Chapitre 9

Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi ont-elles proliféré ?

En Afrique, les gestionnaires des pêches ont couramment pratiqué l'introduction d'espèces de poissons non indigènes. Dès les années 1890, les administrateurs coloniaux, pour se divertir, introduisent des truites, voire des black-bass, dans des dizaines de rivières kenyanes ou sud-africaines. C'est dans ce contexte que, en 1953, l'EAFRO[1] *(voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria ») ne fit guère d'objection concernant l'introduction de tilapias allochtones pour pallier la dramatique baisse de production des espèces natives de tilapias. En 1960, soit quelques années plus tard, cette fois-ci contre l'avis de tous les scientifiques, et notamment de l'EAFRO, on introduisit également la perche du Nil dont la prolifération sera à l'origine de beaucoup de critiques et de la controverse que l'on connaît.*

⋆

Dans la première moitié du XX^{e} siècle, la forte croissance démographique de la population humaine associée à la modernisation des techniques de pêche a progressivement, mais sérieusement, réduit les populations d'espèces exploitées, dipneustes, poissons-chats et surtout tilapias. La situation s'est dégradée à un tel point que, au début des années 1950, les autorités ont commencé à s'inquiéter devant la pénurie constatée (voir chapitre 13, « La pêche : une activité de prédation opportuniste. Évolution des captures depuis un siècle… »). Pour remédier à cela, dans le contexte de l'époque, une des solutions envisageables était d'introduire de nouvelles espèces susceptibles de s'acclimater et de venir pallier les stocks des espèces autochtones en régression.

1 Introduction des cichlidés

L'introduction des filets maillants au début du XX^{e} siècle a certes contribué au développement des pêcheries de l'espèce autochtone comme *O. esculentus*, mais leur

1. EAFRO pour *East African Fisheries Research Organisation*. Cette appellation sera maintenue jusqu'en 1959 avant de devenir l'EAFFRO (*East African Freshwater Fisheries Research Organisation*) à partir de 1960.

grande efficacité et leur utilisation excessive ont conduit à surexploiter les stocks. En 1953, pour pallier cet effondrement, et sous la pression des autorités locales, on déversa dans le lac quatre espèces de tilapias inconnus jusqu'alors du lac Victoria : *Oreochromis leucostictus* (originaire du lac Albert), *O. niloticus* (probablement originaire du lac Albert), *Coptodon rendalli* (origine inconnue) et *C. zillii* (probablement originaire du lac Albert) (figure 1). On estimait en effet que, dans les régions tropicales, les écosystèmes pouvaient accueillir beaucoup plus d'espèces qu'il n'y en avait à l'origine, notamment s'il s'agissait d'herbivores ou de consommateurs primaires.



FIGURE 1 – Les quatre espèces de cichlidés introduites dans le lac Victoria en 1953. De haut en bas et de gauche à droite : *Oreochromis leucostictus* (© Elis), *Oreochromis niloticus* (© Sahat Ratmuangkhwan), *Coptodon rendalli* (© L. de Vos), *Coptodon zillii* (© L. de Vos)

Dès cette époque, plusieurs scientifiques s'élevèrent contre ces introductions, dont l'incontestée spécialiste des tilapias, Ethelwynn Trewavas, qui laissa entendre qu'il s'agissait d'une simple mode créée par des inconscients. L'avenir lui donnera raison, mais le phénomène était devenu irréversible.

En effet ces espèces qui étaient essentiellement destinées à soutenir les stocks en déclin des deux espèces autochtones, le *ngege* (*O. esculentus*) et le *mbiru* (*O. variabilis*), devinrent rapidement des concurrentes. *O. niloticus* en particulier se mit à proliférer au point de les supplanter totalement et de devenir, au début des années 1990, le cichlidé largement prédominant dans les captures (voir chapitre 13, « La pêche : une activité de prédation opportuniste. Évolution des captures depuis un siècle… »). À l'heure actuelle, on estime que dans le lac proprement dit, les deux espèces natives ont pratiquement disparu.

L'établissement des espèces introduites semble avoir été favorisé au début des années 1960, par un niveau du lac exceptionnellement haut ce qui a peut-être facilité la

reproduction du tilapia du Nil en augmentant les surfaces pouvant servir de lieu de ponte. Il en serait de même pour le remplacement d'*O. variabilis* par *C. zillii* (Lowe-McConnell, 2006). Mais, *O. niloticus* est bien connu également pour ses facultés d'adaptation, car il est capable d'exploiter un large spectre de nourriture et il est plus éclectique dans le choix de ses sites de pontes. Contrairement au *ngege*, strictement phytophage, il peut aussi se nourrir de zooplancton ou d'insectes. De plus, le tilapia du Nil pond plus d'œufs et les femelles, plus grosses, sont capables de produire un plus grand nombre de juvéniles. Lowe-McConnell (2006) estime également que *O. niloticus* tire avantage, par rapport aux *ngege*, de sa très longue cohabitation avec la perche du Nil dans le lac Albert, dès lors que cette dernière a été introduite dans le lac Victoria. Ainsi, habitué depuis des millénaires au prédateur, il aurait mieux su s'en protéger que les tilapias indigènes non accoutumés à ce prédateur. C'est ce que l'on a appelé l'« effet Frankenstein » : des proies confiantes ou inexpérimentées se retrouvent face à des prédateurs sans avoir le temps, par coévolution, de développer des comportements d'évitement.

Mais les introductions de cichlidés au début des années 1950, n'ont été que le prélude à un événement beaucoup plus controversé et dont les conséquences furent certainement beaucoup plus importantes tant pour l'écosystème que pour les populations riveraines. En effet, les autorités ougandaises, contre l'avis des scientifiques, décidèrent de soutenir les pêches en introduisant quelques spécimens de *Lates niloticus*.

2 Introduction de *Lates niloticus* : les premières discussions

La question de l'introduction d'un gros prédateur n'est pas récente car, dès 1929, M. Graham écrivait déjà :

> « Il m'a fréquemment été suggéré que la faune de poissons du lac Victoria serait améliorée s'il existait certaines espèces du lac Albert comme la perche du Nil (*Lates*) ou le poisson tigre (*Hydrocynus*). Compte tenu de la grande réussite de certaines opérations de la Direction des Pêches consistant à échanger à l'intérieur du Kenya des espèces de poissons d'un bassin à l'autre, je pense qu'il s'agit d'une idée qui peut être prise en compte. Toutefois, à l'heure actuelle, je recommande qu'une telle initiative ne soit pas mise en œuvre. En effet, la pêche du *ngege* dans le lac Victoria est une activité importante qui permet de nourrir les populations avec un poisson de qualité. L'introduction d'un gros prédateur venu d'ailleurs pourrait mettre en danger cette activité. Il convient donc de réaliser au préalable des recherches approfondies sur l'impact possible que pourrait entraîner une telle opération. » (Graham, 1929 p. 22).

À la même époque, B. Worthington est encore plus prudent puisque, à propos de l'introduction de la perche du Nil, il martèle sans ambigüité : « Aucun projet ne devra être mis en œuvre sans que des recherches approfondies soient effectuées pour évaluer les effets de cette introduction ».

