

BIOLOGIE DES CRUSTACÉS DU LAC TCHAD

II. Régime alimentaire des Entomostracés planctoniques

par R. GRAS, A. ILLIS et L. SAINT-JEAN *

RÉSUMÉ

L'analyse des contenus intestinaux des principales espèces d'entomostracés planctoniques du lac Tchad a montré que ceux-ci ingèrent dans leur ensemble toutes les algues planctoniques, monocellulaires ou coloniales, de taille comprise entre 4 et 30 μ environ. Les *Anabaena flos aquae*, dont la biomasse est assez importante, peuvent être ingérés par *Tropodiatomus incognitus* et *Thermocyclops neglectus*. L'ingestion de cette algue ne paraît pas être régulière, comparativement à celle des algues communément consommées par les formes filtreuses. Elle pourrait dépendre en particulier de l'abondance de l'algue et de l'état sous lequel se présentent les chaînes de cellules. Contrairement à *T. incognitus* la seconde espèce de diaptomide étudiée, *Thermodiatomus galebi* ne consomme pas d'*Anabaena*.

Parmi les adultes des trois principales espèces de cyclopidés planctoniques du lac, deux sont carnivores (*Mesocyclops leuckarti* et *Thermocyclops incisus circusi*), et la troisième, *Th. neglectus*, a un régime alimentaire mixte. Est également mixte, le régime des stades copépodites des deux espèces carnivores, avec une dominance phytophage pour les premiers stades, et carnivore pour le stade C5. Ce changement de régime se fait progressivement. Les copépodites de *Th. neglectus* peuvent être considérés comme herbivores-détritivores.

ABSTRACT

It results from analyses of gut contents, that planctonic Entomostraca of lake Chad ingest colonial and unicellular Algae which size range from 4 to 30 μ . *Tropodiatomus incognitus* and *Thermocyclops neglectus* ingest *Anabaena*, which is important in Lake. This ingestion probably depends on nutritional condition (behavior, abundance and form and size of *Anabaena*'s chains...). An other diaptomid, *Thermodiatomus galebi* does not ingest this Algae.

Mesocyclops leuckarti and *Thermocyclops incisus circusi* are carnivorous species, and the third cyclopoid copepod, *Th. neglectus*, has both carnivorous and herbivorous diet. The copepodid stages of *M. leuckarti* are herbivorous dominant at the first stages, and carnivorous dominant at stage C5. Diet is changing progressively. The copepodid stages of *Th. neglectus* may be considered as herbivorous-detritivorous.

INTRODUCTION

Les cladocères d'eau douce, à l'exception de deux genres, et en général les ostracodes et les diaptomides, sont phytophages, bactériophages ou détritivores. Ils se nourrissent par filtration de l'eau ou broutage de la pellicule nutritive recouvrant un substrat quelconque. Par contre,

* Centre O.R.S.T.O.M., B. P. 65, Fort-Lamy (Tchad).

les cyclopidés peuvent être carnivores ou herbivores, ce que les travaux de FRYER (1957) illustrent particulièrement bien.

Nos premières recherches relatives à la nutrition du zooplancton ont donc eu les deux objectifs essentiels suivants :

- déterminer la nature des algues ingérées par les cladocères et les diptomides et vérifier en particulier si les *Anabaena*, dont la biomasse est relativement importante, sont ou non consommés ;
- préciser le régime alimentaire des cyclopidés.

Nos observations ont été effectuées au cours de trois campagnes (mars 1967, novembre 1968 et octobre 1970) à travers le sud et l'est du lac, de manière à obtenir un échantillon aussi représentatif que possible du régime alimentaire des populations étudiées.

1. MÉTHODE

Nos résultats sont basés sur l'analyse du contenu du tube digestif des individus vivants. Aussitôt après leur capture, les animaux sont placés dans une goutte d'eau et montés entre lame et lamelle ; l'expulsion du contenu intestinal est provoquée par pression mesurée sur la lamelle.

Chez les cladocères, le contenu digestif est évacué essentiellement par la région postabdominale, alors qu'il l'est par les régions dorso-antérieure et abdominale chez les copépodes. Chez ces derniers, les pelotes fécales, dont l'expulsion et la dissociation sont difficiles à obtenir, n'ont pas été systématiquement examinées.

L'interprétation des analyses de contenus intestinaux s'appuie partiellement sur l'estimation des pourcentages d'occurrence, chez les espèces ou taxons considérés, des différentes catégories d'aliments retenues (espèces d'algues, d'animaux planctoniques) (tabl. I, II). Pour une espèce, un stade, un taxon, on définit le pourcentage d'occurrence d'une catégorie d'aliment par le rapport :

$$\frac{\text{nombre d'individus chez lesquels cet aliment est présent}}{\text{nombre d'individus examinés}}$$

Pour une espèce, un taxon, le total des pourcentages d'occurrence des différents aliments peut dépasser 100 % (tabl. I, II). On peut trouver un intérêt au calcul d'un « *pourcentage relatif d'occurrence* » pour chaque catégorie d'aliment, pourcentage relatif que nous définirons par la relation :

$$\frac{\text{pourcentage d'occurrence}}{1/100 \text{ total des pourcentages d'occurrence}} \quad (\text{tabl. I})$$

2. RÉSULTATS

2.1. Cladocères.

Les observations, effectuées au cours de la première et de la troisième campagnes, ont essentiellement porté sur des individus adultes (femelles parthénogénétiques).

Les huit espèces examinées ont un régime alimentaire herbivore (phytoplanctonophage), et plus probablement sestonophage (algues, détritus, bactéries). Aucun reste animal n'a été identifié dans le tube digestif des individus observés (fig. 1).

