

LE PEUPEMENT DE CYPRINODONTES DU BASSIN DE L'IVINDO, GABON

André BROSSET

*Laboratoire ECOTROP, C.N.R.S., Paris **

La connaissance de la structure et de la dynamique des peuplements de vertébrés forestiers tropicaux présente, sur le plan fondamental, une grande importance. La raison en est que les forêts tropicales semblent avoir été le foyer majeur d'évolution des formes vivantes et des mécanismes écologiques. Il y persiste quelques-unes des rares zones terrestres où ces formes et ces mécanismes ont été peu ou pas modifiés par l'Homme. La valeur du monde tropical comme modèle est attestée par des recherches dont les conclusions sont parmi les plus stimulantes pour l'écologie générale (Dobzhansky, 1960 ; Elton, 1973 ; MacArthur, 1969, pour n'en citer que quelques-unes).

Cependant, l'étude des peuplements de vertébrés tropicaux de la forêt équatoriale primaire, présente des difficultés particulières. Certaines tiennent aux conditions de séjour et d'observation. D'autres sont relatives à la structure même des communautés. Leur extrême richesse, tant en formes vivantes qu'en mécanismes intégrateurs, fait qu'il est souvent malaisé au départ d'isoler, de cerner correctement, le phénomène qu'on veut étudier. En ne choisissant qu'un ordre de faits, la compétition entre espèces par exemple, on risque de passer à côté de mécanismes plus déterminants dans la structuration du peuplement. L'écologiste imbu de concepts théoriques et ne disposant que de peu de temps sur le terrain, choisira inconsciemment dans la variété des faits et des mécanismes ceux qui confortent ses vues à priori, en ignorant ou sous-estimant ceux qui pourraient les contredire.

Cet écueil peut être évité par des études de longue durée, où le maximum de paramètres sont pris en compte. Ces études demandent non seulement un investissement important en effort et en temps, mais leur succès ou leur échec peut aussi dépendre du

* Adresse actuelle : Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit-Château, F 91800 Brunoy.

matériel choisi. Certains groupes zoologiques se prêtent mieux que d'autres à l'étude des peuplements. Les recherches sur les communautés de vertébrés forestiers ont jusqu'ici porté surtout sur les primates et les oiseaux, dont l'étude est ardue. Le présent travail concerne un matériel zoologique d'approche plus facile, les poissons Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo.

On objectera que les poissons ne sont pas des animaux forestiers. En fait, l'eau n'est pour ces Cyprinodontes qu'un support dont les caractères physico-chimiques sont déterminés par la forêt : ils dépendent *entièrement* sur le plan trophique, comme nous le verrons, de productions forestières. Ils apparaissent avec la forêt primaire et disparaissent avec elle. A ce titre, ils constituent bien un des peuplements animaux de l'écosystème forestier.

MATERIEL ET METHODES

Les Cyprinodontes sont très connus comme poissons d'ornement et sont, à ce titre, élevés par centaines de milliers, spécialement en Asie du Sud-Est, d'où ils sont dispersés auprès des aquariophiles du monde entier. Des espèces américaines comme les Guppys (*Poecilia*) et les Xiphos (*Xiphophorus*), ont même été adoptés comme matériel de recherche et font actuellement l'objet d'un nombre croissant d'études de laboratoire.

Les Cyprinodontes de l'Ouest africain (genres *Aphyosemion* et *Epiplatys*) connaissent un même succès auprès des aquariophiles et ont été utilisés par les éthologistes, en particulier pour l'étude des comportements agonistiques (Ewing et Evans, 1973 ; Down et Ewing, 1976). Comme ils ne se prêtent pas à l'élevage industriel, à cause de leur fécondité plus faible que celle des espèces américaines, la reproduction en captivité de ces poissons, souvent très colorés, a été le fait d'amateurs, groupés en clubs. Des « killi-clubs » existent ainsi dans la plupart des pays d'Europe de l'Ouest et d'Amérique du Nord. Les souches de ces poissons ont été généralement prélevées sur le terrain par des amateurs enthousiastes, dont chaque voyage en Afrique de l'Ouest était l'occasion de décrire une ou plusieurs espèces. Une classification acceptable émerge petit à petit de la confusion initiale (Scheel, 1968 ; Huber, 1978).

Malgré l'intérêt suscité par les Cyprinodontes de l'Ouest africain, leur écologie était restée presque inconnue. Les premières observations de terrain furent surtout celles de collecteurs itinérants dont l'ambition était de capturer le maximum d'espèces dans le minimum de temps. Leurs notes écologiques sont généralement sommaires, ou concernent des paramètres peu significatifs. Quant aux aquariophiles, ils mirent naturellement leur expérience et leur savoir au service des techniques d'élevage, sans tirer de leurs observations des conclusions d'ordre scientifique.

Le Laboratoire d'Ecologie tropicale de Makokou (Gabon) est situé dans la région d'Afrique probablement la plus riche en Cyprinodontes. Pas moins de 8 espèces cohabitent dans le bassin de l'Ivindo, où il se trouve, et d'autres apparaissent dès qu'on passe dans les bassins des autres affluents de l'Ogoué. J'ai effectué sur place des séjours réguliers, de juin 1963 à décembre 1979, et, à partir de juin 1976, j'ai pu entreprendre une étude à long terme du peuplement des Cyprinodontidés de l'Est du Gabon. Ce sont les résultats de cette recherche qui font l'objet de cet article.

CADRE BIOGÉOGRAPHIQUE DE CETTE ÉTUDE

Le Bassin de l'Ivindo est situé entre l'Equateur et le 2° degré de latitude Nord d'une part, et les 12° et 14° degrés de longitude Est d'autre part (fig. 1). Il couvre environ 50 000 km² de forêt en grande partie primaire. Inclus dans la péninsule précambrienne

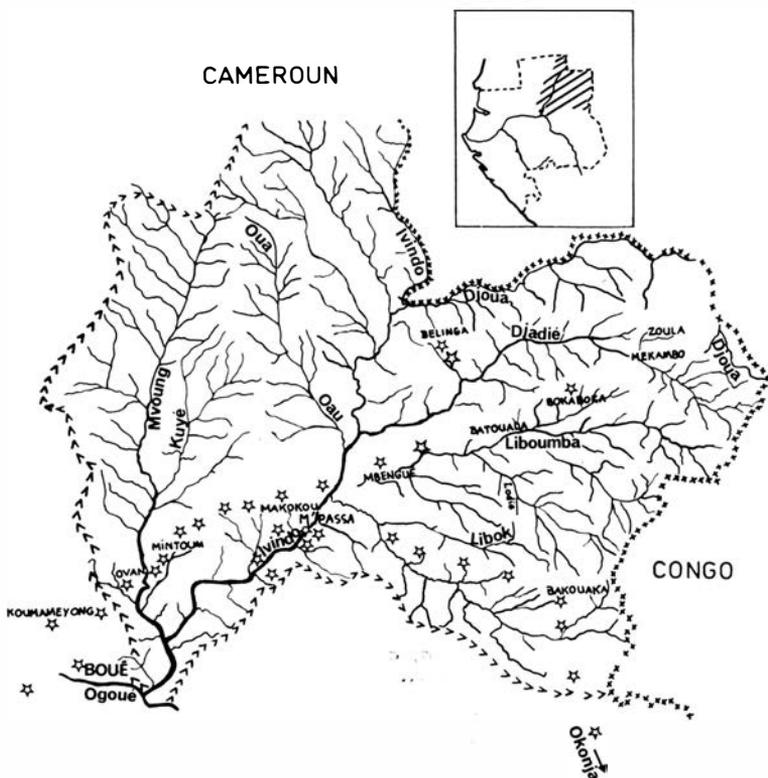


Figure 1. — Bassin de l'Ivindo (interprété d'après Huber, 1977). L'emplacement des stations étudiées est figuré par des étoiles.

Les régions de Koumameyong à l'ouest, de La Lopé au sud-ouest, et d'Okonja au sud-est, ont également été prospectées.

gabonaise, son altitude varie peu. Elle se situe entre 350 et 500 m dans la plus grande partie du bassin.

L'action de l'Homme, perceptible par les défrichements et la chasse, ne s'exerce guère qu'autour de villages échelonnés le long des pistes et des cours d'eau navigables. Dans la plus grande partie de cette vaste région, il n'y a personne et la nature reste en son état primitif.

Le milieu aquatique est représenté par deux types principaux de milieux : le fleuve Ivindo et ses principaux affluents, Mvoung, Mounianghi, Liboumba, Djaddié, Nounah, Djouah, Karagoua, etc., qui ont de 20 à 300 m de large, et un débit important à la saison des pluies, et des ruisseaux appelés « marigots » (1) dans toute l'Afrique francophone (Géry, 1965).

Ces marigots constituent le biotope exclusif des Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo. Système de drainage de base, ils sont très nombreux en forêt (fig. 2). Les mêmes caractéristiques, abiotiques ou biotiques, se retrouvent quasi uniformément d'un système à un autre, et confèrent aux marigots une personnalité écologique marquée.

Cette uniformité est particulièrement évidente à l'intérieur de chacun des bassins des grands affluents de l'Ogoué ; l'ichtyofaune y présente des différences importantes quand on passe d'un bassin à l'autre (Géry, 1965), et ces différences sont particulièrement sensibles en ce qui concerne les Cyprinodontes. Les crêtes entre bassins versants constituent pour ces poissons des frontières apparemment difficiles à franchir ou à contourner. Ainsi, le Bassin de l'Ogoué lui-même a des espèces distinctes et moins nombreuses (4 contre 8) que celles de l'Ivindo, qui se jette pourtant dans l'Ogoué. Strictement liés aux marigots qui constituent des systèmes fermés, les Cyprinodontes ont probablement évolué sur place, sans utiliser les grands cours d'eau pour coloniser d'autres bassins. Ce caractère « insulaire » de leur répartition confère à ces poissons un intérêt supplémentaire pour qui s'intéresse à l'évolution de la niche écologique chez les espèces voisines sympatriques.

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Bien que n'étant pas le but du présent travail, la classification des Cyprinodontes locaux appelle des commentaires préalables en raison même de ses difficultés, et pour que les formes dont il est traité dans les pages qui suivent soient clairement définies

Les importantes séries de spécimens obtenues par Radda, Huber et moi-même, tant sur le terrain qu'en captivité, permettent

(1) Originellement le *marigot* désignait une mare, le bras mort d'un fleuve, ou toute autre pièce d'eau stagnante (cf. le *Petit Robert*, p. 1046). Ce mot s'applique maintenant à tout ruisseau de faible débit, souvent intermittent [N.D.L.R.].

d'individualiser clairement ces formes. Reste à savoir dans plusieurs cas à quelles espèces déjà décrites les rattacher. La définition même de l'espèce, dans ce groupe apparemment en pleine explosion évolutive, peut présenter de grandes difficultés. Certains *Aphyosemion* et *Diapteron* comptent des morphes distinctes, dont il est difficile de dire, dans l'état actuel des connaissances, si on a affaire à des sous-espèces géographiques, à de simples variants à l'intérieur de populations caractérisées par un haut polymorphisme, ou bien à des espèces vraies au sens zoologique habituel du terme. La présente classification correspond, avec quelques modifications, à celle proposée par Huber (1978), qui paraît rendre le mieux compte de la réalité.

Les formes décrites du Bassin de l'Ivindo sont au nombre de dix. Nous en avons retenu huit, réparties en quatre genres et dont le statut est discuté ci-après.

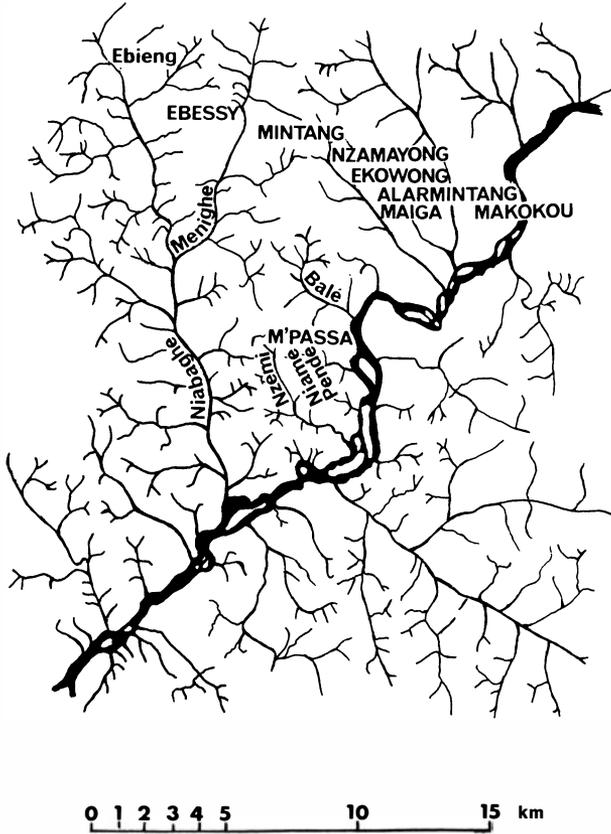


Figure 2. — Carte des cours d'eau de M'Passa, montrant la densité du réseau hydrographique (à noter que les petits affluents, biotope des Cyprinodontes, sont encore plus nombreux, mais n'apparaissent pas sur une carte à cette échelle).

— Genre *Epiplatys*. Représenté par une seule espèce, très abondante dans le Bassin de l'Ivindo, et qui déborde au Sud sur le Bassin de l'Ogoué au moins jusqu'à Okonja (*obs. pers.*). Cette forme a été nommée par Lambert et Géry (1969) *ansorgei* (Boulenger, 1911).

En fait, *ansorgei* est une espèce différente, liée géographiquement non au plateau intérieur du Gabon, mais à la région littorale (Huber, 1978 et *obs. pers.*). Nous suivons ici la nomenclature de Huber qui, en attendant une étude plus complète des *Epiplatys* du Sud du Cameroun et de l'Est du Gabon, a nommé cette forme *Epiplatys* aff. *sangmelinensis* (Ahl, 1928).

— Genre *Aphyosemion*. Les espèces du Bassin de l'Ivindo, toutes communes, sont *A. camerunense* Boulenger, 1903, *A. punctatum* Radda et Pürzli, 1977 et *A. hertzegi* Radda, 1975. La forme locale de *A. hertzegi* a été décrite comme espèce distincte sous le nom de *A. bochtleri* (Radda, 1975).

En fait, on trouve dans l'aire de répartition attribuée à *A. bochtleri* des phénotypes quasi identiques à celui de *hertzegi*, ainsi que des intermédiaires. Tous ces poissons sont interféconds entre eux, et avec ceux provenant de l'aire attribuée à *hertzegi*. Il en est de même des produits de leurs croisements sur plusieurs générations successives comme l'ont prouvé les élevages de Brunoy. *A. hertzegi* et *bochtleri* ne sont donc que des morphes d'une seule et même espèce, la priorité en nomenclature revenant à *hertzegi*.

— Sous-genre *Raddaella*, Huber, 1977. Il réunit trois espèces décrites (*A. batesi*, Boulenger, 1911 ; *A. splendidum*, Pellegrin, 1930, et *A. kunzi*, Radda, 1975). Celles-ci constituent probablement une seule espèce biologique. L'originalité de l'écologie et des comportements confère aux *Raddaella* une place à part par rapport aux *Aphyosemion*, et nous acceptons la validité du sous-genre *Raddaella*. Conformément au principe de l'antériorité, l'espèce du Bassin de l'Ivindo est nommée ici *Raddaella batesi* (Boulenger, 1911).

— Genre *Diapteron*, Seegers, 1980. Il s'agit d'un petit groupe aberrant découvert par Géry (1968) et localisé dans l'est du Gabon et régions limitrophes. Les *Diapteron* diffèrent fortement des autres *Aphyosemion* par leur morphologie générale, leur *pattern* de coloration (les mâles sont pointillés non de rouge mais de bleu brillant), leur écologie et leur comportement (voir ci-après). La création du genre *Diapteron* paraît donc justifiée.

Reste à comprendre ce que sont exactement les espèces de *Diapteron* (1). Cinq ont été décrites, dont quatre pour le seul Bassin

(1) On pouvait espérer que l'étude des caryotypes éclairerait la systématique des *Diapteron*. Il n'en est malheureusement rien, pour l'instant du moins. Schell, autorité en matière de génétique des Cyprinodontes, a étudié les caryotypes de *D. cyanostictum* et *D. georgiae*. Ses conclusions (*in litt.*) sont les suivantes :

de l'Ivindo : *D. georgiae* et *D. cyanostictum* (Lambert et Géry, 1968), *D. fulgens* (Radda, 1975) et *D. abacinum* (Huber, 1976). Ces formes constituent peut-être qu'une seule espèce biologique. En effet, même les plus différenciées, *D. georgiae* et *D. cyanostictum*, s'hybrident en laboratoire et les produits de cette hybridation, féconds sur au moins quatre générations successives, sont tous de type *georgiae* en F 1, avant de retourner en F 2 au type *georgiae* pour 3/4 et au type *cyanostictum* pour 1/4, sans individus intermédiaires (données des élevages de Brunoy). Cependant, les deux morphes présentent des différences dans leurs stratégies de reproduction et l'une domine l'autre territorialement. Les expériences en cours montrent donc l'existence de « barrières » comportementales, en l'absence de barrières écologiques (les deux morphes, exactement semblables par la taille et la forme, mangent les mêmes proies, et vivent côte à côte dans les mêmes trous).

Considérée comme sous-espèce de *georgiae* par Radda (1975), *D. fulgens* fut élevé au rang d'espèce par Huber (1976). Il fut récolté deux fois en 1972 et 1974 dans plusieurs stations. Nous n'avons pu retrouver *fulgens* dans cette zone où plusieurs milliers de Cyprinodontes ont été pêchés de 1976 à 1980. Cependant, les poissons exportés en Europe par les aquariophiles allemands ont donné une souche stable dont les descendants ont gardé le phénotype *fulgens*, caractérisé par deux bandes caudales rouges, au lieu d'une seule chez *georgiae*. Nos élevages comptent quelques *fulgens* de cette origine. Nous pensons — sans pouvoir en fournir la preuve — que *fulgens* est une morphé de *D. georgiae*, représentant un mutant éliminé, ou devenu très rare, entre 1974 et 1976, dans la zone où il fut découvert en 1972. Il faut noter que dans nos élevages, *fulgens* s'hybride facilement avec *D. georgiae* et *D. cyanostictum*. Son caryotype paraît identique à celui de *georgiae* (Scheel, *in litt.*).

Quant à *abacinum* (Huber, 1977) récolté par son descripteur près de Mékambo, il ressemble aux juvéniles de *cyanostictum*, dont il n'est peut-être qu'une sous-espèce géographique.

La dernière forme décrite comme espèce, *D. seegersi*, semble n'être qu'une morphé peu différenciée de *D. georgiae*.

Nous ne retiendrons ici comme distinctes, et encore pour des raisons tenant à l'orientation éco-éthologique de cette étude, que les deux espèces *D. georgiae* et *D. cyanostictum*. Incidemment, nous attirons l'attention sur l'intérêt des formes de *Diapteron*. Ces formes, à l'écologie identique, interfécondes, mais présentant des caractères génétiques, physiologiques et comportementaux distincts,

« Il n'y a pas de doute que nous sommes en présence de deux espèces biologiques aux caryotypes assez différents, qui développent toutes deux le phénotype *cyanostictum*, et il y a de fortes indications que la même chose existe chez *georgiae*. » Et de conclure : « Nous sommes confrontés à un extraordinaire problème zoologique. »

paraissent constituer un matériel remarquable pour l'étude des mécanismes de la spéciation.

— Genre *Hylopanchax*, Poll et Lambert, 1965. Ce genre est représenté par une espèce mal définie, très commune dans le Bassin de l'Ivindo, et dont la morphologie et l'écologie sont différentes de celles des autres Cyprinodontes de ce bassin. Lambert et Géry (1969) l'ont appelée *Hylopanchax sylvestris* Poll et Lambert, 1965, tandis que Huber le désigne sous le nom de *Procatopus sp.* Pour des raisons de commodité, et sans préjuger du statut spécifique exact de ce poisson, nous le nommerons *Hylopanchax sylvestris*.

MÉTHODE DE RECHERCHE

Prospections et captures. De 1972 à 1976, les axes Makokou-Ovan et Makokou-Mékambo avaient été, brièvement mais efficacement, prospectés par Radda, Purzl, Hertzog, Bochtler et Huber. Leurs résultats s'ajoutaient aux premières données de Géry (1965, 1967, 1969).

Entre juin 1976 et décembre 1979, des prospections systématiques et répétées (fig. 2) ont été faites par moi-même autour de M'Passa (rive droite-rive gauche) sur les bordures de pistes M'Passa-Makokou, Makokou-Koumameyoung, Makokou-Okonja et Makokou-Belinga. Ces prospections consistèrent à pêcher systématiquement tous les marigots traversant la piste et s'enfonçant dans la forêt sur une distance approximative de cent mètres en aval et en amont. Les prospections opérées à M'Passa et Bélinga se situèrent à l'intérieur du massif forestier lui-même. Ces prospections eurent l'intérêt de permettre de rechercher les modalités générales de distribution des espèces, en fonction des paramètres physiologiques et physico-chimiques du milieu, et également de choisir un nombre limité de stations qui furent par la suite l'objet de contrôles mensuels. Les prospections ont été ensuite étendues aux zones défrichées autour de Makokou, et ont permis d'y constater la disparition totale des Cyprinodontes. Ont également été prospectées des régions périphériques, mais hors du Bassin de l'Ivindo, telles que la Lopé à l'Ouest et la région de Franceville et d'Okonja au Sud.