Du côté des autorités nationales, quelques avis vont également dans ce sens et Hugh Copley, Directeur des Pêches au Kenya écrit en 1940 :

> « La question de l'introduction d'un poisson prédateur dans le lac Victoria est d'abord un problème international [note du rédacteur : trois pays sont concernés : Kenya, Ouganda et Tanzanie] qui doit faire l'objet d'enquêtes et de recherche approfondies. Dans ce sens, l'introduction du black-bass américain dans le lac Naivasha [note du rédacteur : système fermé sans relation avec d'autres bassins] a toujours été un souci pour moi car il est toujours possible qu'une personne irresponsable prenne cette espèce pour la transférer dans un barrage où il existe un exutoire et qu'un jour ou l'autre, cette espèce colonise le lac Victoria » (Copley H., 1940, « Letter to Kenya game warden, 10 May 1940 », lettre citée dans Pringle, 2005).

Cette note de service met en exergue les problèmes auxquels les gestionnaires sont confrontés à cette époque. Le lac est partagé entre trois États et la gestion des pêches dépend de plusieurs organisations, pas toujours coordonnées entre elles, et qui ne font aucun travail de recherche. En outre, la surveillance des nombreux cours d'eau et marécages qui bordent le lac et d'un littoral de 3 500 km afin d'empêcher toute introduction est une charge difficile.

Mais, après la seconde guerre mondiale et les conséquences économiques qui s'en sont suivies, l*a priori*té devient un peu partout d'assurer la subsistance alimentaire. En 1948, on demande à Robert Beauchamp (alors directeur de l'EAFRO) d'orienter les études de son laboratoire pour évaluer les possibilités de créer une industrie, basée sur le lac, pour « faire de la farine de poisson afin de compléter la ration de protéines animales qui est insuffisante ». Mais ce genre de recherches « appliquées » n'intéresse ni R. Beauchamp, ni les scientifiques qui l'entourent. Les administrateurs, qu'ils soient britanniques ou africains, se posent alors la question de continuer à financer ces chercheurs qui ne se préoccupent pas des impératifs économiques et politiques qu'on leur demande de prendre en compte.

Les scientifiques de l'EAFRO étaient alors dans une position particulièrement défavorable lorsque l'idée de l'introduction de la perche du Nil resurgit dans les années 1950. C'est l'UGFD (Uganda Game and Fisheries Department) [2], qui est à l'initiative de cette proposition soutenue par deux responsables de l'UGFD. Le premier, Bruce Kinloch, chef garde-chasse, est chasseur de gros gibier et amateur de pêche sportive. Il milite donc pour l'introduction de la perche du Nil qu'il considère comme un « poisson sportif au goût très fin ». Le second, Don Rhodes, chef du précédent, estime de son côté que « tout peut être justifié qui participe, en théorie, à l'amélioration du sort commun de l'homme » (cité dans Jackson, 2000). Cette vélléité de l'UGFD fut longtemps freinée par plusieurs personnes influentes et conservatrices de l'EAFRO, opposées à toute introduction de la perche du Nil.

2. L'UGFD est un peu l'équivalent ougandais de ce qu'a été en France, avant 1964, l'Administration des Eaux et Forêts.

3 Qui est *Lates niloticus* ?

La perche du Nil (*Lates niloticus*), traduction littérale de l'anglais Nile perch, encore appelée « capitaine [3] » en Afrique de l'Ouest, appartient à la famille des Latidae.



Figure 2 – Répartition naturelle de *Lates niloticus* (carte redessinée d'après Paugy *et al.*, 2013)

Ce poisson existe naturellement dans tous les bassins de la zone nilo-soudanienne, y compris dans les lacs Albert et Turkana (figure 2), proches du lac Victoria, d'où proviennent les spécimens introduits dans ce dernier. C'est le plus gros poisson d'eau douce d'Afrique puisque les plus gros spécimens peuvent mesurer près de 2 mètres et peser plus de 150 kg [4]. Il s'agit là de valeurs extrêmes, mais des poissons avoisinant 50 kg demeurent assez fréquents. C'est un carnivore vorace qui avale entières toutes les proies qui passent à sa portée. En effet, Cette espèce possède une grande bouche largement fendue dont la dentition, peu développée, se compose de plusieurs lignes de petites dents qui ne lui servent pas à déchirer ou découper ses proies, mais simplement à les retenir avant de les avaler la tête la première. Enfin, l'œil, de grande taille, possède une large pupille translucide jaunâtre très particulière qui diffère singulièrement de ce que l'on observe chez les autres espèces de poissons (figure 3).

3. À ne pas confondre avec l'espèce marine *Polydactylus quadrifilis* (Perciformes, Polynemidae), appelée elle aussi « capitaine », notamment au Sénégal et au Togo.

4. Très récemment (novembre 2011), on nous a rapporté qu'un spécimen de 148 kg avait été pêché dans la région d'Entebbe. Nous n'avons pas vu de spécimens d'une telle taille, mais il semble que les individus dépassant 100 kg ne sont pas rares, même si de telles captures deviennent de plus en plus exceptionnelles.

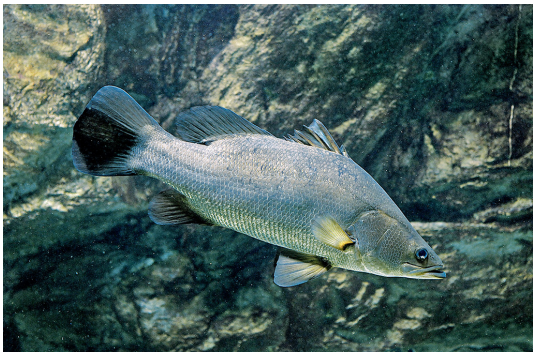


Figure 3 – *Lates niloticus* (© Aquarium tropical de la Porte-Dorée / F. Busson)

En Afrique, on dénombre actuellement cinq espèces de *Lates*. Quatre d'entre elles sont endémiques du lac Tanganyika, (dont *L. angustifrons*, qui peut atteindre 80 kg), où elles cohabitent avec les petits Cichlidés endémiques sans entraîner leur extinction. La cinquième, *L. niloticus*, possède une vaste répartition nilo-soudanienne (figure 2).

On a parfois supposé qu'il existait dans les lacs Albert et Turkana deux espèces proches mais légèrement différentes de *L. niloticus*. Elles furent respectivement décrites, en 1929 puis en 1932, sous les noms de *L. macrophthalmus* (lac Albert) et *L. longispinnis* (lac Turkana) [5]. Considérées parfois comme des sous-espèces, ces deux formes s'avèrent en fait être de simples variétés géographiques de *L. niloticus*, comme l'ont montré de récentes études génétiques (Hauser *et al.*, 1998) (voir également l'encadré « Parole de chercheur : Jean-François Agnèse, généticien des populations de poissons »).

