Chapitre 10

Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ?

Malgré leur diversité, leur abondance et la variabilité de leurs traits de vie, les peuplements d'haplochromines du lac Victoria sont fragiles et peuvent être, dans certaines conditions, très menacés par les modifications de leur environnement. La raison du déclin du nombre d'espèces à partir des années 1970-1980 a longtemps été attribuée à la prédation par la perche du Nil. C'est en partie vrai, mais plusieurs autres facteurs semblent, également, avoir contribué à ce phénomène dont la pression de pêche et l'eutrophisation. Heureusement, ces petits poissons semblent avoir de bonnes facultés d'adaptation car un certain nombre d'espèces semble maintenant réapparaître. Comme le conclut Tijs Goldschmidt dans la dernière phrase de son livre consacré aux haphlochromines du lac Victoria « furu come back *».*

⋆

Les petits cichlidés endémiques du lac Victoria constituent un groupe très diversifié d'environ 500 espèces (voir chapitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée »). Ces petits poissons occupent presque toutes les zones du lac, exhibant une grande diversité dans leurs comportements et leurs régimes alimentaires. Selon les lieux, 10-15 types de régimes différents ont été répertoriés (Witte & Van Oijen, 1995). Au début des années 1980, les travaux du HEST (voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria ») ont montré que la plupart des haplochromines ont des distributions bien spécifiques, notamment en fonction de la profondeur, et que beaucoup d'espèces ont une distribution géographique assez limitée dans le lac lui-même.

La perche du Nil, introduite dans le lac au début 1960, a commencé à prospérer au début des années 1980 pour devenir l'espèce largement dominante dans les captures (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi les espèces introduites ont-elles proliféré ? »). Simultanément, pêcheurs et scientifiques notèrent une diminution substantielle des captures d'haplochromines. Mais, selon les groupes trophiques, l'impact n'a pas été le même. Ainsi, les espèces de plus grandes

tailles comprenant les piscivores, les molluscivores et les insectivores ont décliné plus rapidement que les petites espèces essentiellement détritivores ou zooplanctonophages (Witte *et al.*, 2007b) (tableau 1). De même, on a pu constater que les espèces peuplant les zones rocheuses et littorales semblaient moins affectées que celles du milieu sub-littoral (Witte *et al.*, 2007a et b) (figure 1).

Différentes hypothèses ont été émises pour expliquer l'effondrement des populations des petits cichlidés endémiques. Pour certains, il est dû à la surexploitation des stocks (Witte & Goudswaard, 1985), alors que pour d'autres c'est la voracité de la perche du Nil qui est en cause (Barel *et al.*, 1991 ; Witte *et al.*, 1992). Pour quelques autres l'altération de l'environnement lacustre (l'eutrophisation) a été également responsable de l'érosion du nombre d'espèces (Wanink *et al.*, 2001 ; Witte *et al.*, 2005). Toutes ces hypothèses sont plausibles, et l'importance de ces différents facteurs dépend, à des degrés divers, des espèces et des types de milieux.

Tableau 1 - Prises moyennes et composition des traits de chalut de fond (cul de chalut de maille 20 mm) effectués dans la partie nord du Golfe de Mwanza, Tanzanie (7-15 m de profondeur) (d'après Witte *et al.*, 2007b)

Année	**1978**	**1987**	**1997**
Nombre de traits de chalut	7	69	1
Prises (kg par heure)	1 156	214	199
% des prises totales (poids)			
Perche du Nil	0,1	97	76,2
Haplochromines	92,3	0,2	21,3
Autres espèces	7,6	2,8	2,4
% du nombre total d'haplochromines			
Détritivores	61,1	3,6	14,9
Zooplanctonophages	29,6	96,4	83,9
Insectivores	3,5	0	0
Molluscivores	0,3	0	0,2
Piscivores	1,1	0	0
Autres espèces	4,4	0	1

