Chapitre 15

Un écosystème sur trajectoire : changements et adaptations

Le lac Victoria et son bassin ont été soumis à différentes perturbations au cours du siècle dernier : croissance de la population humaine, développement des activités agricoles et industrielles, pollutions agricoles, industrielles et urbaines, pêche intensive, introduction d'espèces exotiques, et variabilité climatique. Ces perturbations se sont manifestées concrètement par l'eutrophisation des eaux, ainsi que par la prolifération des Lates *au début des années 1980. La question des relations et des éventuelles synergies entre ces différents phénomènes a suscité de nombreuses spéculations, mais le peu de données disponibles (souvent éparses et fragmentées) rend difficile l'analyse rétrospective et l'élaboration d'hypothèses explicatives étayées.*

Une nouvelle donne est intervenue depuis quelques années : après avoir été florissant, le stock de Lates *a tendance à diminuer et plusieurs espèces d'haplocromines profitent, apparemment, d'une moindre pression de prédation pour recoloniser les habitats d'où ils avaient disparu. Plusieurs de ces espèces montrent des signes d'adaptation morphologique, en réponse à la prédation et aux nouvelles conditions d'alimentation. Le système écologique évolue donc en permanence en ajustant son fonctionnement mais l'écologie a du mal à fournir des explications étayées aux changements qui sont intervenus, car le fonctionnement du lac reste pour l'essentiel une boite noire, et les capacités de prédictions restent limitées.*

⋆

Depuis une trentaine d'année, les *Lates* et les autres espèces introduites dans le lac Victoria se sont mis à proliférer tandis que le lac subissait de nombreuses modifications écologiques en raison de l'eutrophisation des eaux. Ces deux processus ont eu un impact considérable sur les espèces de poissons autochtones, et bon nombre d'espèces d'haplochromines endémiques, ont décliné ou disparu. Mais, la pêcherie de *Lates* a également profondément modifié le système économique local, puisque la pêche, à l'origine artisanale, est en partie devenue industrielle, avec l'exportation de produits transformés vers les pays du Nord (voir chapitre 14, « Les produits de la pêche dans

l'économie locale »). Néanmoins, au début des années 2000, les captures de perche du Nil ont commencé à décliner, alors qu'un certain nombre d'espèces de petits cichlidés, dont les populations avaient disparu ou passablement régressé, sont réapparus dans les captures.

La prolifération du *Lates* a fortement intrigué les écologues. Cette espèce est en effet présente dans tous les milieux aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne où elle cohabite avec les autres espèces, sans pour autant devenir dominante. Pour rechercher les causes de cette prolifération des *Lates*, il faut s'intéresser au fonctionnement du système socio-écologique lui-même. Et là, on se heurte à une difficulté majeure qui est de reconstituer l'histoire du lac et de ses trajectoires passées. En effet, si nous savons que les caractéristiques du système lacustre se sont profondément modifiées au cours des dernières décennies ainsi qu'en témoignent de nombreux paramètres physico-chimiques ou biologiques, les observations sont souvent partielles et éparses, notamment avant les années 1980. Pour reconstituer les trajectoires écologiques, il faut donc rassembler les divers éléments du puzzle, sachant qu'il y a, encore, de nombreuses pièces manquantes. Pour pallier aux déficiences des données, les scientifiques ont émis diverses hypothèses explicatives concernant les changements qui sont survenus, avec parfois des divergences dans l'interprétation des scénarios rétrospectifs. Très souvent, en effet, ces hypothèses sont spéculatives et ne sont basées, au mieux, que sur l'existence de relations apparentes, qui ne signifient pas qu'il y ait des relations de cause à effet.

1 Des théories écologiques spéculatives et incertaines

Sur le plan écologique, il est évident que le lac Victoria n'est pas un système statique, puisque son fonctionnement s'est modifié dans le temps. C'est pourquoi on parle de trajectoire d'éco- (ou d'anthropo-) système, et non plus de système en équilibre (voir dans ce chapitre, encadré « Résilience et stabilité des concepts écologiques périmés ! »).

Un autre point important, à prendre en considération, quand on cherche à reconstituer les trajectoires d'un lac comme le Victoria, est l'hétérogénéité du milieu. Comme nous le faisait remarquer un chercheur ougandais, il n'y a pas un lac Victoria mais une mosaïque de systèmes écologiques, plus ou moins imbriqués, avec leur dynamique propre. Le lac est donc un super-écosystème, et ce qui est vrai en certains endroits ne l'est pas nécessairement dans d'autres. Or, beaucoup d'observations passées ont concerné des zones géographiques restreintes, et la tentation a souvent été grande d'extrapoler et de généraliser ces observations à l'ensemble du lac.

Trois grandes familles d'hypothèses ont été proposées pour expliquer les changements observés dans la structure et le fonctionnement du système lacustre :

- L'**eutrophisation des eaux**, résultant de pollutions liées à l'usage des terres (déforestation, développement de l'agriculture et de l'élevage…), à la croissance urbaine, et aux activités industrielles. L'apport accru en éléments nutritifs au lac, à partir des années 1940, a entraîné classiquement un accroissement de la production végétale, et des situations d'anoxie à certaines périodes et en certains endroits du lac, résultant de la décomposition de cette matière or-

ganique. C'est cette hypothèse qui est le plus souvent retenue pour expliquer l'état trophique actuel.

- Une **modification des chaînes trophiques**, suite à l'introduction de la perche du Nil, qui aurait entraîné une réduction des espèces herbivores et donc une pression de prédation moins importante sur les algues, *via* les cascades trophiques. Mais des analyses de sédiments, ont montré que les changements intervenus dans la composition des peuplements planctoniques avaient débuté bien avant l'introduction de la perche du Nil (voir chapitre 7, « Un système biologique riche et productif »). Ces observations ont quelque peu affaibli la portée de cette hypothèse. Mais on ne peut exclure que la prédation ait joué un rôle, à la marge.
- Des **variations climatiques** qui ont suscité une augmentation de la température, et surtout une plus grande permanence de la stratification des eaux, avec des conséquences en chaîne sur la chimie des eaux et l'écologie du lac. L'hypothèse climatique n'est pas présentée comme une alternative à l'eutrophisation, mais le climat a pu, à certains moments, accélérer et amplifier les effets induits des apports accrus en nutriments.

Résilience et stabilité des concepts écologiques périmés !

À l'origine, le terme de résilience provient des sciences physiques où il a le sens de résistance aux chocs. Plus tard, il a été introduit en écologie pour définir la capacité qu'a un écosystème pour se remettre d'une perturbation. Tel le phénix, l'écosystème serait donc capable de renaître et de retrouver son état antérieur. Pourtant l'histoire nous montre que les systèmes écologiques se sont profondément transformés au cours du temps, tant sur le plan qualitatif que sur l'aspect fonctionnel et qu'ils ont pu perdre ou gagner espèces ou processus, avec ou sans l'intervention de l'homme.

En fait, les concepts de stabilité ou de résilience correspondent à la représentation d'un monde en équilibre qui arrange particulièrement les gestionnaires et surtout les conservationnistes. On retrouve ici « le mythe récurrent du jardin d'Eden » (Lévêque, 2013). Il n'existe certainement pas un état idéal de la nature, et l'écologie, discipline naturaliste, n'a pas vocation de décider de ce qui est bon ou mauvais (Lévêque, 2013), même si « les naturalistes sont très attirés par cette théorie [la résilience] parce qu'elle correspond bien à l'idée intuitive que la nature, qui est complexe, fonctionne harmonieusement » (Colinvaux, 1993).

Il faut se rendre à l'évidence, la réalité montre que les écosystèmes évoluent selon des trajectoires sans jamais retrouver leur structure initiale. En d'autres termes, ils sont capables d'évoluer en intégrant les transformations dont ils font l'objet, de manière à assurer leur pérennité sans revenir obligatoirement à leur état antérieur (Lévêque, 2013).

Avec ces différentes hypothèses, la recherche des causes de l'évolution du système lacustre s'adresse à la fois aux processus *top-down* (contrôle par les poissons et les cascades trophiques) et aux processus *bottom-up* (contrôle par les caractéristiques physico-chimiques du milieu).

Si ces grandes familles d'hypothèses ne sont pas trop discutées, d'autres hypothèses explicatives faisant appel à l'écologie théorique sont, en revanche, beaucoup plus controversées. C'est le cas, en particulier, de la théorie des cascades trophiques (ou théorie des interactions trophiques en cascade) qui a été proposée par Carpenter *et al.* (1985) pour les milieux aquatiques. Schématiquement, elle fait l'hypothèse que dans une communauté bien structurée, une augmentation de la biomasse de poissons piscivores (niveau 4) se répercute en cascade sur les niveaux trophiques inférieurs : diminution de la biomasse du prédateur intermédiaire (niveau 3), et par voie de conséquences augmentation de la biomasse du consommateur primaire (niveau 2) soumis à une pression de prédation moindre, et diminution de la biomasse en phytoplancton (niveau 1) qui est plus consommé. Les effets en cascade ne se limitent pas à l'abondance des populations, puisqu'ils concernent également la structure de taille des populations, et la composition spécifique à chaque niveau trophique.

Ce modèle théorique qui est une régulation de type « *top-down* » (contrôle du haut vers le bas) n'est pourtant pas toujours vérifié sur le terrain. Par exemple, différentes études ont montré que la cascade trophique induite par l'ajout de poissons zooplanctophages conduisait à une augmentation de la biomasse de phytoplancton mais pas nécessairement à une diminution de la biomasse du zooplancton (Danger *et al.*, 2012). Cependant, l'introduction des poissons entraîne des changements dans la composition de la communauté zooplanctonique. Deux hypothèses peuvent expliquer ces observations : (i) la prédation sélective des poissons sur les plus grands individus peut induire une diminution de la taille moyenne au sein de chaque population de zooplancton ; (ii) les différences dans la capacité des espèces de zooplancton d'échapper à la prédation peuvent conduire à une domination de la communauté par les espèces les moins consommées (Danger *et al.*, 2012).

La capacité prédictive des cascades trophiques, souvent invoquée pour tenter d'expliquer les changements observés dans les différents niveaux trophiques est, en réalité, peu adaptée à un système complexe comme celui du lac Victoria. Avant la prolifération des *Lates*, la chaîne trophique piscivores / zooplanctonophages / zooplancton / phytoplancton impliquait en effet de nombreuses espèces à chaque échelon (dont par exemple, une vingtaine d'haplochromines zooplanctonophages), d'où l'existence de nombreux circuits plus ou moins interconnectés. Avec la réduction du stock d'haplochromines zooplanctophages on aurait pu s'attendre, selon la théorie des cascades trophiques, à un accroissement de la biomasse du zooplancton et, par conséquent, à une réduction du phytoplancton. Ce ne fut pas le cas.

On a, par exemple, expliqué l'accroissement de la biomasse de crevettes par un relâchement de la compétition et de la prédation par les haplochromines qui ont disparu (Goudswaard *et al.*, 2006). Des déclins locaux de la crevette ont inversement été attribués à la résurgence des haplochromines (Ngupula & Maponi, 2010). Mais ce petit jeu des causes à effet reste très spéculatif et, en tout état de cause, difficile à démontrer.