Dans leur ensemble, les cladocères ingèrent les algues monocellulaires ou coloniales depuis 4-7 μ (chlorophycées coccoïdes et cellules isolées d'*Oocystis*), jusqu'à environ 30 μ (colonies ou

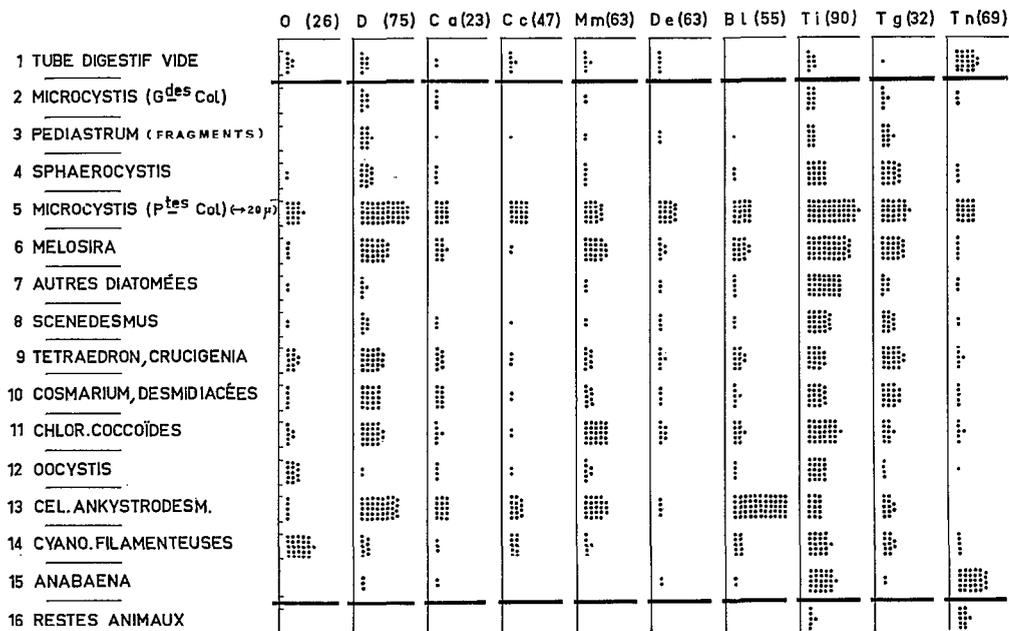


Fig. 1. — Occurrence de diverses algues planctoniques dans les contenus intestinaux des crustacés planctoniques examinés. Entre parenthèses le nombre d'individus de chaque espèce examinés. Chaque point correspond à la présence de l'algue ou du groupe d'algues considéré, dans le bol intestinal d'un spécimen de l'espèce concernée. C.c. : *Ceriodaphnia cornuta*; C.a. : *C. affinis*; D. : *Daphnia* (trois espèces); D.e. : *Diaphanosoma excisum*; M.m. : *Moina micrura*; B.l. : *Bosmina longirostris*; O. : ostracode; T.i. : *Tropodiatomus incognitus*; T.g. : *Thermodiatomus galebi*; T.n. : *Thermocyclops neglectus*.

coenobes). Le pourcentage d'occurrence des algues de grande taille (n° 2, 3 et 4, fig. 1) est en effet relativement élevé pour l'ensemble du groupe (18 %) (tabl. I), mais présente d'assez fortes variations, notamment entre *B. longirostris* (7 %) et les trois espèces de *Daphnia* (33 %).

TABLEAU I

Pourcentages d'occurrence de diverses espèces d'algues, regroupées en fonction de critères morphologiques et de taille, chez les ostracodes, les cladocères et les diaptomides. Les numéros désignant les algues sont ceux mentionnés fig. 1. Entre parenthèses, les pourcentages relatifs d'occurrence

Algues / Taxons	Algues							
	2, 3, 4	5	6	7	8, 9, 10, 11, 12	13, 14	15	total des pourcentages d'occurrence
Ostracodes.....	8 (2)	61 (17)	15 (4)	8 (2)	154 (42)	119 (33)	0 (0)	365
Cladocères.....	18 (8)	43 (19)	27 (12)	5 (2)	74 (32)	58 (25)	3 (1)	228
Daphnies.....	33 (10)	64 (20)	37 (12)	8 (3)	100 (31)	64 (20)	4 (1)	321
Bosmines.....	7 (3)	36 (13)	31 (11)	9 (4)	65 (24)	118 (44)	4 (1)	271
Djaptomides.....	79 (16)	66 (13)	62 (13)	32 (7)	170 (34)	58 (12)	23 (5)	491

Le très faible pourcentage d'occurrence des *Anabaena* (n° 15), représentés du reste par les seuls hétérocystes, montre que cette algue n'est pas normalement consommée. Seuls seraient

incidemment ingérés, avec d'autres algues, de très courts filaments, dont les cellules végétatives seraient digérées pendant leur transit dans le tube digestif (cf. chap. 2.4.3.1.). Les petites cyanophycées filamenteuses sont par contre normalement collectées et ingérées par toutes les espèces de cladocères.

2.2. Ostracodes.

Très peu abondants dans la zone pélagique, tout particulièrement le jour, ils ne sont représentés dans le plancton du lac Tchad que par une seule espèce, non encore déterminée.

Le régime alimentaire des individus capturés dans le plancton est herbivore (phytoplanctonophage) ou plus probablement sestonophage (fig. 1). Le contenu intestinal de la plupart des individus observés était en bon état, ce qui explique sans doute la valeur élevée du total des pourcentages d'occurrence des algues identifiées.