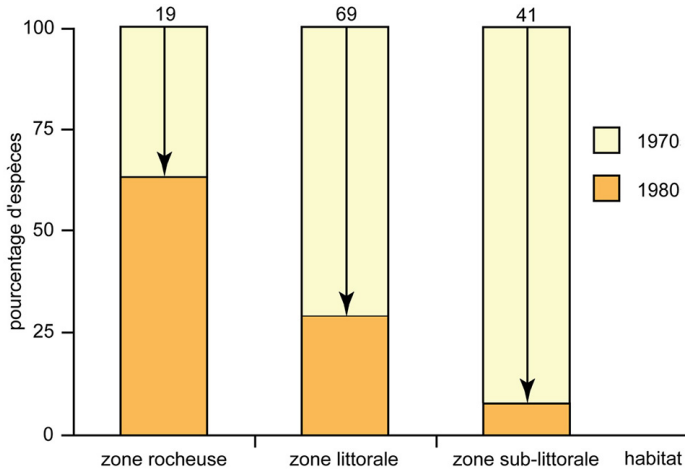


FIGURE 1 – Déclin (en pourcentage) du nombre d'espèces d'haplochromines capturées dans différents habitats (zone littorale : < 6 m ; zone sub-littorale : 6-20 m). Partie nord du Golfe de Mwanza, Tanzanie. Le nombre total d'espèces capturées avant le déclin est précisé au-dessus de chaque diagramme (redessiné d'après Witte *et al.*, 2007b)

1 Un coupable tout désigné : la perche du Nil

La baisse des stocks d'haplochromines a été à la fois qualitative et quantitative. Lors des captures expérimentales effectuées par l'HEST, l'ensemble des haplochromines décline dramatiquement à partir des années 1980-1982. Dans le détail, ce sont d'abord les haplochromines piscivores qui disparaissent les premiers puisque leurs effectifs diminuent dès le début des années 1980. À partir de 1984, c'est le tour d'autres groupes trophiques et, en 1987-1988, il ne subsiste plus que quelques espèces phytoplanctonophages et zooplanctonophages (Witte *et al.*, 1992). C'est l'époque où chacun, scientifique ou journaliste, a fait de la surenchère (voir chapitre 11, « Du vivier au cauchemar : polémiques, controverses et réalités »). Certains avancent des chiffres non validés selon lesquels, parmi les 300 espèces identifiées dans le lac, 200 espèces ont d'ores et déjà disparu ou sont en voie rapide d'extinction (Witte *et al.*, 1992).

Au début des années 1990 dans le Golfe de Mwanza, 80 des 123 espèces d'haplochromines répertoriés avaient disparu après 1986 (Witte *et al.*, 1992). Si les populations de cichlidés littorales étaient encore présentes, celles des zones plus profondes avaient pratiquement disparu. On fit dès lors un lien entre la densité des *Lates* et celle des proies puisque le prédateur fréquentait de préférence les eaux profondes plutôt que les biotopes littoraux. Sans que l'on ait mis en évidence pour autant un rapport de causalité, l'ogre perche du Nil devint pour beaucoup la seule et unique cause de la disparition des espèces endémiques d'haplochromines (figure 2).

Selon les chercheurs du HEST, la perche du Nil a notablement contribué à la diminution des haplochromines, puisque l'analyse des contenus stomacaux du prédateur montre que tant que ces petits cichlidés ont été abondants, ils ont constitué sa proie favorite (Mkumbo & Ligtvoet, 1992 ; Witte & de Winter, 1995) (figure 3).