Les poissons furent le plus souvent capturés à l'épuisette, méthode aussi simple qu'efficace. Le détournement et l'assèchement des très petits cours d'eau fut aussi utilisé avec succès. Quand il s'avéra nécessaire de capturer intégralement et simultanément les poissons d'une zone limitée — pour déterminer la composition et la structure des groupes sociaux par exemple — l'utilisation d'un anesthésique à base d'étomidate a donné de bons résultats. La projection discrète de cet anesthésique dans une mare ou un diverticule de marigot immobilise sur place, et avant qu'ils se dissimulent dans la vase ou sous les feuilles, tous les poissons présents.

Une partie des poissons capturés furent fixée « *in situ* » en eau formolée pour l'étude ultérieure des gonades et contenus stc-macaux. D'autres furent conservés vivants en vue de constituer des souches captives. Certains poissons furent libérés, marqués ou non. D'autres enfin, destinés à l'étude de la structure des groupes sociaux, furent fixés dans du Bouin en vue du contrôle histologique de l'état des gonades. De 1977 à 1980, un technicien de laboratoire collecta mensuellement dans cinq stations, aux mêmes heures et quantités, des échantillons permettant de préciser l'existence de cycles saisonniers de la reproduction, du développement des individus, des régimes alimentaires, etc.

Le nombre de spécimens collectés et fixés *in situ* a été de 3 132. Chacun d'entre eux a été mesuré, « sexé », le nombre des œufs en formation des femelles comptés, les contenus stomacaux placés dans de l'acide lactique pour dissolution des enveloppes et identification des composants.

Les stations où furent effectués prélèvements mensuels et recherches écologiques suivies ont été délimitées uniformément et arbitrairement de la façon suivante : 100 m du cours principal d'un marigot, avec les diverticules et mares adjacentes, ainsi que les cours des petits affluents se jetant dans le cours principal sur cette longueur de 100 m. La localisation de ces stations est indiquée sur la carte ci-jointe (fig. 1).

De décembre 1977 à décembre 1979, les recherches de terrain furent centrées sur 9 stations différentes de celles où les collectes avaient été faites, et choisies en raison de leur intérêt ou de leur commodité. Dans les populations de Cyprinodontes, le nombre, le sexe et la taille des individus furent notés espèce par espèce. Ces renseignements furent reportés sur des cartes, et l'évolution de ces micropopulations fut suivie pendant deux ans. La détermination de la composition des populations fut grandement facilitée par l'observation nocturne. En effet, aveuglés par une lampe puissante, les Cyprinodontes qui dorment en surface restent complètement immobiles et peuvent être approchés à quelques décimètres, ce qui rend possible non seulement le dénombrement précis des individus, mais encore la détermination sûre de l'espèce, du sexe et de la taille, sans avoir à manipuler les poissons. Dans deux stations, certains mâles purent être marqués individuellement dans les groupes sociaux, par découpage de nageoires selon un code convenu, et purent ainsi être suivis pendant quelques semaines. Cette méthode de marquage n'eut malheureusement que des résultats limités, en raison de difficultés pratiques.

DÉTERMINATION DES CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DES SITES

L'analyse des caractéristiques écologiques, biotiques et abiotiques, de l'habitat des Cyprinodontes nous a conduit à relever, dans chaque station étudiée :

- la température de l'eau et ses variations saisonnières ;
- le pH, la teneur en nitrate, la dureté relative et absolue de l'eau ;
- la profondeur et la largeur des courants ;
- la vitesse des courants, là où se tiennent des Cyprinodontes ;
- les variations saisonnières du niveau de l'eau ;
- le caractère « ouvert » ou « fermé » des zones peuplées ;
- la nature des fonds (sable, vase, présence ou absence de végétation) ;
- la structure du couvert végétal (hauteur, densité) surplombant le cours d'eau.

TECHNIQUES D'ÉTUDE EN LABORATOIRE

J'ai essayé, mais sans succès, d'observer la reproduction des Cyprinodontes dans leur milieu naturel. Celui-ci est trop encombré d'obstacles pour qu'on puisse y voir les parades des poissons. L'examen systématique et répété des chevelus de racines immergées, et de masses de feuilles décomposées prélevées dans l'eau, n'a permis la découverte d'aucun œuf. Le dépôt dans les stations d'étude de masses de tourbe fibreuse, technique utilisée par les aquariophiles pour y faire pondre les Cyprinodontes, n'a pas donné de résultats. Les alevins eux-mêmes sont difficiles à apercevoir et à capturer dans le milieu naturel. L'étude de la reproduction a donc été faite pour l'essentiel en aquarium.

Je ne m'étendrai pas sur ces élevages qui ont produit plusieurs milliers d'individus, soit plusieurs centaines pour chacune des espèces du Bassin de l'Ivindo (seul *Hylopanchax* s'est montré réfractaire à toutes tentatives de reproduction en captivité). Les souches d'origine se composaient d'individus subadultes, en provenance des principales stations étudiées. Après acclimatation dans les aquariums du laboratoire de M'Passa, ces poissons furent transportés au Laboratoire d'Ecologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Brunoy (France), pratiquement sans perte. Ils furent placés pour partie en aquarium de 10 l par trios (ou paires) ou en groupes polyspécifiques dans des aquariums de 60 litres. Les techniques d'élevage tirèrent bénéfice à la fois des données de terrain relatives aux paramètres physico-chimiques de l'eau (température, courant, pH) et biologique (nourriture, etc.), ainsi que de l'expérience acquise par les aquariophiles sur l'entretien et la reproduction des Cyprinodontes. Les observations en captivité ont porté principalement sur :

- *les œufs* : diamètre et poids sec, nombre émis par unité de temps, périodicité de l'émission, durée d'incubation, existence de diapauses pré- et post-incubatoires, déterminisme de ces diapauses, rôle des chocs thermiques dans le déclenchement de l'éclosion ;
- *les jeunes* : développement, cannibalisme, déterminisme du sexe par l'environnement (physique ou social) ;

— *les adultes* : comportements territoriaux et agressivité intra- et extra-spécifique liée à la reproduction, existence probable de phéromones inhibitrices de la reproduction au niveau générique ;

— *hybridation* de formes dont le statut spécifique est douteux et observation de la morphologie et du comportement en F 1 - F 2 et générations suivantes.

Ces recherches de laboratoire qui visent à contrôler ou éclairer l'observation *in natura*, n'ont pas toutes abouti à des conclusions sûres. Elles se poursuivent actuellement. Il ne sera fait état ici que des résultats intéressant l'étude du peuplement.

Il est à noter que les Cyprinodontes adaptés à vivre dans de petites mares peuvent commencer à se reproduire en aquarium aussitôt après leur capture, cette dernière ne perturbant que peu (ou pas) les poissons. Les données d'observation *in natura* et en captivité concordent, et on peut considérer que les observations en aquarium reflètent exactement ce qui se passe dans le milieu naturel.

PLACE DES CYPRINODONTES DANS L'ECOSYSTEME

Les Cyprinodontes sont écologiquement isolés des autres groupes de poissons propres aux marigots forestiers. Cet isolement se situe à trois niveaux : trophique, temporel et spatial.

ISOLEMENT TROPHIQUE

Les genres *Epiplatys*, *Aphyosemion*, *Raddaella* et *Hylopanchax* sont spécialisés dans l'exploitation diurne des arthropodes arboricoles qui tombent dans l'eau (voir ci-après : régime alimentaire). Ce sont les seuls poissons qui prennent des proies en surface dans les zones très peu profondes qu'ils peuplent (observations personnelles sur l'ensemble de l'ichtyofaune sympatrique en nature et en aquarium). Ils n'ont donc aucun concurrent dans la niche qu'ils exploitent (reste évidemment à comprendre comment plusieurs Cyprinodontes à régime identique peuvent cohabiter dans le même milieu !).

ISOLEMENT TEMPOREL

Le genre *Diapteron* a un régime alimentaire différent de celui des autres Cyprinodontes. Il consomme des proies aquatiques qu'on retrouve dans les estomacs d'espèces sympatriques appartenant à d'autres familles, en particulier Silures et Mormyres. Mais ces derniers paraissent tous nocturnes ou n'habitent que des eaux plus profondes (Heymer et Hopkins, *comm. pers.* et *obs. pers.*), alors que les *Diapteron* sont diurnes, avec toutefois une

activité alimentaire plus intense au lever et au coucher du soleil, qui est peut-être en relation avec l'activité de leurs proies : larves aquatiques et petits crustacés. C'est ce que montre l'examen des contenus stomacaux. Les estomacs sont plus ou moins pleins le matin et le soir, vides l'après-midi. L'observation des rythmes d'activité en aquarium confirme cette donnée. L'activité alimentaire ne se situant pas à la même période que celle des espèces sympatriques à régime analogue, il n'y a donc que peu ou pas de compétition.

ISOLEMENT SPATIAL

Les Cyprinodontes sont les seuls poissons à fréquenter les eaux très peu profondes. Ils peuvent se rencontrer en nombre, toutes espèces réunies, dans des marigots ne dépassant pas 2-3 cm de profondeur. Au-delà de 25 centimètres, on ne rencontre plus guère que les espèces de courant, *Hylopanchax* et *Epiplatys*, qui disparaissent elles-mêmes au-delà de 50 cm. En eau profonde ces chasseurs de surface n'ont plus rien à manger. Ils y rencontrent en revanche non seulement des compétiteurs, mais aussi des prédateurs potentiels : Cichlidés et jeunes *Hepsetus*.

STRUCTURE DU PEUPEMENT

Je vais maintenant décrire la structure du peuplement de Cyprinodontes, en insistant sur son unité et son ubiquité dans le « compartiment marigot » de l'écosystème forestier. J'essaierai ensuite de dégager les caractéristiques essentielles, biotiques et abiotiques, de la niche écologique globale de ce peuplement. Puis à l'intérieur de celle-ci les éléments qui concourent au partage des niches entre espèces seront recherchés.

Ces éléments ne sont pas seulement relatifs aux caractéristiques physico-chimiques de l'eau ou au régime alimentaire. Ils touchent aussi à la morphologie des espèces et à l'organisation génétique et comportementale de leurs populations.

A) L'UNITÉ DU PEUPEMENT, ET SON UBIQUITÉ DANS L'ÉCOSYSTÈME

Les premiers ichtyologues explorant le Bassin de l'Ivindo avaient été frappés par la cohabitation dans de mêmes biotopes de plusieurs espèces de Cyprinodontes. D'après Radda (1975) et Huber (1978) le record du nombre d'espèces sympatriques en Afrique aurait été obtenu à Ezenkelé, non loin de Makokou, où 5 espèces ont été capturées par ces auteurs dans le même marigot.

En fait, les collectes et observations régulières poursuivies pendant quatre ans dans 9 stations différentes ont apporté la preuve que, au moins sur la rive droite de l'Ivindo — la rive gauche restant insuffisamment prospectée — le peuplement

complet de Cyprinodontes, soit 8 espèces, se retrouve dans *tous* les marigots du Bassin.

Le caractère répétitif de ce peuplement, son ubiquité, sont la marque d'une organisation stabilisée, dans un milieu lui-même stable et répétitif.

B) L'ORGANISATION DU PEUPEMENT DANS SON BIOTOPE. PARAMÈTRES DU MILIEU

Le marigot forestier n'est pas un système clos, se résumant à l'eau qui y coule avec quelques espèces aquatiques y vivant en autarcie. C'est un système ouvert sur la forêt; c'est elle qui couvre l'essentiel des besoins alimentaires des habitants du marigot. C'est elle encore qui détermine la température, les qualités physico-chimiques et le régime des eaux.

1/ L'EAU, SES CARACTÈRES PHYSICO-CHIMIQUES

Remarquablement uniformes, les eaux des marigots sont essentiellement des eaux de lessivage pauvres en sels minéraux dissous. Ce sont des eaux brunes, transparentes hors des brèves périodes de crues. La teneur en nitrates est à peu près nulle. Ces eaux sont acides. Les valeurs du pH trouvées dans les stations étudiées vont de 5,1 à 6,2. Ces variations paraissent sans incidence sur la répartition des espèces, toutes présentes dans des milieux situés aux deux extrémités du gradient.

La température de l'eau oscille annuellement entre 20°5 et 23° C dans la zone peuplée par les Cyprinodontes. La valeur inférieure se situe en juillet, la supérieure en mai. La température de 22°, la plus habituelle, est celle du sol forestier, telle qu'elle est stabilisée à 10 cm au-dessous de sa surface. Cette stabilité est liée à celle du milieu forestier, qui « tamponne », au niveau du sol, les oscillations journalières de la température. En effet, dans les défrichements voisins, où les eaux de surface sont exposées au soleil, la température peut s'élever jusqu'à 35° C en milieu de journée. Cette température est létale pour les Cyprinodontes (données expérimentales en aquarium), et seuls des *Tilapia* peuvent la supporter.

Comme celles des ruisseaux d'Amazonie, les eaux des marigots forestiers du Gabon sont remarquables par leur quasi-absence de production primaire. Leur teneur en sels minéraux dissous est si basse qu'on pourrait les définir comme « des eaux distillées, légèrement polluées de matière organique » (Gibbs, 1970). Dans de telles eaux, la nourriture des animaux ne peut provenir que du milieu terrestre (Marlier, 1967). L'analogie entre la physiologie du milieu et l'écologie des ruisseaux des forêts congolaises et amazoniennes est un phénomène particulièrement frappant (Sioli, 1964 et Fittkau, 1967 pour l'Amazonie; Roberts, 1972 pour les bassins de l'Amazonie et du Congo, et *obs. pers.* au Gabon et au Pérou).

2/ LA VITESSE DU COURANT ET LES VARIATIONS DU NIVEAU DE L'EAU

La vitesse du courant a de l'importance dans la répartition des Cyprinodontes. Son incidence est surtout négative. Seul *Hylopanchax* fréquente les courants de vitesse supérieure à 5 cm/seconde. La vitesse maximale des courants où chacune des espèces a été observée est de 8 cm/s pour *Hylopanchax*, de 5 cm/s pour *Epiphatys*, 3 cm/s pour *Aphyosemion hertzogi* et 1 cm/s pour *A. cameronense*. Les quatre autres espèces ne vivent que dans des eaux non courantes. Toutes les vitesses mentionnées ont été mesurées en surface.

Dans un même marigot, et au même niveau, on trouvera *en général Hylopanchax* au centre, là où le courant est vif. Les *Epiphatys* nagent à contre-courant dans les parties latérales, où la vitesse de l'eau est réduite. Très près des berges ou dans les remous se tiennent les *A. cameronense*, et, s'il existe de faibles courants, avec une très faible profondeur d'eau (1-3 cm), on trouvera *A. hertzogi*. Les quatre autres espèces, auxquelles peut être associé *A. cameronense* occupent des sites où l'eau est parfaitement calme — diverticules, anses ou mares.

On aurait pu s'attendre à ce que les marigots forestiers, où vivent les Cyprinodontes, connaissent de fortes oscillations saisonnières de leur niveau, en fonction de l'alternance des saisons sèches et pluvieuses. Il n'en est rien. Comme le remarque Gibbs (1970) pour l'Amazonie, la forêt équatoriale amortit les oscillations, le sol forestier épongeant l'eau de pluie et la restituant lentement au réseau hydrographique. Il en résulte que le niveau des marigots, à l'échelle des saisons, reste quasi constant. Ce phénomène a joué certainement un rôle dans l'évolution des Cyprinodontes locaux, qui ne comptent aucun « annuel » strict, adapté à l'assèchement saisonnier de son biotope, comme on en trouve dans les régions découvertes (Huber, 1977 ; Simpson, 1979). Si le niveau de l'eau reste presque constant à l'échelle des saisons, les marigots peuvent néanmoins déborder largement pendant et après des pluies violentes, en octobre-novembre et en mars-avril. Pendant ces crues très brèves (quelques heures en général), les zones basses adjacentes au marigot se recouvrent d'eau ; les stations de Cyprinodontes peuvent aussi être balayées par des courants violents, les poissons quittant alors le lit du cours d'eau et les mares qu'ils occupent, pour se répandre sur le sol forestier inondé (*obs. pers.*). Le « balayage » des biotopes à Cyprinodontes par les crues, entraînant des dispersions brutales et parfois la disparition totale d'une espèce et son remplacement par une autre dans le même biotope, pourrait avoir joué un rôle majeur dans l'évolution du peuplement de ces poissons, tant sur le plan de sa composition que de sa dynamique. Ce point de vue sera développé dans la dernière partie de ce travail.

3/ LA TOPOGRAPHIE DU MARIGOT ET DE SES RIVES

Comme la forêt équatoriale, le marigot est une mosaïque de micro-milieus. A l'exception d'*Hylopanchax* lié aux courants, on trouve les Cyprinodontes dans des micro-milieus variés. En général cependant ils manifestent une préférence écologique, variable suivant le genre ou l'espèce, pour tel ou tel type de biotope.

Ainsi le caractère « ouvert » ou « fermé » du micro-milieu peut intervenir dans la répartition et l'abondance des espèces. Les *Hylopanchax*, les *Epiplatys*, les *A. hertzogi* sont généralement absents des milieux fermés, c'est-à-dire isolés du courant du marigot. *A. punctatum* et *A. cameronense*, *D. georgiae* et *D. cyanostictum* fréquentent également les milieux ouverts ou fermés, tandis que *R. batesi* peuple plus spécialement ces derniers, encore qu'on puisse le trouver dans les diverticules, ou anses débouchant directement sur le courant.

Il convient d'insister sur le fait que ces indications sur les préférences écologiques des espèces comportent tant d'exceptions qu'il ne peut leur être attribuée qu'une valeur limitée. Ainsi, on rencontre habituellement toutes les espèces réunies en bordure de courant et dans les petits diverticules, sans qu'on puisse y relier la présence d'une espèce particulière à tel micro-milieu particulier.

L'action des éléphants remanie périodiquement la physionomie des stations à Cyprinodontes. L'intérêt de cette remarque est plus qu'anecdotique. Les marigots forestiers sont des voies de pénétration naturelle pour les éléphants dans le massif forestier. Non seulement ils en suivent le lit qu'ils bouleversent, mais encore ils forment un peu partout des « souilles » en se roulant dans les zones vaseuses. Le passage des éléphants modifie la bordure des marigots, en y créant des successions d'anses et de mares, favorables aux *Aphyosemion*, *Raddaella* et *Diapteron*. A l'action des éléphants sont dues les plus remarquables stations étudiées, celle de Behoko pour *R. batesi* et celle de PK XI pour *A. punctatum*. Cette dernière, qui compte environ 4 000 *A. punctatum*, est une succession de bassins dans une zone vaseuse de 3 000 m² environ, où les très nombreuses empreintes de pas d'éléphants abritent chacun un harem d'*A. punctatum* avec ses jeunes. Le relevé de la figure 9 donne aussi une bonne image de l'action des éléphants sur une station de *R. batesi*. Il montre des séries de mares en ligne, formées par des souilles d'éléphants dans le lit vaseux d'une zone d'épandage du marigot Behoko. En bouleversant périodiquement les sites occupés par les poissons, les éléphants ont pu jouer un rôle majeur dans l'évolution des mécanismes déterminant la structure de leurs peuplements. Les « catastrophes » écologiques qui marquent le passage de ces grands mammifères, ainsi que les crues brutales, pourraient expliquer la coexistence d'espèces voisines sympatriques occupant la même place dans la chaîne tro-

phique. Ce point de vue sera développé dans les conclusions du présent travail.

4/ LE COUVERT VÉGÉTAL SURPLOMBANT LE COURS D'EAU

Il s'agit là d'un élément écologique capital pour toutes les espèces. En effet, celles-ci dépendent, pour leur alimentation, du feuillage surplombant le plan d'eau. Les feuilles tombées à la verticale dans ce milieu dépourvu de vent s'accumulent et pourrissent dans les mares, les anses, et à la base des nombreux barrages résultant de la chute des troncs et des grosses branches en travers du courant. Ces amas de feuilles pourrissantes sont le biotope électif des *Diapteron* qui y trouvent gîte et nourriture. Toutes les autres espèces exploitent quasi exclusivement les proies flottantes qui tombent des masses de feuillage dans l'eau. La répartition et la densité des individus dépendent étroitement de la structure, de la hauteur et de la composition de ces masses de feuillage qui surplombent le milieu aquatique. Les zones les plus peuplées en Cyprinodontes sont celles où la forêt est basse, comme c'est souvent le cas dans les zones marécageuses, avec une végétation dense et serrée de lianes et de petits arbres formant voûte au-dessus du courant (fig. 3). En revanche, les marigots intérieurs de la « forêt cathédrale » de Bélinga et de Bôoué, là où le feuillage commence à plusieurs dizaines de mètres au-dessus de l'eau, paraissent complètement dépourvus de Cyprinodontes. Dans les zones riches en Cyprinodontes, comme les marigots proches du laboratoire d'Ecologie Tropicale, il suffit d'une rupture, soit naturelle (chute d'un gros arbre), soit artificielle (coupe ou abattage) de la voûte forestière sur quelques mètres, pour que ces poissons disparaissent complètement de la zone exposée à la lumière directe du soleil. Là où pousse de la végétation aquatique, les Cyprinodontes sont également absents. L'existence d'une voûte forestière, pas trop distante de la surface de l'eau, est donc l'élément écologique déterminant la présence des Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo.

