

1.1 ENVIRONNEMENT DELTAÏQUE

Jacques QUENSIÈRE, Jean-Claude OLIVRY, Yveline PONCET, Jean WUILLOT

Après quelques rappels sur les formations géologiques de la région du Delta Central nous porterons une attention particulière à l'évolution climatique de l'ensemble ouest sub-saharien.

Il convient en effet de faire état de l'importante progression des connaissances paléo-climatologiques au cours des dernières années. L'évolution actuelle du climat au sud du Sahara constitue, pour l'avenir de régions telles que le Delta Central, une inquiétude légitime. Il importe de replacer les changements récents dans la perspective de leur histoire passée pour rappeler que l'instabilité climatique de la région a toujours été forte, à quelque échelle de temps qu'on se place.

Par ailleurs, il importe également de montrer que l'analyse des paléoclimats permet d'identifier progressivement leurs mécanismes et de montrer que *"l'aridité qui sévit actuellement sur le Sahel n'est pas incompatible avec les oscillations climatiques naturelles (et que) l'histoire nous enseigne le caractère réversible des situations climatiques."* (Gasse, 1990).

Enfin, il n'est pas possible de retracer ce que l'on sait actuellement de l'histoire du cours du Niger sans faire état des événements climatiques qui ont présidé aux importants changements hydrographiques que le fleuve a subis depuis la fin du Tertiaire.

Ce panorama des climats passés se conclut par l'évocation des principaux traits du climat actuel avant de présenter l'hydrologie du fleuve Niger et les modalités de l'inondation du Delta Central telles qu'on peut les observer aujourd'hui.

La présentation physique du Delta Central s'achèvera par un descriptif, à différentes échelles d'observation, des principaux types de milieux deltaïques. Une attention particulière étant portée aux biotopes des zones inondées, là où la majorité des poissons naissent et effectuent leur première croissance.

Le théâtre des activités halieutiques étant ainsi dressé, nous abordons les peuplements de poissons par l'évocation de l'origine des espèces présentes et de leur répartition biogéographique actuelle. Nous évoquerons également la richesse du peuplement ichtyologique ainsi que quelques-unes de ses caractéristiques les plus remarquables. Dans cette présentation

des poissons du Delta Central, l'accent est mis sur la souplesse adaptative de leurs populations. Souplesse qui leur permet de faire face aussi bien à une variabilité environnementale forte qu'à un effort de pêche soutenu, et sans laquelle il ne serait pas possible de comprendre les tenants et les aboutissants de l'activité de pêche dans le Delta Central du Niger.

APERÇU GÉOLOGIQUE*

La région du Sud-Ouest saharien présente une structure et un relief qui ont peu évolué au cours des temps géologiques. Elle repose sur un craton vieux d'au moins 2 000 Ma (1). À partir du Précambrien supérieur, l'immense bassin de Taoudénit s'installe sur ce socle granitique précédemment pénéplané. C'est alors que se dépose la succession des grès littoraux, néritiques et parfois dolomitiques du Mali : grès de Sikasso et de Sotuba, grès de Bobo-Dioulasso, schistes gréseux, grès de Koutiala, grès de Bandiagara (Bassot *et al.*, 1981). Cette série est donc très ancienne comme l'atteste une datation des grès terminaux de Koulouba de 590 Ma.

Au Mésozoïque, les mouvements tectoniques associés à l'ouverture de l'Atlantique provoquent des fractures et des fossés d'effondrement tels que le fossé de Gao et le fossé de Nara (Fontes *et al.*, 1991). Au cours de ces ajustements tectoniques qui se poursuivront jusqu'au Tertiaire, les grès précambriens sont progressivement soulevés puis entaillés par le réseau hydrographique pour former les actuels plateaux de Tambaoura, Manding et Dogon. Ailleurs, comme dans les régions de Ségou et du Macina, ils subissent au contraire une subsidence et la dépression ainsi formée est progressivement comblée par des apports sédimentaires.

* Jacques QUENSIÈRE

(1) Sauf pour le Quaternaire récent (< 20 000 ans) les datations sont indiquées en millions d'années (Ma) ou en milliers d'années (ka) avant l'actuel (before present : BP).