Sans compter que dans ce modèle, il n'a jamais été tenu compte de l'eutrophisation des eaux ! Cet aspect est d'autant plus important que les effets cascades sont presque toujours atténués par l'eutrophisation, notamment dans les niveaux inférieurs (McQueen *et al.*, 1986).

2 Le processus d'eutrophisation

Les conséquences de l'eutrophisation des eaux lacustres sont de deux ordres : une augmentation de la biomasse végétale liée à un apport excédentaire en nutriments, et des réductions de la teneur en oxygène des eaux, conséquence de la décomposition de cette matière organique.

Les études paléolimnologiques mettent en évidence que le processus d'eutrophisation du lac est engagé depuis le début du XX^{e} siècle. Les impacts des activités humaines avant 1950 ont laissé des traces dans les sédiments lacustres, mais il n'y a pas eu, en apparence, de conséquences notables sur le fonctionnement du lac. Les communautés planctoniques avaient cependant commencé à se modifier avant les études réalisées par Talling au début des années 1960, juste avant une période inhabituelle de 3 ans de pluies intensives au cours de laquelle le niveau du lac s'est élevé de près de 2 m (voir chapitre 8, « Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ? »).

La chronologie des changements observés montre que ce processus a précédé les bouleversements observés dans les communautés de poissons. Ceci invalide l'idée, développée par certains auteurs, selon laquelle l'eutrophisation serait le résultat de la disparition des cichlidés phytoplanctonophages et détritivores, dévorés par les *Lates*. En fonction de la théorie des cascades trophiques en effet, la disparition des poissons phytoplanctophages aurait permis au phytoplancton de se développer abondamment. C'est cette même idée qui est reprise dans le film *Le Cauchemar de Darwin* où l'on entend dire que le *Lates* serait responsable de l'eutrophisation du lac, ce qui est évidemment une contre-vérité.

L'une des conséquences principales de l'eutrophisation concerne la concentration en oxygène des eaux. La décomposition de la matière organique, produite en abondance, entraîne une réduction de la teneur en oxygène des eaux. Dans certains cas, cela peut même aller jusqu'à des situations d'anoxie. Hecky indiquait dans les années 1990, que les eaux de surface sont sursaturées en oxygène à midi, alors que les eaux profondes sont anoxiques pendant plusieurs mois (Hecky *et al.*, 1994). En revanche, dans les années 1960, les eaux de surface étaient légèrement désaturées durant presque toute l'année et les situations d'hypoxie des eaux profondes étaient rares (Talling, 1966). Ici encore la paléolimnologie apporte des informations : les restes sédimentaires des communautés de chironomides des eaux profondes (68 m) ont connu des situations d'anoxie dès 1980 et sont alors devenues identiques à celles que l'on connaît aujourd'hui (Verschuren *et al.*, 2002).

3 La variabilité climatique et ses conséquences

Les conséquences de la variabilité climatique et l'effet du réchauffement régional qui ont pu intervenir sur les événements qui se sont produits dans le lac Victoria et les autres grands lacs africains surtout depuis 1980, sont souvent mal évalués (Hecky *et al.*, 2010). Cependant, il a été démontré que le réchauffement augmente la stabilité physique, stabilise la thermocline et atténue le mélange des couches profondes (Hecky *et al.*, 2010). Il contribuerait donc ainsi à favoriser les conditions anoxiques et hypoxiques actuelles dans l'hypolimnion. La faiblesse des vents qui a prévalu entre le milieu des années 1970 et le milieu des années 1990 dans le lac Victoria pourrait également avoir contribué à étendre et à stabiliser les couches anoxiques (Kolding *et al.*, 2008).

Évaluer le rôle possible des interactions complexes qui existent entre le réchauffement climatique, la stratification thermique, et la hausse des concentrations en nutriments qui ont provoqué des grands changements dans l'écosystème du lac Victoria, nécessiterait des enregistrements continus de l'abondance du phytoplancton et de la productivité primaire, afin de les comparer aux changements historiques qui se sont produits dans la communauté de poissons, et pour essayer de rechercher une ou des relations possibles entre les variables observées. Malheureusement, ces registres d'observations continus n'existent pas pour le lac Victoria.

Compte tenu de l'absence de données, le débat sur l'impact que peut avoir le climat sur le fonctionnement global des écosystèmes aquatiques et particulièrement sur leur productivité, reste très spéculatif. En Afrique de l'Est, quelques scientifiques ont suggéré que le réchauffement climatique, non seulement réduisait le mélange vertical des eaux, mais tendait également à diminuer la productivité du lac Tanganyika (O'Reilly *et al.*, 2003 ; Verburg *et al.*, 2003). Ces auteurs, estiment également que, dans ce cas précis, l'incidence des effets régionaux du climat mondial sur l'écosystème, est supérieure à l'impact des activités anthropiques locales ou de la surpêche. Cette dernière observation est-elle généralisable aux autres écosystèmes régionaux, comme le lac Victoria, qui est situé à proximité du lac Tanganyika ? Dans les deux grands lacs, le changement climatique a provoqué une réduction des vents, une augmentation de la température annuelle moyenne de l'eau, une diminution du mélange vertical de l'eau et une augmentation de la durée de l'anoxie de l'hypolimnion (Hecky, 1993 ; Hecky *et al.*, 1994). Qui plus est, dans les deux cas, l'accroissement de la démographie a entraîné une augmentation de l'eutrophisation (Hecky, 1993 ; Cohen *et al.*, 2005). Mais, bien qu'exposés à des contraintes assez similaires, les deux lacs ont réagi de façon très différente. En effet, on observe une augmentation de la productivité dans le lac Victoria (Hecky, 1993 ; Mugidde, 1993) et, à l'inverse, une diminution dans le lac Tanganyika (O'Reilly *et al.*, 2003 ; Verburg *et al.*, 2003).

On peut imaginer que ces différentes réactions résultent de la morphométrie très différente de ces deux lacs. Ainsi, dans le lac Victoria, relativement peu profond, les nutriments apportés par le bassin versant se déposent sur le fond mais sont épisodiquement remis en suspension dans la colonne d'eau où ils stimulent une plus grande production de phytoplancton (Azza, 2006). À l'inverse, dans le lac Tanganyika, beaucoup plus profond et encaissé, le mélange saisonnier des eaux est moins prononcé et

affecte uniquement les zones de hauts fonds. De ce fait, la plupart des nutriments entrant dans le lac sédimentent dans les eaux profondes. Dans ce cas, la productivité biologique est donc beaucoup plus sensible à l'efficacité du mélange des eaux puisque la surface (volume) sous influence est assez restreinte. Avec une diminution du régime des vents et la plus forte stratification qui accompagne le changement climatique mondial, le flux de nutriments lié aux sédiments de l'épilimnion du lac Tanganyika a considérablement diminué, produisant le déclin observé de la productivité de ce lac selon l'hypothèse avancée par Azza (2006). Une illustration, s'il en était besoin, que l'écologie lacustre est fortement contingente des caractéristiques locales et que la généralisation ou l'extrapolation des phénomènes d'un système à l'autre reste toujours une entreprise délicate.

4 La pêche, les introductions d'espèces et leurs conséquences sur le fonctionnement du système lacustre

La succession des activités de pêche dans le lac Victoria peut se résumer comme suit :

- Jusque vers les années 1940-1950, les pêcheries étaient essentiellement basées sur les tilapias autochtones (*Oreochromis esculentus* et *O. variabilis*) dont les stocks se sont, par la suite, effondrés.
- Au milieu des années 1960, une petite pêcherie au chalut a ciblé les haplochromines. Cette activité a duré jusque vers le milieu des années 1980, lorsque la faune ichtyologique s'est profondément modifiée avec la prolifération du *Lates*. Une usine basée à Mwanza traitait par exemple 10-15 tonnes d'haplochromines par jour. À ce rythme les populations de *furu* furent rapidement affectées, d'autant que les traits de chalut avaient également un impact sur les fonds, et notamment sur les sites de ponte des *Haplochromis*.
- Depuis le milieu des années 1980, les pêcheries se focalisent sur quatre espèces principales : perche du Nil, tilapia du Nil, *dagaa* et crevettes. Depuis les années 2000, les *dagaa* sont les plus exploités puisqu'ils représentent la moitié des captures totales (Kolding *et al.*, 2008).
- Depuis les années 2000, on voit revenir quelques espèces d'haplochromines dans les pêches, notamment lors des pêches aux *dagaa*.

Le regain de nouvelles ressources a favorisé, surtout à partir de 1988, l'effort de pêche qui se traduit à la fois par une augmentation du nombre de bateaux et de pêcheurs qui se sont respectivement multipliés par 6 et par 4,5 entre 1970 et 2005 (Matsuishi *et al.*, 2006) (figure 1).

Cependant, depuis mi 2000, il semble que la situation se soit stabilisée dans les trois pays limitrophes et que l'effort de pêche reste à peu près constant (Kolding *et al.*, 2008). D'ailleurs, en ce qui concerne les captures de perche du Nil, il semble bien que depuis 1995, pour l'ensemble de la Tanzanie et de l'Ouganda, qui représentent 95 % du partage du lac Victoria, les captures par pêcheur varient entre 2 à 4 tonnes par an, ce qui est comparable à la moyenne de ce que l'on observe dans d'autres lacs africains (Jul-Larsen *et al.*, 2003) (figure 2).

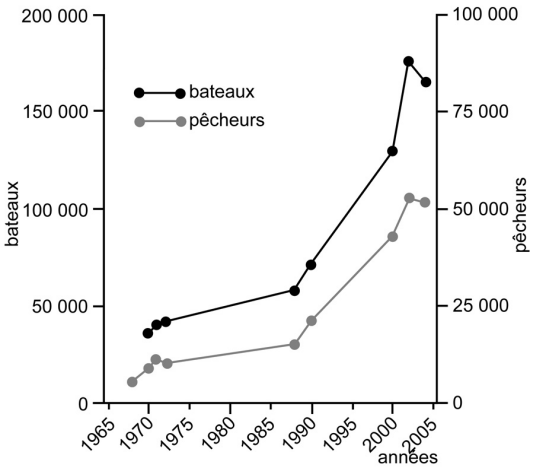


Figure 1 – Évolution de l'effort de pêche total en nombre de bateaux et de pêcheurs (redessiné d'après Kolding *et al.*, 2008)

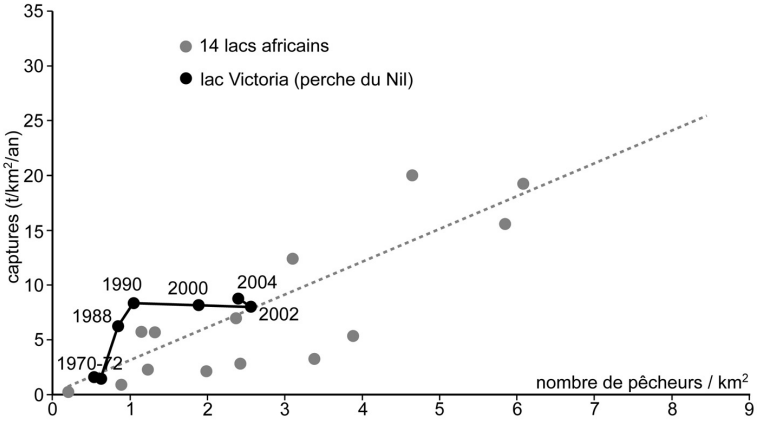


Figure 2 – Relation entre les captures et la densité de pêcheurs dans 14 lacs africains (calcul effectué durant la période 1989-1992) (points et courbe en noir). La tendance montre qu'il existe une relation positive d'environ 3 t/pêcheur/an quels que soient les lacs et les pays ($y = 2{,}8\ x$; $r^2 = 0{,}72$; d'après Jul-Larsen *et al.*, 2003). La superposition des données concernant la perche du Nil récoltées sur le lac Victoria (1970 à 2004) montre que la productivité augmente toujours avec l'accroissement de l'effort de pêche (points et courbe en rouge). Après une hausse initiale de la production à la fin des années 1980 et au début des années 1990, le taux de captures se situe désormais au niveau de la moyenne africaine (redessiné d'après Kolding *et al.*, 2008)