La perche du Nil adulte est avant tout un piscivore. Mais, les jeunes spécimens ont une nourriture plus diversifiée et s'alimentent volontiers de proies plus petites, comme les crevettes, les mollusques aquatiques, voire même des insectes (larves et adultes). À partir d'environ 40 cm, les *Lates* deviennent strictement ichtyophages et la taille des poissons ingérés n'excède pas en général 25 % de la longueur du prédateur (Moreau, 1982). Les *Lates* ne sont pas d'excellents nageurs. Ils préfèrent guetter leurs proies et attaquer les bancs qui passent à proximité plutôt que se disperser sur une grande variété d'individus isolés.

Lates niloticus a une fécondité assez élevée. On estime que chaque femelle mature libère environ 100 000 œufs/kg de petite taille (moins d'un millimètre de diamètre) qui sont abandonnés sans surveillance, et qui subissent, à terme, une mortalité importante. Il fait donc partie des espèces qui compensent, par leur grande fécondité, une faible chance de survie de la descendance [6].

5. En anglais ces espèces ont été respectivement appelées : *Albert lates* et *Rudolf lates* (lac Rudolf était le nom initial de lac Turkana qui a été renommé ainsi en 1975).

6. Une théorie écologique explique que la stratégie de reproduction des espèces est reliée aux fluctuations de l'environnement. Il se dégage ainsi deux stratégies typiques : la ***stratégie r*** (celle de la perche du Nil par exemple), basée sur la production d'un grand nombre de jeunes, le plus tôt possible, et une mortalité très élevée ; la ***stratégie K***, basée sur une durée de vie plus longue, une fécondité faible et un taux de survie élevé. Dans la description mathématique des deux stratégies, r correspond au taux de croissance de la population et K est la valeur limite de la population.

Les individus de plus d'un mètre de long sont presque exclusivement des femelles ce qui a conduit plusieurs auteurs à estimer que la perche du Nil est peut-être protandre, c'est-à-dire que les individus mâles deviennent femelles lorsqu'ils vieillissent. La longévité de *L. niloticus* est estimée à une vingtaine d'années.

Parole de chercheur : Jean-François Agnèse, généticien des populations de poissons

Lates niloticus, une espèce multiforme

Malgré leurs grandes importances économique et écologique, les populations de *Lates* d'Afrique ont encore un statut taxinomique incertain. *L. niloticus* est naturellement présent dans le Nil. Dans le lac Albert deux espèces ont été décrites, *L. albertianus* Worthington, 1929 près des côtes ou en surface et *L. macrophtalmus* Worthington 1929 en profondeur. Dans le lac Turkana, deux autres espèces ont été également reconnues, *L. rudolfianus* Worthington, 1932 en surface et *L. longispinis* Worthington, 1932 en profondeur. Les espèces de profondeur semblent, dans les deux cas, se caractériser par un pédoncule caudal plus épais, un maxillaire, des yeux et des épines dorsales plus grands que chez les espèces pélagiques.

Mais, toutes les valeurs observées pour ces caractères sont largement chevauchantes et ne constituent pas un réel critère de discrimination et de diagnose. En 1991, Harrison entreprend alors de réaliser une étude complète sur un grand nombre de spécimens des lacs et du Nil. Il conclut qu'il n'est pas possible de tirer des conclusions taxinomiques définitives sur la base des seuls caractères morphométriques, En 1998, Hauser *et al.* réalisent la première étude génétique sur des populations de *Lates* des lacs Victoria, Albert et Turkana. Les résultats laissent à penser qu'il n'existe qu'une seule espèce, provenant majoritairement du lac Albert, parmi tous les échantillons étudiés.

Nos propres observations, reposant sur l'étude de l'ADN mitochondrial et des microsatellites, portent sur plus d'une centaine d'individus. Les premiers résultats semblent confirmer qu'il n'existe qu'une seule espèce dans les eaux du Nil et des grands lacs (Albert, Turkana et Victoria).

L'ensemble de ces considérations suggère qu'il n'existe qu'une seule espèce, *L. niloticus* dont la morphologie est assez plastique selon que les individus vivent en rivière, à la surface des lacs ou en profondeur. La dissemblance morphologique pourrait être acquise très tôt au cours du développement des alevins, selon qu'ils grandissent en surface ou en profondeur.

4 Introductions de *Lates niloticus* : les premiers essais

Au début des années 1950, aucun *Lates* n'avait été introduit officiellement dans le lac Victoria proprement dit, malgré le souhait de l'UGFD. Cependant, il avait été introduit dans le lac Kyoga, et les chercheurs de l'EAFRO suggérèrent, en toute logique, d'attendre les résultats de cette « expérience » en cours. En 1960, Geoffrey Fryer écrivait dans le Journal d'agriculture d'Afrique orientale que « l'introduction de la perche du Nil dans le lac Victoria, telle que proposée par certains, repose sur la méconnaissance évidente de certains concepts fondamentaux de biologie ». Et de rajouter que celle-ci pourrait compromettre la survie des espèces de poissons endémiques et mettre en péril l'avenir des pêcheries industrielles du lac. Mais les fonctionnaires de l'UGFD s'impatientent...

Après la construction du barrage des chutes Owen (désormais chutes Nalubaale) en 1954, les autorités ougandaises ont considéré que, désormais, le lac Victoria était totalement isolé du Nil et qu'en conséquence, il n'y avait aucun risque que des espèces déversées en aval du barrage puissent atteindre le lac. Au cours de cette année 1954, les gardes-pêche locaux reçurent l'ordre de déverser quelques spécimens de perches du Nil en amont des chutes Murchison qui, rappelons-le, créent une barrière entre le haut Nil (Nil Victoria) et le lac Albert (figure 4). Puis, en 1955, les choses s'accélèrent et Pringle (2005) rapporte que l'agent de l'UGFD, John Stoneman, transféra, depuis le lac Albert, 47 individus juste en aval du barrage des chutes Owen et 100 autres spécimens à Port Masindi, au débouché du lac Kyoga (figure 4).

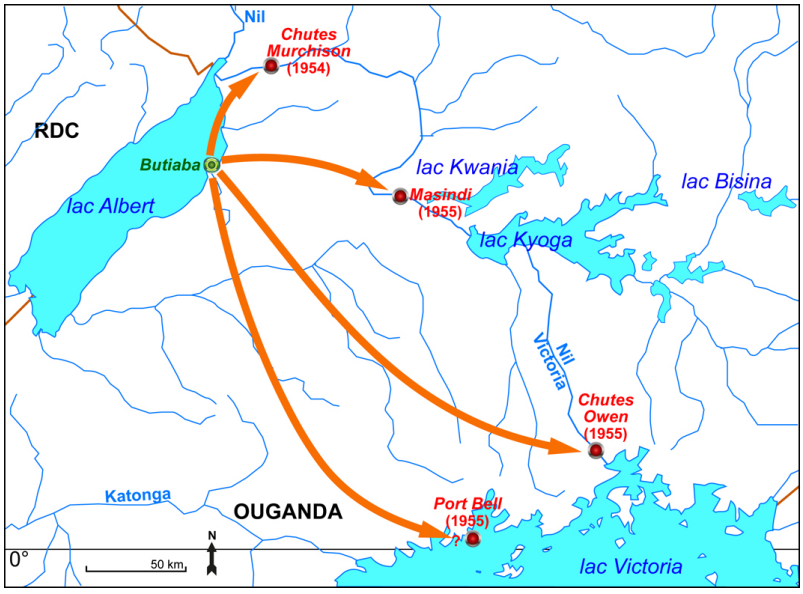


Figure 4 – Premières introductions de la perche du Nil (*Lates niloticus*) originaire de Butiaba sur le lac Albert. La première introduction de quelques spécimens a eu lieu en 1954, juste en amont des chutes Murchison, puis en 1955, 47 spécimens ont été introduits en aval des chutes Owen (actuellement Nalubaale) sur le Nil Victoria et 100 exemplaires dans le lac Kyoga vers Masindi. Un déversement pratiqué à Port Bell, directement dans le lac Victoria a été évoqué, mais jamais vérifié

