

## **Régime alimentaire et sélection des proies chez les *Brachysynodontis batensoda* (Pisces, Mochocidae) du lac Tchad en période de basses eaux**

Roger GRAS, Laurent LAUZANNE\*  
et Lucien SAINT-JEAN\*\*

### RÉSUMÉ

L'étude porte sur des individus de 120-130 mm de longueur standard n'ayant pas atteint la taille à la maturité sexuelle (150 mm).

En période de hautes eaux, *Brachysynodontis batensoda* est zooplanctophage et se nourrit la nuit. En période de basses eaux (1973), il consomme du zooplancton et des détritiques, et présente alternativement un comportement de planctophage et de benthophage. La modification de comportement et de régime consécutive à la baisse de niveau des eaux est interprétée.

*Brachysynodontis* est un microzooplanctophage. Le seuil minimum de capture observé en 1973 se situe vers 80  $\mu\text{m}$  de longueur. Pour les Nauplies et les Rotifères, la sélection s'opère principalement en fonction de la taille. Le critère de sélection primordial pour les microcrustacés de plus grande taille est la capacité d'évitement et de nage, ou vagilité : l'indice de sélection est nul pour les adultes de Diptomides et maximum (égal à 1) chez *Moina micrura* (forme globuleuse, de bonnes dimensions et peu vagile) ; chez les Cyclopidés, il décroît depuis le stade copépodite 1 jusqu'aux individus femelles.

*Brachysynodontis* est brièvement comparé à quelques autres zooplanctophages du lac. Une interprétation de l'arrêt de croissance que connaît cette espèce après 1972 est proposée.

MOTS-CLÉS : Poisson d'eau douce — Afrique tropicale — Régime alimentaire — Sélection des proies.

### SUMMARY

FEEDING HABITS AND PREY SELECTION BY THE PLANKTOPHAGOUS FISH *Brachysynodontis batensoda* (Pisces, Mochocidae) FROM LAKE CHAD DURING LOW WATER PERIOD

The study dealt with specimens of 120-130 mm standard length, which have not attained maturity (150 mm).

*Brachysynodontis* feeds on zooplankton at night during the high water-level period of the lake. In low water-level period (1973) it fed on zooplankton and detritus, having alternatively the behaviour of a planktivorous and a benthophagous fish. These modifications in both the diet and the behaviour which follow the decrease of the water-level are explained.

*Brachysynodontis* is a microphagous fish; the smallest prey they capture are about 80  $\mu\text{m}$  in length. The Nauplius and the Rotifera are approximately selected according to their size. The bigger microcrustacea are mainly selected according to their capacity of avoidance and swimming. The coefficients of selection are zero for the adults of Diptomids and maximum (equal to one) for *Moina micrura*, which is globulous, relatively big, and has a low capacity of avoidance. For Cyclopoida the coefficient decreases from the first copepodite stage to the adults females.

*Brachysynodontis* is briefly compared with other planktivorous fish of the lake. An interpretation of the pause in growth which take place in 1972 is proposed.

KEY WORDS : Fresh water fish — Tropical Africa — Feeding habits — Prey selection.

\* Hydrobiologistes O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, Paris-8<sup>e</sup>.

\*\* Centre de Recherches Océanographiques, BP V 18, Abidjan (Côte d'Ivoire).

## INTRODUCTION

Selon des estimations portant sur la période 1966-70, les poissons zooplanctophages représentent une partie importante (44 %) de l'ichtyomasse de l'archipel oriental du lac en période de hautes eaux (LAUZANNE 1976). Ils sont principalement représentés par 4 espèces, *Alestes dentex*, *A. baremoze*, *Hemisynodontis membranaceus* et *Brachysynodontis balensoda*, qui ont été l'objet d'études portant sur la nutrition, la croissance ou la production la plupart relatives à la période de hautes eaux (LAUZANNE 1969, 1970, 1973, BENECH 1975, IM 1977, DURAND 1978). Nos observations ont été réalisées à un moment (avril-mai 1973) où une forte baisse de niveau et de volume des eaux a provoqué de profondes modifications des conditions de milieu et une concentration des populations. Le peuplement est alors largement dominé par *Brachysynodontis*, qui déjà représentait 37 % environ de l'ichtyomasse en 1971-72. La baisse de niveau des eaux aboutit vers avril-mai 1973 à l'isolement de l'archipel, empêchant ce poisson d'effectuer sa migration de reproduction dans le réseau fluvial. Cet isolement, ajouté aux conditions défavorables qui règnent sur l'archipel, va entraîner dans cette région la disparition dès octobre 1974 de *Brachysynodontis* et de tous les autres poissons à respiration strictement branchiale (BENECH *et al.* 1976).