A noter que dans d'autres régions, des espèces différentes appartenant aux mêmes genres paraissent s'accommoder de conditions écologiques moins drastiques quant à l'environnement végétal (Huber, 1978 et observation personnelle dans la région de Libreville).

C) LE PARTAGE DES NICHES DANS L'ORGANISATION DU PEUPEMENT

Etudier un peuplement, c'est toujours, d'une façon ou d'une autre, rechercher ce qui rapproche ou, au contraire, sépare les genres et espèces qui le composent. Etablir comment se répartissent les niches écologiques entre organismes phylogénétiquement proches et habitant le même milieu, est un des aspects majeurs de beaucoup d'études relatives à l'organisation des peuplements. Cet



Figure 3. — Marigot du Bassin de l'Ivindo, habitat typique des Cyprinodontes. L'alimentation de ces poissons dépend des masses de feuillage surplombantes (noter l'eau transparente, très peu profonde, totalement dépourvue de végétation).
Cliché A.R. Devez, ECOTROP.

aspect est important, mais il n'est pas le seul possible. Par exemple, les thèses classiques ont peut-être donné à la compétition, moteur de la répartition des niches, un rôle trop exclusif dans la structuration des peuplements (Barbault, 1981).

Nous examinerons tout d'abord les facteurs possibles de compétition interspécifique. Nous rechercherons s'il existe un partage des ressources alimentaires entre espèces. Ensuite, nous analyserons les modalités d'une possible séparation spatiale entre les taxons composant le peuplement. Enfin, nous rechercherons d'éventuels facteurs de séparation temporelle, tels que rythmes d'activité opposés, permutation périodique des espèces dans de mêmes milieux, etc.

1°) EXISTE-T-IL UN PARTAGE DES RESSOURCES ALIMENTAIRES ?

Notre hypothèse de départ a été que la présence côte à côte de plusieurs espèces voisines de Cyprinodontes de taille analogue trouverait son explication dans l'exploitation par ces espèces de ressources alimentaires différentes. Cette hypothèse fut testée, mais les faits m'ont obligé à la rejeter (Tabl. V).

Nous avons disposé pour établir le régime alimentaire des Cyprinodontes du bassin de l'Ivindo, d'un matériel considérable, soit pour chaque espèce de plusieurs centaines de poissons prélevés aux différents mois de l'année. Les contenus stomacaux renfermaient des proies le plus souvent en bon état de conservation. Leur identification fut réalisée par B. Darchen, myrmécologue de grande compétence en ce qui concerne les fourmis du Gabon, et par Y. Coineau, dont la connaissance de la morphologie des invertébrés couvre tous les groupes.

Les résultats de ces analyses montrent que toutes les espèces diurnes, soit celles des genres *Aphyosemion*, *Raddaella*, *Hylopanchax* et *Epiplatys*, ont un régime alimentaire quasi identique, composé d'invertébrés vivant dans les feuillages. Dans ce régime, les fourmis d'abord, les araignées ensuite comptent pour la plus grande part. Quatre cent soixante et onze spécimens de fourmis ont été trouvés en relativement bon état dans les contenus stomacaux des poissons collectés mensuellement en 1977. Ils appartenaient à 49 espèces différentes. Le genre *Pheidole* est représenté à lui seul par 288 individus, dont 275 de la même espèce (fig. 4). B. Darchen fait par ailleurs remarquer que les Cyprinodontes mangent aussi bien des fourmis fortement odorantes, comme les *Atopogynes*, que celles qui sont très urticantes comme *Macromischoides*. Ces fourmis sont des espèces arboricoles, construisant des nids de carton collés aux arbres, ou vivant dans la végétation même. Les espèces terricoles, mais qui grimpent occasionnellement sur la végétation (genre *Anomma*) ne représentent que 2,1 % des proies. De toute évidence, ce sont les fourmis tombées du feuillage dans l'eau que les Cyprinodontes prélèvent. On peut lire dans le travail

de Knöppel (1970) que les poissons des ruisseaux forestiers amazoniens se nourrissent d'insectes tombés dans l'eau, et spécialement de fourmis. S'y ajoutent des larves aquatiques d'insectes tels qu'Ephéméroptères et Trichoptères, exactement comme au Gabon. La convergence entre les deux blocs forestiers est encore une fois des plus frappantes.

Les fourmis et araignées du feuillage qui tombent accidentellement dans l'eau constituent donc la nourriture de base des genres *Aphyosemion*, *Raddaella*, *Epiplatys* et *Hylopanchax*, avec cette particularité remarquable que ces poissons ne sont que peu ou pas sélectifs, si bien que le régime alimentaire paraît être le même pour tous (fig. 5). Les quelques différences relevées ne sont probablement pas significatives. Les autres types d'arthropodes consommées sont extrêmement variés (analyses de Y. Coineau) : oligochètes (2 %), crustacés (10 %) très variés comprenant ostracodes, copépodes, oniscoïdes et isopodes, acariens (4 %), homoptères auchenorynches (5 %), coléoptères et diptères terrestres (9 %) ou aquatiques (12 %), hyménoptères (7 %).

Cependant, les *Diapteron*, petits poissons surtout crépusculaires, forment un groupe complètement à part : comme je l'ai déjà dit, ils ne se nourrissent pas en surface et exploitent exclusivement des proies aquatiques. Leur régime se compose de petits crustacés (crevettes et copépodes variés), de larves aquatiques, d'insectes (chironomides, coléoptères) et d'annélides oligochètes. De ce fait, ils n'entrent que très peu en compétition avec les autres Cyprinodontes (Tabl. I).

A noter qu'il n'y a pas de variations notables, qualitatives ou quantitatives, dans le régime alimentaire des Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo, d'une période à l'autre, ou d'une station à l'autre. La stabilité de leur régime est remarquable dans le temps et l'espace. L'analyse des contenus stomacaux le montre claire-

TABLEAU I

*Pourcentage des proies terrestres et aquatiques
chez les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo.*

	Proies aquatiques	Proies terrestres
<i>Epiplatys</i> aff. <i>sangmelinensis</i>	2 %	98 %
<i>Aphyosemion</i> <i>cameronense</i>	1 %	99 %
<i>Raddaella</i> <i>batesi</i>	8 %	92 %
<i>Aphyosemion</i> <i>punctatum</i>	15 %	85 %
<i>Aphyosemion</i> <i>herzogi</i>	0 %	100 %
<i>Diapteron</i> <i>cyanostictum</i>	100 %	0 %
<i>Diapteron</i> <i>georgiae</i>	100 %	0 %
<i>Hylopanchax</i> <i>sylvestris</i>	20 %	80 %

ment. Une diminution de la faune entomologique est pourtant notable dans la région en grande saison sèche, de juin à septembre (Charles-Dominique, 1971). On aurait pu s'attendre à ce que cette période corresponde à une raréfaction des proies pour les Cyprinodontes ; il n'en est rien. La proportion de poissons collectés l'estomac vide par rapport au nombre de ceux collectés l'estomac plein ne varie pas de façon significative en fonction du lieu et de la saison de capture. Ainsi, en 1977, 14 % des *Epiplatys*

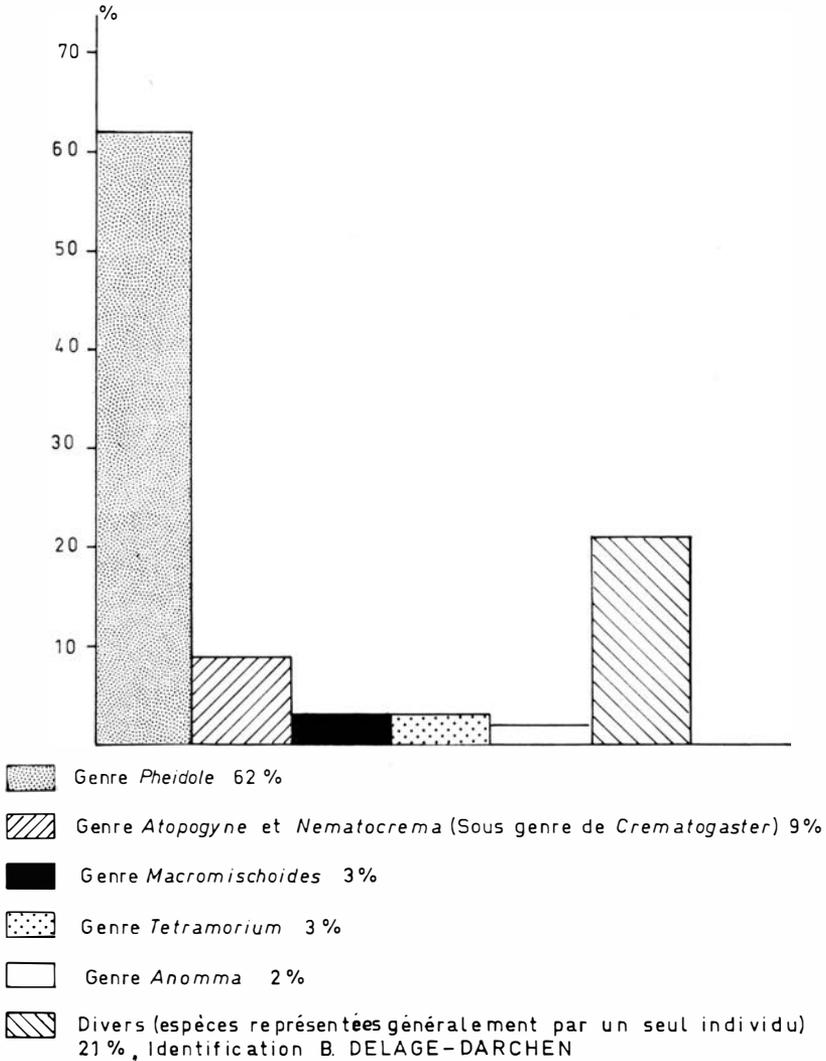


Figure 4. — Fourmis consommées par les Cyprinodontes (déterminations portant sur 471 individus de 49 espèces).

collectés en saison sèche avaient l'estomac vide, contre 30 % en saison des pluies. Le rapport était inverse chez *A. camerounense* : 37 % et 15 % tandis qu'il restait à peu près le même, 25 et 28 %, chez *D. cyanostictum*. Ces chiffres tendent à mon avis à montrer que les disponibilités alimentaires restent à peu près stables quelle que soit la saison.

L'analogie qui existe entre l'écologie des poissons des ruisseaux des forêts équatoriales gabonaise et amazonienne se mani-

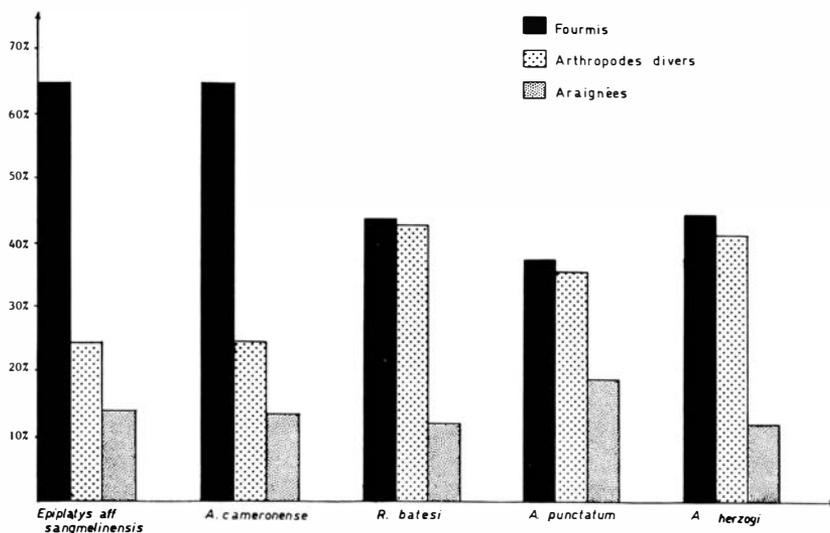


Figure 5. — Régime alimentaire des Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo.

feste à nouveau au plan de la stabilité saisonnière du régime alimentaire. Knöppel (1970) indique en effet que, chez ces derniers, les contenus stomacaux d'une même espèce collectés aux différentes saisons de l'année sont généralement similaires.

La niche trophique des Cyprinodontes se réalise, et ne peut être comprise, qu'au niveau global du peuplement et non à celui des espèces qui le composent et qui sont écologiquement interchangeables. La compétition alimentaire aurait été le moteur du « principe d'exclusion » chez certains poissons de ruisseaux tropicaux (Zaret et Rand, 1971). Nous verrons dans le développement qui va suivre que ce « principe d'exclusion » ne s'applique pas aux Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo. En particulier, la compétition alimentaire ne semble y jouer aucun rôle.

2°) LE PARTAGE DES NICHES ET L'OCCUPATION DE L'ESPACE

Du fait de la relative facilité de leur étude sur le terrain, les Cyprinodontes constituent un bon matériel pour une analyse de la structure spatiale des peuplements. Comme pour l'étude des

autres aspects de la biologie de ces poissons, j'ai tenté une approche globale en menant de front l'observation simultanée de toutes les espèces.

L'organisation du peuplement de Cyprinodontes varie en fonction des trois subdivisions suivantes du biotope marigot :

— *les très petits affluents* (profondeur de 1 à 3 cm) : ces affluents présentent la particularité d'abriter des groupes sociaux structurés d'individus nains adultes et jeunes de 7 espèces mélangées ;

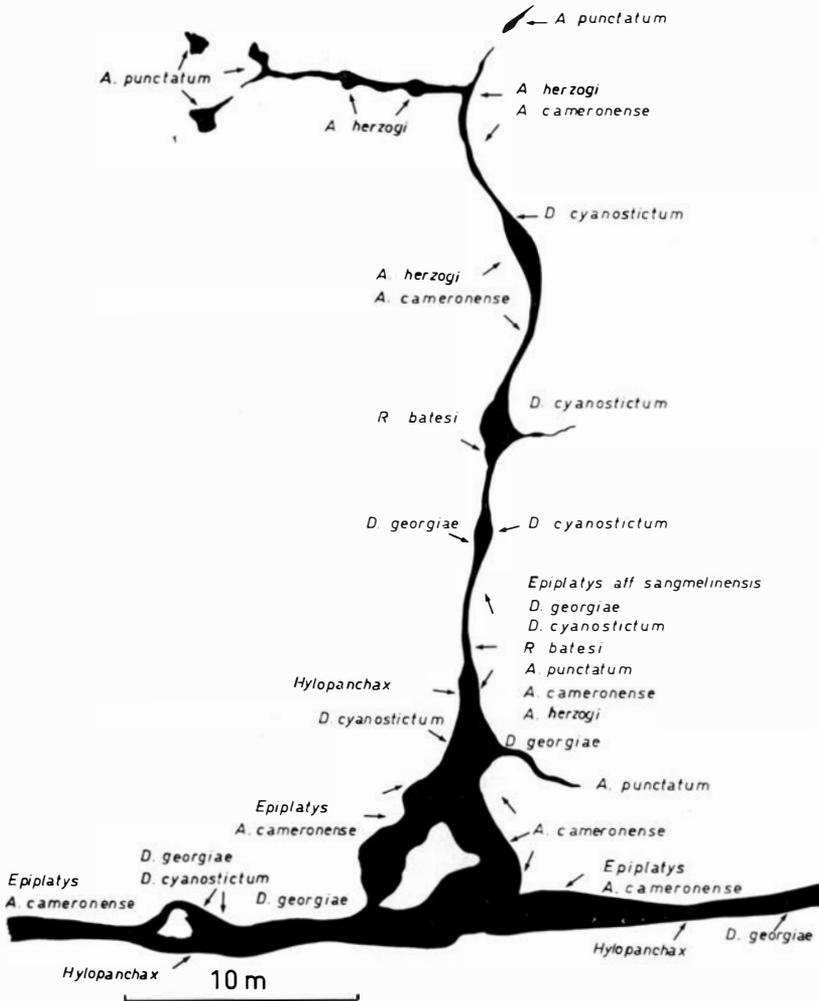


Figure 6. — Cyprinodontes collectés dans un affluent de marigot expérimentalement asséché (30 janvier 1978, près de Makokou). Toutes les espèces du Bassin de l'Ivindo se retrouvent dans ce type d'affluent. Vivent côte à côte des groupes d'individus nains adultes.

— *le cours principal du marigot* : le peuplement est peu dense et distribué par taches. Il est composé principalement de grands adultes, le plus souvent en groupements polyspécifiques de deux ou trois espèces ;

— *les zones « d'eau morte »*, en bordure du cours principal : anses, diverticules et mares, dues en général à l'action des éléphants. Ces zones sont peuplées de populations monospécifiques denses d'adultes et de jeunes.

TRÈS PETITS AFFLUENTS A PEULEMENTS POLYSPÉCIFIQUES D'INDIVIDUS NAINS. — Ils sont en général nombreux, et drainent, sur une distance de 25 à 45 m, les petits bassins versants en bordure du marigot. Leur largeur et leur profondeur ne dépassent pas quelques centimètres. Ils se présentent comme de faibles filets d'eau reliant de minuscules bassins, s'élargissant localement à la base de barrages formés par l'accumulation de brindilles et de feuilles tombées. Tout marigot de quelque importance est alimenté par un réseau dense de petits affluents de ce type. Ces mini-ruisseaux sont pérennes ; ils s'enflent seulement pendant les quelques heures qui suivent les fortes pluies. De leur naissance, souvent marquée par une succession de mares, jusqu'à leur embouchure, on peut y observer des groupes sociaux de toutes les espèces propres au Bassin de l'Ivindo (fig. 6). Les populations sont d'une remarquable stabilité. Leurs effectifs et leur structure sont restés identiques d'une saison à l'autre, pendant trois ans consécutifs.

Dans ces petits affluents, les espèces ne sont pas véritablement mélangées, quoique habitant des micro-milieus identiques ; ce qui est typique, c'est d'observer à quelques décimètres de distance les harems, familles et groupes multi-mâles des différentes espèces.

Ces populations sont formées d'individus nains (fig. 7). Les reproducteurs — mâles en livrée brillante et femelles avec des œufs mûrs — atteignent à peine les deux tiers de la longueur, et moins de la moitié du poids, des individus adultes habitant les autres secteurs du marigot (Tabl. II). Chez les femelles, le nombre d'œufs en formation est seulement réduit à 3 ou 4, et le plus souvent un seul chez les *Diapteron*. Placés en aquarium et abondamment nourris, ces adultes nains se développent cependant et parviennent à la taille des grands individus. Leur taux de reproduction redevient également « normal ».

LE COURS PRINCIPAL DU MARIGOT. — La longueur du cours principal des marigots varie en général de 1 à 3-4 km, la largeur de 50 cm à 5-6 m et la profondeur de 1 à 50 cm. Ces marigots se jettent dans des rivières plus larges où les Cyprinodontes sont absents.

Le cours principal du marigot est essentiellement peuplé de grands adultes, et c'est le biotope préférentiel d'*Epiplatys* et

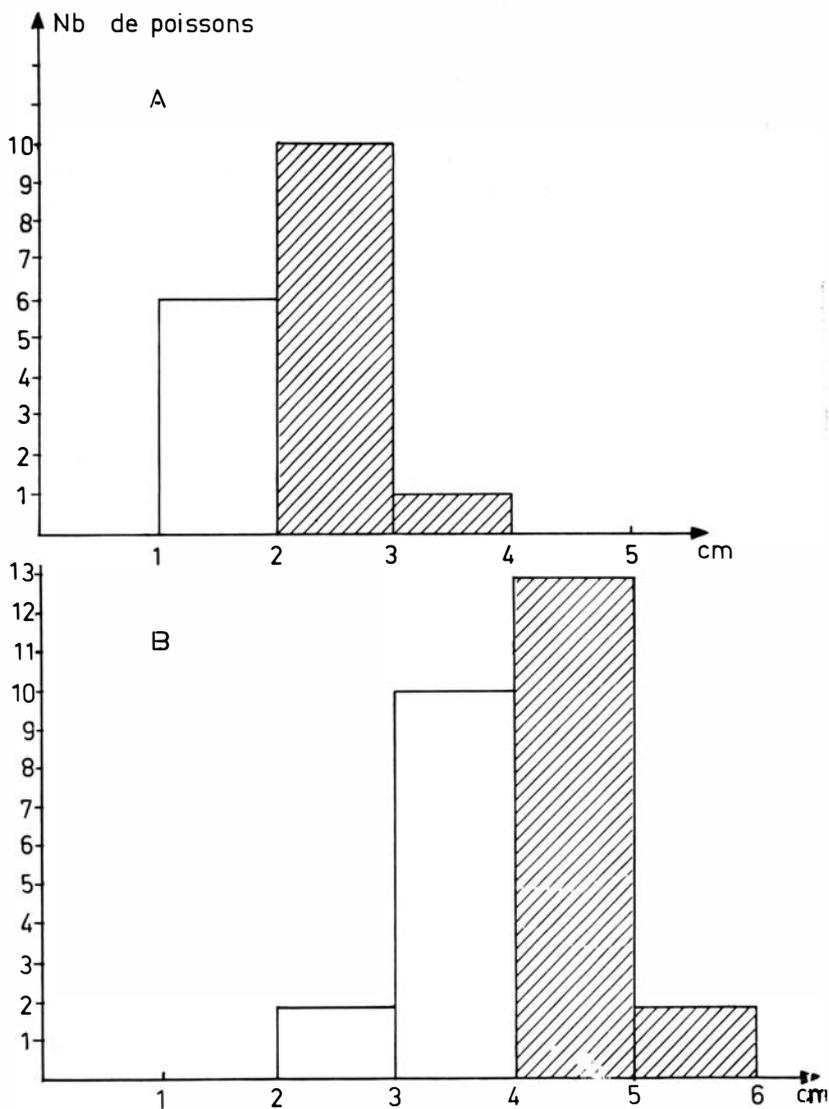


Figure 7. — Exemple de la variation de la taille des adultes en fonction du milieu chez un *Aphyosemion* (*A. hertzogi*). Les histogrammes blancs correspondent aux individus juvéniles, les hachurés aux adultes sexuellement matures.