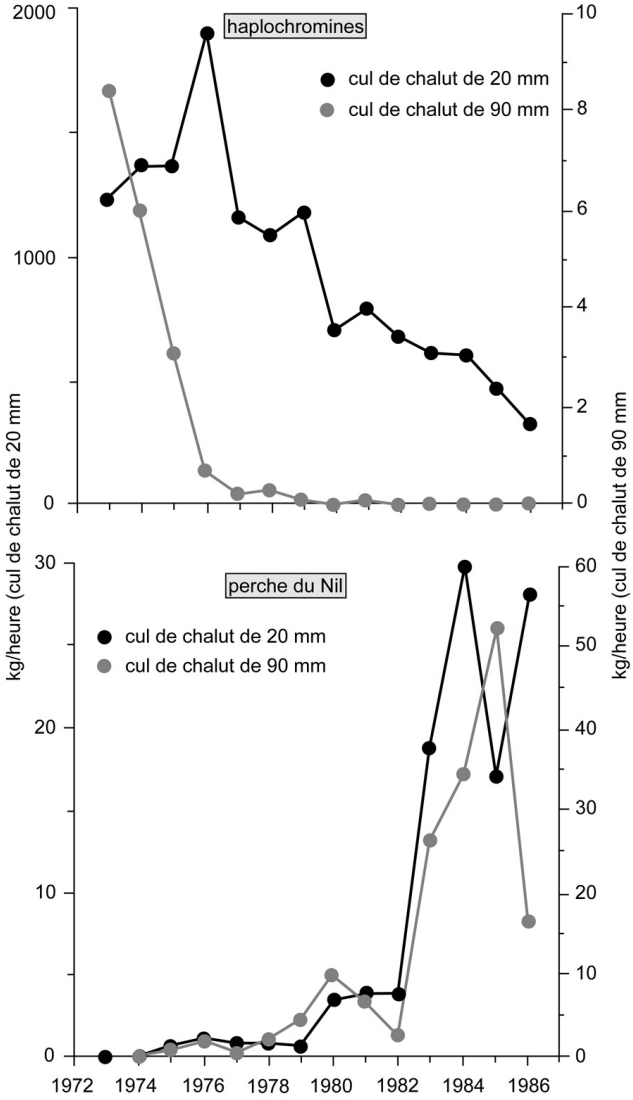


Figure 2 – Captures moyennes d'haplochromines et de perches du Nil enregistrées à l'aide de deux types de chalut de fond. En ce qui concerne les chaluts de mailles 90 mm, seuls les individus de taille supérieure à 170 mm LS sont retenus. Golfe de Mwanza, Tanzanie (redessiné d'après Witte *et al.*, 1992)

Si certains auteurs avaient initialement suggéré d'introduire la perche du Nil afin de limiter les population de petits cichlidés de faible valeur commerciale et de les « transformer » en chair de *Lates*, dont la saveur et la valeur économique sont nettement plus intéressantes (Marshall & Mkumbo, 2011), on doit admettre que la perche du Nil a bien fait son travail !

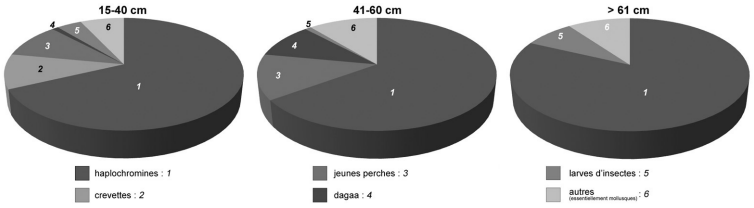


Figure 3 – Régime alimentaire de *Lates niloticus* avant la raréfaction des haplochromines (proportion des différentes proies en fonction de la taille du prédateur, en pourcentage d'occurrence). Jusqu'en 1986, quelle que soit leur taille, les perches du Nil se nourrissent essentiellement d'haplochromines (adapté d'après Mkumbo & Ligtvoet, 1992)

2 Surexploitation des stocks d'haplochromines

Cependant, plusieurs auteurs se sont élevés contre les conclusions des travaux qui attribuaient à la seule prédation par le *Lates*, la quasi disparition des petits Cichlidae endémiques. En effet, pour ces auteurs, les captures d'haplochromines avaient atteints des niveaux alarmants dès les années 1970, donc avant le boom de *Lates* (Kudhongania & Chitamwebwa, 1995).

Ainsi, Acere (1988) fut certainement un des premiers à remettre en cause la conclusion selon laquelle *Lates niloticus* avait non seulement porté préjudice mais surtout détruit les pêcheries d'haplochromines (Barel *et al.*, 1985). Il constate que certaines espèces comme *Oreochromis esculentus* avaient déjà disparu et que les populations d'autres espèces autochtones, dont celles des haplochromines, présentaient déjà des signes de surexploitation avant l'introduction de la perche du Nil.

En corollaire, une vaste campagne de chalutage réalisée en 1969 (Kudhongania & Cordone, 1974) a montré que la biomasse estimée des *Haplochromis*, qui représentent 80 % des poissons démersaux, était d'environ 600 000 tonnes. Ce même travail suggérait que l'on pouvait exploiter, sans problème, 200 000 tonnes par an de ces petits poissons. Cette proposition connut un certain écho et les autorités y virent une possibilité d'apport en protéines très intéressant. Ainsi, en Tanzanie, on a développé dès 1976 un vaste programme d'exploitation des cichlidés et une usine a armé quelques chalutiers pour commercialiser ces petits poissons. Cette usine de Mwanza traitait 10-15 tonnes par jour d'haplochromines pour les transformer en farine pour l'alimentation animale (Witte *et al.*, 2007a). À ce rythme bien évidemment les populations de *furu*[1] furent rapidement affectées (figure 4) et des signes locaux de surexploitation sont apparus (Witte & Goudswaard, 1985).