## 1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Trois séries de données ont été récoltées dans deux stations voisines de l'archipel : le 9/04/73 à Tchongolérom et les 1<sup>er</sup> et 2/05/1973 à Lafia (fig. 1). Chaque série comporte un échantillon de poissons comprenant une quinzaine d'individus de 120-130 mm de longueur

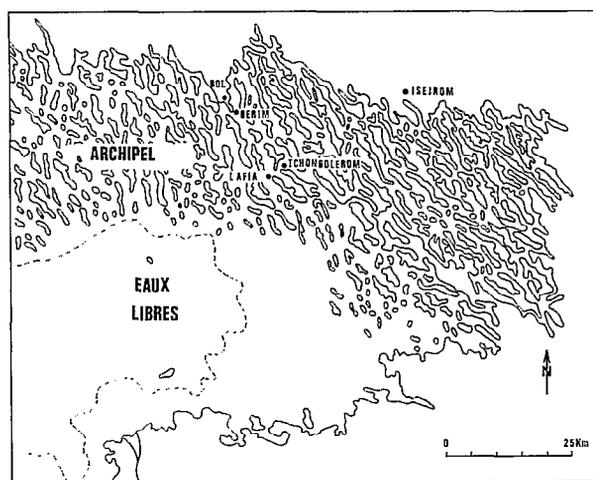


FIG. 1. — Partie sud-est du lac Tchad et stations échantillonnées

standard, et un échantillon de zooplancton comprenant 8 ou 15 prélèvements répartis dans la zone d'étude. Ces prélèvements ont été faits à l'aide d'un couple de filets de 60  $\mu$ m de vide de maille ayant 1,50 m de longueur et 30 cm de diamètre d'ouverture, tirés depuis le fond jusqu'en surface. Les pêches de *B. balensoda* ont eu lieu la nuit, le poisson ayant une alimentation nocturne. Les prélèvements de plancton ont été faits la nuit à Lafia, et entre 15 et 16 heures à Tchongolérom, soit 4 ou 6 heures avant la pêche.

Les estomacs sont extraits et fixés au formol immédiatement après la pêche. Ils sont ensuite séparés en deux lots d'après leur aspect extérieur : lot n° 1 pour les estomacs clairs et lot n° 2 pour les estomacs noirâtres. Le contenu stomacal est prélevé au laboratoire dans la région antérieure de l'organe. Les contenus stomacaux d'une même série appartenant au même lot sont mélangés.

Le dénombrement des proies est fait sur une partie aliquote des échantillons (2 à 6 % pour les grandes proies, 1 ou 2 ‰ pour les Nauplies et les Rotifères des échantillons de zooplancton). La grande abondance des détritiques n'a pas permis de dénombrer les Nauplies et les Rotifères dans les estomacs des lots n° 2.

Deux indices, l'indice  $r_i/p_i$  et l'indice  $S_i = \frac{N'_i}{N_i} \times \frac{N_R}{N'_R}$  ont été utilisés pour estimer le degré de sélection des différentes proies.  $r_i$  est le pourcentage d'une proie  $i$  dans le contenu stomacal du poisson et  $p_i$  son pourcentage dans le milieu ;  $N_i$  et  $N_R$  sont respectivement l'effectif dans le milieu naturel d'une proie  $i$  quelconque et d'une proie  $R$  de référence que l'on choisit ;  $N'_i$  et  $N'_R$  sont les effectifs des mêmes proies dans le contenu stomacal.  $S_i$  est compris entre 0 (proie non consommée) et 1 (proie de référence, ici *Moina micrura*) (cf. GRAS et SAINT-JEAN sous presse).

## 2. RÉSULTATS

### 2.1. Comportement et régime alimentaire

Une étude effectuée par l'un d'entre nous en période de hautes eaux, a montré que *Brachysynodontis* est un zooplanctophage strict qui se nourrit la nuit, comme le montre la forme et l'amplitude des variations du taux de réplétion au cours d'un cycle de 24 heures (fig. 2, 1972). Le poisson nage alors en position inversée, la nageoire dorsale vers le bas. Outre le zooplancton, il peut ingérer des larves de *Chaoborus* (insecte) en migration pélagique nocturne, et occasionnellement la Cyanophycée filamenteuse *Anabaena flos aquae*.

En période de basses eaux (fig. 2, 1973), le taux de

réplétion est toujours élevé et subit des variations de plus faible amplitude. Cela traduit sans doute un raccourcissement du temps de repos, l'alimentation tendant à devenir continue. De plus, outre le zooplancton, on trouve des espèces littorales de Cladocères (*Macrothrix*, *Alona*, *Leydigia*), des détritiques, et sans doute des algues, dont la recherche et l'identification n'ont cependant pas été effectuées.

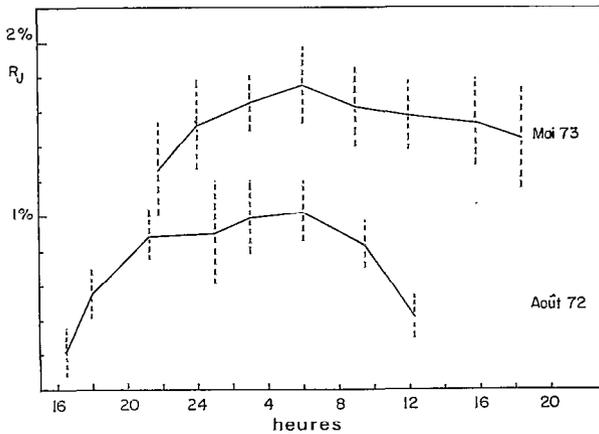


Fig. 2. — Variation du coefficient de réplétion  $R_j$  ( $\frac{\text{poids du contenu stomacal}}{\text{poids du poisson}}$ ) au cours d'un cycle de 24 heures en situation de hautes (1972) et de basses eaux (1973). En 1972 on peut estimer la période de repos à 10 heures environ (de 6 à 16 heures). En tirets intervalle de confiance des moyennes au seuil de 95 %.