A — Taille des individus de 2 groupes contigus dans un très petit affluent (largeur : 20 cm, profondeur : 1,5 cm) — Marigot Ambert, 12. XII. 1979. Les ♂♂ adultes, en livrée de noce ou les ♀♀ porteuses d'œufs mesurent entre 18 et 32 mm.

B — Taille des individus adultes dans trois groupes contigus de la population monospécifique du marigot Otonghoghe (voir fig. 8). Les ♂♂ adultes, en livrée de noce et les ♀♀ porteuses d'œufs mesurent entre 40 et 53 mm. Les individus plus petits sont des juvéniles.

d'*Hylopanchax*. C'est là que les populations des autres espèces de Cyprinodontes sont les plus clairsemées.

LES EAUX « MORTES ». — Les eaux « mortes », c'est-à-dire non reliées au cours d'eau en dehors des crues, ne sont habitées que si elles sont intégrées au « compartiment » marigot. Les bassins collectant les eaux de drainage au creux de cirques fermés, comme il en existe à Bengoué, ne sont habitées par aucun Cyprinodonte.

En fait, ces eaux « mortes » sont presque toujours formées dans les zones d'épandage basses et vaseuses du marigot pendant les crues — ou encore se présentent sous forme de chapelets de mares, résidus d'affluents temporaires qui drainent les eaux lors des crues d'octobre-novembre et de mars-avril. Ces zones, comme il a déjà été indiqué, sont fréquentées par les éléphants, qui y multiplient les trous en se roulant dans la vase, et en y imprimant la trace de leurs pas.

C'est dans ce type de milieu qu'on rencontre les *Aphyosemion*, les *Raddaella* et les *Diapteron* en populations monospécifiques denses. Ces populations comptent toujours de nombreux jeunes de toutes tailles et les adultes les plus grands. Nous décrirons brièvement quelques « stations » répondant à ce type.

Station du point PK 11, à population monospécifique de A. punctatum. — Elle se situe dans un vaste bourbier (de 0,5 ha environ) contigu d'un côté au marigot Niamé Pendé, de l'autre au point PK 11 des quadrats écologiques. Ce bourbier est traversé par quelques petits courants alimentés par des résurgences à la base du plateau de M'Passa. Périodiquement, les éléphants bouleversent cette zone, y créant de nouvelles mares, en comblant d'autres et changeant le cours des petits ruisseaux.

Cette station est intégralement peuplée par une population monospécifique très dense d'*A. punctatum*. Deux décomptes des individus ont été effectués, l'un en décembre 1978 par comptages de nuit, l'autre en décembre 1979, en anesthésiant les poissons d'un échantillon de 5 mares, et en extrapolant ensuite au total des mares. Les deux comptages ont donné des résultats concordants (le premier 3 166 individus et le second 3 440). La population totale est donc probablement voisine de 4 000 poissons.

À l'intérieur de cette zone, les *A. punctatum* se répartissent par harems. Les mares les plus grandes peuvent abriter une dizaine de mâles adultes, accompagnés chacun d'une à quatre femelles. Dans la quasi-totalité des trous formés par les empreintes de pieds d'éléphant, on trouve un seul harem. Les harems comptent aussi de nombreux jeunes. De petits groupes de mâles célibataires, apparemment adultes, ont aussi été observés. Cette station à population monospécifique d'*A. punctatum* paraît typique. Une autre, semblable, existe à quelques centaines de mètres en aval du Niamé Pendé ; d'autres moins importantes ont été observées en bordure du cours du Balé, et dans de petits affluents de la N'Jadié.

Station de Otonbeka, à population monospécifique d'A. cameronense (km 1 de la piste du laboratoire). — Le milieu est assez semblable au précédent : laissées d'eaux pérennes en zone d'épandage de l'Otonbeka. Le fond de la mare est recouvert d'une épaisse couche de feuilles pourries. L'étendue en est assez faible, les limites imprécises, et la hauteur d'eau inférieure à 2 cm. La surface utile aux poissons est de l'ordre de 20 m² ; le nombre de poissons capturés à l'épuisette en décembre 1978 fut de 194 (le total des individus présents était certainement beaucoup plus élevé).

Des stations à populations monospécifiques d'*A. camerounense* ont été observées dans toutes les zones prospectées. La plupart se trouvaient dans des anses et diverticules envasés, en contact direct avec le courant principal du marigot (Ebieng, Menzalé, Otonghoghé, etc.). Mais d'autres le furent dans des mares fermées, comme dans le cas cité en premier.

Station d'Otonghoghé (près d'Ebieng), à population monospécifique d'A. hertzogi (Fig. 8). — Cette station, qui compte une population évaluée à 300-400 individus, se répartit sur environ 70 m du cours de l'Otonghoghé. A ce niveau, le cours de ce marigot forme des diverticules, où l'eau s'écoule dans des courants secondaires larges et profonds de quelques centimètres, avec des évaselements formant des chapelets de mares. Cette dernière zone est habitée par une population pure d'*A. hertzogi* (on trouve dans le courant principal voisin de quelques mètres l'éventail complet de la faune de Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo).

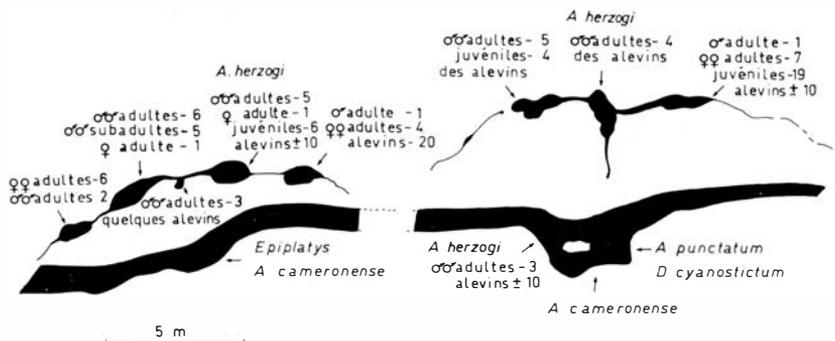


Figure 8. — Composition des groupes sociaux dans deux stations d'*Aphyosemion hertzogi* situées sur l'Otonghoghé, et qui furent intégralement pêchées le 12 janvier 1978. Le diverticule supérieur, en partie souterrain, se compose de flaques, de 1-3 cm de profondeur, et traversées de petits courants. On y trouve *A. hertzogi* en peuplement pur, chaque flaque étant occupée par un harem, ou un groupe de mâles célibataires.

Cette population, dont la composition fut analysée avec soin en décembre 1977, 1978 et 1979, se présente comme une succession de groupes d'individus, harems et associations de mâles « célibataires ». Les juvéniles sont nombreux.

Des stations semblables ont été observées sur l'Otonbeka et dans les marigots voisins d'Ebieng.

Station du km 8 de la route Mékambo-Okonja : Diapteron cyanostictum en population monospécifique. — Cette station se trouve dans un évaselement circulaire, d'un diamètre d'environ 8 m, à fond tapissé de feuilles mortes et relié au cours principal d'un marigot par un chenal de quelques mètres de longueur. Ce milieu a été pêché deux fois. Quarante-quatre et 60 *D. cyanostictum* furent capturés, à l'exclusion de tout autre poisson. Les individus de grande taille (plus de 3 cm) comptaient pour environ la moitié des prises.

Des populations pures de *D. cyanostictum*, en général beaucoup moins nombreuses, ont été observées dans les mares fermées, en bordure de marigot, dans toutes les zones prospectées.

Station de Behoko : Raddaella batesi en population monospécifique (Fig. 9). — Cette station, formée par l'action des éléphants dans le cours d'un petit affluent temporaire et envasé du marigot Behoko (km 27, piste Makokou-Okonja) renfermait en 1977, 1978, 1979, une remarquable population monospécifique de *R. batesi*. Le nombre des individus de plus d'1 cm de long, comptés de nuit, se situait entre 800 et 1 000. Les jeunes étaient particulièrement nombreux.

De telles populations monospécifiques ont été observées dans les milieux analogues entourant le village d'Ebieng, et sur le cours du Menzalé.

La structure spatiale du peuplement de Cyprinodontes paraît donc originale, et pourrait correspondre à un type inédit. En effet, *Hylopanchax* excepté, l'organisation spatiale de la niche ne se situe pas au niveau des espèces, mais à celui du peuplement global. A l'intérieur du « compartiment » marigot, les espèces sont distribuées moins en fonction de préférences écologiques spécifiques qu'en fonction de subdivisions du biotope, dont chacune présente une organisation propre du peuplement.

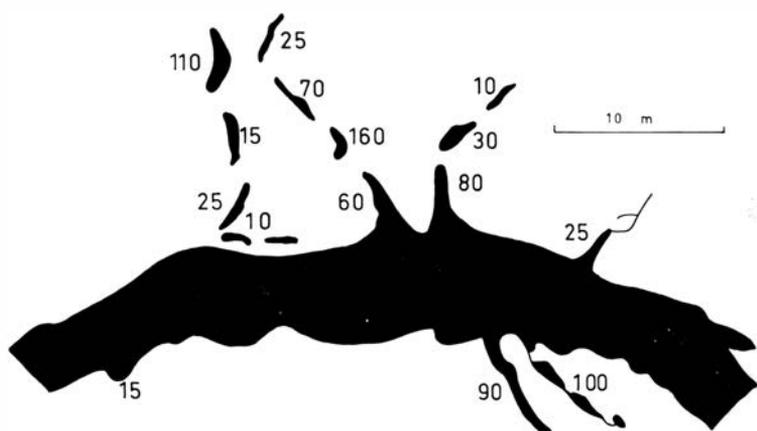
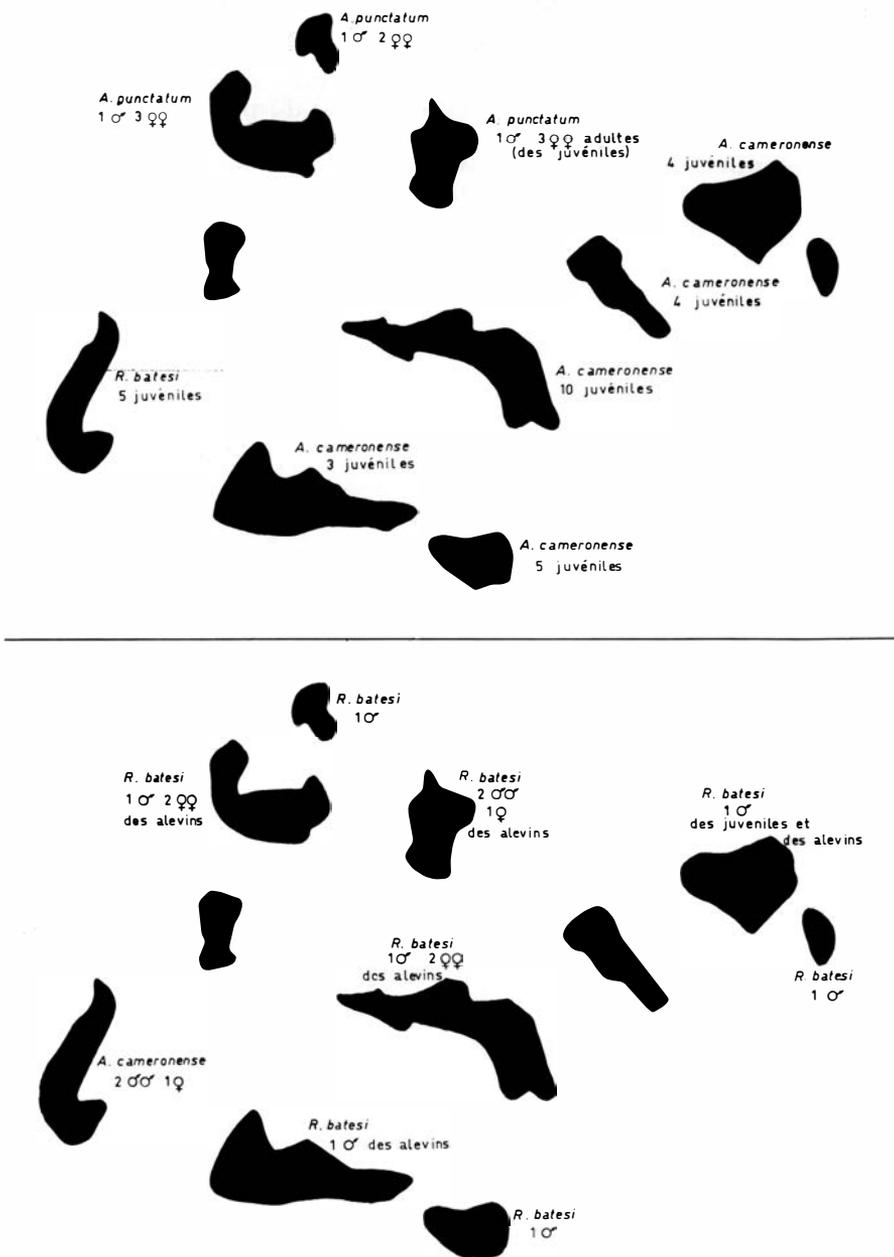


Figure 9. — La station de *R. batesi* de Behoko, formée de souilles d'éléphants, dans le lit de ruisseaux temporaires. Le biotope ne compte aucune autre espèce de Cyprinodonte. Les chiffres expriment le résultat de comptages d'individus adultes et sub-adultes effectués à la lampe, de nuit (chiffres « arrondis »).

3°) LA DIMENSION TEMPORELLE DANS LE PARTAGE DES NICHES ÉCOLOGIQUES.

Mes observations ont montré qu'il n'y avait pas, à une exception près, de partage des niches alimentaires chez les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo. *Grosso modo*, il en va de même pour les niches spatiales. Le partage de l'espace fait intervenir la vitesse du courant pour *Hylopanchax* et, à un degré moindre, pour *Epiplatys*. Mais les autres espèces ne semblent pas choisir leur localisation en fonction d'impératifs écologiques les restreignant à un micro-milieu particulier, à l'exclusion des autres. Pour expliquer la coexistence d'espèces voisines en l'absence de ségrégation alimentaire et spatiale, on pense tout naturellement à une séparation temporelle des niches, les espèces se succédant dans le temps dans le même biotope.

L'observation ne corrobore pas cette hypothèse, du moins si on l'envisage sous l'angle de la compétition interspécifique ou sous celui d'un ajustement à des variations cycliques du milieu. Dans aucun marigot, nous n'avons constaté d'alternance des espèces, ni même de variations périodiques d'effectifs spécifiques.



Figures 10. — a) Cyprinodontes habitant un groupe de mares, en bordure du marigot Otonbeka, le 2 février 1977. Identification à la lampe, de nuit. b) Cyprinodontes habitant les mêmes mares, un an plus tard, le 20 janvier 1978 (capture intégrale). Echelle : 1 cm = 1 m.

Par contre, à l'échelle d'un groupe de mares (la station), l'une d'elles habitée par telle espèce à tel moment, peut très bien se retrouver sans changement apparent de ses paramètres écologiques peuplée par une autre espèce un peu plus tard. La figure 10 donne un bon exemple de ces changements intervenus dans un groupe de mares, dont les individus constituant le peuplement ont été dénombrés et spécifiquement identifiés de nuit, à la lampe en 1978, et capturés en 1979. On voit qu'à un an d'intervalle, la composition de ce micro-peuplement a complètement changé. Les remaniements dans la composition des peuplements de Cyprinodontes ont d'ailleurs été déjà signalés (Huber, 1977). Dans les cas que j'ai personnellement observés, ces changements n'étaient pas liés à des facteurs cycliques saisonniers, mais à des événements du type « catastrophe », tel que le balayage du micro-milieu par une crue, ou son remaniement par les éléphants. En l'absence d'événements de ce type, le peuplement reste stable d'une saison à l'autre. Cette restriction ne doit pas entraîner une sous-estimation de l'importance de ces « catastrophes » dans l'évolution des peuplements de Cyprinodontes.

D) MORPHOLOGIE, GÉNÉTIQUE ET PARTAGE DES NICHES.

La réponse d'un organisme aux pressions du milieu est nécessairement liée au départ au type d'organisation génétique propre à cet organisme.

Dans les pages précédentes nous avons montré comment ont pu jouer (ou ne pas jouer) les facteurs du milieu dans l'organisation du peuplement. Il nous faut maintenant comparer la morphologie externe des espèces pour essayer de comprendre ce que signifient, du point de vue de l'évolution de la structure du peuplement, les différences ou les ressemblances relevées. Les résultats de ces comparaisons suggèrent certaines considérations relatives à l'organisation génétique des Cyprinodontes, organisation qui, à long terme, a pu déterminer pour partie la composition et la structure du peuplement.

1°) MORPHOLOGIE COMPARÉE DES GENRES ET DES ESPÈCES

C'est sur les différences morphologiques que se sont principalement appuyés les systématiciens pour décrire les espèces et les genres de Cyprinodontes. Le cadre de la systématique classique est donc théoriquement adapté aux comparaisons qui vont suivre.

Rappelons que le peuplement de Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo compte 5 genres ou sous-genres. Trois genres, *Epiplatys*, *Raddaella* et *Hylopanchax* y sont monospécifiques ; un sous-genre, *Diapteron*, compte plusieurs morphes distinctes, et le genre *Aphyosemion*, compte 3 « bonnes » espèces.

Hylopanchax est le plus isolé morphologiquement. C'est un poisson petit (2,5 cm), au corps comprimé latéralement, argenté, sans teinte vive ni dimorphisme sexuel.

Epiplatys est un poisson plutôt grand (6 à 7 cm à l'état adulte), au corps légèrement comprimé latéralement. Il partage avec *Hylopanchax* l'absence de teinte vive, et présente un dimorphisme sexuel faible.

Raddaella est un poisson plus grand (8 cm dans la nature, mais pouvant dépasser 10 cm en aquarium), au corps cylindrique, et de teinte très vive chez les mâles alors que les femelles sont ternes.

Diapteron est un petit poisson (3,5 cm) dont les mâles sont très colorés et les femelles ternes. Il présente des morphes distinctes par les *patterns* de coloration de la queue et des nageoires, et dont les comportements sont différents (fig. 11).

Aphyosemion : Le genre compte 3 espèces de taille analogue (5 cm de longueur chez l'adulte) à corps cylindrique. La robe des mâles est très colorée, alors que les femelles sont ternes, et presque identiques chez les trois espèces (fig. 12).

Formes et *patterns* de coloration paraissent liés à certains caractères de la niche écologique. Ainsi, *Hylopanchax* et *Epiplatys*, espèces à corps comprimé latéralement, à livrée argentée, mais sans coloration vive ni dimorphisme sexuel marqué, vivent dans les courants, en eau relativement profonde (plus de 10 cm) où la vue porte relativement loin. Au contraire, les *Raddaella*, *Diapteron* et *Aphyosemion*, espèces à corps cylindrique, à livrée très brillante chez les mâles et terne chez les femelles, vivent surtout dans les eaux mortes, très peu profondes (moins de 10 cm), encombrées d'obstacles, où la vue ne peut porter qu'à courte distance.

Les genres *Diapteron*, *Aphyosemion* et *Raddaella*, qui sont syntopiques, ont tous les trois une robe tachetée sur fond coloré. Mais les *Diapteron* sont piquetés de bleu sur fond rougeâtre, alors que les *Aphyosemion* et *Raddaella* sont tachetés de rouge sur fond bleu ou vert.

2°) L'ORGANISATION GÉNÉTIQUE DU PEUPEMENT

Les Cyprinodontes sont connus pour leurs variations morphologiques et ces variations ont servi de point de départ à des travaux de génétique nombreux et importants (Koswig, 1964 ; Zander, 1975 ; Scheel, 1974). Il n'est pas question ici de traiter de la variabilité génétique des espèces du Bassin de l'Ivindo. Nous voulons seulement attirer l'attention sur la diversité des phénotypes rencontrés dans le peuplement étudié. Cette diversité est probablement le signe d'un haut degré de variabilité génétique qui a pu être à l'origine de la radiation évolutive qui a entraîné la richesse de ce peuplement.

Les genres *Epiplatys* et *Hylopanchax*, monospécifiques dans l'Est du Gabon, constituent une exception, en ce sens qu'ils sont isomorphes, l'apparence étant identique chez tous les individus. Quels que soient le lieu ou la saison, le phénotype reste également stable.