Le Continental intercalaire, sédiment constitué de matériaux arrachés aux formations environnantes, est composé de sables, de grès et d'argiles. Il est caractérisé par la présence de bois silicifiés et d'ossements de reptiles (Radier, 1959). Il se dépose du Jurassique moyen au Crétacé moyen dans le bassin de Taoudénit et sur plus de 400 mètres d'épaisseur dans le fossé de Nara. Dans le bassin de Taoudénit il est de faible puissance (10 à 20 mètres) en bordure mais il atteint 500 à 1 000 mètres d'épaisseur dans le centre du bassin où il affleure.

Les mouvements tectoniques accompagnant la séparation des plaques africaine et sud-américaine conduisent également à la formation d'un important fossé d'effondrement qui s'étend du Golfe du Biafra jusqu'au nord du Tibesti. La mer envahit ce fossé et atteint les régions du Sahara central entre le Hoggar et le Tibesti pour rejoindre probablement les extensions sud de la Téthys (Grove, 1980). Des extensions marines et lagunaires atteignent également la partie est du bassin de Taoudénit ainsi que la région de l'actuelle Boucle du Niger comme l'attestent les sédiments marins déposés du Crétacé supérieur jusqu'à l'Éocène moyen et composés d'argiles et de grès avec intercalations calcaires contenant quelques horizons de gypse, glauconite, baryte et phosphates (Fontes *et al.*, 1991).

Les étendues marines sahélo-sahariennes diminuent progressivement pour disparaître définitivement à partir du Miocène.

Vient ensuite la série du Continental terminal, formation tertiaire du Mio-Pliocène qui apparaît dans la région de Ségou avant d'être recouverte par des sédiments quaternaires éoliens et fluviaux. Le Continental terminal apparaît également dans la région de Gao où il recouvre les sédiments marins du Secondaire (fig. 1).

PALÉO-CLIMATOLOGIE*

Au cours de son histoire la région du Sud-Ouest saharien subit de profonds changements climatiques dont nous indiquerons ici une chronologie simplifiée.

Les climats paléozoïques et mésozoïques

Il semble maintenant bien établi qu'au début du Paléozoïque, pendant la période ordovicienne, le

*Jacques QUENSIÈRE

pôle sud se situait sensiblement au centre de l'actuel Sahara (Beuf *et al.*, 1971). Dans le Tassili N'Ajjer par exemple, on trouve des traces très nettes d'érosion glaciaire ainsi que des fossiles marins d'eau froide. C'est au cours de cette période polaire que se sont déposées, en bordure de la mer qui occupait alors le bassin de Taoudénit, les successions des grès du Mali.

Au Jurassique, l'équateur se situait à la hauteur de la Mauritanie et de l'Égypte actuelles (Tardy *et al.*, 1988) et devait passer dans les environs immédiats d'Araouane et de Tessalit. L'Afrique continue sa remontée vers le nord et son lent pivotement sur elle-même pour rejoindre vers le Miocène la position qu'on lui connaît aujourd'hui.

Alors qu'au cours du Secondaire les transgressions marines avaient fait d'une partie du Sahara et de l'actuelle boucle du Niger une mer tropicale peu profonde, au cours du Tertiaire des changements de faciès à la limite Éocène-Oligocène (Radier, 1959) indiquent l'installation d'un climat de type soudano-guinéen avec une saison sèche bien marquée. En effet, dès l'Éocène, l'équateur se situe dans une position très proche de l'actuelle (Girdler, 1968 ; *in* Grove, 1980).

Schéma de circulation des masses d'air humide dans la région sahélo-saharienne

À partir de l'Éocène, les changements climatiques de la région sahélienne ne peuvent plus être expliqués par des déplacements relatifs des pôles mais nécessitent de faire appel à une reconstitution des mouvements des masses d'air en se référant au fonctionnement actuel. En effet, la circulation atmosphérique qui prévalait au cours des temps géologiques ne semble pas avoir été très différente de sa présente configuration (Totman-Parrish *et al.*, 1982).