Les espèces littorales de Cladocères sont beaucoup plus nombreuses que les espèces planctoniques dans les lots n° 2, qui comportent également une plus grande quantité de détritiques que les lots n° 1 (tabl. I). On peut en déduire que les poissons des lots n° 2 se sont principalement nourris à proximité du fond (ou sur le fond), cela impliquant *a priori* une nage en position normale (nageoire dorsale vers le haut), donc un retournement de l'animal par rapport à la position qu'il adopte en pleine eau. Au contraire, les poissons des lots n° 1 se seraient nourris surtout en pleine eau, ou dominent les formes planctoniques. Il est en fait probable que les poissons présentent alternativement et pendant des temps plus ou moins longs, ces deux modes d'alimentation. Ainsi s'expliquerait que des teintes intermédiaires entre le clair et le noir aient été trouvées lors de l'examen externe des estomacs précédant leur classement, relativement arbitraires, dans les lots 1 et 2.

Ces interprétations sont corroborées par les observations expérimentales de BISHAI et ABU GIDEIRI (1965). En aquarium, ces auteurs constatent en

TABLEAU I

Pourcentage (par rapport au total des proies) des espèces planctoniques et littorales de Cladocères, dans le milieu et dans l'estomac des poissons appartenant aux lots n° 1 (peu de détritiques) et n° 2 (beaucoup de détritiques)

Tchongoléro	esp. planctoniques	Milieu	Contenu stomacal	
			Lot n° 1	Lot n° 2
Lafia 1 mai	esp. planctoniques	3,5 %	11,3	0,4
	esp. littorales.....	0,9 %	8,0	80,5
Lafia 2 mai	esp. planct.....	17,9 %	35,6	13,9
	esp. lit.....	5,0 %	20,9	59,6
Lafia 2 mai	esp. planct.....	17,0 %	30,8	3,9
	esp. lit.....	7,8 %	18,7	76,6

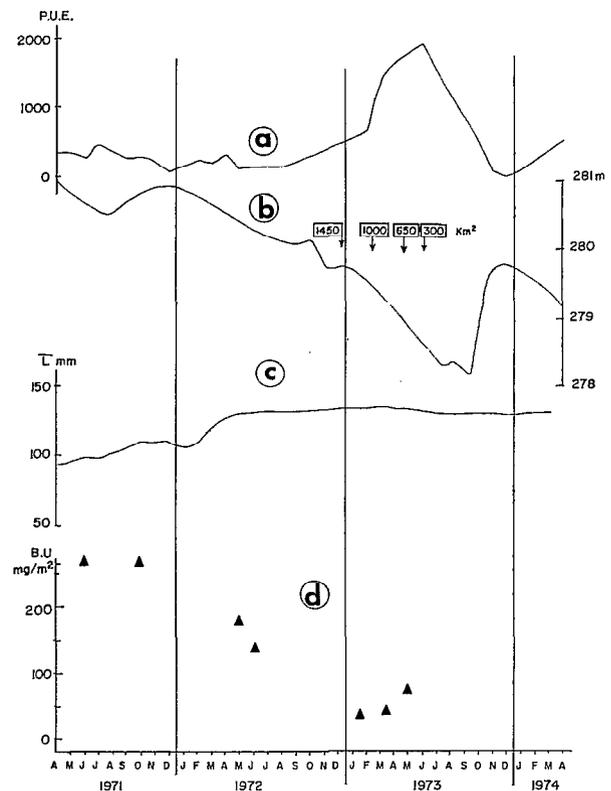


Fig. 3. — Prises par unité d'effort de *B. batensoda* (a), variations de l'altitude du plan d'eau (b), croissance linéaire d'une cohorte de *B. batensoda* (c), et variations de la biomasse utile du zooplancton (d) dans l'archipel est du lac Tchad

effet que, si les aliments proposés à *Brachysynodontis* sont planctoniques ou flottants, le poisson nage et se nourrit en pleine eau, nageoire dorsale vers le bas. Si ce type de nourriture est absent ou rare, et que l'on dispose de la vase sur le fond de l'aquarium, l'animal s'en nourrit, prenant alors une position de nage normale.

On peut penser que le comportement et le régime alimentaire particuliers de *Brachysynodontis* en 1973 sont provoqués :

(a) par une baisse de niveau des eaux, qui entraîne une remise en suspension accrue des sédiments du fond et le développement des espèces littorales ; on sait en effet que la densité de ces espèces est beaucoup plus élevée à proximité du fond comme en témoigne d'ailleurs leur association à de grandes quantités de détritiques ;

(b) par une réduction de la surface et du volume d'eau, avec, corrélativement, une diminution de la biomasse zooplanctonique totale et de la biomasse utile (Bu), c'est-à-dire utilisable par le poisson (GRAS et SAINT-JEAN sous presse). Dans le même temps, la diminution rapide de la surface en eau en 1973 se traduit par une forte augmentation de la densité de poissons, dont rend compte une augmentation des prises par unité d'effort, et qui accentue le déséquilibre entre le stock des poissons et celui des organismes planctoniques (fig. 3).