Hormis l'exploitation des poissons, les traits de chalut ont également eu un impact sur les fonds. Or, ces cichlidés territoriaux ont tendance à se regrouper, à proximité du fond, autour de sites de ponte, un comportement qui accroît leur vulnérabilité vis-à-vis de la pêche au chalut (figure 5).

1. Nom local, en Tanzanie, des haplochomines.

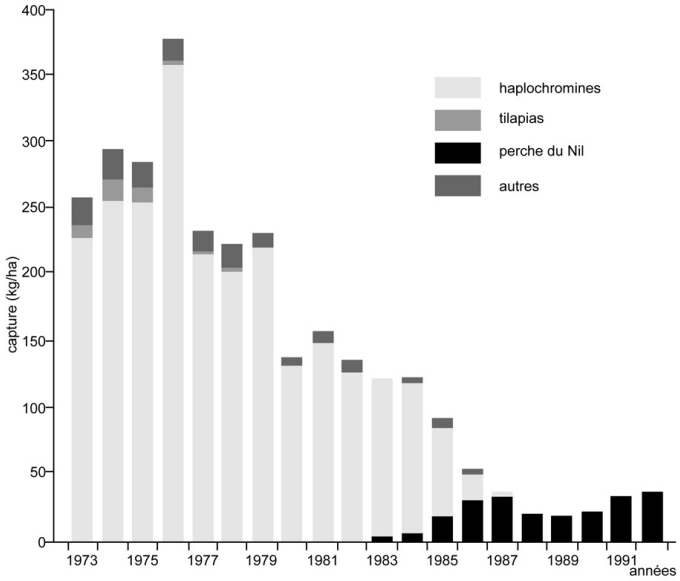


FIGURE 4 – Modifications des captures démersales au cours des années 1970 et 1980 dans la partie tanzanienne du lac Victoria (golfe de Mwanza). Les captures ont été calculées à partir des chalutages de fond. Le déclin des haplochromines est principalement dû à la surexploitation des stocks à partir du chalutage de fond. La cause supplémentaire causée par la recrudescence de la perche du Nil n'est intervenue que plus tard (redessiné d'après Witte *et al.*, 2009)

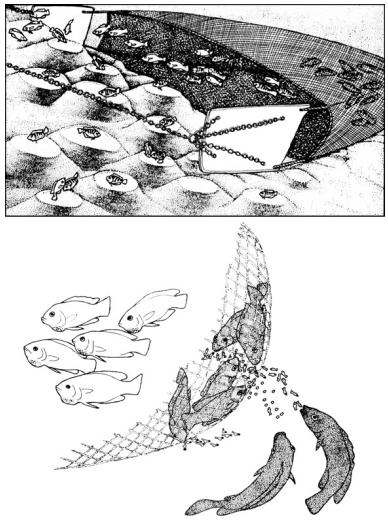


FIGURE 5 – Un chalut de fond traverse une aire de ponte d'haplochromines (en haut). Il détruit le site et capture les adultes qui se reproduisent. De plus, lorsqu'un chalut capture un banc de poissons qui incubent leurs œufs dans leur bouche (en bas), ce qui est le cas des haplochromines du lac Victoria, ils libèrent leurs alevins qui sont souvent dévorés par les prédateurs proches (d'après Ribbink, 1987)

En résumé, pour Acere (1985) les haplochromines malgré leur abondance, n'ont probablement pas été capables de supporter les effets conjugués d'une forte pression de pêche industrielle et de la prédation exercée par la perche du Nil.

3 Les conséquences de l'eutrophisation du lac

Il existe une étroite relation entre l'eutrophisation, la stratification thermique d'un lac et l'oxygénation des eaux dans la mesure où, pour les eaux profondes la décomposition de la matière organique qui s'accumule sur le fond consomme de l'oxygène (voir chapitre 8, « Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ? »). Or, à partir des années 1980, les volumes et les surfaces affectées par le manque d'oxygène, autrefois confiné au fond du lac, apparaissent dès 30 mètres de profondeur et occupent la moitié du volume, réduisant d'autant la zone habitable pour les espèces d'haplochromines inféodés aux eaux profondes (Witte *et al.*, 2007b).

