

Évolution des peuplements (poissons et crustacés) dans une lagune tropicale, le lac Togo, soumise à un régime alternatif de fermeture et d'ouverture du cordon lagunaire

Raymond Laë

ORSTOM, BP 70, 29280 Plouzané, France.

Reçu le 7 juin 1993; accepté le 12 janvier 1994.

Laë R. Aquat. Living Resour., 1994, 7, 165-179.

Changes in fish and crustacean communities of a tropical lagoon, lake Togo, submitted to alternate phases of opening and closing belt.

Abstract

The strong productivity of coastal lagoons is due to exchanges between sea water and freshwater. In Togo, when the belt is closed as it was in 1983-84, salinity is low (1 psu at Agbodrafo) and specific diversity decreases ($I_{sh}=2.13$). On the opposite, when the lagoon is linked to the sea as it was in 1989, salinity rises everywhere (7 psu at Agbodrafo) and the fish communities are more numerous ($I_{sh}=2.74$). In the latter case, the fish communities belong to marine and marine-estuarine species (*Liza*, *Caranx*, *Penaeus*, *Gerres*...) and nutrient transports and fish migrations, from the sea, induce important yields (300-400 kg/ha). In 1984, after four years of closing belt, estuarine species dominate; especially *Sarotherodon melanothon* which represents 50 % of the total catches. In such a context, as fishing is intensive, continuous reproduction is certainly a key factor for the spreading of this species. Nevertheless, values for yields (160 kg/ha/year), maximal length (250 mm), catch mean length (120 mm), length at first sexual maturity (85 mm) are smaller than those observed in other lagoons of Nigeria and Ivory Coast. This indicates slower growth of *Sarotherodon* in Togo. The lack of communication with the sea and the fishing pressure could contribute to proliferation of *Sarotherodon melanothon*. The resulting high abundance could be responsible for a diminution of growth.

Keywords : Coastal lagoon, Togo fisheries, catches, brackish water ecology, salinity, diversity index, yield, fish communities, tilapia, *Sarotherodon melanothon*.

Résumé

Les lagunes côtières doivent leur forte productivité aux échanges qu'elles entretiennent avec les eaux marines et continentales. Au Togo, en période de fermeture du cordon littoral (situation observée en 1994), la salinité est faible: 1 psu à Agbodrafo, ainsi que la diversité spécifique du peuplement étudié ($I_{sh}=2,13$). A l'inverse, après une période de communication avec la mer comme ce fut le cas en 1989, la salinité remonte sur l'ensemble du plan d'eau (7 psu à Agbodrafo) et les peuplements de poissons et de crustacés sont plus variés ($I_{sh}=2,74$) et à tendance marine ou marine-estuarienne (*Liza*, *Caranx*, *Penaeus*, *Gerres*...). Dans ce cas, les rendements élevés (300 à 400 kg/ha/an) s'expliquent par un enrichissement du milieu lagunaire dû aux apports marins et à l'introduction d'espèces marines. En situation d'isolement, les peuplements sont essentiellement estuariens et largement dominés par les Cichlidae et plus particulièrement *Sarotherodon melanothon* qui représente à lui seul 50 % des captures totales. Dans un contexte de pêche particulièrement active, l'expansion de cette espèce est certainement due au fait qu'elle présente une reproduction continue. Néanmoins, les valeurs des rendements totaux observés (160 kg/ha/an), des tailles maximales (250 mm), des tailles moyennes de capture (120 mm) et des tailles de première maturité sexuelle (85 mm), inférieures aux valeurs rencontrées dans les autres lagunes de la région (Nigeria et Côte-d'Ivoire), semblent traduire une croissance de *Sarotherodon* plus faible au Togo. L'absence de communication avec la mer et la pression de pêche intensive seraient à l'origine d'une prolifération de cette espèce dont les fortes abondances entraîneraient à leur tour un ralentissement de la croissance.

Mots-clés : Lagune côtière, Togo, pêcheries, captures, écologie des eaux saumâtres, salinité, indice de diversité, productivité, peuplements de poissons, tilapia, *Sarotherodon melanothon*.

INTRODUCTION

La forte productivité des lagunes côtières en zone tropicale est due aux températures élevées et aux apports minéraux et nutritifs importants provenant des fleuves et de la mer (Basson *et al.*, 1977; Allen *et al.*, 1979; Durand et Skubich, 1982; Durand et Chantraine, 1982; Kapetsky et Lasserre, 1984). Soumis à une variabilité saisonnière et inter-annuelle forte de leur environnement, provoquée le plus souvent par une modification des échanges entre eau douce et eau de mer, les peuplements de poissons et de crustacés peuvent évoluer selon les cas vers des composantes marines ou continentales (Albaret et Ecoutin, 1989; 1990). A ces perturbations naturelles, il faut ajouter certains dérèglements anthropiques dus à l'aménagement des lagunes ou simplement à leur exploitation halieutique. Dans cet ensemble, il convient donc de faire la part, dans l'évolution des abondances et des compositions spécifiques des peuplements de poissons et de crustacés, de ce qui provient de l'évolution de l'environnement et de ce qui est dû à l'action de l'homme.

Les lagunes togolaises, soumises à une forte pression de pêche, obéissent à un régime alternatif d'ouverture et de fermeture du cordon littoral. Elles sont alimentées en eau douce par trois rivières côtières (Sio, Haho, Boko), associées à de petits bassins versants, et par le fleuve Mono qui alimente le

système lagunaire béninois avec lequel elles sont en communication permanente (fig. 1). Elles sont classées dans la typologie établie par Bernard (1939) et De Rouville (1946) parmi les lagunes de faibles dimensions (64 km²), parallèles au cordon littoral sableux et communiquant avec la mer par une passe étroite et peu profonde. En fait, il n'existe pas d'exutoire naturel et en période de crue le niveau des eaux monte en moyenne d'une hauteur de 2 m. Dans certains cas, une ouverture artificielle du cordon lagunaire doit être pratiquée près d'Aneho pour éviter l'inondation de la ville.

Le cycle hydrodynamique de ce type de lagune en situation d'ouverture comporte 4 phases (Mee, 1977; Yanez Arancibia, 1981; Mandelli, 1981) :

- une phase d'isolement au cours de la saison sèche (de décembre à mai) qui se caractérise par une augmentation de la température et de la salinité moyenne des eaux sous l'effet de l'ensoleillement et de l'évaporation;
- une phase de remplissage au cours de la première saison des pluies (juin à août), marquée par des températures plus basses et une gamme de salinité très faible; le niveau des eaux monte considérablement (2 m) et la production organique primaire augmente;
- une phase de vidange rapide des eaux continentales de crue en septembre marquée par une baisse de la production organique;

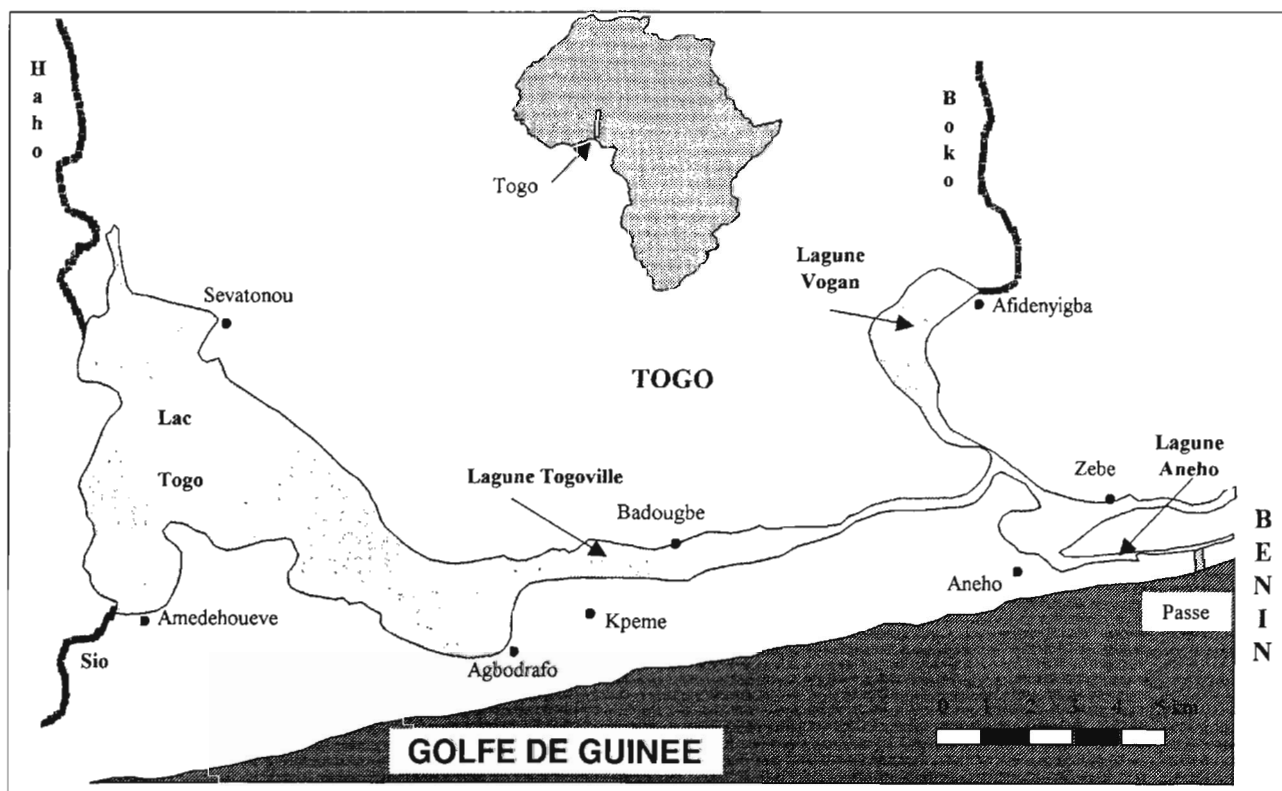


Figure 1. - Le complexe lagunaire togolais.
Togolese lagoons.

– une phase d'échange avec la mer jusqu'à la fermeture du cordon littoral qui intervient généralement en décembre sous l'effet des vagues et des courants côtiers.

Cette période est marquée par une stabilité de la température des eaux, par une remontée de la salinité et une augmentation de la biomasse du milieu sous l'effet des apports marins.