Pendant de nombreuses années, on a eu l'impression qu'il n'y avait pas d'impact sur les stocks exploités malgré une pression de pêche croissante, ce qui est en contradiction avec les prédictions des modèles halieutiques classiques de gestion des stocks. La raison la plus probable c'est qu'il y ait eu un accroissement de la biomasse concomitant à l'augmentation de la pression de pêche. C'est effectivement le cas, *via* une série d'événements :

- Les activités humaines et l'accroissement démographique (urbanisation, industrie, déforestation, agriculture) sont à l'origine de l'eutrophisation du lac, et donc d'un accroissement de la productivité aux différents niveaux trophiques, y compris celui du *Lates*.
- La prolifération du *Lates*, associée à un accroissement de l'eutrophisation au début des années 1980, a eu pour conséquence une simplification importante des chaînes trophiques réduisant les pertes énergétiques entre la production primaire et la production de poisson, d'où une productivité accrue. Cette plus grande productivité a été certainement l'un des moteurs de la prolifération de la perche du Nil.
- Cet accroissement de la biomasse de *Lates* et de la productivité auraient été suffisants jusqu'au milieu des années 2000 pour absorber l'accroissement de la pression de pêche, ce qui ne veut pas dire qu'il n'y ait pas eu localement des problèmes de surpêche.
- Simultanément les pêcheurs ont utilisé des engins très sélectifs et des mailles de plus en plus petites qui ont conduit à une diminution des tailles moyennes des poissons capturés, sans compter qu'ils multiplient aussi les captures de spécimens immatures. Les captures par unité d'effort restent, en moyenne, assez stables sur le lac, mais la taille moyenne des individus diminue.
- Les fluctuations dans les biomasses, et donc dans les captures, pourraient aussi résulter des variations dans le succès du recrutement des espèces en cause qui dépend notamment des fluctuations climatiques.

L'effort de pêche continuera d'augmenter jusqu'à ce que la pêcherie absorbe l'accroissement de la productivité, c'est à dire tant que le revenu des pêcheurs se maintiendra à un niveau acceptable. Mais, pour un même niveau de captures totales, un accroissement du nombre de pêcheurs ne pourra se faire que si le revenu moyen se maintient par une augmentation des prix (comme cela semble se passer), ou si la pêcherie s'intéresse à d'autres cibles. Actuellement l'effort de pêche porte essentiellement sur des espèces productives appartenant à des niveaux trophiques inférieurs, telles que les *Rastrineobola* et les tilapias. On retrouve ici une situation connue par ailleurs en milieu marin et pour lequel Pauly *et al.*, (1998) parlaient de *fishing down the food web* (pêcher les niveaux trophiques inférieurs). Avec l'eutrophisation, une partie de la pêcherie s'est en effet reportée sur les niveaux trophiques inférieurs tels que les espèces à *turn-over* rapide comme les crevettes ou les *dagaa* dont la biomasse est très importante.

La principale conséquence de la prolifération des *Lates* a été la disparition de plusieurs espèces d'haplochromines et, de manière générale, une simplification des chaînes trophiques (voir chapitre 7, « Un système biologique riche et productif »). Actuellement, ces chaînes trophiques s'articulent autour de quatre composantes essentielles. Dans le bas de la chaîne, les crevettes, qui se sont multipliées en raison de l'abondance de la matière organique désormais disponible, constituent l'alimentation de base des jeunes perches. Toujours dans le bas de la chaîne, le cyprinidé pélagique et zooplanctivore *Rastineobola argentea* s'est considérablement développé. Il sert de poisson fourrage aux *Lates* adultes et juvéniles, tout en constituant près de 50 % des captures totales

de la pêche. Encore en bas de chaîne les tilapias, notamment le tilapia introduit *Oreochromis niloticus*, qui vit plutôt dans la zone côtière, est maintenant très abondant aussi. Au sommet de la chaîne, il ne reste qu'un prédateur terminal, le *Lates* qui se nourrit principalement des trois espèces précédentes, et de ses juvéniles car il est cannibale comme tous les grands prédateurs.

En résumé, le lac Victoria a globalement fait preuve pendant la période de prolifération des *Lates* d'une grande capacité d'adaptation puisque la structure trophique s'est profondément modifiée. Néanmoins, le lac a continué de fonctionner de manière de plus en plus efficace en ce qui concerne la production biologique. Il fonctionne de manière différente qu'auparavant, sans être fragilisé pour autant. Ceci contredit notamment l'hypothèse écologique selon laquelle un système diversifié est mieux à même de fonctionner et de résister aux perturbations qu'un système simplifié.

5 Et maintenant... les prises de *Lates* déclinent

Pourtant rien n'est simple en écologie fonctionnelle ! Alors que l'on croyait la situation plus ou moins stabilisée, au début des années 2000, les captures de perche du Nil ont commencé à décliner. Presque simultanément, plusieurs espèces de petits cichlidés, dont les populations avaient disparu ou passablement régressé, ont repris leur place dans les captures. Un modèle bioénergétique, mis au point à la fin des années 1990, avait d'ailleurs plus ou moins prévu que l'accroissement de l'exploitation de la perche du Nil favoriserait le retour des haplochromines, sans qu'il soit précisé quels groupes trophiques et quelles espèces seraient privilégiés (Kaufman & Schwarz, 2002 ; Balirwa *et al.*, 2003).

En réalité, on s'est vite aperçu que si les populations de perches du Nil étaient en expansion, l'accroissement des captures débarquées était essentiellement lié à l'augmentation de l'effort de pêche (figure 3). Ainsi, le nombre de bateaux et de pêcheurs aurait triplé en Tanzanie entre 1990 et 2007 (Witte *et al.*, 2009).

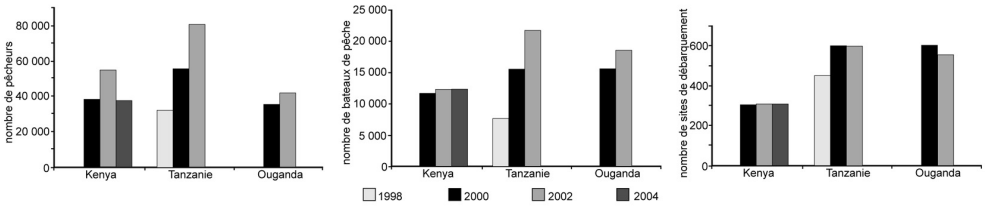


Figure 3 – Augmentation du nombre de pêcheurs, de bateaux et de sites de débarquement dans différents secteurs du lac Victoria entre 1998 et 2004. On voit clairement qu'en six années l'effort de pêche s'est multiplié jusqu'à plus du double en Tanzanie (redessiné d'après Mkumbo *et al.*, 2007)

Après avoir constitué la très grosse proportion des prises, les captures de *Lates* ont commencé à diminuer au milieu des années 1990. Au fur et à mesure que les captures s'amenuisaient, la taille des poissons diminuait également ; c'est la spirale, bien connue en halieutique, de la surexploitation d'une espèce.

Des études expérimentales réalisées entre 1999 et 2003 ont montré que jusqu'en 2000 il existait un bon recrutement des juvéniles de perches, jusqu'à ce qu'il commence à décliner en 2003 (Mkumbo *et al.*, 2007). Il semble bien que l'état des stocks de *Lates* est au moins en partie le résultat d'une surexploitation certaine. En effet, plusieurs indices semblent assez révélateurs :

- la taille à la première maturité a, en moyenne, passablement diminué depuis les années 1990 ; de 62 cm LT (longueur totale) à 53 cm LT pour les mâles et de 93 cm LT à 58 cm LT pour les femelles (Mkumbo *et al.*, 2007 ; Marshall, 2009) ;
- la plupart des captures touchent les individus qui, en moyenne, n'ont pas atteint la taille de première maturité (Mkumbo *et al.*, 2007) (figure 4) ;

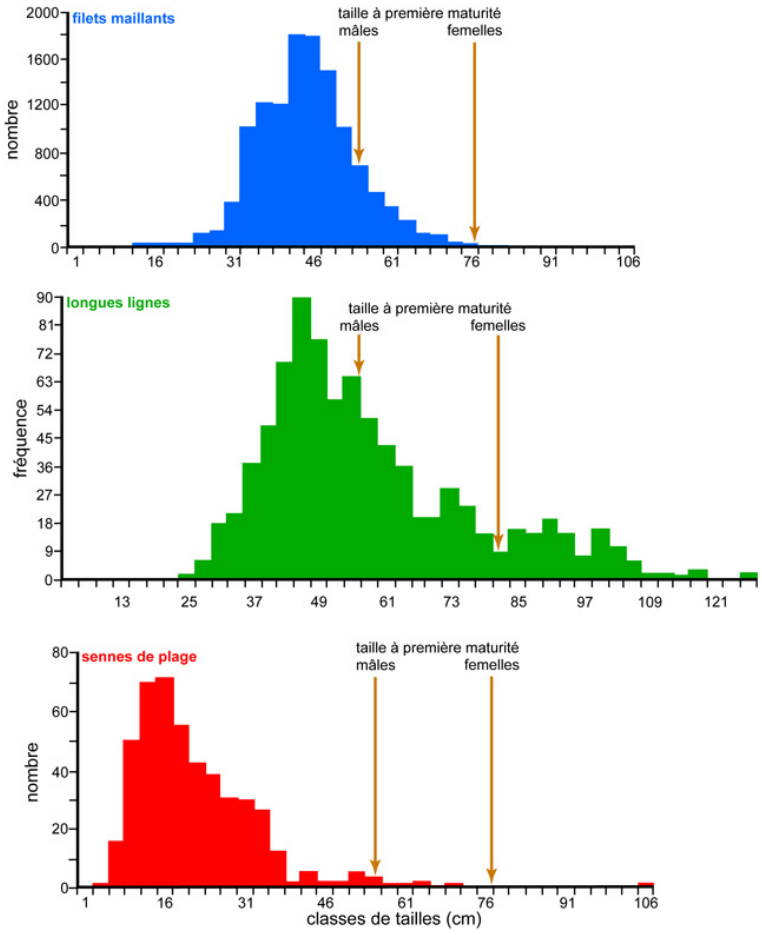


FIGURE 4 – Fréquences des longueurs de perches du Nil capturées à l'aide de différents engins en 2003. On remarque, que, quel que soit l'engin utilisé, l'essentiel des captures n'atteint pas la taille de première reproduction. À noter toutefois, que les sennes de plage ont un impact beaucoup plus sévère que les deux autres techniques (redessiné d'après Mkumbo *et al.*, 2007)

- la taille des individus constituant le stock continue de décroître puisqu'elle est passée, en moyenne, de 50 cm LT à 26 cm LT entre 2007 et 2009 (Marshall, 2009) ;
- la biomasse estimée lors de plusieurs campagnes de surveillance acoustique a montré une chute très importante ; en moyenne de 654 000 tonnes entre 2005 et 2007 à 310 000 tonnes entre 2008 et 2009 (Marshall, 2009). Comment un stock dont la biomasse est estimée à 310 000 tonnes peut-il désormais subir une pression de 260 000 tonnes de captures ? (voir encadré « Le problème de la qualité des données ! » dans le chapitre 13, « La pêche : une activité de prédation opportuniste. Évolution des captures depuis un siècle… »).

