmente rapidement quand on s'éloigne de la source puis atteint une asymptote. Si les stations situées le plus en amont ne sont pas suffisamment proches des sources, la relation peut facilement passer inaperçue. C'est le cas probablement pour les résultats obtenus par Mérona (1981) dans le Bandama.

La relation positive entre taille de la rivière et richesse spécifique est parfois expliquée en considérant que la diversité du milieu augmente à mesure que l'on progresse vers l'aval (Gorman & Karr 1978). Les données disponibles pour le Niandan ne confirment pas cette hypothèse, du moins en ce qui concerne la diversité du substrat et de la vitesse du courant dans la portion du cours étudié. En effet ces deux variables sont très peu corrélées avec les variables de taille de la rivière (profondeur et largeur) et ne peuvent pas, par conséquent, expliquer l'augmentation de la richesse spécifique avec la taille de la rivière. Il faut donc se tourner vers d'autres explications.

Pour de nombreux auteurs, la profondeur serait le facteur clef dans la répartition longitudinale des espèces de poissons (Mahon & Portt 1985, Sheldon 1968, Schlosser 1982). La profondeur maximale est la variable qui rend compte de la plus grande variation de richesse spécifique entre localités dans le Niandan et il est intéressant de se demander comment cette variable peut influencer sur la répartition des poissons dans cette rivière. Selon Schlosser (1982) les milieux d'eau profonde et calmes ("pool") sont peu abondants ou absents dans les hauts cours et les espèces inféodées à ces milieux seront par conséquent peu représentées ou absentes. Compte tenu de sa taille, de sa morphologie et de sa manière de se déplacer chaque espèce de poisson ne pourra se rencontrer en deçà d'une profondeur limite (Mahon & Portt 1985). Par conséquent les milieux peu profonds ne seront potentiellement colonisables que par un nombre réduit d'espèces, essentiellement celles de petite taille, ou les jeunes individus d'espèces plus grandes (Angermeier & Karr 1983), d'où la relation observée entre profondeur et richesse spécifique. Il existe d'ailleurs, dans le Niandan, une relation entre la longueur maximale observée dans une pêche et la profondeur maximale de la station (fig 49).

Il ne faut pas oublier qu'avec la taille de la rivière varient tout un éventail d'autres caractéristiques susceptibles d'influencer la répartition des poissons. En milieu tempéré par exemple on observe un lien étroit entre "stream-order", élévation et gradient (et donc

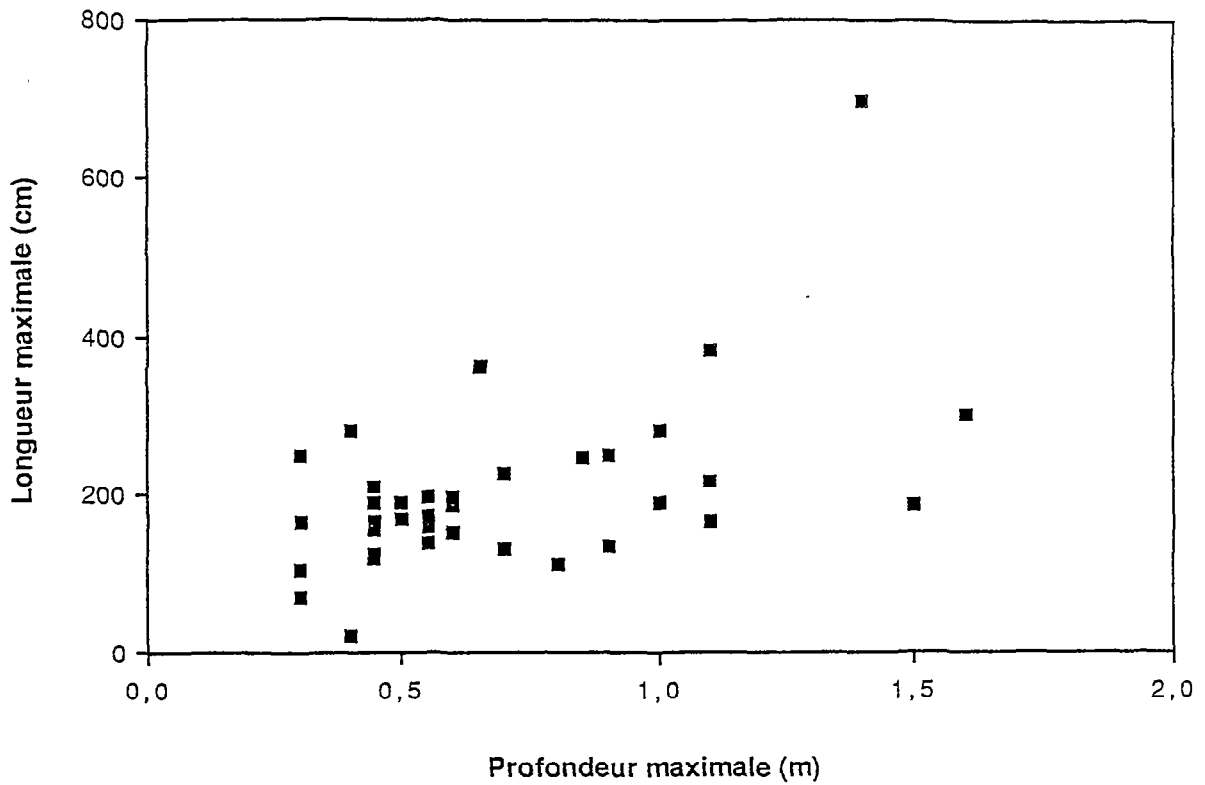


Figure 49: Relation entre la longueur du plus grand individu pêché et la profondeur maximale dans les 36 stations.

courant et substrat) (Beecher *et al.* 1988). En Afrique de l'ouest une telle association est moins répandue, car les rivières traversent le plus souvent des régions d'élévation homogène où les ruptures de pente ne jouent pas un rôle très important. La situation du Niandan est à cet égard exemplaire puisque taille de la rivière et diversité de la vitesse du courant ne sont pas corrélées. Un phénomène qui semble plus important est la variabilité temporelle du milieu qui est souvent plus importante dans les hauts cours. Horwitz (1978) note par exemple que la variabilité temporelle du débit est plus importante dans les hauts cours, et qu'à "stream order" identique les localités soumises à une plus grande variabilité sont peuplées par moins d'espèces. Whiteside & Mc Natt (1972) signalent qu'une plus grande variabilité des caractéristiques physico-chimiques est associée aux hauts cours. Benech *et al.* (1982) constatent que les écarts journaliers de la température de l'eau augmentent quand la profondeur décroît. Tout ceci doit conduire à des risques plus importants d'extinction des populations dans les hauts cours (Horwitz 1978) et permettre d'expliquer une augmentation longitudinale de la richesse spécifique. Il est probable également que les hauts cours peuvent présenter des conditions extrêmes où seules certaines espèces pourront survivre. En saison sèche certains hauts cours ne sont plus que des petits marigots en voie d'assèchement, à courant nul et à faible teneur en oxygène, où seuls certains Cichlidés, Claridés ou Cyprinodontidés y sont généralement rencontrés (chapitre XII).

Utilisation prédictive

Les milieux fluviaux dits naturels sont de plus en plus rares, dans la mesure où les aménagements (barrages, canaux, etc) se développent, y compris dans les pays en voie de développement. A ces perturbations il faut ajouter celles liées à la pollution. La connaissance des facteurs qui régissent la richesse spécifique locale, dans les communautés non perturbées, est un préalable quasi indispensable pour le suivi, et mieux encore la prévision, de l'impact de ces perturbations. Dans cette optique, on a vu se développer ces dernières années, aux USA, des "indices d'intégrité biotique", basés sur la richesse et la composition des peuplements de poissons d'eau douce (Karr 1981, Faush *et al.* 1984) . La démarche consiste d'abord à quantifier, dans une région donnée, un certain nombre de caractéristiques des communautés non perturbées, ces caractéristiques étant combinées dans un indice. C'est une phase d'étalonnage. Si, par la suite, la valeur observée dans une localité s'écarte trop de la valeur attendue pour une localité non perturbée de caractéristiques comparables, on peut soupçonner l'action d'une perturbation du milieu importante.

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

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

Même en prenant en compte la diversité du milieu, le modèle de régression multiple ajusté aux données du Niandan n'explique qu'une faible portion de la variance du nombre d'espèces. Il y a tout lieu de croire que si ce modèle est appliqué dans un but prédictif le pourcentage de variance expliqué sera encore plus faible. Ceci, à l'évidence, constitue une limitation sérieuse dont il faut rechercher les causes.

Cette faible variance expliquée peut être interprétée de plusieurs manières, relatives soit au modèle, soit aux données. Il est possible que le modèle n'ait pas pris en compte une ou plusieurs variables ayant une action importante sur la richesse spécifique des

peuplements. On peut songer à la variabilité temporelle des conditions hydrologiques dont l'importance a été reconnue par ailleurs (Horwitz 1978). On peut penser également à la disponibilité en abris qui n'a pas été expressément prise en compte dans notre modèle, même si l'on peut supposer qu'elle soit liée à la diversité du substrat. Une autre caractéristique à prendre en compte est la présence ou non d'un couvert végétal au dessus de la station, qui peut permettre l'existence d'espèces de poissons se nourrissant d'apports terrestres.

Néanmoins il ne semble pas réaliste d'espérer avoir un modèle très prédictif. En effet de nombreux facteurs peuvent masquer les relations entre poissons et habitat. Schlosser (1983) a constaté une variation saisonnière de la relation entre diversité spécifique et diversité du milieu dans un cours d'eau de l'Illinois, liée manifestement à des immigrations et émigrations entre le haut cours et le bas cours, elles mêmes reliées aux conditions hydrologiques. Il constate également que la relation est plus étroite dans les bas cours que dans les hauts cours, probablement parce que les conditions hydrologiques sont plus stables. Il est possible que, dans le Niandan, la variabilité des conditions hydrologiques introduise un facteur aléatoire dans la composition de peuplements. Nous avons réalisé nos pêches en saison sèche. Des poissons, fuyant les zones asséchées, pourraient alors se trouver piégés dans des habitats qui ne correspondent pas à leur preferendum, ce qui permettrait d'expliquer la faible variance expliquée par le modèle. Pour ces raisons on ne doit pas de toute manière attendre de ces modèles des prédictions très fines.

CHAPITRE XI: RELATIONS ENTRE LA COMPOSITION SPECIFIQUE DES PEUPEMENTS DE POISSONS DU NIANDAN ET LES CARACTERISTIQUES DU MILIEU

INTRODUCTION

Les ichtyologistes ont maintes fois constaté que la composition des peuplements de poissons variait de la source à l'embouchure. L'existence d'une telle zonation longitudinale des peuplements de poissons (revue dans Hawkes 1975) a suscité divers types de travaux. On s'est ainsi intéressé à son aspect discontinu ou continu (Matthews 1986), aux modifications fonctionnelles des peuplements (Schlosser 1982, Angermeier & Karr 1983) et aux facteurs responsables de cette zonation ce qui revient à soulever le problème plus général des relations espèces-milieu. Mais s'il est bien connu que la composition des peuplements animaux ou végétaux est plus ou moins déterminée par les caractéristiques du milieu, le problème est souvent de préciser l'intensité de cette relation et de cerner les caractéristiques environnementales qui y contribuent le plus. Les données de départ de telles études sont synthétisées généralement dans au moins deux tableaux. Les éléments du premier sont l'abondance ou la présence d'une espèce dans une localité (ou station), alors que les éléments du second sont les mesures d'une ou plusieurs caractéristiques environnementales dans chaque localité.

Une approche concevable pour analyser les relations espèces-milieu à partir de ce type de données est la comparaison statistique de deux matrices de distances. Cette approche a été utilisée dans plusieurs autres domaines en biologie: épidémiologie (Mantel 1967), anthropologie (Dow & Cheverud 1985), éthologie (Schnell *et al.* 1985), systématique (Douglas & Endler 1982), biogéographie (Lefkovitch 1984), génétique (Sokal & Wartenberg 1983). Le problème peut en effet se formuler de la manière suivante: s'il existe une relation espèces-milieu significative, alors les localités présentant une similitude élevée du point de vue de leur composition en espèces doivent également être proches du point de vue de leurs caractéristiques environnementales. Par conséquent mettre en évidence une relation espèces-milieu significative revient à démontrer la non-indépendance statistique de deux matrices de distances, l'une reliant les localités sur la base de la distribution des espèces, l'autre reliant les localités sur la base de leurs

caractéristiques environnementales. L'article de McCune & Allen (1984) est un exemple d'une telle approche, appliquée à la phytosociologie.

Le but de ce chapitre est d'utiliser la comparaison de matrices de distances pour tenter de cerner les facteurs responsables de la zonation des peuplements de poissons d'un cours d'eau tropical, le Niandan, affluent du Niger en Guinée. Il a été montré dans le chapitre précédent (chapitre X) que la richesse spécifique en une station dépendait de la diversité du milieu (en fonction de la vitesse du courant et de la nature du substrat) et de la taille de la rivière (largeur et profondeur) en cette localité. Un des facteurs susceptibles de déterminer une telle relation est la sélection de l'habitat opérée par les poissons. Si une telle relation résulte de la sélection de l'habitat opérée par les espèces, la composition en espèces de deux localités doit être d'autant plus semblable que leurs caractéristiques environnementales (largeur et profondeur de la rivière, vitesse de courant, nature du substrat) sont proches. Nous tenterons également de déterminer dans quelle mesure la similitude des peuplements est liée à la plus ou moins grande proximité géographique entre localités.

METHODES.

On se reportera à l'introduction de la quatrième partie pour les méthodes de pêche et de description des stations. Nous rappelons que cette étude est basée sur 36 stations réparties dans 24 localités (voir fig 46)

Comparaison statistique de matrices de distances.

La comparaison statistique des matrices de distances sera réalisée à l'aide du test de Mantel (voir chapitre II). Le principe de ce test est de déterminer s'il existe une relation linéaire significative entre les éléments d'une matrice de distance et les éléments correspondants d'une seconde matrice. La significativité statistique des résultats sera évaluée à l'aide d'une procédure Monte Carlo (1000 tirages) selon la méthode décrite chapitre II. Les corrélations partielles seront réalisées selon le protocole décrit chapitre II

Matrices de distances.

POIS1: matrice 36 x 36 rendant compte de la dissimilarité inter-stationnelle des peuplements établie à partir des données de présence absence des 68 espèces recensées dans les 36 stations. Pour cela il est nécessaire de disposer d'un indice de similitude ou de

distance entre les stations. Les indices binaires couramment employés sont biaisés en fonction de la richesse spécifique des stations à comparer (voir chapitre II). Nous avons décidé d'employer un indice de distance probabiliste qui donne, sous une certaine hypothèse nulle de répartition aléatoire des espèces, la probabilité d'avoir un nombre d'espèces en commun entre deux stations supérieur au nombre observé. Cet indice est compris entre 0 et 1. L'hypothèse nulle est que les espèces se répartissent au hasard dans les stations mais en respectant les contraintes suivantes: chaque espèce conserve son occurrence (le nombre de stations où elle est présente) et chaque station conserve sa richesse spécifique. La première contrainte a pour but de prendre en compte les capacités de colonisation ou la valence écologique des espèces. La seconde contrainte est justifiée par le fait que les différences de richesse spécifique entre stations ne sont pas aléatoires. L'indice a été calculé à l'aide de simulations Monte Carlo selon l'algorithme décrit chapitre III. 1000 permutations ont été réalisées et 250 tirages ont été effectués.

CRT et SUB: matrices 36 x 36 de dissimilarité environnementale entre stations, basée respectivement sur la vitesse du courant et la nature du substrat. Les distances intégrées dans ces deux matrices sont des distances euclidiennes (voir chapitre II) établies à partir des fréquences portées dans les tableaux 21 et 22 .

PROF: matrice 36 x 36 rendant compte de la différence de profondeur maximale entre stations: $PROF(i,j) = \text{valeur absolue de } prof(i) - prof(j)$, où $prof(i)$ et $prof(j)$ représentent respectivement la profondeur maximale de la station i et de la station j .

LARG: matrice 36 x 36 rendant compte de la différence de largeur de la rivière entre stations: $LARG(i,j) = \text{valeur absolue de } larg(i) - larg(j)$, où $larg(i)$ et $larg(j)$ représentent respectivement la largeur moyenne de la station i et de la station j .

GEO: matrice 24 x 24 des distances géographiques reliant les 24 localités

POIS2: Matrice 24 x 24 équivalente de POIS1 mais pour les 24 localités. La composition en espèces d'une localité correspond à celle de l'ensemble des stations qui la constitue.

RESULTATS

Lors des comparaisons entre la matrice POIS1 (ou POIS2) et les autres matrices de distance, des tests unilatéraux seront utilisés car l'on attend des liaisons positives.

	LARG	PROF	CRT	SUB	POIS1
LARG	1,000	0,301	0,081	0,116	0,352
PROF	0,004	1,000	-0,051	-0,090	0,018
CRT	0,130	0,624	1,000	0,485	0,096
SUB	0,073	0,827	0,000	1,000	0,166
POIS1	0,000	0,350	0,120	0,028	1,000

Tableau 29: Résultats des tests de Mantel effectués sur les matrices LARG, PROF, CRT et SUB (voir texte pour les abréviations), valeurs brutes. Au dessus de la diagonale sont portées les valeurs du coefficient de corrélation r , au dessous les significativités statistiques, obtenues par permutations (1000 tirages).

	LARG	PROF	CRT	SUB	POIS1
LARG	1,000	0,272	0,011	0,083	0,360
PROF	0,000	1,000	-0,046	-0,042	0,046
CRT	0,348	0,696	1,000	0,508	0,132
SUB	0,104	0,686	0,000	1,000	0,203
POIS1	0,000	0,255	0,047	0,007	1,000

Tableau 30: Résultats des tests de Mantel effectués sur les matrices LARG, PROF, CRT et SUB (voir texte pour les abréviations), valeurs transformées en rangs. Au dessus de la diagonale sont portées les valeurs du coefficient de corrélation r , au dessous les significativités statistiques, obtenues par permutations (1000 tirages).

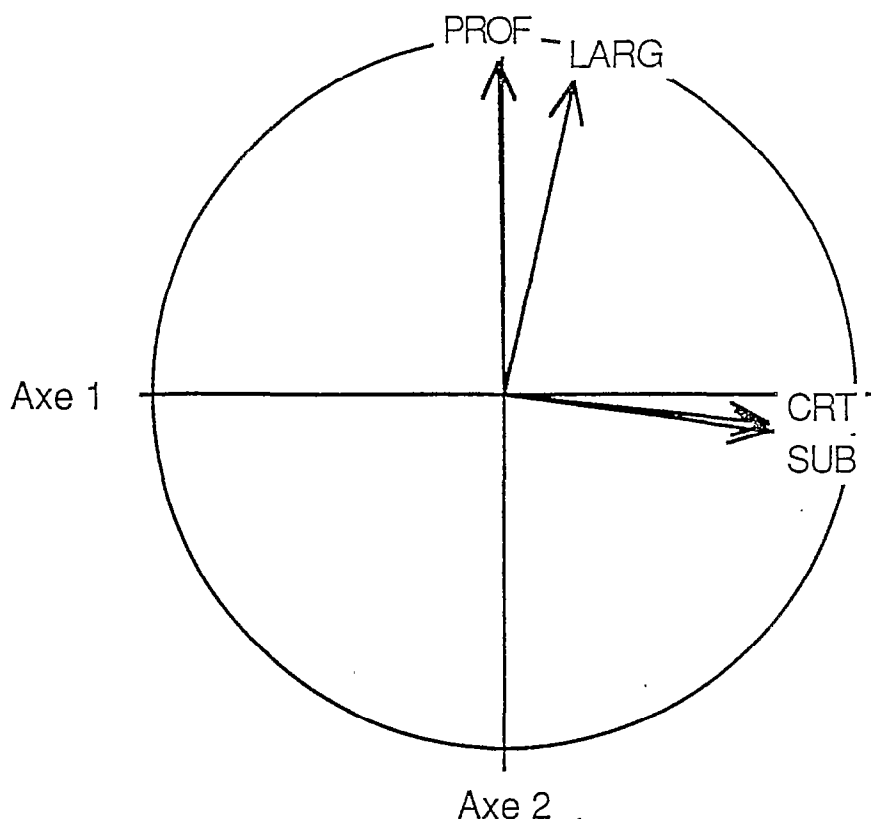


Figure 50: Cercle des corrélations (axes 1 et 2 d'une ACP) entre les éléments des matrices LARG, PROF, CRT et SUB (voir texte pour les abréviations)

	POIS1	TAIL	HAB
POIS1	1.000	0,226	0,145
TAIL	0,008	1.000	-0,034
HAB	0,046	0,547	1.000

Tableau 31: Résultats des tests de Mantel effectués sur les matrices POIS1, TAIL et HAB (voir texte pour les abréviations), valeurs brutes. Au dessus de la diagonale sont portées les valeurs du coefficient de corrélation r , au dessous les significativités statistiques, obtenues par permutations (1000 tirages).

Les tableaux 29 et 30 donnent les résultats des 6 comparaisons possibles entre les 4 matrices de distances "environnementales" reliant les 36 stations. Quelle que soit la transformation utilisée (données brutes, tableau 29, ou rangs, tableau 30) les résultats sont comparables: à savoir que CRT et SUB sont corrélées significativement entre eux mais pas avec LARG et PROF, ces deux dernières variables étant corrélées significativement entre elles. La figure 50 représente les relations entre les matrices de distances correspondant aux variables environnementales (LARG, SUB, PROF, CRT) obtenues à la suite d'une ACP menée sur la matrice des coefficients de corrélation du tableau 29. Il apparaît que deux ensembles de distances peuvent être distingués. Un premier ensemble regroupe des distances qui rendent compte de la similitude de la "taille de la rivière" entre stations: PROF et LARG, tandis que le second comprend des distances qui rendent compte de la similitude de l'habitat entre stations: CRT et SUB. La similitude "environnementale" entre stations peut donc être réduite à deux composantes relativement indépendantes: une composante taille et une composante habitat.

Compte tenu de ces résultats et pour faciliter l'analyse suivante, relativement lourde en temps de calcul, nous allons créer à partir des quatre matrices de distances environnementales deux nouvelles matrices. La première matrice, TAIL, est constituée de la manière suivante:

$$\text{TAIL}(i,j) = 1/2 (\text{LARG}(i,j) + \text{PROF}(i,j))$$

et sera une matrice rendant compte de la différence de la "taille" de la rivière entre stations. La seconde, HAB, est calculée ainsi:

$$\text{HAB}(i,j) = 1/2 (\text{CRT}(i,j)/7^{1/2} + \text{SUB}(i,j)/8^{1/2})$$

et sera une matrice rendant compte de la différence d'habitat (en fonction du courant et du substrat) entre stations. Les dénominateurs ont pour but de donner le même poids aux deux distances CRT et SUB

Les corrélations et les tests de Mantel effectués entre ces deux nouvelles matrices et POIS1 sont portés dans le tableau 31. Il apparaît que TAIL et HAB sont indépendantes entre elles et sont toutes deux liées significativement à POIS1, celle ayant la relation la plus forte étant TAIL. Une fois que l'effet de TAIL a été pris en compte selon la procédure décrite en méthode, HAB est toujours significativement liée à POIS1 ($p=0,041$, par permutations). Ces résultats indiquent que les peuplements ont une composition en espèces d'autant plus semblable qu'ils proviennent de stations similaires du point de vue de la taille de la rivière et de l'habitat.

Il n'y a pas de relation significative entre POIS2 et GEO, que l'on prenne les données brutes ou leur rangs ($p=0,134$ et $0,086$ respectivement, par permutations).

DISCUSSION

La zonation longitudinale des peuplements de poissons dans un cours d'eau peut-être décrite de manière générale, et quelles que soient les régions géographiques considérées, comme une modification de la composition des peuplements à mesure que l'on s'éloigne de la source et que l'on s'approche de l'embouchure. Un certain nombre d'explications ont été avancées pour interpréter les observations réalisées dans différentes parties du monde.