Dans le contexte actuel de sécheresse, l'ouverture du cordon lagunaire, fortement liée aux apports en eau continentale, ne peut avoir lieu tous les ans : 10 ouvertures de 1960 à 1975 contre seulement 4 de 1976 à 1989. Au cours des années 1983-1989 qui constituent précisément notre période d'étude, le lac Togo n'est entré en communication avec la mer que par 2 fois.

L'objet de cette étude a été de suivre les modifications environnementales subies par le milieu lagunaire togolais entre période de fermeture et période d'ouverture sur la mer et d'observer, à partir d'enquêtes de pêche, les incidences éventuelles de ces modifications sur la composition des peuplements lagunaires (poissons, crabes et crevettes) dans un contexte d'exploitation intensive et dans une période de sécheresse pour l'ensemble de l'Afrique occidentale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Source et nature des données

Trois séries de données d'importance inégale, provenant du réseau d'échantillonnage des pêches artisanales (Laë *et al.*, 1984; Laë, 1989, 1992), ont servi à évaluer la composition spécifique

des peuplements de poissons et de crustacés. La pêche lagunaire au Togo représente un secteur très actif faisant intervenir 1 800 pêcheurs pour des débarquements annuels totaux estimés à 960 tonnes en 1983-1984 (*tabl. 1*). Ce type de pêche met en jeu une panoplie d'engins complète adaptée aux espèces-cibles ainsi qu'aux différents biotopes et aux variations saisonnières du milieu et des peuplements. Parmi les plus performants en terme de tonnages annuels débarqués, on peut citer les éperviers (494 tonnes), les filets maillants dormants (261 tonnes), les palangres à hameçons multiples non appâtés (101 tonnes), les nasses (83 tonnes) et les pièges (21 tonnes). De ce fait, l'adéquation des engins aux variations d'abondance est très rapide et la pêche fournit dans ces conditions particulières une bonne image de la phase disponible des peuplements.

1^{re} série

En 1983-84, années de fermeture du lac, les paramètres physico-chimiques (température, pH, oxygène dissous, transparence, matières en suspension et conductivité : traceur salin) du milieu ont été étudiés par Millet (1984), les peuplements et la pêche par Laë *et al.* (1984). L'échantillonnage, réalisé pendant un cycle annuel complet, est basé sur un suivi mensuel des activités des pêcheurs (enquêtes de 120 unités d'observation ou ménages, 10 jours par mois) et sur les débarquements de poisson (420 enquêtes en moyenne par mois) dans six ports représentatifs des activités de la lagune (Sevatonou, Amedehoueve, Agbodrafo, Badougbe, Aneho et Afidenyigba).

2^e série

En 1985, la crue du Mono est suffisamment importante pour que l'ouverture du cordon lagunaire soit réalisée au mois d'août et entretenue naturellement

Tableau 1. – Principales espèces pêchées (tonnes) sur les lagunes togolaises en 1983-1984 : Fmpm : Filets maillants petites mailles; Fmmm : Filets maillants moyennes mailles; Plna : palangres non appâtées (Laë *et al.*, 1984).

Main species fished (metric tons) from Togolese lagoons in 1983-1984: Fmpm: drift nets with small mesh-sizes; Fmmm: drift nets with medium mesh-sizes; Plna: unbaited multihook lines (Laë et al., 1984).

Genres	Fmpm	Fmmm	Plna	Éperviers	Nasses	Pièges	Tonnes	%
<i>Sarotherodon</i>	154,7	9,9	9,1	253,4	53,9		481,0	50,1
<i>Chrysichthys</i>	11,2	0,6	75,9	52,8	0,8		141,3	14,7
<i>Tilapia</i>	15,9	0,5	2,5	45,5	2,9		67,3	7,0
<i>Gerres</i>	7,4			24,3			31,7	3,3
<i>Clarias</i>	3,9	8,5	8,3	3,4	4,2		28,3	3,0
<i>Hemichromis</i>	3,9			15,0	4,0		22,9	2,4
<i>Ethmalosa</i>	5,5			18,0			23,5	2,4
<i>Heterotis</i>	1,2	9,5	1,2	6,5	0,8		19,2	2,0
<i>Protopterus</i>	1,0	2,8	0,3	0,5	3,2		7,8	0,8
<i>Liza</i>	3,3			3,6			6,9	0,7
<i>Hepsetus</i>	2,0	1,0	0,3	1,4	0,2		4,9	0,5
<i>Pellonula</i>	3,2			0,1			3,3	0,4
<i>Paraphiocephalus</i>	0,2	1,0	0,5		2,4		4,1	0,4
Divers poissons	3,0	1,4	1,7	3,0	5,6		14,7	1,5
<i>Penaeus</i>	1,7			52,2	0,6		54,5	5,7
<i>Callinectes</i>	4,2	3,8	1,3	14,2	4,6	20,9	49,0	5,1
Total (tonnes)	222,3	39,0	101,1	493,9	83,2	20,9	960,4	
%	23,1	4,1	10,5	51,4	8,7	2,2		

pendant cinq mois. Le cordon se referme en décembre 1985. La deuxième série correspond aux observations (400 enquêtes) réalisées en mars 1986, peu de temps après la fermeture de la lagune.

3^e série

En avril 1988, une nouvelle ouverture est provoquée par la construction sur le littoral d'ouvrages destinés à lutter contre l'érosion marine (Rossi et Blivi, 1989). Elle se maintient pendant un an, ne se refermant qu'en avril 1989 pour réapparaître dès le mois de mai avec l'arrivée des premières eaux de crue. La troisième série, comme la précédente, correspond à une action ponctuelle (367 enquêtes) menée en juin 1989 après que le lac ait été en communication avec la mer pendant près d'un an.

Traitements

Classification des espèces en unités écologiques

Pour suivre l'évolution des peuplements lagunaires, les 50 espèces de poissons et de crustacés dénombrées au Togo ont été réparties en catégories suivant la classification adoptée par Albaret (1994). Pour chaque espèce, le degré d'euryhalinité et les caractéristiques fondamentales du cycle bio-écologique (lieu de

reproduction, répartition, existence de plusieurs écophases), sont pris en compte (fig. 2).

L'indice de diversité de Shannon

La diversité globale peut être mise en évidence par le calcul de l'indice de diversité de Shannon (I_{sh}) qui prend en compte à la fois l'indice de richesse et de diversité spécifique. Il nous a semblé toutefois anormal d'attribuer la même importance à des individus de tailles différentes et c'est pourquoi les effectifs observés ont été remplacés directement par le poids dans la formule de Shannon (Daget, 1979) :

$$I_{sh} = -\sum p_i/P \log_2 p_i/P$$

p_i : poids par espèce (kg) dans les captures annuelles.

P : Captures annuelles totales (kg).

Analyse statistique des données

Une étude comparative des peuplements lagunaires entre 1983 et 1989 a été réalisée à l'aide d'analyses d'inertie. Les variations de la composition des peuplements ont été examinées à partir des captures mensuelles spécifiques, soit un cycle annuel complet de septembre 1983 à août 1984 et deux observations mensuelles correspondant à des situations

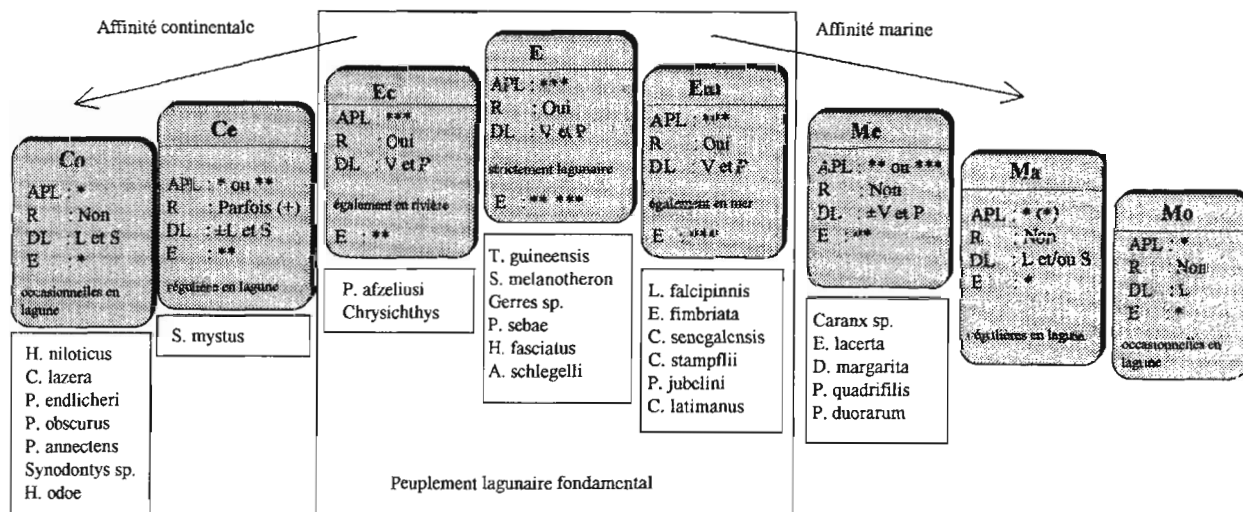


Figure 2. – Distribution des peuplements lagunaires au Togo (carré blanc) suivant la classification adoptée par Albaret (1994) en Côte-d'Ivoire (carrés grisés).

Co : formes continentales occasionnelles; **Ce** : formes continentales à affinité estuarienne; **Ec** : formes estuariennes d'origine continentale; **E** : formes estuariennes strictes; **Em** : formes estuariennes d'origine marine; **Me** : formes marines-estuariennes; **Ma** : formes marines accessoires; **Mo** : formes marines occasionnelles; **APL** : abondance des populations lagunaires : * rares, ** abondantes, *** très abondantes; **R** : reproduction lagunaire; **DL** : distribution lagunaire, V = vaste, L = limitée, S = saisonnière, P = permanente; **E** : euryhalinité : * faible, ** forte, *** quasi totale.

Allotment of lagoon communities in Togo (white square) according to the classification proposed by Albaret (1994) in Côte-d'Ivoire (grey square).