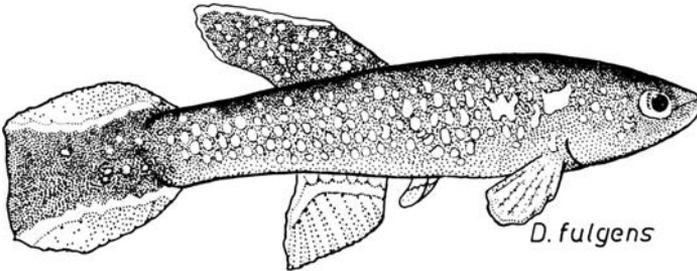
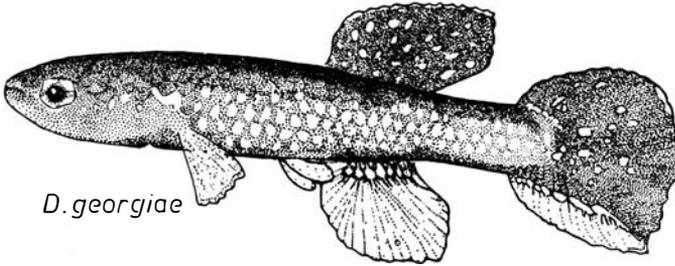
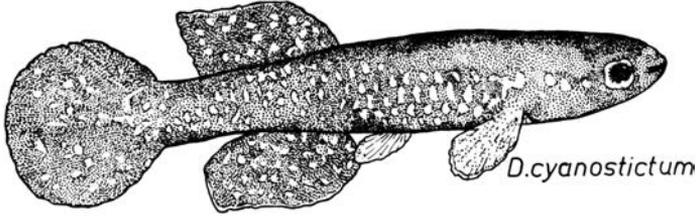


Fig. 11 : Les morphes de *Diapteron* (d'après photo) :

- Morphe *cyanostictum* : caudale et anale brun rougeâtre uniformément ponctuées de bleu brillant.
- Morphe *georgia* : anale et partie inférieure de la caudale orange vif.
- Morphe *fulgens* : comme *georgiae*, mais partie supérieure de la caudale également orange vif.

Ces morphes sont interfécondes, leurs caractéristiques réapparaissent dans les croisements selon les lois de la génétique mendélienne.

Les poissons du genre monospécifique *Raddaella* présentent non seulement un dimorphisme sexuel accusé, mais encore un polymorphisme individuel tel qu'il me fut impossible de trouver deux mâles semblables. Le *pattern* de coloration, en particulier, est un caractère purement individuel. J'ai cru au début que les morphes les plus extrêmes constituaient des espèces distinctes. Il n'en est rien. Les résultats de nombreux croisements de morphes différentes effectués en aquarium, m'ont montré que ces morphes n'expriment que la variation génétique de *Raddaella* au niveau individuel. Les produits de ces croisements, indéfiniment féconds, reproduisent eux-mêmes la variété des morphes observées dans la population sauvage d'origine (fig. 13).

Les trois espèces du genre *Aphyosemion*, quoique proches morphologiquement, sont phénotypiquement stabilisées et génétiquement isolées (encore que les variations de *patterns* restent nettes d'un mâle à un autre). Il n'y a pas d'hybridation dans la nature ou en captivité, même chez les individus cohabitant dans les mêmes biotopes ou aquariums.

Les formes du genre *Diapteron* constituent un cas à part. Vivent en sympatrie dans le bassin de l'Ivindo, au moins trois morphes, stables et parfaitement individualisées par le *pattern* des nageoires ventrales et caudale (fig. 11). Ces formes ne comportent aucun type intermédiaire, contrairement à celles de *Raddaella*, et ne varient pas au niveau individuel. Les systématiciens ont évidemment décrit ces différentes morphes comme espèces distinctes (Lambert et Géry, 1968 ; Huber, 1976). Après avoir constaté que deux d'entre elles (*georgiae* et *cyanostictum*) présentaient des différences dans leurs stratégies de reproduction, et que la première était dominée par la seconde au point de vue territorial, j'avais moi-même conclu dans le même sens que les auteurs précités.

Cependant, des expériences ultérieures, contraignant à la cohabitation en aquarium des individus de sexes opposés appartenant à des formes différentes, m'ont conduit à constater qu'elles étaient interfécondes, et que leurs produits le sont restés sur quatre générations jusqu'ici. Chaque morphe réapparaît dans la descendance suivant une distribution mendélienne des caractères, *fulgens* étant dominant par rapport à *georgiae*, et *cyanostictum* étant récessif par rapport aux deux autres. Les *Diapteron* du Bassin de l'Ivindo appartiennent donc tous à une même espèce.

Ont donc été rencontrés dans ce peuplement de Cyprinodontes, les quatre systèmes suivants : monotypisme dans deux genres monospécifiques, polymorphisme individuel dans un genre monospécifique, monomorphisme dans un genre polyspécifique, et morphes stabilisées se distribuant suivant les proportions mendéliennes dans un genre monospécifique (Tabl. II).

TABLEAU II

La variabilité des Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo, telle qu'elle se manifeste dans la morphologie et les patterns de coloration au niveau des genres.

<i>Epiplatys Hylopanchax</i>	Fixité morphologique du phénotype (une espèce par genre).
<i>Aphyosemion</i>	Faible polymorphisme individuel. Variations plutôt liées aux populations (3 espèces).
<i>Raddaella</i>	Fort polymorphisme individuel, indépendant des populations. (1 espèce.)
<i>Diapteron</i>	Trois morphes interfécondes sympatriques, très différenciées et sans forme intermédiaire. (1 espèce.)

Reste à comprendre ce que peut signifier cette variation de l'organisation génétique dans un peuplement où, écologiquement parlant, les espèces restent si peu différenciées.

E) COMPORTEMENT ET STRUCTURES SOCIALES

Le comportement, spécialement le comportement social, peut être un élément essentiel de la différenciation des niches entre espèces voisines. C'est un domaine de recherche qu'on ne peut éluder quand on veut comprendre la structure et la dynamique d'un peuplement.

Comparé à celui des singes ou même à celui des oiseaux de forêt équatoriale, le répertoire comportemental des Cyprinodontes est d'une grande pauvreté. Le comportement de ces poissons étant stéréotypé, et la captivité ne le perturbant guère (on a vu des individus parader et pondre en aquarium le lendemain de leur capture), il en résulte une facilité d'observation et d'interprétation bien plus grande que chez les vertébrés supérieurs.

Un Cyprinodonte, tant dans la nature qu'en captivité, consacre la plus grande part du temps au repos, état d'ailleurs indiscernable de l'affût, mode de chasse habituel de la famille. Ses mouvements traduisent surtout des pulsions agressives ou sexuelles. Sans entrer dans la discussion des théories sur le rôle du comportement social dans la structuration des populations et des peuplements, nous exposerons brièvement comment s'organise la vie sociale des Cyprinodontes au niveau du peuplement.

Les espèces du Bassin de l'Ivindo ont une vie sociale remarquable à plusieurs points de vue. Tout d'abord, les structures sociales de ces poissons sont aussi variées que celles rencontrées chez les vertébrés supérieurs. Ensuite, les différents types de structures ne sont pas strictement cloisonnés, et il existe des

transitions entre eux. Enfin, telle structure sociale n'est pas l'apanage de telle espèce en particulier, mais se trouve liée en fait à la nature de l'environnement, variable pour une espèce comme nous l'avons exposé précédemment.

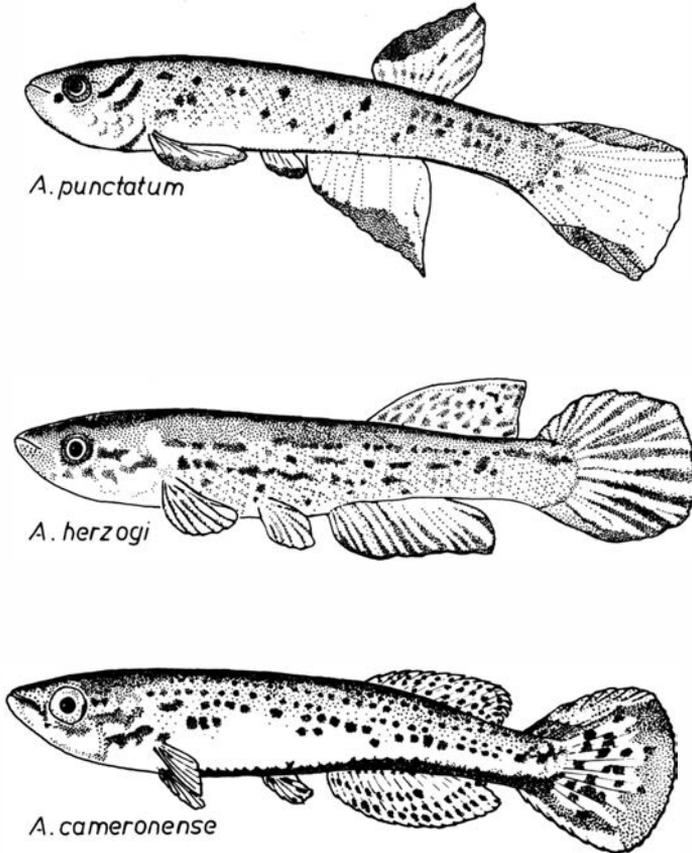


Figure 12. — Les mâles des trois espèces sympatriques d'*Aphyosemion*. Ils se différencient surtout par le *pattern* de coloration des nageoires, tandis que les femelles sont très peu différentes les unes des autres (d'après photo).

L'étude de la vie sociale des Cyprinodontes devant faire l'objet d'un travail ultérieur, nous ne développerons ici que ce qui intéresse la structure du peuplement.

Au cours de nos prospections sur le terrain, nous avons observé des individus isolés, des individus en groupes apparemment non structurés, d'autres en groupes multi-mâles avec des femelles, des groupes de mâles célibataires et des harems.

La promiscuité des sexes et des classes d'âge existe dans les peuplements peu denses, où toutes les espèces peuvent se trouver

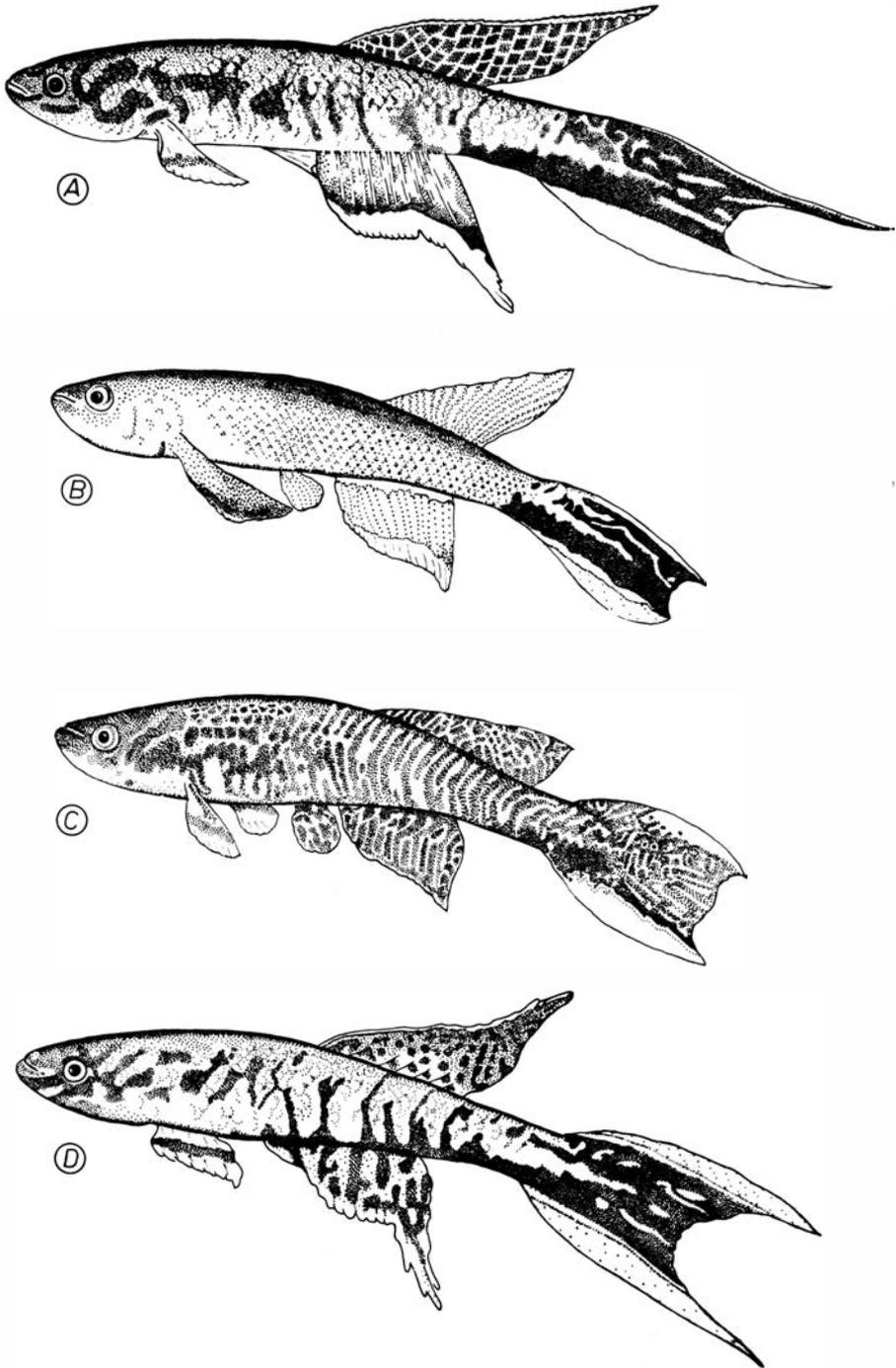


Figure 13. — Dessin, d'après photo, illustrant la variation individuelle chez *R. batesi*. Les trois ♂♂ adultes (B, C, D) sont les fils de A (sujets obtenus en captivité).

mélangées, et qui sont caractéristiques des grandes étendues d'eau calme, dans les anses, en bordure des courants. L'existence de ces populations socialement non structurées est assez difficile à mettre en évidence, les méthodes de dénombrement précédemment exposées s'appliquant mal ici. Cependant quelques sondages concluants ont pu être opérés grâce à l'utilisation de la technique de pêche des femmes gabonaises, qui consiste à barrer le courant du marigot et à mettre à sec par écopage les trous qui ne sont plus alimentés par ce dernier. En suivant des groupes de pêcheuses, et en vérifiant leurs prises, nous avons remarqué que les Cyprinodontes récoltés dans les anses asséchées étaient représentés par des individus peu nombreux, de toutes les espèces, sexes et classes mélangés. La pêche au filet et l'observation nocturne dans de tels milieux ont donné des résultats analogues, c'est-à-dire qu'elles n'ont pu permettre de mettre en évidence des groupes sociaux structurés. Il semblerait donc que les étendues d'eau calme en bordure de courant constituent pour les Cyprinodontes, *Epiplatys* excepté, un habitat marginal occupé peut-être par des individus non territoriaux ou exclus des groupes sociaux occupant des zones plus favorables.

Des groupements monosexuels de mâles adultes ont été principalement observés dans la population de *A. hertzoqi* du marigot Otonghoghe (fig. 8). Ces groupements jouxtaient des harems, mais en étaient nettement séparés, occupant des trous distincts.

Des harems ont été observés chez toutes les espèces, dans la nature et en aquarium. Dans la nature, les cas les plus frappants furent observés chez *A. punctatum*, où, spécialement dans la station PK XI régulièrement fréquentée par les éléphants, chaque empreinte de pas de ces derniers était occupée par un harem de *A. punctatum* composé d'un seul mâle et de quelques femelles.

Le groupe multi-mâles hiérarchisé est le plus répandu. Quand la dimension de l'habitat augmente, mares, anses ou bras morts de 1 m² et plus de surface (ou aquarium de grand volume, en captivité) les groupes sociaux de Cyprinodontes passent de la structure harem à celle que nous appelons groupe multi-mâles hiérarchisé. Ce groupement comprend autant de mâles adultes que de femelles, mais les premiers sont de taille étagée, et le plus grand paraît dominer les autres mâles en ce sens qu'il assume seul les accouplements. Ses rivaux sont chassés par lui du voisinage des femelles, mais non éliminés physiquement.

Ce type de structure sociale est la règle chez les *Raddaella* dans les mares de grandes dimensions, et chez *A. cameronense* qui peuple souvent les anses en bordure de courant. Nous avons anesthésié à l'aide d'etomidate une vingtaine de groupes sociaux, appartenant à ces deux espèces, et nous avons trouvé régulièrement ce type de groupement. Des observations identiques ont été faites chez *A. hertzoqi*. En captivité, ce type de groupement se constitue spontanément dans les aquariums de grande dimension.

Les groupes multi-mâles hiérarchisés sont ceux qui sont accompagnés du plus grand nombre d'alevins. Cette constatation laisse à penser que ce type de groupement pourrait être le système social de base des Cyprinodontes, le harem n'étant qu'une adaptation occasionnelle à des habitats de volume restreint tels qu'empreintes de pas d'éléphants dans la nature ou petits aquariums en laboratoire.

Les Cyprinodontes fournissent donc un bon exemple de structuration sociale déterminée par l'environnement, et nous retrouvons à propos de celle-ci la même remarque que celle faite à propos de la niche alimentaire et de la distribution spatiale. Cette vie sociale n'est correctement interprétable qu'au niveau du peuplement global, et non à celui de l'étude des espèces prises une par une. A un type de micro-milieu correspond un type de structure sociale qui est adopté par l'espèce qui l'occupe. Inversement, une même espèce changera sa structure sociale quand elle changera de micro-milieu.

DYNAMIQUE DU PEUPEMENT

L'étude exhaustive de la dynamique et de l'évolution à long terme d'un peuplement de vertébrés tropicaux est une ambition généralement excessive, parce que les faits connus sont rarement suffisants pour établir la première, tandis que les spéculations à propos de la seconde restent le plus souvent gratuites. La présente étude n'échappe pas entièrement à ces critiques. Nous pensons néanmoins, au moins dans certains cas, avoir pu approcher d'assez près la réalité des mécanismes en cause.

J'envisagerai d'abord les facteurs d'accroissement de la population, la reproduction spécialement, et je décrirai comment évoluent les classes d'âge et le sex-ratio. J'exposerai ensuite ce qui est connu des facteurs d'environnement (prédateurs et parasites) qui limitent le nombre des individus.

A) LES FACTEURS D'ACCROISSEMENT DES POPULATIONS : LA REPRODUCTION

La dynamique à court terme des peuplements implique généralement un mouvement de balance entre les populations composant lesdits peuplements. Ces mouvements, souvent cycliques, peuvent être mis en évidence par l'étude globale et simultanée de la dynamique des populations formant le peuplement. La dynamique de chaque espèce est *grosso modo* exprimée par le rapport entre le nombre d'individus qui apparaissent dans des populations et celui de ceux qui disparaissent. Sont impliqués dans ce rapport la fécondité et la stratégie de reproduction de l'espèce, l'âge de la maturité sexuelle, la longévité des individus et la mortalité.

J'ai pu réunir une documentation assez précise sur la reproduction de ces poissons, et ceci grâce à l'examen des gonades de plus de 3 000 sujets sauvages prélevés aux différentes périodes de l'année, et à l'élevage en aquarium de plus de 2 000 individus.

La première technique renseigne avec précision sur le sex-ratio des adultes, sur les cycles saisonniers, le nombre des œufs pondus dans la nature, le rapport de ce nombre d'œufs avec la taille des femelles, d'éventuels rapports entre l'abondance saisonnière de la nourriture (estimée par analyse quantitative des contenus stomacaux) et les rythmes de reproduction.

La seconde technique a permis d'établir la vitesse de développement des alevins, l'âge de la maturité sexuelle, l'abondance des pontes, leur rythme d'émission, le poids des œufs, l'existence éventuelle de diapause pré- et post-incubatoire, la longueur de l'incubation, les compatibilités et incompatibilités qui existent entre espèces pour se reproduire simultanément dans un même micro-milieu, etc.

1/ FÉCONDITÉ DES CYPRINODONTES

Les données obtenues en aquarium, concordantes avec celles obtenues dans les conditions naturelles, donnent une idée probablement exacte de ce qu'est le taux de fécondité des Cyprinodontes. Ce taux est un des plus bas connus chez les poissons. Certains *Diapteron*, par exemple, ne pondent qu'un œuf par jour ! L'investissement extrêmement faible quant au nombre d'œufs est, par contre, important quant au volume de chaque œuf. On retrouve chez ces poissons le phénomène bien connu chez les autres vertébrés de forêt équatoriale : production faible de jeunes, mais investissement parental considérable dans chacun d'eux.

Globalement, la fécondité des Cyprinodontes, par rapport aux autres poissons, apparaît donc faible ou très faible. Cependant, la phénologie de la reproduction n'est pas uniforme d'une espèce à l'autre. La variabilité des stratégies de reproduction a été, de toute évidence, une voie privilégiée de différenciation dans cette famille. Cette variabilité touche les cycles de reproduction, le nombre d'œufs pondus par unité de temps, leur volume, la périodicité d'émission, l'existence, ou l'absence, de diapauses pré- ou post-incubatoires, etc. Tout se passe comme si des substances inhibitrices véhiculées par l'eau intervenaient pour régler la reproduction des groupes, non seulement au niveau de l'espèce, mais même à celui des groupes d'espèces apparentées.