Malgré ce constat, certains considèrent toujours que le principal responsable du déclin des *Lates* est l'eutrophisation et non la pêche, malgré l'augmentation de l'effort de pêche (Kolding *et al.*, 2008). Pour étayer leur thèse, les tenants de cette hypothèse affirment que lorsqu'une espèce est surexploitée il y a, à la fois, déclin des tailles moyennes et des tailles maximales des captures, ce qui n'est pas le cas dans l'exemple de la perche du Nil. Certes, la longueur moyenne des prises diminue, mais pas la taille maximale (Downing *et al.*, 2013). Pour cette raison ils privilégient l'autre hypothèse selon laquelle l'eutrophisation, *via* les changements de régime alimentaire et de ressources disponibles qui en résultent, est responsable des modifications constatées tant sur les stocks que sur la dynamique des populations de *Lates* (Downing *et al.*, 2013).

Pour tester cette hypothèse, on a donc essayé de vérifier, lors de campagnes acoustiques, s'il existait une relation entre la distribution spatiale de la perche du Nil et certaines données limnologiques comme la teneur en oxygène (mg/l), la température de l'eau et la concentration en chlorophylle *a* (µg/l). Les résultats n'ont pas permis de mettre en évidence l'existence de relations entre les densités de *Lates* et les caractéristiques limnologiques, car il est impossible de séparer les différentes espèces sur les images d'échosondage. Néanmoins, ils mettent en évidence des relations entre la taille des perches et la concentration en oxygène, et avec la concentration en chlorophylle *a* (Bernardes, 2010). Ainsi, il existe, une corrélation positive entre la teneur en oxygène et la taille des spécimens aussi bien dans les stations côtières que pour les biotopes d'eau profonde. De même, il existe, quelles que soient les stations une corrélation positive entre la longueur des perches et la concentration en chlorophylle *a*. Concernant cette dernière observation, il semble qu'il y ait aussi une relation entre la teneur en oxygène et la taille des haplochromines planctonophages. Ce serait alors la taille des proies disponibles qui influerait sur la taille des prédateurs (Bernardes, 2010).

La perche du Nil est peu tolérante aux faibles teneurs en oxygène et elle l'est d'autant moins que sa taille augmente car les gros spécimens consomment plus d'oxygène que les petits (Schofield & Chapman, 2000) (figure 5). Ce résultat confirme les observations faites par échosondage, même si l'on sait que l'espèce est capable de survivre à des épisodes hypoxiques en remontant de temps à autre en surface pour ventiler ses branchies dans une eau mieux oxygénée (Schofield & Chapman, 2000).

Puis, les populations du top prédateur régressant, d'autres espèces viennent les supplanter. C'est ainsi que les *dagaa* sont actuellement devenus l'essentiel des captures et qu'ils fournissent le plus gros tonnage de poissons débarqués. Alors, quelle espèce

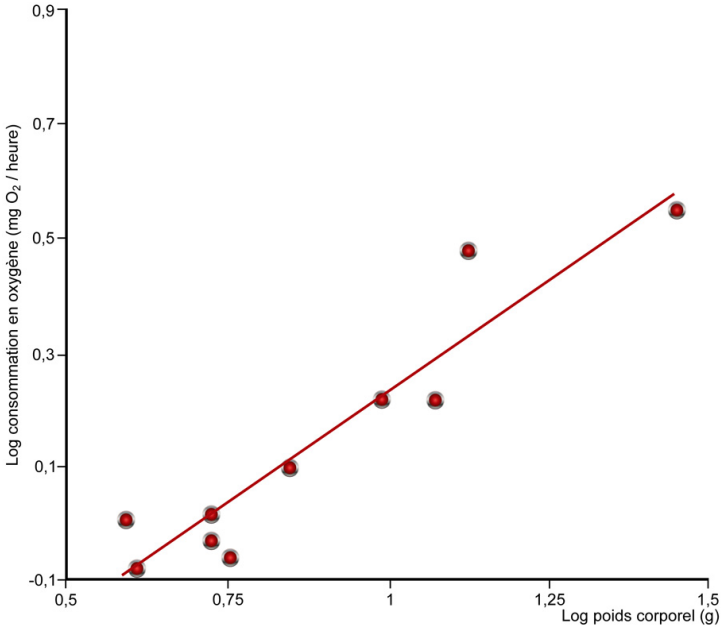


FIGURE 5 – Relation entre la consommation en oxygène et le poids corporel de *Lates niloticus* (20 °C). Plus les individus grossissent, plus ils consomment d'oxygène (redessiné d'après Schofield & Chapman, 2000)

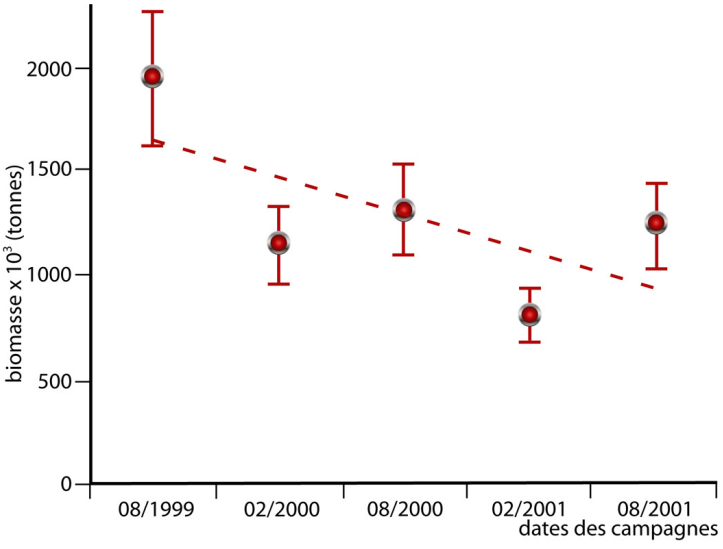


FIGURE 6 – Dans le lac Victoria, la biomasse de *Lates niloticus* décroît depuis les années 2000. Les résultats ont été obtenus lors des campagnes de surveillance acoustique qui se sont déroulées entre 1999 et 2001 (redessiné d'après Getabu *et al.*, 2003)

pour demain ? On ne peut le deviner, mais force est de constater que le milieu n'est pas figé et que les systèmes écologiques sont capables de s'adapter et de continuer de fonctionner mais de façon différente.

En résumé, les captures de perches du Nil débarquées diminuent depuis le début des années 2000 et il semble bien que cette baisse soit liée à une perte globale de biomasse de l'espèce (Getabu *et al.*, 2003) (figure 6).

Tout comme la disparition des haplochromines n'est certainement pas uniquement imputable à la perche du Nil, les changements de structure en taille et le déclin des stocks du prédateur ne peuvent être uniquement attribués à la pression de pêche. On ne peut exclure que de mauvais recrutements aient pu également y contribuer.

En l'état des connaissances, il est difficile de trancher sur le rôle relatif de la surexploitation et de l'eutrophisation, mais, comme bien souvent, il est probable que les causes du déclin des *Lates* sont multiples. La surexploitation joue certainement un rôle, mais l'eutrophisation agit aussi, soit directement (teneur en oxygène par exemple) soit indirectement (disponibilité des ressources alimentaires) à la fois sur les adultes et les juvéniles.

6 Le retour des haplochromines

On sait que les haplochromines constituent la proie préférée de la perche du Nil (Kishe-Machumu *et al.*, 2012). Le déclin des populations de *Lates*, a donc été un facteur favorable au retour de certaines espèces d'haplochromines qui s'étaient réfugiées dans les zones marécageuses inaccessibles au prédateur, notamment en raison des conditions hypoxiques qui règnent dans ces milieux et que les cichlidés supportent mieux que la perche du Nil (voir § 5 dans ce chapitre « Et maintenant… les prises de *Lates* déclinent »). Reste que, comme nous l'avons déjà évoqué, les petits cichlidés endémiques ont été également victimes de la dégradation des conditions environnementales consécutives au développement économique de la région. Et pourtant, plusieurs espèces sont réapparues, dont certaines en abondance, à tel point qu'elles sont capturées en grand nombre lors des pêches nocturnes des *dagaa* au lamparo.

Le retour partiel de certaines espèces dans le golfe de Mwanza pose la question : pourquoi certaines d'entre elles, seulement, sont réapparues avec succès et pas d'autres ? Y a-t-il eu des adaptations aux nouvelles conditions de leur environnement ?

Avant leur disparition, on dénombrait, parmi les haplochromines, cinq principales guildes trophiques parmi lesquelles les détritivores et les zooplanctonophages constituaient, dans la région de Mawanza (Tanzanie), respectivement 60-80 % et 10-30 % du nombre d'individus. Au cours des années 1990, quelques espèces appartenant à ces deux groupes ont commencé à recoloniser la zone sub-littorale du lac et dès 2001, les zooplanctonophages étaient redevenus aussi abondants qu'auparavant, bien que seules trois espèces sur les douze recensées initialement soient de nouveau présentes (Witte *et al.*, 2007). Plusieurs espèces détritivores ont également réapparu, mais elles ne constituent plus désormais que 15 % du nombre d'individus contre 80 % pour les zooplanctonophages. Quantitativement, il y a donc eu inversion des guildes (voir cha-

pitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée »). Pourquoi un tel changement ?

En premier lieu, on peut imaginer que les détritivores, qui vivent plus près du fond, sont plus défavorisés que les autres par le faible taux d'oxygène dissous, la faible transmission lumineuse voire même par la présence du *Lates* qui a tendance à faire des incursions dans les zones profondes. D'un point de vue trophique, les diatomées auparavant dominantes ont été majoritairement remplacées par des cyanobactéries (algues bleues) depuis le milieu des années 1980. La digestibilité et la qualité des résidus consommés par les détritivores sont donc amoindries, ce qui peut avoir des conséquences sur la biologie des espèces de ce groupe trophique. À cela, on peut ajouter une importante augmentation de la concentration en métaux lourds. Leur bioaccumulation est évidemment plus importante chez les détritivores que chez les zooplanctophophages, d'autant que l'on connaît bien la synergie qui existe entre hypoxie et contamination par les métaux lourds (méthylation du mercure par exemple) (Witte *et al.*, 2007).