Plusieurs espèces se reproduisent en effet dans les eaux profondes ou sur le fond du lac, soit en pondant directement sur le substrat, soit en construisant des nids. Même si certaines espèces semblent relativement tolérantes aux faibles concentrations en oxygène, l'extension des zones anoxiques suite à l'eutrophisation, a été un handicap supplémentaire limitant le succès de la reproduction (Witte *et al.*, 2005). Plusieurs études laissent d'ailleurs entendre que l'extension des conditions hypoxiques aurait eu un impact plus sévère que ce que certains auteurs avaient prédit (Witte *et al.*, 2013).

Avec l'eutrophisation, la limpidité des eaux du lac a également fortement diminué. Or pour se reproduire, les haplochromines utilisent des signaux visuels pour se reconnaître (voir chapitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée »). Lorsque les eaux deviennent troubles, non seulement, mâles et femelles risquent de ne plus se rencontrer, mais ils peuvent aussi se méprendre sur l'identité du partenaire. Dans ce cas les risques d'hybridation entre espèces proches ont tendance à augmenter (Seehausen, 1997). Ces deux effets combinés peuvent contribuer, même à la marge, à une érosion de la diversité spécifique.

On peut également ajouter que pour s'alimenter, les cichlidés, en général, reconnaissent visuellement leur nourriture. L'augmentation de la turbidité rend donc plus difficile la détection des ressources alimentaires.

Enfin, compte tenu de la démographie croissante et de l'utilisation de plus en plus importante des terres bordant le lac (déforestation et culture), il se produit de plus en plus de lessivage des sols entraînant des dépôts de matières minérales en bordure du lac. Ces dépôts peuvent contribuer à l'envasement des frayères littorales de certaines espèces qui pondent directement sur le substrat, et à l'ensevelissement des pontes ou des nids.

4 Conclusions

La prédation de la perche du Nil sur les populations de cichlidés n'est pas contestable, mais ce n'est ni la seule ni peut-être même la principale explication à l'effondrement de leurs populations, puisque la surexploitation des stocks et l'eutrophisation ont également joué un rôle (Bundy & Pitcher, 1995). Plus généralement, Witte *et al.*

(2007b) estiment que si la pêche peut avoir localement un rôle, la dynamique des populations d'haplochromines est essentiellement contrôlée par la prédation et par l'eutrophisation sans qu'il soit possible de dire lequel de ces deux facteurs est le plus important.

Toutefois, il convient de faire une distinction entre la diminution de l'abondance des individus et le déclin de la richesse spécifique. Dans ce contexte, la prédation par la perche du Nil a eu un impact à la fois sur l'abondance et la richesse en espèces tandis que l'eutrophisation agit surtout sur la richesse en espèces. En effet, après que la biomasse de *Lates* ait commencé à diminuer, les haplochromines zooplanctivores sont revenus à des niveaux d'abondance presque équivalents à ceux des années 1970 mais seules trois espèces sur les douze qui existaient autrefois sont réapparues du fait du maintien des conditions eutrophes (Goudswaard, 2006). Actuellement, la très rapide et très forte augmentation des prises d'haplochromines dans les pêches au lamparo, laisse penser que la pression de pêche va de nouveau interférer avec la prédation et l'eutrophisation.

Références

Acere T.O., 1988. *Recent trends in the fisheries of Lake Victoria (Uganda, Northern part)* : 72-85. In *CIFA, Report of the fourth Session of the Sub-Committee for the Development and Management of the Fisheries of Lake Victoria*, 6-10 April 1987, Kisumu. FAO Fisheries Report, 388.

Barel, C.D.N., Dorit R., Greenwood P.H., Fryer G., Hughes N., Jackson P.B.N., Kawanabe H., Lowe-McConnell R.H., Nagoshi M., Ribbink A.J., Trewavas E., Witte F. & Yamaoka K., 1985. Destruction of fisheries in Africa's lakes. *Nature*, 315 :19-20.

Barel C.D.N., Ligtvoet W., Goldschmidt T., Witte F. & Goudswaard K.PC., 1991. The haplochromine cichlids of Lake Victoria : an assessment of biological and fisheries interest : 258-279. *In* Keenleyside M.H.A. (ed.), *Cichlid fishes : behaviour, ecology, and evolution*. Chapman & Hall, Cambridge University Press, Great Britain, Fish and Fisheries Series 2, 378 p.