La zonation des poissons a d'abord été décrite selon un schéma amont-aval et la question a été de déterminer quelle(s) caractéristique(s) de milieu varia(en)t selon ce gradient. En Europe l'accent a été mis sur la vitesse du courant qui dépend de la pente (Huet 1962). A un courant élevé est associé un substrat rocheux ou sableux tandis qu'à un courant faible correspond un substrat vaseux. Comme les rivières européennes prennent généralement leur source en montagne, les hauts cours sont des zones d'eau courante sur substrat rocheux ou sableux. C'est le "rhitron" au sens de Illies et Botosaneanu (1963) par opposition au "potamon", zone de plaine à dénivelé faible. En Afrique de l'ouest de nombreuses rivières possèdent la quasi totalité de leur cours dans des régions de plaine ou de pénéplaine, et il semble que le schéma ci-dessus ne peut a priori s'y appliquer. Sur la portion de cours étudiée il n'existe pas dans le Niandan de rhitron et de potamon clairement délimités, et nos résultats ont d'ailleurs montré qu'il n'existait pas de liaison entre la largeur de la rivière et les conditions environnementales de courant et de substrat.

D'autres auteurs ont mis l'accent sur la taille de la rivière qui sur un plan géomorphologique et hydrologique, augmente selon le gradient amont-aval. Selon cette définition on peut considérer qu'il existe une zonation sur la portion du cours du Niandan que nous avons étudiée, car nous avons mis en évidence une relation significative entre la matrice POIS1 et les matrices LARG, PROF et TAIL, résultat indiquant que la similitude de peuplement entre deux stations n'est pas indépendante de la largeur et de la profondeur de la rivière en ces stations.

Par ailleurs il existe des indications portant à croire que les peuplements de poissons continuent de se modifier en aval des stations de notre étude. En effet dans le cadre du programme OCP des pêches de surveillance sont effectuées à Baro où 11 espèces ont été pêchées et qui n'ont jamais été prises par nous: *Brycinus leuciscus*, *Alestes baremoze*, *Hydrocynus forskali*, *Lates niloticus*, *Petrocephalus bovei*, *Distichodus engycephalus*, *Distichodus rostratus*, *Tetraodon lineatus*, *Labeo senegalensis*, *Leptocypris niloticus*, et *Eutropius niloticus*.

Mais la taille de la rivière n'est pas le seul facteur en cause. En effet une fois que ce facteur est pris en compte, le substrat et le courant ont toujours une action significative sur la similitude des peuplements. Cela signifie qu'une part importante de la variation de

la composition des peuplements le long du cours dépend également de facteurs qui ne sont pas corrélés à la taille de la rivière.

A la lumière de ces résultats on peut envisager l'action de plusieurs processus pour rendre compte de la variation entre stations de la composition des peuplements de poissons du Niandan.

1- Le premier processus est celui de la sélection de l'habitat opéré par les poissons, sur la base de la vitesse du courant, de la nature du substrat et de la taille de la rivière. Ce phénomène est bien connu chez les poissons en général mais il n'y a encore que peu d'études concernant les poissons africains (Merona & Albaret 1973). Pour mieux cerner ce problème il faudrait pouvoir associer chaque espèce à son habitat caractéristique, et donc disposer d'échantillonnages ponctuels, qui n'ont pas été réalisés dans le cadre de cette étude. Cependant certaines tendances générales sont connues pour la faune du Niger: c'est ainsi qu'un certain nombre de taxons peuvent être qualifiés de rhéophiles (*Amphilius*, *Chiloglanis*, *Leptoglanis*, *Garra*, *Gobiocichla*), alors que d'autres supportent bien les eaux stagnantes (Cyprinodontidés, Cichlidés, Claridés). Une sélection de l'habitat selon le courant et le substrat n'induirait pas de zonation longitudinale dans la portion de rivière que nous avons étudiée, la taille de la rivière y étant indépendante de la vitesse du courant et de la nature du substrat. Néanmoins s'il existe une sélection de l'habitat en fonction de la profondeur, ou de toute autre variable liée à la taille de la rivière, ce processus peut alors être responsable de la zonation observée.

Les résultats exposés ici sont tout à fait compatibles avec ceux obtenus dans le chapitre précédent (chapitre X) où il avait été montré que la richesse spécifique des stations était corrélée à la taille de la rivière et à la diversité du milieu (selon la vitesse du courant et la nature du substrat). La sélection de l'habitat opérée par les poissons avait été avancée pour expliquer cette tendance. Les résultats de la présente étude montrent que les mêmes facteurs environnementaux agissent également sur la composition des peuplements.

2- Un second processus serait une extinction, ou un échec à la colonisation, sélectifs en fonction des caractéristiques démographiques des espèces. Selon cette hypothèse certaines espèces ne pourraient se maintenir dans les hauts cours, même si les conditions environnementales de courant et de substrat leurs sont favorables, tout simplement parce qu'elles seraient soumises à de forts taux d'extinction, par exemple parce qu'elles seraient présentes en faible effectif. On peut déjà citer les espèces de grande taille qui ne pourront pas maintenir dans un petit cours d'eau de populations suffisamment importantes (Angermeier & Karr 1983). De même on doit s'attendre à une sous représentation, dans les hauts cours, des prédateurs en haut de chaîne trophique (les ichtyophages par exemple), bien connus, dans les autres groupes zoologiques, pour présenter de faibles densités et des risques d'extinction élevés (Fowler & Mac Mahon 1982). Il est possible

également que les espèces présentant une tolérance écologique large aient de plus grandes chances de se maintenir. En effet les hauts cours se caractérisent souvent par des conditions extrêmes et variables (Horwitz 1978). Roberts (1975) a décrit un "taxon cycle", selon lequel se sont toujours les représentants de certaines familles, par exemple les Cichlidés, que l'on rencontre dans les localités où la richesse spécifique est faible et qui sont souvent des hauts cours de rivière. Quelques unes de ces hypothèses seront testées dans le chapitre suivant (chapitre XII).

3- D'autres explications ont été recherchées pour expliquer la zonation, en tenant compte des caractéristiques régionales. C'est ainsi que selon le concept d'écorégion (Whittier & Hughes 1988, Hawkes *et al.* 1986, Hughes *et al.* 1987, Larsen *et al.* 1986), un cours d'eau traversant différentes régions écologiques pourrait présenter une zonation associée à ces régions. Dans le cas du Niandan, qui se situe dans une zone relativement homogène sur le plan climatique et géomorphologique, ce phénomène n'est guère perceptible comme le démontre l'absence de relation significative entre POIS2 et GEO. Mais dans le cas du Bandama (Mérona 1981), le fait que le haut cours soit en zone de savane et le cours inférieur en zone de forêt pourrait expliquer en partie la zonation observée, certaines espèces paraissant inféodées à un type de milieu particulier.

Les rivières Ouest africaines étudiées jusqu'ici (Mérona 1981, Sydenham 1977, Welcomme 1986), ont généralement une pente faible et un cours moyen assez uniforme dans lequel le peuplement ne présente pas de zonation longitudinale, mais s'organise vraisemblablement en fonction de caractéristiques de l'habitat ne variant pas selon un gradient longitudinal. Des modifications des peuplements interviennent dans le cours inférieur, dans la zone dite estuarienne, où les espèces d'eau douce régressent au profit d'espèces plus tolérantes à la salinité.

Le cours supérieur de ces fleuves avait été peu étudié jusqu'ici, mais Welcomme(1986) suspectait l'existence d'une zonation longitudinale dans le haut cours du Niger. Nos résultats sur le Niandan ont montré que la composition des peuplements dans les hauts cours était corrélée à la taille de la rivière et donc très probablement à divers facteurs de l'environnement associés à la largeur du cours d'eau. Ce facteur taille serait particulièrement important pour les petits affluents et expliquerait la zonation observée dans le cours supérieur, mais ferait progressivement place, lorsque le cours s'élargit, à d'autres facteurs, tels que le courant et la nature du substrat, qui seraient alors responsables de la structuration locale des peuplements dans le cours moyen, sans qu'on puisse observer de zonation longitudinale.

CHAPITRE XII: COMPOSITION ECOLOGIQUE DES PEUPEMENTS DU NIANDAN ET RICHESSE SPECIFIQUE.

INTRODUCTION

Lors de travaux portant sur la composition des peuplements de poissons du Niandan (chapitres précédents, X et XI), il a été démontré que la richesse spécifique variait en fonction de la taille de la rivière et de la diversité du milieu. Il a été également montré que la similitude de composition des peuplements était d'autant plus forte que les localités se trouvaient dans une portion de rivière de même taille et de caractéristiques de milieu (substrat et courant) similaires.

L'ensemble de ces résultats indique qu'il existe, du point de vue de la richesse et de la composition spécifique, une zonation longitudinale des peuplements de poissons dans le Niandan. La question qui se pose alors est de savoir si la complexification des peuplements s'opère de manière homogène ou si, au contraire, certains "types" de poissons sont plus ou moins bien représentés à mesure que la richesse spécifique s'accroît. Le "river continuum concept" (Vannote *et al.* 1980) postule notamment que la composition des peuplements aquatiques, selon la répartition des espèces dans différentes catégories trophiques, doit varier de manière prévisible à mesure que la rivière s'agrandit. De plus Roberts (1975) a décrit, pour la faune africaine, un "taxon cycle" qu'il définit comme la modification de la composition taxonomique des peuplements à mesure que la richesse spécifique s'accroît. Il a surtout souligné la capacité de représentants de quelques familles à se maintenir dans des milieux extrêmes, là où peu ou pas d'autres familles sont présentes.

En zone tempérée on compte quelques études sur l'évolution longitudinale de la composition écologique des peuplements de poissons, en considérant essentiellement des catégories trophiques (Horwitz 1978, Schlosser 1982); ces études sont plus rares dans les cours d'eau tropicaux (Angermeier & Karr 1983) et inexistantes pour les cours d'eau africains.

Dans cette étude nous avons tenté de déterminer si la présence ou l'absence des espèces dans les peuplements à faible richesse spécifique est liée à diverses caractéristiques biologiques (position trophique, longueur corporelle et orientation de la bouche). Nous avons étudié la modification des peuplements en fonction de la richesse spécifique, car nous nous intéressons à la manière dont les peuplements se complexifient. Comme la richesse spécifique est corrélée avec la taille de la rivière, les variations induites par ce facteur du milieu seront également prises en compte.

METHODES

On se reportera à l'introduction de la quatrième partie pour les méthodes de pêche et de description des stations.

Caractéristiques biologiques des espèces.

Trois caractéristiques biologiques ont été prises en compte: la longueur du corps, l'orientation de la bouche et la position trophique.

1-Position trophique. Quatre groupes trophiques ont été distingués: T1: détritivores-herbivores; T2: omnivores; T3: prédateurs consommant essentiellement des invertébrés; T4: prédateurs à tendance ichtyophage. Les espèces ont été classées dans ces catégories selon la synthèse de Lauzanne (1988).

2-Longueur du corps. La taille corporelle a été estimée par la longueur maximale observée dans le Niger, d'après nos données ou celles de Daget (1954).

3-Orientation de la bouche. Cette caractéristique morphologique est généralement considérée comme un indicateur de la position dans la colonne d'eau (Gatz 1979). Les espèces ayant une bouche orientée vers le bas se nourrissent généralement au fond tandis que celles ayant une bouche orientée vers le haut se nourrissent principalement en surface. Des exceptions existent à ces tendances, mais nous n'en avons pas d'exemples dans la faune du Niandan. L'orientation de la bouche a été codée de la manière décrite par Gatz (1979). Si l'on considère le plan tangent aux lèvres quand la bouche est ouverte et si sa face extérieure est tournée vers le haut, cette configuration est codée 1. Une orientation verticale du plan est codée 2, s'il est tourné vers le bas le code est 3, et s'il est horizontal tourné vers le bas le code est 4. Donc plus le code est élevée, plus les espèces s'alimentent au fond.

Séparation des adultes et des juvéniles.

Ont été considérées comme présentes dans une station les espèces représentées à l'état adultes et ou juvéniles. Cependant comme pour certaines espèces les différences de taille entre juvéniles et adultes peuvent être très importantes, il est *a priori* délicat de considérer ces deux états comme écologiquement équivalents. C'est pourquoi les analyses ont été faites à partir de deux types de données: une matrice de présence absence des espèces dans les stations, adultes et juvéniles confondus, et une seconde matrice de présence-absence établie à partir des adultes seuls. Une méthode intéressante pour affronter ce type de problème a été développée à Lyon par Persat(1988) et consiste à

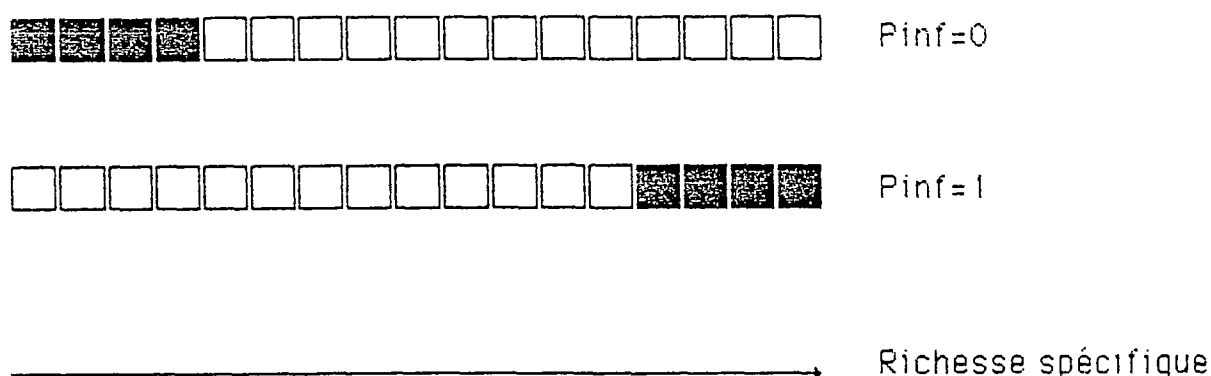


Figure 51: Représentation de deux espèces ayant la même occurrence (ici 4 stations) mais des P_{inf} (voir texte) très différents. L'espèce 1 est sur-représentée dans les stations de faible richesse spécifique, tandis que l'espèce 2 y est sous-représentée.

trouver la valeur de taille qui discrimine le mieux, en fonction de l'utilisation de l'habitat, les "adultes" des "juvéniles". Cette méthode n'est cependant applicable que si l'échantillonnage a été ponctuel. Comme ce n'est pas le cas de nos prélèvements, nous avons choisi de considérer comme adultes tous les individus d'une longueur supérieure à la taille à première maturité connue de l'espèce d'après la littérature. Si cette donnée n'est pas disponible, la taille à maturité de l'espèce la plus proche et ayant une taille similaire a été retenue. Les espèces de petite taille (moins de 10 cm de longueur) n'ont pas fait l'objet de ces distinctions, tous les individus ont été traités comme adultes. 9 espèces n'ont été pêchées qu'à l'état juvénile, c'est pourquoi le fait de considérer seulement les adultes réduit de 68 à 57 le nombre d'espèces présentes dans les 36 stations étudiées.

Analyse statistique des données

Pour chaque espèce on peut définir sa position dans le gradient de richesse spécifique des localités par la richesse spécifique moyenne des localités où elle est présente (RSM). Une espèce représentée essentiellement dans les peuplements pauvres en espèces aura une RSM faible et vice versa. Cependant cette mesure doit être pondérée par l'occurrence (le nombre de localités habitées) de l'espèce. En effet, selon une propriété stochastique des matrices de présence-absence (chapitre VIII), on doit s'attendre à ce que les espèces présentes dans un nombre élevé de stations (ayant une occurrence élevée) aient une RSM plus faible que les espèces à occurrence faible.

La démarche suivie pour prendre en compte cette difficulté est la même que celle employée dans le chapitre IX , mais nous la décrivons néanmoins à nouveau. Nous posons comme hypothèse nulle que la variation de RSM entre espèces résulte de la répartition aléatoire des espèces dans les localités selon le processus décrit ci-dessus. Considérons la probabilité d'observer, sous l'hypothèse nulle ainsi définie, une RSM inférieure ou égale à la RSM observée, probabilité que nous désignerons par P_{inf} . La figure 51 montre deux espèces, qui tout en ayant la même occurrence, ont des P_{inf} très différentes. Ces probabilités seront établies à l'aide de simulations Monte Carlo, selon l'algorithme de Connor & Simberloff (1979, chapitre III) avec 1000 permutations et 250 tirages. La distribution attendue de P_{inf} , sous l'hypothèse nulle de libre répartition de l'espèce considérée, est une loi uniforme sur l'intervalle (0,1), et la somme sur les 68 espèces (ou les 57 si seuls les adultes sont considérés) de $-2\sum \ln P_{inf}$ est distribuée alors selon un chi deux à 2×68 ddl (ou 2×57 ddl). Cette procédure est connue sous le nom de probabilités combinées de Fisher (chapitre III). De la même manière on peut définir P_{sup} (probabilité d'avoir sous l'hypothèse nulle une RSM supérieure ou égale à celle observée), qui sous l'hypothèse nulle a les mêmes propriétés. Dans la suite du texte une espèce ayant une P_{inf} élevée sera décrite comme étant *sur-représentée dans les peuplements de richesse spécifique élevée*.

Un test de Kruskal-Wallis sera effectué pour déterminer si les valeurs moyennes de P_{inf} sont différentes entre catégories trophiques. Ce test, qui est l'équivalent non-paramétrique d'une analyse de variance à un facteur, utilise le rang des observations au lieu de leur valeur réelle. Puisque la distribution attendue de P_{inf} est une loi uniforme, on ne perdra probablement que très peu d'information en remplaçant les valeurs réelles par leurs rangs. Aux espèces pêchées par nous même, nous ajouterons dans ces analyses des espèces connues pour être présentes dans le Niandan, mais en aval de notre zone d'étude, plus précisément les espèces pêchées à Baro dans le cadre du Monitoring des rivières traitées à l'insecticide (programme de lutte contre l'onchocercose de l'OMS). Ces espèces recevront pour P_{inf} (qui n'a pas été calculé pour ces espèces) la valeur de 1. En effet puisque ces espèces ne sont connues que du peuplement le plus riche, la probabilité d'observer, sous l'hypothèse nulle, des RSM inférieures ou égales à celle observée est de 1. Les espèces présentes à l'état juvénile mais non à l'état adulte dans les 36 stations reçoivent également un P_{inf} de 1 quand les analyses portent sur les seuls adultes. Le test de Kruskal-Wallis ainsi que les régressions multiples (cf ci dessous), porteront sur 81 espèces (68 pêchées par nous et 13 pêchées à Baro)

Une analyse de régression multiple avec comme variable dépendante P_{inf} et comme variables explicatives le log de la longueur corporelle (LG), l'orientation de la bouche (OR) et la position trophique a été également réalisée. La longueur a été transformée en son logarithme, cette variable étant généralement distribuée selon une loi log-normale. La

ESPECES	CATEGORIE TROPHIQUE	ORIENTATION DE LA BOUCHE	LONGUEUR (CM)	OCCURRENCE (AD+JUUV)	OCCURRENCE (AD)	PINF (AD+JUUV)	PINF (AD)
K.KRI	3	1	3	2	2	0,000	0,000
C.ANG	2	3	67	18	1	0,000	0,200
APLO1	3	1	3	6	6	0,000	0,004
B.MAC	2	3	3	8	8	0,000	0,000
EPIP1	3	1	5	10	10	0,000	0,000
MICR1	3	2	7	6	6	8,000e-3	0,012
B.FOU	2	3	6	8	8	0,016	0,000
B.OCC	2	3	43	9	1	0,016	0,560
B.PET	2	3	43	6	1	0,036	0,048
S.GAL	1	2	33	20	3	0,044	0,148
T.ZIL	2	2	24	17	9	0,072	0,004
B.RAI	2	3	6	26	26	0,132	0,224
R.SEN	3	2	17	28	18	0,168	0,320
T.DAG	2	2	24	23	12	0,188	0,456
BARB1	2	2	5	1	1	0,192	0,348
A.OCC	3	3	42	5	0	0,216	1,000
B.NUR	2	1,5	21	1	0	0,232	1,000
LEPT1	3	3	3	3	3	0,260	0,088
C.BRE	3	2	5	2	2	0,264	0,184
M.ELE	4	2	120	26	5	0,272	0,124
H.FAS	4	2	18	3	3	0,312	0,392
S.FIL	2	4	22	3	0	0,372	1,000
B.SUB	2	2	7	26	26	0,372	0,397
N.ANS	3	2	3	3	3	0,372	0,404
B.BAU	2	3	7	23	23	0,404	0,312
S.SOR	2	4	31	5	0	0,444	1,000
C.OCC	3	4	4	12	12	0,448	0,400
H.BIM	3	2	8	18	18	0,508	0,328
C.TAM	3	3	35	1	0	0,524	1,000
P.LHU	3	3	5	1	1	0,528	0,116
M.HAS	3	3	44	7	2	0,528	0,784
S.VIO	2	4	29	1	1	0,532	0,524
R.NIG	3	2	10	21	14	0,564	0,336
BR.MA	2	2	33	4	1	0,620	0,536
GORN	1	4	8	18	18	0,632	0,856
S.MYS	2	2	32	8	1	0,632	1,000
B.MCR	2	3	6	5	5	0,664	0,588
S.SCH	2	4	29	5	0	0,672	1,000
B.DOC	4	2	85	9	1	0,680	0,728
B.HYP	2	3	5	5	5	0,688	0,724
M.CAB	4	3	76	3	1	0,688	0,476
PETR2	3	3	9	2	2	0,720	0,476
H.PSI	3	3	14	1	0	0,728	1,000
PETR1	3	3	9	18	18	0,740	0,872
GWON	1	3	8	5	5	0,752	0,740
M.SEN	3	2	26	13	12	0,776	0,924
H.LON	2	3	81	13	6	0,776	0,580
P.END	4	2	57	2	2	0,788	0,724
C.AUR	3	3	24	21	0	0,808	1,000
M.ANG	4	3	76	6	1	0,824	1,000
M.RUM	3	3	57	3	2	0,832	1,000
N.LUN	3	2	3	2	2	0,856	0,612
C.LAT	4	3	56	1	0	0,868	1,000
S.EUP	2	4	20	6	0	0,868	1,000
H.OOO	4	2	35	1	0	0,920	1,000
P.PET	3	3	11	23	23	0,936	0,968
N.FAS	3	3	6	12	12	0,940	0,856
C.MIC	3	4	3	4	4	0,952	0,972
N.OCC	3	3	7	11	11	0,976	0,952
M.MEN	3	2	26	6	6	0,980	0,992
B.CAR	2	2	11	19	18	0,988	0,924
C.KIN	3	2	15	10	10	0,992	0,980
MICR2	2	2	7	20	20	0,996	0,992
L.PAR	1	4	16	28	15	0,996	0,956
C.GUN	3	2	8	7	7	0,996	1,000
* L.COU	1	4	67	0	0	1,000	1,000
* D.ENG	1	3	40	0	0	1,000	1,000
* D.ROS	1	3	56	0	0	1,000	1,000
* L.SEN	1	4	50	0	0	1,000	1,000
* B.PUN	2	3	3	0	0	1,000	1,000
* B.LEU	2	2	10	0	0	1,000	1,000
* A.BAR	2	2	27	0	0	1,000	1,000
* E.NIL	2	2	28	0	0	1,000	1,000
H.VIT	4	2	67	1	0	1,000	1,000
H.PIC	3	2	10	6	0	1,000	1,000
* T.LIN	3	2	32	0	0	1,000	1,000
* P.BOV	3	3	8	0	0	1,000	1,000
* LE.NI	3	2	6	0	0	1,000	1,000
A.RHE	3	3	3	3	0	1,000	1,000
* H.FOR	4	2	48	0	0	1,000	1,000
* LA.NI	4	2	130	0	0	1,000	1,000

Tableau 32: Caractéristiques des 81 espèces prises en compte dans cette étude. Les espèces pêchées seulement à Baro sont indiquées par une étoile. Voir annexe 6 pour l'abréviation des espèces.

longueur corporelle n'a pas été intégrée dans l'analyse comportant juvéniles et adultes, cette variable n'ayant alors que peu de signification. La position trophique a été codée à l'aide de trois variables indicatrices. La variable indicatrice 1 (TIND1) prend la valeur 1 si l'espèce appartient à la catégorie trophique T1, 0 autrement. La variable indicatrice 2 (TIND2) prend la valeur 1 si l'espèce appartient à la catégorie trophique T2, 0 autrement. La variable indicatrice 3 (TIND3) prend la valeur 1 si l'espèce appartient à la catégorie trophique T3, 0 autrement. Pour savoir si l'ensemble des variables trophiques ont une contribution significative en plus de l'effet éventuel des autres variables, le test F suivant a été réalisé:

$$F(p-q, n-p-1) = \frac{(R_p^2 - R_{p-q}^2) / (p-q)}{(1 - R_p^2) / (n-p-1)}$$

où p représente le nombre total de variables intégrées dans l'analyse, q le nombre de variables moins les trois variables trophiques et n le nombre d'observations.