De nos jours, l'Afrique du Nord-Ouest est soumise à des facteurs climatiques principalement contrôlés par les anticyclones polaires. Ainsi, pendant l'hiver austral les masses humides formées dans le Golfe de Guinée sont poussées par l'anticyclone de Sainte Hélène à travers le continent. Ces masses d'air forment au contact des masses d'air sec continental la Zone de Convergence Inter Tropicale (ZCIT) qui, dans sa remontée vers le nord, peut atteindre la latitude de 20° N, limite septentrionale extrême des pluies de mousson. Au cours de l'hiver boréal, le front limitant les masses polaires qui transportent l'humidité accumulée au-dessus de l'Atlantique Nord et de la Méditerranée peut atteindre cette latitude de 20° N (Fontes et Gasse, 1991).

Ce schéma de circulation peut avoir évolué au cours du temps entre deux situations extrêmes. *"La première est caractérisée par de fréquents échanges méridiens, ce qui implique un affaiblissement des anticyclones sur le Sahara. Ces derniers ne s'opposent pas au passage direct de l'air polaire vers l'équateur et de l'air tropical vers les moyennes latitudes. La deuxième situation, proche de l'actuelle, correspond à une fréquence bien moindre des échanges méridiens. Cela implique un renforcement des cellules anticycloniques subtropicales"* (Servant et Servant-Vildary, 1980).

Par ailleurs, l'importance des déplacements vers le nord de la Zone de Convergence Inter-Tropicale pendant la période estivale et du front humide Nord-Atlantique vers le Sud pendant l'hiver boréal sont en relation directe avec l'importance des gradients thermiques entre les pôles et l'équateur (Maley, 1980).

À la fin du Mésozoïque, ces gradients thermiques étaient beaucoup plus faibles que maintenant sur les deux hémisphères. Cette situation devait favoriser les échanges méridiens. De fait, à cette époque, le Sahara était abondamment arrosé et la région de l'actuel Delta, bordée à l'est de mers épicontinentales, bénéficiait d'un climat tropical humide.

Le climat sahélo-saharien au Tertiaire

À partir de l'Éocène, la glaciation de l'Antarctique s'installe (Kennett, 1972 ; Le Masurier, 1972) et provoque un renforcement du gradient thermique austral tout particulièrement pendant l'été boréal. Un fort gradient thermique sur l'hémisphère sud, accompagné d'un faible gradient sur l'hémisphère nord, favorise une forte pénétration saisonnière de la mousson. Cependant, le refroidissement de l'hémisphère austral n'est pas régulier. Il est entrecoupé, au cours de l'Oligocène et du Miocène, de phases de réchauffement qui eurent pour conséquences une extension moins septentrionale de la mousson et une prolongation de la saison sèche (Maley, 1980).

Au cours du Miocène, le climat tropical humide du Sahara se dégrade et des oscillations plus ou moins arides apparaissent qui préfigurent l'apparition du désert au Pliocène.

Le refroidissement de l'hémisphère nord se manifeste vers la fin du Tertiaire par l'apparition de glaciers de montagne à haute latitude (Miocène supérieur). Les premiers icebergs apparaissent en Mer du Labrador vers le Pliocène moyen (Berggren et Van Couvering, 1974) et montrent une accentuation du refroidissement de l'hémisphère nord. Refroidissement qui est décelable jusqu'en Méditerranée par l'étude des isotopes de l'oxygène (De Lumley, 1976 *in* Maley, 1980).

L'accroissement progressif du gradient thermique austral provoque un renforcement des anticyclones tropicaux et le recul de la Zone de Convergence Inter-Tropicale au sud du Sahara où elle séjourne plus longtemps. Il en résulte une installation de l'aridité sur le Sahara et la première mobilisation par le vent des sédiments sableux issus de la dégradation des grès du Paléozoïque et du Mésozoïque (Continental intercalaire) (Grove, 1980).

Cette situation climatique semble peu compatible avec un précédent schéma de drainage du continent africain (Howel et Bourlière, 1963 ; Roberts, 1975) où il était postulé qu'au Mio-Pliocène la majeure partie des fleuves se jetaient dans de vastes lacs endoréiques tels que le Niger Intérieur, le Paléo-Tchad, le Paléo-Sudd (fig. 2). L'aridité de la région saharienne semble en effet peu compatible avec l'existence de vastes étendues d'eau.