2/ LES CYCLES SAISONNIERS DE LA REPRODUCTION

Les recherches menées sur le même terrain d'études, et portant principalement sur les mammifères et les oiseaux, ont montré que même sous l'équateur, il existe des cycles saisonniers dans la reproduction des vertébrés. Cependant, ces cycles ne sont

pas les mêmes pour tous. Certains oiseaux se reproduiront par exemple en saison sèche, d'autres en saison des pluies. En ce qui concerne les poissons, Lowe-McConnell (1975) indique que dans les régions sans grandes variations saisonnières ceux-ci peuvent se reproduire continuellement.

Kramer (1978) a mis en évidence la variation spécifique saisonnière de la reproduction chez les poissons Characoïdes d'un ruisseau de forêt équatoriale à Panama. Ces variations vont d'une reproduction réduite à un temps très bref (quelques jours dans l'année) chez certaines espèces, à une reproduction étalée sur les douze mois chez d'autres. Qu'en est-il de la reproduction des Cyprinodontes de l'Ivindo ?

L'important matériel, collecté à point fixe et à périodicité régulière, pendant trois ans, permet de répondre à cette question. En effet, l'examen des gonades, et particulièrement des grappes ovariennes des femelles, permet d'établir si la reproduction est continue ou discontinue au cours du cycle annuel.

Les résultats sont démonstratifs chez les deux espèces qui ont fourni le plus de données : *Aphyosemion cameronense* et *Epiplatys aff. sangmelinensis*. Il existe deux périodes annuelles où la reproduction diminue ou cesse : la petite saison sèche en janvier et la grande en juin-septembre. En 1977 les femelles eurent peu ou pas d'œufs en formation pendant cette période, alors que toutes les femelles en avaient le reste de l'année (fig. 14). Mais, fait inexplicable, ce rythme fut beaucoup moins net l'année suivante.

En ce qui concerne les *Diapteron*, la reproduction est continue. Nous retrouvons, régulièrement dans tous les lots de femelles, entre 60 et 70 % des individus avec des œufs en formation, ceci à tous les mois de l'année.

L'arrêt de la reproduction des vertébrés de forêt équatoriale pendant la grande saison sèche est assez général sur notre terrain d'étude (la petite saison sèche, au contraire, correspond à une période de reproduction très active). Ces variations ont pu dans certains cas être expliquées par des fluctuations de disponibilité alimentaire (Charles-Dominique, 1971). On peut supposer que la raréfaction des insectes en saison sèche conditionnerait également des oscillations dans la reproduction des Cyprinodontes, et on a donc recherché si l'arrêt saisonnier de la reproduction pouvait être mis en corrélation avec une raréfaction de leur nourriture. Il existe dans notre matériel des éléments permettant de rechercher si une telle corrélation existe ou non. En effet, en même temps qu'étaient examinées les gonades, l'importance du contenu stomacal de chaque sujet a fait l'objet d'une évaluation quantitative. Ces données, d'interprétation délicate, ne montrent pas de variations parallèles aux fluctuations de la reproduction, la prise alimentaire restant stable au cours de l'année. Il est donc possible

que ces fluctuations répondent à des rythmes internes. En effet, il semble qu'elles se maintiennent en captivité (*obs. pers.*) chez les deux espèces où elles ont été notées dans la nature.

3/ LA PÉRIODICITÉ DES PONTES

Pendant la saison de reproduction, les pontes sont-elles continues, les œufs étant émis un par un, jour après jour, ou bien les œufs sont-ils émis par « bouffées », séparées par des périodes plus ou moins longues sans ponte ?

Les stades de développement des œufs dans les grappes ovariennes des sujets sauvages suggèrent que les deux systèmes existent, le premier étant l'apanage des *Diapteron*, d'*Epiplatys* et d'*Hylopanchax*, le second celui des autres genres. En effet, chez les trois premiers, les œufs en formation présentent dans la

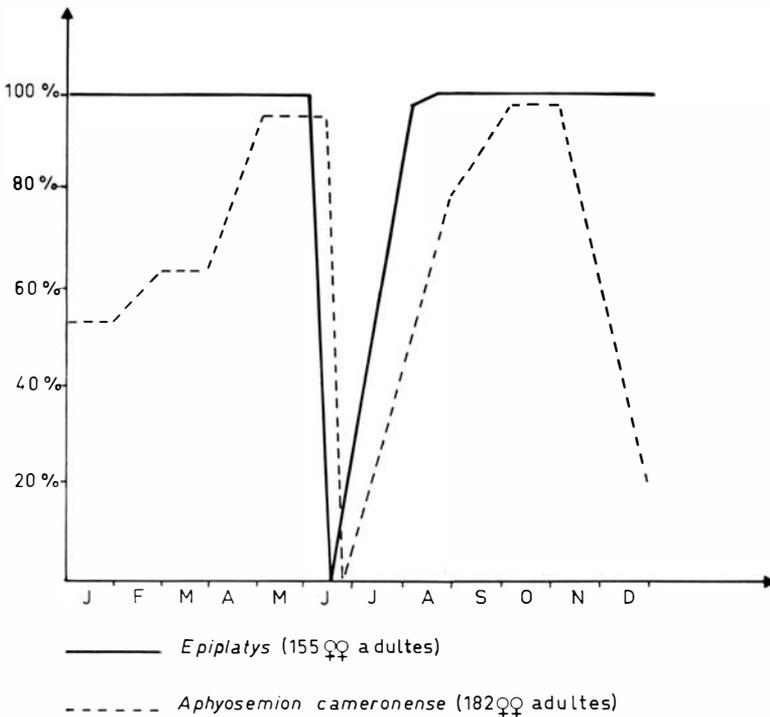


Figure 14. — Cycles saisonniers de la reproduction chez *Epiplatys* aff. *sangmelinensis* et *Aphyosemion camerounense*. Ces données portent sur l'examen des grappes ovariennes des femelles collectées à intervalles d'un mois pendant un an (1977). La reproduction marque un arrêt annuel en grande saison sèche (juin-août), avec, en plus chez *A. camerounense*, une baisse considérable de la reproduction en petite saison sèche (décembre à mars). A noter qu'on a retrouvé dans les collectes 1978-1979 la même évolution saisonnière de la reproduction, mais avec des « pics » moins nets, 30 % des femelles montrant des oocytes en juillet-septembre.

grappe ovarienne des stades de développement étagés, tandis qu'ils sont tous au même stade chez les seconds. L'observation en aquarium avec prélèvement quotidien des œufs, a confirmé cette remarque. Chez les couples reproducteurs isolés, les femelles adultes de *Diapteron* pondent en moyenne 1 œuf par jour, en continu avec des pauses de quelques jours tous les 8-10 jours ; les *Epiplatys* pondent de 1 à 3 œufs par jour, en continu également. *Raddaella batesi* et *Aphyosemion hertzogi* pondent, en une

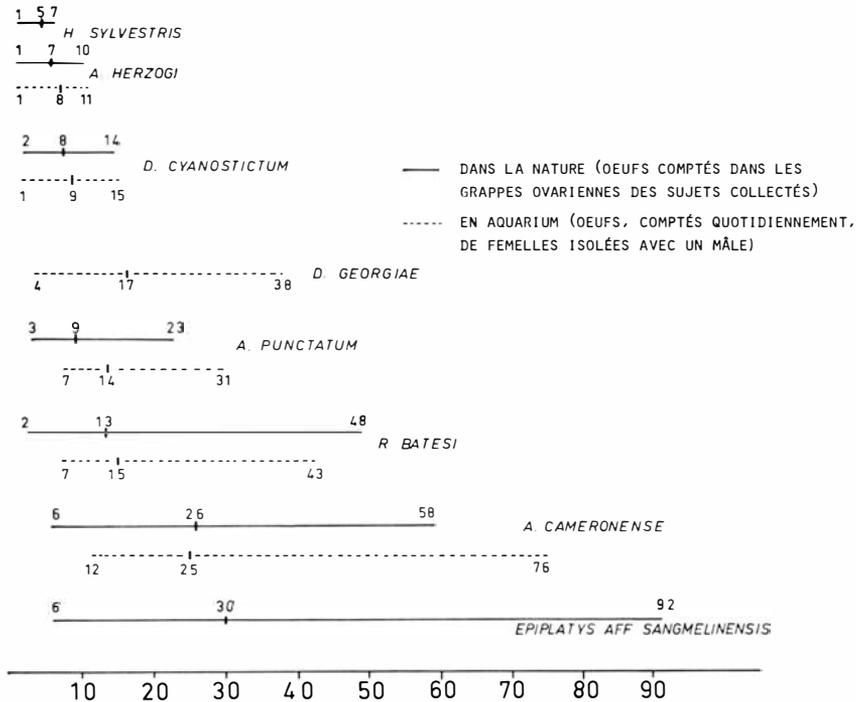


Figure 15. — Nombre d'œufs pondus, au cours de chaque série de pontes, par les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo. De gauche à droite : nombre minimum d'œufs par femelle, nombre moyen et nombre maximum.

fois, de 8-15 œufs tous les 8-10 jours, et *Aphyosemion cameronense* et *A. punctatum* une ponte variant de 30 à 75 œufs tous les 25-30 jours.

4/ IMPORTANCE DES PONTES ; TAILLE DES ŒUFS

Les calculs faits à partir des données que je viens d'exposer montrent que ces rythmes différents aboutissent au même résultat, les femelles adultes pondant au cours d'un cycle annuel sensiblement le même nombre d'œufs chez toutes les espèces. Ce nombre se situe entre 200 et 300. Des stratégies différentes dans les séquences temporelles d'émission des œufs n'ont donc pas

modifié le nombre global d'œufs émis annuellement, nombre qui reste étonnamment stable chez toutes les espèces du peuplement.

Ces données sont valables pour les seules femelles adultes. On retrouve, en effet, chez les Cyprinodontes la règle s'appliquant à la plupart, sinon à tous les poissons, qui veut que le nombre d'œufs émis soit fonction de la taille de la femelle. Le rapport taille/nombre d'œufs en formation a permis d'établir des courbes (cf. celle d'*Epiplatys*, fig. 16) prouvant la régularité du phénomène chez les Cyprinodontes.

Nous avons tout naturellement considéré au début de cette étude que certains Cyprinodontes comme les *Diapteron*, qui pondent en moyenne un œuf par jour, seraient à ranger dans les espèces à stratégies K, tandis que certains *Aphyosemion*, qui peuvent en pondre plus de cinquante à la fois, seraient plutôt des espèces à stratégie r. L'analyse des rythmes d'émissions montre que cette classification reposerait sur une illusion. En fait, comme indiqué plus haut, le nombre d'œufs émis, fonction de la taille de la femelle, est analogue chez toutes les espèces. C'est seulement le rythme de l'émission qui diffère.

Et, cependant, l'investissement parental n'est pas égal chez toutes, en ce sens que le poids de matière investi dans chaque œuf varie considérablement suivant les espèces. En poids sec, l'œuf d'*Aphyosemion hertzogi* est près de 3 fois plus lourd que celui de *punctatum*. On remarquera que ce sont les espèces qui

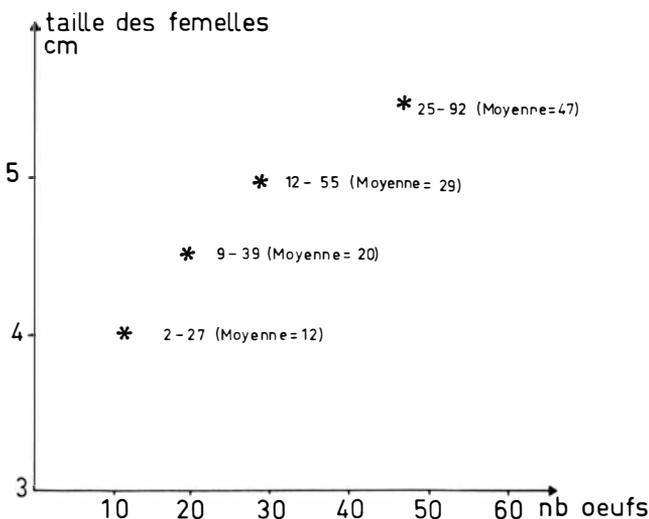


Figure 16. — Rapports de la taille et du nombre d'oocytes chez les femelles de *Epiplatys aff. sangmelinensis* (cas pris à titre d'exemple). Chez les Cyprinodontes, le nombre d'œufs croît avec la taille des femelles. Ainsi, chez 155 femelles collectées d'*Epiplatys*, à une taille de 3-4 cm correspond une moyenne de 12 oocytes. Pour une taille de 5-5,5 cm, ce nombre passe à 47.

pondent quotidiennement, ou peu d'œufs à la fois, mais à intervalles rapprochés, qui émettent de gros œufs, et celles qui pondent un grand nombre d'œufs à la fois, à intervalles espacés, qui émettent les plus petits (fig. 17).

Cet exemple illustre la difficulté d'utilisation de la notion de stratégie *r* et *K*. En fait, cette notion ne s'applique pas aux Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo. Les espèces qui investissent beaucoup dans chaque œuf en émettent globalement autant que celles

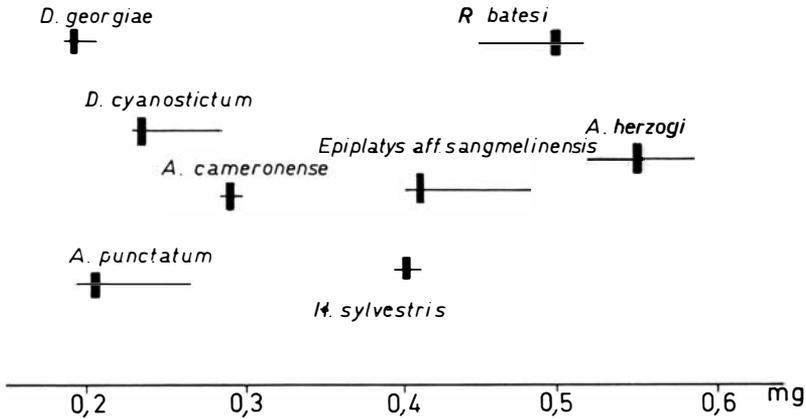


Figure 17. — Poids des œufs chez les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo, Gabon. Le volume des œufs varie considérablement, au niveau spécifique, chez ces poissons. Ce tableau traduit, en poids de matière sèche, ces différences (données pour chaque espèce obtenues sur 10 œufs). Ainsi, *A. herzogi* investit plus du double, en poids sec, dans son œuf, que ne le fait l'espèce sympatrique de taille analogue, *A. punctatum*. Ces différences peuvent être corrélées à des stratégies distinctes de reproduction.

qui y investissent relativement peu. C'est la variation des rythmes d'émission des œufs qui a été une voie de différenciation dans la reproduction des espèces, mais cette variation ne paraît pas affecter la productivité globale de chacune d'elle par rapport aux autres.

5/ LA DURÉE DE L'INCUBATION

Cette durée est la même pour toutes les espèces : 17-18 jours de développement embryonnaire à 22° C. Mais ce développement ne commence pas toujours aussitôt après la ponte, et l'éclosion ne se place pas nécessairement à la fin du développement embryonnaire (fig. 18).

6/ LES PHÉNOMÈNES DE DIAPAUSE DES ŒUFS

Ces phénomènes sont bien connus chez les Cyprinodontes « annuels », qui habitent les mares tropicales dont une saison sèche entraîne le dessèchement prolongé. Les œufs de ces espèces

peuvent passer de nombreux mois « à sec », l'éclosion des alevins étant déclenchée par le contact de l'eau qui recouvre l'habitat au début des pluies (Simpson, 1979).

Bien que la justification évolutive d'un tel phénomène n'existe pas dans le bassin de l'Ivindo où les marigots forestiers ne s'assèchent jamais, j'ai cependant testé, par curiosité, les capacités de diapause des œufs des différentes espèces. Les résultats illustrent la variation interspécifique, et même intraspécifique, des phénomènes liés à la reproduction chez les Cyprinodontes.

La méthode utilisée a consisté à prélever des œufs après la ponte, à les placer dans de la tourbe humide, et à les examiner tous les 15-18 jours pour connaître le degré de développement de l'embryon (à noter que le développement de celui-ci est identique dans l'eau et la tourbe humide). J'ai également testé chez ces mêmes œufs les capacités d'« attente » chez l'embryon entièrement formé, en le maintenant dans de la tourbe humide après la date de l'éclosion. Tous les 15 jours, un certain nombre de ces œufs incubés furent retirés des lots expérimentaux et testés quant à leur capacité de donner naissance à des alevins, jusqu'à ce que meurent les derniers embryons maintenus en attente.

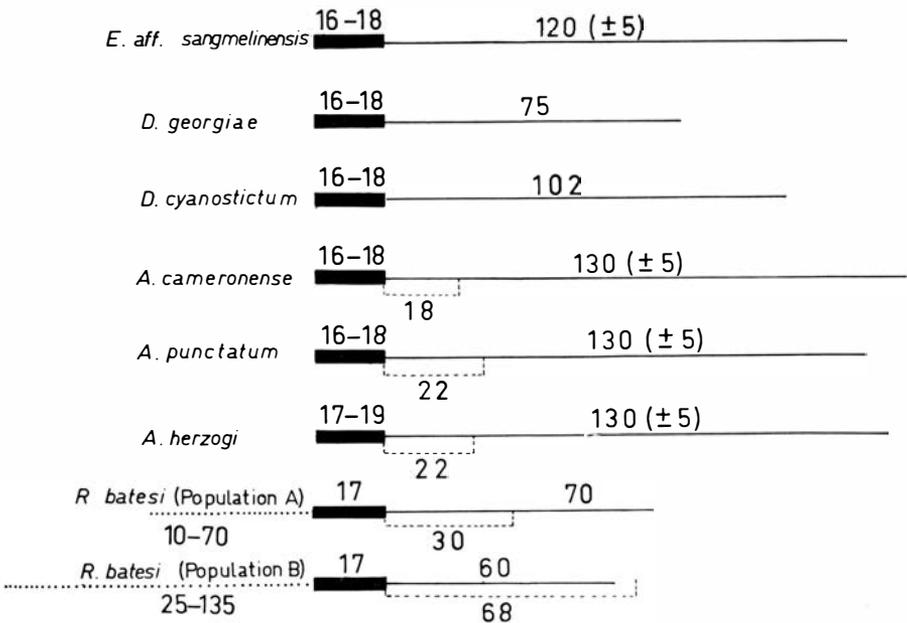


Figure 18. — Séquences de la reproduction chez les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo (en aquarium). En trait épais, durée en jours de l'incubation (à 22° C) ; en tireté, durée de la diapause post-incubatoire facultative ; en pointillé, durée de la diapause pré-incubatoire obligatoire ; en trait fin, durée de l'intervalle entre la naissance et la ponte du premier œuf chez les femelles.

Les diapauses pré-incubatoires n'existent que chez *Raddaella batesi*. Elles sont facultatives ; certains œufs n'ont montré un début de développement qu'après 5 mois de diapause. D'autres, provenant des mêmes femelles pondus au même moment, dans un même aquarium, et incubés dans les mêmes conditions de milieu, ont montré un développement quasi immédiat. Environ 60 % des quelques 600 œufs dont nous avons suivi le développement embryonnaire commencèrent ce développement après 30-40 jours de diapause. Les très longues diapauses pré-incubatoires ont été le fait d'œufs provenant de femelles sauvages de la station de Behoko. Il semblerait qu'il existe à ce point de vue de notables différences entre les souches, et que le déterminisme de la diapause des œufs chez *R. batesi* soit génétique, avec néanmoins une forte variabilité individuelle des embryons issus d'une même ponte par une même femelle. Autrement dit, il y aurait possibilité d'une programmation variable des œufs quant à la diapause pré-incubatoire, et ceci à l'intérieur d'une même ponte.

Aucune des autres espèces n'a montré de diapause pré-incubatoire. L'embryon se développe aussitôt après la ponte, et arrive au stade de l'éclosion après 17-18 jours (fig. 18).

Un œuf arrivé à ce stade, quelle que soit l'espèce, éclot quand on le plonge dans l'eau. Toutefois, si l'on diffère cette opération, il peut se maintenir vivant, et garder ses capacités d'éclosion plus ou moins longtemps suivant les espèces. Cette résistance à l'attente « à sec » de l'alevin à éclosion, est maximale chez *R. batesi* (maximum 70 jours). Elle est moyenne chez les *Aphyosemion* (maximum 23 jours), et faible chez les *Diapteron* et *Epiplatys* (maximum 5 jours). A noter que nous avons vérifié qu'un œuf de *Cyprinodonte* à éclosion peut être desséché expérimentalement jusqu'à perdre 50 % de son poids, tout en gardant la capacité de produire un alevin viable.