La gamme des algues identifiées dans le tube digestif va des *Oocystis* (cellules isolées) et chlorophycées coccoïdes de 4 à 7 μ , jusqu'aux petites colonies de *Microcystis* de 25 à 30 μ environ. Les grosses colonies de *Microcystis* (*Microcystis aeruginosa* en particulier), de *Sphaerocystis* et les cénobes ou fragments de cénobes de *Pediastrum*, assez abondants dans le milieu au moment des observations, ne figurent pas dans les contenus intestinaux (fig. 1 et 3).

Parmi les algues filamenteuses ou filiformes ($L/l > 10$), seules sont ingérées les espèces de petite taille : *Lyngbya*, petites *Oscillatoria*, *Spirulina laxissima*, et cellules ankistrodesmiformes, etc. ; les agrégats d'*Anabaena* ou les chaînes de *Melosira* ne le sont pas. Les *Melosira* identifiés dans les contenus intestinaux sont en effet des cellules isolées ou plus souvent des fragments de cellules sans doute collectés sous cette forme dans le milieu.

2.3. Diaptomides.

Tropodiplomus incognitus est, en biomasse, l'espèce dominante du zooplancton. *Thermodiaptomus galebi*, actuellement très rare dans la région prospectée, n'a fait l'objet d'observations qu'au cours de la première campagne. Seuls ont été analysés les contenus intestinaux des adultes des deux espèces.

Leur régime alimentaire est exclusivement herbivore (phytoplanctonophage) ou plus probablement sestonophage. L'ingestion d'organismes zooplanctoniques (crustacés, rotifères), vu leur pourcentage d'occurrence minime (fig. 1), doit être considérée comme accidentelle.

Ces deux espèces se différencient peut être de celles des deux ordres précédents par l'ingestion accrue d'algues de grande taille, dont le pourcentage d'occurrence est en effet de 79 % en moyenne (tabl. I, fig. 1 et 3). En outre, le fort pourcentage d'occurrence d'hétérocystes d'*Anabaena* chez *T. incognitus* (23 % pour l'ensemble des observations et 54 % lors de la première campagne) montre que les adultes de cette espèce peuvent ingérer les filaments, voire des agrégats d'*Anabaena flos aquae*. A en juger par l'ensemble de nos observations, *Th. galebi* se comporte de manière diamétralement opposée à cet égard (fig. 1). C'est ce que confirme l'examen des résultats station par station. En effet, les spécimens de *T. incognitus* ayant ingéré une quantité appréciable d'*Anabaena*, se localisent dans trois stations où cette algue était par ailleurs particulièrement abondante. Avec les hétérocystes d'*Anabaena*, étaient également présentes les algues communément consommées par le zooplancton filtreur (fig. 1). Par contre, les contenus intestinaux des *Th. galebi* récoltés à ces stations, ne comprenaient aucun hétérocyste d'*Anabaena*, mais de nombreuses algues monocellulaires, coloniales ou filamenteuses (tabl. III). L'examen des pelotes fécales chez quelques-uns de ces derniers individus a donné des résultats comparables.

Les enzymes digestives étant probablement voisines chez les deux espèces de diaptomides, la présence d'hétérocystes dans l'intestin de *T. incognitus* et leur absence chez *Th. galebi*, ne peut s'expliquer qu'en admettant que les deux espèces placées dans des conditions nutritionnelles particulières n'ont pas eu le même comportement nutritionnel vis-à-vis des *Anabaena*.

2.4. Cyclopidés.

2.4.1. *Mesocyclops leuckarti*.

2.4.1.1. Femelles.

Deux formes de *M. leuckarti*, différant surtout par leur taille, peuvent être récoltées dans le plancton du lac Tchad. Nous ne les avons pas distinguées au cours de nos observations.

Les femelles ont un régime alimentaire sans doute exclusivement carnivore : des restes d'organismes zooplanctoniques sont observés chez 63 % des individus examinés (tabl. II, fig. 2). Les algues observées en très petit nombre chez quelques rares individus, peuvent avoir été ingérées accidentellement, mais proviennent plutôt du bol alimentaire des proies capturées par les femelles.

	MESOCYCLOPS LEUCKARTI						THERMOCYCLOPS NEGLECTUS					TH. INCISUS CIRCUSI					
	♀ 185	♂ 51	C5 14-22	C4 35-32	C3 71-16	C2 28-11	C1 5 - 5	♀ 69	♂ 110	C5 7-35	C4 17-13	C3 27-13	C2,1 10-4	3 - 2	♀ 42	♂ 10	C 15
TUBE DIGESTIF VIDE	•••••	•••••	• x	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
ROTIFÈRES	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
CLADOCÈRES	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
DAPHNIA	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
MOINA MICRURA	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
CERIODAPHNIA CORNUTA	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
DIAPHANOSOMA EXCISUM	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
BOSMINA LONGIROSTRIS	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
COPÉPODES	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
CYCLÓPIDES	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
DIAPTOMIDES	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
ANIM. NON IDENTIFIÉS	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
ANABAENA	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
CYANOPHYCÉES FILA - MENT	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
COLONIES ET COENOBES	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••
CHLOROPHYCÉES COC - COÏDES	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••	•••••

Fig. 2. — Occurrence de diverses catégories d'aliments dans les contenus intestinaux des cyclopidés adultes et copépodites. La figure est construite sur le même principe que la précédente. Les points correspondent à des séries d'observations où ont été identifiées les algues et les proies, les croix à des observations où seules les proies ont été recensées.