Néanmoins, les dépôts tertiaires de la cuvette tchadienne, étudiés par Servant (1973), montrent qu'au Pliocène les faciès fluviales font place à des faciès lacustres d'une puissance de 200 à 250 mètres et qu'un lac s'est individualisé qui, bien qu'ayant subi des oscillations marquées, ne connaîtra pas d'épisode aride durant tout le Pliocène.

Outre l'apparition de l'endoréisme du Tchad qui est un phénomène local, la constitution d'un lac résulterait de la conjonction de deux facteurs :

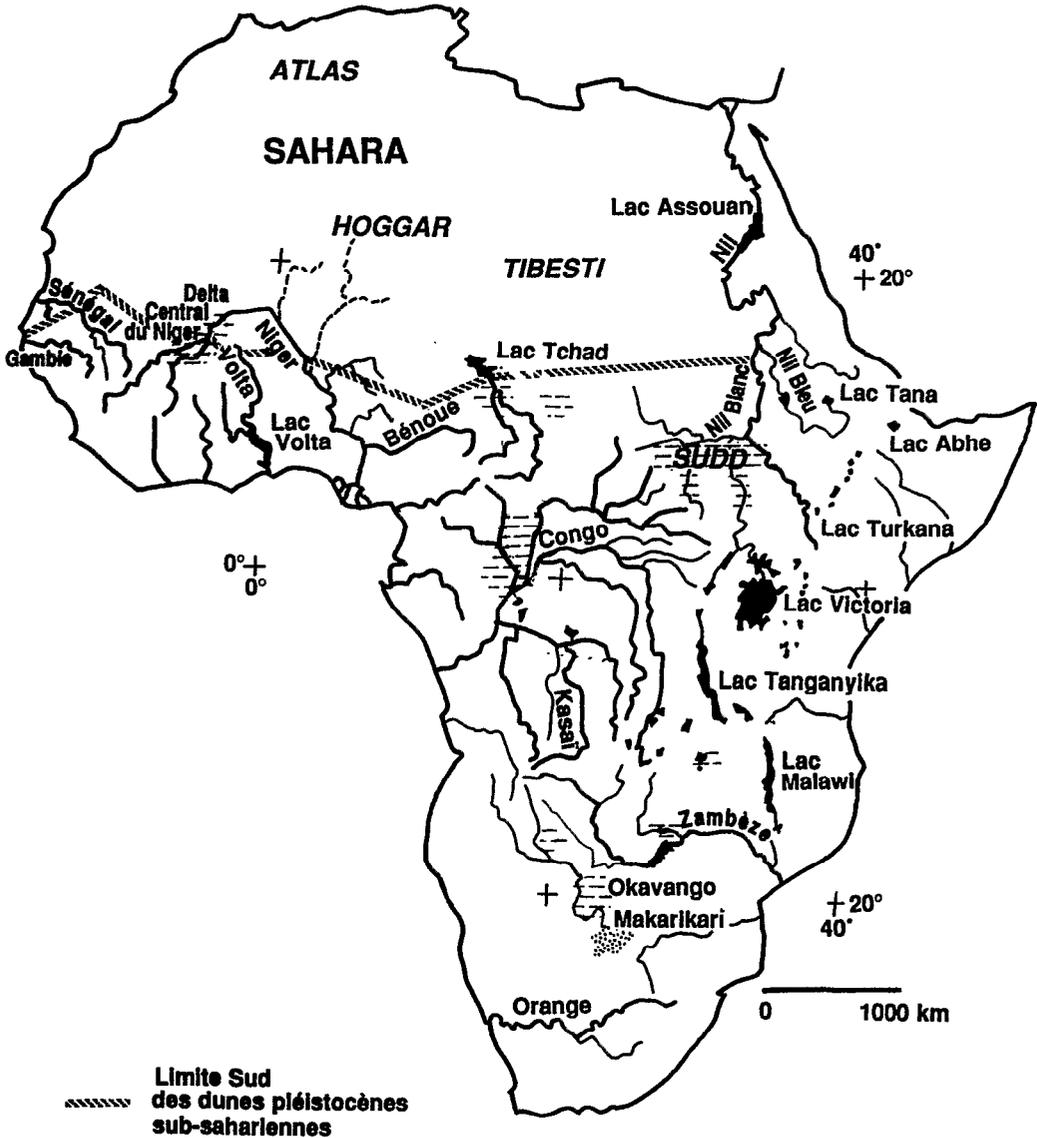
- Le premier est l'intensification des pluies dans les hauts bassins. En effet, si la mousson n'envahit plus le Sahara, elle séjourne beaucoup plus longtemps au sud de ce dernier apportant ainsi un surcroît d'humidité aux régions soudaniennes et soudano-guinéennes ;
- Le second est lié à une période de refroidissement qui se fait sentir jusqu'à l'équateur (Maley, 1980) et qui se caractérise dans les sédiments tchadiens par l'apparition de diatomées tempérées et nord-alpines (Servant-Vildary, 1978).