Co : occasional continental communities; **Ce** : continental communities with estuarine connection; **Ec** : estuarine communities from continental extraction; **E** : simply estuarine communities; **Em** : estuarine communities from marine extraction; **Me** : marine-estuarine communities; **Ma** : minor marine communities; **Mo** : occasional marine communities; **APL** : communities abundance in the lagoons, * exceptional, ** plentiful, *** important; **R** : reproduction in the lagoons; **DL** : Allotment in the lagoons : V = wide, L = limited, S = seasonal, P = continuous; **E** : euryhalinity, * low, ** high, *** practically complete.

de communication entre mer et lagune : mars 1986 et juin 1989. L'utilisation de l'analyse des correspondances (Benzecri, 1973) a été choisie car elle tient moins compte des indices d'abondance absolus des espèces que l'analyse en composantes principales et elle permet de plus une représentation simultanée des points-espèces aux barycentres des points-observations qui les contiennent et, réciproquement, les points-observations aux barycentres des espèces qu'elles contiennent. L'interprétation de l'analyse est ainsi facilitée par cette configuration duale (projection des observations et des espèces dans le même système d'axe d'inertie).

RÉSULTATS

Hauteur d'eau

Au moment de la crue à la station de Zebe par exemple, l'absence d'ouverture permanente en lagune entraîne une montée progressive des eaux de mars à mai (0,7 m), accompagnée d'une hausse plus brutale (2,1 m) en juin et juillet (fig. 3). Puis, en cas de fermeture prolongée de la lagune comme en 1982, la décrue s'étale sur plusieurs mois. A l'inverse, en cas de rupture du cordon littoral comme en 1985, la vidange de la lagune vers la mer est rapide et le retour

à l'état initial du lac se fait en une quinzaine de jours. La baisse des eaux est sensible dès le premier jour dans le secteur proche de l'ouverture alors qu'elle est beaucoup plus progressive dans le secteur de Sevatonou à l'opposé de la passe.

Salinité

En l'absence de communication avec la mer, un front salé (15 psu : *practical salinity unit*, à Kpeme) progresse en saison sèche d'Aneho vers le nord du lac Togo (fig. 3). Cette phase est suivie d'une chute brutale de la salinité au moment de la première saison des pluies (8 psu), puis d'une baisse progressive de cette salinité qui atteint son niveau le plus bas (0,5 psu) avec l'entrée des eaux de crue et la deuxième saison des pluies (Millet, 1984).

En 1985, après 5 années d'isolement du lac, les valeurs relevées en avril à Kpeme : 4 psu (15 psu en 1981) et à Sevatonou : 1 psu (9 psu en 1981), attestent d'une baisse progressive de la salinité au fil des ans (fig. 3). Au mois d'août, la rupture du cordon lagunaire entraîne un mouvement des eaux douces vers la mer et une chute des salinités sur tout le plan d'eau (0 psu à Zebe et à Kpeme). On relève encore en mars 1986 des valeurs relativement faibles bien que le lac ait été en communication récente avec la mer

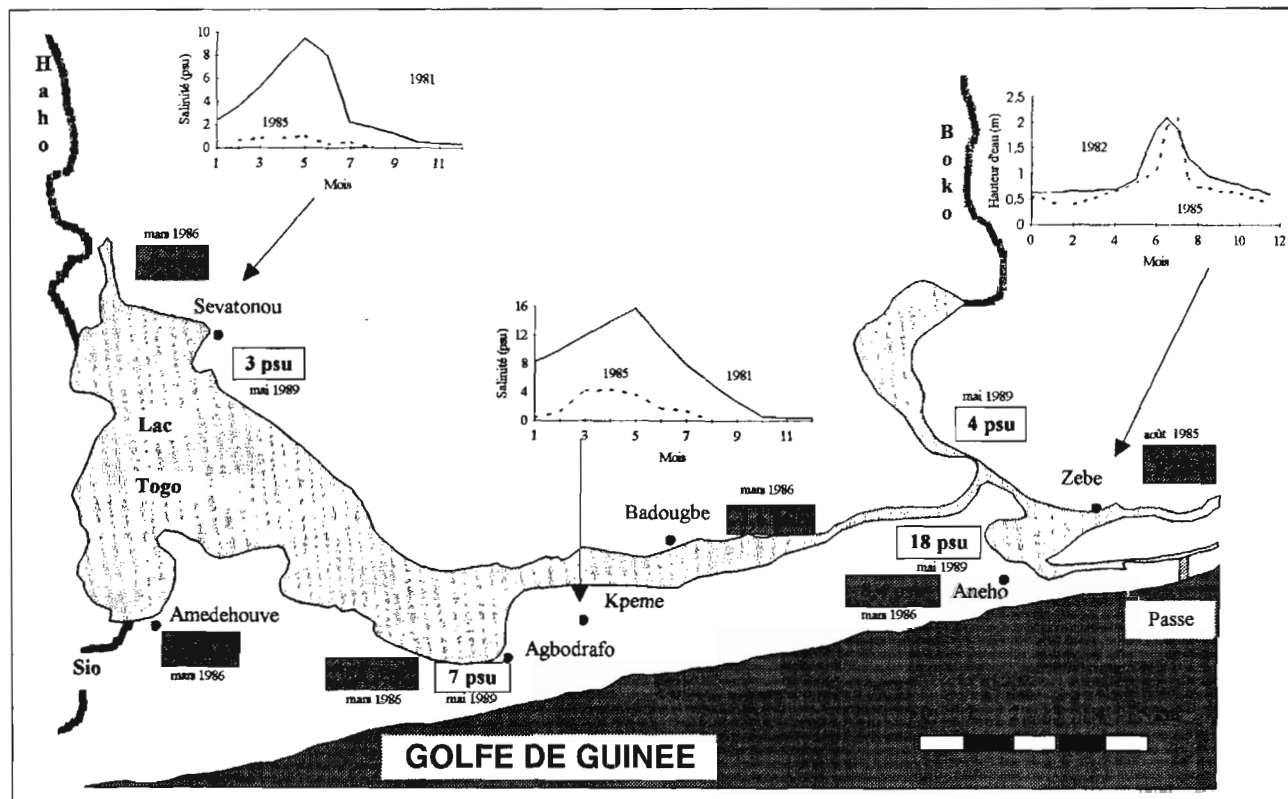


Figure 3. — Évolution des hauteurs d'eau et de la salinité sur les lagunes togolaises de 1981 à 1989 (en 1985 et 1989, le cordon lagunaire était ouvert). Water level and salinity values in Togolese lagoons from 1981 to 1989 (in 1985 and 1989, the lagoon belt was opened).

(Aneho : 8,4 psu; Badougbe : 1,6 psu; Agbodrafo : 0,8 psu; Amedehoueve : 0 psu; Sevatonou : 0 psu).

En 1988-89, l'ouverture prolongée de la lagune entraîne une augmentation significative de la salinité des eaux lagunaires. A partir du mois d'avril 1988, les valeurs remontent pour toutes les stations de la lagune de façon beaucoup plus marquée qu'en 1986 (Rossi et Blivi, 1989). Au mois de mai 1989, elles atteignent des valeurs supérieures à celles enregistrées lors de la période 1983-1984, avec plus de 18 psu à Aneho, 7 psu à Agbodrafo, 4 psu à l'entrée de la lagune de Vogan et 3 psu à Sevatonou.

Peuplements lagunaires

Dans l'analyse des correspondances, les trois premiers axes permettent d'expliquer 87,6 % de la variabilité totale (tabl. 2).

Tableau 2. – Valeurs propres et pourcentages d'inertie pour les trois premiers axes de l'analyse des correspondances.

Eigen values and inertia percentages for the first three axes of the correspondence analysis.

Axes	I	II	III
Valeurs propres	0,54	0,26	0,06
% expliqué	55,0	26,2	6,4

Sur l'axe I, les plus fortes contributions des espèces (tabl. 3) sont dues principalement à *Liza falcipinnis* (40,8 %), *Caranx hippos* (29,6 %), *Sarotherodon melanotheron* (13,7 %) et *Penaeus notialis* (8,7 %). Ce groupe qui englobe également *Pomadasys*, *Polydactylus*, *Citharichthys*, *Elops* et *Ethmalosa* correspond aux formes d'affinité marine qui se distinguent par une absence de reproduction en lagune ou par une phase obligatoire en mer. Il s'oppose à un deuxième ensemble comprenant *Sarotherodon*, *Tilapia*, *Pellonula* qui sont des formes exclusivement estuariennes dont la totalité du cycle biologique se déroule en lagune (fig. 4).

Cette tendance se concrétise au niveau des observations mensuelles (tabl. 4) par l'originalité du mois de juin 1989 qui, contrairement au mois de mars 1986, apparaît totalement isolé des autres observations regroupées dans un ensemble relativement homogène.

Cet axe traduit en fait la rupture du cordon lagunaire et l'intensité des échanges entre mer et lagune. En effet, en situation d'isolement du lac, les captures totales pour l'année 1983-84 estimées à 960 tonnes (Laë et al., 1984), sont constituées pour 50 % de *Sarotherodon melanotheron* (tabl. 1). La deuxième espèce par ordre d'importance est *Chrysichthys maurus* (14 %), les 10 principales espèces composant à elles seules 91 % des débarquements. Les peuplements se caractérisent donc par un petit nombre