Les résultats concernant les *M. leuckarti* du lac Tchad sont comparables à ceux des spécimens d'autres biotopes examinés par FRYER (1957) : rotifères, cladocères, copépodes, naupli compris probablement, sont capturés par les femelles (fig. 2). Sans qu'il soit nécessaire de le montrer par le calcul d'un indice de sélection, tel que la *forage ratio* (1) des auteurs anglo-saxons, et malgré l'importance relative des restes indéterminés, il apparaît que la pression de prédation est inégale sur les différentes proies. Elle est particulièrement forte sur les cladocères et pratiquement nulle sur les diaptomides.

(1) Rapport entre le pourcentage d'occurrence d'une proie (en nombre) dans le tube digestif des individus examinés et le pourcentage (en nombre) de cette proie dans le milieu naturel.

2.4.1.2. *Mâles.*

Alors que le pourcentage d'occurrence des restes animaux est élevé pour les femelles, il n'est que de 35 % chez les mâles (tabl. II). Par ailleurs, la fréquence relative des tubes digestifs vides ou sans éléments identifiés (bouillie) est élevée (63 %), alors que la présence d'algues est assez rarement notée. Ces trois constatations nous permettent de conclure que le régime alimentaire des mâles est similaire à celui des femelles, donc carnivore, l'écart entre les pourcentages d'occurrence de restes animaux s'expliquant sans doute par une différence de ration alimentaire. Les besoins alimentaires des mâles, en raison de leur production négligeable, sont en effet plus faibles que ceux des femelles.

2.4.1.3. *Copépodites.*

Les pourcentages d'occurrence des restes animaux calculés par rapport au nombre de copépodites observés, dépendent d'une part de l'importance de la ration alimentaire moyenne aux différents stades ou du rythme de nutrition, et d'autre part des préférences alimentaires qui nous intéressent tout particulièrement ici. Il en résulte une incertitude quant à la signification des pourcentages d'occurrence observés. Par ailleurs, étant établis à partir d'échantillons répartis sur une vaste région, ces pourcentages ne donnent qu'une représentation du régime alimentaire moyen, masquant d'éventuelles variations liées aux conditions écologiques. Cela doit quelque peu tempérer les conclusions que nous tirons de nos observations.

TABLEAU II

Pourcentages d'occurrence des restes animaux, identifiés ou non, chez les trois espèces de cyclopidés. Le nombre de spécimens observés est précisé entre parenthèses

Espèces \ Stades	Stades					
	♀	♂	C5	C4	C3	C2+C1
<i>M. leuckarti</i>	63 (185)	35 (51)	45 (37)	31 (70)	15 (88)	6 (49)
<i>Th. incisus circusi</i>	67 (42)	0 (10)	—	—	—	—
<i>Th. neglectus</i>	27 (166)	12 (43)	7 (30)	3 (36)	0 (14)	0 (6)

L'examen des variations du pourcentage d'occurrence des restes animaux en fonction des différents stades de développement des cyclopidés (tabl. II), montre l'augmentation progressive de la fraction carnée dans la ration alimentaire, depuis les premiers stades jusqu'au stade adulte. Parallèlement, la fraction végétale diminue dans la ration (fig. 2). Ceci évidemment, dans la mesure où la composition qualitative du contenu intestinal peut correspondre à la ration alimentaire. Le changement de régime alimentaire semble être progressif, et ne pas se faire à un stade particulier.

On peut donc qualifier le régime alimentaire des premiers stades copépodites de mixte, celui du stade C5 étant probablement presque exclusivement carnivore, au moins chez les femelles. En effet, le pourcentage de 45 % pour ce dernier stade ne tient pas compte de la différenciation sexuelle de taille et de poids, déjà sensible à ce stade. L'accroissement de poids des individus femelles depuis le stade C4 jusqu'au stade C5 est ainsi supérieur à celui des individus mâles. Il en résulte probablement une différence de ration alimentaire entre les sexes au moins depuis le stade C5, le pourcentage de 45 % correspondant à une moyenne masquant les différences de ration sinon de régime alimentaire. Les C5 femelles au moins, auraient donc déjà un régime exclusivement carnivore ou presque, ce que confirmerait le pourcentage d'occurrence assez bas des algues dans le contenu intestinal.