La diminution du stock des proies planctoniques disponibles (Bu) aurait déclenché, comme dans les observations expérimentales précédentes, une recherche de nourriture au niveau du fond. On peut également supposer que la réduction de l'espace vital et singulièrement de la profondeur aurait joué,

TABLEAU II

Effectif des différentes proies dans le zooplancton et dans le contenu stomacal de *Brachysynodontis*, le 9/04/73 à Tchongoléro (1) et les 1 et 2/05/73 à Lafia (2 et 3). Il s'agit des données brutes (effectifs par sous-échantillon de même volume, sauf pour les Rotifères et les Nauplies dans le zooplancton, où les chiffres bruts sont respectivement de 8900 et 886 (1), 1460-565 (2), et 1196-597 (3). T.u. = *Thermocyclops neglectus* ; M.l. = *Mesocyclops leuckartii* ; M.m. = *Moina micrura dubia* ; D.e. = *Diaphanosoma excisum* ; M = mâles ; F = femelles. N.D. = non déterminé

		Espèces planctoniques											Espèces littorales					
		Rotifères	Nauplies	Copépodites de Cyclopides					T.n.		M.l.	Diaptomides		M.m.	D.e.	Macrothrix	Alona Leydigia	Ostracodes
				C <sub>1</sub>   C <sub>2</sub>   C <sub>3</sub>   C <sub>4</sub>   C <sub>5</sub>	M   F	M+F	C <sub>1-5</sub>   M+F											
1	Zooplancton	178000	17720	429	253	231	289	475	817	1069	42	39	129	58	83	13	23	0
	Lot n° 1 (5 poissons)	5007	2724	160	61	22	←40→		37	23	1	0	0	27	21	20	14	1
2	Zooplancton	58400	22600	417	195	114	87	135	232	342	30	13	80	195	187	99	8	5
	Lot n° 1 (11 poissons)	2250	1286	136	29	19	←26→		21	8	0	1	0	121	75	105	10	3
3	Zooplancton	23920	11940	410	151	88	60	100	159	245	19	8	11	144	139	114	16	3
	Lot n° 1 (5 poissons)	1927	1294	156	41	19	←8→		10	6	3	3	0	100	50	82	9	3
1	Lot n° 2 (6 poissons)	N.D.	N.D.	42	18	15	←20→		2	3	9	0	0	1	1	295	164	N.D.
2	Lot n° 2 (3 poissons)	N.D.	N.D.	31			←16→		3	5	0	0	0	15	14	116	8	5
3	Lot n° 2 (10 poissons)	N.D.	N.D.	155			←58→		2	2	0	0	0	27	17	822	35	16

soit « mécaniquement », en contraignant le poisson à faire des incursions plus fréquentes près du fond au cours de ses déplacements, soit en déclenchant un comportement benthophage.

## 2.2. Sélection des proies planctoniques

Les données de base (effectif des proies dans le milieu et dans le contenu stomacal) sont reportées dans le tableau II, où les proies ont été classées en fonction de critères à la fois systématique, morphologique (longueur) ou comportemental. En fait, l'analyse des données porte sur deux aspects, d'une part la sélection en fonction de la longueur, toutes les proies étant regroupées en classes de longueur, et d'autre part la sélection en fonction de l'ensemble des critères ci-dessus.

Les espèces littorales ont été exclues de l'analyse pour trois raisons :

(a) leur échantillonnage par trait vertical n'est probablement pas représentatif puisqu'elles sont plus abondantes sur le fond ;

(b) l'existence de ce fort gradient vertical de densité rend très incertaine la représentativité l'un vis-à-vis de l'autre des échantillons de proies dans le milieu et dans le contenu stomacal, puisque l'abondance des proies planctoniques et littorales dans l'estomac dépend en effet respectivement du temps, inconnu, que passe le poisson à se nourrir en pleine eau et sur le fond ;

(c) la dynamique ou la production de ces espèces n'a été l'objet d'aucune étude.

## SÉLECTION EN FONCTION DE LA LONGUEUR

La sélection des proies en fonction de leur longueur a été analysée dans la série du 1/05/73 à l'aide de l'indice  $r_i/p_i$ , où  $r_i$  est le pourcentage des proies d'une classe de longueur  $i$  dans l'estomac, et  $p_i$  le pourcentage de la même classe dans le milieu naturel. Les longueurs mesurées sont la plus grande dimension chez les Rotifères, les Nauplies et les Cladocères, et la longueur jusqu'à l'extrémité des rames furcales chez les Copépodes (tabl. III).