RESULTATS.

Le tableau 32 récapitule pour l'ensemble des espèces les caractéristiques prises en compte dans cet article.

Adultes et juvéniles.

Le test des probabilités combinées de Fisher appliquées sur les 68 Pinf nous donne une valeur de 163.11, qui n'est pas significative (de justesse) au seuil de 5%. Une valeur de 187.35 est obtenue dans le cas des Psup, qui est significative au seuil de 5%. Ces résultats indiquent que l'hypothèse nulle peut être rejetée en faveur d'un excès de valeurs élevées de Psup.

Le test de Kruskal Wallis met en évidence des Pinf moyens différents entre catégories trophiques ($H=8,65$, $p=3,37\%$). Les catégories trophiques qui présentent les Pinf moyens les plus élevés sont les détritivores-herbivores et les grands prédateurs.

Les résultats des régressions multiples (tableau 33) font apparaître que la position trophique et l'orientation de la bouche sont significativement liés à Pinf. Les groupes trophiques qui, une fois l'effet de l'orientation de la bouche pris en compte, présentent des Pinf élevés sont les détritivores-herbivores et les grands prédateurs. Le signe du coefficient de corrélation indique que les espèces ayant une bouche orientée vers le haut ont tendance à avoir des Pinf faibles, c'est à dire sont sur-représentés dans les peuplements pauvres en espèces.

Variables	Coefficients	p (%)
CR	0,103	4,75
TIND1	-0,070	67,40
TIND2	-0,342	0,57
TIND3	-0,121	30,15
Origine:	0,525	
R multiple:	0,410	
p (%):	0,69	
Contribution des variables trophiques		
F(76,3):	3,93	
p(%):	<5	

Tableau 33: Résultats de l'analyse de régression multiple réalisée sur Pinf (adultes et juvéniles) en fonction de 4 variables prédictives (voir texte pour les abréviations).

Variables	Coefficients	p (%)
LogLG	0,297	0,44
CR	0,125	1,87
TIND1	0,037	82,44
TIND2	-0,055	68,82
TIND3	0,123	39,06
Origine:	-0,044	
R multiple:	0,471	
p (%):	0,19	
Contribution des variables trophiques		
F(75,3):	1,41	
p(%):	>5	

Tableau 34: Résultats de l'analyse de régression multiple réalisée sur Pinf (adultes) en fonction de 5 variables prédictives (voir texte pour les abréviations).

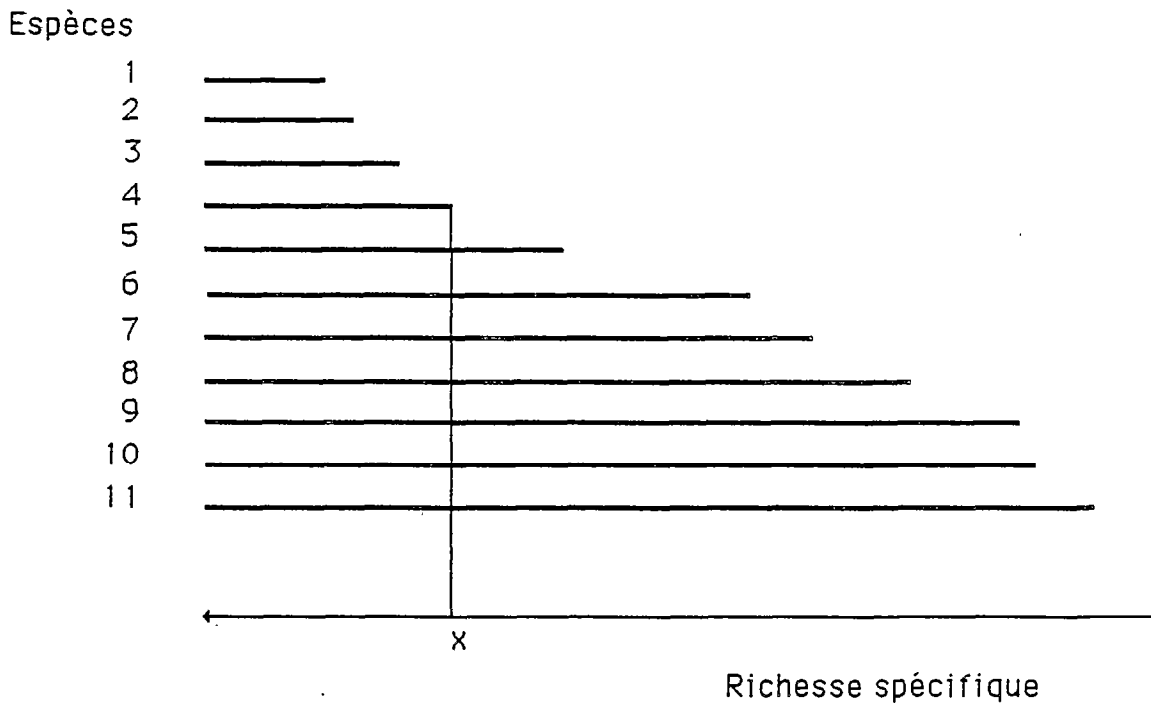


Figure 52: Modèle de zonation additive. L'espèce 4, par exemple, a une probabilité nulle d'être présente dans des stations dont la richesse spécifique est inférieure à la valeur x .

Adultes

Le test des probabilités combinées de Fisher appliquées sur les 57 Pinf nous donne une valeur de 130.83, qui n'est pas significative au seuil de 5%. Une valeur de 141.45 est obtenue dans le cas des Psup, qui est significative au seuil de 5%. Ces résultats indiquent que l'hypothèse nulle peut être rejetée en faveur d'un excès de valeurs élevées de Psup.

Le test de Kruskal-Wallis ne permet pas de mettre en évidence une différence significative des Pinf moyens entre groupes trophiques ($H=2,73$, $p=43\%$).

Les résultats des régressions multiples (tableau 34) font apparaître que la longueur et l'orientation de la bouche sont significativement liés à Pinf. Le signe du coefficient de corrélation indique que les espèces ayant une bouche orientée vers le haut ont tendance à avoir des Pinf faibles, c'est à dire sont sur-représentées dans les peuplements pauvres en espèces. La même tendance est observée pour les espèces de petite taille.

DISCUSSION

Structure de la zonation.

Une hypothèse souvent avancée à propos de la zonation longitudinale des peuplements de poissons est que l'enrichissement en espèce est additif sans ou peu de disparition d'espèces, comme le représente la figure 52. En zone tempérée des exemples sont connus de répartitions de poissons qui correspondent de manière presque idéale au modèle additif, du moins dans les hauts cours (Kuehne 1962, Horwitz 1978, Sheldon 1968), et Lowe Mc Connell (1975) suggère que ce modèle s'applique également aux rivières tropicales.

Selon ce modèle de zonation que nous dénommerons additif, une espèce a une probabilité nulle d'être rencontrée dans des localités d'une richesse spécifique inférieure à un certain seuil. L'espèce 4 de la figure 52 ne se rencontre pas dans les localités dont la richesse spécifique est inférieure à la valeur x . Les simulations réalisées supposent au contraire que toutes les espèces ont une probabilité non nulle d'être présentes dans chacune des localités. Si les espèces se répartissent selon un modèle de zonation additif, le modèle nul doit être rejeté à cause d'un excès d'espèces présentant un RSM supérieur à celui attendu. Par conséquent, le test de Fisher appliqué aux P_{sup} doit être significatif. C'est effectivement le cas et l'on peut en conclure que le modèle additif rend mieux compte des données que le modèle nul. Cependant, quand juvéniles et adultes sont traités simultanément, le test de Fisher appliqué aux P_{inf} est proche de la significativité statistique, ce qui indique une légère tendance à ce que des espèces se rencontrent dans des localités de richesse spécifique inférieure à ce qui est attendu. Ce résultat laisse entendre que le modèle additif n'est qu'une approximation, et qu'un modèle considérant que limites inférieures et limites supérieures de répartition ne sont pas aléatoires serait plus proche de la réalité. Les résultats indiquent cependant qu'il y a plus d'espèces sur-représentées dans les stations de richesse spécifique élevée que dans les stations de richesse spécifique faible.

Le processus le plus simple susceptible d'induire une zonation de type additif est le suivant. Considérons une caractéristique variant selon un gradient, et supposons que les espèces ne peuvent se maintenir qu'à partir d'une certaine valeur minimale, valeur variant selon les espèces. A mesure que la valeur de la caractéristique en question croît de nouvelles espèces apparaissent, et une zonation de type additif s'instaure. Une caractéristique exemplaire de ce point de vue est la profondeur. Un milieu peu profond ne pourra pas abriter de grands poissons (chapitre X), pour des raisons évidentes de place disponible. Par conséquent à mesure que la profondeur s'accroît, de plus en plus d'espèces sont susceptibles d'être rencontrées. Il est très probable que ce phénomène permette d'expliquer la partie additive de la zonation des poissons adultes dans le Niandan puisque

nous observons un lien positif entre Pinf et longueur corporelle. Ce facteur ne peut néanmoins être responsable de l'aspect additif de la zonation quand adultes et juvéniles sont analysés ensemble, et d'autres facteurs explicatifs doivent être recherchés.

Il est peu probable que toutes les espèces d'un peuplement soient sensibles à la même caractéristique. On peut donc suggérer que plus un nombre important de caractéristiques varient de concert, et plus grande sera la chance qu'une zonation additive se mette en place. C'est manifestement le cas dans les hauts cours de rivières tempérées où un grand nombre de caractéristiques environnementales varient selon un gradient amont-aval: température, profondeur, vitesse de courant, nature du substrat, oxygène dissous, etc. Cela est moins vrai dans les rivières africaines. Dans le Niandan la taille de la rivière est, par exemple, indépendante de la vitesse du courant et de la nature du substrat (chapitre XI), et l'on peut comprendre que dans ces conditions la répartition des poissons ne suive le modèle additif que de manière assez lâche.

"Taxon cycle"

Avant de discuter en détail la modification de la composition des peuplements de poissons du Niandan avec la richesse spécifique, il est intéressant de comparer notre étude avec l'approche similaire de Diamond (1975) réalisée sur les oiseaux de l'archipel de Nouvelle Guinée qui a défini à cette occasion des "incidences fonctions". Il s'agit de représenter pour chaque espèce sa probabilité de présence sur une île en fonction de la richesse spécifique de celle-ci. On s'aperçoit qu'il existe des espèces d'oiseaux que l'on ne rencontre que dans les îles à richesse spécifique élevée ("high S species"), d'autres au contraire sont représentées seulement dans les îles où ne sont présentes que très peu d'autres espèces d'oiseaux ("supertramp species"). Les espèces du premier groupe sont confinées aux grandes îles pour les raisons suivantes: elles y rencontrent des habitats que l'on ne trouve pas dans les petites îles, elles peuvent y maintenir des territoires de taille suffisante. Les "supertramp" sont des espèces capables de coloniser des milieux instables et épisodiques où peu d'autres espèces peuvent s'installer, stratégie réalisable sous réserve de capacités de dispersion élevées. Selon Diamond le facteur déterminant pour expliquer l'absence de ces espèces dans les îles à richesse spécifique élevée serait essentiellement la compétition "diffuse". Les "supertramp" ne pourraient supporter la compétition avec d'autres espèces dans un milieu stable.

Si le concept d'"incidence fonction" a suscité de nombreuses approches chez les oiseaux et chez d'autres organismes, il n'existe pas à notre connaissance d'étude semblable chez les poissons d'eau douce. On peut cependant citer le concept de "taxon cycle" de Roberts (1975) qui présente certaines analogies avec ce qui précède (à signaler que le "taxon cycle" n'a rien à voir avec le concept de même nom élaboré par Wilson et cité dans le

chapitre X). Roberts suggère en effet qu'à mesure que les peuplements de poissons se complexifient certains taxons apparaissent et d'autres disparaissent. Cependant le cycle décrit par Roberts se réaliserait essentiellement dans le temps: l'existence en serait induite par les fluctuations climatiques du Pléistocène: à la suite de périodes sèches, certaines régions perdraient la totalité de leur ichthyofaune, celle-ci se rétablirait peu à peu, en suivant le "taxon cycle", à mesure que les conditions deviendraient plus humides. Ce scénario est hautement hypothétique et de plus l'échelle de perception où l'on se place (station, rivière ...) n'apparaît pas clairement dans les écrits de Roberts.

Selon le raisonnement de Roberts les espèces qui apparaissent les premières dans le cycle doivent être des espèces capables de se maintenir dans des milieux très simplifiés et/ou extrêmes du point de vue écologique, elles doivent donc être les mêmes que celles qui sont actuellement observées dans les peuplements appauvris. Comme exemples de telles espèces Roberts cite les représentants des genres ou familles suivants: *Barbus*, *Clarias*, Cyprinodontidés, *Tilapia* (*sensu lato*) et *Haplochromis*. Un de ces taxons ne se rencontre pas dans le Niandan (*Haplochromis*), mais pour les autres nos observations vérifient ces hypothèses. Si l'on considère par exemple les espèces dont le Pinf est inférieur ou égal à 0.10 (adultes et juvéniles traités ensemble) on dénombre 1 espèce de *Clarias* (sur 1 présente dans le Niandan), 2 espèces de Cyprinodontidés (sur 2 présentes), 4 espèces de *Barbus* (sur 11 présentes), 2 espèces de *Tilapia* et *Sarotherodon* (sur 3 présentes) ce qui représente environ 90% des 11 espèces à Pinf inférieur à 0,10. Les peuplements appauvris des lacs africains peu profonds sont composés essentiellement à partir d'espèces des genres *Barbus*, *Clarias* et *Oreochromis* (Lévêque & Quensièrre 1988), données compatibles elles aussi avec ce qui précède.

Roberts constate que les espèces caractéristiques des premières étapes du cycle sont souvent absentes dans les peuplements plus riches. Tout comme Diamond il suppose que la compétition interspécifique n'est pas étrangère à ce résultat: les espèces plus spécialisées apparaissant dans les peuplements riches éliminent les espèces plus généralistes caractéristiques des premières étapes du cycle.

Compte tenu de la difficulté de mettre en évidence la compétition interspécifique à partir des seules données de répartition des espèces, nous ne prendrons pas position en faveur ou non de cette hypothèse. Nous soulignerons néanmoins que des espèces peuvent être restreintes aux localités pauvres en espèces pour d'autres raisons que la compétition interspécifique. On peut, par exemple, très bien concevoir que la prédation joue un rôle important. En effet la plupart des espèces caractéristiques des premières étapes du cycle sont pour la plupart des petites espèces, et sont probablement très vulnérables à la prédation exercée par les poissons ichthyophages. A part les *Clarias* qui, adultes, peuvent éventuellement consommer des poissons, aucune des espèces classées comme représentatives des premières étapes du cycle ne peut être considérée comme ichthyophage,

même occasionnelle. Par conséquent il n'est pas impossible que ces espèces se cantonnent dans les milieux appauvris car elles y trouvent un refuge à la prédation.

Pour les Cyprinodontidés on peut concevoir une autre explication. En effet ces espèces s'alimentent essentiellement à partir des apports exogènes et ont peut-être une distribution limitée aux hauts cours parce que les apports trophiques allochtones y sont plus importants.

Zonation et caractéristiques biologiques des espèces.

Trois caractéristiques biologiques ont été considérées dans cette étude: la longueur corporelle, l'orientation de la bouche et la position trophique. Nous avons déjà discuté de la longueur ci dessus (cf structure de la zonation) et nous allons nous pencher maintenant plus particulièrement sur les deux autres.

Nos analyses montrent que, lorsque les juvéniles sont pris en compte en même temps que les adultes, les herbivores-détritivores et les prédateurs à tendance ichtyophage ont des probabilités de présence dans les peuplements à richesse spécifique faible plus réduites que celles des autres catégories trophiques. Ces tendances ne sont plus perceptibles quand les adultes sont traités seuls. Les espèces se nourrissant en surface, ou du moins celles ayant une bouche orientée vers le haut, ont des probabilités de présence dans les peuplements pauvres en espèces plus élevées que celles des espèces se nourrissant au fond, ou du moins celles ayant une bouche tournée vers le bas. Cette tendance est perceptible quand les adultes et les juvéniles sont traités ensemble aussi bien que quand les adultes sont traités seuls.

Un problème se pose pour la comparaison de ces résultats avec d'autres études dans la mesure où la caractéristique étudiée ici, probabilité de présence en fonction de la richesse spécifique des bassins, n'est utilisée dans aucune autre étude. Cette réserve faite les résultats décrits ici sont en partie compatibles avec ceux rapportés dans d'autres études de l'évolution longitudinale de la composition trophique des peuplements de poissons. Dans des cours d'eau du Panama, Angermeier & Karr (1983) montrent que le nombre d'espèces et la biomasse des herbivores et des alguivores augmentent plus vite avec la largeur de la rivière que le nombre d'espèces et la biomasse des insectivores. Aux USA, Horwitz (1978) constate que les piscivores et les planctonivores constituent une proportion plus importante du nombre d'espèces des peuplements quand la richesse spécifique est élevée, tandis que dans un cours d'eau de l'Illinois, Schlosser (1982) signale que les insectivores généralistes sont mieux représentés dans les hauts cours.

L'hypothèse la plus simple pour interpréter ce genre de résultats est de supposer que la disponibilité de certaines ressources trophiques varie le long du cours d'une rivière. Le "river continuum concept" (Vannote *et al.* 1980) qui postule que la composition trophique

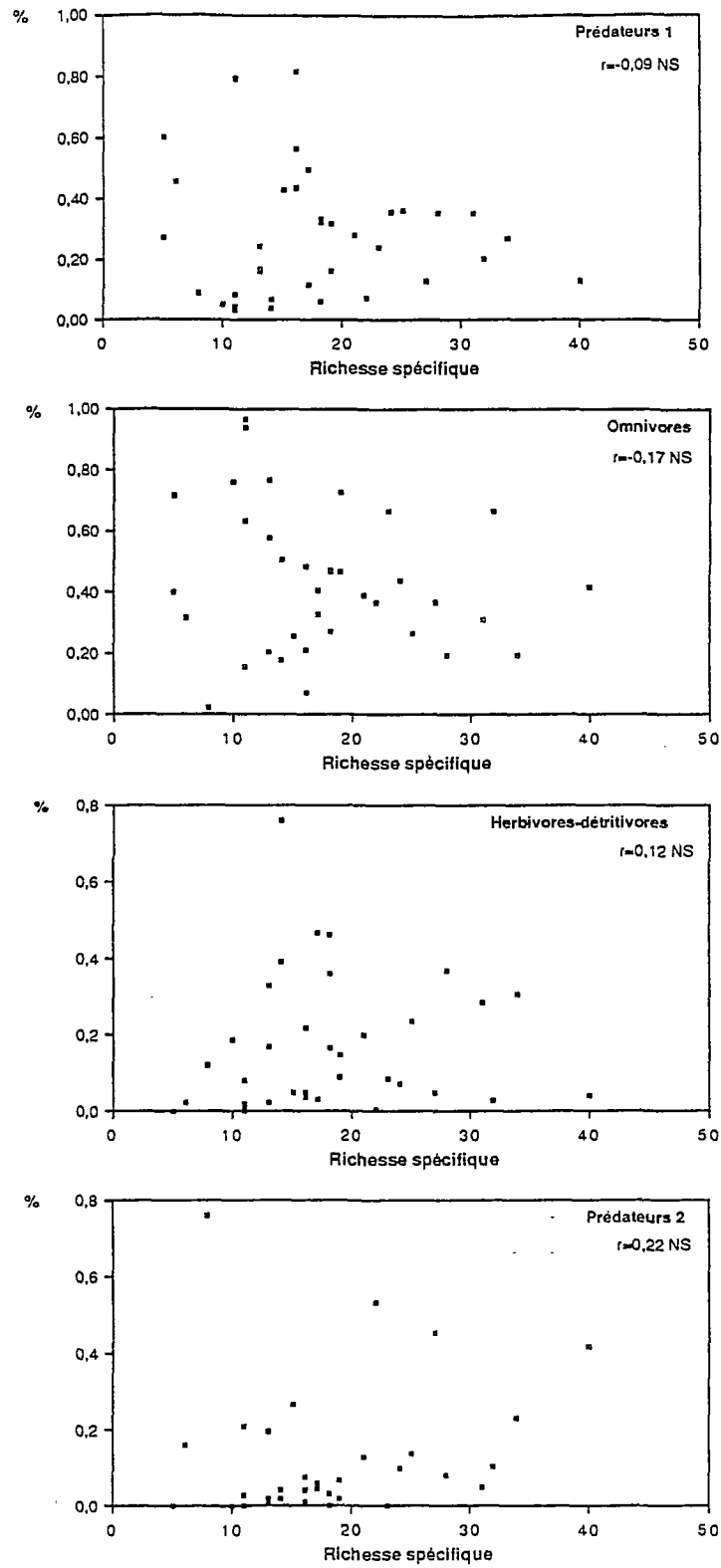


Figure 53: Evolution, par catégorie trophique, du pourcentage de la biomasse des peuplements en fonction de la richesse spécifique des stations.

des peuplements aquatiques varie de manière prévisible le long du cours d'une rivière peut être évoqué à ce propos. Cette approche a surtout été élaborée à partir des peuplements d'invertébrés benthiques, mais elle se veut d'application plus générale.

L'idée centrale du "river continuum concept" est de considérer, qu'à mesure qu'une rivière s'agrandit, on voit se modifier parallèlement un certain nombre de caractéristiques dont les plus importantes aux yeux des auteurs sont le rapport de la production primaire sur la respiration de la communauté, les variations de température journalières, le diamètre des particules organiques en suspension. Il est intéressant de se demander comment ces modifications longitudinales peuvent affecter de manière prévisible les peuplements de poissons.

Cependant pour ce qui est des poissons il n'est pas possible, à partir de la formulation originale du concept, de prédire avec précision dans quel sens doit se modifier la composition trophique des peuplements. En effet les catégories trophiques considérées sont propres aux invertébrés benthiques ("shredders", "grazers", "collectors") et n'ont pas d'équivalent bien définis chez les poissons. Les auteurs citent des faits d'observation bien connus comme la prédominance, dans les hauts cours des eaux tempérées, d'espèces d'eau froide essentiellement insectivores et l'apparition, à mesure que les conditions deviennent lenticules, d'espèces planctonivores. L'intégration de ces observations dans le concept général n'est pas claire, si ce n'est qu'elles indiquent l'existence d'une zonation longitudinale des peuplements de poissons, constatation qui est loin d'être nouvelle.

Indépendamment du river continuum concept, Lowe Mc Connell (1975) propose le schéma suivant pour les cours d'eau tropicaux. Dans les hauts cours on note la présence d'espèces généralistes se nourrissant essentiellement en surface à partir d'apports nutritifs allochtones (débris végétaux, insectes terrestres tombés à la surface). Dans le cours moyen les espèces se nourrissant à partir du fond, essentiellement à partir des invertébrés, prennent plus d'importance. Puis, dans le bas cours, à mesure que la matière organique s'accumule sur le fond on voit apparaître des espèces spécialisées dans l'utilisation de cette nourriture, telles que certains *Labeo*, *Distichodus* et *Tilapia*.

Comment s'intègrent nos données dans ce schéma? Nous constatons que les espèces herbivores-détritivores sont mieux représentées dans les bas-cours, ce qui est compatible avec les affirmations de Lowe Mc Connell (1975). La sous représentation de ces espèces dans les hauts cours résulterait donc d'une moins grande disponibilité trophique. On peut néanmoins s'interroger, comme Paugy & Benech (manuscrit), sur la validité de cette interprétation. Ces auteurs constatent que certaines espèces détritivores-herbivores ne se rencontrent effectivement que dans le bas cours du Mono (*Labeo coubie*, *L. senegalensis* et *Distichodus rostratus*) mais ils attribuent plutôt ce résultat à la taille élevée des adultes de ces espèces qui leur interdit de fréquenter les milieux peu profonds. Dans le Niandan ces trois mêmes espèces sont également sous représentées dans les hauts

cours, tandis que *L. parvus*, qui est de plus petite taille, pénètre plus en amont, tout comme dans le Mono. Il semble, du moins pour les *Labeo*, que la sous représentation dans les hauts cours résulte plus de contraintes opérées par le milieu physique que d'une variabilité des disponibilités trophiques, puisque des espèces à régime alimentaire voisin se répartissent en fonction de leur taille. De plus quand seuls les adultes sont intégrés dans l'analyse la position trophique n'a pas d'effet significatif sur la probabilité de présence dans les peuplements riches en espèces. Des études sont notamment souhaitables pour vérifier si les matières organiques détritiques s'accumulent effectivement plus dans les bas cours que dans les hauts cours.