De manière plus concrète des études ciblées sur les habitudes alimentaires des poissons ont mis en évidence que les espèces qui étaient de retour présentaient également des transformations morphologiques qui sont, elles aussi, une réponse adaptative aux changements de l'environnement

6.1 Adaptations morphologiques

Haplochromis pyrrhocephalus (zooplanctophage), qui avait quasiment disparu, a été une des premières espèces à réapparaître au cours des années 1990 (Witte *et al.*, 2000). Mais, les poissons « modernes » ne ressemblaient plus exactement à ceux qui existaient auparavant. En réponse aux modifications environnementales, cette espèce s'est très rapidement adaptée en modifiant, en quelques années, sa morphologie pour subsister dans des conditions écologiques plus contraignantes. Ainsi, la surface branchiale a augmenté de 64 % chez les populations actuelles par rapport à celles qui existaient avant les années 1970. Cette adaptation apparue en une vingtaine d'années est une réponse adaptative au déclin de la concentration en oxygène de l'environnement lacustre. De même, la musculature des mâchoires s'est développée pour s'ajuster à des proies plus grandes et plus coriaces, qui constituent désormais le régime alimentaire de l'espèce (Witte *et al.*, 2008). Chez un autre zooplanctophage, *H. tanaos* qui est lui aussi réapparu, la rétine des nouvelles formes s'est adaptée, pour pallier la diminution de la transparence de l'eau due aux conditions eutrophes (Van der Meer *et al.*, 2012). En fait, parmi les espèces qui sont revenues, on note diverses adaptations permettant aux espèces de faire face aux nouvelles conditions environnementales.

En réponse à ces nouvelles conditions, quelques espèces ont également adapté leur morphologie pour échapper au prédateur. Ainsi, chez trois espèces du golfe de Mwanza, on constate une diminution constante du rapport entre la tête et la région caudale donnant ainsi aux individus une forme plus élancée qui leur permet d'échapper plus facilement aux prédateurs (Van Rijssel & Witte, 2013a) (figure 7).

Chez ces mêmes espèces on a également pu observer une augmentation de la surface des joues et une diminution du diamètre de l'œil. La musculation de la joue est à mettre

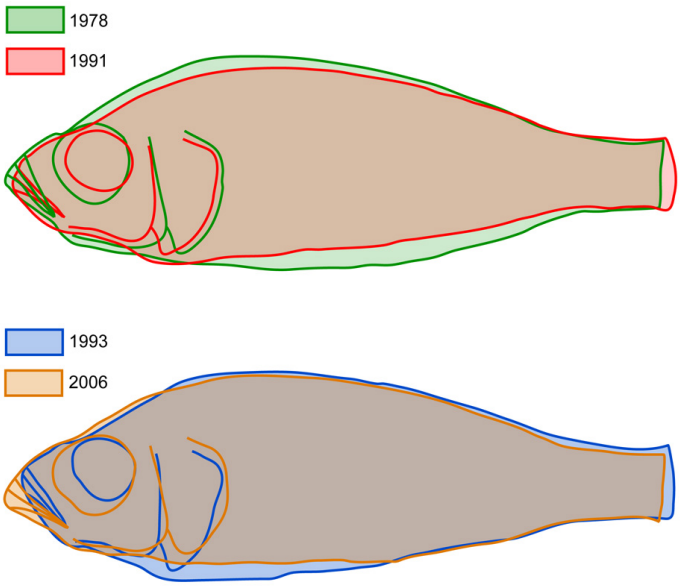


FIGURE 7 – Évolution de la morphologie moyenne de *Haplochromis pyrrhocephalus* au cours des trois dernières décades. On note qu'il existe une diminution constante du rapport entre la tête et la queue, c'est-à-dire, qu'en moyenne l'espèce à tendance à être de plus en plus élancée. Mais, on peut constater que dans un premier temps le diamètre de l'œil diminue (en haut) puis ré-augmente dans un second temps (en bas). Ces adaptations morphologiques sont des réponses rapides aux contraintes de l'environnement. Voir le texte pour les explications (redessiné d'après Van Rijssel & Witte, 2013a)

en relation avec le changement des habitudes alimentaires. Elle serait une adaptation pour ingérer des proies à la fois plus grandes et plus fermes. La diminution du diamètre de l'œil est la résultante d'un phénomène plus complexe. En réalité, la réduction de cet organe est liée à la compression générale de la tête comme nous l'avons vu plus haut. Une telle modification est, *a priori*, paradoxale avec la diminution de la transparence de l'eau qui prévaut désormais. Mais, en même temps, la structure de la rétine des poissons s'est transformée pour devenir plus photosensible (Van der Meer *et al.*, 2012) et donc permettre aux individus d'évoluer aisément dans une eau plus turbide, ce qui est essentiel pour l'alimentation et la reproduction de ces espèces qui se nourrissent à vue et qui ont besoin de se reconnaître entre partenaires pour se reproduire.

Pour broyer plus aisément les proies dont la taille augmentait, le nombre de dents des mâchoires de *H. pyrrhocephalus* a également augmenté au cours des années 1990. Puis, au début des années 2000, lorsque le zooplancton disponible a retrouvé une composition similaire à celle d'avant les années 1980, la couverture dentaire des mâchoires s'est à nouveau réduite (Van Rijssel & Witte, 2013b) (figure 8). La situation n'est donc pas figée et du fait de leur plasticité phénotypique, ces petits cichlidés endémiques ont une faculté de réponses très rapides face aux changements environnementaux.

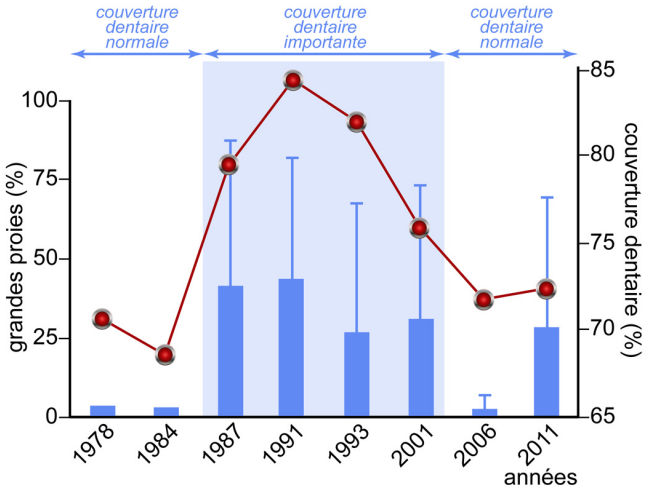


FIGURE 8 – Corrélation entre la taille des proies ingérées et la couverture dentaire chez *Haplochromis pyrrhocephalus*. On observe qu'avec l'augmentation de la taille des proies le nombre de dents de la mâchoire s'accroît. Inversement lorsque la taille des proies régresse, le nombre de dents diminue (redessiné d'après Van Rijssel & Witte, 2013b)

6.2 Adaptations alimentaires

Auparavant les zooplanctophages se nourrissaient essentiellement de zooplancton (copépodes). Aujourd'hui, ils consomment, en plus, des crevettes, des mollusques et des insectes, proies à la fois plus grandes et plus coriaces (Katunzi *et al.*, 2003) (figure 9).

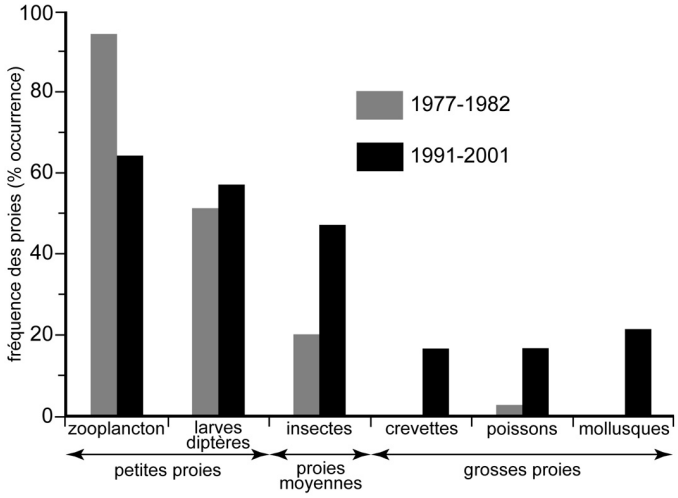


FIGURE 9 – Transformation du régime alimentaire de *Haplochromis pyrrhocephalus* depuis sa réa-apparition au début des années 1990. Auparavant (1977-1982), l'espèce se nourrissait presque exclusivement de zooplancton et de larves de chironomides ou de chaoborides. Désormais, de plus grands proies (crevettes, poissons et mollusques) entrent également dans son régime alimentaire (source : Katunzi *et al.*, 2003)

Les détritivores ont également adapté leur alimentation aux proies disponibles et aux nouvelles conditions de milieu. Auparavant, le régime de ces espèces était dominé par les détritus, le phytoplancton, et, de temps à autre, du zooplancton et quelques larves de petits diptères. Désormais, les poissons consomment essentiellement du zooplancton, les larves de diptères, des crevettes et des mollusques. Les détritus et le phytoplancton sont désormais consommés en faible proportion (Kishe-Machumu *et al.*, 2008) (figure 10). Comme l'alimentation est passée d'essentiellement herbivore à principalement carnivore, la longueur relative de l'intestin s'est réduite de manière significative, ce qui semble être aussi une réponse à ce nouveau régime (Kishe-Machumu *et al.*, 2008).

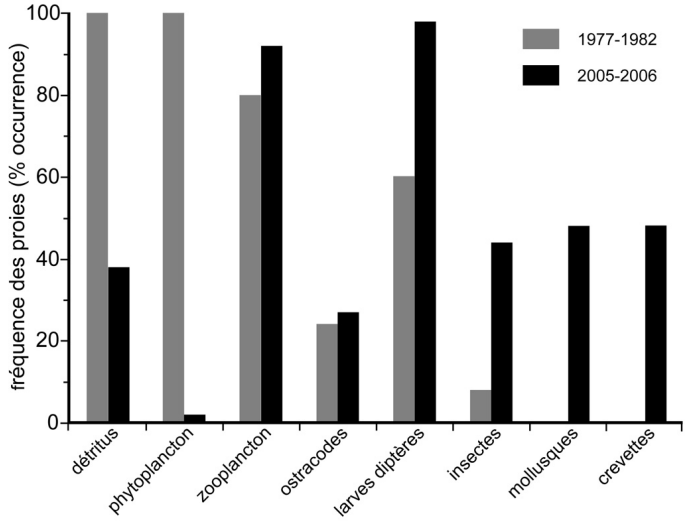


Figure 10 – Transformation du régime alimentaire des *Haplochromis* détritivores depuis leur réa-apparition au début des années 1990. Auparavant, les espèces se nourrissaient presqu'exclusivement de détritus, de phytoplancton et de zooplancton. Désormais, leur régime est devenu plus carnivore tandis que détritus et phytoplanton sont devenus secondaires (source : Kishe-Machumu *et al.*, 2008)

Qu'il s'agisse des zooplanctophages ou des détritivore, ces transformations du régime alimentaire sont un ajustement à la disponibilité des proies actuelles dont la quantité et la diversité se sont profondément modifiées depuis que le milieu est relativement eutrophe.