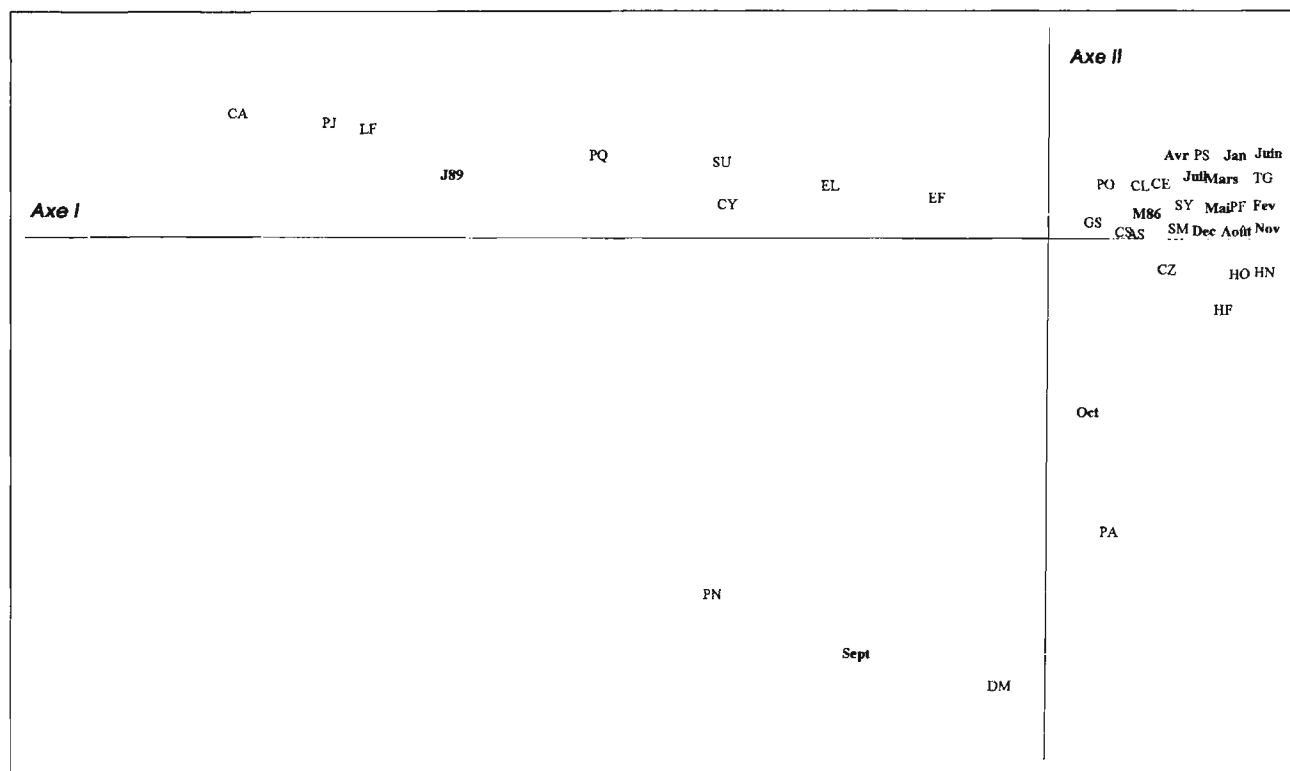


Figure 4. – Analyse des correspondances sur les captures spécifiques. Projection des espèces et des observations mensuelles dans le plan des axes I et II.

Correspondence analysis on species catches. Projection of species and monthly observations on axes I and II.

Tableau 3. – Analyse des correspondances. Espèces dont les contributions aux trois axes sont les plus importantes.

Correspondence analysis. Species whose contributions to the first three axes are the most important.

Axe I		Axe II		Axe III	
Espèces	%	Espèces	%	Espèces	%
<i>Liza</i>	40,8	<i>Penaeus</i>	75,3	<i>Heterotis</i>	24,7
<i>Caranx</i>	29,6	<i>Liza</i>	7,5	<i>Callinectes</i>	22,3
<i>Sarotherodon</i>	13,7	<i>Caranx</i>	5,3	<i>Clarias</i>	18,1
<i>Penaeus</i>	8,7	<i>Protopterus</i>	4,8	<i>Gerres</i>	10,9
<i>Tilapia</i>	2,6	<i>Dasyatis</i>	1,7	<i>Paraphiocephalus</i>	6,8
<i>Chrysichthys</i>	0,9	<i>Sarotherodon</i>	1,4	<i>Pellonula</i>	5,5
		<i>Callinectes</i>	1,2	<i>Ethmalosa</i>	5,0
		<i>Hemichromis</i>	0,8	<i>Tilapia</i>	1,4
				<i>Sarotherodon</i>	1,3
Total	96,3	Total	98,0	Total	96,0

d'espèces abondantes et par la présence de nombreuses espèces rares. Après l'ouverture de 1985, les quantités débarquées en mars 1986 (88 tonnes) sont supérieures à celles relevées en mars 1984 (52 tonnes) pour un effort de pêche à peu près constant. Cette valeur globale des captures ne présente toutefois qu'un intérêt limité sur une période d'observation aussi courte contrairement à la composition spécifique des débarquements et aux relations d'ordre entre les différentes espèces qui les constituent (tabl. 5). De ce point de vue, les situations observées en 1984 et 1986 semblent relativement proches (fig. 5). Pour les deux

Tableau 4. – Analyse des correspondances. Observations dont les contributions aux trois premiers axes sont les plus importantes.

Correspondence analysis. Observations whose contributions to the first three axes are the most important.

Axe I		Axe II		Axe III	
Observations	%	Observations	%	Observations	%
Juin 89	74,9	Septembre 83	72,0	Août 84	29,2
Novembre 83	3,6	Octobre 83	16,6	Novembre 83	25,4
Février 84	3,2	Juin 89	6,3	Décembre 83	10,4
Décembre 83	3,0			Mai 84	10,4
Janvier 84	2,5			Mars 86	7,3
Juin 84	2,2			Janvier 84	6,4
				Juillet 84	5,3
				Juin 84	3,1
Total	89,4	Total	94,9	Total	97,5

périodes, les captures sont réalisées principalement sur des espèces estuariennes (72 et 63 %), *Sarotherodon melanotheron* (56 et 59 %) et *Chrysichthys maurus* (17 et 11 %) constituant l'essentiel des débarquements. Le mois de mars 1986 se caractérise toutefois par une augmentation de l'importance relative des espèces d'origine marine ou estuarienne marine comme :

- *Callinectes amnicola* (10,4 % contre 5,4 en 1984);
- *Penaeus notialis* (4,5 % contre 0,4 en 1984);
- *Liza falcipinnis* (4 % contre 0,1 en 1984);
- *Elops lacerta* (0,8 % contre 0 en 1984);

Tableau 5. – Composition spécifique des débarquements (kg) de poissons et de crustacés en mars (1984 et 1986) et en juin (1984 et 1989). Les codes représentent les catégories définies par Albaret (cf. fig. 2) et les caractères gras les abréviations pour les espèces (cf. fig. 4 et 7).

Species composition of fish and crustacean catches (kg) in March (1984 and 1986) and June (1984 and 1989). Codes represent classes defined by Albaret (e.g. fig. 2); bold characters are abbreviations for species (e.g. fig. 4 and 7).

Famille	Espèces	Code	Mars 1984 fermeture	Mars 1986 ouverture	Juin 1984 fermeture	Juin 1989 ouverture
Clariidae	<i>Clarias lazera</i> CZ	Co	431	3 294	1 252	2 570
Osteoglossidae	<i>Heterotis niloticus</i> HN	Co	340	324	324	
Channidae	<i>Paraphiocephalus obscurus</i> PO	Co	65	624	1 043	930
Polypteridae	<i>Polypterus endlicheri</i> PE	Co		14		
Protopteridae	<i>Protopterus annectens</i> PA	Co	33			
Mochokidae	<i>Synodontis</i> sp. SY	Co		17		
Hepsetidae	<i>Hepsetus odoe</i> HO	Co	314		67	
Schilbeidae	<i>Schilbe mystus</i> SU	Ce		96	77	130
Clupeidae	<i>Pellonula afzeliusi</i> PF	Ec	2	28	781	130
Bagridae	<i>Chrysichthys</i> sp. CS	Ec	8 919	9 728	11 578	20 780
Gobiidae	<i>Acentrogobius schlegelii</i> AS	E		5		
Gerridae	<i>Gerres</i> sp. GS	E	1 555	284	1 147	5 740
Cichlidae	<i>Hemichromis fasciatus</i> HF	E	340	304	2 231	
Monodactylidae	<i>Psettias sebae</i> PS	E	2	51		
Cichlidae	<i>Sarotherodon melanotheron</i> SM	E	29 514	52 281	42 924	21 790
Cichlidae	<i>Tilapia guineensis</i> TG	E	6 088	3 344	6 964	1 280
Bothidae	<i>Citharichthys stampflii</i> CY	Em	10	26	69	100
Cynoglossidae	<i>Cynoglossus senegalensis</i> CE	Em		3		
Clupeidae	<i>Ethmalosa fimbriata</i> EF	Em	1 655	574	353	11 230
Mugilidae	<i>Liza falcipinnis</i> LF	Em	69	3 528	486	82 700
Pomadasyidae	<i>Pomadasys jubelini</i> PJ	Em	2	118		900
Carangidae	<i>Caranx</i> sp. CA	Me		34		50 730
Dasyatidae	<i>Dasyatis margarita</i> DM	Me			104	
Elopidae	<i>Elops lacerta</i> EL	Me	4	664	243	1 350
Polynemidae	<i>Polydactylus quadrifilis</i> PQ	Me		253		500
Portunidae	<i>Callinectes amnicola</i> CL	Em	2 826	9 224	4 339	7 520
Penaeidae	<i>Penaeus notialis</i> PN	Me	276	3 997	187	26 220
	Total		52 445	88 815	74 169	234 600

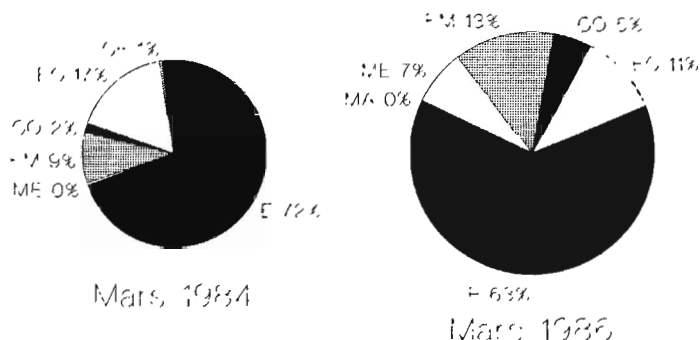


Figure 5. – Composition des captures sur les lagunes togolaises en mars 1984 et mars 1986. La taille des cercles est proportionnelle aux valeurs totales et les catégories citées reprennent la classification d'Albarêt présentée en figure 2.

Catch composition for Togolese lagoons in March 1984 and March 1986. Pie chart surfaces are proportional to values. Used categories come from Albarêt's classification presented in figure 2.