Il nous semble qu'une caractéristique importante est que les apports nutritifs dans les hauts cours sont essentiellement d'origine exogène, tandis que dans les bas cours l'apport endogène devient plus important. Un résultat qui s'accorde plus avec le schéma décrit par Lowe Mac Connell est la plus grande probabilité de présence des espèces ayant une bouche tournée vers le haut dans les peuplements à faible richesse spécifique. Ce résultat laisse penser que les espèces qui se nourrissent en surface, donc essentiellement d'apports exogènes, sont mieux représentées dans les hauts cours comme le suggère cet auteur.

Une deuxième catégorie trophique est sous représentée dans les hauts cours: il s'agit des prédateurs à tendance ichthyophage. En ce qui concerne cette catégorie trophique, l'action de deux facteurs, la disponibilité des ressources alimentaires et les contraintes opérées par le milieu physique, peut expliquer leur sous représentation dans les hauts cours. Ces espèces sont généralement de grande taille et donc peuvent être de ce fait exclues des localités de faible profondeur. D'autre part certaines de ces espèces ont probablement besoin d'un grand volume d'eau pour pouvoir chasser correctement, et donc ne pourront survivre dans les localités peu profondes. Il est possible également que les espèces ichthyophages recherchent préférentiellement les zones où les espèces proies sont les plus nombreuses, c'est à dire les localité les plus riches en espèces de poissons.

S'il existe une variation longitudinale de la disponibilité d'une ressource trophique on doit observer une variation concomitante de la biomasse des espèces qui s'en nourrissent. Or en terme de biomasse, aucune des catégories trophiques que nous avons définies ne constitue une proportion plus importante dans les peuplements à richesse spécifique élevée que dans les peuplements à richesse spécifique faible (fig 53); l'hypothèse n'est donc pas confirmée par ces données, qui sont cependant à manier avec prudence (voir introduction). La plus grande probabilité de présence des espèces herbivores-détritivores dans les peuplements à richesse spécifique élevée peut s'expliquer par la taille des espèces concernées sans faire intervenir une disponibilité accrue des matières détritiques dans les peuplements riches (voir ci-dessus) et il en va de même pour les espèces à tendance ichthyophage (voir ci-dessus). Que la variation de la structure trophique des peuplements

de poissons du Niandan résulte de la variation longitudinale des disponibilités trophiques reste donc à démontrer.

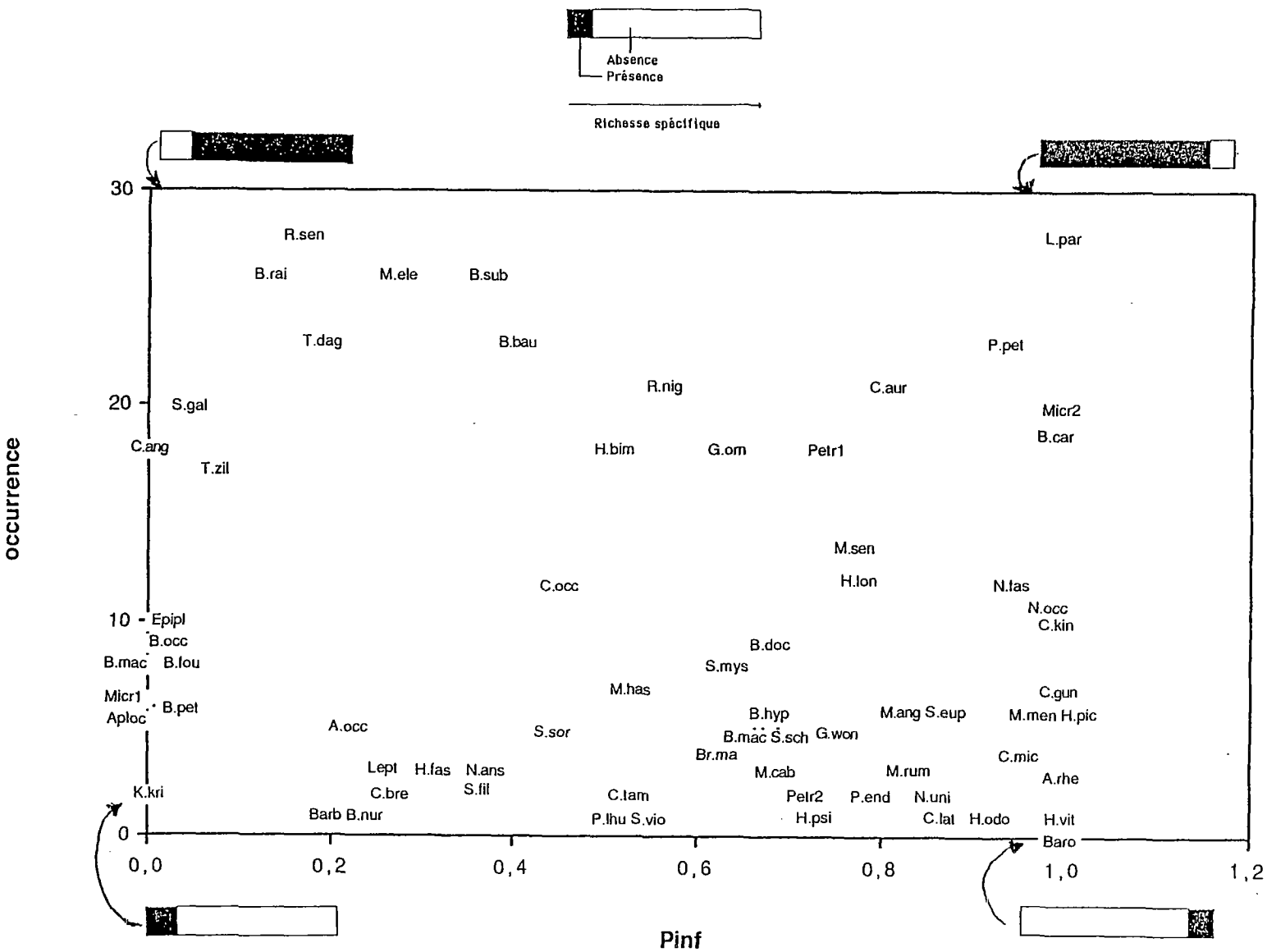
Occurrence et probabilité de présence en fonction de la richesse spécifique.

La figure 54, qui représente la position des espèces de poissons du Niandan en fonction de leur occurrence et de Pinf (adultes et juvéniles traités ensemble), permet de synthétiser en partie les résultats de cette étude. La première constatation qu'il est possible de faire concernant cette figure c'est qu'il n'y a pas de relation entre Pinf et l'occurrence. Par conséquent si l'on considère les espèces à large occurrence comme des généralistes du point de vue de l'habitat, cette caractéristique ne les prédisposent pas à coloniser les milieux pauvres en espèces. La seconde constatation, c'est qu'il est possible de classer les espèces en fonction de leur position par rapport à quatre pôles représentant quatre types extrêmes de répartition en fonction de la richesse spécifique des communautés.

Le premier pôle est celui des espèces à occurrence faible ayant une probabilité de présence élevée dans les localités de richesse spécifique faible. L'espèce la plus représentative est *Kribia kribiensis*. D'autres espèces caractéristiques sont les 2 Cyprinodontidés, quelques *Barbus* (*B. occidentalis*, *B. petitjeani*, *B. foutensis*, *B. macinensis* et *B. sp1*) et *Micralestes sp1*. Il s'agit essentiellement d'espèces de petite taille, dépassant rarement 10 cm à l'état adulte (à l'exclusion de *Barbus petitjeani* et *B. occidentalis*), insectivores ou omnivores. Ces espèces sont manifestement capables de se maintenir dans des milieux très simplifiés, probablement parce que, comme les Cyprinodontidés, elles sont capables d'utiliser les ressources exogènes. Ces espèces sont celles que Roberts (1975) considère comme caractéristiques des premières étapes du "taxon cycle".

Le deuxième pôle est celui des espèces à occurrence élevée ayant une probabilité de présence élevée dans les localités à richesse spécifique faible. L'espèce la plus représentative est *Raiamas senegalensis*. Dans ce groupe il est possible également de classer les *Tilapia sensu lato*, *Clarias anguilaris* et *Malapterurus electricus*. Ces espèces sont dans leur ensemble de plus grande taille que celles du premier groupe. On peut alors les considérer comme moins vulnérables à la prédation, ce qui permettrait d'expliquer leur plus grande extension vers des localités à richesse spécifique élevée. Dans cette catégorie on note la présence de deux prédateurs à tendance ichtyophage: *Raiamas senegalensis* et *Malapterurus electricus*. Il s'agit de prédateurs généralistes aussi peut-on se poser la question de savoir s'ils sont exclus des peuplements plus riches par des prédateurs plus spécialisés. Les espèces de cette catégorie correspondent également à celles que Roberts considère comme caractéristiques des premières étapes du "taxon cycle".

Figure 54: Représentation des espèces en fonction de leur occurrence et de Pinf (voir texte). Les schémas aux angles de cette figure représentent les quatre types extrêmes de distribution. "Baro" désigne l'emplacement des espèces pêchées seulement dans cette localité. Voir annexe 6 pour l'abréviation des espèces.



Toutes les espèces appartenant à ces deux premières catégories peuvent être rencontrées en eau calme voire stagnante, et elles constituent souvent la base des peuplements des bras morts ou des mares résiduelles (résultats de pêches non traitées dans le cadre de cette étude).

Un troisième pôle va être constitué des espèces d'occurrence élevée ayant une probabilité de présence élevée dans les localités à richesse spécifique importante, dont le meilleur représentant est *Labeo parvus*. Comme autres représentants, on peut citer *Pollimyrus petricolus*, *Micralestes sp2*, *Brycinus carolinae* et *Chrysichtys auratus*. *Labeo parvus* et *Pollymyrus petricolus* sont des espèces rhéophiles, et elles ne pourront se maintenir dans des milieux où l'eau ne coule pas comme c'est souvent le cas dans les localités pauvres en espèces. Les facteurs limitant la distribution des autres espèces sont moins évidents.

La dernière catégorie va être constituée des espèces à occurrence faible ayant une probabilité de présence élevée dans les milieux à richesse spécifique importante. *Hydrocynus vittatus* est l'espèce la plus représentative de cette catégorie. Citons également *Hepsetus odoe*, *Amphilius rheophilus*, *Chiloglanis micropogon*, *Clarotes laticeps*, *Hippopotamyrus pictus*, *Marcusenius mento*, *Chromidotilapia guentheri*. Cette catégorie comprend également toutes les espèces pêchées à Baro mais non rencontrés dans les cours supérieurs du Niandan. Cette catégorie très hétéroclite comprend, notamment, de nombreux prédateurs à tendance ichtyophage ainsi que les grands herbivores- détritviores dont la sur-représentation dans les bas cours a déjà été signalée.

CONCLUSION A LA QUATRIEME PARTIE

Cette partie a pour but de synthétiser les résultats obtenus sur le Niandan, de les placer dans le contexte du "river continuum concept" et de détailler certains processus permettant de générer une zonation longitudinale dont l'action a été mise en évidence ou suspectée dans le Niandan.

RESUME DES RESULTATS.

Les études réalisées sur le Niandan ont montré que la richesse spécifique des stations s'accroît en fonction de deux facteurs: d'une part la taille de la rivière et d'autre part la diversité du milieu, ces facteurs étant largement indépendants l'un de l'autre. Parmi les différents mécanismes susceptibles d'induire ce type de relation, le plus vraisemblable est la sélection de l'habitat opérée par les espèces en fonction de la taille de la rivière, du courant et du substrat. Sous cette hypothèse deux peuplements auront tendance à avoir une composition similaire s'ils sont situés dans des stations proches du point de vue de la taille de la rivière et de l'habitat (substrat et courant). Cette hypothèse se trouve confirmée par les données.

L'existence d'un lien entre la taille de la rivière et sa composition spécifique montre qu'une zonation longitudinale existe dans le Niandan. Les peuplements ne se complexifient pas de manière aléatoire, mais essentiellement par addition d'espèces, avec peu de disparitions. Du point de vue taxonomique et du point de vue écologique la complexification des peuplements n'est pas non plus aléatoire: certains taxons ou certaines catégories écologiques sont mieux représentées dans les peuplements pauvres en espèces (petites espèces se nourrissant en surface, omnivores, ou se nourrissant d'invertébrés), d'autres dans les peuplements riches (grandes espèces se nourrissant au fond, détritivores-herbivores ou ichtyophages).

Le tableau 35 synthétise la plupart de ces résultats.

LE "RIVER CONTINUUM CONCEPT"

Le "river continuum concept" est basé sur le postulat qu'à mesure que la taille d'une rivière augmente de nombreuses caractéristiques physiques, chimiques, hydrologiques et biologiques varient de concert. Ce schéma est réaliste dans la plupart des rivières tempérées, car de nombreuses caractéristiques (vitesse du courant, nature du substrat, oxygénation par exemple) sont liées à la pente, qui est importante dans les hauts cours et s'atténue vers l'aval. En Afrique de l'Ouest, et en particulier pour le Niandan, on observe qu'il n'y a pas de corrélation entre vitesse du courant (et nature du substrat) et taille de la

Richesse spécifique	Elevée	Faible
Caractéristiques de la rivière	Grande taille et/ou diversité du milieu élevée.	Petite taille et/ou diversité du milieu faible.
Espèces sur-représentées:		
Taille	Grande	Petite
Position dans la colonne d'eau	Fond	Surface
Catégorie trophique	Détritivores-herbivores, grands prédateurs	Omnivores, petits prédateurs

Tableau 35: Tableau synthétique des résultats obtenus lors de l'étude des peuplements de poissons du Niandan.

rivière, aussi doit-on s'attendre à rencontrer des zonations longitudinales moins nettes qu'en rivières tempérées.

Selon le "river continuum concept" la richesse spécifique doit augmenter avec la taille de la rivière, atteindre son maximum à mi-cours et décroître vers le bas cours (fig 55). Cette évolution notée chez les invertébrés aquatiques est sensée refléter la variabilité journalière de la température: plus celle-ci est importante et plus d'espèces ayant des optimums thermiques différents pourront être représentées. Cette explication est controversée (Statzner & Higler 1985) et d'autres explications ont été avancées: influence maritime dans les bas cours (Statzner & Higler 1985), "intermediate disturbance hypothesis" (Ward & Stanford 1983).

Dans le cas du Niandan on ne constate pas de décroissance de la richesse spécifique au delà d'une certaine taille de la rivière, mais il est possible que l'infléchissement ait lieu plus en aval. De toute manière, les peuplements de poissons ne semblent pas suivre cette évolution, en tout cas en Afrique de l'ouest, et la richesse spécifique augmente avec la distance à la source pour atteindre une asymptote, sans décroissance notable vers le bas cours.

Parmi les caractéristiques variant de l'amont à l'aval, l'accent est mis par les auteurs du "river continuum concept", sur la taille des particules organiques et l'apport endogène-exogène des ressources alimentaires. Dans les hauts cours, à cause du recouvrement important de la couverture végétale, l'activité photosynthétique de la rivière est réduite, les apports énergétiques sont d'origine terrestre: feuilles et débris végétaux, insectes, etc.

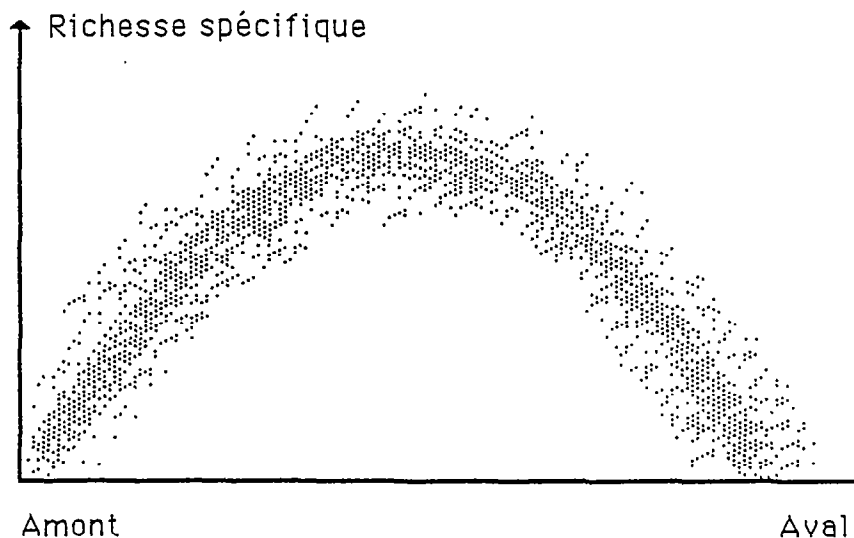


Figure 55: Relation entre la richesse spécifique d'un groupe d'organismes aquatiques et la position dans le gradient amont-aval selon le "river continuum concept".

Dans les bas cours la production primaire est plus importante: algues ou macrophytes et les particules organiques sont de petite taille. En fonction de ces modifications une évolution de la composition trophique des peuplements d'invertébrés aquatiques est proposée. Les poissons n'ont pas été considérés en détail mais, en suivant Lowe Mc Connell (1975), on doit s'attendre à une prépondérance dans les hauts cours d'espèces se nourrissant essentiellement à la surface, à partir d'aliments d'origine exogène, tandis que, dans les bas cours, la fonction détritvire-herbivore, aux dépens des macrophytes et de la matière détritvire accumulée au fond, doit être bien représentée. Les résultats obtenus dans le Niandan sont assez bien compatibles avec ce schéma, bien que la prépondérance des herbivores-détritvires dans les bas cours mériterait d'être confirmée plus nettement. Reste à savoir si les modifications de la composition trophique des peuplements résultent bien de l'action des facteurs auxquels le "river continuum concept" prête un rôle important. Seule une étude de la disponibilité des ressources trophiques en fonction des caractéristiques de la rivière permettrait de répondre.

AUTRES FACTEURS POUVANT INDUIRE UNE ZONATION LONGITUDINALE.

La zonation longitudinale des peuplements de poissons peut résulter de l'action de divers facteurs, dont le rôle a parfois été évoqué dans différentes parties de ce travail, et que nous allons rappeler ici.

Profondeur. Pour de simples raisons de contraintes physiques les grandes espèces de poissons ne pourront pas être présentes, du moins à l'état adulte, dans les localités où la profondeur sera réduite, donc dans les hauts cours. L'importance de ce facteur dans le Niandan est soulignée par l'existence d'une relation entre la profondeur maximale et la taille du plus grand individu pêché et par la sous représentation dans les hauts cours des adultes des espèces de grande taille.

Diversité du milieu. Il a été suggéré, par Lowe Mc Connell (1975) entre autres, qu'à mesure qu'une rivière s'agrandit de nouveaux habitats sont disponibles et que l'augmentation de la richesse spécifique de l'amont vers l'aval résulterait de ce phénomène. Dans le Niandan cette explication est peu concluante, en effet la diversité du milieu appréciée d'après la vitesse du courant et la nature du substrat est indépendante de la taille de la rivière et n'intervient donc pas dans la zonation longitudinale des peuplements de poissons. Cependant, il est possible que dans les hauts cours la diversité de l'habitat ne soit pas plus faible que dans les bas cours, mais que certains habitats ne soient représentés que par des "patches" de taille insuffisante pour que des populations s'y maintiennent de manière durable.

Disponibilité trophique. Selon cette hypothèse la disponibilité des différentes ressources alimentaires exploitées par les poissons ne serait pas la même dans les hauts-cours et dans les bas cours. Voir à ce propos la discussion sur le river continuum ci-dessus.

Interactions biotiques. Certaines espèces pourraient être confinées dans les hauts cours ou dans les bas cours à cause d'interactions (prédation, compétition) avec d'autres espèces. On peut supposer par exemple que certaines petites espèces trouvent dans les hauts cours un refuge à la prédation par les autres poissons. Seules des expérimentations sur le terrain permettraient de confirmer ou d'invalider ce type d'hypothèse.

"Extermination hypothesis" (Horwitz 1978). Selon cette hypothèse la faible richesse spécifique des hauts cours s'explique par une grande variabilité des conditions hydrologiques, qui augmente les chances d'extinction des populations. Si cette hypothèse est vérifiée les espèces qui ont, pour différentes raisons, des probabilités d'extinction réduites seront sur-représentées dans les hauts cours. On s'accorde à considérer qu'une population a des risques d'extinction d'autant plus faibles que sa densité est importante. Sous cette hypothèse les espèces incapables de maintenir des populations de grande taille devraient être sous représentées dans les hauts cours. Si les tendances connues pour les

vertébrés terrestres s'appliquent aux poissons, les espèces les plus sensibles à l'extinction sont les grands prédateurs qui sont effectivement sous-représentés dans les hauts cours. Cependant d'autres facteurs permettent d'expliquer également ce schéma de répartition.

ZONATION ET TAILLE DU BASSIN VERSANT

Nous rappelons ici que s'il existe une zonation longitudinale des peuplements de poissons, elle doit s'accompagner d'une modification parallèle de la composition des peuplements des fleuves en fonction de la superficie de leur bassin versant. En d'autres termes une catégorie (écologique, taxinomique etc) représentée essentiellement dans les bas cours des grandes rivières sera peu représentée dans les petits fleuves. Nous avons constaté dans le chapitre IX, que les espèces assez peu représentées dans les petits fleuves sont composées essentiellement de grands prédateurs et d'herbivores-détritivores de grande taille. Ces catégories sont également, comme l'on pouvait s'y attendre, peu représentées dans les hauts-cours du Niandan. Il reste à déterminer la généralité de ce résultat en étudiant la zonation d'autres rivières.

CONCLUSION GÉNÉRALE.

Au terme de ce mémoire il paraît nécessaire de faire le point. Pour ce faire nous allons revenir aux trois axes définis dans l'introduction (biogéographie insulaire, biogéographie historique, "river continuum concept") afin de réorganiser des résultats n'apparaissant pas dans la même partie du texte, de souligner la fécondité ou les faiblesses de ces approches. Enfin nous tenterons de dégager les perspectives ouvertes, plus particulièrement dans une optique d'ichtyologie appliquée.

BIOGÉOGRAPHIE INSULAIRE.

Les fleuves d'Afrique de l'Ouest ont été étudiés sous l'angle de la biogéographie insulaire car ils peuvent être considérés comme des îles biogéographiques, tandis que dans ce contexte les affluents sont représentatifs d'une situation continentale (voir chapitre IV).

La biogéographie insulaire moderne met l'accent sur deux processus: extinction et immigration. La probabilité d'extinction d'une espèce doit être d'autant plus forte qu'elle se trouve sur une île de petite taille, cela à cause de taux d'extinction d'autant plus importants que la taille des populations (bornée par la superficie de l'île) est faible. En fonction de cette hypothèse il est possible de faire trois prédictions: 1- il existe une relation positive entre superficie et nombre d'espèces, 2- le nombre d'espèces d'une île est inférieur au nombre d'espèces d'une portion de continent de superficie et de caractéristiques environnementales comparables, 3- les espèces absentes des petites îles sont celles qui ont les plus grands risques d'extinction, c'est à dire les espèces qui ne peuvent atteindre de grandes densités.

La prédiction 1 est vérifiée dans le cas des fleuves africains, mais bien d'autres facteurs qu'un taux d'extinction dépendant de la superficie permettent d'en rendre compte (voir chapitre IV). La prédiction 2 est également vérifiée: les affluents ont plus d'espèces que des fleuves de caractéristiques comparables. Une hypothèse alternative est que le surplus d'espèces observé dans les affluents résulte d'espèces "vagabondes" ou transitoires, qui ne font pas durablement partie des peuplements en place et ne s'y reproduisent pas. Cette hypothèse est difficile à vérifier pour l'ensemble des affluents considérés en l'absence de données sur le statut reproducteur des espèces. La prédiction 3 est, quant à elle, plus difficile à confirmer car elle suppose la connaissance d'une caractéristique démographique, la densité, non disponible pour la plupart des espèces de poissons. Une des manières de contourner cette difficulté est de profiter d'une liaison bien établie entre cette caractéristique et une autre plus facilement accessible. Pour la plupart des vertébrés terrestres il existe, par exemple, une relation négative entre la taille corporelle et la densité des populations, de même qu'entre la hauteur dans la pyramide trophique et la densité. En ce qui concerne les poissons d'eau douce seule la relation entre

taille et densité est relativement bien établie. Par conséquent la prédiction 3 devient alors: " les espèces de grande taille ont de plus grandes probabilités d'extinction dans les petits fleuves". Sous cette forme cette prédiction est vérifiée puisque les grandes espèces ont tendance à être absentes des petits fleuves. Cependant cette caractéristique peut également s'interpréter comme étant la conséquence d'une zonation longitudinale des peuplements de poissons dans les cours d'eau: les espèces de grande taille sont également celles qui sont absentes des hauts cours, assimilables aux petits fleuves.