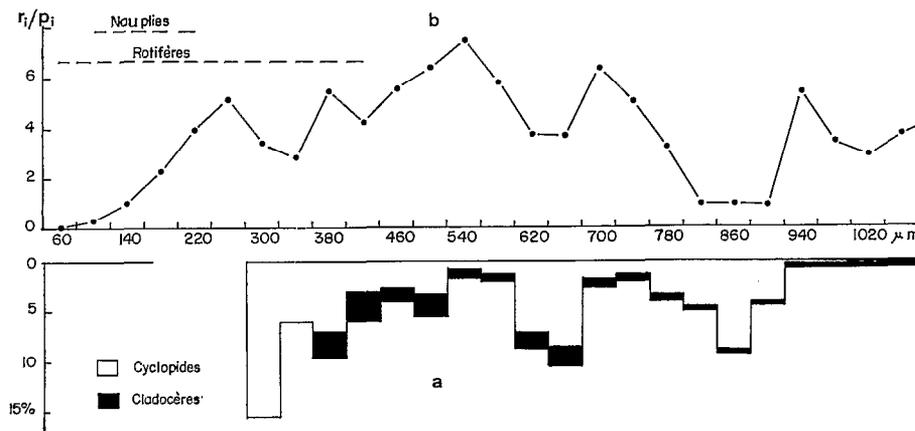


FIG. 4. — Variation avec la longueur de l'indice de sélection  $r_i/p_i$  (b) et de la proportion des Cyclopidés et des Cladocères dans le zooplancton (a), pour la série du 1<sup>er</sup> mai 1973 à Lafia. Les tirets figurent les gammes de longueur qu'occupent les Rotifères et les Nauplies

Les valeurs de l'indice  $r_i/p_i$  et ses variations (fig. 4 b) montrent que *Brachysynodontis* consomme des proies à partir d'une longueur de 80 μm environ. La sélection semble se faire en fonction de la longueur jusque vers 260 μm, comme en témoigne l'augmentation progressive de  $r_i/p_i$  dans la première partie de la courbe. Dans cette gamme de longueurs, les seules proies animales sont les Nauplies et les Rotifères. Pour ces deux catégories de proies, l'efficacité de collecte serait maximum et constante au-delà de 220 μm, ce seuil étant peut-être encore plus bas.

L'irrégularité des variations de l'indice après 260 μm, montre que la longueur n'est plus le seul critère de sélection pour les organismes dépassant cette taille, parmi lesquels se trouvent les microcrustacés. On observe que l'indice est à peu près inversement proportionnel au pourcentage des Cyclopidés dans le milieu (fig. 4). Signalons toutefois que les faibles valeurs de l'indice entre 300 et 340 μm ne sont pas uniquement provoquées par l'abondance des Cyclopidés. Elles résultent aussi d'un fléchissement de l'indice des Rotifères qui dominent encore

TABLEAU III

Effectif par classe de longueur des proies dans le zooplancton et dans le contenu stomacal, à Lafia le 1/05/73 (lot n° 1). 1 = Rotifères; 2 = Nauplies; 7 = *Macrothrix*; 5+6 = *Moina*+*Diaphanosoma*; 4 = Diaptomides; 3 = Cyclopides

Centre de classe	Zooplancton						Contenu stomacal					
	1	2	7	5+6	4	3	1	2	7	5+6	4	3
60 µm	96											
100	243	133					61	48				
140	10	165					14	156				
180	9	60					13	136				
220	15	27					78	56				
260	25	11					132	12				
300	12	9				303	35	9			95	
340	3	28				120	1	31			41	
380	1	40	52			134	1	42	29		19	
420	1	11	50			63	1	11	28		10	
460			26			52			13		8	
500			44	5		64			24	1	10	
540			17	3		14			8		3	
580			19			23			9		3	
620			32			139			18		14	
660			36	1		168			20		17	
700			20			31			12		4	
740			17			19			8		1	
780			13	2		62			5		7	
820			7	1		89			3		4	
860			10			171			5		4	
900			9			79			3		1	
940			12			3			4			
980			5			7			2			
1020			5			8			2			
1060			3			8			2			
1100			1			3			1			
1140			1									
1180						1						
1220						1						
1260						1						
1300						21						
1340						18						
1380						18						
1420						14						
1460						4						
1500						1						
1540						1						
1580						21						
1620						18						
1660						18						
1700						14						
1740						4						
1780						1						
1820						1						

dans ces deux classes de longueur. Ce net fléchissement en contradiction apparente avec l'hypothèse d'une sélection en fonction de la longueur pour ces organismes est difficile à expliquer autrement que par une mauvaise représentativité des échantillons ou des mesures dans ces gammes de taille chez les Rotifères.