Des phénomènes comparables, liés aux mêmes facteurs, se sont produits dans la région du Moyen Niger où plusieurs étendues lacustres ont été identifiées dans la région d'Araouane ainsi qu'au pied de l'Adrar des Iforas.

Le climat sahélo-saharien au Quaternaire

Dans la région sahélienne, le Quaternaire récent a jusqu'ici fait l'objet de davantage d'attention que le Quaternaire ancien. Cependant, les grands traits de la chronologie de ce dernier peuvent être retracés à partir des successions sédimentaires du bassin tchadien (Servant, 1973 ; Servant et Servant-Vildary, 1980).

FIGURE 2 : les grands bassins fluviaux et lacustres africains.



• PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR ET MOYEN

Entre la fin du Pliocène et le début du Pléistocène (entre 3 Ma et 1,8 Ma) des intercalations de sable éolien apparaissent dans les couches lacustres et constituent les premiers témoignages d'une aridification de la zone sud-saharienne qui conduira à l'assèchement complet des lacs pliocènes pendant le Pléistocène inférieur. Les formations dunaires les plus anciennes de la région sahélienne seraient contemporaines de cette période. Ces formations ne sont souvent plus visibles que d'avion sauf en Mauritanie, au Sénégal et dans la partie nord de l'actuel Delta Central du Niger, entre le lac Débo et Tombouctou.

Dans la stratigraphie du Tchad, le Pléistocène moyen est essentiellement formé de sables éoliens dans lesquels s'intercalent des couches lacustres lenticulaires. Après l'épisode de grande aridité du Pléistocène inférieur qui conduisit à la formation de massifs dunaires, succède une période plus humide au cours de laquelle des nappes d'eau libre apparaissent périodiquement dans les dépressions dunaires de la cuvette tchadienne (Servant, 1973).

Des datations de dépôts lacustres en Libye, dans le sud de l'Égypte ainsi que dans le Sahara central (Fontes et Gasse, 1991) permettent d'affirmer que des phases humides ont affecté l'ensemble de ces régions entre 150 ka et 75 ka et peut-être vers 45 ka. On ne connaît pas l'extension sud de ces conditions climatiques mais certaines concordances avec des périodes humides observées dans le bassin du Congo ainsi que dans les lacs d'Afrique de l'Est, laissent à penser qu'elles devaient être largement réparties sur le continent nord africain au moins entre 135 ka et 130 ka.

• PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR ET HOLOCÈNE

Au Pléistocène supérieur, la période 40-20 ka avait d'abord été considérée comme très humide. On a supposé un temps qu'un Méga-Tchad d'une profondeur d'eau de plus de 150 m occupait alors la cuvette tchadienne (Schneider, 1967 ; Faure, 1969, *in* Fontes et Gasse, 1991). Cependant, il est désormais certain qu'un Méga-Tchad n'a jamais existé à cette période qui était probablement une époque d'humidité moyenne bien que supérieure à l'actuelle, comme l'indique la remontée des nappes dans le Sahara central et le Sahel central (Fontes et Gasse, 1991).

Au cours du dernier maximum glaciaire, entre 18 000 et environ 14 000, les régions sahariennes et subsahariennes traversent à nouveau une période sèche au cours de laquelle les dunes du Gourma et de l'Azaouad se sont formées. L'ensemble du Sahel est alors couvert de dunes vives qui s'étendent à plus de

500 km vers le sud (fig. 2) par rapport à l'actuel. Cependant il n'est pas certain que cette extension du Sahara soit le signe d'une très grande aridité.