Il existe ainsi divers ajustements comme l'accroissement de la fécondité, l'extension de l'habitat et l'évolution vers un régime alimentaire plus généraliste, incluant aussi de s'alimenter de proies évoluant désormais dans de mauvaises conditions visuelles (Witte *et al.*, 2007). Les études morphologiques montrent donc que les haplochromines peuvent potentiellement utiliser un plus large éventail de proies disponibles qu'on ne le supposait auparavant quand on considérait qu'ils avaient des comportements alimentaires hautement spécialisés.

Cependant, pour chaque groupe trophique, la richesse en espèce est moindre et beaucoup d'espèces ne sont pas encore réapparues, notamment celles dont le régime alimen-

taire était hautement spécialisé : mangeurs d'écailles, ou mangeurs de parasites, ou mangeurs de crevettes. D'autres groupes trophiques comme les phytoplanctophages, les insectivores, les piscivores... restent encore assez rares (Witte *et al.*, 2013).

6.3 Autres adaptations

Compte-tenu des variations de la ressource alimentaire, certaines espèces d'haplochromines ont changé d'habitat pour trouver en quantité suffisante leurs proies favorites. Les exemples les plus marquants sont ceux du zooplanctophage *Haplochromis tanaos* et du mangeur de mollusques *H. plagiodon* dont la distribution était auparavant restreinte aux littoraux sableux de moins de six mètres dans la baie de Butimba et qui sont maintenant présents sur les fonds vaseux jusqu'à 11 mètres de profondeur (Witte *et al.*, 2013). À l'inverse, *H. pyrrhocephalus*, zooplanctophage, se rencontre dans des zones plus restreintes qu'auparavant, mais comme nous l'avons vu, cette espèce a notoirement modifié ses sources d'alimentation.

Enfin, chez quelques espèces zooplanctophages telles que *H. laparogramma*, *H. pyrrhocephalus* et *H. tanaos*, il a été observé une fécondité accrue par rapport à ce qu'elle était auparavant (Witte *et al.*, 2013).

Les adaptations des haplochromines aux contraintes d'un environnement changeant sont donc multiples. La plasticité de ces espèces n'est pas forcément uniquement phénotypique puisqu'il peut y avoir des adaptations liées à l'écologie des différentes espèces (tableau 1).

Tableau 1 - Changements écologiques et morphologiques observés chez certaines espèces d'*Haplochromis* détritivores, zooplanctonophages et molluscivores. Les chiffres représentent le nombre d'espèces chez lesquelles ces modifications ont été observées (d'après Witte *et al.*, 2013)

Traits biologiques et morphologiques	Détritivores	Zooplanctonophages	Molluscivores
Modification de l'habitat	3	1	1
Fécondité accrue		3	
Alimentation	> 3	3	1
Volume de la tête		1	
Taille de l'œil		2	
Rétine		1	
Muscles masticateurs		1	
Branchies		1	
Surface branchiale		1	

7 Les adaptations chez d'autres espèces de poissons

Des réponses aux changements environnementaux ont été observées chez d'autres espèces de poissons du lac Victoria. Ainsi, les *dagaa* qui étaient essentiellement zooplanctophages autrefois consomment désormais des crevettes, des larves d'insectes voire même de tout petits poissons (Wanink & Witte, 2000). Chez cette petite sardine, on a également observé une modification morphologique de l'appareil branchial. Entre 1983 et 1988, le nombre de filaments branchiaux a significativement augmenté tandis qu'en même temps le nombre de branchiospines diminuait. À cela, deux explications : l'augmentation du nombre de filaments branchiaux permet à l'espèce de plus aisément extraire l'oxygène dissous dont le taux a diminué sous l'effet de l'eutrophisation. En même temps, la diminution du nombre de branchiospines accroît l'efficacité du filtre qui laisse ainsi passer de plus grosses proies (Wanink & Witte, 2000).

En réponse à la surexploitation halieutique et à la prédation par la perche du Nil, la fécondité des femelles de *dagaa* n'a semble-t-il pas significativement augmenté (Wanink, 1998). En revanche, la taille de première maturité a passablement diminué, tant chez les mâles que chez les femelles (Manyla & Ojuok, 2007) (tableau 2).

Tableau 2 - Taille moyenne de maturité sexuelle de *Rastrineobola argentea* en différents lieux et années (source Manyla & Ojuok, 2007)

Mâles (mm LS)	Femelles (mm LS)	Région	Année
55	47	Golfes de Winam et de Mwanza	1973
40-41	43-44	Pilkington bay	1992
34	36	Golfe de Winam	1992
46	33	Golfe de Mwanza	1998

Oreochromis niloticus, espèce introduite, qui est à l'origine un mangeur de détritus et de phytoplankton, se nourrit désormais essentiellement de macroinvertébrés (insectes, mollusques) et éventuellement de poissons (Bwanika *et al.*, 2006 ; Njiru *et al.*, 2007) (figure 11). Il est donc passé d'un régime plutôt phytophage à un régime omnivore opportuniste.

Plus qu'une réponse à la modification de l'abondance des proies disponibles liée aux conditions environnementales, certains auteurs estiment que ce remaniement serait une réponse de l'espèce au déclin des haplochromines (Bwanika *et al.*, 2006). En effet, leur hypothèse repose sur le fait que cette omnivorie n'est constatée que dans les lacs où la perche du Nil a été introduite, en l'occurrence les lacs Victoria et Nabugabo. Dans les autres lacs, soumis à la concurrence des *Haplochromis*, le tilapia du Nil serait resté essentiellement herbivore car ce niveau trophique n'est pas utilisé par les haplochromines.

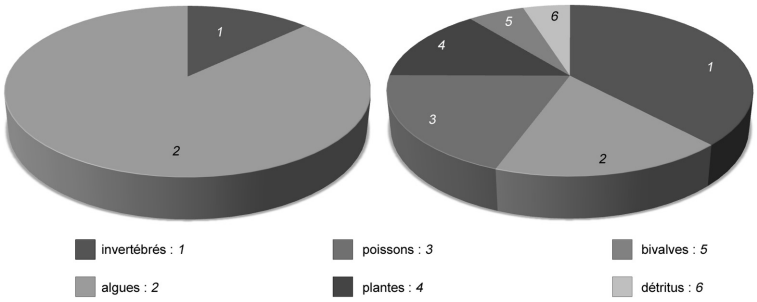


FIGURE 11 – Modification du régime alimentaire d'*Oreochromis niloticus* entre 1980 (gauche) et 1998-2000 (droite). En deux décades de très spécialisé, le régime alimentaire de l'espèce est devenu beaucoup plus diversifié et opportuniste en fonction de l'abondance des proies (redessiné d'après Njiru *et al.*, 2007)

Une autre explication est qu'il y aurait eu exploitation opportuniste des ressources maintenant disponibles. Ainsi, le développement abondant des cyanobactéries a pu être défavorable à certaines espèces qui les digèrent mal, sauf *O. niloticus*. Mais il y a beaucoup plus de détritus organiques de manière générale, ainsi que beaucoup plus d'invertébrés aquatiques dont la valeur énergétique est bien supérieure aux cyanobactéries (Witte *et al.*, 2013). En conclusion, en présence des haplochromines, *O. niloticus*, peu exigeant, se tourne vers les ressources les moins exploitées, en l'occurrence les macrophytes. À l'inverse, en absence de concurrence, *O. niloticus* devient, dans une certaine limite, omnivore si la nourriture disponible est variée.

Dans le golfe de Mwanza, les tilapias du Nil ont également modifié leur stratégie de reproduction. Mais, les études récentes montrent que cette adaptation est une réponse à la surexploitation halieutique et non à la prédation par *Lates niloticus* (Ojuok *et al.*, 2007). Depuis les années 1980, la taille de première maturité sexuelle a significativement diminué, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, et la fécondité individuelle a également notoirement augmenté (Ojuok *et al.*, 2007). Selon ces auteurs, l'augmentation de la fécondité des femelles serait un mécanisme destiné à compenser la pression de pêche. Toujours selon ces auteurs, l'espèce présenterait désormais une stratégie de type « r », alors que l'on s'attend généralement chez les cichlidés à une stratégie de type « K » [1]. En réalité, on peut considérer que *O. niloticus* obéit toujours à une stratégie de type « K », mais que certains paramètres de la reproduction tendent à les orienter vers une sélection « r ».

Parmi les poissons-chats, le *Bagrus docmak* est un piscivore qui, auparavant, consommait surtout des haplochromines. Depuis leur déclin, son régime alimentaire actuel comprend une proportion importante d'invertébrés et du cyprinidé *Rastrineobola argentea*. Le régime alimentaire de *Schilbe intermedius*, un autre piscivore, consomme maintenant des insectes (Olowo & Chapman, 1999). Enfin, l'Alestidé *Brycinus sadleri*, se nourrissait à l'origine de matériel végétal le jour et d'insectes la nuit. Depuis les

1. Les caractères associés à la sélection « r » sont : maturation précoce, fort taux de croissance, forte fécondité, effort de reproduction faible, descendance de petite taille et durée de vie courte. Les caractères associés à la sélection « K » sont : maturation tardive, fort taux de croissance, forte fécondité, descendants de grande taille et grande espérance de vie.

changements intervenus dans le lac, le régime comprend des larves de chironomides, des larves d'odonates, des crevettes et des poissons (Wanink & Joordens, 2003) (tableau 3).

Tableau 3 - Principaux composants alimentaires de différentes espèces de poissons du Lac Victoria avant et après les modifications écologiques intervenues au cours des années 1980 (d'après Witte *et al.*, 2013)

Taxon	**Avant 1980**	**1990-2006**
Haplochromines zooplanct. (3 espèces)	Zooplancton	Macroinvertébrés
Haplochromines détrit. (4 espèces)	Détritus/phytoplancton	Macroinvertébrés
Haplochromis degeni	Détritus + mollusques	Macroinvertébrés + mollusques
Bagrus docmak	Haplochromines	Insectes
Schilbe intermedius	Haplochromines	Insectes
Rastrineobola argentea	Zooplancton	Macroinvertébrés + poissons
Brycinus sadleri	Plantes, insectes	Macroinvertebrés
Oreochromis niloticus	Détritus/phytoplancton,	Macroinvertebrés

Compte tenu des modifications observées chez les communautés ichtyologiques, on peut se poser la question de savoir si d'autre populations animales, dépendantes des poissons, ont su s'adapter aux nouvelles conditions environnementales.

8 Les adaptations chez les oiseaux piscivores

Dans la région du lac Victoria, on recense cinq espèces d'oiseaux d'assez grande taille fréquentant les rives du lac Victoria et consommant essentiellement des poissons (figure 13). Trois d'entre elles, le martin-pêcheur pie (*Ceryle rudis*), le cormoran à gorge blanche (*Phalacrocorax lucidus*) et le cormoran africain (*Microcarbo africanus*) consommaient essentiellement des haplochromines avant que ceux-ci ne se raréfient. Les deux autres espèces, de plus grande taille, le pygargue vocifère [2] (*Haliaeetus vocifer*) et le pélican gris (*Pelecanus rufescens*) se nourrissent de proies beaucoup plus grosses pouvant dépasser 400 grammes [3].