Face à la position inflexible des chercheurs de l'EAFRO, l'UGFD change de tactique et trouve alors de nouveaux arguments :

- On commence par déclarer, en se basant sur des travaux de Greenwood (1951) que dans un passé lointain, au cours du Miocène (entre -23 et -5,3 Ma), avait existé, dans la région du lac Victoria, un congénère, aujourd'hui disparu, de la perche du Nil [7].
- On argumente également que, même si l'introduction du *Lates* pouvait effectivement affecter certaines espèces locales, l'impact se ferait essentiellement sentir sur les espèces de peu d'importance commerciale (c'est-à-dire les haplochromines) et qu'à l'inverse l'impact serait minimal sur les communautés de tilapias.
- On fait, enfin, référence à quelques vagues rapports qui mentionnent que la perche du Nil aurait déjà été signalée dans le lac près du port de Kampala (un déversement y aurait déjà été pratiqué en 1955).

Malgré ces arguments, l'EAFRO continue de mener une résistance farouche. G. Fryer en appelle au « bon sens ». Il écrit : « Les raisonnements théoriques et l'expérience pratique suggèrent résolument qu'une telle introduction n'est non seulement pas souhaitable mais qu'elle mettrait en péril la pêche commerciale existante. » Mais, rien n'y fait et l'UGFD continue de soutenir que le prédateur se nourrira essentiellement de ces « indésirables haplochromines [*sic*] » que les populations considèrent d'ailleurs généralement comme des « poissons poubelle » (« trash fish » dans le texte original). (Voir encadré « Ce sont les fonctionnaires de l'UGFD qui ont introduit la perche du Nil »).

Ce sont les fonctionnaires de l'UGFD qui ont introduit la perche du Nil

Les témoignages évoqués ici sont issus des souvenirs de Peter B.N. Jackson (2000), qui fut, entre autres, directeur de l'EAFFRO de 1963 à 1965.

Il y a souvent eu des controverses entre les chercheurs de l'EAFFRO et les fonctionnaires de l'UGFD, chacun n'ayant pas les mêmes objectifs. Le paroxysme de la brouille s'est certainement produit en 1959 et parmi les points de discorde, celui concernant l'introduction de poissons exotiques a certainement entraîné la plus violente controverse. Les instigateurs et les partisans inconditionnels de l'acclimatation de nouvelles espèces étaient Don Rhodes, directeur en chef des pêches et patron de Bruce Kinloch, directeur de l'UGFD de 1949 à 1960.

Kinloch avait, au cours de sa carrière, joué un rôle fondamental lors de la création des réserves de faune sauvage en Ouganda. C'est grâce à lui que ce pays compte

7. Des fossiles de *Lates* et de *Polypterus* ont bien été trouvés dans des couches datant du Miocène dans la région de Rusinga (golfe Winam). À cette époque existait le lac Karunga qui s'est asséché au milieu du Miocène. Ni les polyptères ni la perche du Nil n'ont, ensuite, colonisé le lac Victoria lorsque les conditions d'humidité permirent la formation du nouveau lac Victoria.

de magnifiques parcs nationaux qui eurent beaucoup de succès après le chaos des années 1970 (les années post Amin Dada qui a dirigé l'Ouganda de 1971 à 1979) et qui suscitèrent alors un afflux touristique important.

Mais si Kinloch pouvait être considéré comme une référence, voire un sage, en matière de préservation de la faune de mammifères, il avait beaucoup moins de scrupules en ce qui concerne la richesse que représentent les poissons. Ainsi, la perche du Nil était simplement un trophée de pêche si l'on se réfère aux nombreuses pages qu'il a consacré aux techniques et engins de pêche et sur le fait que, selon lui, il manquait des poissons de grande taille dans la région du lac Victoria. Dans un livre qu'il publie en 1972 (l'édition que nous donnons date de 1988), il admet que l'idée d'introduire *Lates niloticus* dans le haut Nil est « son plan », mais que cette « expérience » (c'est le terme qu'il emploie) ne peut être tentée avant que le barrage des Chutes Owen ne soit construit afin d'éviter toute contamination vers le lac Victoria situé en amont. En 1954, lorsque le barrage fut construit, Kinloch introduisit lui-même des perches du Nil en amont des Chutes Murchison. Ces deux introductions étaient, selon les agents de l'EAFFRO, en total contradiction avec les principes que se fixaient les experts de l'UGFD en matière de conservation des espèces terrestres. Pour montrer son indignation, Jackson, dans une métaphore, estime que le *Lates* peut être comparé à un dinosaure (il parle de Tyrannosaure, pour bien montrer que les proies potentielles n'ont jamais été confrontées au nouveau prédateur) qui serait capable de dévorer tous les éléphants, rhinocéros et antilopes se trouvant sur son chemin et donc de les faire disparaître à plus ou moins long terme. Ce scénario de science-fiction donne, selon lui, une idée approximative de ce qui s'est passé dans le lac Kyoga après l'introduction des deux espèces nilotiques.

Il n'y avait pas à discuter avec Kinloch qui estimait que la perche du Nil apportait une plus-value touristique (pêche sportive) et commerciale (pêche artisanale) à la région. Certes, bien qu'il les considère comme des « poissons poubelle », il reconnaissait que les *Haplochomis* avaient un éventuel intérêt zoologique, mais qu'ils n'avaient aucune valeur commerciale. Ces arguments parurent suffisants et, en définitive, aucune autorité locale ne s'opposa à l'introduction du *Lates* dans le Haut Nil.

Nous sommes alors en octobre 1961, quand intervient un coup de tonnerre. Un *Lates* vient d'être capturé à Mwanza, en Tanzanie, soit à l'extrémité la plus méridionale du lac Victoria. Les choses évoluent alors rapidement. En 1962, un agent du Département des Pêches d'Ouganda [8] déclare sans que personne ne le contredise : « Compte tenu qu'il est désormais prouvé que la perche du Nil est capable de se reproduire dans le lac Victoria et qu'elle s'y répand rapidement, je souhaite que l'on lâche plus de spécimens de cette espèce à Port Bell, Kaazi et Entebbe, pour satisfaire, à long terme, les demandes croissantes des pêches sportives et commerciales ».