AUTRES CRITÈRES DE SÉLECTION

Chez les microcrustacés, la capacité d'évitement et de nage (ou vagilité), donc la capacité de résister à la succion du poisson ou de quitter l'orifice buccal, serait le principal critère de sélection. La position subventrale de la bouche chez *Brachysynodontis* accentuerait encore l'importance présumée de ce critère. Indiquons que la capacité d'évitement et de nage des différentes proies est ici sommairement appréciée *in vitro*, par les difficultés rencontrées pour capturer ces proies avec un compte-gouttes. L'hypothèse ci-dessus se justifie pour les raisons suivantes (tabl. IV) :

- (a) la proie la mieux capturée, à savoir *Moina micrura*, que nous avons prise pour référence, est une espèce qui présente les caractéristiques les plus favorables à la capture et à la rétention sur le filtre branchiospinal : forme globuleuse, taille relativement grande, faible vagilité ;
- (b) les adultes de *Diaptomides* ( $S_i = 0$ ) ne sont pas capturés, or ils sont peu abondants dans le milieu et très vagiles ;
- (c) chez les *Cyclopides* (fig. 5), on observe une décroissance de  $S_i$  depuis le stade copépodite 1 (moins vagile) jusqu'au stade femelle adulte ;

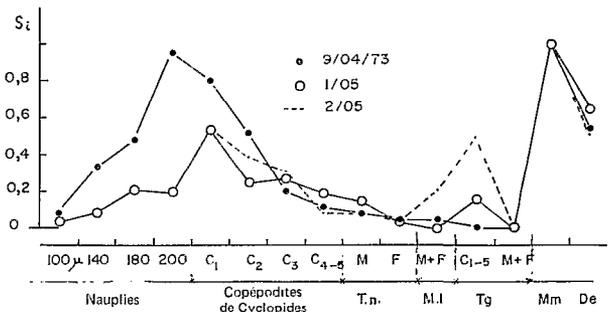


FIG. 5. — Indice de sélection  $S_i$  pour différentes catégories de proies dans les 3 séries d'observations. T.n. = *Thermocyclops neglectus* M.I. = *Mesocyclops leuckarti*; T.g. = *Thermodiaptomus galebi*; M.m. = *Moina micrura dubia*; D.e. = *Diaphanosoma eecisum*; M, F = mâles et femelles

(d) *Diaphanosoma*, qui est beaucoup plus difficile à attraper au compte-gouttes que *Moina*, a un indice à peu près deux fois plus faible.

Nous observerons en outre (fig. 5) que, chez les Nauplies, l'indice augmente avec la longueur, conformément à l'hypothèse précédente d'une efficacité de collecte fonction de ce critère. A Tchongolérom, l'indice de la dernière classe (220 µm) est pratiquement égal à 1.

TABLEAU IV

Indice de sélection des proies planctoniques dans les 3 séries d'observations, et moyenne des deux stations

Séries	Indice	Rotifères	Nauplies	Cyclopidés (stades copépodites)				T.n.		M.I.	T.g. (Diaptomides)		Moina Micrura	Diaphanosoma excisum
				C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4-5</sub>	M	F	M+F	C <sub>1-5</sub>	M+F		
1	S <sub>i</sub>	0,06	0,33	0,80	0,52	0,20	0,11	0,09	0,05	0,05	0	0	1	0,54
2	S <sub>i</sub>	0,06	0,09	0,53	0,24	0,27	0,19	0,15	0,04	0	0,12	0	1	0,65
3	S <sub>i</sub>	0,07	0,16	0,55	0,39	0,31	0,08	0,09	0,04	0,21	0,50	0	1	0,52
Moyenne . . . . .		0,06	0,19	0,67	0,42	0,25	0,12	0,11	0,05	0,08	0,15	0	1	0,56

Globalement, on constate que les Copépodes, dans leur ensemble, subissent une prédation nettement inférieure à celle des Cladocères, et que les Rotifères subissent la prédation la plus faible, si l'on excepte les adultes de Diptomides (tabl. IV). On peut considérer que la très faible valeur de l'indice pour les Rotifères est due à l'extrême abondance dans le milieu naturel, d'une forme de très petite taille, probablement *Brachionus angularis*, qui occupe à elle seule les classes de 60 et 100  $\mu\text{m}$ . Il est d'ailleurs très probable qu'une partie non négligeable des individus de cette espèce, échappent au filet de 60  $\mu\text{m}$  de vide de maille utilisé pour la collecte du zooplancton.

### 3. DISCUSSION

Les observations réalisées en période de hautes eaux et en 1973 montrent que les individus de grande taille de *Brachysynodontis* vivant dans le lac ont normalement un régime zooplanctophage strict. La modification de régime qui s'esquisse en 1973, se confirme et s'accroît par la suite, au point que l'espèce peut être alors considérée comme détritivore si l'on tient compte de l'importance respective des détritiques et du zooplancton dans le contenu stomacal (IM 1977). En mars 1974 à Bol-Berim, les détritiques représentaient ainsi en moyenne 90 % en volume du contenu stomacal, le zooplancton et les larves de Chironomes se partageant les dix pour cent restants (IM, comm. pers.). Ce changement n'est guère surprenant, puisqu'il a été observé dans des conditions expérimentales et que l'espèce est généralement détritivore en milieu fluvial (IM). Il convient de rappeler ici que l'importance des détritiques n'est pas la même chez tous les poissons capturés en 1973, puisque cela nous a amenés à classer de prime abord les estomacs en 2 lots. Il a été supposé que

leur importance variait en fonction du temps que passent les individus à se nourrir sur le fond et en pleine eau. La valeur calorique sinon alimentaire des détritiques étant très inférieure à celle du plancton (ODUM 1970), il y a donc de ce fait variation d'un individu à l'autre de la valeur nutritive de la ration (à rations quantitativement égales). On peut toutefois supposer que l'alternance du régime zooplanctophage et benthophage dont nous avons admis l'existence chez un même individu, tend à faire en sorte que la valeur nutritive de la ration des différents individus s'égalise lorsqu'on considère un laps de temps suffisamment grand.