De nombreux travaux de datation effectués depuis une dizaine d'années ont permis de préciser les correspondances entre les périodes pluviales et sèches d'Afrique et la chronologie des épisodes glaciaires et interglaciaires des moyennes et hautes latitudes. Il devient ainsi possible de tenter d'expliquer les changements climatiques observés dans les actuelles régions sahariennes et sahéliennes à la fin du Pléistocène et au cours de l'Holocène. Les éléments d'analyse climatologique que nous proposons ici sont essentiellement issus des travaux de Fontes et Gasse (1991), Fontes *et al.* (1991) et Gasse et Fontes (1992).

Après le dernier maximum glaciaire, des conditions plus humides qu'aujourd'hui se rétablissent dans les zones soudanienne, sahélienne, saharienne et nord-saharienne entre 14 000 et 12 000 selon les régions. Surviennent alors des conditions plus sèches, synchrones avec le refroidissement du Dryas terminal (*Younger Dryas*) des hautes latitudes, de 11 000-10 000. Ces conditions plus sèches s'interrompent brutalement, probablement en quelques dizaines d'années, entre 9 700 et 9 200 selon les régions. On estime que les précipitations dans la région sahélienne il y a 9 000 ans étaient de 125 à 130 % supérieures aux précipitations actuelles. Les conditions humides se maintiennent jusque vers 4 000-3 500 avec cependant un épisode plus sec entre 8 000 et 7 000.

Globalement, l'évolution du climat des régions soumises aux précipitations tropicales estivales (mousson) et aux précipitations de moyenne latitude suivent le schéma proposé pour les changements climatiques du Tertiaire. Ainsi, l'augmentation, au cours des périodes glaciaires, du gradient thermique entre le pôle et l'équateur, conduit à des périodes sèches ou arides aux basses latitudes. À l'inverse, l'affaiblissement de ce gradient lors des inter-glaciaires correspond à un retour à l'humide.

Cependant la plus grande précision et le plus grand détail des observations effectuées sur le Quaternaire récent font apparaître des discordances dans l'évolution climatique des basses latitudes. Discordances qui conduisent à affiner l'analyse climatologique.

Ainsi pendant la chronozone "*Younger Dryas*" le Sahel central ne subit pas de sécheresse mais traverse au contraire une phase humide entre 10 700 et 10 300. Par ailleurs l'optimum climatique de l'Holocène a été atteint à des périodes dissemblables dans différentes portions du Sahara et du Sahel (entre 9 000 et 8 000 dans l'est Niger, entre 8 000 et 7 000 dans l'Air, après 7 000 dans le moyen Atlas) sans qu'un gradient latitudinal puisse être évoqué pour autant. Ces discordances conduisent à une plus grande prise en compte des conditions locales : anomalies de

température des eaux de surface dans le Golfe de Guinée, feed-back des conditions de surface (albédo, humidité) sur la pluviométrie locale, etc.

Les travaux actuels de paléoclimatologie s'orientent donc vers l'évaluation des anomalies de circulation atmosphériques et océaniques, des échanges sol-atmosphère et vers la discrimination d'autres causes hypothétiques des changements climatiques brutaux (Fontes et Gasse, 1991).

• LES TROIS DERNIERS MILLÉNAIRES

Au cours des trois derniers milliers d'années, le climat sahélien a été relativement stable mais ses fluctuations, de peu d'intensité par rapport à celles du Pléistocène, sont plus fréquentes.

Dans la première partie du dernier millénaire BC (2), les conditions climatiques évoluent vers l'aridité. En Mauritanie, on note un retour marqué des conditions désertiques (Elouard, 1976), mais les zones inondées par le Niger auraient été malgré tout beaucoup plus étendues que ne l'est le delta vif actuel (McIntosh, 1980).

À partir du IIIe ou du IVe siècle BC des conditions arides prévalent sur toute l'Afrique. Elles sont marquées par la remobilisation éolienne de l'erg de Pikine près du Cap Vert et des sables sahariens en Nubie, dans la vallée du Nil (environ du Ier siècle), ainsi que par la faiblesse voire l'extrême faiblesse des crues du Nil entre le IIIe siècle BC et le IIIe siècle AD (Maley, 1981). À la même période la faiblesse des crues du Niger aurait permis la colonisation permanente du Delta Central que les fortes crues interdisaient précédemment (McIntosh, 1980).