8. Il s'agit d'un certain Don Rhodes de l'UGFD (cité par Pringle, 2005).

Il n'y a ni certitude ni preuve qui atteste que l'UGFD ait directement introduit la perche dans le lac, d'autant que le personnel nie toute intervention. Toutefois, on possède le témoignage de techniciens qui ont travaillé au début des années 1950 à l'UGFD, dont la lettre envoyée par un certain John Ofulla Amaras au journal *East African Standard* (25 février 1978) : « Veuillez noter que, selon les ordres de Mr. Alec Anderson officier en chef, des perches du Nil du lac Albert [...] ont été déversées dans les lacs Victoria et Kyoga en août 1954 [...] par moi-même, assisté de plusieurs assistants gardes-pêche, parmi lesquels, Augustino Kyomya, Benwa Magadu, Peter Karakaba et d'autres. » Pringle a rencontré l'auteur de cette lettre en 2003 qui lui a confirmé que de multiples introductions avaient été faites à Port Bell et Entebbe à différentes reprises en 1954. Contacté par Pringle, Peter Karakaba (un des assistants nommé par J.O. Amaras) confirme que des perches du Nil ont bien été introduites à plusieurs reprises directement dans le lac mais, selon lui, en 1955 et non en 1954. Ancien officier de l'UGFD John Stoneman (voir *supra*), dans un entretien avec Pringle, se souvient que J.O. Amaras a effectivement participé aux opérations de déversement, ce qui signifie que des introductions de *Lates* ont bien eu lieu, directement dans le lac, en 1954 ou 1955. Mais évidemment aucune trace écrite des autorités de l'UGFD ne permet d'étayer ces témoignages oraux.

5 Les introductions officielles de *Lates niloticus* se multiplient

Les différents rapports annuels de l'EAFFRO relatent fidèlement l'évolution annuelle des captures, d'autant que dans les premières années de l'enquête, une récompense était donnée aux pêcheurs rapportant des spécimens de cette espèce, s'ils précisaient le lieu où ils les avaient pêchés.

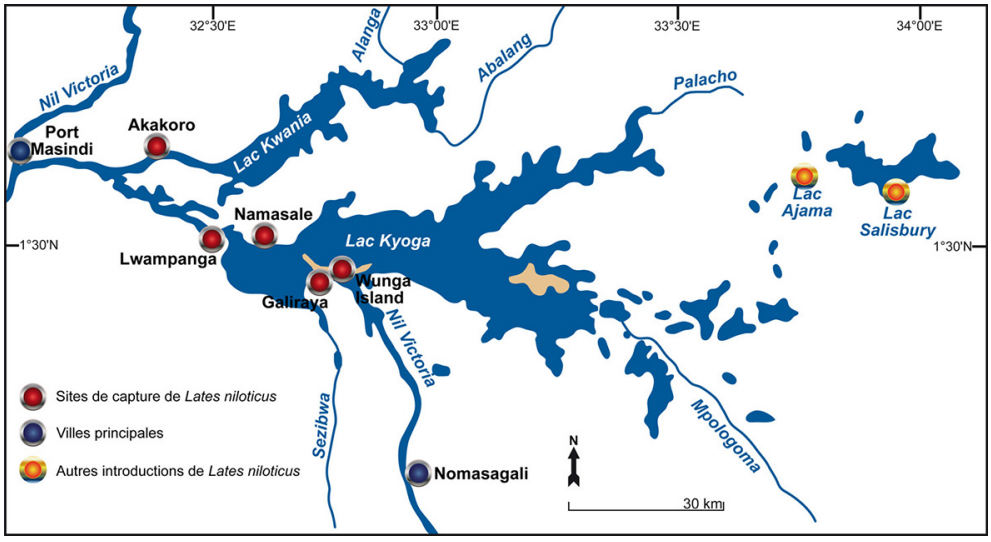


FIGURE 5 – Points de débarquement où les *Lates* ont été capturés après que l'UGFD ait introduit environ 300 spécimens dans le lac Kyoga, en juillet 1956

En 1960, huit poissons, pêchés au large de Jinja, ont été disséqués. Parmi ceux-ci, quatre avaient un estomac plein et tous avaient consommé des haplochromines, quelques-uns de jeunes *Clarias*. Selon E.L. Hamblyn qui avait été chargé d'étudier la biologie du *Lates*, il ne fait aucun doute que les poissons étudiés proviennent de l'empoissonnement qui a été effectué à partir de 1955, dans le lac Kyoga.

Dans le lac Kyoga, Hamblyn (1960) a suivi régulièrement l'évolution des captures de *Lates* après les introductions. Il observe que la plupart des poissons sont capturés à l'ouest du lac et que les prises sont d'autant plus abondantes que l'on se rapproche de l'exutoire vers le Nil Victoria (figure 5).

En réalité, entre 1955 et 1963, près de 300 perches ont été déversées entre les chutes en aval des chutes de Bujagali (Hamblyn, 1960 ; Gee, 1963) (figure 6). Toutes ces introductions ont été faites hors du lac Victoria et dans des biefs où toute évasion semblait impossible. Cependant en mai 1960, un *Lates* est capturé en Bugungu juste en amont des chutes Ripon (la source du Nil Victoria), puis un autre à Waigali (baie Hannington) en novembre de la même année. Il existe trois possibilités pour que ces espèces soient parvenues dans le lac :

- À travers les turbines du barrage des chutes Owen lors d'une opération de maintenance. C'est la thèse officiellement soutenue par l'UGFD. Cela semble assez peu plausible comme de nombreux scientifiques de l'EAFFRO l'ont fait remarquer (Jackson, 2000).
- Des pêcheurs (il s'agit peut-être d'un euphémisme de la part des chercheurs de l'EAFFRO qui ne veulent pas désigner directement les fonctionnaires de l'UGFD) qui ont introduit des poissons vivants depuis le lac Albert.
- Depuis le barrage Luwala qui draine le lac Victoria à Nyenga dans lequel l'EAFFRO a introduit 18 poissons en octobre 1959. Bien que ce barrage soit séparé du lac par un marais de papyrus, il n'est pas totalement impossible que des poissons aient pu passer durant les fortes pluies d'août 1961.

Désormais, le loup est dans la bergerie. Il n'y a donc plus de raison de se cacher puisque de toute façon le « mal » est fait. C'est du moins l'état d'esprit des autorités ougandaises qui profitent donc de l'occasion pour demander aux gardes de l'UGFD d'effectuer officiellement des introductions de *Lates* directement dans le lac (figure 6).

6 Les premières captures de perches du Nil

C'est en 1960 (entre juin et novembre) que les huit premiers exemplaires de *Lates* ont été capturés par les pêcheurs locaux dans la région du lac au large de Jinja (Hamblyn, 1960). Mais ces captures demeurent encore très faibles et les pêches expérimentales pratiquées par les chercheurs de l'EAFFRO s'avèrent vaines lors de 13 campagnes de pêche effectuées en différents localités. Malgré cela, quelques spécimens rapportés par les pêcheurs semblent montrer que, graduellement, les *Lates* semblent se disséminer vers le sud et vers l'est (figure 7).