Le net arrêt de croissance qui se produit en 1972 et se poursuit après (fig. 3 c), demeure assez problématique quant à ses origines. La ration journalière observée en 1972-1973 (1,7 % du poids du corps en août 1972 et 2,4 % en 1973 pour des températures peu différentes et élevées), est en effet du même ordre de grandeur que celle des *Alestes baremoze* de 230 mm de LS qui, globalement (sur l'année), sont en cours de croissance. La ration d'*Alestes*, uniquement constituée de zooplancton, varie selon les saisons (ou la température) et se trouve comprise entre 1,2 et 2,7 % (hiver). L'arrêt de croissance des *Brachysynodontis* pourrait provenir de ce que l'abondance des détritiques diminue la valeur alimentaire de la ration. On remarque alors que les stades juvéniles de cette même espèce, dont on peut supposer qu'ils sont en cours de croissance, ont *a priori* un régime voisin de celui des grands individus étudiés. On observe également que la ration du phytoplanctophage *Sarotherodon galileus* étudié en 1972-73 dans cette même région (LAUZANNE 1978), variable avec la température, est en moyenne très supérieure aux valeurs ci-dessus (de 1,5 à 19,5 °C, à 6 à 30 °C). De ces différentes observations, on peut déduire que l'arrêt de croissance de *Brachysynodontis* serait dû,

soit au fait que les détritiques qu'il consomme ont une valeur nutritive moindre, les algues ou les microparticules à forte valeur nutritive étant moins retenues par le filtre branchiospinal qu'elles ne le sont chez les jeunes ou chez *Sarotherodon galileus* (LAUZANNE et ILLIS 1975), soit à une ration journalière insuffisante, soit aux deux facteurs à la fois. De façon plus générale, une inadaptation des individus aux nouvelles conditions de milieu pourrait également intervenir. Les informations nécessaires font défaut pour conclure.

Les raisons pour lesquelles la croissance ne reprend pas après la remise en eau de la région en octobre 1973 semblent plus évidentes, la ration étant alors notoirement insuffisante : presque nulle en mars 1974, égale à 1,15 % en mai, puis à 0,53 % en septembre (IM 1977). Les conditions écologiques sont en outre particulièrement drastiques du fait qu'il existe un déficit latent en oxygène dissous. La densité du zooplancton est enfin à peu près 6 fois inférieure à ce qu'elle était antérieurement. On assiste d'ailleurs à des mortalités massives, *Brachysynodontis* disparaissant dès octobre 1974.

Bien que des modifications sensibles de l'indice de sélection des différentes proies soient possibles, notamment en période de hautes eaux, les observations de 1973 montrent sans conteste que les *Brachysynodontis* de grande taille (120-130 mm de LS environ) vivant dans le lac, sont normalement microzooplanctophages. Ils sont en effet capables d'ingérer des proies atteignant à peine 80  $\mu\text{m}$  de longueur, et l'indice de sélection des grandes proies est en général relativement bas, fonction de leur vagilité.

*Brachysynodontis* et *Alestes baremoze*, autre forme étudiée en période de hautes eaux (LAUZANNE 1970), sont ainsi deux prédateurs complémentaires, le second pouvant être comparativement qualifié de macrozooplanctophage. On notera que les stocks de ces deux prédateurs s'équilibrent assez bien durant les années 1966-1970 : 16 % de l'ichtyomasse pour *Brachysynodontis* et 11 % pour *A. baremoze* — 21 % pour les macrozooplanctophages si l'on ajoute à cette dernière espèce *Alestes dentex*, qui devrait *a priori* effectuer le même type de sélection. La complémentarité des deux premiers prédateurs se manifeste par le fait que les *A. baremoze* n'ingèrent que des proies dépassant 400  $\mu\text{m}$  de longueur, l'efficacité de collecte étant maximum et constante à partir de 820  $\mu\text{m}$  environ — ces longueurs ne sont pas équivalentes à celles du présent travail, puisqu'elles incluent les soies furcales pour les Copépodes et les épines pour les Cladocères. Tout se passe comme si les proies étaient sélectionnées en fonction de leur longueur, l'appareil branchiospinal ayant les fonction d'un simple filtre : l'indice

$r_i/p_i$  augmente en effet progressivement, toute espèce confondue, de la classe de 400  $\mu\text{m}$  à la classe 880, puis se stabilise. La sélection des proies classées selon des critères adoptés dans ce travail n'a pas été étudiée. Si toutefois on tente un tel examen au niveau des grands groupes d'organismes, on constate que, au-delà de 880  $\mu\text{m}$ , si on attribue la valeur 1 à l'indice  $S_i$  des Cyclopidés, les mieux sélectionnés, les Diptomides ont un indice de 0,5 et les Cladocères, probablement des *Daphnia* et des adultes de *Diaphanosoma*, un indice égal à 0,8. Ces différences ne sont pas faciles à interpréter. Globalement, les *Alestes* n'ingèrent ni les Nauplies, ni les Rotifères, ni les petits Cladocères, ni les premiers stades Copépodites de Cyclopidés. A l'inverse de *Brachysynodontis*, ils consomment davantage de Copépodes que de Cladocères.