– *Polydactylus quadrifilis* (0,3 % contre 0 en 1984);

Des différences significatives (test de Kolmogorov-Smirnov : Scherrer, 1983) ont été mises en évidence sur les débarquements mensuels (tabl. 1) dans le secteur situé près de l'ouverture ($D_{\text{observé}}=0,117$ pour $D_{0,05}=0,144$, $n_1=180$ et $n_2=178$) mais cette modification des peuplements n'est plus significative si l'on considère le milieu lagunaire dans son intégralité ($D_{\text{observé}}=0,096$ pour $D_{0,05}=0,110$; $n_1=268$ et $n_2=337$).

Après l'ouverture de 1988, la production totale des lagunes pour le mois de juin 1989 (tabl. 5) est le triple de celle qui avait été observée en 1984. Les espèces les plus couramment capturées sont *Liza falcipinnis* (34,5 %), *Caranx hippos* (21,2 %), *Penaeus notialis* (10,9 %), *Sarotherodon melanotheron*

(9,1 %), *Chrysichthys maurus* (8,6 %) et *Ethmalosa fimbriata* (4,7 %).

Sarotherodon melanotheron et *Chrysichthys maurus* qui étaient les espèces les plus abondantes en mai-juin 1984 avec 38,1 % et 13 % des débarquements, n'arrivent plus qu'en troisième et quatrième position.

Le regroupement des espèces en unités écologiques, comme cela a été fait précédemment, montre que les débarquements constitués à 10 % d'espèces estuariennes marines ou marines estuariennes en 1984 sont composés pour 44 % d'espèces estuariennes marines et pour 34 % d'espèces marines estuariennes en 1989 (fig. 6). Parmi ces dernières la majorité est constituée d'espèces capables de supporter des variations importantes de la salinité.

Sur l'axe II (fig. 4), les plus fortes contributions des espèces sont dues à *Penaeus notialis* (75,3 %), et

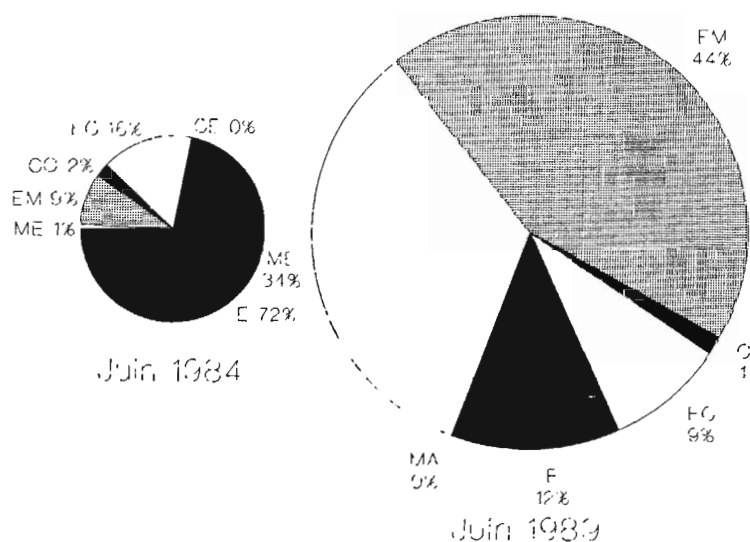


Figure 6. – Composition des captures sur les lagunes togolaises en juin 1984 et juin 1989. La taille des cercles est proportionnelle aux valeurs totales et les catégories citées reprennent la classification d'Albarêt présentée en figure 2.

Catch composition for Togolese lagoons in June 1984 and June 1989. Pie chart surfaces are proportional to values. Used categories come from Albarêt's classification presented in figure 2.

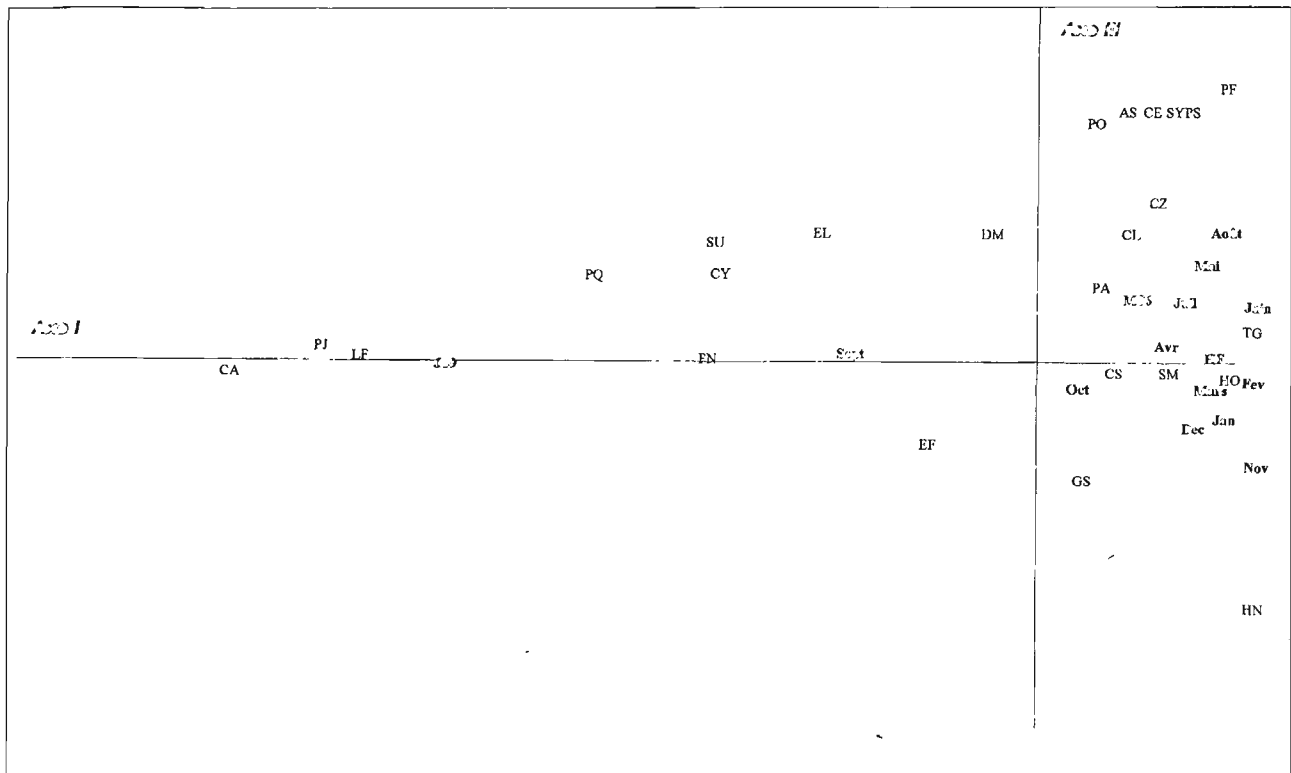


Figure 7. – Analyse des correspondances sur les captures spécifiques. Projection des espèces et des observations mensuelles dans le plan des axes I et III.

Correspondence analysis on species catches. Projection of species and monthly observations on axes I and III.

Liza falcipinnis (7,5 %), les observations mensuelles déterminantes correspondant elles aux mois de septembre et d'octobre 1983. Cet axe traduit en fait

la possibilité d'échanges avec les lagunes béninoises. Les apports extérieurs à travers l'étroit chenal qui relie les deux systèmes lagunaires sont facilités par

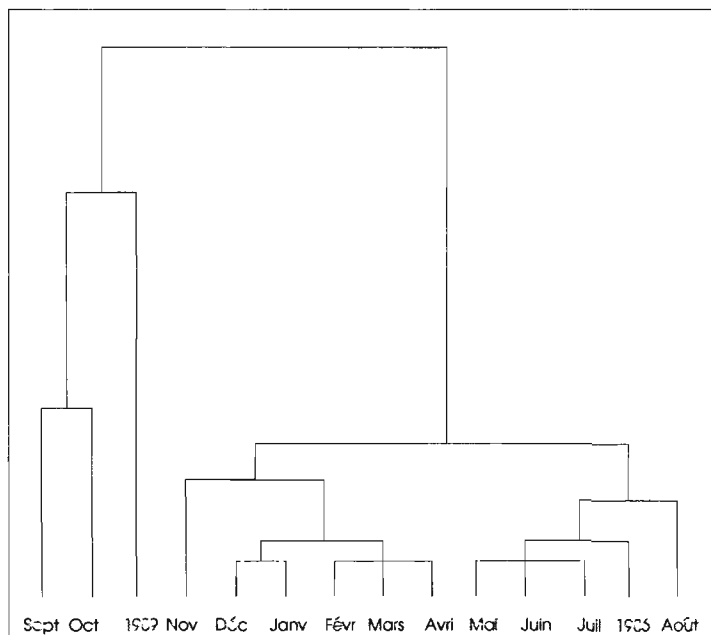


Figure 8. – Dendrogramme des similarités inter-mensuelles au Togo.

Dendrogram of inter-monthly similarities in Togo.

l'arrivée des eaux de crue du fleuve Mono. A cette période, malgré la fermeture du cordon littoral, on observe l'entrée dans les lagunes togolaises d'espèces présentant une écophase marine comme les crevettes (*Penaeus notialis*) et les crabes (*Callinectes amnicola*).

L'axe III (fig. 7), traduit l'existence de cycles saisonniers en lagune. On relève une opposition entre espèces estuariennes et continentales, et deux grands groupes apparaissent au niveau des observations mensuelles. Le premier regroupe les mois de novembre à avril (saison sèche), le second comprenant les mois de mai à août (saison des pluies). Cette répartition apparaît clairement sur le dendrogramme des similitudes inter-mensuelles, résultat de la classification hiérarchique ascendante du moment d'ordre deux, réalisé dans l'espace des 4 premiers axes principaux de l'analyse des correspondances (fig. 8). En fait, au cours d'un cycle annuel et d'un point de vue quantitatif (tonnage débarqué), les peuplements sont constitués en majorité (86,2 %) d'espèces estuariennes (fig. 9). Les espèces continentales (7,3 %) sont surtout présentes de juin à novembre pendant la saison humide (pourcentages variant de 5,6 à 23,5 %) et les espèces d'origine marine (6,5 %) essentiellement en septembre et octobre, ce qui explique l'isolement relatif de ces deux mois dans les analyses précédentes.