En 1964, la dissémination continue vers le sud avec une avancée plus importante à l'est qu'à l'ouest où, malgré l'existence d'une importante zone de débarquement contrôlée

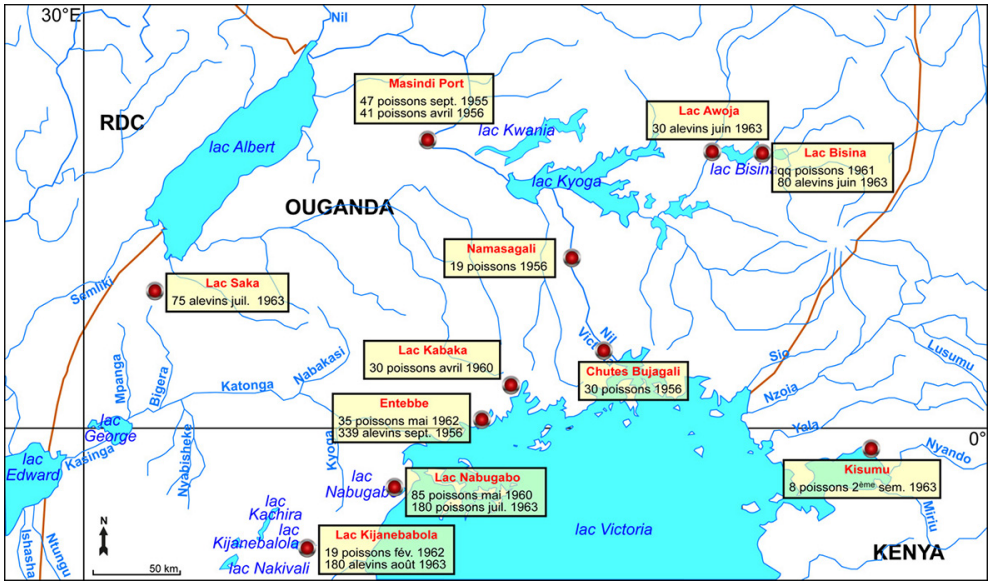


FIGURE 6 – Les différents lieux où la perche du Nil a été introduite entre 1955 et 1963 par les agents de l'UGFD (données d'origine : Gee, 1963). La première introduction a eu lieu en 1954, juste en amont des chutes Murchison qui font frontière entre le Nil Victoria et le Nil Albert

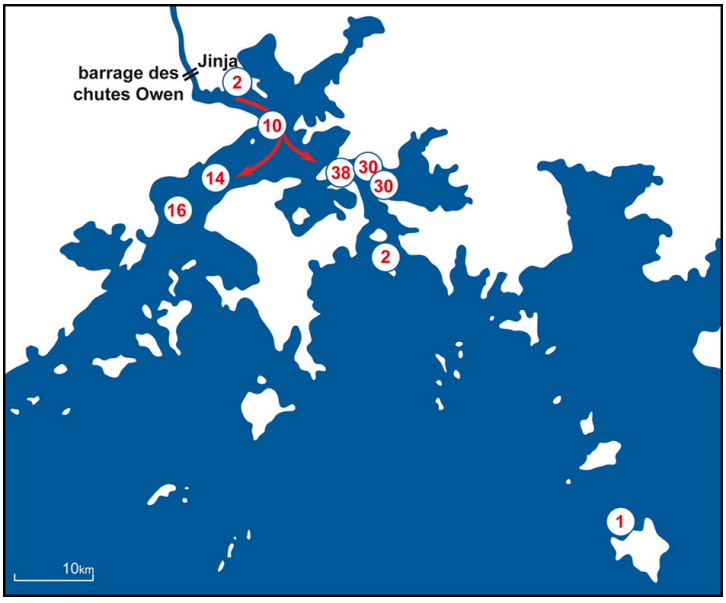


FIGURE 7 – Dispersion progressive des captures de perche du Nil dans le lac Victoria. Les chiffres représentent le nombre de spécimens rapportés par les pêcheurs dans les différentes localités identifiées (redessiné d'après Gee, 1963)

par le Département des Pêches d'Ouganda, aucune capture n'est signalée aux environs de l'embouchure de la rivière Kagera. Au nord les captures continuent et dans la région de Jinja, on note une progression significative de ces captures puisque en novembre et décembre 1964, on comptabilise 279 et 470 spécimens contre respectivement 58 et 67 en 1963 (Gee, 1963 ; EAFFRO, 1964). Aucun exemplaire n'est encore signalé dans la région de Kisumu (Kenya), ce qui semble indiquer que les *Lates* ne sont pas encore entrés dans le golfe de Kavirondo.

Par la suite, les premiers exemplaires ont été capturées dans la région de Mwanza (Tanzanie), à la pointe la plus méridionale du lac dès 1965 [9]. En 1966, les captures croissent de plus en plus (figure 8) et ne cessent d'augmenter. Les poissons deviennent également de plus en plus gros puisque les individus dépassant 15 kg ne sont pas rares : en 1966 le record atteint 38 kg (EAFFRO, 1966).

Si les captures s'accélèrent régulièrement, il est encore des lieux où les *Lates* sont rares. Tels est le cas du golfe de Winam (ex golfe de Kavirondo) où, jusqu'en 1968, aucune capture n'est signalée. Les premières perches apparaissent en 1969 (Achieng, 1990). Au Kenya, elles représentent alors moins de 1 % des captures, soit moins de 200 tonnes (figure 9). Ensuite, les choses s'accélèrent : on atteint 1 000 tonnes de perches en 1978, 27 300 tonnes en 1981, pour dépasser 67 000 tonnes en 1987 (figure 9).

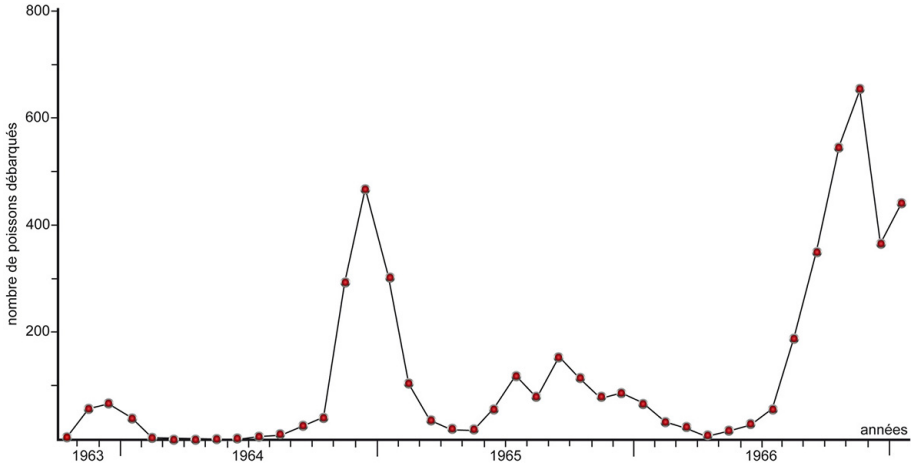


Figure 8 – C'est en 1960 que les premiers *Lates* sont signalés dans le lac Victoria. Si au début des années 1960, les captures sont encore unitaires, elles augmentent régulièrement à partir de 1963. On voit également que le nombre de poissons capturés est cyclique et que les captures sont toujours plus abondantes d'octobre à janvier. Selon Gee (1964), les captures sont plus abondantes au moment de la ponte. Sans que l'on en connaisse la raison, les poissons seraient donc plus vulnérables durant cette période

9. Rappelons qu'un exemplaire isolé avait déjà été capturé dès 1961. Mais aucune autre capture n'avait été ensuite répertoriée.