La variabilité des stratégies de reproduction selon les espèces est encore ici patente. Le cas le plus aberrant est évidemment celui de *R. batesi*. Le fait, pour les œufs d'une même ponte, de commencer leur développement embryonnaire à des dates espacées, assure probablement un étalement des risques dans le temps, tandis que la possibilité d'une éclosion retardée quand le biotope devient impropre à la vie des alevins permet au contraire la conservation de la ponte et une recolonisation immédiate du milieu quand les conditions redeviennent favorables. Nous verrons plus loin que ces diapauses sont probablement liées chez *R. batesi* à l'exceptionnelle brièveté de la vie chez ce poisson.

7/ DÉVELOPPEMENT, MATURITÉ SEXUELLE ET LONGÉVITÉ

On retrouve ici la même opposition entre *R. batesi* et les autres Cyprinodontes. La croissance de *R. batesi* est très rapide, les alevins atteignant 2 cm à l'âge de 30 jours. Les mâles prennent

leur livrée de noce entre 35 et 45 jours, et les femelles commencent à pondre vers 2 mois, bien avant d'avoir atteint la taille adulte. Le renouvellement des générations peut donc être accéléré, encore qu'il soit, dans la majorité des cas, tempéré par la diapause des œufs. Inversement, la durée de vie est relativement brève : une trentaine d'individus conservés en aquarium sont tous morts entre 15 et 18 mois, ayant atteint une grande taille, mais montrant à partir de 14 mois des signes évidents de sénilité (on ne rencontre aucun individu aussi grand, ou sénile, dans la nature).

Chez toutes les autres espèces, la croissance est plus lente. La maturité sexuelle est atteinte à l'âge de 120-130 jours, un peu plus vite chez les morphes de *Diapteron* (75-102 jours). Les longévités constatées en aquarium ont été de 3 ans chez *Aphyosemion camerunense* et *hertzogi*, de 3 ans 1/2 chez *A. punctatum*, de 4 ans chez *Epiplatys* sp. et de 5 ans chez *Diapteron* (± 2 mois).

8/ LES FACTEURS SOCIAUX RÉGULATEURS DE LA REPRODUCTION

La régulation sociale de la reproduction chez les Cyprinodontes est bien connue (Borowski, 1973 et 1978). Chez les espèces du Bassin de l'Ivindo, des expériences poursuivies en aquarium ont montré de façon claire qu'il existait aussi une régulation comportementale de la reproduction dans le groupement intraspécifique (travail à paraître). Cette régulation aboutit en général à l'élimination des mâles dominés.

Mais ces expériences ont également montré un phénomène plus inattendu, à savoir l'existence de régulations au niveau interspécifique. La présence d'une espèce dans un aquarium inhibe en effet la reproduction d'une autre, et réciproquement. L'exclusion territoriale d'une espèce par les phéromones d'une autre a déjà été décrite chez des Cyprinidés (Bloom et Perlmanter, 1978). Nous n'anticiperons pas ici sur les résultats d'expériences encore en cours. Mais les premiers résultats obtenus sont importants dans l'optique de l'organisation du peuplement et nous nous devons d'en faire mention.

Ils montrent, en effet, une incompatibilité entre espèces à l'intérieur des genres. Plusieurs espèces d'*Aphyosemion* dans un même aquarium s'inhibent mutuellement et aucune ne s'y reproduit. Mais il n'existe aucune inhibition entre genres différents. *Aphyosemion*, *Raddaella* et *Epiplatys* se reproduisent en promiscuité dans de grands aquariums à condition que chaque genre ne soit représenté que par une espèce unique. Il semble que le mélange d'individus d'un même genre bloque la ponte chez les femelles ; ce blocage peut être rapidement levé (en quelques jours, en général), dès qu'on isole un couple monospécifique dans de l'eau « neuve ». Nous n'avons pas décelé de « dominance » d'une espèce qui lui permettrait de se reproduire elle-même tout en inhibant ses voisines.

Cependant, il semble bien que, dans la nature, une espèce puisse, en milieu fermé, inhiber toutes les autres à son profit, ce qui expliquerait la présence régulière dans les mares d'importantes populations strictement monospécifiques. Comme l'espèce formant ces populations varie dans le temps et l'espace, il semblerait que joue ici la dominance du premier établi. Dans les milieux périodiquement remaniés et recolonisés par ces poissons, tout se passe comme si la première espèce qui parvient à structurer une population empêche l'établissement des autres dans le même micro-milieu. Le médiateur de l'inhibition est probablement chimique. Les communications chimiques entre individus sont bien connues chez les poissons (Bardach et Todd, 1970). Saglio (1979) a synthétisé nos connaissances sur l'action des phéromones sur la reproduction des poissons. Greene (1970) a mis en évidence l'existence chez les Cyprinidés d'un facteur chimique capable d'inhiber la fraie. C'est un phénomène de ce type qui détermine très probablement les inhibitions ci-dessus décrites chez les Cyprinodontes. Mais le fait nouveau est que l'action inhibitrice est plurispécifique, c'est-à-dire qu'elle peut toucher non seulement l'espèce émettrice mais aussi l'ensemble des espèces voisines congénériques. On aboutit ici, comme à la fin de la plupart des autres parties de ce travail, à la même conclusion : c'est au niveau du peuplement que s'opèrent les régulations éthologiques, écologiques et physiologiques des Cyprinodontes. Les espèces prises une par une ne sont, en quelque sorte, que les pions interchangeables d'un même jeu. La biologie générale de ces poissons ne peut être comprise qu'à travers l'étude de leurs peuplements.

B) VARIATIONS DANS LA STRUCTURE DES POPULATIONS

1°) LES CLASSES D'ÂGE

Il est assez facile de connaître à un moment précis la structure d'une micro-population habitant une mare fermée (Tabl. IV). Mais les données obtenues ainsi ne peuvent être extrapolées dans le temps et l'espace. L'expérience m'a montré qu'en quelques mois la structure d'une population, petite et bien localisée, peut se modifier complètement (fig. 10). Par exemple, un premier sondage ne révèle la présence que d'adultes, le second que de juvéniles. Cette structure est régulièrement différente dans les très petits affluents, les bordures de cours d'eau et les mares fermées. Les modifications ne paraissent pas liées aux saisons. Il est donc impossible de déduire des règles générales à partir de données aussi hétérogènes, d'autant que la taille d'un poisson ne donne pas nécessairement une indication précise sur son âge ni son statut (cas des petits affluents colonisés par des adultes nains).

Ce que l'on peut dire, c'est que le pourcentage des juvéniles par rapport aux adultes, avec lesquels ils restent groupés, est étonnamment bas. Ce dernier a toujours été inférieur à 50 % des

TABLEAU III

Structures de micro-populations monospécifiques en milieu fermé.

	Nombre d'alevins de 5 à 15 mm (âge évalué : 30 à 60 jours)	Nombre de juvé- niles de 15 à 30 mm (âge évalué : 60 à 120 jours)	Nombre d'adultes de 30 à 52 mm (âge évalué : de 4 à 36 mois)
<i>A. hertzogi</i> Mares pêchées inté- gralement le 12 février 1978	52	32	43
<i>A. punctatum</i> Mares pêchées inté- gralement le 11 décembre 1979	27	19	19

alevins visibles (de plus de 5 mm) dans les groupes sociaux recensés *in natura*. Le pourcentage de subadultes, poissons de 2-3 cm, est variable suivant le moment ou la station ; ils peuvent être majoritaires dans certains cas. Mais c'est la classe des adultes jeunes qui est en général majoritaire, tandis que le nombre de grands adultes varie considérablement, leur absence étant fréquente.

En regroupant les données hétérogènes obtenues sur le terrain et en les confrontant aux mensurations prises sur les spécimens récoltés, il apparaît que chez toutes les espèces, se trouve réalisé un certain équilibre entre les classes d'âge. De ce fait, les chances de survie jusqu'à l'âge adulte d'un alevin d'une taille de 5 mm seraient très supérieures à celles rencontrées chez les poissons en général.

On trouvera ci-contre (fig. 19), pour quatre espèces collectées en nombre, les diagrammes des classes de taille établies d'après les mensurations des spécimens sexuellement adultes. La répartition des classes de taille est relativement uniforme chez toutes les espèces. Le maximum d'individus dans les populations est constitué par de petits adultes. Il y a une brusque chute du nombre des individus quand on passe de la taille « petits adultes » à celle de « grands adultes », et c'est apparemment à ce stade que beaucoup d'individus disparaissent. Les grands adultes (qui ne sont pas nécessairement vieux) n'en jouent pas moins un rôle important, car ils comptent les mâles dominants et les femelles porteuses du plus grand nombre d'oocytes.

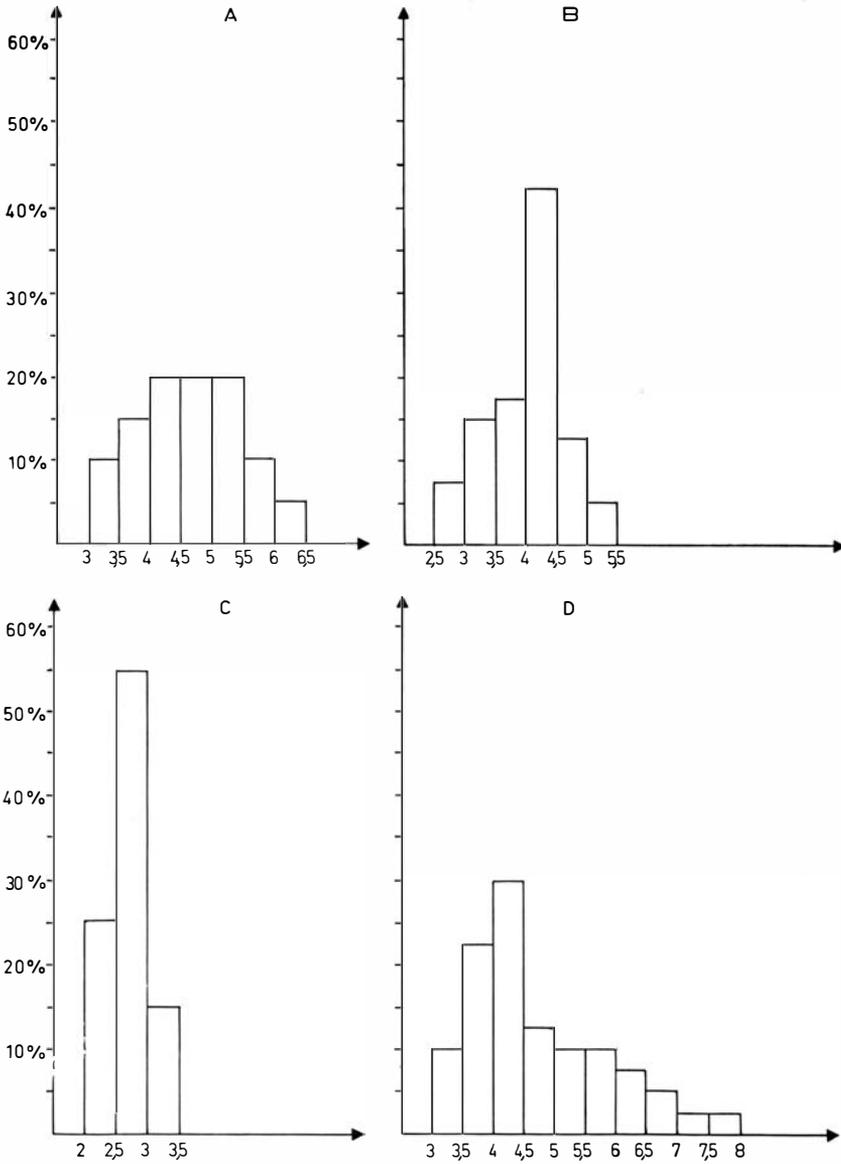


Figure 19. — Structure des populations, exprimée par la taille (cm) des individus sexuellement adultes chez 4 espèces appartenant à 4 genres différents :

- A) *Epiplatys aff. sangmelinensis* (569 individus).
- B) *Aphyosemion cameronense* (674 individus).
- C) *Diapteron cyanostictum* (320 individus)
- D) *Raddaella batesi* (238 individus).

C) LE SEX-RATIO

Le décompte des individus adultes capturés dans la nature et dont le sexe a été relevé, a donné :

<i>Epiplatys aff. sangmelinensis</i>	234 ♀♀ - 216 ♂♂
<i>Diapteron</i> (morphes <i>cyanostictum</i> et <i>georgiae</i>)	185 ♀♀ - 450 ♂♂
<i>Raddaella batesi</i>	382 ♀♀ - 335 ♂♂
<i>Aphyosemion cameronense</i>	1 154 ♀♀ - 678 ♂♂
<i>Aphyosemion hertzogi</i>	130 ♀♀ - 120 ♂♂
<i>Aphyosemion punctatum</i>	429 ♀♀ - 231 ♂♂
<i>Hylopanchax sylvestris</i>	23 ♀♀ - 21 ♂♂

Le sex-ratio est équilibré dans les genres qui vivent en promiscuité ou en groupes multi-mâles, *Epiplatys*, *Raddaella* et *Hylopanchax*. Chez les *Aphyosemion*, qui vivent en harems, il est déséquilibré en faveur des femelles chez *punctatum* et *cameronense*, mais équilibré chez *hertzogi*. La structure sociale intervient-elle pour limiter le nombre des mâles ? L'expérimentation en aquarium permet de répondre par l'affirmative. Quand on maintient des groupes de *punctatum* dans de faibles volumes d'eau le mâle dominant élimine les autres.

Mais chez *hertzogi*, qui forme des groupes de mâles célibataires à l'écart des harems, le sex-ratio reste équilibré dans la population (fig. 8).

En ce qui concerne les *Diapteron*, le déséquilibre marqué en faveur des mâles dans nos collections ne traduit peut-être qu'un artefact dû au mode de capture ; en effet, les femelles adultes sont plus petites que les mâles, et certaines d'entre elles ont pu passer à travers les mailles du filet utilisé. La reproduction en aquarium donne un léger avantage numérique aux mâles, mais nettement inférieur à celui qui existe chez les individus collectés à l'épuisette.

En résumé, dans la nature, le déséquilibre du sex-ratio en faveur des femelles traduirait simplement le résultat de comportements agonistiques entre mâles. Ce déséquilibre est relativement faible et ne touche guère que deux espèces d'*Aphyosemion*.

On notera qu'en aquarium il arrive fréquemment qu'une paire d'individus ne produise que des jeunes d'un seul sexe. Ainsi, dans notre élevage, une souche d'*Epiplatys* et une souche de *Diapteron* (morphe *fulgens*) ne produit que des mâles, tandis qu'une souche d'*A. cameronense* n'a produit que des femelles. De nombreux exemples similaires ont été relevés par les aquariophiles chez des Cyprinodontes africains variés. On peut produire expérimentalement des changements de sexe chez les alevins de Cyprinodontes en mélangeant à l'eau des aquariums, soit des œstrogènes, soit des androgènes (Ohno, 1976). Cependant, il semble que les facteurs, génétiques ou externes, qui déterminent sans l'intervention d'un expérimentateur le déséquilibre du sex-ratio chez les alevins

de poissons nés en aquariums, reste inconnu (Streisinger *et al.*, 1981). C'est dans les conditions de captivité qu'il faudra rechercher ces facteurs, puisque, dans la nature, le déséquilibre du sex-ratio semble ne pas exister, au moins jusqu'au stade subadulte.

D) FACTEURS ÉCOLOGIQUES EXTERNES LIMITANT LES POPULATIONS

Le nombre des individus récoltés l'estomac vide ou plein paraît sans rapport avec la saison et le lieu de collecte. Ceci va contre l'existence d'une période critique quant à la nourriture disponible. Trois autres facteurs sont susceptibles de jouer un rôle dans la dynamique de la population : le cannibalisme, la prédation et le parasitisme.

1/ LE CANNIBALISME

Les aquariophiles qui élèvent des Cyprinodontes imputent au cannibalisme la fréquente disparition des alevins dans le bac d'élevage où ils se trouvent mélangés avec des adultes. Il n'est pas exclu que le cannibalisme se produise en captivité, encore que personnellement nous ne l'ayons jamais observé. Mais ce phénomène ne paraît pas exister dans les populations sauvages de Cyprinodontes du Haut Ivindo. En effet, les quelques 3 000 contenus stomacaux que nous avons analysés ne contenaient aucun reste de poisson, Cyprinodonte ou autre, mais exclusivement des invertébrés. La présence régulière d'alevins groupés autour des adultes rend également peu plausible le cannibalisme intraspécifique des Cyprinodontes *in natura*.

2/ LES PRÉDATEURS ET LES PARASITES

Les marigots sont l'habitat spécifique d'un mammifère : le *Potamogale velox*, sorte de musaraigne géante prédatrice de crustacés et de poissons. Dans les estomacs de cet Insectivore, ont été identifiés par Géry les restes de poissons appartenant à presque tous les groupes représentés dans le marigot : Characoïdes, Cypriidés, Siluridés, Cichlidés, *Ctenopoma*, *Mastacembelus*, *Grasseichthys* et Cyprinodontes (Dubost, 1965 et *comm. pers.*). La prédation du *Potamogale* sur ces derniers est prouvée, mais on ignore son impact réel. Un prédateur plus inattendu est un singe, le Mandrill, qui a été vu écopant systématiquement les trous de la station PK XI et se nourrissant des *A. punctatum* qui les habitent (Jouventin, 1975).

Les oiseaux ne comptent aucune espèce ichtyophage liée régulièrement aux marigots. Ce milieu est exploité par un seul oiseau, l'Ibis *Lampribus rara* qui capture surtout les vers des zones envasées (Brosset et Erard, 1976). Les martin-pêcheurs piscivores se localisent préférentiellement sur les rives des cours d'eau plus larges. L'action des oiseaux pourrait cependant être importante, non pas tant comme prédateurs que comme vecteurs de parasites

dont les Cyprinodontes sont les hôtes intermédiaires. Il a été identifié chez des *A. punctatum* massivement infestés de parasites et provenant de la station PK XI des métacercaires de Strigéides, trématodes parasites d'oiseaux et de Carnivores, et des larves de *Contraecum*, nématodes parasites d'oiseaux (Chabaud, *comm. pers.*). Le comportement anormal, louvoyant en surface, de ces poissons, en ferait des candidats tout désignés pour une capture facile de la part de prédateurs de poissons. A noter que les sujets hyperparasités provenaient tous de populations exceptionnellement denses.

On ne sait rien de l'action possible des amphibiens et des serpents. La prédation par ceux-ci, quand elle existe, est probablement faible. A côté des têtards de nombreuses espèces terrestres ou arboricoles qui se développent dans les marigots, le biotope à Cyprinodontes est celui du Pipiidae, *Hymenochirus cameronsis*, amphibien purement aquatique. Mais l'espèce n'est pas prédatrice de poissons : dans nos aquariums, *Hymenochirus* et Cyprinodontes ont cohabité pendant plusieurs années sans dommage pour ces derniers. Comme pour les oiseaux, l'action des amphibiens sur les populations de Cyprinodontes pourrait s'exercer par le biais des parasites. Des *A. cameronsense* de la station Otonbeka habitant des mares fermées étaient infestés de larves de Kathlanides, nématodes parasites d'amphibiens (Chabaud, *comm. pers.*).

Les marigots sont peuplés de larves de dytiques et d'odonates, de nêpes et de ranâtres, dont la prédation sur les alevins est possible, mais non prouvée. J. Legrand, au cours de plusieurs années d'étude des insectes aquatiques peuplant les marigots du Bassin de l'Ivindo, n'a rien constaté de cet ordre. Notre seule observation de prédation d'un Cyprinodonte par un arthropode est la suivante : alors que nous étions occupé à vider une mare d'un diverticule de la station Otonbeka, une grosse araignée embusquée dans les feuillages plongea et captura sous nos yeux un *A. cameronsense* d'environ 2,5 cm de long. La prédation des *Aphyosemion* par les araignées avait déjà été consignée (Schmitt, d'après Huber, 1978). S'agit-il d'un comportement habituel ? Nous ne pouvons l'affirmer.

Contrairement à ce qui existe dans les ruisseaux des zones tempérées et froides, où les petits poissons sont l'objet d'une prédation intense par les plus gros, aucun poisson carnassier ne paraît consommer habituellement de Cyprinodontes. La raison en est, comme nous l'avons déjà exposé, que les premiers se localisent invariablement dans des eaux plus profondes que celles fréquentées par les derniers. Les petits poissons carnivores, Cichlidés et *Hepsetus odoe* juv., capturés au voisinage des stations à *Aphyosemion*, avaient exclusivement dans l'estomac, les premiers des crevettes, les seconds des poissons variés, mais aucun Cyprinodonte. L'évolution comportementale des Cyprinodontes vers

l'utilisation pour leur sécurité, des couches d'eau très peu profondes, est attestée par le fait que le poisson effrayé ne prend pas le large, mais se réfugie invariablement contre les berges, et peut même, en cas de très forte perturbation, sortir spontanément de l'eau et s'éloigner en sautant sur le sol jusqu'au prochain trou d'eau (L.Ph. Knoepffler et *obs. pers.*).

En résumé, les Cyprinodontes font l'objet d'une prédation variée mais probablement faible. Ils n'ont peut-être que des prédateurs occasionnels. L'infestation par des parasites dont les hôtes définitifs sont des mammifères, des oiseaux et des amphibiens, implique toutefois leur capture par des représentants de ces différentes classes de vertébrés. Les quelques données en notre possession laissent soupçonner que le parasitisme pourrait être, plus que la prédation, l'agent régulateur des populations de Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo. Comme il a été indiqué, les spécimens hyperparasités que nous avons disséqués provenaient tous de populations anormalement denses : station P X-II pour *A. punctatum*, station Otonbeka pour *A. cameronense*. Dans ce cas, les femelles adultes ne montraient aucun œuf en formation et paraissaient stériles.