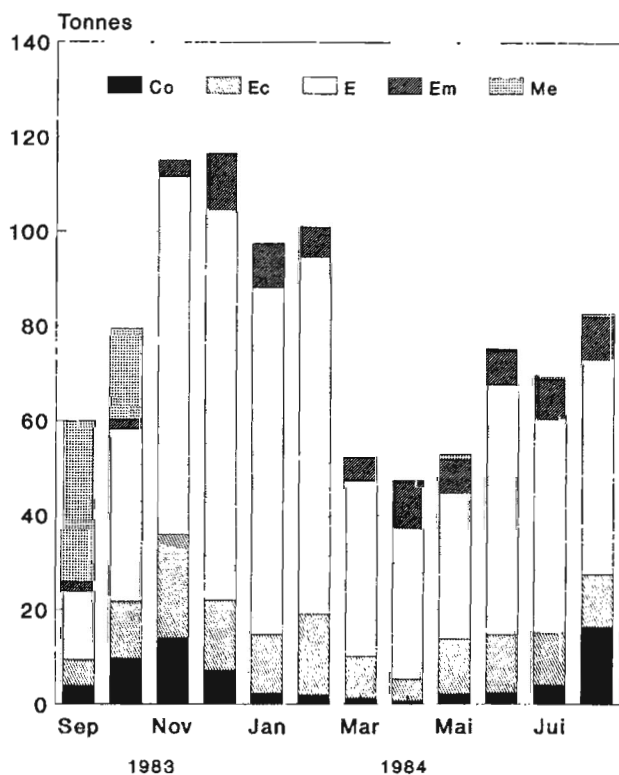


Figure 9. — Évolution mensuelle de la composition des captures sur les lagunes togolaises en 1983-1984. Les catégories citées reprennent la classification d'Albaret présentée en figure 2.

Monthly specific composition of catches in Togolese lagoons. Used categories come from Albaret's classification presented in figure 2.

Rendements moyens

Il est difficile d'analyser l'évolution des rendements entre 1983 et 1989 car les observations sont ponctuelles après 1984. Néanmoins, les deux situations d'ouverture du cordon lagunaire correspondent à une augmentation des débarquements (tous engins confondus) de poissons et de crustacés, augmentation moyenne (60 %) en mars 1986 et forte augmentation (317 %) en juin 89. Pour cette dernière année, les rendements moyens annuels devraient se situer entre 300 et 400 kg/ha/an.

Importance des Cichlidae en situation d'isolement du lac

La diversité des peuplements de poissons et de crustacés varie en fonction des événements hydro-climatiques affectant l'écosystème lagunaire. De fait, l'indice de Shannon atteint son niveau le plus élevé aux mois de septembre et octobre marqués dans le Sud par l'entrée d'espèces d'origine marine en provenance du Bénin et dans le Nord par la présence d'espèces continentales consécutive à la forte dessalure des eaux (fig. 10). Ces valeurs chutent durant la saison sèche (1,86 en février) caractérisée par une augmentation de la salinité et le maintient en lagune d'un peuplement estuarien. A partir du mois d'avril, l'indice de Shannon est à nouveau en hausse (2,54 en mai) et traduit l'arrivée des eaux de crue dans le lac et la baisse de

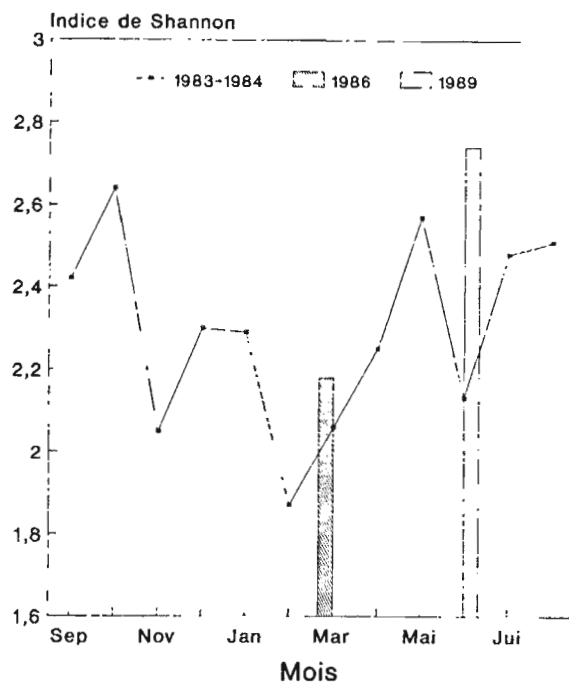


Figure 10. — Évolution mensuelle de l'indice de diversité de Shannon sur les lagunes togolaises en 1983-84; valeurs en mars 1986 et en juin 1989.

Monthly evolution of Shannon diversity index for Togolese lagoons in 1983-84; values in March 1986 and June 1989.

la salinité qui s'accompagne de la colonisation d'une partie du milieu par les espèces d'origine continentale.

En mars 1986 (2,18) et en juin (2,74), l'indice de Shannon est en nette progression par rapport aux valeurs relevées aux mois de mars (2,06) et de juin 1984 (2,13). Ces différentes observations montrent ainsi que l'isolement du lac de 1980 à 1985 est à l'origine de la raréfaction de nombreuses espèces estuariennes marines et marines estuariennes comme *Ethmalosa fimbriata*, *Liza falcipinnis*, *Pomadasys jubelini*, *Caranx hippos*, *Elops lacerta* et *Penaeus notialis*. Ce phénomène qui se traduit par une baisse de la diversité spécifique, s'accompagne d'une nette prédominance des Cichlidae (57,1 % des captures annuelles) et plus particulièrement de *Sarotherodon melanotheron* dont les prises en juin 1984 représentent 58 % des débarquements totaux contre 9 % en 1989.

DISCUSSION

Impact des différentes ouvertures

L'ouverture du cordon lagunaire réalisée en 1985 avait pour principal objectif de rompre l'isolement du lac en facilitant les échanges entre masses d'eau et en favorisant les migrations des espèces marines et lagunaires. Des conditions hydrologiques peu favorables expliquent l'impact modéré de cette tentative de désenclavement du lac. De fait, les salinités relevées en mars 1986 sont largement inférieures à celles rencontrées par Millet (1984) en 1982, deux ans après l'ouverture de 1980. Les échanges avec le milieu marin qui apparaissent à présent limités n'ont permis de lever que partiellement les effets du confinement (qui se traduirait selon Frisoni *et al.* (1984) par des gradients hydrologiques, sédimentaires et trophiques) dans lequel se trouvait la lagune depuis plusieurs années. Conséquence immédiate : les peuplements lagunaires ont très peu varié et la composition spécifique des débarquements est pratiquement identique à celle observée en mars 1984. Les raisons de cet échec relatif sont à rechercher dans la faiblesse des échanges entre milieux marin et lagunaire, l'ouverture de la passe cette année là étant réduite à la fois dans le temps et dans l'espace.

En 1989 par contre, l'ouverture est maintenue pendant un an et les échanges sont importants. On observe alors une « marinisation » des stocks lagunaires. L'introduction d'espèces marines tant attendue par les pêcheurs se fait alors sentir par une augmentation des rendements.

En Côte-d'Ivoire une opération du même type (ouverture de la passe de Grand-Bassam) a été réalisée sur la lagune Ebrié (Albaret et Ecoutin, 1989). Dans ce cas, les espèces d'origine continentale sont dominantes dans les secteurs les plus éloignés de la passe contrairement aux espèces typiquement marines qui représentent 75,5 % des peuplements dans la zone d'ouverture. Entre ces deux extrémités, les situations

sont transitoires. Au Togo, les états sont beaucoup plus tranchés, les espèces présentes étant en majorité plutôt estuariennes. La faible taille de la lagune fait qu'en situation d'ouverture, l'influence marine se fait sentir partout, y compris dans la partie la plus septentrionale qui est aussi la plus continentale. De même, l'influence des rivières et du fleuve Mono en période de crue est perçue jusque dans les secteurs en communication avec la mer. Dans ces conditions, les populations sténohalines sont maintenues à l'écart du plan d'eau de la lagune pendant une forte partie de l'année.

Rendements moyens

Les deux situations d'ouverture du cordon lagunaire correspondent à une augmentation des rendements à l'hectare qui passent de 160 à 400 kg/ha entre 1984 et 1989. Ces observations ne font que confirmer les nombreux travaux déjà entrepris sur les milieux paraliques; notamment sur l'expression du confinement (Guélorget et Perthuisot, 1983) et sur la gestion hydraulique des lagunes (Ben Tuvia, 1979; Hildebrand, 1969; Mago Leccia, 1965). L'augmentation de la productivité naturelle peut être obtenue en améliorant le contact avec la mer et en maintenant ainsi de faibles salinités. C'est notamment le cas dans les lagunes semi-fermées du Mexique (Edwards, 1978) ou de la Roumanie (Valerian, 1977). De ce point de vue, il semble que la gestion des passes (fréquence, durée, importance des ouvertures), soit fondamentale pour l'aménagement de ces écosystèmes (Kapetsky, 1985).

A titre de comparaison, en Afrique de l'Ouest dans la zone équatoriale, les plans d'eau saumâtres du Sud Bénin : lac Nokoué et lagune de Porto-Novo (145 km²) ou lac Ahémé (85 km²), présentaient en période d'exploitation intensive des acadjas des rendements à l'hectare voisins d'une tonne (Welcomme, 1971). Au début des années 1970, marquées par un net ralentissement de ces activités, on enregistre une chute des rendements qui sont alors compris entre 340 kg/ha/an (lac Nokoué et lagune de Porto-Novo) et 610 kg/ha/an (lac Ahémé) (Welcomme, 1979). Ces chiffres très élevés traduisent en fait une augmentation de la productivité (effet "acadjas") par rapport à l'écosystème naturel dont les valeurs moyennes sont nettement plus faibles : 200 à 250 kg/ha/an en Côte-d'Ivoire sur la lagune Aby (Charles-Dominique, 1989), 170 à 200 kg/ha/an de 1975 à 1981 dans les secteurs oligohalins de la lagune Ebrié (Durand *et al.*, 1978; Ecoutin *et al.*, 1994; Laë, 1992), 300 à 600 kg/ha/an entre 1976 et 1979 dans le secteur marin de la lagune Ebrié dont les forts rendements s'expliquent par la capture d'espèces dont la croissance s'est effectuée pour l'essentiel hors de la zone lagunaire et qui sont à l'origine d'un renouvellement permanent de l'ichtyomasse de ce secteur.