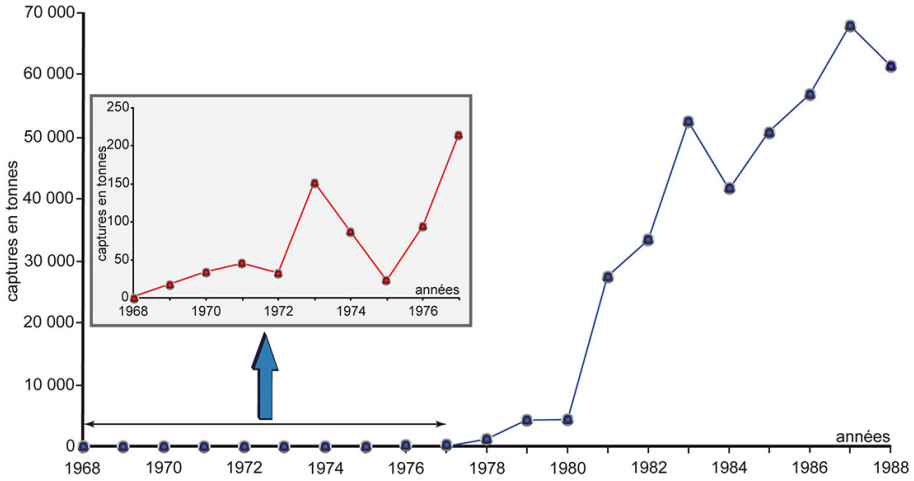


FIGURE 9 – Au Kenya, dans le golfe de Kavirondo (débarcadère de Kisumu), les captures de perches du Nil ne sont apparues qu'en 1969. Elles demeurent assez faibles jusqu'à la fin des années 1970. À partir de 1980, les poissons deviennent de plus en plus nombreux et constituent plus de la moitié des captures débarquées (source des données : Achieng, 1990)

7 Pourquoi la perche du Nil a-t-elle envahi le lac Victoria

Si le *Lates* a proliféré dans le lac Victoria c'est qu'il y a trouvé un environnement favorable du point de vue de sa reproduction et de son alimentation. C'est surtout ce dernier paramètre qui a retenu l'attention. Dès que les premières perches du Nil furent capturées dans les eaux du lac Victoria, les chercheurs de l'EAFFRO ont engagé des études sur la biologie du *Lates* dans le but de mieux le contrôler. Comme les prises étaient trop peu nombreuses dans le lac Victoria, ils ont entrepris d'abord d'étudier l'espèce dans son milieu naturel d'origine, le lac Turkana, et surtout le lac Albert.

Très vite, on s'est aperçu que l'alimentation principale des *Lates* dans le lac Victoria est constituée de petits mormyres (*Marcusenius*), mais surtout d'*Haplochromis* et de tilapias qui constituent plus de la moitié du nombre de proies dans les contenus stomacaux (figure 10). En fait, comme bien souvent, les prédateurs se nourrissent des proies qui sont les plus abondantes. On constate que les estomacs des *Lates* capturés dans les lacs Kyoga et Victoria contiennent deux fois plus de proies que ceux du lac Albert (Gee, 1963). Ce qui semble confirmer l'hypothèse selon laquelle l'abondance des proies favorise la prise de poids des perches introduites. En effet les *Lates* du lac Victoria sont lourds, ont un corps massif et une petite tête. Par rapport aux individus du lac Albert cela semble indiquer qu'ils ont grandi plus vite et qu'ils ont eu une forte croissance pondérale avec une abondante accumulation de graisse abdominale (tableau 1). Un chercheur (Gee, 1964) aurait d'ailleurs dit : « Ils ressemblent plus à des porcs qu'à des poissons » (« More like pigs than fish »).

L'examen des proies avalées montre également que le prédateur préfère attaquer des bancs de plusieurs individus que des poissons isolés car lorsque l'on trouve plusieurs proies dans l'estomac, elles appartiennent souvent à la même espèce. En procédant

ainsi, il économise son énergie préférant avaler en une seule fois le maximum de nourriture.

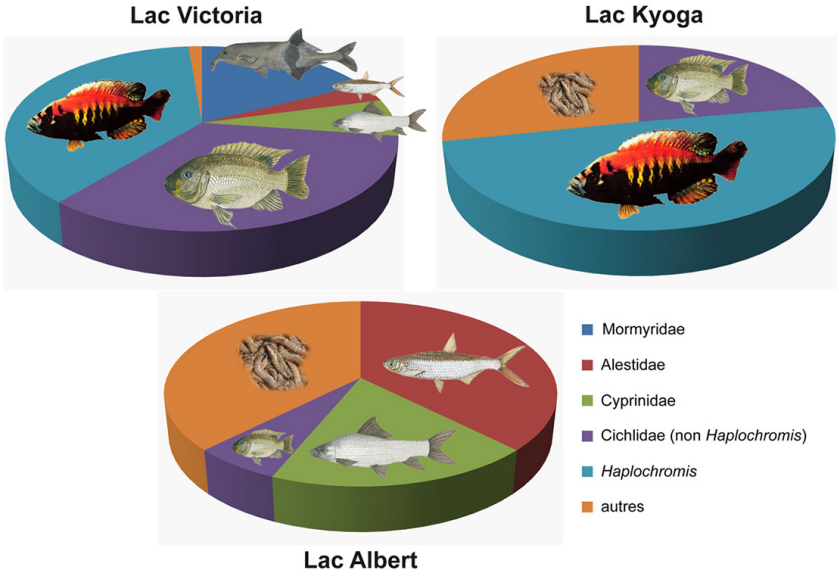


FIGURE 10 – Proportions des principales proies consommées (% d'occurrence) par la perche du Nil dans les deux lacs où elle a été introduit et dans le lac Albert, son habitat d'origine

Tableau 1 - Le coefficient de condition moyen des poissons introduits dans les lacs Victoria et Kyoga est significativement supérieure à celui des individus des lacs d'origine (d'après Gee, 1965). Rappelons que le coefficient de condition (*K*) se calcule $K = \frac{10^5 P}{L^3}$ et où *P* est le poids en gramme et *L* la longueur en mm)