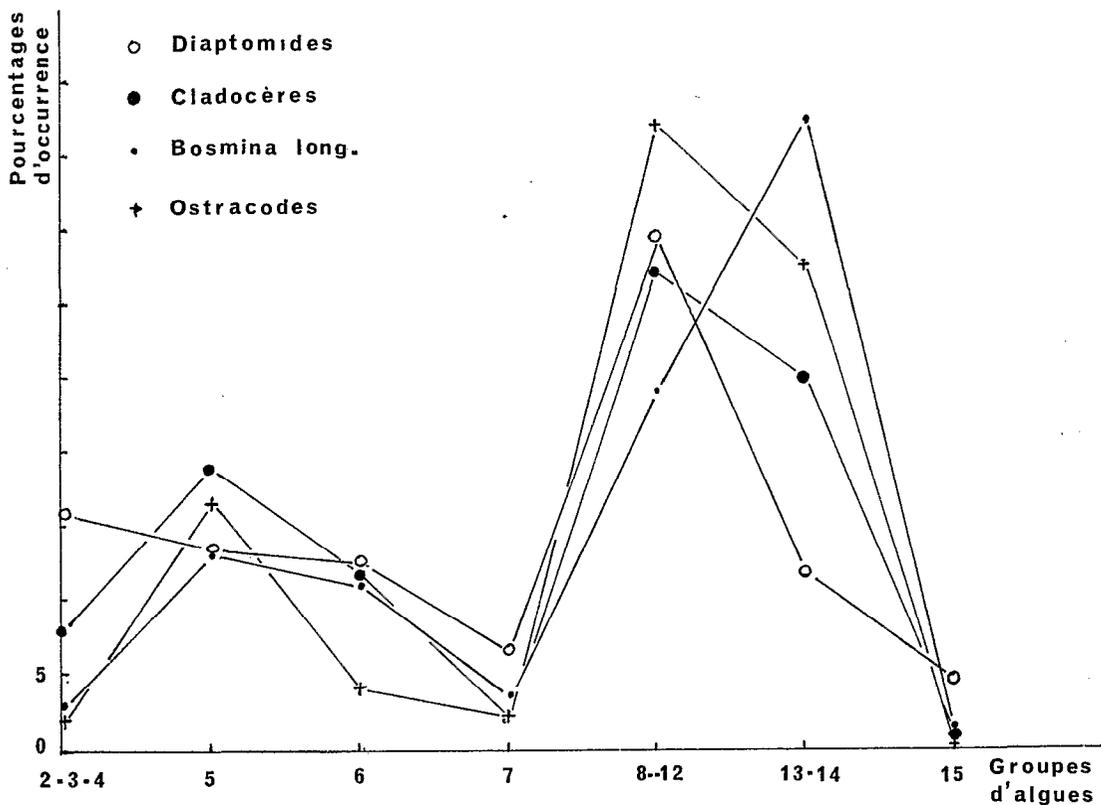


Fig. 3. — Pourcentages relatifs d'occurrence des différentes espèces d'algues groupées en fonction de critères de taille et de formes, chez les diaptomides, les cladocères, les ostracodes, et *B. longirostris*. Les n^{os} portés en abscisse correspondent à ceux de la fig. 1.

La gamme des algues trouvées dans le tube digestif des copépodites depuis les stades C2 (et C1) jusqu'au stade C4, est approximativement la même que celle des formes filtreuses (fig. 1). L'ingestion des *Anabaena* a cependant été constatée chez les individus de deux stations (Bol et Matafo, le 13-X-1970), où cette algue était particulièrement abondante. Dans le tube digestif de ces individus ont été observées, avec des chlorophycées et des petites cyanophycées filamenteuses et coloniales, des chaînes d'*Anabaena* encore apparemment intactes.

2.4.2. *Thermocyclops incisus circusi*.

Cette espèce est relativement peu abondante dans le plancton du lac.

Le régime alimentaire des femelles est le même que celui des femelles de l'espèce précédente : le pourcentage d'occurrence des restes animaux est de 67 %, et les algues sont rarement présentes. Les cladocères semblent également faire l'objet de la plus forte prédation.

Les quelques observations concernant les mâles et les copépodites ne sont pas en contradiction avec l'hypothèse de l'analogie des régimes alimentaires des deux espèces, démontrée à propos des femelles.

2.4.3. *Thermocyclops neglectus neglectus*.

Cette forme de *Th. neglectus*, seule présente dans la région du lac prospectée, est généralement le cyclopide le plus abondant.

2.4.3.1. Femelles.

Elles paraissent avoir un régime mixte, herbivore (et détritivore) et carnivore. Le pourcentage d'occurrence des restes animaux est en effet assez faible (25 % en moyenne, tabl. II, et 15, 25 et 32 % à chacune des trois campagnes successives). Au contraire, la fréquence d'occurrence des algues est relativement élevée (fig. 2), et toutes les espèces identifiées chez les formes filtreuses sont trouvées dans le tube digestif des femelles (fig. 1). En outre, nous avons observé, sans pouvoir évaluer son importance relative, que la quantité des algues ingérées était comparativement beaucoup plus forte que chez les 2 précédentes espèces de cyclopidés.

De la même manière que chez *M. leuckarti* et *Th. incisus circusi*, tous les organismes zooplanctoniques sont consommés, mais ce sont les cladocères qui subissent la prédation la plus forte. De nouvelles observations seront nécessaires pour déterminer si cette prédation est variable selon les différentes espèces de cladocères.

Les algues identifiées dans le contenu intestinal de la plupart des individus sont, outre les espèces communément ingérées par les cladocères et les diptomides (fig. 1), les *Anabaena* dont les hétérocystes étaient fréquents et nombreux dans l'intestin antérieur et les pelotes fécales. Le pourcentage d'occurrence élevé de ceux-ci (41 % en moyenne pour les première et troisième campagnes) démontre que les *Anabaena* sont activement consommés par les femelles. L'observation, à Bol et Matafo (cf. chap. 2.4.1.3. 4), d'individus dont le tube digestif contenait des chaînes d'*Anabaena* apparemment intactes confirme l'ingestion de longs filaments de cette algue dans lesquels sont incorporés des hétérocystes. L'identification quasi générale des seuls hétérocystes dans les contenus digestifs, s'explique naturellement par une digestion rapide des cellules végétales, tandis que l'épaisse membrane des hétérocystes résiste à l'action des enzymes digestives pendant leur transit dans l'intestin.

2.4.3.2. Mâles.

Leur régime alimentaire est mixte. De même que pour *M. leuckarti*, le fait que le pourcentage, d'occurrence des restes animaux soit plus faible chez les mâles (12 %) que chez les femelles (25 %) peut s'expliquer par des différences de ration alimentaire. L'importance relative de la fraction végétale dans l'alimentation est impossible à déterminer avec certitude étant donné le petit nombre d'observations utilisables à cet effet (fig. 2). Il se peut toutefois que les mâles, du fait de leur plus petite taille, aient un régime alimentaire plus nettement herbivore que celui des femelles.