On retrouve un phénomène analogue au Togo en 1989 puisqu'un fort pourcentage des poissons pêchés

provient d'espèces ayant migré du milieu marin vers le milieu lagunaire, d'où les forts rendements observés cette année là.

Modification des peuplements lagunaires en situation de fermeture

Indépendamment de cette situation, en état de fermeture prolongée de la lagune comme ce fut le cas en 1983-84, les rendements restent importants (160 kg/ha/an). En effet, sur 107 lagunes côtières étudiées, la moyenne des rendements observés est de 113 kg/ha/an, la médiane se situant à 51 kg/ha/an (Kapetsky, 1984). Cette forte productivité observée au Togo correspond dans ce cas à une production locale, sans apports extérieurs et découle d'une réorganisation des peuplements qui se traduit par une nette prédominance des Cichlidae et plus particulièrement de *Sarotherodon melanotheron*. La situation décrite au Togo n'est d'ailleurs pas exceptionnelle puisque Pauly (1976) enregistre sur la lagune Sakumo (1 km²) au Ghana, qui représente un milieu semi-fermé, des captures constituées à 90% de *Sarotherodon melanotheron*. Dans un environnement difficile (absence de renouvellement et de contact avec le milieu marin), l'importance relative de *Sarotherodon* peut s'expliquer par certaines caractéristiques physiologiques qui conditionnent leur facilité d'adaptation : grande résistance à la désoxygénation (Philippart et Ruwet, 1982; Dussart, 1963), tolérance à des concentrations fortes en CO₂ (Magid et Babiker, 1975) et à des turbidités importantes, bonne résistance à la pollution, alimentation peu sélective (Fagade, 1971) pouvant se limiter aux vases de fond enrichies par des détritiques (Pauly, 1976), euryhalinité (jusqu'à 90 psu en Casamance; Albaret, 1987) et eurythermie (gamme de température variant de 22 à 32 °C; Welcomme, 1972).

Par ailleurs, *Sarotherodon melanotheron* présente au Togo (Laë *et al.*, 1984) et dans de nombreuses autres lagunes du golfe de Guinée (Fagade, 1973; Pauly, 1976; Legendre et Ecoutin, 1989), une reproduction continue, ce qui constitue, dans un contexte où les stocks sont soumis à une pression de pêche artisanale très importante, un avantage certain par rapport aux espèces à reproduction annuelle unique. Toutefois, on observe au Togo des tailles de maturation sexuelle anormalement basses (Laë, 1992) : la taille moyenne des individus ayant déjà connu une reproduction est de 120 mm, alors que le L50 est de 176 mm en Côte-d'Ivoire (Legendre et Ecoutin, 1989). Ces faibles tailles de reproduction peuvent résulter de stratégies adaptatives complètement opposées selon qu'elles correspondent à des cas de néoténie ou de nanisme.

En fait, les faibles tailles moyennes de capture (123±27 mm) et les faibles tailles maximales observées (250 mm), comparativement à celles relevées sur la lagune Ebrié (fig. 11), pourraient traduire un ralentissement de la croissance, hypothèse confirmée,

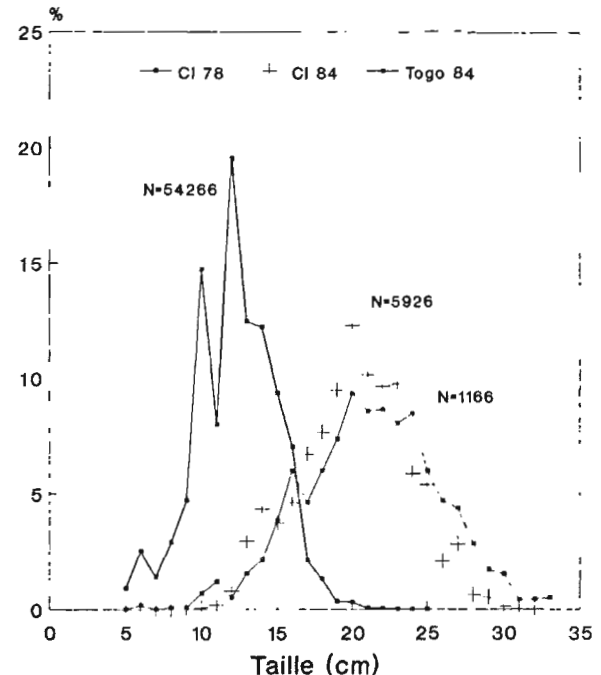


Figure 11. — Structure en taille des *Sarotherodon melanotheron* capturés au Togo en 1984 et en Côte-d'Ivoire en 1978 et 1984. N représente le nombre de poissons mesurés.

Length composition of *Sarotherodon melanotheron* caught in Togo (1984) and in Ivory Coast (1978 and 1984). N: number of measured fishes.

semble-t-il, par l'étude des annuli des écailles (Laë, en préparation) et par les essais d'aquaculture en enclos de *Sarotherodon melanotheron* sur le lac Togo dont la croissance s'est révélée particulièrement lente (Amégavie, comm. pers.). Ces observations accréditent la thèse de Lowe-McConnel (1982) selon laquelle la taille de maturation des tilapias évoluerait positivement avec l'étendue des retenues d'eau dans lesquelles ils évoluent. Par ailleurs, il s'avère que dans un environnement confiné *Sarotherodon* peut être sexuellement actif à 4 ou 6 mois et à une taille aussi faible que 4 ou 5 cm de longueur standard (Eyeson, 1983). Nos observations rejoignent également celles de nombreux auteurs qui pensent qu'en situation de confinement ou de compétition pour la nourriture la tendance chez les tilapias est à la surpopulation et au nanisme (Hickling, 1960; McBay, 1961; Loya et Fishelson, 1969; Hyder, 1970; Fryer, 1977; Bard *et al.*, 1976; Bruton et Allanson, 1974; Eyeson, 1983; Lazard, 1984; Baroiller et Jalabert, 1989).

Au Togo, il semble donc que la situation observée en 1983-84 soit une conséquence directe de l'isolement du lac mais qu'elle doive également beaucoup à l'exploitation halieutique intensive des stocks qui modifie l'équilibre dynamique naturel des peuplements et entraîne un certain nombre de stratégies adaptatives de la part des espèces présentes, sans qu'il soit possible toutefois d'évaluer l'impact précis de la pêche dans le développement de ce processus.

CONCLUSION

Les lagunes togolaises constituent un milieu d'observation intéressant car elles offrent des conditions d'environnement particulières. Parmi celles-ci, on peut citer la faible taille de cet écosystème qui permet d'amplifier l'impact des variations naturelles du milieu, notamment les répercussions de la sécheresse, les échanges ou les absences d'échange entre les eaux marines et continentales, la pression de pêche intensive. La conjonction de ces éléments a permis d'identifier des phénomènes complexes traduisant un processus écologique original difficile à mettre en évidence dans d'autres circonstances où les situations sont moins marquées.

Ainsi, en période d'hydrologie normale caractérisée par une ouverture annuelle ou biennale de la lagune, les peuplements lagunaires sont constitués en majorité d'espèces estuariennes marines et marines estuariennes. Du fait des communications régulières entre le milieu marin et le milieu lagunaire, les apports extérieurs à la lagune sont importants et les rendements par hectare observés à partir des activités de pêche sont forts.

Par contre, en l'absence de communication avec la mer, on assiste à un arrêt des échanges et à une baisse de la salinité qui se traduisent au niveau des peuplements par une baisse de la diversité spécifique due en partie à la disparition assez rapide des espèces marines au profit des espèces typiquement estuariennes. Parmi celles-ci, celles qui présentent les plus grandes possibilités d'adaptation (euryhalinité, eurythermie, besoin en oxygène, alimentation variée) sont largement avantagées. Enfin dans un contexte où l'exploitation halieutique se révèle particulièrement intense, une reproduction continue est un facteur

déterminant pour la survie des espèces. Tout ceci explique les fortes abondances de *Sarotherodon melanotheron* dans les lagunes togolaises.

Corrélativement, l'arrêt des apports extérieurs marins entraîne une chute des rendements qui passent de 400 à 160 kg/ha/an. Ces valeurs, encore élevées, sont du même ordre de grandeur que celles relevées sur les autres lagunes de la région. Dans un contexte d'exploitation intensive, on pouvait s'attendre à une augmentation de la productivité naturelle due à un rajeunissement des stocks. Il n'en est apparemment rien et cet élément est à rapprocher des observations faites sur le terrain : taille maximale et taille moyenne de capture de *Sarotherodon melanotheron* inférieures à celle de la lagune Ebrié, croissance inférieure à celle relevée au Nigeria, taille de première maturité basse. Il semble donc que la croissance de *Sarotherodon melanotheron* soit plus faible au Togo que dans les autres lagunes du golfe de Guinée.

La fermeture du cordon littoral aurait donc entraîné un phénomène d'isolement responsable d'une baisse de la diversité et d'une diminution de la productivité en lagune, l'exploitation halieutique intensive favorisant pour sa part le développement de *Sarotherodon melanotheron*. La croissance relativement faible de cette espèce dans le lac Togo constituerait alors une réponse à sa prolifération. Les lagunes togolaises permettent ainsi de mettre en évidence l'extraordinaire souplesse de réponse des peuplements aux variations et aux pressions qui leur sont imposées. Elles permettent également d'en fixer les limites avec toutes les conséquences que cela peut entraîner sur les activités humaines puisque les adaptations développées conduisent à une baisse des rendements et de la valeur commerciale des prises.

Remerciements

Je tiens à remercier mon collègue P. Le Loeuff pour ses commentaires pertinents sur le manuscrit initial et son amicale collaboration à la réalisation de certains traitements.