Lacs	**<100 g**	**101-1 000 g**	**1 001-10 000 g**	**>10 000 g**
Albert	1,62	1,94	1,94	1,72
Turkana	-	1,65	1,94	1,99
Kyoga	-	2,00	2,37	2,66
Victoria	2,03	2,27	2,37	2,13

Compte tenu de ces observations préliminaires on pouvait s'attendre à ce que ce nouvel arrivant ait un impact sur une faune qui évoluait depuis des milliers d'années en l'absence de prédateur particulièrement vorace, même si quelques espèces (protoptères, poissons-chats et quelques *Haplochromis* ichtyophages par exemple) se nourrissaient déjà occasionnellement d'*Haplochromis* ou d'autres proies de faible taille. Peut-on

penser qu'il existe un lien étroit entre la boulimie des *Lates* et le fait que les espèces autochtones n'ont pas co-évolué avec un prédateur d'une telle envergure ? Gee (1964) affirme que l'engraissement des perches résulte de l'abondante nourriture disponible, d'autant plus aisée à consommer que les populations de proies n'ont jamais été habituées à un tel prédateur (« effet Frankenstein »). Il appuie son hypothèse sur le fait que les poissons du lac Kyoga ont également une charge pondérale nettement plus importante que ceux du lac Albert (tableau 1).

Du point de vue de l'occupation de l'espace, la perche du Nil s'est lentement répandue du nord vers le sud-est, puis vers le sud-ouest avant d'être capturée à l'extrême sud (région de Mwanza), au début des années 1980, soit près de vingt années après les premières prises constatées en Ouganda. L'augmentation des captures constatées dans les années 1983-1984 était essentiellement constituée de sub-adultes, ce qui milite pour une arrivée importante de poissons ayant migré depuis le nord.

Des marquages manuels ont montré que des *Lates* s'étaient déplacés de 50 km en une semaine, de près de 100 km en deux mois et de 150 km en six mois (Ligtvoet & Mkumbo, 1990). À ces allures, il n'aurait fallu que quelques mois à certains poissons des eaux kenyanes pour atteindre le Golfe de Mwanza. Or la vague de sub-adultes a mis quatre ans pour l'atteindre. Deux raisons peuvent être évoquées pour expliquer cette différence. D'abord, rien n'obligeait les perches à se déplacer à une « vitesse de croisière » précipitée, ensuite il est possible que les poissons n'aient commencé leur migration vers le sud qu'après que le stock de nourriture disponible, en l'occurrence les haplochromines, soit localement devenu insuffisant.

Il aura donc fallu environ vingt-cinq ans après son introduction pour que le prédateur devienne l'espèce la plus abondante dans le lac, ce qui est, somme toute, assez rapide. Quelle a pu être la raison de ce boom ? Goudswaard et ses collègues (2008) estiment que les *Lates* adultes ont joué le rôle de « pionniers » qui ont indirectement favorisé le développement des juvéniles. Leur raisonnement part du principe que les haplochromines et les juvéniles de *Lates* sont concurrents sur le plan trophique (zooplancton, larves d'insectes, crevettes…). Tant que les cichlidés sont restés abondants, les jeunes perches ont eu quelques difficultés pour se développer. Mais, en dévorant cette manne et en réduisant ainsi la biomasse d'haplochromines, les chances de survie des jeunes *Lates* sont devenues de plus en plus importantes favorisant d'autant le développement de l'espèce. Une sorte de réaction en chaîne s'autoalimentant… également catalysée par d'autres impacts anthropiques affectant également la dynamique des populations de *furus*[10] (désoxygénation des couches inférieures, eutrophisation, baisse de la transparence, surexploitation…) (voir chapitre 10, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »). Le point faible de cette hypothèse est néanmoins que les *Lates* adultes dévorent également leurs jeunes.

10. *Furu* ou *fulu* (en langue Dholuo ou Luo, Kenya et Tanzanie) ou *nkejje* (en langue Luganda ou Ganda en Ouganda) sont les noms locaux des haplochromines.

Références

Achieng A.P., 1990. The impact of the introduction of Nile perch, *Lates niloticus* (L.) on the fisheries of Lake Victoria. *Journal of Fish Biology*, 37 (Supplement A) : 17-23.

EAFFRO, 1960. *Annual report 1960*. Jinja, Uganda, 48p. + ii.

EAFFRO, 1964. *Annual report 1964*. Jinja, Uganda, 73p. + ii.

EAFFRO, 1966. *Annual report 1966*. Jinja, Uganda, 43p. + iv.

Fryer G., 1960. Concerning the proposed introduction of Nile perch into Lake Victoria. *East African Agricultural Journal*, 25 : 267-270.

Gee J.M., 1963. Nile perch investigation. *East African Freshwater Fisheries Research Organization, Annual Report 1962-63* : 14-24.

Gee J.M., 1964. Nile perch investigation. *East African Freshwater Fisheries Research Organization, Annual Report 1964* : 13-16.

Goudswaard K.P.C., Witte F. & Katunzi E.F.B., 2008. The invasion of an introduczd predator, Nile perch (*Lates niloticus*, L.) in Lake Victoria (Eats Africa) : chronology and causes. *Environmental Biology of Fish*, 81 : 127-139.

Graham M., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928, and appendices*. Crown Agents for the Colonies, London, 255 p.

Hamblyn E.L., 1960. The Nile perch project. *East African Freshwater Fisheries Research Organization, Annual Report 1960* : 26-32.

Harrison K., 1991. The taxonomy of East African Nile Perch, *Lates* spp. (Perciformes, Centropomidae). *Journal of fish Biology*, 38, 2 : 175-186.

Hauser L., Carvalho G.R., Pitcher T.J. & Ogutu-Ohwayo R., 1998. Genetic affinities of an introduced predator : Nile perch in Lake Victoria, East Africa. *Molecular Ecology*, 7, 7 : 849-857.

Jackson P.B.N., 2000. Freshwater fishery research organisations in central and eastern Africa. A personal recollection. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 55, 1 : 1-81 + xiv.

Kinloch B.,1988. *The Shamba Raiders : Memories of a Game Warden*. Ashford Press Publishing, 431 p.

Ligtvoet W. & Mkumbo O.C., 1990. Synopsis of ecological and fishery research on Nile perch (*Lates niloticus*) in Lake Victoria, conducted by HEST/TAFIRI : 35-74. *In* : *Report of the fifth session of the sub-committee for the development and management of the fisheries in Lake Victoria, Mwanza, Tanzania*. 12-14 September 1989, CIFA, FAO Fisheries Report 430, 102 p.

Lowe-McConnell R., 2006. *The tilapia trail – the life history of a fish biologist*. MPM Publishing Ascot, Great Britain, 296 p.

Moreau J., 1982. *Exposé synoptique des données biologiques sur la perche du Nil*. FAO, FIR/S132, 44 p.

Paugy D., Zaiss R. & Troubat J.J., 2013. *Faunafri : un observatoire de la biodiversité dédié aux espèces de poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique*. http ://www.poissons-afrique.ird.fr/faunafri/

Pringle R.M., 2005. The origins of the Nile perch in Lake Victoria. *BioScience*, 55, 9 : 780-787.