2.4.3.3. Copépodites.

Le pourcentage d'occurrence des restes animaux est très faible : 7 % pour le stade C5, 3 % pour le stade C4. Cela signifie probablement que leur régime alimentaire est effectivement à dominante herbivore. Il n'est toutefois pas exclu, au moins chez le stade C5, que l'estimation de la fraction carnée dans la ration soit sous-évaluée du fait d'une éventuelle ingestion partielle des proies. De nouvelles observations en laboratoire et sur le terrain seront nécessaires, pour préciser ce point.

Parmi les algues identifiées dans les contenus intestinaux les *Microcystis* dominent. Les *Anabaena* sont activement consommés.

3. DISCUSSION, CONCLUSIONS

D'après l'étude des variations saisonnières du phytoplancton effectuée en 1964-65 (Gras et al., 1967), et d'autres dénombrements réalisés épisodiquement par la suite, on peut caractériser le phytoplancton de la région prospectée au cours de notre étude par une très forte dominance des

cyanophycées (*Microcystis*, *Anabaena*, *Lyngbya*, *Spirulina laxissima*). Celles-ci constituent en moyenne 90 % du peuplement, exprimé en nombre de cellules. Les diatomées et les chlorophycées se partagent à peu près à égalité les 10 % restant. Si l'on considère comme unité phytoplanctonique non plus la cellule, mais la colonie, le cénobe, le filament ou la chaîne, et l'algue monocellulaire, les cyanophycées restent largement dominantes.

Bien que la taille des algues présentes dans le tube digestif n'ait pas été mesurée à chaque observation et compte non tenu de la sélectivité des algues par les espèces, nous pouvons affirmer que les crustacés du zooplancton dans leur ensemble sont capables d'ingérer les algues non filamenteuses dont le diamètre est compris entre environ 4-7 μ et 30 μ (1). Les petites cyanophycées filamenteuses sont consommées par toutes les espèces. Sur les 19 genres de cyanophycées planctoniques et les 90 genres des autres familles qui ont été recensés dans le plancton du lac, 10 et 40 genres respectivement, ont déjà été identifiés avec certitude dans les contenus intestinaux.

Les colonies de grande taille étant relativement peu abondantes (*Volvox*, *Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria*, etc.), on peut donc admettre, compte non tenu de phénomènes d'antagonismes algues-zooplancton, que la plupart des espèces du phytoplancton sont utilisables par les crustacés planctoniques pris dans leur ensemble. Les travaux de PACAUD (1939) et d'autres auteurs (BOGATOVA 1967, GLIWICZ 1969 et HUTCHINSON 1967) ayant par ailleurs établi que les cladocères utilisaient les détritiques et les bactéries planctoniques, c'est ainsi l'ensemble bactéries+détritiques-algues dont les dimensions se situent approximativement dans les limites précitées, qui serait disponible comme nourriture pour les espèces phytophages.

Le problème de savoir si les particules de plus petite taille peuvent être ingérées n'a pas trouvé de solution dans le cadre de notre étude. Selon RUKER et HYNES (*in* HUTCHINSON 1967) *Diaphanosoma brachyurum* pourrait retenir et sans doute ingérer, les particules jusqu'à une taille de 1 μ . GLIWICZ (1969) surtout, a montré l'ingestion de particules de sable ou de fragments de frustules de diatomées de l'ordre de 1-2 μ par la précédente espèce, par *Daphnia cucullata* et par *Bosmina longirostris*.

En ce qui concerne nos propres observations, on peut dire que la constance et l'importance d'une masse finement granuleuse de couleur variable dans les contenus intestinaux, ne peut s'expliquer que par l'ingestion très active par les formes filtreuses des particules de petite taille ensuspension dans l'eau.

De nombreux travaux sur les cladocères filtreurs ont montré que ces organismes, du fait des caractéristiques de leur appareil collecteur ou de leur comportement nutritionnel, collectent et ingèrent avec une inégale efficacité les diverses espèces d'algues, selon leur taille, leur forme, leur mobilité ou d'autres facteurs. Les crustacés filtreurs du lac Tchad font évidemment de même. Cette conclusion ne ressort cependant pas des présentes observations. La variation selon les espèces de crustacés du pourcentage d'occurrence des différents groupes d'algues définis fig. 1 et tabl. I, et en particulier les pourcentages extrêmes constatés en ce qui concerne les algues de grande taille (nos 2, 3, 4) et les petites filamenteuses (nos 13, 14) pour *B. longirostris* et les diptomides, est peut être imputable à ce facteur. Il ne nous est cependant pas permis d'être affirmatif étant donné que ces pourcentages sont également dépendants du nombre d'individus examinés à chaque station, ces stations différant en effet par la composition spécifique de leur phytoplancton. Deux autres facteurs rendent également fort délicate l'interprétation des pourcentages d'occurrence, pour l'étude de la sélectivité des algues par les organismes. Ce sont d'une part, la digestibilité inégale des algues selon la nature ou l'épaisseur de leur membrane, leur temps de transit dans le tube digestif, le rythme et le mode d'alimentation des animaux, d'autre part, l'inégale difficulté d'identification de ces algues dans le bol alimentaire. Le rôle respectif de ces deux facteurs, inhérents à la méthode des analyses de contenus intestinaux, est difficile à estimer.