Il existe beaucoup d'autres espèces qui consomment également des poissons de manière plus occasionnelle. On citera par exemple le héron goliath (*Ardea goliath*), l'aigrette garzette (*Egretta garzetta*), la guifette leucoptère (*Chlidonias leucogaster*), l'ombrette africaine (*Scopus umbretta*) et le milan noir (*Milvus migrans*) (figure 12). On comprend que le changement intervenu dans les communautés de poissons a eu moins

2. Le pygargue vocifère est également souvent appelé aigle pêcheur.
3. Source « Oiseaux.net » : www.oiseaux.net.

d'impact sur ces espèces qui peuvent se nourrir d'autres organismes, alors que les oiseaux presque exclusivement piscivores ont certainement dû s'adapter, notamment ceux qui consommaient principalement des haplochromines.



FIGURE 12 – Quelques espèces d'oiseaux piscivores dont les populations sont suffisamment abondantes pour être susceptibles d'avoir un impact sur la faune de poissons du lac Victoria. De gauche à froite et de haut en bas : martin pêcheur pie (© IRD / D. Paugy), cormorans à gorge blanche et pélicans (© IRD / D. Paugy), cormoran africain (© D. Daniels), pygargue vocifère (© IRD / D. Paugy), guifette leucoptère (© F. Vassen), milan noir (© IRD / C. Lévêque), aigrette garzette (© IRD / D. Paugy), héron goliath (© IRD / D. Paugy)

Quelques études ont été effectuées pour évaluer les conséquences de la raréfaction des haplochromines sur les populations de martins-pêcheurs pie et de cormorans (Goudswaard & Wanink, 1993 ; Wanink *et al.*, 1993 ; Wanink & Goudswaard, 1994). Il apparaît que les trois espèces ont totalement modifié leur alimentation puisque celles qui consommaient presque exclusivement des haplochromines, consomment désormais les *dagaa* qui sont devenus, pour leur taille, la proie la plus facile et la plus abondante à attraper (Goudswaard & Wanink, 1993 ; Wanink & Goudswaard, 1994) (figure 13).

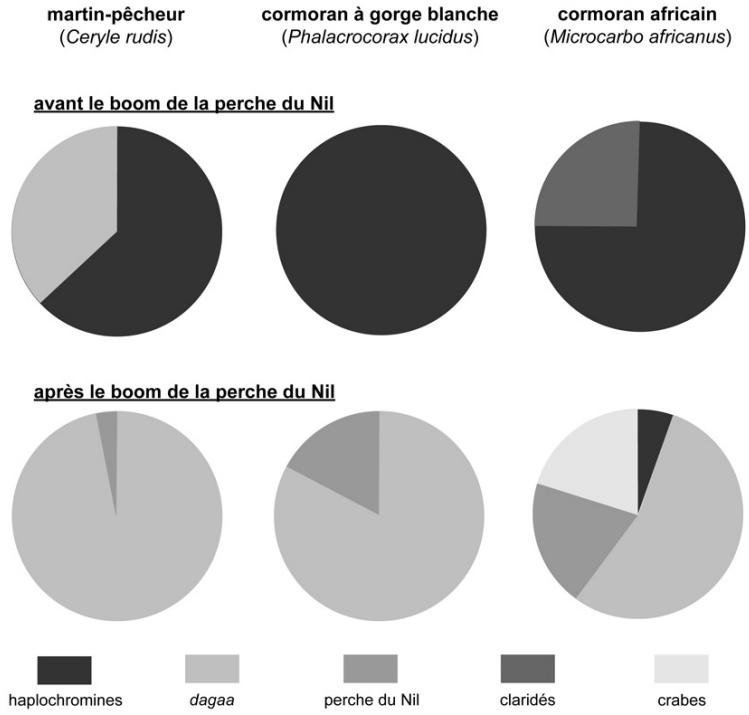


Figure 13 – Régime alimentaire de trois espèces d'oiseaux piscivores (% du nombre de proies ingérées) dans le golfe de Mwanza, Tanzanie. On notera la grande mutation qui est intervenu après le boom de la perche du Nil (Goudswaard & Wanink, 1993)

Le cormoran à gorge blanche, qui se nourrit essentiellement au large, semble toujours exploiter aussi bien la zone pélagique (*dagaa*) que les couches plus profondes (perche du Nil). Le cormoran africain qui se nourrit beaucoup plus au bord, consomme désormais des proies beaucoup plus variées que les deux autres espèces. Il est le seul d'ailleurs à consommer encore une petite proportion d'haplochromines. Inversement, les *dagaa* étant moins nombreux en bordure, il en consomme sensiblement moins que l'autre espèce de cormoran.

L'adaptation du martin-pêcheur pie est plus complexe. Contrairement aux cormorans qui nagent en surface puis plongent pour poursuivre leurs proies, cet oiseau traque ses proies au-dessus de la surface. Soit il les épie en volant, soit il les repère depuis un perchoir. Dès qu'il aperçoit une proie potentielle, il plonge la tête en avant, la capture ; puis retourne à terre pour l'avaler.

Compte tenu de ses besoins énergétiques, les martins-pêcheurs consommaient auparavant journellement environ six haplochromines et onze *dagaa*. Désormais, il doit manger, en moyenne, deux perches du Nil (juvéniles) et 53 *dagaa* (Wanink & Goudswaard, 1994), soit environ trois fois plus de spécimens. Comme, il doit revenir à terre pour avaler ses proies, on comprend donc qu'il lui est nécessaire de dépenser trois fois plus d'énergie, ce qui constitue un facteur défavorable. Pour y remédier, le martin-pêcheur a donc adapté sa manière de se nourrir en modifiant son comportement alimentaire. L'oiseau a trouvé deux solutions différentes pour s'éviter trop d'allers et retours. Les *dagaa* étant plus fusiformes que les haplochromines et donc plus faciles à ingérer, il peut les avaler en plein vol, sans être obligé de revenir à terre. Dans certains autres cas, il lui arrive de capturer plusieurs individus avant de revenir à terre pour les ingurgiter (Wanink *et al.*, 1993). Cette façon d'agir limite donc son temps de vol et le bilan énergétique est sensiblement identique à ce qu'il était auparavant. Ces trois espèces ont donc su adapter leur comportement alimentaire aux nouvelles conditions et rien ne semble montrer que leurs populations soient en décadence (Goudswaard & Wanink, 1993).

Le pygargue vocifère sélectionne des proies beaucoup plus importantes que les espèces précédentes. Compte tenu de la disparition de ses proies favorites d'antan, comme les tilapias indigène, les protoptères ou les poissons chats, on aurait pu s'attendre à ce qu'il y ait un impact négatif sur les populations de l'aigle. Mais, comme désormais le nombre de tilapia du Nil s'est accru et que cette espèce atteint une taille plus importante que les tilapias d'origine, il n'est pas impossible que les perturbations constatées aient eu une influence positive, au moins en ce qui concerne l'alimentation, pour l'aigle pêcheur (Goudswaard & Wanink, 1993).

Avant les années 1990, l'aigrette garzette (*Egretta garzetta*) n'était pas très abondante le long des rives du lac Victoria. Puis, suite à l'envahissement du lac par la jacinthe d'eau, cet oiseau a commencé à se multiplier, utilisant le tapis de végétation pour capturer les tilapias situés en dessous. Cette conclusion devra certainement être vérifiée et il n'est pas du tout évident que les tilapias trouvent un intérêt particulier à se réfugier sous les jacinthes qui limitent à la fois lumière et oxygène. La relation cause-effet mise en avant doit certainement être modulée. Quoi qu'il en soit, il est vrai que les aigrettes se sont multipliées au début des années 1990. Puis, aux environs des années 1998, la jacinthe d'eau a quasiment disparu (voir chapitre 7, « Un système biologique riche et productif »). Contrairement à ce que l'on aurait pu imaginer, les populations d'aigrettes ne se sont pas effondrées car comme d'autres oiseaux, elles se sont mises à consommer des *dagaa*. Comme, le martin-pêcheur pie, l'aigrette s'est déplacée vers le large pour consommer les petits poissons nageant en surface qu'elle avale en poursuivant son vol (Wanink, 2006).

Enfin, les nouvelles techniques de pêche ont permis à certains oiseaux de s'adapter. Ainsi quelques-uns ont largement profité des rejets des chalutiers. De même, les flotteurs de filets maillants constituent parfois des perchoirs de choix, pour la Guifette leucoptère (*Chlidonias leucoptera*) par exemple, puisqu'ils se situent le plus souvent en pleine eau (Goudswaard & Wanink, 1993). Les usines et les déchets qu'elles re-

jettent constituent également un attrait évident pour quelques piscivores charognards comme le milan noir (*Milvus migrans*).

9 Conclusions

Qu'il s'agisse des poissons ou des oiseaux, les adaptations morphologiques, biologiques ou comportementales mentionnées ici ne sont probablement que la partie émergée d'un iceberg. Elles témoignent simplement, à partir de quelques exemples qui ont fait opportunément l'objet d'études, que les systèmes écologiques sont loin d'être statiques et que les espèces déploient en permanence des stratégies adaptatives pour répondre aux fluctuations de l'environnement. Cette question des mécanismes adaptatifs des systèmes écologiques, n'a pas fait jusqu'ici l'objet de beaucoup de travaux car elle nécessite une recherche très multidisciplinaire. Il est probable que des mécanismes de régulation existent également dans les processus bio-géochimiques. Quoi qu'il en soit l'écologie basée sur les concepts d'équilibre et de résilience n'est plus crédible, car les systèmes écologiques sont dynamiques et se déplacent et évoluent en permanence selon des trajectoires spatio-temporelles.

Ces observations nous éclairent également sur les mécanismes potentiels de spéciation chez les haplochromines dont on a vu qu'ils pouvaient développer des modifications morphologiques et biologiques significatives en peu de temps sous l'influence des facteurs de l'environnement. De nos jours, ces réponses évolutives sont le plus souvent dépendantes d'une influence anthropique et, pour généraliser, on peut considérer que les observations réalisées dans le lac Victoria ont permis d'acquérir une connaissance substantielle par rapport aux nombreuses questions qui résultent du changement planétaire (Carroll *et al.*, 2007). Ainsi, des études récentes concernant des populations naturelles, suggèrent que les changements environnementaux d'origine anthropique, conduisent à des taux potentiels d'évolution supérieurs aux taux déduits des archives fossiles (Carroll *et al.*, 2007).

Le lac Victoria n'est donc pas seulement un laboratoire en vraie grandeur pour étudier l'évolution à l'œuvre, comme cela a été parfois suggéré, c'est aussi un site très intéressant pour essayer de comprendre comment fonctionne un système lacustre, soumis à des contraintes naturelles et anthropiques, sur le long terme. On peut regretter à ce propos le peu d'investissements en matière de recherches à long terme et sur le terrain, concernant les processus écologiques fonctionnels, ce qui aurait permis de mieux interpréter l'évolution historique du système lacustre. Quoi qu'il en soit, les modifications observées dans le lac Victoria illustrent bien la difficulté pour les écologues de faire des prévisions fiables sur les systèmes écologiques, dans la mesure où la compréhension du fonctionnement relève encore trop souvent de la boite-noire. La situation, rappelons-le, est d'autant plus compliquée que le lac Victoria est en réalité un complexe de milieux très différents qui ne fonctionnent pas de manière identique ! Le recours à des hypothèses théoriques pour expliquer les phénomènes observés a souvent été utilisé mais ne peut constituer qu'un pis-aller. On a pu voir qu'elles étaient souvent très spéculatives, et rarement étayées par des observations précises... En l'absence de données de terrain sur le long terme, l'écologie doit donc rester modeste dans ses conclusions et ses prévisions.