La prédominance, dans les petits fleuves, d'espèces à large répartition (présentes dans beaucoup d'îles) a également été interprétée comme la manifestation d'une extinction sélective. Les espèces les plus répandues seraient celles ayant les probabilités d'extinction les plus faibles et seraient donc celles ayant le plus de chances de se maintenir dans les petites îles. Il existe effectivement une relation inverse entre l'amplitude de répartition géographique moyenne des espèces résidentes et la richesse spécifique dans les fleuves d'Afrique de l'Ouest. Mais cette relation est compatible avec un modèle nul de répartition aléatoire des espèces et ne met pas en évidence une plus grande probabilité d'extinction des espèces à distribution géographique étroite dans les fleuves à faible richesse spécifique. De plus il semble que l'amplitude de répartition des espèces s'explique essentiellement par des différences dans les capacités de dispersion qui masquent nettement l'action éventuelle des différences dans les taux d'extinction. En effet les espèces qui ont les plus grandes amplitudes de répartition sont celles qui ont une grande taille corporelle.

Une autre caractéristique des peuplements insulaires que l'on relie aux processus d'extinction est l'augmentation du pourcentage d'endémiques avec la superficie de l'île. Dans les petites îles, les populations s'éteindraient trop souvent pour qu'une différenciation spécifique ait le temps de s'instaurer. Le pourcentage d'endémiques augmente avec la richesse spécifique du fleuve en Afrique de l'Ouest, mais cette tendance est compatible avec un modèle nul de répartition aléatoire des espèces et, ici encore, il n'est pas possible de mettre en évidence le rôle de l'extinction.

Le second processus sur lequel met l'accent la biogéographie insulaire moderne est l'immigration. Celle-ci est d'autant plus faible que l'île est éloignée du continent ou de la source de colonisation. Dans le cas des fleuves d'Afrique de l'Ouest, il n'est pas possible de déterminer une source de colonisation bien délimitée, celle-ci s'étant faite de manière diffuse de bassins en bassins. Cependant si l'on considère qu'une partie des immigrations entre bassins se sont réalisées par la mer et essentiellement par la côte atlantique, les bassins endoréiques, ou donnant sur la Méditerranée, peuvent alors avoir une richesse spécifique moindre que des bassins comparables qui ont leur embouchure sur la côte atlantique. Malheureusement trop peu de bassins sont concernés (Nil, Tchad, Omo) pour que cette hypothèse soit testée rigoureusement.

Une notion sur laquelle la biogéographie insulaire s'est longuement penchée est celle d'équilibre dynamique résultant des effets antagonistes de l'extinction et de l'immigration. Il est probable que, compte tenu des processus d'immigrations qui sont intermittents dans un système de fleuves, il n'existe pas d'équilibre du nombre d'espèces. On peut supposer que, si une rivière entre en contact avec une rivière voisine, elle va gagner de nouvelles espèces, et qu'une fois que ce contact aura pris fin elle en perdra par extinction et cela jusqu'au prochain contact. On peut envisager pour une rivière isolée depuis un laps de temps suffisant l'existence d'un équilibre entre spéciation et extinction, mais cela reste à démontrer, les processus de spéciation au sein d'un même bassin versant étant en effet peu documentés chez les poissons d'eau douce africains.

BIOGÉOGRAPHIE HISTORIQUE.

Nous avons tenté de comparer les caractéristiques de la distribution des poissons d'eau douce en Afrique de l'Ouest avec celles attendues d'après la théorie des zones refuges forestières. Cette théorie postule que la spéciation et la distribution géographique des espèces inféodées à la forêt résultent en grande partie des rétractions-extensions subies par les étendues forestières au cours du Quaternaire. Pour les espèces forestières d'un groupe zoologique donné, une zone refuge doit se caractériser par: 1- une situation en un emplacement où la forêt a persisté pendant un laps de temps important, au moins durant tout le Quaternaire, 2- un nombre élevé d'espèces, 3- un nombre élevé d'endémiques, 4- sa localisation doit être cohérente avec celle d'autres groupes zoologiques. De plus, 5- à mi-chemin de deux zones refuges, on doit observer des zones de contact secondaire entre espèces soeurs ou sous-espèces. Enfin, 6- il doit exister des espèces présentes dans deux zones refuges (ou plus), mais absentes dans les régions qui les séparent (distribution disjointe). Pour déterminer l'emplacement de zones refuges deux approches sont possibles: 1- déterminer, sur la base de données paleoclimatiques, les endroits où la forêt a persisté puis voir si les données biologiques sont en accord auquel cas la prédiction 1 ne peut être testée sans risque de circularité; 2- déterminer la position des centres d'endémisme d'un groupe zoologique et voir si les données pour d'autres groupes et/ou celles de la paleoclimatologie sont en accord et, dans ce cas, c'est la prédiction 3 qui ne peut être testée.

Compte tenu de l'emplacement des centres d'endémisme pour les poissons d'eau douce en Afrique de l'Ouest, les zones de refuges forestières éventuelles sont la Guinée occidentale et la Guinée orientale. Des données paleoclimatiques montrent que la forêt a persisté au niveau de la Guinée orientale tandis que les données manquent pour la Guinée occidentale (prédiction 1 vérifiée pour une des zones refuges). Enfin les emplacements de ces centres d'endémisme correspondent à ceux recensés chez les oiseaux, mammifères et papillons (prédiction 4 vérifiée pour les deux zones refuges). Les données phylogénétiques sont trop

parcellaires pour confirmer ou invalider la prédiction 5. La prédiction 6 est vérifiée puisqu'il existe des espèces que l'on ne rencontre qu'en Guinée occidentale et en Guinée orientale. La prédiction 2 n'est pas testable avec les données disponibles.

Par conséquent les prédictions qu'il a été possible de tester à l'aide de nos données sont en accord avec la théorie des zones refuges forestières. Le concept de zone refuge forestière n'a de sens que s'il existe des espèces de poissons d'eau douce inféodées à la forêt. Il est vraisemblable que si un lien existe entre certaines espèces de poissons et la forêt cela ne peut être que de manière assez lâche et indirecte. On peut envisager que certaines espèces dépendent pour leur alimentation de certaines retombées de la couverture végétale, plus abondantes en zone forestière. Ou bien que certaines espèces aient développé des stratégies de reproduction adaptées au régime hydrologique propre aux rivières ayant leur bassin versant en zone de forêt. Des relations de ce type devront être établies en grand nombre pour que l'application de la théorie des zones refuges forestières aux poissons africains soit la plus convaincante possible.

Une hypothèse alternative est que l'isolement des faunes guinéennes résulte tout simplement de la présence de barrières montagneuses, dorsale guinéenne et mont Cameroun, qui limitent les échanges fauniques avec les régions voisines. Cette hypothèse a l'avantage de la simplicité, mais ne permet d'expliquer que très difficilement l'existence d'espèces, rares il est vrai, présentes dans les deux régions guinéennes mais absentes ailleurs. Seules la datation de la différenciation des espèces endémiques des régions guinéennes permettrait peut-être de séparer les deux explications; la surrection de la dorsale guinéenne étant beaucoup plus ancienne que les dernières variations climatiques du Quaternaire. De plus rien ne permet d'affirmer que ces deux hypothèses soient exclusives l'une de l'autre.

Les variations climatiques Quaternaires ont vraisemblablement eut une action sur l'étendue de la couverture forestière, ce qui a concerné les poissons "forestiers", mais sans aucun doute aussi sur le régime hydrologique des rivières, ce qui a concerné toutes les espèces de poissons. De même que lors des phases arides la forêt a dû régresser, il est probable également que le débit des fleuves a dû diminuer. On peut donc distinguer des zones dont les fleuves ont dû être plus ou moins asséchés, de zones où ceux-ci n'ont subi que peu de variations hydrologiques. Une succession d'assèchements pour un fleuve doit avoir pour conséquences: 1- une réduction du nombre d'espèces et 2- une réduction du nombre d'espèces endémiques. Les déviations de la richesse spécifique des fleuves par rapport à un modèle intégrant superficie et débit ne présentent pas d'autocorrélation spatiale, il n'est donc pas possible de mettre en évidence de régions où la richesse spécifique des fleuves s'écarte du modèle. Cependant les bassins sahéliens (Sénégal, Niger, Nil) présentent un déficit d'espèces. Il existe par contre une autocorrélation spatiale positive de l'écart entre le nombre d'endémiques observé dans un bassin et celui prédit par

un modèle nul de répartition aléatoire des espèces. Une région présente des bassins possédant plus d'endémiques qu'attendu: la région guinéenne orientale. On constate que les bassins sahéliens présentent un déficit d'espèces endémiques, à l'exception du Nil et de l'Omo connectés à des lacs qui ont pu servir de foyer de spéciation. Ces données confirment que les bassins sahéliens ont du subir des pertes importantes de leur ichthyofaune, cependant elles ne permettent pas de situer précisément les refuges aquatiques à partir desquels se sont faites les recolonisations.

"RIVER CONTINUUM CONCEPT"

Le "river continuum concept" (RCC) met l'accent sur la structure longitudinale des rivières et les modifications physiques et biologiques qui se produisent selon un gradient amont-aval. Ce concept a été élaboré à partir des invertébrés des rivières tempérées en considérant deux caractéristiques des peuplements: la richesse spécifique et la structure trophique (en biomasse).

Selon le RCC on doit observer une augmentation de la richesse spécifique locale des communautés de la source vers le cours moyen, puis une diminution à mesure que l'on s'approche de l'embouchure. L'explication donnée par les promoteurs du RCC à cette tendance est que la variation journalière de température est plus importante à mi-cours et permet la coexistence d'organismes ayant des optimum thermiques différents. Cependant d'autres explications peuvent être avancées pour rendre compte de ce schéma (voir conclusion à la 4^e partie). Quoiqu'il en soit il semble que cette tendance ne s'applique pas aux peuplements de poissons en Afrique de l'Ouest, où l'augmentation de la richesse spécifique est monotone de l'amont vers l'aval avec éventuellement un pallier. Il est vraisemblable qu'un ensemble de facteurs est responsable de cette évolution (conclusion à la 4^e partie).

Comme son nom l'indique, le "river continuum concept" part du principe que les caractéristiques d'une rivière se modifient graduellement de l'amont vers l'aval à mesure que la taille de la rivière s'agrandit. Parmi ces modifications, celles qui sont jugées les plus importantes concernent les ressources trophiques: allochtones dans les hauts cours puis progressivement autochtones avec une importance croissante de la production primaire au fur et à mesure que la rivière s'agrandit. Le concept accorde également de l'importance à la taille des particules détritiques qui diminue de l'amont vers l'aval. En fonction de ces caractéristiques, des modifications dans la structuration trophique des communautés d'invertébrés sont attendues. Mais celles des peuplements de poissons sous les mêmes conditions ne sont pas décrites en détail par les promoteurs du RCC. On doit cependant s'attendre 1- à ce que les espèces herbivores-détritivores soient mieux représentées dans les bas cours où il peut exister une production primaire autochtone et où la matière détritique s'est accumulée, 2- tandis que les espèces se nourrissant à partir

des apports exogènes soient mieux représentées dans les hauts cours. Les tendances observées dans le Niandan sont compatibles avec ces prédictions mais il n'est pas évident que cela soit le signe d'une variation des disponibilités alimentaires comme le laisse penser le river continuum concept. En effet, si l'on considère les biomasses, il ne semble pas y avoir d'évolution de la composition des peuplements selon de grandes catégories trophiques quand on progresse de l'amont vers l'aval. De plus, d'autres tendances ne sont pas prédites par le river continuum concept, telles que la prédominance des espèces de petite taille et la sous-représentation des espèces en bout de chaîne trophique dans les hauts cours. De nombreuses études sont encore nécessaires pour déterminer s'il est possible de proposer pour les poissons des rivières d'Afrique de l'Ouest un schéma général d'organisation des peuplements ichthyologiques comparable à celui proposé pour les peuplements d'invertébrés des rivières tempérées. Pour l'instant seule l'existence dans certaines rivières d'une zonation de la composition spécifique a été établie, sans que (à l'exception du Niandan) l'existence d'une zonation de la structuration écologique (par catégories trophiques ou autres) ait été recherchée.

L'existence d'une zonation longitudinale des peuplements de poissons qui se manifeste par une augmentation de la richesse spécifique de l'amont vers l'aval avec une addition des espèces avec peu de disparition nous permet de faire les prédictions suivantes, en supposant qu'un petit fleuve est l'équivalent du haut cours d'un grand fleuve: 1- il doit exister une relation aire-espèce positive pour un ensemble de fleuves, 2- les espèces absentes des petits fleuves sont les espèces qui fréquentent les bas cours des grands fleuves; c'est à dire d'après nos résultats essentiellement les espèces de grande taille, les détritivores-herbivores et les grands prédateurs. Ces deux prédictions sont vérifiées et peuvent être interprétées également à l'aide de la biogéographie insulaire.

PERSPECTIVES:

Les perturbations liées à l'activité humaine auxquelles ont à faire face les peuplements de poissons sont de plus en plus nombreuses même dans les eaux africaines: barrages, canaux, pollutions etc. Dans un souci de gestion et de préservation des milieux aquatiques, il est nécessaire de pouvoir mettre en évidence, et si possible de prévoir, les effets de ces perturbations sur les communautés de poissons. Cela suppose bien évidemment que l'on a une bonne connaissance des facteurs qui, dans les conditions naturelles, contribuent à la modification de la structure des peuplements. Deux des approches que nous avons employées peuvent être de quelque utilité ici: la biogéographie insulaire et les relations peuplement-milieu.

Comme on l'a vu un fleuve est l'équivalent biogéographique d'une île pour les poissons, mais il en est de même d'un lac pour les espèces lacustres. La biogéographie insulaire nous

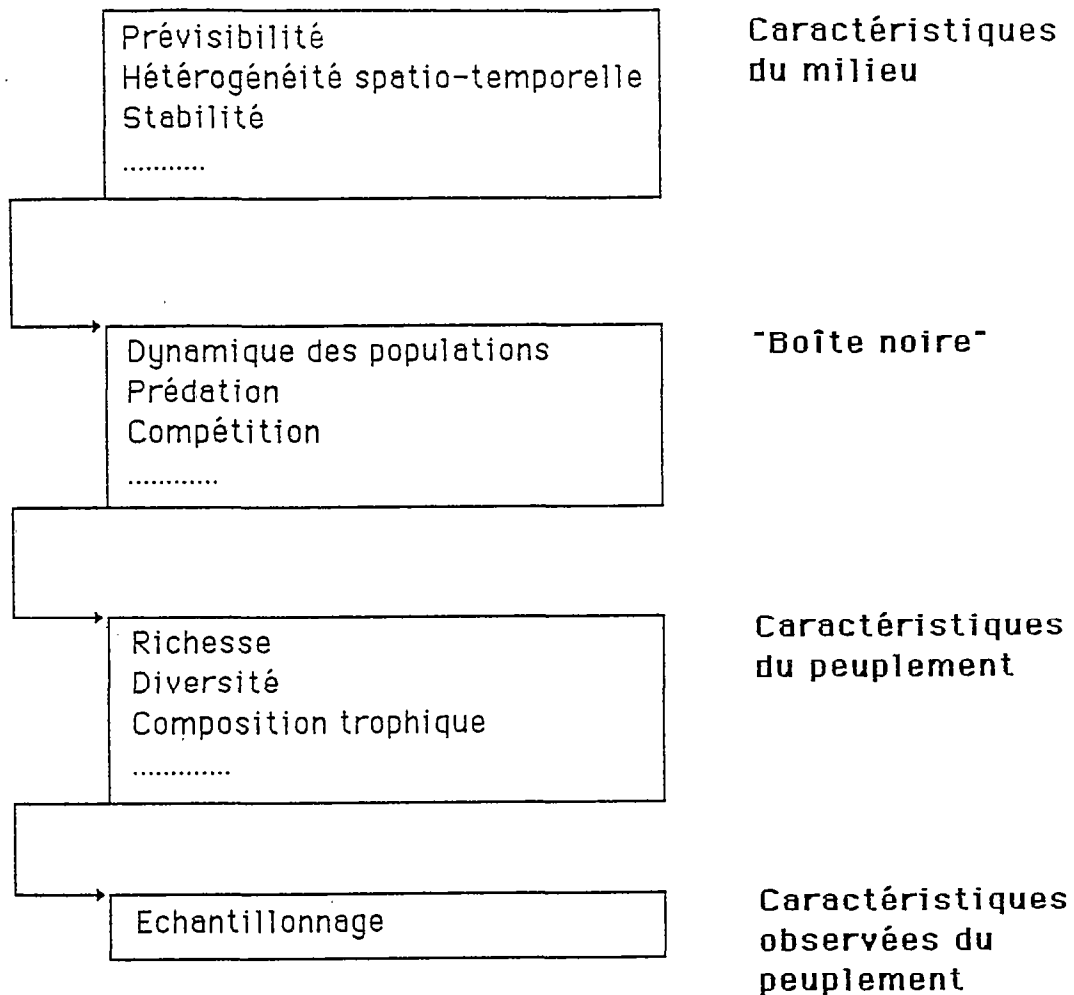


Figure 56: Représentation schématique des facteurs affectant la structure et la composition d'un peuplement.

permet de faire les prédictions suivantes, valables s'il existe des taux d'extinction des populations d'autant plus importants que l'"île" (fleuve ou lac) est de petite taille .

1- Puisqu'il existe une saturation de la richesse spécifique des peuplements de poissons d'une rivière (ou d'un lac) en fonction de sa superficie, on ne peut espérer introduire un grand nombre d'espèces nouvelles sans provoquer des extinctions à plus ou moins long terme.

2- Les risques d'extinction des populations étant plus importants dans les petits fleuves (ou les petits lacs), on peut s'attendre à ce que les perturbations humaines y aient plus d'impact.

3- Le morcellement d'un bassin versant en plusieurs parties sans communications entre elles doit entraîner, à plus ou moins long terme, des extinctions d'espèces, extinctions d'autant plus probables que la partie isolée sera de petite superficie. C'est le cas, par exemple, lors de la création d'un barrage.

La figure 56 résume les facteurs qui peuvent influencer sur la structure d'un peuplement. Si, dans un but de gestion, il est nécessaire de savoir quelle sera la structure d'un peuplement en fonction des conditions de milieu, deux approches sont envisageables (Tonn *et al.* 1983) .

La première consiste à déterminer les processus qui relient tel facteur de milieu à telle caractéristique du peuplement et à partir de là, à élaborer un modèle. Cela suppose de rentrer dans ce que nous avons dénommé "boite noire" dans la figure 56, et ne peut être réalisé sans grand renfort de moyens et nécessite bien souvent des expérimentations sur le terrain. Plus le peuplement est complexe, plus les méthodes d'échantillonnage sont biaisées et moins on peut espérer démonter les rouages de la boite noire. C'est souvent le cas des peuplements de poissons dans les grandes rivières tropicales, qui comprennent un grand nombre d'espèces, qui ne peuvent être échantillonnés qu'en période d'étiage à l'aide de méthodes dont les biais sont importants et difficilement évaluables (filets maillants par exemple).

Une approche plus réaliste est celle que l'on peut qualifier d'empirique (Rigler 1982): on ne cherche pas à connaître ce qui se passe dans la boite noire, on s'intéresse seulement aux entrées et aux sorties du système. Un bon exemple de cette approche est la relation constatée entre diversité du milieu et richesse spécifique dans le Niandan (chapitre X), elle peut être appliquée sans que l'on connaisse précisément les mécanismes qui déterminent cette relation. Un exemple d'approche empirique qui nous intéresse ici est celle de l' "Index of Biotic Integrity" (IBI) développée par Karr (1981) aux USA. Cet index, qui permet d'évaluer le niveau de perturbation d'une portion de rivière, est basé sur les peuplements de poissons d'eau douce en intégrant diverses caractéristiques notamment la richesse spécifique et la composition trophique. Le choix des poissons est justifié par les considérations suivantes: 1- les poissons intègrent les perturbations subies par la rivière; 2- les poissons sont présents dans tous les habitats; 3- les poissons sont assez faciles à identifier; 4- l'ensemble des espèces d'un peuplement de poissons recouvre un large spectre alimentaire; 5- les non spécialistes peuvent facilement comprendre comment est perturbé un peuplement de poissons.

L'utilisation de l'IBI se fait en deux étapes. Tout d'abord il faut déterminer les valeurs prises en des milieux non perturbés en fonction de caractéristiques de la rivière. Ensuite l'état d'une portion de rivière est estimé en comparant l'indice obtenu avec celui que l'on aurait pu attendre dans une portion saine de mêmes caractéristiques. La principale caractéristique de la rivière (voire la seule) prise en compte est la taille (généralement

le "stream order"). L'utilisation de l'indice n'est valable qu'au sein d'une région homogène du point de vue biogéographique et/ou écologique.

On peut dès maintenant s'interroger sur la possibilité de mettre en place une approche similaire pour les eaux africaines. Cela ne pourra être réalisé qu'à partir d'une bonne connaissance de la structure des peuplements de poissons des rivières africaines, qui malheureusement ne font pas l'objet d'études aussi nombreuses qu'en zone tempérée. Dans cette optique un certain nombre de résultats ou d'approches inclus dans le présent travail peuvent servir de points de départ: la délimitation de zones biogéographiques, l'étude des facteurs qui affectent la richesse et la composition des peuplements ichthyologiques en fonction des caractéristiques de la rivière, pour citer les principaux. Dans la mesure où nous n'avons travaillé qu'en période de basse-eau et avons donc qu'un "instantané" de la composition des peuplements du Niandan, il est capital dans toute recherche ultérieure d'intégrer les facteurs temporels et non plus seulement spatiaux. Il semble nécessaire notamment de développer les points suivants:

- quelle est la relation entre la variabilité hydrologique (saisonnière et interannuelle) et la structure des peuplements? Pour citer quelques exemples, l'étude de Horwitz (1978) a montré, dans des cours d'eau américains, qu'un peuplement était d'autant plus pauvre qu'il était soumis à de fortes fluctuations du régime hydrologique; et les études menées dans le cadre de la surveillance des rivières traitées aux insecticides anti-simulidiens, semblent indiquer que la structure et la richesse des peuplements n'est pas indépendante du régime hydrologique des années précédentes.

- quelle est la variabilité interannuelle de la structure des peuplements en dehors de toute modification du milieu ? Grossman *et al.* (1982) définissent des peuplements "stochastiques" qui se caractérisent par une structure variable dans le temps, sans que les conditions de milieu changent notablement et donne comme exemple un peuplement de poissons de l'Indiana (USA). Il est évident que plus la variation aléatoire d'un peuplement sera importante et plus son utilisation comme indicateur biologique sera délicate.

Il est vraisemblable que, de même que la méthode doit être adaptée d'une région à l'autre des USA, de profondes modifications devront être apportées lors d'une utilisation éventuelle en Afrique. Il est certain que la spécificité des rivières africaines devra être prise en compte. Un aspect important qu'il ne faudra pas perdre de vue est la zonation des rivières africaines, moins marquée que celle des rivières tempérées du fait que bon nombre de variables ne varient pas simultanément le long du cours. Alors qu'en pays tempéré des caractéristiques comme le "stream-order" ou la taille de la rivière possèdent, en tant que variables synthétiques, un bon pouvoir prédictif de la structure des peuplements, il n'en va pas de même en Afrique.