Nos observations sont plus positives en ce qui concerne l'utilisation d'*Anabaena flos aquae*. Si certains cladocères peuvent consommer activement des fragments de grandes algues filiformes (*Anabaena* par *D. galeata* — Burns 1967 — *Aphanizomenon flos aquae* par *D. pulicaria* —

(1) Ici, comme dans les chapitres précédents, les tailles mentionnées se rapportent aux algues monocellulaires, aux colonies, aux chaînes et filaments (largeur, dans ce cas).

Blazka 1965 — ou par d'autres espèces de *Daphnia* non précisées — Sorokin, même référence —), nos observations n'ont pas mis en évidence l'existence d'un phénomène comparable pour les cladocères du lac Tchad. Par contre, les *T. incognitus* et *Th. neglectus* adultes, et sans doute les derniers stades copépodites, les utilisent normalement comme nourriture, en même temps que les autres algues communément ingérées par les formes filtreuses. Les individus de ces deux espèces ayant consommé activement des *Anabaena* n'ont été récoltés que dans quelques stations où cette algue était par ailleurs particulièrement abondante (tabl. III). Si l'on considère cette répartition d'une part et, d'autre part le fait que les *Anabaena* sont présents dans toutes les stations, on doit admettre que les deux copépodes qui consomment cette algue ne le font que dans certaines conditions. L'état sous lequel l'algue se présente dans le milieu (taille et forme des agrégats ou longueur des chaînes), puis son abondance, sont certainement les facteurs essentiels déterminant son ingestion. Celle-ci suppose cependant que le comportement nutritionnel des deux espèces considérées diffère de celui des autres copépodes et cladocères également présents dans le milieu. De nouvelles observations *in situ* permettront de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse. Il convient par ailleurs de signaler que, de ces deux consommateurs d'*Anabaena*, l'un s'alimente par filtration, et l'autre, *Th. neglectus*, est un prédateur facultatif.

TABLEAU III

Pourcentage d'occurrence de différentes catégories d'aliments chez les adultes de *Th. neglectus*, *T. incognitus* et *Th. galebi*, dans trois ou cinq stations d'une part (1), et dans toutes les autres stations d'autre part (2). Entre parenthèses, le nombre des individus auxquels se rapportent ces pourcentages

Espèces Aliments	<i>Th. neglectus</i>		<i>T. incognitus</i>		<i>Th. galebi</i>	
	1 (31)	2 (31)	1 (23)	2 (71)	1 (24)	2 (8)
<i>Anabaena</i>	70	6	87	8	8	0
autres algues.....	61	19	100	69	96	100
restes animaux.....	16	26	0	8	4	0

Étant donné qu'*Anabaena* ne semble pas être utilisé régulièrement par ces deux espèces, il est actuellement impossible d'estimer avec une bonne approximation son degré d'utilisation par le zooplancton. Seul le problème qualitatif a trouvé une solution dans le cadre de cette étude. Parmi les poissons, deux espèces, *Synodontis balensosa* et *S. membranaceus* consomment des *Anabaena* lorsque ceux-ci peuvent être retenus sur l'appareil collecteur branchial (LAUZANNE, communication verbale).

Il apparaît ainsi qu'une fraction, probablement importante, de la production d'*Anabaena* n'est intégrée dans la chaîne alimentaire prédatrice qu'après dégradation partielle bactérienne ou non. Production bactérienne et débris provenant des *Anabaena* seraient réintégrés par les organismes filtreurs du zoo-plancton, les poissons phyto- ou zooplanctonophages, et enfin par les animaux se nourrissant de la pellicule nutritive déposée sur le sédiment ou tout autre substrat.

En ce qui concerne les cyclopidés, notre étude a montré que le régime alimentaire des copépodites de *M. leuckarti* (et sans doute de *Th. incisus circusi*) du stade C1 au stade C4 au moins, et celui des adultes de *Th. neglectus*, était mixte. Ce fait soulève en particulier le problème de savoir dans quelle mesure les individus de chaque stade doivent être globalement considérés comme des consommateurs primaires plutôt que comme des consommateurs secondaires. En ce qui concerne les femelles de *Th. neglectus*, quelques observations suggèrent que le régime alimentaire dépend des conditions de milieu en général, leur comportement prédateur pouvant ainsi être plus ou moins accusé.

Outre les cladocères et les copépodes précédents, le zooplancton comprend plus d'une dizaine d'espèces de rotifères dont la biomasse est très faible (0,5 % en 1964-65, GRAS *et al.* 1967). Les larves prédatrices de *Chaoborus* et des *Micronecta* effectuent également des migrations nocturnes dans le plancton. Les premières, du fait de la périodicité de leurs migrations, sont un facteur très important de la dynamique du peuplement planctonique. Nous avons réuni quelques observations concernant le régime alimentaire de *Asplanchna brightwelli* et des larves en migration de *Chaoborus*.

Chez la première espèce, nous avons observé des rotifères phytophages (*Brachionus*, *Keratella*, espèces les plus fréquentes), des bosminiés, des ceriodaphnies. D'autres espèces de cladocères, des jeunes tout au moins, sont probablement ingérés (1). Aucun copépode adulte n'a été observé chez les individus examinés.

Les larves de *Chaoborus* ingèrent diaptomides, cyclopidés, cladocères et rotifères. Des restes d'animaux benthiques n'ont jamais été identifiés chez les larves en migration pélagique.