Bundy A. & Pitcher T.J., 1995. An analysis of species changes in Lake Victoria : did the Nile perch act alone ? : 111-133. *In* Pitcher T.J. & Hart P.J.B. (eds), *The impact of species changes in African lakes*. Chapman & Hall, Cambridge University Press, Great Britain, Fish and Fisheries Series 18, 601 p.

Goudswaard K.P.C., 2006. *Causes and effects of the Lake Victoria ecological revolution*. Thesis, University of Leiden, The Netherlands, 177 p.

Kudhongania A.W. & Chitamwebwa D.B.R., 1995. Impact of environmental change, species introductions and ecological interactions on the fish stocks of Lake Victoria : 19-32. *In* Pitcher T.J. & Hart P.J.B. (eds), *The impact of species changes in African lakes*. Chapman & Hall, Cambridge University Press, Great Britain, Fish and Fisheries Series 18, 601 p.

Kudhongania A.W. & Cordone A.J., 1974. Past trends, present and possible future state of the fisheries of the Tanzanian part of the Lake Victoria. *African Journal of Tropical Hydrobiology and fisheries*, 3 : 167-181.

Marshall B.E. & Mkumbo O.C., 2011. Les pêcheries du lac Victoria : passé, present et future. *Nature et Faune*, 26, 1 : 8-15.

Mkumbo O.C. & Ligtvoet W., 1992. Changes in the diet of Nile perch, *Lates niloticus* (L), in the Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 232 : 79-83.

Ribbink A.J., 1987. African lakes and their fishes : conservation scenarios and suggestions. *Environmental Biology of Fishes*, 19, 1 : 3-26.

Seehausen O., 1997. Distribution of and reproductive isolation among color morphs of a rock-dwelling Lake Victoria cichlid (*Haplochromis nyererei*). *Ecology of Freshwater Fish*, 6, 1 : 59-66.

Wanink J.H., Kashindye J.J., Goudswaard K.P.C. & Witte F., 2001. Dwelling at the oxyline : does increased stratification provide a predation refugium for the Lake Victoria sardine *Rastrineobola argentea* ? *Freshwater Biology*, 46 : 75-85.

Witte F., Goldschmidt T., Wanink J., Van Oijen M.J.P., Goudswaard K.P.C., Witte-Mas E. & Bouton N., 1992. The destruction of an endemic species flock : quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of the Lake Victoria. *Environmental Biology of Fishes*, 34 : 1-28.

Witte F., de Graaf M., Mkumbo O.C., El-Moghraby A.I. & Sibbing F.A., 2009. Fisheries in the Nile system : 723-747. *In* Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use.* Springer, Monographiae Biologicae, 89, 818 p.

Witte F. & de Winter W., 1995. Biology of the major fish species of Lake Victoria : 301-320. *In* Witte F. & Van Densen W.L.T. (eds), *Fish stocks and fisheries of Lake Victoria. A hand book for field observations.* Samara Publishing Limited, Cardigan, Greta Britain, 404 p.

Witte F. & Goudswaard K.P.C., 1985. Aspects of the haplochromine fishery in southern Lake Victoria. In *CIFA, Report of the third session of the Sub-Committee for the development and management of the Fisheries of Lake Victoria*, 4-5 October 1984, Jinja, Uganda.*FAO Fisheries Report*, 335 : 81-88. (http ://www.fao.org/docrep/008/ad864e/ad864e00.htm)

Witte F. & Van Oijen M.J.P., 1995. Biology of haplochromine trophic groups : 321-335. *In* Witte F. & ven Densen W.L.T. (eds), *Fish stocks and fisheries of Lake Victoria. A handbook for field observations.* Samara Published Ltd, Cardigan, Great Britain, 404 p.

Witte F., Wanink J.H. & Kishe-Machumu, 2007a. Species distinction and the biodiversity crisis in Lake Victoria. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136 : 1146-1159.

Witte F., Wanink J.H., Kishe-Machumu, Mkumbo O.C., Goudswaard K.P.C. & Seehausen O., 2007b. Differential decline and recovery of haplochromine trophic groups in the Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 416-433.

Witte F., Wanink J.H., Rutjes H.A., Van der Meer H.J. & Van de Thillart G.E.E.J.M., 2005. Eutrophication and its influences on the fish fauna of Lake Victoria : 291-328. *In* Vikram Reddy M. (ed.), *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes.* Science Publishers, Inc. Enfield (N.H.), USA, 534 p.