Une prolongation éventuelle des recherches est de passer à un niveau de perception plus fin et d'étudier la sélection du microhabitat par espèce, et non pas d'une manière globale au

niveau du peuplement comme nous l'avons réalisé dans ce travail. Il est manifeste qu'une telle approche ne devra être envisagée que pour un nombre limité d'espèces, compte tenu de la quantité de travail de terrain nécessaire. Ces espèces pourront être choisies pour des raisons d'intérêt économique ou parce qu'elles sont particulièrement sensibles (ou insensibles) à l'action de certaines perturbations. C'est ainsi que, dans l'IBI, se rencontrent des métriques concernant quelques espèces clefs. Un certain nombre d'approches pour étudier la répartition d'une espèce en fonction de caractéristiques du micro-habitat ont été développées dans les eaux tempérées: "incremental method" (Bovee 1978), "échantillonnage ponctuel d'abondance" (Nelva *et al.* 1979) par exemple. Ces techniques nécessitant un échantillonnage ponctuel (pêche électrique ou observation visuelle) sont d'application délicate dans la plupart des eaux africaines, celles-ci étant souvent peu conductrices et/ou troubles et un problème d'échantillonnage se pose donc.

Les études décrites ci-dessus sont encore peu nombreuses en Afrique et on peut le déplorer pour deux raisons principales. Premièrement parce qu'elles sont indispensables pour espérer proposer une gestion rationnelle des communautés de poissons. Deuxièmement parce que les milieux aquatiques non perturbés sont encore présents en quantité importante en Afrique. Ils constituent donc des situations de référence précieuses pour connaître les relations milieu-peuplements de poissons en conditions naturelles. Ces points de référence manquent souvent en pays tempérés, compte tenu des perturbations de toute sorte que subissent la plupart des milieux aquatiques, et il serait dommage de ne pas profiter d'une situation plus avantageuse en Afrique.

RESUME

En faisant appel à trois principaux domaines de l'écologie théorique (biogéographie insulaire, zones refuges forestières et "river continuum concept") et à l'aide d'outils statistiques et quantitatifs (présentés dans la première partie), une étude de la biogéographie et de la structure des peuplements de poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest a été entreprise afin de rechercher certaines lois générales de leur organisation. L'étude a été faite à trois niveaux de perception géographique: Afrique de l'Ouest et centrale, région sahélo-soudanienne et un affluent du haut Niger (le Niandan).

I- Afrique de l'Ouest.

Au niveau de l'Afrique de l'Ouest on s'est d'abord intéressé à la richesse spécifique des fleuves en considérant ceux-ci comme des îles biogéographiques (chapitre IV). Une analyse à l'aide de régressions pseudo-orthogonales (ridge regressions) permet de sélectionner un modèle empirique qui exprime la richesse spécifique d'un fleuve en fonction de son débit et de sa superficie. Une interprétation de ce résultat fait intervenir le volume d'eau habitable par les poissons et la productivité du milieu. Quand il est appliqué à des affluents (qui ne sont pas en situation insulaire) ce modèle sous-estime la richesse spécifique réelle. Ce résultat est compatible avec l'hypothèse de taux d'extinction des populations d'autant plus importants que le fleuve est de petite taille. Il n'y a pas d'autocorrélation spatiale positive des résidus du modèle quand il est appliqué aux fleuves: ce qui signifie qu'il n'y a pas de région géographique où les fleuves ont tendance à avoir plus d'espèces qu'attendu. Cependant les bassins sahéliens étudiés (Nil, Sénégal, Niger) présentent un déficit d'espèces. Ce résultat est discuté en fonction des modifications climatiques du Quaternaire et notamment des périodes d'aridité qu'ont eu à affronter ces rivières.

La seconde étude (chapitre V) avait pour but de distinguer de grandes régions biogéographiques en Afrique de l'Ouest, ceci à l'aide de méthodes quantitatives (ordination en espace réduit, distance biogéographique intégrant les relations spatiales des bassins, optimisation d'une partition). Trois régions sont ainsi reconnues: une région sahélo-soudanienne au sens large (Nil, Omo, bassins sahéliens, Côte d'Ivoire, Cross), une région guinéenne occidentale (Libéria, Sierra Leone, Guinée) et une région guinéenne orientale (Cameroun et Gabon).

Dans l'étude suivante (chapitre VII), on s'est penché sur l'endémisme avec deux objectifs. Le premier a été de déterminer si la répartition du degré d'endémisme par bassin avait une structure géographique. Cela a été réalisé en étudiant la déviation du nombre d'endémiques observé par rapport à celui attendu sous un modèle nul de répartition aléatoire des espèces. Les déviations ainsi calculées présentent une

autocorrélation spatiale positive. Les bassins qui abritent plus d'endémiques qu'attendu se situent essentiellement dans la région guinéenne orientale, tandis que les bassins sahéliens présentent généralement un déficit d'endémiques. Le deuxième objectif a été de déterminer si les régions biogéographiques précédemment définies correspondent également à des centres d'endémisme. Pour ce faire une méthode d'optimisation a été spécifiquement mise au point (Chapitre VI). Les centres d'endémisme mis ainsi en évidence sont tout à fait concordants avec les régions biogéographiques définies précédemment. Les zones d'endémisme de Guinée occidentale et de Guinée orientale se superposent avec celles connues pour d'autres groupes animaux et interprétées comme des zones refuges forestières. La distribution des poissons, ainsi que les données paleoclimatiques connues sont en accord avec la théorie des zones refuges forestières. Des hypothèses alternatives sont néanmoins examinées, notamment le fait que les zones d'endémisme guinéennes correspondent à des zones montagneuses.

II- Région Sahélo-soudanienne

Après avoir définie une région sahélo-soudanienne il a été possible de poser un certain nombre de questions pertinentes à ce niveau de perception. Une étude a été consacrée à l'amplitude de répartition géographique des espèces (Chapitre VIII). A l'aide d'un modèle stochastique on a pu montrer que la distribution de fréquence de l'amplitude de répartition ne résulte pas de l'action de processus aléatoires sur un lot d'espèces équivalentes, comme certains auteurs l'avait suggéré. Il apparaît, de plus, que les espèces ayant la plus grande amplitude de répartition géographique sont les espèces de grande taille et prédatrices, résultats en contradiction avec une hypothèse de taux d'extinction augmentant avec la taille corporelle et la hauteur dans la pyramide trophique, souvent émises à propos des peuplements insulaires. On propose que la plus grande amplitude de répartition des espèces de grande taille résulte de meilleures capacités de dispersion. On constate que les espèces ayant une grande amplitude de répartition géographique ont plus de chance de se rencontrer dans les fleuves de faible richesse spécifique. Ces résultats sont cependant compatibles avec un modèle nul où les espèces sont réparties au hasard dans les bassins, en respectant certaines contraintes.

Toujours au niveau de la région sahélo-soudanienne on a cherché à savoir quels types d'espèces étaient absentes des petits fleuves (Chapitre IX). La probabilité qu'une espèce soit présente dans des bassins de richesse spécifique moyenne supérieure à celle observée a été déterminée à l'aide d'un modèle Monte Carlo. Il apparaît que les espèces qui ont les plus grandes probabilités d'absence dans les petites rivières sont celles présentant une tendance à l'ichtyophagie et de grande taille ainsi que les herbivores détritivores de grande taille. Deux hypothèses permettent avec le même succès d'expliquer ces résultats: extinction sélective en fonction de la taille corporelle et sélection de l'habitat, les espèces

du cours inférieur des grands fleuves ne trouvant pas les caractéristiques de milieu qui leurs conviennent dans les petits fleuves n'y sont donc pas représentées.

III- Niandan (Haut Niger)

Dans le Niandan les études ont porté essentiellement sur la modification de la richesse et de la composition des peuplements selon un gradient amont aval (zonation longitudinale), appréhendé par la taille de la rivière (largeur et profondeur), et selon les caractéristiques locales du milieu (nature du substrat et vitesse du courant). La première étude a porté sur la richesse spécifique locale des peuplements (Chapitre X). Celle-ci croît avec la taille de la rivière (largeur, profondeur) et avec la diversité du milieu (substrat et vitesse de courant). Cependant diversité du milieu et taille de la rivière ne sont pas corrélés: l'augmentation de richesse spécifique de l'amont vers l'aval est modulée par les caractéristiques locales de la rivière. Ces résultats suggèrent une forte sélection du micro-habitat opérée par les poissons selon la taille de la rivière, la nature du substrat et la vitesse du courant.

L'existence d'une sélection de l'habitat est confirmée par une étude des relations peuplements-milieu à l'aide de comparaisons statistiques de matrices de distances (Chapitre XI). Il apparaît que la similitude des peuplements entre deux localités est d'autant plus élevée que les caractéristiques du milieu (substrat et vitesse du courant) et la taille de la rivière sont semblables dans les deux localités. Ces résultats mettent donc en évidence l'existence d'une zonation longitudinale dans le Niandan associée à une variation inter-localités dépendant de caractéristiques ne variant pas selon un gradient amont-aval. Ces résultats et ceux de l'étude précédente soulignent que la zonation physique et biologique du Niandan n'est pas aussi stricte que celle décrite dans les rivières tempérées.

Comment s'enrichissent les peuplements de poissons dans le Niandan? Le chapitre XII tente d'y répondre, en comparant les répartitions observées à celles générées par un modèle Monte Carlo. On constate alors que l'augmentation du nombre d'espèces se réalise par une addition d'espèces avec peu de disparitions. Les espèces qui ont le plus de chance d'être absentes dans les peuplements pauvres en espèces sont celles qui appartiennent au groupes des détritivores-herbivores et des prédateurs à tendance ichtyophage ainsi que les espèces s'alimentant au fond (quand adultes et juvéniles sont considérés); aux espèces de grande taille et/ou s'alimentant au fond (quand seuls les adultes sont considérés). Ces résultats sont discutés en fonction du "river continuum concept".

Enfin dans la conclusion générale l'ensemble des résultats présentés dans le corps du texte en fonction du niveau de perception géographique est réorganisé et discuté en fonction de la biogéographie insulaire, de l'hypothèse des zones refuges forestières et du "river continuum concept". Les perspectives ouvertes pour des problèmes d'ichtyologie appliquée sont également soulignées.

BIBLIOGRAPHIE

- Adamson DA, Gasse F, Street FA, Williams MAJ (1980)** Late Quaternary history of the Nile. *Nature* 287: 50-55
- Adamson DA, Williams FM (1980)** Structural geology, tectonics and the control of drainage in the Nile basin. In: Williams FM, Faure H (eds) *The Sahara and the Nile*. Balkema, Rotterdam, pp 225-252
- Agnès JF (1989)** *Différentiation génétique de plusieurs espèces de Siluriformes Ouest-Africains ayant un intérêt pour la pêche et l'aquaculture*. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 194 p.
- Anderson S (1985)** The theory of range size (RS) distributions. *American Museum Novitates*, no 2833: 1-20
- Angermeier PL, Karr JR (1983)** Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environ Biol Fishes* 9: 117-135
- Bainbridge R (1958)** The speed of swimming of fish as related to size and the frequency and the amplitude of the tail beat. *J Exp Biol* 35: 109-133
- Baker JA, Ross ST (1981)** Spatial and temporal resource utilization by southeastern cyprinids. *Copeia* : 178-189
- Beadle LC (1981)** *The inland waters of tropical Africa*. Longman, London. 2nd edition
- Beamish FWH (1978)** Swimming capacity. In: Hoard WS, Randall DJ (eds) *Fish physiology*, Vol. 7. NY Academic press, pp 101-187.
- Beecher HA, Dott ER, Fernau RF (1988)** Fish species richness and stream order in order in Washington State streams. *Environ Biol Fishes* 22: 193-209
- Benech V, Quensière J (1988)** *Dynamique des peuplements ichtyologiques de la région du lac Tchad (1966-78)- Influence de la sécheresse*. Thèse d'état, Université de Lille.
- Benech V, Quensière J, Vidy G (1982)** Hydrologie et physicochimie des eaux de la plaine d'inondation du Nord-Cameroun. *Cah ORSTOM ser Hydrol* 19: 15-35
- Bigorne R (1987)** Révision systématique du genre *Mormyrops* (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'ouest. *Rev Hydrobiol Trop* 20: 145-164
- Blondel J (1986)** *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris
- Bonomi E, Lutton JL (1988)** Le recuit simulé. *Pour la science* 129: 68-77.
- Bonou CA, Teugels GG (1985)** Révision systématique du genre *Parachanna* Teugels & Daget 1984 (Pisces, Channidae). *Rev Hydrobiol Trop* 18: 267-280
- Boulenger GA (1905)** The distribution of African freshwater fishes. *Rep Meet Br Assoc Adv Sci (S. Afr.)* 75: 412-432
- Bovee KD (1978)** The incremental method of assessing habitat potential for coolwater species, with management implications. *Am Fish Soc Spec Publ* 11: 340-346.

- Brady RM (1985)** Optimisation strategies gleaned from biological evolution. *Nature* 317: 804-806
- Brewster B (1986)** A review of the genus *Hydrocynus* Cuvier 1819 (Teleostei: Characiforme). *Bull Br Mus Nat Hist Zool* 50: 163-206
- Brown JH (1971)** Mammals on mountainstops: non equilibrium insular biogeography. *Am Nat* 105: 467-478
- Brown JH (1981)** Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *Am Zool* 21: 877-888
- Brown JH (1984)** On the relationship between abundance and distribution of species. *Am Nat* 124: 255-279
- Brown JH, Maurer BA (1986)** Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324: 248-250
- Brown JH, Maurer BA (1987)** Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the north american avifauna. *Am Nat* 130: 1-17
- Brunet-Moret Y, Chaperon P, Lamagnat JP, Molinier M (1986)** *Monographie hydrologique: du fleuve Niger. Tome 1: Niger supérieur*. ORSTOM, Paris.
- Cailliez F, Pagès JP (1976)** *Introduction à l'analyse des données*. Société de mathématiques appliquées et de sciences humaines, Paris
- Carmouze JP, Durand JR, Lévêque C (eds) (1983)** *Lake Tchad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. DR W. Junk Publishers, the Hague
- Case TJ (1975)** Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in the Gulf of California. *Ecology* 56: 3-18
- Cazes P (1978)** Méthodes de régression. I. -La régression sous contraintes. *Cah Anal Données* 3: 147-165
- Chatfield C, Collins AJ (1980)** *Introduction to multivariate analysis*. Chapman & Hall London New York
- Cliff AD, Ord JK (1981)** *Spatial processes: models and applications*. Pion Limited, London
- Coleman BD, Mares MA, Willig MR, Hsieh YH (1982)** Randomness, area, and species richness. *Ecology* 63: 1121-1133
- Colwell RK, Winkler DW (1984)** A null model for null models in biogeography. In : Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB (eds) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, Princeton University press, Princeton N. J., pp 345-359
- Connell JH (1978)** Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310
- Connor EF, Mc Coy ED (1979)** The statistics and biology of the species-area relationship. *Am Nat* 113: 791-833
- Connor EF, Simberloff D (1978)** Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna. *Ecol Monogr* 48: 219-248

Connor EF, Simberloff D (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140

Connor EF, Simberloff D (1983) Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence. *Oikos* 41: 455-465

Connor EF, Simberloff D (1984) Neutral models of species' co-occurrence patterns. In : Strong DR., Simberloff D, Abele LG, Thistle AB (eds) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, Princeton University press, Princeton N. J., pp 317-331

Crovello TJ (1981) Quantitative biogeography: an overview. *Taxon* 30: 563-575

Daget J (1954) Les poissons du Niger supérieur. *Mem Inst Fr Afr Noire* 36: 1-391

Daget J (1962) Les poissons du Fouta Dialon et de la Basse Guinée. *Mém Inst Fr Afr Noire* 65: 1-210

Daget J (1968) Diversité des faunes de poissons dans les cours d'eau du Portugal. *Arq Mus Bocage* 2: 21-26

Daget J (1988) Systématique. In : Lévêque C, Bruton MN, Ssentengo GW (eds) *Biology and ecology of african freshwater fishes*. Editions de l'ORSTOM, Paris, pp 15-34

Daget J, Durand JR (1981) Poissons. In: Durand JR, Lévêque C (eds) *Flore et faune aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanaïenne, tome 2*. Editions de l'ORSTOM, Paris pp 687-771

Daget J, Economidis PS (1975) Richesse spécifique de l'ichtyofaune de Macédoine orientale et de Thrace occidentale (Grèce). *Bull Mus Natl Hist Nat Paris Ecol Gén* 346: 81-84

Daget J, Gosse JP, Thys Van Den Audenaerde DFE (eds) (1984) *Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 1*. ORSTOM, Paris, & MRAC, Tervuren

Daget J, Gosse JP, Thys Van Den Audenaerde DFE (eds) (1986) *Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 2*. ORSTOM, Paris, & MRAC, Tervuren

Daget J, Iltis A (1965) Les poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et eaux saumâtres). *Mém Inst Fr Afr Noire* 74: 1-385

Daget J, Planquette N, Planquette P (1973) Premières données sur la dynamique des peuplements de poissons du Bandama (Côte d'Ivoire). *Bull Mus Natn Hist Nat Paris, 3^e sér., 151, écologie générale* 7: 129-143.

Diamond AW, Hamilton AC (1980) The distribution of forest passerine birds and quaternary climatic change in tropical africa. *J Zool Lond* 191: 379-402

Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. press, pp 342-444

Dietz JE (1983) Permutation tests for association between two distance matrices. *Syst Zool* 32: 21-26

Douglas ME, Endler JA (1982) Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations. *J Theor Biol* 99: 777-795

Dow MM, Cheverud JM (1985) Comparison of distance matrices in studies of population structure and genetic microdifferentiation: quadratic assignment. *Am J Phys Anthropol* 68: 367-373

Draper NR, Smith H (1966) *Applied regression analysis*. Wiley, New-York

Duarte CM, Agusti S, Peters H (1987) An upper limit to the abundance of aquatic organisms. *Oecologia* 74: 272-276

Durand JR, Lévêque C (eds) (1980) *Flores et faunes aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne, tome 1*. Editions de l'ORSTOM, Paris

Dyer DP (1978) An analysis of species dissimilarity using multiple environmental variables. *Ecology* 59: 117-125

Eadie JMCA, Broekhoven L, Colgan P (1987) Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited. *Am Nat* 129: 1-17

Eadie JMCA, Hurly TA, Montgomerie RD, Teather KL (1986) Lakes and rivers as islands: species-area relationships in the fish faunas of Ontario. *Environ Biol Fishes* 15: 81-89

Eadie J. McA, Keast A (1984) Resource heterogeneity and fish species diversity in lakes. *Can J Zool* 62: 1689-1695

Endler JA (1982) Pleistocene forest refuges: fact or fancy? In: Prance GT (ed) *Biological diversification in the tropics*. Columbia Univ. Press, New-York, pp 641-657

Fausch KD, Karr JR, Yant PR (1984) Regional application of an index of biotic integrity based on stream fish communities. *Trans Amer Fish Soc* 113: 39-55

Felley JD, Hill LG (1983) Multivariate assessment of environmental preferences of cyprinid fishes of the Illinois River, Oklahoma. *Am Midl Nat* 109: 209-221

Fowler CW, Mac Mahon JA (1982) Selective extinction and speciation: their influence on the structure and functioning of communities and ecosystems. *Am Nat* 119: 480-498

Gatz AJ Jr (1979) Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60: 711-718

Gilbert FS (1980) The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J Biogeogr* 7: 209-235.

Gilpin ME, Diamond JD (1982) Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52: 75-84

Gilpin ME, Diamond JD (1984) Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypotheses useful in community ecology. In: Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB (eds) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University press, Princeton N. J., pp 297-315

Glazier DS (1987) Energetics and taxonomic patterns of species diversity. *Syst Zool* 36: 62-71

Gorman OT (1988) An experimental study of habitat use in an assemblage of Ozark minnows. *Ecology* 69: 1239-1250

- Gorman OT, Karr JR (1978)** Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59: 507-515
- Gower JC (1966)** Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 325-338
- Grant PR (1966)** Ecological compatibility of bird species on islands. *Am Nat* 100: 451-462
- Green RH (1980)** Multivariate approaches in ecology: the assessment of ecologic similarity. *Ann Rev Ecol Syst* 11: 1-14
- Greenwood PH (1976)** Fish fauna of the Nile. In: Rzoska J (ed) *The Nile, biology of an ancient river*. Dr W. Junk, The Hague, pp 127-141
- Greenwood PH (1979)** Toward a phyletic classification of the "genus" *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae) and related taxa, Part I. *Bull Br Mus Nat Hist Zool* 35: 265-322
- Greenwood PH (1983)** The zoogeography of african freshwater fishes: bioaccountancy or biogeography ? In: Sims RW, Price JH, Whalley PES (eds) *Evolution, time and space: the emergence of the biosphere*. Systematics Association Special Volume no. 23, Academic Press London & New York pp 179-199
- Greenwood PH (1987)** The genera of *Pelmatochromis* fishes (Teleostei, Cichlidae). A phylogenetic review. *Bull Brit Mus Nat Hist Zool* 54: 139-203
- Grossman GD, Moyle PB, Whittaker JO Jr (1982)** Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: a test of community theory. *Am Nat* 126: 423-454.
- Grubb P (1982)** Refuges and dispersal in the speciation of African forest mammals. In: Prance GT (ed) *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, pp 537-553
- Guillet A, Crowe TM (1985)** Patterns of distribution, species richness, endemism and guild composition of water-birds in Africa. *Afr J Ecol* 23: 89-120
- Haffer J (1982)** General aspects of the refuge theory. In Prance GT (ed) *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, pp 6-24
- Hamilton AC (1982)** *Environmental history of East Africa, a study of the Quaternary*. Academic Press, London, New-York
- Harrison AD (1965)** River zonation in Southern Africa. *Arch F Hydrobiol* 61: 380-386
- Harvey PH, Colwell RK, Silvertown JW, May RM (1983)** Null models in ecology. *Ann Rev Ecol Syst* 14: 189-211
- Hawkes HA (1975)** River zonation and classification. In: Whitton BA (ed) *River ecology*. Blackweel Scientific Publications, Oxford, pp 312-374
- Hawkes CL, Miller DL, Layher WG (1986)** Fish ecoregions of Kansas: stream fish assemblage patterns and associated environmental correlates. *Environ Biol Fishes* 17: 267-279

- Heaney LR (1984)** Mammalian species richness on islands on the Sunda Shelf, Southeast Asia. *Oecologia* 61: 11-17
- Heaney LR (1986)** Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction and speciation. *Biol J Linn Soc* 28: 127-165
- Henderson RA, Heron ML (1977)** A probabilistic method of paleobiogeographic analysis. *Lethaia* 10: 1-15
- Hocking RR (1976)** The analysis and selection of variables in linear regression. *Biometrics* 32: 1-49
- Hoerl AE, Kennard RW (1970 a)** Ridge regression: biased estimation for non-orthogonal problems. *Technometrics* 12: 55-67
- Hoerl AE, Kennard RW (1970 b)** Ridge regression: application to non-orthogonal problems. *Technometrics* 12: 69-82
- Horwitz RJ (1978)** Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol Monogr* 48: 307-321
- Howes GJ (1984)** A review of the anatomy, taxonomy, phylogeny and biogeography of the african neoboline cyprinid fishes. *Bull Br Mus Nat Hist Zool* 47: 151-185
- Howes GJ, Teugels GG (1989)** New bariliin cyprinid fishes from west Africa, with a consideration of their biogeography. *J Nat Hist* sous presse
- Huet M (1962)** Influence du courant sur la distribution des poissons dans les eaux courantes. *Schweiz Z Hydrol* 24: 413-432
- Hughes RM, Rexstad E, Bond CE (1987)** The relationship of aquatic ecoregions, river basins, and physiographic provinces to the ichthyogeographic regions of Oregon. *Copeia* 1987: 423-432
- Hugueny B (1989a)** West African rivers as biogeographic islands: species richness of fish communities. *Oecologia* 79: 236-243
- Hugueny B (1989b)** Analyse de l'amplitude de répartition géographique des poissons d'eau douce d'Afrique de l'Ouest. *Acta Oecologica, Oecol Gener* sous presse
- Illies J, Botosaneanu L (1963)** Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mill Int Verein Theor Angew Limnol* 12: 1-57
- Jarvinen O (1982)** Species-to-genus ratios in biogeography: a historical note. *J Biogeogr* 9: 363-370
- Jégu M, Lévêque C (1984 a)** Les espèces voisines et synonymes de *Labeo parvus* (Pisces, Cyprinidae) en Afrique de l'ouest. *Cybium* 8: 61-86
- Jégu M, Lévêque C (1984 b)** Le genre *Marcusenius* (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'ouest. *Rev Hydrobiol Trop* 17: 335-358
- Karr JR (1981)** Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries (Bethesda)* 6: 21-27
- Karr JR (1982)** Avian extinction on Barro Colorado island, Panama: a reassessment. *Am Nat* 119: 220-229