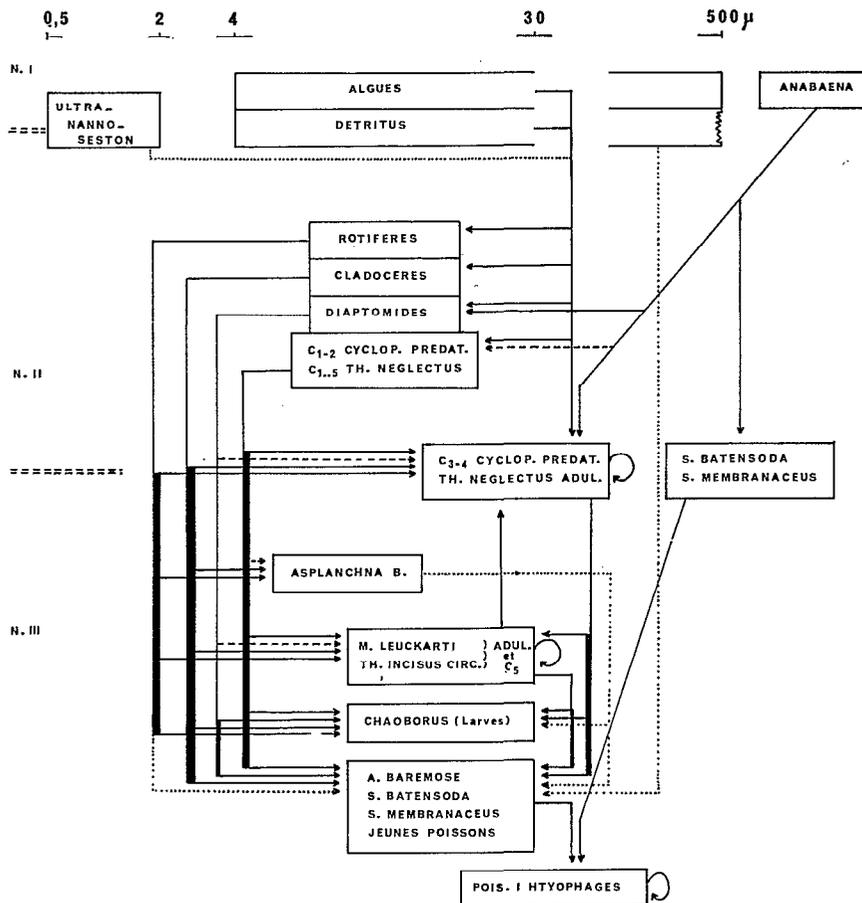


Fig. 4. — Schéma montrant les relations trophiques entre les organismes pélagiques. Le sens des flèches correspond au sens de la relation alimentaire. En tirets, les relations certaines mais peu intenses. En pointillés, les relations probables mais non mises en évidence. Les relations Poissons zooplanctonophages — Zooplancton sont basées sur les travaux de L. Lauzanne (1969) relatifs aux adultes d'*Alestes baremoze*.

(1) Il est toutefois fort possible que l'ingestion de cladocères par *Asplanchna* ne se soit produite qu'après collecte du zooplancton, dans le récipient contenant ce dernier, et n'ait pas lieu, ou soit très rare, dans le milieu naturel.

En fonction de la totalité de nos observations et des travaux de L. LAUZANNE sur le régime alimentaire des poissons, nous avons esquissé une représentation globale des relations trophiques entre les organismes pélagiques du lac Tchad, après avoir admis que les stades C1 et C2 des cyclopidés prédateurs avaient un régime à dominance phytophage-détritophage (fig. 4).

BIBLIOGRAPHIE

- BLAZKA (P.), 1965. — Metabolism of natural and cultured populations of *Daphnia* related to secondary production. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 16, pp. 380-385.
- BOGATOVA (I. B.), 1967. — Sur la nutrition de *Moina rectirostris* (Leydig). *Vses. Nauchno. Issled. Instr. prud. rib. Khoz.*, 15, pp. 106-116. En russe.
- BURNS (C. W.), 1968. — Direct observations of mechanisms regulating feeding behavior of *Daphnia*, in lakewater. *Internat. Revue ges. Hydrobiol.*, 53, 1, pp. 83-100.
- FRYER (G.), 1957. — The food of some freshwater cyclopoïd copepods and its ecological significance. *J. Anim. Ecol.*, 26, 2, pp. 263-286.
- GLIWICZ (Z. M.), 1969. — Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. *Ekol. pol.*, 17, 36, pp. 663-708.
- GRAS (R.), ILTIS (A.) et LÉVÊQUE-DUWAT (S.), 1967. — Le plancton du Bas-Chari et de la partie est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 1, 1/4, pp. 25-96.
- GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1969. — Biologie des crustacés du lac Tchad. I. Durée de développement embryonnaire et post-embryonnaire : premiers résultats. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 3, 3/4, pp. 43-60.
- HUTCHINSON (G. E.), 1967. — A treatise on limnology. Vol. II. Ed. John Wiley and Sons, Inc. New York, ix + 1115 p.
- LAUZANNE (L.), 1969. — Étude quantitative de la nutrition des *Alestes baremoze* (Pisc. Charac.). *Cah. O.R.S.T.O.M sér. Hydrobiol.*, 3, 2, pp. 15-27.
- LAUZANNE (L.), 1970. — Sélection des proies chez *Alestes baremoze* (Pisc. Charac.). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 4, 1, pp. 71-76.
- LAUZANNE (L.), sous-presse. — Régime alimentaire des principales espèces de poissons de l'archipel oriental du lac Tchad. *Communication au XVIII^e Congrès International de Limnologie de 1971, Leningrad.*
- MONAKOV (A. V.) et SOROKIN (J. I.), 1959. — Études expérimentales sur la nutrition des cyclopidés carnivores à l'aide de la méthode isotopique. *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.*, 125, 1, pp. 201-204. En russe.