Références

Azza H., 2006. *The dynamics of shoreline wetlands and sediments of northern Lake Victoria*. Ph.D. Disertation, University of Leiden, The Netherlands, 170 p.

Balirwa J.S., Chapman C.A., Chapman L.J., Cowx I.G., Geheb K., Kaufman L., Lowe-McConnell R.H., Seehausen O., Wanink J.H., Welcomme R.L. & Wtte F., 2003. Biodiversity and fishery sustainability in the Lake Victoria basin : an unexpected marriage ? *BioScience*, 53 : 703.

Bernardes I.D., 2010. *Spatial distribution of Nile perch in Lake Victoria using acoustic methods*. Msc Thesis, University of Bergen, Norway, 128 p.

Bwanika G.N., Chapman L.J., Kizito Y. & Balirwa J., 2006. Cascading effects of introduced Nile Perch (*Lates niloticus*) on the foraging ecology of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Ecology of Freshwater Fish*, 15 : 470-481.

Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Hodgson J.R, 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. Fish predation and herbivory can regulate lake ecosystems. *BioScience*, 35, 10 : 634-639.

Carroll S.P., Hendry A.P., Reznick D.N. & Fox C.W., 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21 : 387-393.

Cohen A.S., Palacios-Fest M.R., Msaky E.S., Alin S.R., McKee B., O'Reilly C.M., Dettman D.L., Nkotagu H. & Lezzar, K.E., 2005. Paleolimnological investigations of anthropogenic environmental change in Lake Tanganyika : IX. Summary of paleorecords of environmental change and catchment deforestation at Lake Tanganyika and impacts on the Lake Tanganyika ecosystem. *Journal of Paleolimnology*, 34 : 125-145.

Danger M., Allard B., Arnous M., Carrias J.-F., Mériguet J., Ten-Hage L. & Lacroix G., 2012. Effects of food-web structure on the quantity and the elemental quality of sedimenting material in shallow lakes. *Hydrobiologia*, 679 : 251-266.

Downing A.S., Van Nes E.H., Van de Wolfshaar K.E., Scheffer M. & Mooij W.M., 2013. Effects of resources and mortality on the growth and reproduction of Nile perch in Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 58 : 828-840.

Getabu A., Tumwebaze R. & MacLennan D.N., 2003. Spatial distribution and temporal changes in the fish populations of Lake Victoria. *Aquatic Living Resources*, 16 : 159-165.

Goudswaard K.P.C. & Wanink J.H., 1993. Anthropogenic perturbation in Lake Victoria : effects of fish introductions and fisheries on fish eating birds. *Annales Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zoologie)*, 268 : 312-318.

Goudswaard K.P.C., Witte F. & Wanink J.H., 2006. The shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria (East Africa), before and after the Nile perch increase. *Hydrobiologia*, 563 : 31-44.

Hecky R.E., Bugenyi F.W.B., Ochumba P.O.B., Talling J.F., Mugidde R., Gophen M. & Kaufman L., 1994. Deoxygenation of the deep water of Lake Victoria, East Africa. *Limnology and Oceanography*, 39, 6 : 1476-1481.

Hecky R.E., Mugidde R., Ramlal P.S., Talbot M.R. & Kling G.W., 2010. Multiple stressors cause rapid ecosystem change in Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 55 (Supplement 1) : 19-42. http ://www.fao.org/docrep /005/Y4593E/y4593e00.htm#Contents

Hecky R.E., 1993. The eutrophication of Lake Victoria. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 25 : 39-48.

Jul-Larsen E., Kolding J., Nielsen J.R., Overa R. & Van Zwieten P.A.M., 2003. *Management, co-management or no management ? Major dilemmas in southern African freshwater fisheries. Part 1 : Synthesis Report*. FAO Fisheries Technical Paper 426/1. FAO, Rome.

Katunzi E.F.B., Zoutendijk J., Goldschmidt T., Wanink J.H. & Witte F., 2003. Lost zooplanktivorous cichlid from Lake Victoria reappears with a new trade. *Ecology of Freshwater Fish*, 12 : 237-240.

Kaufman L. & Schwarz J., 2002. Nile perch population dynamics in Lake Victoria : implications for management and conservation : 257-313. *In* Ruth M. & Lindholm J. (eds), *Dynamic Modelling for Marine Conservation*, Springer, New York, 469 p.

Kishe-Machumu M., Witte F. & Wanink J.H., 2008. Dietary shift in benthivorous cichlids after the ecological changes in Lake Victoria. *Animal Biology*, 58 : 401-417.

Kishe-Machumu M.A., Witte F., Wanink J.H. & Katunzi E.F.B., 2012. The diet of Nile perch, *Lates niloticus* (L.) after resurgence of haplochromine cichlids in the Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 682 : 111-119.

Kolding J., Van Zwieten P., Mkumbo O., Silsbe G. & Hecky R., 2008. Are the Lake Victoria fisheries threatened by exploitation or eutrophication ? Towards an ecosystem-based approach to management : 309-355. *In* Bianchi G. & Skjoldal H.R. (eds), *The ecosystem approach to fisheries*. CABI and FAO, Rome, Italy, 363 p.

Marshall B., 2009. *Is Nile perch fishery on Lake Victoria sustainable ?* Report LVFO, Jinja, Uganda, 21 p.

Matsuishi T., Muhoozi L., Mkumbo O.C., Budeba Y., Njiru M., Asila A., Othina A. & Cowx, I.G., 2006. Are the exploitation pressures on the Nile perch fisheries resources of Lake Victoria a cause for concern ? *Fisheries Management & Ecology*, 13, 1 : 53-71.

McQueen D.J., Post J.R. & Mills E.L., 1986. Trophic relationship in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43 : 1571-1581.

Mkumbo O.C., Nsinda P., Ezekiel C.N., Cowx I.G. & Aeron M., 2007. Towards sustainable exploitation of Nile perch consequential to regulated fisheries in Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 449-457.

Mugidde R., 1993. The increase in phytoplankton primary productivity and biomass in Lake Victoria (Uganda). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 25 : 846-849.

Ngupula G.W. & Mlaponi E., 2010. Changes in abundance of Nile shrimp, *Caridina nilotica* (Roux) following the decline of Nile perch and recovery of native haplochromine fishes, Lake Victoria, Tanzanian waters. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 13, 2 : 196-202.

Njiru M., Okeyo-Owuor J.B., Muchiri M., Cowx I.G. & ven der Knaap M., 2007. Changes in population characteristics and diet of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L) from Nyanza Gulf of Lake Victoria, Kenya : what are the management options ? *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 434-442.

O'Reilly C.M., Alin S.R., Plisnier P.-D., Cohen A.S. & McKee B.A., 2003. Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature*, 424 : 766-768.

Ojuok J.E., Njiru M., Ntiba N.J. & Mavuti K.M., 2007. The effect of overfishing on the life-history strategies of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) in the Nyanza Gulf of Lake Victoria, Kenya. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 443-448.

Olowo J.P. & Chapman L.J., 1999. Trophic shifts in predatory catfishes following teh introduction of Nile perch into Lake Victoria. *African Journal of Ecology*, 37 : 457-470.

Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. & Torres Jr. F., 1998. Fishing Down Marine Food Webs. *Science*, 279, 5352 : 860-863.

Schofield P.J. & Chapman L.J., 2000. Hypoxia tolerance of introduced Nile perch : implications for survival of indigenous fishes in the Lake Victoria basin. *African zoology*, 35, 1 : 35-42.

Talling J.F., 1966. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Internationale Revue der Gesamten HydroBiologie und Hydrogeographie*, 51, 4 : 545-621.

Van der Meer H.J., Van Rijssel J.C., Wagenaar L.C. & Witte F., 2012. Photopic adaptations to a changing environment in two Lake Victoria cichlids. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106 : 328–341

Van Rijssel J.C. & Witte F., 2013a. Adaptive responses in resurgent Lake Victoria cichlids over the past 30 years. *Evolutionary Ecology*, 27 : 253-267.

Van Rijssel J.C. & Witte F., 2013b. *Adaptive responses under natural conditions in Lake Victoria cichlids.* XIV Congress of the European Society for Evolutionary Biology, Lisbon, Portugal, 19-24 August 2013, Poster.

Verburg P., Hecky R.E. & Kling H., 2003. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. *Science*, 301, 5632 : 505-507.

Verschuren D., Johnson T.C., Kling H.J., Edgington D.N., Leavitt P.R., Brown E.T., Talbot M.R. & Hecky R.E., 2002. History and timing of human impact on Lake Victoria, East Africa. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 269 : 289-294.

Wanink J.H., 1998. *The pelagic cyprinid* Rastrineobola argentea *as a crucial link in the disrupted ecosystem of Lake Victoria.* Ph.D. Thesis, University of Leiden, The Netherlands, 288 p.

Wanink J.H., 2006. Flexible foraging behaviour of Little egret (*Egretta garzetta*) following the invasion and collapse of Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Lake Victoria. 5th Limnology and Waterbirds Conference of the International Society of Limnology (SIL), Eger, Hungary, August 26-30,. 2006. Poster. http ://home.kpn.nl/wanin079/sil-lwc5-p.pdf

Wanink J.H., Berger M.R. & Witte F., 1993. Kingfishers at Fishburger Queens : eating Victorian fast food on the wing. *Annales Musée Royal de l'Afrique Centrale (Zoologie)*, 268 : 319-326.

Wanink J.H. & Goudswaard K.P.C., 1994. Effects of Nile perch (*Lates niloticus*) introduction into Lake Victoria, East Africa, on the diet of Pied Kingfishers (*Ceryle rudis*). *Hydrobiologia*, 279/280 : 367-376.

Wanink J.H. & Joordens J.C.A., 2003. Dietary shifts in *Brycinus sadleri* (Pisces : Characidae) from southern Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10 : 392-397.

Wanink J.H. & Witte F., 2000. Rapid morphological changes following niche shift in the zooplanktivorous cyprinid *Rastrineobola argentea* from Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 50, 3 : 365-372.

Witte F., Msuku B.S., Wanink J.H., Seehausen O., Katunzi E.F.B., Goudswaard K.P.C. & Goldschmidt T., 2000. Recovery of cichlid species in Lake Victoria : an examination of factors leading to differential extinction. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10 : 233–241.

Witte F., Wanink J.H., Kishe-Machumu M.A., Mkumbo O.C., Goudswaard K.P.C. & Seehausen O., 2007. 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., Welten M., Heemskerk M. Van der Stap I., Ham L., Rutjes H. & Wanink J.H., 2008. Major morphological changes in a Lake Victoria cichlid fish within two decades. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 : 41-52.

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, Ghent, Belgium, 818 p.

Witte F., Kishe-Machumu M.A., Mkumbo O.C., Wanink J.H., Goudswaard K.P.C., Van Rijssel J.C. & Van Oijen M.P.J., 2013. The fish fauna of Lake Victoria during a century of human induced perturbations : 49-66. *In* Snoeks J. & Getahun A. (eds), *Proceedings of the Fourth International Conference on African Fish and Fisheries*, Addis Ababa, Etiopia, 22-26 september 2008, Royal Museum for Central Africa, Zoological Documentation online Series, Tervuren, Belgium, 76 p.