- Kinzie RA III (1988)** Habitat utilization by Hawaiian stream fishes with reference to community structure in oceanic island streams. *Environ Biol Fishes* 22: 179-192
- Kuehne RA (1962)** A classification of streams, illustrated by fish distribution in an eastern Kentucky creek. *Ecology* 43: 608-614
- Larsen DP, Omernik JM, Hughes RM, Dudley DR, Rohm CM, Whittier TR, Kinney AJ, Gallant AL (1986)** The correspondence between spatial patterns in fish assemblages in Ohio streams and aquatic ecoregions. *Environ Manage* 10: 815-828
- Lauzanne L (1988)** Les habitudes alimentaires des poissons d'eau douce africains. In : Lévêque C., Bruton MN, Ssentengo GW (eds) *Biology and ecology of african freshwater fishes*, Editions de l'ORSTOM, Paris, pp 221-242
- Lefkovitch LP (1984)** A non parametric method for comparing dissimilarity matrices, a general measure of biogeographical distance, and their application. *Am Nat* 123: 484-499
- Lefkovitch LP (1985)** Further nonparametric tests for comparing dissimilarity matrices based on the relative neighborhood graph. *Math Biosci* 73: 71-88
- Legendre P, Legendre V (1983)** Postglacial dispersal of freshwater fishes in the Québec peninsula. *J Fish Aquat Sci* 41: 1781-1802
- Legendre L, Legendre P (1984 a)** *Ecologie numérique I: Le traitement multiple des données écologiques, Seconde édition*. Masson, Paris, & Presses de l'Université du Québec
- Legendre L, Legendre P (1984 b)** *Ecologie numérique II: La structure des données écologiques, Seconde édition*. Masson, Paris, & Presses de l'Université du Québec
- Liegh EG Jr (1981)** The average lifetime of a population in a varying environment. *J Theor Biol* 90: 213-239
- Lévêque C (1989a)** Remarques taxinomiques sur quelques petits Barbus (Pisces, Cyprinidae) d'Afrique de l'ouest, Première partie. *Cybium* sous presse
- Lévêque C (1989b)** Remarques taxinomiques sur quelques petits Barbus (Pisces, Cyprinidae) d'Afrique de l'ouest, Deuxième partie. *Cybium* sous presse
- Lévêque C, Bigorne R (1983)** Révision des Leptocypris et Raiamas (Pisces, Cyprinidae) en Afrique de l'Ouest. *Rev Hydrobiol Trop* 16: 373-393
- Lévêque C, Bigorne R (1985a)** Le genre Hippopotamyrus (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'ouest, avec la description d'Hippopotamyrus paugyi n. sp. *Cybium* 9: 175-192
- Lévêque C, Bigorne R (1985b)** Répartition et variabilité des caractères méristiques et métriques des espèces du genre Mormyrus (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'ouest. *Cybium* 9: 325-340
- Lévêque C, Bigorne R (1987)** Caractères morphologiques et distribution d'*Ichthyoborus quadrilineatus* (Pellegrin 1904) et *Phago loricatus* Günther, 1865 (Pisces, Distichodontidae) en Afrique de l'ouest. *Rev Hydrobiol Trop* 20: 49-56
- Lévêque C, Fairhust CP, Abban K, Paugy D, Curtis MS, Traore K (1988 a)** Onchocerciasis control programme in west africa: ten years monitoring of fish populations. *Chemosphere* 17:421-440

Lévêque C, Paugy D, Teugels GG, Roman R (1989) Inventaire taxinomique et distribution des poissons d'eau douce des bassins côtiers de Guinée et de Guinée Bissau. *Rev Hydrobiol Trop* sous presse

Lévêque C, Quensière J (1988) Les peuplements ichtyologiques des lacs peu profonds. In : Lévêque C, Bruton MN, Ssentengo GW (eds) *Biology and ecology of african freshwater fishes*. Editions de l'ORSTOM, Paris, pp 303-324.

Lévêque C, Teugels GG, Thys Van Den Audenaerde DFE (1988 b) Description de trois nouvelles espèces de Barbus d'Afrique de l'ouest. *Cybiurn* 12: 179-187

Livingstone DA, Rowland M, Bailey PE (1982) On the size of african riverine fish faunas. *Am Zool* 22: 361-369

Livingstone DA (1982) Quaternary geography of Africa and the refuge theory. In: France GT (ed) *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York, pp 523-536

Low: Mc Connell RH (1975) *Fish communities in tropical freshwaters*. Longman, London:

Low: Mc Connell RH (1988) Broad characteristics of the ichthyofauna. In: Lévêque C, Bruton MN, Ssentengo GW (eds) *Biology and ecology of african freshwater fishes*. Editions de l'ORSTOM, Paris, pp 93-110

Mac Arthur RH (1965) Patterns of species diversity. *Biol Rev* 40: 510-533.

Mac Arthur RH, Mac Arthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598

Mac Arthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387

Mac Arthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, N.J.

McAllister DE, Platania SP, Schueler FW, Baldwin ME, Lee SD (1986) Ichthyofaunal patterns on a geographic grid. In: Hocutt CH, Wiley EO (eds) *The zoogeography of north american fishes*. Wiley, N. Y., pp 17-51

McCune B, Allen TFH (1984) Will similar forests develop on similar sites? *Can J Bot* 63: 367-376

Mahon R, Portt CB (1985) Local size related segregation of fishes in streams. *Arch Hydrobiol* 103: 267-271

Maley J (1987) Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paleoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa* 18: 307-334

Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220

Marquardt DW, Snee RD (1975) Ridge regression in practice. *Amer Statist* 29: 3-20.

- Marquardt DW (1970)** Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics* 12: 591-612
- Martin TE (1980)** Diversity and abundance of spring migratory birds using habitat islands on the great plains. *Condor* 82: 430-439
- Martin TE (1981)** Species-area slopes and coefficients: a caution on their interpretation. *Am Nat* 118: 823-837
- Matheson RE Jr, Brooks GR Jr (1983)** Habitat segregation between *Cottus bairdi* and *Cottus girardi*: an example of complex inter- and intraspecific resource partitioning. *Am Midl Nat* 110: 165-176
- Matthes H (1964)** *La zoogeographie des poissons dulçaquicoles africains*. Thesis of Amsterdam Museum.
- Matthews WJ (1986)** Fish faunal 'breaks' and stream order in the eastern and central United States. *Environ Biol Fishes* 17: 81-92
- Mauriello D, Rokoski JP (1974)** A reanalysis of Vuilleumier's data. *Am Nat* 108: 711-714
- May RM (1975)** Patterns of species abundance and diversity. In: Cody ML, Diamond JM (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. press, pp 81-120
- Mayr E (1965)** Avifaunas: turnover on islands. *Science* 150: 1587-1588
- Mayr E, O'Hara RJ (1986)** The biogeographic evidence supporting the pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40: 55-67
- Mérona B de (1981)** Zonation ichtyologique du bassin du Bandama (Côte d'Ivoire). *Rev Hydrobiol Trop* 14: 63-75
- Mérona B de, Albaret JJ (1978)** Répartition spatiale des poissons dans les radiers des rivières de Côte d'Ivoire. *ORSTOM, Bouaké*, no 17: 1-78
- Mielke PW (1978)** Clarification and appropriate inference for Mantel and Valand's nonparametric multivariate analysis technique. *Biometrics* 34: 277-282
- Molles MC (1978)** Fish species diversity on model and natural reef patches: experimental insular biogeography. *Ecol Monogr* 48: 289-305
- Moreau G, Legendre L (1979)** Relation entre habitat et peuplements de poissons: essai de définition d'une méthode numérique pour les rivières nordiques. *Hydrobiologia* 67: 81-87
- Myers GS (1938)** Fresh-water fishes and West Indian zoogeography. *Smithson. Rep.* , 1937, 339-364
- Nemec AFL, Brinkhurts RO (1987)** The Fowlkes-Mallows statistic and the comparison of two independently determined dendrograms. *Can J Fish Aquat Sci* 45: 971-975
- Nelva A, Persat H, Chessel D (1979)** Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichtyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. *C R Acad Sc Paris*, 289 (série D): 1295-1298.

Patterson BD, Atmar W (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol J Linn Soc* 28: 65-82

Faugy D (1986) *Révision systématique des Alestes et Brycinus africains (Pisces, Characidae)*. Editions de l'ORSTOM, Paris

Faugy D, Benech V, Etou K (1988) La faune ichtyologique des bassins du Mono et du lac Togo (Togo) *ORSTOM, Bamako*, no 23: 1-110

Faugy D, Guégan JF (1989) Note à propos de trois espèces d'*Hydrocynus* (Pisces, Characidae) du bassin du Niger, suivie de la réhabilitation de l'espèce *Hydrocynus vittatus* Castelnau. *Rev Hydrobiol Trop* sous presse

Faugy D, Guégan JF, Agnès JF (1989) Three simultaneous and independent approaches to characterise a new species of *Labeo* (Pisces, Cyprinidae) from western Africa. Followed by the description of *Labeo roseopunctatus* n. sp. *Can J Zool* sous presse

Pellegrin J (1912) Les poissons d'eau douce d'Afrique et leur distribution géographique. *Mém Soc Zool Fr* 25: 63-83

Perez LE (1984) Uso del habitat por la comunidad de peces de un rio tropical asociado a un bosque. *Memoria Soc Cienc Nat La Salle XLIV* 121 143-162

Persat H (1988) *De la biologie des populations de l'Ombre commun Thymallus thymallus (L. 1758) à la dynamique des communautés dans un hydrosystème fluvial aménagé, le Haut-Rhone français. Eléments pour un changement d'échelles*. Doctorat d'état, Université Claude Bernard, Lyon I.

Pianka ER (1967) On lizards species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48: 333-351

Poll M (1957) Les genres des poissons d'eau douce de l'Afrique. *Ann Mus R Congo Belge Zool* 8: 54 1-191

Popper KR (1959) *The logic of scientific discovery*. Hutchinson, London

Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43: 185-215 & 410-437

Quinn JF, Dunham AE (1983) On hypothesis testing in ecology and evolution. *Am Nat* 122: 602-617

Faup DM, Crick RE (1979) Measurement of faunal similarity in paleontology. *J Paleontol* 53: 1213-1227

Reaka ML (1980) Geographic range, life history patterns and body size in a guild of coral dwelling mantis shrimps. *Evolution* 34: 1019-1030

Reid Mc GG (1985) *A revision of african species of Labeo (Pisces, Cyprinidae)*. Theses Zoologicae, vol. 6: 1-322

Rice J, Belland RJ (1982) A simulation study of moss flora using Jaccard's coefficient of similarity. *J Biogeogr* 9: 411-419

Richterl-Dyn N, Goel NS (1972) On the extinction of a colonizing species. *Theor Popul Biol* 3: 406-433

- Ricklefs RE, Cox GW (1972)** Taxon cycles in the West Indian avifauna. *Am Nat* 106: 195-219
- Rigler FH (1982)** Recognition of the possible: an advantage of empiricism in ecology. *Can J Fish Aquat Sci* 39: 1323-1331.
- Risch L (1986)** *Het genus Chrysichthys Bleeber, 1858 en aanverwante genera (Pisces, Siluriformes, Bagridae)*. Thesis Katholieke Universiteit Leuven 2 vol.
- Rivas LR (1986)** Comments on Briggs (1984): freshwater fishes and biogeography of central America and the Antilles. *Syst Zool* 35: 633-639
- Roberts TR (1975)** Geographical distribution of African freshwater fishes. *Zool J of the Linn Soc* 57: 249-319
- Roff D (1988)** The evolution of migration and some life history parameters in marine fishes. *Environ Biol Fishes* 22: 133-146
- Rosen BR (1988)** From fossils to earth history: applied historical biogeography. In Myers AA, Giller PS (eds) *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, London, pp 437-481.
- Rosenzweig ML (1975)** On continental steady state of species diversity. In: Cody ML, Diamond JM (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. press, Cambridge, Mass., pp 121-140
- Rosenzweig ML, Winakur J (1969)** Population ecology of desert rodent communities: habitat and environmental complexity. *Ecology* 50: 558-572
- Rotenberry JT, Wiens JA (1985)** Statistical power analysis and community-wide patterns. *Am Nat* 125: 164-168.
- Roughgarden J (1983)** Competition and theory in community ecology. *Am Nat* 122: 583-601
- Roughgarden J, Feldman M (1975)** Species packing and predation pressure. *Ecology* 56: 489-492
- Sale PF (1978)** Coexistence of coral reef fishes- a lottery for living space. *Env Biol Fishes* 3: 85-102
- Sale PF (1988)** Perception, pattern, chance and the structure of reef fish communities. *Env Biol Fishes* 21: 3-15.
- Savino JF, Stein RA (1982)** Predator-prey interactions between Largemouth Bass and Bluegills as influenced by simulated, submerged vegetation. *Trans Amer Fish Soc* 111: 255-266
- Schlosser IJ (1982)** Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecol Monogr* 52: 395-414
- Schnell GD, Doris JW, Douglas ME (1985)** Statistical comparison of proximity matrices : applications in animal behaviour. *Anim Behav* 33: 239-253
- Schoener TW (1987)** The geographical distribution of rarity. *Oecologia* 74: 161-173
- Schoener TW, Schoener A (1983)** Distribution of vertebrates on some very small islands: I. Occurrence sequences of individual species. *J Anim Ecol* 52: 209-235

- Sepkoski JJ, Rex MA (1974)** Distribution of freshwater mussels: coastal rivers as biogeographic islands. *Syst Zool* 23: 165-188
- Servant M (1973)** *Séquences continentales et variation climatiques: évolution du Bassin du Tchad au Cénozoïque supérieur*. Thèse d'Etat Univ. Pierre et Marie Curie Paris
- Shaffer ML (1981)** Minimum population size for species conservation. *Bioscience* 31: 131-134
- Sheldon AL (1968)** Species diversity and longitudinal succession in stream fishes. *Ecology* 49: 193-198
- Simberloff D (1970)** Taxonomic diversity of island biotas. *Evolution* 24: 23-47
- Simberloff D (1978)** Using island biogeographic distributions to determine if colonisation is stochastic. *Am Nat* 112: 713-726
- Simberloff D (1983 a)** Biogeographic models, species' distributions and community organization. In: Sims RW, Price JH, Whalley PES (eds) *Evolution, time and space: the emergence of the biosphere*. Systematics Association Special Volume no. 23, Academic Press, London & New York, pp 57-83
- Simberloff D (1983b)** Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords. *Am Nat* 122: 626-635
- Simberloff D, Boecklen W (1981)** Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* 35: 1206-1228
- Sokal RR, Oden NL (1978a)** Spatial autocorrelation in biology. I- Methodology. *Biol J Linnean Soc* 10: 199-228
- Sokal RR, Oden NL (1978b)** Spatial autocorrelation in biology. II- Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Biol J Linnean Soc* 10: 229-249
- Sokal RR, Rohlf FJ (1981)** *Biometry - The principles and practice of statistics in biological research*. 2nd edition . W.H. Freeman and Co., San Francisco
- Sokal RR, Wartenberg DE (1983)** A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model. *Genetics* 105: 219-237
- Snee RD (1977)** Validation of regression models: methods and examples. *Technometrics* 19: 415-428
- Simouse PE, Long JC Sokal R (1986)** Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst Zool* 35: 627-632
- Statzner B, Higler B (1985)** Questions and comments on the River Continuum Concept. *Can J Fish Aquat Sci* 42: 1038-1044
- Stiassny MLJ (1989)** A taxonomic revision of the african genus *Tylochromis* (Labroidei, Cichlidae) with notes on the anatomy and relationships of the group. *Annls Mus R Afr Centr* 258: 1-161
- Strong DR Jr (1982)** Null hypotheses in ecology. In: Saarinen E (ed) *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel Publ. Co., Dordrecht, Pays-Bas, pp 245-259

- Strong DR Jr, Szyska LA, Simberloff D (1979)** Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution* 33: 897-913
- Sydenham DHJ (1977)** The qualitative composition and longitudinal zonation of the fish fauna of the river Ogun. *Rev Zool Afr* 91: 974-996
- Talbot MR (1980)** Environmental responses to climatic changes in the west african Sahel over the past 20 000 years. In: Williams FM, Faure H (eds) *The sahara and the Nile*. Balkema, Rotterdam, pp 37-62
- Terborgh J (1973)** Chance, habitat and dispersal in the distribution of birds in the West Indies *Evolution* 27: 338-349
- Teugels GG (1986)** A systematic revision of the african species of the genus *Clarias* (Pisces, Clariidae). *Ann Mus Roy Afr Cent* 247: 1-199.
- Teugels GG, Lévêque C, Paugy D, Traore K (1988)** Etat des connaissances sur la faune ichtyologique des bassins côtiers de Côte d'Ivoire et de l'Ouest du Ghana. *Rev Hydrobiol Trop* 21: 221-237
- Toft CA, Shea PJ (1983)** Detecting community-wide patterns: estimating power strengthens statistical inference. *Am Nat* 122: 618-625
- Tonn WM, Magnuson JJ, Forbes AM (1983)** Community analysis in fishery management: an application with northern Wisconsin lakes. *Trans Amer Fish Soc* 112: 368-377.
- Trewawas E (1983)** *Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia*. Trustees, BMNH London
- Uferman A, Algayer R, Geerts M (1987)** *Cichlid Catalogue (Pisces, Perciformes, Cichlidae, Bonaparte, 1840)*. Alphabetical catalogue of the cichlids fishes vol I
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980)** The river continuum concept. *Can J Fish Aquat Sci* 37: 130-137
- Van Valen L (1972)** Body size and numbers of plants and animals. *Evolution* 27: 27-35.
- Vuilleumier F (1973)** Insular biogeography in continental regions. II. Cave faunas from Tesin, Southern Switzerland. *Syst Zool* 22: 64-76
- Ward JV, Stanford JA (1983)** The intermediate disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. In: Fontaine TD, Bartell SM (eds) *Dynamics of lotic ecosystem*. Ann. Arbor Science publ., pp 347-356
- Welcomme RL (1979)** *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman, London & New-York
- Welcomme RL (1986)** Fish of the Niger system. In: Davies BR, Walker KF (eds) *The ecology of river systems*. Dr W Junk, Dordrecht, Boston, Lancaster, pp 25-48
- Welcomme RL, Mérona B de (1988)** Fish communities of rivers. In: Lévêque C, Bruton MN, Ssentengo GW (eds) *Biology and ecology of african freshwater fishes*. Editions de l'ORSTOM, Paris, pp 251-276.

Werner EE (1984) The mechanisms of species interactions and community organization in fish. In: Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB (eds) *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University press, Princeton N. J., pp 360-382.

Werner EE, Hall DJ, Laughlin DR, Wagner DJ, Wilsmann LA, Funk FC (1977): Habitat partitioning in a freshwater fish community. *J Fish Res Board Can* 34: 360-370

White F (1983) *The vegetation of Africa*. UNESCO

Whiteside BG, McNatt RM (1972) Fish species diversity in relation to stream order and physicochemical conditions in the Plum Creek drainage basin. *Am Midl Nat* 88: 90-101.

Whittier TR, Hughes RM (1988) Correspondence between ecoregion and spatial patterns in stream ecosystems in Oregon. *Can J Fish Aquat Sci* 45: 1264-1278

Williams CB (1966) *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*. Academic Press, New-York.

Wilson EO (1961) The nature of the taxon cycle in the melanesian ant fauna. *Am Nat* 95: 169-193

Wolda H (1981) Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia* 50: 296-302

Wright DH (1983) Species energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506

Zhang D (1988) An index to measure the strength of relationship between community and site. *Ecol Model* 40: 145-153

ANNEXES

ANNEXE 1: sources bibliographiques de la répartition des espèces dans les 45 bassins versants étudiés.

La recherche bibliographique a été arrêtée en Juin 1988, il n'a donc pas été tenu compte des travaux qui ont été publiés ou nous sont parvenus depuis.

Les travaux précédés d'une étoile ont été consultés à un stade précoce de leur élaboration. Certains ont reçu des modifications ultérieures qu'il n'a pas été possible de prendre en compte.

Banister K E Thys van den Audenaerde D F E 1973 La redécouverte de *Sanagia velifera* Holly 1926 (Pisces, Cyprinidae). Rev. Zool. Bot. afr., 87 (1): 181-188.

Bigorne R 1987 Révision systématique du genre *Mormyrops* (Pisces, Mormyridae) en Afrique de l'ouest. Rev. Hydrobiol. Trop. 20: 145-164.

Bonou C A Teugels G G 1985 Révision systématique du genre *Parachanna*, Teugels & Daget 1984, (Pisces, Channidae). Rev. Hydrobiol. Trop. 18: 267-280.

Boulenger G A 1903 On the fishes collected by Mr G L Bates in southern Cameroon. Proc. Zool. Soc. Lond. : 21-29.

Boulenger G A 1903 Description of new freshwater fishes from southern Cameroon. Ann. Mag. nat. Hist., (7) 12 (70): 435-441.

Boulenger G A 1906 Description of a new Mormyrid fish from south Cameroon. Ann. Mag. nat. Hist., (7) 18 (103): 36.

Boulenger G A 1913 Description of four new fishes discovered by Mr. G. L. Bates in the Nyong river, south Cameroon. Ann. Mag. nat. Hist., (8) 12 (67): 67-70.

Daget J 1961 Poissons du Niari-Kouilou récoltés par MM. Ch. Roux, J. Ducroz et J. P. Troadec (Afrique noire, région Gabon-Congo). Bul. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (2) 33 (6): 577-586.

Daget J 1965 Les genres *Nannaethiops* et *Neolebias* (Poissons, Characiformes). Rev. Zool. Bot. afr., 72 (1-2): 24 p.

Daget J 1978 Description de *Platyglanis depierrei* n. gen. n. sp. (Pisces, Bagridae) du Sanaga (sud Cameroun). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (4) 1 (3): 821-825.

Daget J 1978 Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons du Dja, du Boumba et du Ngoko. Cybium 3 (3): 35-52.

Daget J 1979 Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons de l'Ayina, du Dja et du bas Sanaga. Cybium , 3 (6): 55-64.

Daget J 1984 Contribution à la faune du Cameroun. Poissons des fleuves côtiers. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (4) 6 (1): 177-202.

Daget J Depierre D 1980 Contribution à la faune de la République Unie du Cameroun. Poissons du Sanaga moyen et supérieur. Cybium 3 (8): 53-65.

Daget J Gosse J P Thys van den Audenaerde D F E (eds) 1984 Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 1. ORSTOM, Paris, & MRAC, Tervuren.

- Daget J Gosse J P Thys van den Audenaerde D F E (eds) 1986 Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 2. ORSTOM, Paris, & MRAC, Tervuren.
- * Daget J Gosse J P Thys van den Audenaerde D F E (eds) manuscrit Check-list of the freshwater fishes of Africa, vol. 4. ORSTOM, Paris, & MRAC, Tervuren.
- De Vos L 1981 Description of *Eutropius nyongensis spec. nov.* from the Cameroons (Pisces, Schilbeidae). Rev. Zool. afr., 95 (4): 968-974.
- De Vos L 1983 Systematische, morphologische, osteologische en zoogeografische revisie van de afrikaanse Schilbeidae (Pisces, Siluriformes). Thesis Katholieke Universiteit Leuven, 327 p.
- Gery J 1965 Poissons du bassin de l'Ivindo I- Les biotopes II- Clupeiformes. Famille des Grasseichthyidae. Biol. Gab., 1 (4): 375-393.
- Harry R R 1953 A contribution to the classification of the african catfishes of the family Amphiliidae, with description of collections from Cameroons. Rev. Zool. Bot. afr., 47:177-232.
- Holly M 1926 Einige neue Fischformen aus Kamerun. Anz. Akad. Wiss. Wien, 63 (18): 155-157.
- Holly M 1926 Zwei neue Siluriden und ein neuer Characinide aus Kamerun. Anz. Akad. Wiss. Wien, 63 (18): 157-159.
- Holly M 1927 Mormyriden, Characiniden und Cypriniden aus Kamerun. Sber. Akad. Wiss. Wien, 136 (1): 115-150.
- Holly M 1927 Siluriden, Cyprinodontiden, Acanthopterygier und Mastacembeliden aus Kamerun. Sber. Akad. Wiss. Wien, 136 (5-6): 195-230.
- Holly M 1930 Synopsis der Süßwasserfische Kameruns. Sber. Akad. Wiss. Wien, 139 (3-4): 195-281.
- Hubbs C L 1921 Notes on a small collection of fishes from Kamerun, west Africa. Occ. Pap. Mus. Zool., Univ. Michigan, 95: 3 p.
- Huber J H 1976 Un nouveau Killi du Gabon nord oriental, *Aphyosemion abasinum nov. sp.* (Athériforme, Cyprinodontidé, Rivuliné). Rev. fr. Aquariol., 3 (3): 79-82.
- Huber J H 1977 Une chaîne de deux *Aphyosemion* sympatriques dans les monts de Crystal, Gabon, avec la description d'une espèce nouvelle: *A. mimban n. sp.* Rev. fr. Aquariol., 4 (1): 3-10.
- Huber J H 1978 Contribution à la connaissance des Cyprinodontidés de l'Afrique occidentale. Rev. fr. Aquariol., 5 (1): 1-29.
- Lambert J G 1963 Description de deux Cyprinodontidae nouveaux du Gabon. Rev. Zool. Bot. afr., 68 (3-4): 309-319.
- Lambert J G 1967 Description de deux nouvelles espèces de *Plataplochilus* Ahl du Gabon, avec une redéfinition de l'espèce *Pl. cabindae* (Blgr.) (Pisces, Cyprinodontidae). Rev. Zool. Bot. afr., 76 (3-4): 364-374.
- Lambert J G Gery J 1967 Poissons du bassin de l'Ivindo III- Le genre *Aphyosemion*. Biol. Gab., 3 (4): 291-318.