Le troisième grand poisson zooplanctophage étudié, *Hemisynodontis membranaceus* semble présenter des caractéristiques intermédiaires, en ce sens qu'il consomme bien les copépodites et adultes de Copépodes en même temps que des Nauplies (IM 1977).

D'autres poissons de moindre importance et les formes juvéniles de quelques carnivores terminaux (*Hydrocynus forskalii* et *Lates niloticus*), sont également zooplanctophages (LAUZANNE 1976). Citons *Micralestes acutidens* (LEK et LEK 1977) et les jeunes *Hydrocynus* de 31 à 61 mm de LS (LAUZANNE 1975). Les premiers semblent ingérer préférentiellement des Cladocères, et les seconds des Diptomides.

Les exemples tels que l'archipel oriental en période de hautes eaux, où les zooplanctophages ont une aussi grande importance et présentent une telle diversité du point de vue de la sélection des proies, sont sans doute assez peu nombreux en milieu d'eau douce. Cette situation disparaît assez brusquement de 1971 à 1973 par suite de la baisse de niveau du lac et de l'évolution des conditions de milieu. Il convient de noter à ce propos que la disparition des macrozooplanctophages en 1972-73 ne semble pas influencer de manière évidente sur la composition ou la structure du peuplement planctonique, qui sont pourtant en partie déterminés par la nature et l'importance des prédateurs ainsi que le montrent de nombreux travaux (cf. notamment POURRIOT 1975). On observe bien une diminution du nombre des espèces planctoniques et une modification de la structure des populations de Copépodes (augmentation de la proportion des derniers stades copépodites et des adultes) compatibles avec cette disparition, mais l'intervention simultanée d'autres facteurs susceptibles d'avoir les mêmes effets (évolution des conditions écologiques, augmentation de la fécondité, accélération du développement juvénile), ne permet pas actuellement d'apprécier la part qui revient au facteur prédation dans ces changements.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.  
le 10 avril 1981.

## BIBLIOGRAPHIE

- BENECH (V.), 1975. — Croissance, mortalité et production de *Brachysynodontis batensoda* (Pisces, Mochocidae) dans l'archipel sud-est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. IX, n° 2 : 91-103.
- BENECH (V.), LEMOALLE (J.), QUENSIÈRE (J.), 1976. — Mortalités de poissons et conditions de milieu dans le lac Tchad au cours d'une période de sécheresse. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. X, n° 2 : 119-130.
- BISHAI (H. M.), ABU GIDEIRI (Y. B.), 1965. — Studies on the biology of genus *Synodontis* at Khartoum. II — Food and feeding habits. *Hydrobiologia*, 26, 1-2 : 98-113.
- DURAND (J.-R.), 1978. — Biologie et dynamique des populations d'*Alestes baremoze* (Pisces, characidae) du bassin tchadien. — *Trav. et Doc. de l'O.R.S.T.O.M.*, n° 98, Paris, 332 p.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.). — Remarques sur l'indice de sélection d'Ivlev (sous presse).
- IM (B. H.), 1977. — Étude de l'alimentation de quelques espèces de *Synodontis* (Poissons, Mochocidae) du Tchad. *Thèse spécialité, O.R.S.T.O.M. Paris*, 150 p. multigr.
- LAUZANNE (L.), 1969. — Étude quantitative de la nutrition des *Alestes baremoze* (Pisc. Characidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. III, n° 2 : 15-27.
- LAUZANNE (L.), 1970. — La sélection des proies chez *Alestes baremoze* (Pisc. Characidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. IV, n° 1 : 71-76.
- LAUZANNE (L.), 1973. — Étude qualitative de la nutrition des *Alestes baremoze* (Pisces, Characidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. VII, n° 1 : 3-15.
- LAUZANNE (L.), 1975. — Régimes alimentaires d'*Hydrocynus forskalii* (Pisces, Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. IX, n° 2 : 105-121.
- LAUZANNE (L.), 1976. — Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. X, n° 4 : 267-310.
- LAUZANNE (L.), 1978. — Étude quantitative de l'alimentation de *Sarotherodon galilaeus* (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. XII, n° 1 : 71-81.
- LAUZANNE (L.), ILTIS (A.), 1975. — La sélection de la nourriture chez *Tilapia galilaea* (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. IX, n° 3, 193-199.
- LEK (S.), LEK (S.), 1977. — Écologie et biologie de *Micralestes aculidens* (Peters 1952) (Pisces, Characidae) du bassin du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. XI, n° 4 : 255-268.
- ODUM (W. E.), 1970. — Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus* in Marine Food chains, *Ed. by J. H. STEELE, Oliver and Boyd, Edinburgh.*, 552 p.
- POURRIOT (R.), 1975. — Relations prédateur - proie : réactions adaptatives et fluctuations des populations du zooplancton sous l'influence d'une prédation sélective. *Ann. Biol.*, 14, 1-2 : 69-85.