RÉFÉRENCES

- Albaret J. J., 1987. Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **20**, 291-310.
- Albaret J. J., 1994. Les poissons : biologie et peuplements. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. II. Les lagunes tropicales africaines : l'exemple de la lagune Ebrié. Dufour P., J. R. Durand, D. Guiral, G. S. Zabi, eds., ORSTOM Paris, sous presse, 35 p.
- Albaret J. J., M. Ecoutin, 1989. Communication mer-lagune : impact d'une réouverture sur l'ichtyofaune de la lagune Ebrié (Côte-d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, **22**, 71-81.
- Albaret J. J., J. M. Ecoutin, 1990. Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest. *Acta Oecolog.*, **11**, 557-583.
- Allen G. P., D. Laurier, J. Thouvenin, 1979. Etude sédimentologique du delta de la Mahakam. Notes et mémoires, Compagnie Française des Pétroles, Paris, **15**, 1-156.
- Bard J., P. de Kimpe, J. Lazard, J. Lemasson, P. Lessent, 1976. Handbook of tropical fish cultures. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-marne, 165 p.
- Aquat. Living Resour., Vol. 7, n° 3 - 1994

- Baroiller J. F., B. Jalabert, 1989. Contribution of research on reproductive physiology to the culture of tilapias. *Aquat. Living Resour.*, **2**, 105-116.
- Basson P. W., J. E. Burchard, J. T. Hardy, A. R. G. Price, 1977. Biotopes of the Western Arabian Gulf. Marine life and environments of Saudi Arabia. ARAMCO, Dharan, 284 p.
- Ben Tuvia A., 1979. Studies of the population and fisheries of *Sparus aurata* in the Bardawil lagoon, eastern Mediterranean. *Invest. Pesq. Barc.*, **43**, 43-67.
- Benzecri J. P., 1973. L'analyse des données. II : l'analyse des correspondances. Dunod, Paris, 619 p.
- Bernard A., 1939. Sahara et Afrique Occidentale. In : Géographie universelle, Afrique Septentrionale et Occidentale. Vidal de la Blache P., L. Gallois, eds., XI, tome 2, Collin, Paris, 246 p.
- Bruton M. N., B. R. Allanson, 1974. The growth of *Tilapia mossambica* Peters (Pisces Cichlidae) in lake Sibaya, South Africa. *J. Fish. Biol.*, **6**, 701-715.
- Charles-Dominique E., 1989. La pêche artisanale en lagune Aby, Côte-d'Ivoire. Statistiques de pêche 1982-1987. *Arch. Scient. Centr. Rech. Océanogr. Abidjan*, **12**, 133 p.
- Daget J., 1979. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 171 p.
- De Rouville M. A., 1946. Le régime des côtes. Dunod, Paris, 630 p.
- Durand J. R., J. B. Amon Kothias, J. M. Ecoutin, F. Gerlotto, J. P. Hié Daré, R. Laë, 1978. Statistiques de pêche en lagune Ebrié (Côte-d'Ivoire), 1976 et 1977. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, **9**, 67-114.
- Durand J. R., J. M. Chantraine, 1982. L'environnement climatique des lagunes ivoiriennes. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **15**, 83-190.
- Durand J. R., M. Skubich, 1982. Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, **27**, 211-250.
- Dussart J., 1963. Contribution à l'étude de l'adaptation des Tilapias (Pisces Cichlidae), à la vie en milieu mal oxygéné. *Hydrobiologia*, **21**, 328-341.
- Ecoutin J. M., J. R. Durand, R. Laë, J. P. Hié Daré, 1994. Exploitations des stocks en lagune Ebrié. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. II. Les lagunes tropicales africaines : l'exemple de la lagune Ebrié. Dufour P., J. R. Durand, D. Guiral, G. S. Zabi, eds., ORSTOM Paris, sous presse, 75 p.
- Edwards R. R. C., 1978. Ecology of coastal lagoon complex in Mexico. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **6**, 75-92.
- Eyeson K. N., 1983. Stunting and reproduction in pond-reared *sarotherodon melanotheron*. *Aquaculture*, **31**, 257-267.
- Fagade S. O., 1971. The food and feedings habits of *Tilapia* species in the Lagos Lagoon. *J. Fish. Biol.*, **3**, 151-156.
- Fagade S. O., 1973. Age determination in *tilapia melanotheron* (Ruppell) in the Lagos lagoon, Lagos, Nigeria. In : Ageing of fishes. Bagenal T. B., ed., Gresham press, Old working, England, 71-77.
- Frisoni G., O. Guélorget, J. P. Perthuisot, 1984. Diagnose écologique appliquée à la mise en valeur biologique des lagunes côtières méditerranéennes : approche méthodologique. In : Management of coastal lagoon fisheries. Kapetsky J. M., G. Lasserre, eds., FAO studies and reviews, **61**, 39-96.
- Fryer G., 1977. Evolution of species flocks of cichlid fishes in African lakes. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.*, **15**, 141-165.
- Guélorget O., J. P. Perthuisot, 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Presse de l'Ecole normale supérieure, Paris, 138 p.
- Hickling C., 1960. The Malacca *Tilapia* hybrids. *J. Genet.*, **57**, 1-10.
- Hildebrand H. H., 1969. Laguna Madre, Tamaulipas : Observations on its hydrography and fisheries. In : Lagunas costeras, un simposio. Memoria del Simposio Internacional sobre lagunas costeras (origen, dinamica y productividad). UNAM-UNESCO. Mexico, D. F. November 28-30, 1967. Ayala-Castanares A., F. B. Phleger, eds., Universidad Nacional Autónoma de Mexico, 679-686.
- Hyder M., 1970. Histological studies on the tests of pond specimens of *Tilapia nigra* (Gunther) (Pisces Cichlidae) and their implications in the pituitary testis relationship. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **14**, 198-211.
- Kapetsky J. M., 1984. Coastal lagoon fisheries around the world : some perspectives on fishery yields and other comparative fishery characteristics. In : Management of coastal lagoon fisheries. Kapetsky J. M., G. Lasserre, eds., FAO studies and reviews, **61**, 97-140.
- Kapetsky J. M., 1985. Some considerations for the management of coastal lagoon and estuarine fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.*, **218**, 47 p.
- Kapetsky J. M., G. Lasserre, 1984. Management of coastal lagoon fisheries. *FAO studies and reviews*, **61**, 776 p.
- Laë R., D. J. Fagianelli, E. Fagianelli, 1984. La pêche artisanale individuelle sur le système lagunaire togolais : description des pêcheries et estimation de la production au cours d'un cycle annuel 1983-1984. *Doc. ORSTOM Lomé, Sér. Hydrobiol.*, **76** p.
- Laë R., 1989. Some considerations for the management of tropical lagoons. The example of Togo. In : The people's role in wetland management. Marchand M., Udo de Haes, eds., Inter. conf. on wetlands Proc., Leiden, 5-8 June 1989, 192-199.
- Laë R., 1992. Les pêcheries artisanales lagunaires ouest-africaines : échantillonnage et dynamique de la ressource et de l'exploitation. ORSTOM, Coll. Études et Thèses, Paris, 201 p.
- Lazard J., 1984. L'élevage du Tilapia en Afrique. Données techniques sur la pisciculture en étangs. *Bois et Forêts des Tropiques*, **206**, 33-60.
- Legendre M., J. M. Ecoutin, 1989. Suitability of brackish water *Tilapia* species from the Ivory Coast for lagoon aquaculture. I-Reproduction. *Aquat. Living Resour.*, **2**, 71-79.
- Lowe-McConnel R. H., 1982. Tilapias in fish communities. In : The biology and culture of Tilapias. Pullin R. S. V., R. H. Lowe-McConnel, eds., *ICLARM conf. Proc.*, **7**, 83-113.
- Loya L., L. Fishelson, 1969. Ecology of fish breeding in brackish water ponds near the dead sea (Israel). *J. Fish. Biol.*, **1**, 261-278.
- Magid A., M. M. Babiker, 1975. Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. *Hydrobiologia*, **45**, 359-37.
- Mago Leccia F., 1965. Contribucion a la sistematica y ecologia de los peces de la laguna de Unare, Venezuela. *Bull. Mar. Sci.*, **15**, 274-330.
- Mandelli E. F., 1981. On the hydrography and chemistry of some coastal lagoons of the Pacific coast of Mexico.

- In : Coastal lagoon research. Present and future. *UNESCO Tech. Pap. mar. Sci.*, **33**, 81-95.
- McBay L. G., 1961. The biology of *Tilapia nilotica* (Linnaeus). *Proc. Annu. Conf. South-East Assoc. Game fish Comm.*, **15**, 203-218.
- Mee L. D., 1977. The chemistry and hydrography of some coastal lagoons. Pacific coast of Mexico. Ph. D., Univ. Liverpool, 117 p.
- Millet B., 1934. Hydrologie et hydrochimie d'un milieu lagunaire tropical : le lac Togo. Thèse dr. 3^e cycle, Univ. Paris Orsay, 236 p.
- Pauly D., 1976. The biology, fishery and potential for aquaculture of *Tilapia melanotheron* in a small west African lagoon. *Aquaculture*, **7**, 33-49.
- Philippart J., J. C. Ruwet, 1932. Ecology and distribution of Tilapias. In : The biology and culture of Tilapias. Pullin R. S. V., R. H. Lowe-McConnel, eds., *ICLARM conf. proc.*, **7**, 16-60.
- Rossi G., A. Blivi, 1989. L'érosion littorale dans le golfe du Bénin; l'exemple du Togo. In : Actes des journées scientifiques de Lomé (Togo). Université du Bénin, 21-22 avril 1989, 10 p.
- Scherrer B., 1933. Techniques de sondage en écologie. In : Stratégies d'échantillonnage en écologie. Frontier S., éd., Masson, Paris, les presses de l'université Laval, Québec, 63-162.
- Valerian U., 1977. Modifications d'ichtyofaune dans la lagune Sinoé. *Cercet. Mar./Rech. Mar.*, **10**, 143-153.
- Welcomme R. L., 1971. A description of certain indigenous fishing methods from southern Dahomey. *J. Afr. Trop. Hydrobiol. Fish.*, **1**, 128-140.
- Welcomme R. L., 1972. An evaluation of the Acadja method of fishing as practised in the coastal lagoons of Dahomey (West Africa). *J. Fish. Biol.*, **4**, 39-55.
- Welcomme R. L., 1979. Fishery management in large rivers. *FAO Fish. Tech. Pap.*, **194**, 60 p.
- Yanez Arancibia A., 1981. Fish occurrence, diversity and abundance of two tropical coastal lagoons with ephemeral inlets on the pacific coast of Mexico. In : Coastal lagoon research. Present and future. *UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.*, **33**, 233-260.