Lambert J G Gery J 1969 Poissons du bassin de l'Ivindo V- Rivulinae (suite) et Procatopodinae. Biol. Gab., 5 (3): 223-231.

Lévêque C Bigorne R 1983 Révision des *Leptocypris* et des *Raiamas* (Pisces, Cyprinidae) de l'Afrique de l'ouest. Rev. Hydrobiol. Trop., 16: 373-393.

* Lévêque C Paugy D Teugels G G (eds) manuscrit Poissons d'eau douce et saumâtre de l'Afrique de l'Ouest. Collection faunes tropicales, éditions de l'ORSTOM, Paris.

* Lévêque C Paugy D Teugels G G manuscrit Annotated check-list of the freshwater fishes of the Nilo-Sudan river bassins, in Africa.

* Lévêque C Paugy D Teugels G G Roman R 1989 Inventaire taxinomique et distribution des poissons d'eau douce des bassins côtiers de Guinée et de Guinée-Bissau. Rev. Hydrobiol. Trop. sous presse.

Mahnert V Gery J 1982 Poissons du bassin de l'Ivindo IX- Notes sur le genre *Barbus* (Cyprinidae). Rev. Suisse Zool., 89 (2): 461-495.

Nichols J T La Monte F R 1953 A new *Alestes* and little-known *Barbus* from Gaboon. Am. Mus. Novit., 1606: 3 p.

Pappenheim P 1911 Zoologische Ergebnisse der Expedition des Herrn G. Tessmann nach Süd-Kamerun und Spanich-Guinea. Fische. Mitt. Zool. Mus., Berl., 5 : 505-528.

Paugy D 1986 Révision systématique des *Alestes* et *Brycinus* africains (Pisces, Characidae). Editions de l'ORSTOM, Paris.

* Paugy D Lévêque C Bigorne R Teugels G G manuscrit Freshwater fishes of Sierra Leone and Liberia: annotated check list and distribution.

Pellegrin J 1906 Collections recueillies par M E Haug, dans l'Ogooué. Poissons. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 12: 467-471

Pellegrin J 1907 Poissons du sud Cameroun recueillis par la mission Cottés. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 13: 319-322

Pellegrin J 1908 Sur une seconde collection de poissons recueillie par M. E. Haug à Ngomo (Ogooué). Bull. Soc. philomat., Paris, (9)10:184-190

Pellegrin J 1908 Collections recueillies par M. E. Haug dans l'Ogooué. Liste des poissons et description d'une espèce nouvelle (2° note). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 14: 347-349.

Pellegrin J 1909 Collections recueillies par M. E. Haug dans l'Ogooué. Poissons (3° note). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 15: 66-68

Pelegrin J 1909 Note complémentaire sur une seconde collection de poissons recueillie par M. E. Haug à Ngomo (Ogooué). Bull. Soc. philomat., Paris, (10) 1: 43-53.

Pellegrin J 1913 Poissons nouveaux de l'Ogooué recueillis par M. E. Haug. Bull Soc. Zool. Fr., 38: 272-275.

Pellegrin J 1915 Les poissons du bassin de l'Ogooué. C. r. Ass. fr. Avanc. Sci., 43:500-505.

Pellegrin J 1919 Sur un Cichlidé nouveau de l'Ogooué appartenant au genre *Pelmatochromis*. Bull. Soc. Zool. Fr. , 44: 102-105.

Pellegrin J 1923 Description d'un poisson nouveau du Gabon appartenant au genre *Discognathus*. Bull. Soc. Zool. Fr., 48: 338-340.

Pellegrin J 1924 Poissons de la région de Loango (Gabon) recueillis par M. Baudon. Description de deux espèces et de deux variétés nouvelles. Bull. Soc. Zool. Fr., 49: 284-291.

Pellegrin J 1924 Description d'un poisson nouveau du Gabon appartenant au genre *Synodontis*. Bull. Soc. Zool. Fr., 49: 320-322.

Pellegrin J 1925 Poissons du nord du Gabon et de la Sangha recueillis par M. Baudon. Description de deux espèces et d'une variété nouvelles. Bull. Soc. Zool. Fr., 50: 97-106.

Pellegrin J 1926 Sur un Cyprinidé de l'Ogooué et du Congo le *Labeo variegatus* Pellegrin. Rev. Zool. afr., 14(1): 40-41.

Pellegrin J 1926 Characinidé nouveau du Cameroun recueilli par M. Th. Monod. Bull. Soc. Zool. Fr., 51: 390-392.

Pellegrin J 1927 Characinidé nouveau du Cameroun recueilli par M. Th. Monod (2° note). Bull. Soc. Zool. Fr., 52: 139-140.

Pellegrin J 1927 Description d'un Siluridé nouveau du Cameroun appartenant au genre *Synodontis*. Bull. Soc. Zool. Fr., 52: 365-366.

Pellegrin J 1927 Mormyridés du Cameroun recueillis par Th. Monod. Description d'un genre, de quatre espèces et d'une variété. Bull. Soc. Zool. Fr., 52: 294-300.

Pellegrin J 1928 Sur une collection de poissons du Cameroun recueillie par M. Chamaulte. Anns Soc. Sci. nat. , Charente-Infér., 1 (1): 11p.

Pellegrin J 1928 Characinidés et Cyprinidés du Cameroun recueillis par Th. Monod. Description de deux espèces et d'une variété nouvelles. Bull. Soc. Zool. Fr., 53: 309-316.

Pellegrin J 1928 Description d'un poisson nouveau du Gabon appartenant au genre *Amphilius*. Bull. Soc. Zool. Fr., 53: 453-454.

Pellegrin J 1929 Description d'une variété nouvelle du *Labeo chariensis* Pellegrin, recueillie au Cameroun par M. Th. Monod. Bull. Soc. Zool. Fr., 54: 288-290.

Pellegrin J 1929 Siluridés, Cyprinodontidés, Acanthoptérygiens du Cameroun recueillis par M. Th. Monod. Description de cinq espèces et de deux variétés nouvelles. Bull. Soc. Zool. Fr., 54: 358-369.

Pellegrin J 1929 Siluridés et Cyprinodontidés nouveaux du Gabon recueillis par M. A. Baudon. Bull. Soc. Zool. Fr., 54: 640-643.

Pellegrin J 1929 Les poissons des bassins côtiers du Cameroun. C.r. Ass. fr. Avanc. Sci., Congrès du Havre, 53: 450-453.

Pellegrin J 1929 Les poissons des eaux douces du Cameroun. C. r. Séanc. Acad. Sci. colon., Paris, 12: 369-375.

- Pellegrin J 1930 Poissons de l'Ogooué, du Kouilou, de l'Alima et de la Sangha recueillis par M. A. Baudon. Description de cinq espèces et de cinq variétés nouvelles. Bull. Soc. Zool. Fr., 55: 196-210.
- Pellegrin J 1930 Poissons du Kouilou recueillis par M. A. Baudon. Description d'une espèce et d'une variété nouvelles. Bull. Soc. Zool. Fr., 55: 334-336.
- Pellegrin J 1931 Poissons du Kouilou et de la Nyanga recueillis par M. A. Baudon. Description de deux espèces et d'une variété nouvelle. Bull. Soc. Zool. Fr., 56: 205-211.
- Pellegrin J 1931 Poissons de la Louessé (Kouilou) recueillis par M. A. Baudon. Description d'une variété nouvelle. Bull. Soc. Zool. Fr., 56: 219-221.
- Pellegrin J 1939 Poissons du Cameroun rapportés par M. H. Jacques-Felix. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, (2) 11 (6): 534-535.
- Poll M 1971 Revision des *Synodontis* africains (famille Mochokidae). Annls Mus. r. Afr. cent., 191: 493 p.
- Poll M Lambert J 1959 Description de trois Cyprinidae nouveaux du genre *Barbus* de l'Afrique équatoriale française. Rev. Zool. Bot. afr., 60 (1-2): 106-109.
- Poll M Lambert J 1964 *Congocharax gossei* sp. n. du Gabon (Ogooué) (Pisces, Citharinidae). Rev. Zool. Bot. afr., 70 (3-4): 336-340.
- Reid G M 1985 A revision of african species of *Labeo*. Ed. Braunschweig. Verlag J. Cramer: 322 p.
- Rish L 1985 Redécouverte de l'espèce *Gephyroglanis ogoensis* Pellegrin 1900 (Pisces, Bagridae) dans l'Ogooué (Gabon). Rev. Zool. afr., 99 (1): 97-104.
- Risch L 1986 Het genus *Chrysichthys* Bleeker, 1858 en aanverwante genera (Pisces, Siluriformes, Bagridae). Thesis Katholieke Universiteit Leuven 2 vol.
- Risch L Thys van den Audenaerde D F E 1985 Note sur la présence de *Chrysichthys longidorsalis* (Pisces, Bagridae) et de *Sanagia velifera* (Pisces, Cyprinidae) dans le Nyong (Cameroun). Rev. Zool. afr., 99 (1): 87-96.
- Roman B 1971 Peces de Rio Muni, Gcuatorial (Aguas dulces y salobres). Barcelona: 295 p.
- Sauvage H E 1884 Note sur les poissons de Franceville, haut Ogooué. Bull. Soc. Zool. Fr., 9: 193-198.
- Schultz L P 1941 A new genus and species of Cyprinid fish from the Cameroons, Africa. *Prolabeops n. g. cameroonensis n. sp.* Proceedings of the New England Zoological Society 18: 85-90.
- Taverne L Gery J 1968 Un nouveau genre de Mormyridae (Poissons, Osteoglossomorphes): *Boulengeromyrus knoepffleri* gen. et sp. n. Rev. Zool. Bot. afr., 78 (1-2): 98-106.
- Taverne L Gery J 1975 Un nouveau genre de Mormyridae du Gabon: *Ivindomyrus opdenboschi* gen. nov., sp. nov. (Pisces, Osteoglossomorphe). Rev. Zool. afr., 89 (3): 555-563.
- Taverne L Thys van den Audenaerde D F E Heymer A 1976 *Marcusenius paucisquamatus* et *Marcusenius conicephalus* deux espèces nouvelles du sud du Cameroun et du nord du Gabon (Pisces, Mormyridae). Rev. Zool. afr., 90(4): 872-882.

Taverne L Thys van den Audenaerde D F E Heymer A 1977 *Paramormyrops gabonensis* nov. gen. , nov. sp. du nord du Gabon (Pisces, Mormyridae). Rev. Zool. afr., 91 (3): 634-640.

Taverne L Thys van den Audenaerde D F E Heymer A Gery J 1977 *Brienomyrus longicaudatus* et *Brienomyrus curvifrons* deux espèces nouvelles du nord Gabon (Pisces, Mormyridae). Rev. Zool. afr., 91 (1): 200-208.

Teugels G G 1986 A systematic revision of the african species of the genus *Clarias* (Pisces, Clariidae). Ann. Mus. Roy. Afr. Cent., 247: 199 p.

* Teugels G Lévêque C Paugy D Traore K 1988 Etat des connaissances sur la faune ichtyologique des bassins côtiers de Côte d'Ivoire et de l'ouest du Ghana. Rev. Hydrobiol. Trop. 21: 221-237.

* Teugels G G Reid G Mc G King R P manuscrit The ichthyofauna of the Cross river basin (Cameroon-Nigeria): observations on taxonomy, biology and zoogeography.

Thys van Audenaerde D F E 1965 Description d'une nouvelle espèce de *Gephyroglanis* (Pisces, Bagridae) de la rivière Sanaga (Cameroun). Rev. Zool. Bot. afr., 71 (3-4): 264-273.

Thys van den Audenaerde D F E 1965 Description de *Parauchenoglanis boutchangai* sp. n. (Pisces, Bagridae) du bassin de la rivière Ngounié (Gabon). Rev. Zool. Bot. afr., 72 (3-4): 346-352.

Thys van Audenaerde D F E 1965 Description d'une nouvelle espèce de *Tilapia* de la rivière Nyong (Cameroun) (Pisces, Cichlidae). Rev. Zool. Bot. afr., 71 (3-4): 392-399.

Thys van den Audenaerde D F E 1971 Description of a new genus and species for a small Cyprinid fish from southern Cameroon. Rev. Zool. Bot. afr., 83 (1-2): 132-140.

Thys van den Audenaerde D F E 1972 Description of small new *Tilapia* (Pisces, Cichlidae) from west Cameroon. Rev. Zool. Bot. afr., 85 (1-2): 93-98.

Thys van den Audenaerde D F E 1972 Description de deux *Mastacembelus* nouveaux de la rivière Sanaga au Cameroun (Pisces, Mastacembeliformes). Rev. Zool. Bot. afr., 86 (3-4): 359-365.

Thys van den Audenaerde D F E 1974 Quelques observations sur *Prolabeops melanhypterus* du Cameroun (Pisces, Cyprinidae). Rev. Zool. afr., 88 (4): 778-783.

Thys van den Audenaerde D F E De Vos L 1982 Description of *Eutropius djeremi* spec. nov. from the Cameroons (Pisces, Schilbeidae). Rev. Zool. afr., 96 (1): 179-184.

Trewawas E 1974 The freshwater fishes of rivers Mungo and Meme and lakes Kotto, Mboandong and Soden, west Cameroon. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.), 26 (5): 331-419.

Trewawas E 1975 A new species of *Nanochromis* (Pisces, Cichlidae) from the Ogowe system, Gabon. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.), 28: 233-235.

Trewawas E 1983 Tilapiine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. Trustees, BMNH London.

ANNEXE 2: composition en espèces de poissons d'eau douce des 45 bassins versants étudiés.

La répartition des espèces est donnée dans les tableaux des pages suivantes. Une croix représente la présence d'une espèce dans un bassin, si l'espèce est endémique du bassin l'étoile est remplacée par un "E".

A l'exclusion de l'Omo, du Tchad et du Nil les bassins sont ordonnés selon la position de leur embouchure le long de la côte atlantique. Ils sont numérotés de la manière suivante:

1 Omo, 2 Nil, 3 Tchad, 4 Sénégal, 5 Gambie, 6 Tominé, 7 Konkouré, 8 Kolenté, 9 Jong, 10 Sewa, 11 Moa, 12 Mano, 13 Loffa, 14 St Paul, 15 St John, 16 Du, 17 Nipoué, 18 Cavally, 19 Dodo, 20 Nero, 21 San Pedro, 22 Sassandra, 23 Boubo, 24 Bandama, 25 Agnébi, 26 Mé, 27 Comoé, 28 Bia, 29 Volta, 30 Mono, 31 Ouémé, 32 Ogun, 33 Niger, 34 Cross, 35 Mungo, 36 Wouri, 37 Sanaga, 38 Nyong, 39 Lokundjé, 40 Lobé, 41 Kribi, 42 Ntem, 43 Rio Ekudo, 44 Ogooué, 45 Niari-Kouilou

ANNEXE 3: sources bibliographiques des débits des rivières étudiées dans le chapitre II

Anonyme Annales hydrologiques de Côte d'Ivoire. ORSTOM, Adiopodoumé.

Anonyme 1955 - Monographie hydrologique du bassin de la Bia (Côte d'Ivoire) EDF.

Anonyme 1973 Note sur le régime hydrologique des rivières San Pedro, Nero et Brime. Rap. ORSTOM, Adiopodoumé, 31p. multigr.

Anonyme 1978-Annuaire hydrologique de la république du Sénégal. ORSTOM, Dakar.

Anonyme 1980 - Annuaire hydrologique de la république unie du Cameroun. DGRST, centre de recherches hydrologiques, Yaoundé.

Anonyme 1984 - Annuaire hydrologique de la république populaire du Congo. ORSTOM, Brazzaville.

Bouchardeau A. & Baudin D. 1972 - Monographie du delta de l'Ouémé. Bureau central hydrologique ORSTOM, Paris.

Brunet-Moret Y., Chaperon P., Lamagnat J. P. & Molinier M. 1986 - Monographie hydrologique du fleuve Niger. Tome 1: Niger supérieur. ORSTOM, Paris.

Dubreuil P. 1960 - Etude du bassin versant de la rivière Agneby. Résultats de la campagne 1959. ORSTOM, service hydrologique, Paris.

Livingstone D A Rowland M Bailey P E 1982 On the size of african riverine fish faunas. Am. Zool., 22: 361-369.

Meybeck M 1981 Report on river inputs to the west and central african marine environment. United Nations Environment Programme.

Moniod F., Pouyaud B. & Sechet P. 1977 - Le bassin du fleuve Volta. ORSTOM, Paris.

Roche M. , Simon P. & Vallee J. 1959 - Monographie du Konkouré. EDF, Igeco, Paris.

ANNEXE 4: sources bibliographiques qui ont servi à établir le nombre d'espèces dans les 11 affluents étudiés dans le chapitre II.

Aux travaux cités ci-dessous il faut ajouter les données obtenues dans le présent travail sur le Niandan (Quatrième partie de ce mémoire).

Albaret J J Mérona B (de) Bigorne R Herbinet P 1978 Observations sur la faune ichtyologique de la Maraoué avant son traitement à l'abate. Rapport ORSTOM Bouaké 20: 118 p

Anonyme 1987 Laboratoire d'Hydrobiologie de Bamako, ORSTOM, rapport annuel 22a : 242 p.

Daget J 1954 Les poissons du Niger supérieur. Mém. IFAN 36: 391 p.

Daget J Iltis A 1965 Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres). Mém. IFAN 74: 385 p.

Lévêque C Mérona B (de) Paugy D 1977 Les peuplements ichtyologiques du N'zi avant son traitement au chlorphoxim. Rapport ORSTOM Bouaké 8: 1-143.

Mérona B (de) Abban E K Herbinet P Sape E R 1979 Peuplements ichthyologiques des biotopes d'eaux peu profondes des rivières du Nord du Ghana. Rapport ORSTOM Bouaké 31: 23 p.

Paugy D Bigorne R Albaret J J Herbinet P Maslin-Lény Y Lévêque C Mérona B (de) 1979 Observations sur la faune ichthyologique Sassandra (Côte d'Ivoire) avant son traitement à l'abate. Rapport ORSTOM Bouaké 30: 106 p.

Stauch A 1966 Le bassin camerounais de la Bénoué et sa pêche. Mém. ORSTOM 15.

Teugels G G Traore K 1987 L'ichtyofaune des radiers des principaux cours d'eau de la Côte d'Ivoire (Leraba, Bandama, N'zi, Maroué, Sassandra): contribution à l'étude de l'effet à long terme des larvicides antisimulidiens sur les peuplements ichthyologiques. Rapport de consultation pour l'OMS. 29 p.

ANNEXE 5: caractéristiques biologiques des espèces étudiées dans la troisième partie.

Abréviations (voir texte pour une description détaillée des caractéristiques biologiques):

Herb.: détritivore-herbivore

Omni.: omnivore

Pred1. : prédateur consommant essentiellement des invertébrés

Pred2.: prédateur à tendance ichtyophage

L1: longueur inférieure à 15 cm

L2: longueur comprise entre 15 et 55 cm

L3: longueur supérieure à 55 cm.

I : espèce primaire

II: espèce secondaire

Resp. : présence d'un organe de respiration accessoire

Nresp. : absence d'un organe de respiration accessoire

?: absence de renseignement

Famille des Protoptéridés.

Genre *Protopterus* : Pred1., L3, Resp., I

Famille des Polyptéridés.

Genre *Calamoichthys* : Pred1., L3, Resp., I

Genre *Polypterus* : Pred2., L3, Resp., I ; sauf *P. ansorgei* : Pred2.,L2

Famille des Denticipitidés

Genre *Denticeps* : ?

Famille des Osteoglossidés

Genre *Heterotis* : Omni., L3, Resp., I

Famille des Pantodontidés

Genre *Pantodon* : Pred1., L1, Resp., I

Famille des Notoptéridés

Genres *Xenomystus* et *Papyrocranus* : Pred1., L2, Resp., I

Famille des Mormyridés

Genres *Brienomyrus*, *Pollimyrus* et *Petrocephalus* : Pred1., L1, Nresp., I; sauf *Petrocephalus bane* : L2

Genres *Campylomormyrus*, *Gnathonemus*, *Hippopotamyrus*, *Hyperopisus*, *Marcusenius*, *Mormyrus* : Pred1., L2, Nresp., I; sauf *Mormyrus caschive* et *M. rume* : L3

Genre *Mormyrops* : Pred2., L3, Nresp., I
Genre *Isichthys* : ?

Famille des Gymnarchidés

Genre *Gymnarchus* : Pred2., L3, Resp., I

Famille des Cromeridés

Genre *Cromeria* : ?

Famille des Phractolaemidés

Genre *Phractolaemus* : ?

Famille des Hepsetidés

Genre *Hepsetus* : Pred2., L3, Nresp., I

Famille des Characidés

Genres *Alestes* et *Brycinus* : Omni., L2, Nresp., I; sauf *Brycinus brevis*, *B. carolinae*, *B. derhami*, *B. leuciscus*, *B. longipinnis*, *B. luteus* : L1

Genres *Arnoldichthys*, *Allestopetersius*, *Hemigrammopetersius*, *Micralestes*, *Rhabdalestes*, *Phenacogrammus* : Pred1., L1, Nresp., I

Genre *Hydrocynus* : Pred2., L3, Nresp., I

Genre *Lepidarchus* : ?

Famille des Distichodontidés

Genre *Distichodus* : Herb., L3, Nresp., I; sauf *D. engycephalus* : L2

Genre *Ichthyborus* et *Phago* : Pred2., L1, Nresp., I

Genres *Nannocharax* et *Neolebias* : Pred1., L1, Nresp., I

Genre *Paradistichodus* : Herb., L1, Nresp., I

Famille des Citharinidés

Genres *Citharinidium*, *Citharinops* et *Citharinus* : Herb., L3, Nresp., I; sauf *Citharinus eburneensis* : L2

Famille des Cyprinidés

Genre *Barbus* : Omni., L1, Nresp., I; sauf *B. bynni*, *B. trispilopleura*, *B. trispilos*, *B. waldroni*, *B. yeiensis*, *B. zalbiensis*, *B. parawaldroni* : L3 et *B. petitjeani*, *B. intermedius* : L2

Genre *Chelaethiops* et *Leptocypris* : Pred1., L1, Nresp., I

Genre *Garra* : Herb., L1, Nresp., I

Genre *Labeo* et *Varicorhinus* : Herb., L2, Nresp., I; sauf *Labeo coubie* : L3

Genre *Raiamas* : Pred1., L2, Nresp., I; sauf *R. nigeriensis* : L1

Genres *Nemachilus* et *Neobola* : ?

Famille des Bagridés

Genres *Chrysichthys*, *Auchenoglanis* et *Parauchenoglanis* : Pred1., L2, Nresp., I; sauf *Chrysichthys nigrodigitatus* : L3 et *Auchenoglanis fasciatus* : L1

Genres *Notoglanidium* et *Leptoglanis* : ?

Genres *Bagrus* et *Clarotes* : Pred2., L3, Nresp., I; sauf *Bagrus filamentosus* et *B. degeni* : L2

Famille des Schilbeidés

Genre *Eutropiellus* : Pred1., L1, Nresp., I

Genre *Irvineia* : ?

Genres *Parailia* et *Siluranodon* : Omni., L1, Nresp., I

Genre *Schilbe* : Omni., L2, Nresp., I