Le parasitisme pourrait donc être, avec le comportement social, un des facteurs de régulation de la dynamique du peuplement. Mais les infestations massives constatées étaient le fait de parasites spécifiques d'amphibiens, d'oiseaux et de mammifères dont les Cyprinodontes ne sont que des hôtes intermédiaires. L'intégration nécessaire du parasitisme des Cyprinodontes à un cycle incluant ces organismes terrestres est prouvé par le fait que, chez les individus nés en captivité, le parasitisme semble complètement absent. Aucun cas visible ne s'est manifesté sur les quelques 2 000 individus élevés à Brunoy, eux-mêmes issus de populations où les infestations parasitaires se détectent dans certains cas par simple examen visuel des individus sauvages. Le parasitisme chez les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo serait donc, comme leur alimentation, dépendant non pas du milieu aquatique mais du milieu forestier terrestre.

CONCLUSIONS

Les Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo peuvent bien être considérés comme un peuplement de vertébrés forestiers. Forestiers, ils le sont par leur biotope, leur place dans la chaîne alimentaire et la nature de leurs adaptations. Les caractères physico-chimiques de l'eau qui sert de support : niveaux et débits, température, pH, sont entièrement dépendants de la forêt. La présence et l'abondance de ces poissons est fonction de l'importance et de la distance des masses de feuillages qui surplombent l'eau. Les besoins trophiques sont presque entièrement couverts par des organismes forestiers, fourmis et araignées qui tombent du feuil-

lage dans l'eau. Seul fait exception le genre *Diapteron*, qui se nourrit d'animalcules aquatiques ; mais ces derniers dépendent eux-mêmes des feuilles tombées qui pourrissent dans l'eau ; de ce fait, les *Diapteron* dépendent aussi, bien qu'indirectement, de la production forestière. Les prédateurs connus sont des vertébrés et invertébrés terrestres, et les parasites, qui paraissent jouer un rôle important dans la dynamique des populations, ont pour hôtes définitifs des vertébrés surtout terrestres, amphibiens, oiseaux et mammifères, les Cyprinodontes n'étant que des hôtes intermédiaires. Quand, dans le Bassin de l'Ivindo, la forêt primaire disparaît, par accident ou par la main de l'homme, l'élimination de la faune de Cyprinodontes est immédiate et totale. Cette faune est donc bien un élément à part entière de l'écosystème forestier équatorial.

Cette constatation conduit à se poser la question suivante : retrouve-t-on chez ces Cyprinodontes les traits écologiques communs aux peuplements de vertébrés supérieurs ayant fait l'objet de recherches en forêt équatoriale ? Rappelons que les plus constants de ces traits sont : 1°) le nombre élevé d'espèces dans les peuplements ; 2°) une dynamique de population reposant sur un renouvellement lent des individus, avec une fécondité faible et une grande longévité des adultes ; 3°) une étroite imbrication de l'organisation du peuplement dans celui du système forestier général, et ceci sur de multiples plans (trophique, comportemental, parasitaire). L'écologie des Cyprinodontes se conforme-t-elle à ces traits communs aux mammifères et oiseaux des forêts équatoriales ? La réponse est affirmative. Le Bassin de l'Ivindo avec ses 8 espèces sympatriques paraît être, dans l'état actuel de nos connaissances, la région du monde où le peuplement de Cyprinodontes présente la plus grande richesse spécifique, les zones non forestières d'Afrique, d'Amérique et d'Asie tropicales n'étant habitées en général que par une ou deux espèces sympatriques (Huber, 1977). La dynamique des populations de ces poissons est conforme à celle des autres vertébrés forestiers : elle repose sur une fécondité très faible quant au nombre des œufs émis, un investissement important de réserves dans chaque œuf, et une forte longévité des individus, le nombre des adultes dans les populations étant exceptionnellement élevé pour des poissons. Enfin, comme nous l'avons exposé tout au long de ce travail, l'organisation du peuplement repose sur une dépendance très poussée vis-à-vis de l'écosystème forestier.

Pourquoi cet écosystème a-t-il été le théâtre, dans le Bassin de l'Ivindo, d'une radiation évolutive permettant la coexistence dans de mêmes biotopes d'espèces de Cyprinodontes aussi exceptionnellement nombreuses ? Les faits observés ne corroborent en aucune façon la théorie qui explique la multiplicité des espèces dans un même peuplement par la spécialisation extrême de celles-ci, aboutissant à un partage de l'espace écologique.

L'isolement de niches spatiales, temporelles ou trophiques n'existe pas entre ces poissons. A l'exception des *Hylopanchax* et *Epiplatys* qui fréquentent les courants, les espèces paraissent interchangeableables quant à leur localisation. Exception faite de *Diapteron*, elles mangent les mêmes proies. Leur taille et leur morphologie sont très voisines. Le taux de reproduction et la durée de l'incubation paraissent identiques chez toutes les espèces. A une exception près, leur vitesse de croissance et leur durée de vie sont du même ordre. L'existence de populations monospécifiques dans des mares fermées d'où elles semblent exclure les autres espèces par interférences chimiques, n'est probablement que le résultat d'une tactique à court terme, utilisée dans un milieu marginal et changeant. Cette tactique étant employée avec un égal succès par toutes les espèces d'un même genre ne peut donc en aucun cas être considérée comme une manifestation du principe d'exclusion, au moins au sens habituel du terme.

Comment peut donc s'expliquer la coexistence, dans un même biotope, d'espèces aussi voisines, de taille analogue, au régime identique, et dont les rythmes d'activité, le taux de reproduction, la croissance et la longévité sont les mêmes ?

La raison de cette coexistence d'espèces voisines de Cyprinodontes est probablement que ce groupe de poissons ne s'est pas diversifié sous la pression de la pénurie alimentaire, de la prédation ou de la compétition. Les facteurs évolutifs inducteurs de la spéciation et de la composition du peuplement ont probablement été constitués par les bouleversements répétés de type « catastrophe » que constituent le « balayage » du milieu par les crues violentes et subites, et le remaniement périodique de ces mêmes milieux par les éléphants. La très forte variation génétique qui caractérise cette famille de poissons, a pu constituer une base de départ aux phénomènes de dérive dans des micro-populations temporairement isolées à la suite de ces « catastrophes ». En l'absence d'une compétition territoriale et alimentaire bien nette, les espèces remises en contact ne sont pas éliminées ou spécialisées écologiquement, mais elles ont tout au plus aménagé leur coexistence en développant quelques divergences et inhibitions interspécifiques dans leurs stratégies de reproduction. L'organisation d'un peuplement de Cyprinodontes à un endroit et à un moment donné traduirait davantage le résultat des hasards de recolonisations consécutives à des « catastrophes », plutôt que l'effet d'un mécanisme répartiteur des niches entre compétiteurs potentiels. Des phénomènes assez voisins ont été décrits dans les peuplements de poissons coralliens (Sale, 1974, 1978 ; Sale et Dybdall, 1975).

On a pu discuter de la valeur de la notion de peuplement (Barbault, 1981). En guise de conclusion, nous constaterons que le cas des Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo illustre cette valeur dans un cas précis. Leur peuplement constitue un tout cohérent,

à défaut d'être organisé : groupe de poissons diurnes, voisins phylogénétiquement, habitant exclusivement les eaux très peu profondes des marigots, dépendant entièrement de la production forestière sur le plan trophique, à fécondité très basse, à variation génétique importante, dont les prédateurs et les parasites sont des organismes terrestres. Les modes d'occupation de l'espace, l'exploitation des ressources alimentaires du milieu et les structures sociales ne s'organisent pas au niveau de l'espèce mais à celui du peuplement. C'est le peuplement qui répond globalement aux contraintes du milieu, les espèces ayant un même type de réponse adaptative au même type de contrainte. La composition et l'évolution à long terme de ce peuplement de Cyprinodontes paraissent devoir s'expliquer non par la compétition interspécifique, mais par l'effet de « catastrophes » périodiques qui remanient le biotope électif et permettent à des espèces écologiquement similaires de se maintenir sans s'éliminer dans un même milieu. Ces phénomènes ne peuvent être appréhendés que par une étude globale du peuplement, non par celle des espèces considérées isolément.

SUMMARY

The structure and dynamics of the community of Cyprinodont fishes living in the forest creeks and pools of the Ivindo Basin (N.E. Gabon) have been studied for three consecutive years. Field observations have been supplemented by laboratory observations and experiments carried out in France for six years.

The abiotic and biotic parameters of the niche of the various species were studied. Samples were collected every month during three consecutive years in five different locations to ascertain the diet, the breeding cycle, and the demographic and social structures of the populations. The reproductive strategies, growth, longevity and social behavior were studied in laboratory conditions at Brunoy ; experiments were carried out to demonstrate how reproduction might be socially controlled in some species.

The main results of this study may be summarized as follows :

— Eight sympatric species of Cyprinodont fishes live in the forest streams of the Ivindo Basin ; their community remains fairly stable in composition over the years.

— The environmental conditions are very uniform in such forest creeks and pools. The black shallow waters are almost devoid of mineral and organic components. The water temperature remains stable (20-23° C) throughout the year. The water remains level, except for brief swellings. Primary production is almost nil.

— The only environmental requirement common to all sympatric Cyprinodont fishes is the presence of a thick foliage screen

close to the water surface, keeping the stream on the shade. Six of the species are usually found in still waters, and one in running waters, the last one can be found in both.

— All the Cyprinodont species, except those belonging to genus *Diapteron*, feed almost exclusively on small invertebrates falling from the overhanging foliage, mostly ants and spiders. No less than 49 species of ants have been identified in their stomach contents. This diet remains the same for all species, irrespective of the seasons and locations. *Diapteron* species have a different diet ; they feed on aquatic organisms only, which they hunt at dusk, whereas other sympatric Cyprinodonts are diurnal feeders.

— The spatial distribution of the community members is not apparently dependent on definite preferences of the various participating species, but is influenced by certain characteristics of the habitat. Social groupings of small-sized adults belonging to all the species of the community, all mixed together, are found in very small creeks, less than 3 cm deep. Large-sized individuals of several species usually occur together in the mainstream of the creek. Large monospecific social groups are restricted to pools.

— No regular, seasonal changes in community structure were noticeable. However, sudden swellings due to tropical storms, as well as changes in stream course produced by trampling by elephants, can completely change the community structure at a given locality within a very short time.

— The social groupings of the sympatric Cyprinodonts are extremely variable, ranging from monogamous pairs to unstructured promiscuous groupings as well as harems, multiple groups and unisexual groups. The social structure appears to be influenced more by local environmental conditions than by innate specific mechanisms.

— Whereas *Aphyosemion* and *Epiplatys* are somewhat seasonal in their reproduction, *Diapteron* breeds throughout the year. Egg size, as well as the rhythm of spawning, vary from species to species. An optional and long pre- and post-incubatory diapause can occur in the egg of *Raddaella batesi*. However, the length of incubation (17 days) and the average number of eggs produced per adult female per year (200 to 300) remain similar for all species.

— Sexual maturity is reached in most species at the age of 120 days and the maximum lifespan is 3 to 5 years. *R. batesi* matures earlier, when 60 days old, and becomes senescent when 16 to 18 months old. In all populations the sexually reproducing individuals are more numerous than the young ones. The adult sex-ratio is usually balanced, except for two harem-forming *Aphyosemion* species, among which females are more numerous than males.

— The Ivindo Basin Cyprinodont community is entirely dependent upon the rain forest ecosystem, and can be considered as one of its component parts. When the mature rain-forest is felled, the Cyprinodont community immediately disappears. Some of the ecological and behavioural characteristics of the terrestrial rain-forest vertebrates are also apparent in Cyprinodont fishes as illustrated by the high species diversity, low reproduction rate, prolonged lifespan and diverse social habits.

Obviously, the principle of competitive exclusion does not operate in the Ivindo Basin Cyprinodont community. The situation described here closely approximates the « interspecific lottery for living space » condition found by Sale (1978) in coral reef fishes. In our case, the « random factors » are represented by such « catastrophic » events as sudden and violent swellings of the streams or disturbance of the habitat by forest elephants. As a consequence of such random habitat changes, community structure can change drastically in the same habitat at different times, and vary in similar habitats at a given period. Whether such a situation can be related or not to the high phenotypic variability of these fishes and to the polymorphism of some of the species still remains an open question.

REMERCIEMENTS

Cette étude n'a pu être menée à bonne fin que grâce à des collaborations multiples, d'autant plus nécessaires que l'auteur n'est pas spécialiste des poissons.

Mon collègue L.Ph. Knoepffler m'a initié aux recherches dans les marigots du Gabon. Un certain nombre de données écologiques utilisées ont été réunies par J. Legrand, qui travailla pendant plusieurs années consécutives sur la biologie des invertébrés de ce milieu. Les collectes mensuelles de poissons ont été faites par Alfred Ekouara, technicien à l'I.R.E.T., dont je remercie le directeur, P. Posso, et le gérant, G. Michaloud, pour l'aide apportée.

MM. Legendre et Chauche m'ont appris comment élever des Cyprinodontes. M. H. Huber m'a grandement aidé, directement et par ses travaux, pour l'identification initiale des espèces qui font l'objet de ce travail.

R. Chabaud a identifié les parasites d'*Aphyosemion*. Y. Coineau a bien voulu s'astreindre à l'identification des invertébrés composant le régime des Cyprinodontes dans la nature. B. Darchen a assumé la tâche difficile d'identifier les cinquante espèces de fourmis trouvées dans les contenus stomacaux. M.J. Scheel m'a fait connaître ses travaux sur les caryotypes des espèces étudiées. Les uns et les autres m'ont fait bénéficier de leurs commentaires, appuyés sur leur grande expérience des groupes concernés.

Je dois aussi remercier les collègues qui ont bien voulu lire le manuscrit et me faire bénéficier de leurs critiques. J. Daget et F. Bourlière ont apporté à ce manuscrit des améliorations de fond et de forme. J. Géry s'est astreint à une lecture minutieuse du texte, auquel il apporta de judicieuses corrections, certaines particulièrement nécessaires dans le domaine de la systématique. Enfin, les commentaires de R. Barbault ont été des plus stimulants, et ont aidé à l'insertion d'une masse de faits dans un cadre explicatif cohérent.

Les tableaux et graphiques ont été dessinés par Mireille Charles-Dominique et les dessins de poissons par Sylvie Jouard. Le Laboratoire d'Ecologie générale du Muséum a abrité nos élevages pendant six ans.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT, R. (1981). — *Ecologie des populations et des peuplements*, Masson, Paris, 200 p.
- BARDACH, J.E. et TODD, J.H. (1970). — Chemical communication in fish. In *Advances in chemoreception*. Vol. 1. *Communication by chemical signals* (J.W. Johnson, D.G. Moulton and A. Tinks, eds), Appleton, Centurycroft, New York.
- BLOOM, H.D. et PERLMINTER, A. (1978). — Possible pheromone mediated reproductive isolation in two species of Cyprinid fishes of the genus *Brachydanio*. *J. Fish. Biol.*, 13 : 47-50.
- BOROWSKI, R.L. (1973). — Social control of adult size in males of *Xiphophorus variegatus*. *Nature*, 245 : 332-335.
- BOROWSKI, R.L. (1978). — Social inhibition of maturation in natural population of *Xiphophorus variatus* (Pisces : Poeciliidae). *Science*, 201 : 933-935.
- BROSSET, A. et ERARD, C. (1976). — Première description de la nidification de quatre espèces en forêt gabonaise. *Alauda*, 44 : 205-235.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1971). — Eco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biol. Gabon.*, 7 : 121-228.
- DOBZHANSKY, T. (1960). — Evolution in the tropics. *Amer. Sci.*, 38 : 208-221.
- DOWN, M., EWING, A.W. et SUTHERLAND, I. (1976). — Studies in the behaviour of Cyprinodont fishes. III. The temporal patterning of aggression in *Aphyosemion striatum* (Boulenger). *Behaviour*, 3 : 252-268.
- DUBOST, G. (1965). — Quelques renseignements biologiques sur *Potamogale velox*. *Biol. Gabon.*, 3 : 257-272.
- ELTON, C.S. (1973). — The structure of invertebrate populations inside neotropical rainforest. *J. Anim. Ecol.*, 42 : 55-104.
- EWING, A.W. et EVANS, V. (1973). — The agonistic and sexual behaviour of *Aphyosemion bivittatum*. *Behaviour*, 46 : 264-278.
- FITTKAU, E.J. (1967). — On the ecology of Amazonian rainforest streams. *Atas do Simposio sobre a Biota Amazonica, Limnologia* : 97-108.
- GREENE, O.N. (1970). — *A reproduction control factor in fishes*. Ph. D. dissertation, Auburn, Alabama.
- GERY, J. (1965). — Poissons du Bassin de l'Ivindo. *Biol. Gabon.*, 4 : 375-394.
- GIBBS, R.J. (1970). — Mechanisms controlling world water chemistry. *Science*, 170 : 1088-1090.
- GRIMM, H. (1981). — Unterschiede im Revier und sexual Verhalten endemisch Anatolischer ZahnKarpfen (Pisces, Cyprinodontidae). *Behavioural Processes*, 64 : 63-84.
- HUBER, J.H. (1976). — Un nouveau Killi du Gabon Nord Oriental *Aphyosemion abacinum* nov. sp. *Rev. fr. aquariol.*, 3 : 79-82.
- HUBER, J.H. (1977). — Liste annotée de *Aphyosemion* Myers avec description de *Raddaella* et *Kathetys*, deux sous-genres nouveaux à la biologie originale. *KCF Supplement*, 4 (4), 16 p.
- HUBER, J.H. (1978). — Contribution à la connaissance des Cyprinodontidés de l'Afrique occidentale. *Rev. fr. aquariol.*, 1 : 1-29.
- JOUVENTIN, P. (1975). — La socio-écologie du Mandrill. *La Terre et la Vie*, 29 : 493-532.
- KOSWIG, C. (1964). — Problems of polymorphism in fishes. *Copeia* : 65-75.
- KRAMER, D.L. (1978). — Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59 : 976-985.
- KNÖPPEL, H. (1970). — Food of central Amazonian fishes. Contribution to the nutrient ecology of Amazonian rain-forest streams. *Amazoniana*, 2 : 257-352.

- LAMBERT, J. et GERY, J. (1968). — Poissons du Bassin de l'Ivindo. III. Le genre *Aphyosemion*. *Biol. Gabon.*, 3 : 180-185.
- LAMBERT, J. et GERY, J. (1969). — Poissons de l'Ivindo. V. Rivulinae (suite) et Procatopodinae. *Biol. Gabon.*, 5 : 223-231.
- LILEY, N.R. (1966). — Ethological isolation mechanisms in four sympatric species of Poeciliid fishes. *Behaviour*, suppl. 13 : 1-197.
- LOWE-McCONNELL, R.H. (1975). — *Fish communities in tropical freshwaters. Their distribution, ecology and evolution*. London, Longman, xvii-337 p.
- Mac ARTHUR, R.H. (1969). — Pattern of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1 : 19-30.
- MARLIER, G. (1967). — Hydrobiology in the Amazon region. *Atas do Simposio sobre o Biota Amazonica, Limnologia* : 1-7.
- OHNO, S. (1976). — The development of sexual reproduction. In *The evolution of reproduction*. (C.R. Austin et R.V. Short, eds), Cambridge, Univ. Press, London, 1-31.
- RADDA, A.C. (1975). — Contribution to the knowledge of Cyprinodonts in Gabon. *Deutsche Killifish Gemeinschaft*, sep., 1-20.
- ROBERTS, T.R. (1972). — Ecology of fishes in the Amazon and Congo Bassins. *Bull. Mus. comp. Zool.*, 143 : 117-147.
- SAGLIO, Ph. (1979). — Interactions sociales chez les poissons : les phéromones. *Bull. fr. pisci.*, (273) : 173-184.
- SALE, P.F. (1974). — Overlap in resource use, and interspecific competition. *Ecologia*, 17 : 245-256.
- SALE, P.F. (1978). — Coexistence of coral reef fishes — a lottery for living space. *Env. Biol. Fish.*, 3 : 85-102.
- SALE, P.F. et DYBDAHL, R. (1975). — Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat. *Ecology*, 56 : 1343-1355.
- SCHEEL, J.J. (1968). — *Rivulins of the Old World*. TFH publications, 480 p.
- SCHEEL, J.J. (1974). — Rivuline studies. *Ann. Mus. Royal Afr. Centr.*, Tervuren, *Ser. Zool.*, 211, 150 p.
- SIMPSON, B.R.C. (1979). — The phenology of annual killi-fishes. In *Fish Phenology Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44 : 243-261.
- SIOLI, L. (1964). — General features of the limnology of Amazonia. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 15 : 1053-1058.
- STREISINGER, G., WALKER, C., DOWER, N., KNAUBER, D. et SINGER, F. (1981). — Production of clones of homozygous diploid Zebra fish (*Brachydanio rerio*). *Nature*, 291 : 293-296.
- ZARET, T.M. et RAND, A.S. (1971). — Competition in tropical stream fishes : support for competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 : 336-342.