Surviennent alors deux périodes humides. La première située entre le VIIe et le XIIIe siècle aurait été plus importante et plus stable que la seconde, contemporaine du "petit âge glaciaire" européen (du milieu du XVIe siècle à la fin du XVIIIe) "*But it is difficult to dismiss suspicions that the unpredictable climate was a fact of life in the Inland Niger Delta from the beginning of Iron Age occupation and that the apparent increase in climatic variability since approximately the sixteenth century is simply an artefact of the greater availability of detail in the source material*" (e.g. Cissoko, 1968 in McIntosh, 1980). En effet, à mesure qu'on se rapproche de l'actuel, des indices historiques, voire des datations précises, s'ajoutent en nombre croissant aux données géologiques et en compliquent l'interprétation.

(2) Les datations des périodes préhistorique et historique sont indiquées BC (*Before Christ*), BP (*Before Present*) et AD (*After Deus*, après le Christ).

Du début du VIIe siècle et jusqu'au XIIe siècle les conditions climatiques sahéliennes étaient favorables. Au cours de cette période, le royaume sarakolé de Ghana, connu des Arabes dès le VIIe siècle, se développe, atteint son apogée au Xe siècle et s'effondre au XIe siècle sous les coups des Almoravides (1076-1077). Lors de son extension maximale, le Ghana qui constituait un véritable empire tirant sa richesse de l'or et du commerce trans-saharien, couvrait le Bakounou, le Ouagadou et le Kaarta et contrôlait les royaumes de Tékrou et d'Aoudaghost. Les villes d'Aoudaghost et la capitale Koumbi-Saleh, qui était au XIe siècle le plus important marché du monde arabe, sont enfouies sous les sables depuis le XVIe ou le XVIIe siècle (Mauny, 1961 ; Tamsir Niane, 1975).

Vers la fin du XIIe siècle l'ensablement d'habitats et d'édifices religieux en Nubie, l'abandon temporaire de la ville d'Aoudaghost au Ghana indiquent un retour de la sécheresse qui d'après Maley (1981) pourrait avoir favorisé, au début du XIIIe siècle, l'extension rapide de l'empire du Mali sur l'ensemble des populations de la vallée moyenne du Niger. Le XIVe siècle voit l'apogée de cet empire qui déclinera dès 1360 (Levtzion, 1973).

Vers le début du XVe siècle, les conditions climatiques qui étaient redevenues plus clémentes depuis la fin du XIIIe se péjorent à nouveau et contribuent sans doute à l'instabilité politique qui prévaut alors. À l'Est, l'empire du Bornou provisoirement en décadence subit une période de guerre civile compliquée par les attaques répétées des Touaregs de l'Air. L'empire du Mali également en déclin subit, dans la région du moyen Niger, les razzias des Mossi : pillage de Tombouctou en 1433, pillage de tous les centres commerciaux du Macina vers 1477-1480 (Mauny, 1961). Les Touaregs attaquent Tombouctou en 1435, s'y installent et s'y maintiennent jusqu'à l'arrivée des Songhaï en 1468.

La correspondance entre le déclin des empires et l'aridification du climat est marquée par les famines décrites à Tombouctou pendant l'occupation touarègue et la descente vers le sud des populations haoussa de l'Air.

Le retour à des conditions humides vers la fin du XVe siècle correspond au rétablissement de l'empire du Bornou et à l'établissement de l'empire Songhaï. Le climat devait alors être notablement plus humide que l'actuel puisque le *Tarikh es Sudan* relate que Sonni Ali Ber (1464-1492) aurait fait surcreuser un chenal continu reliant le lac Faguibine à Oualata afin de ravitailler par pirogues l'expédition qu'il projetait contre cette ville (Daget, 1954 b). Cet épisode témoignerait du retour à l'humide qui prévaudra jusqu'au début du XVIe siècle.

Vers le milieu du XVIe siècle le climat est redevenu sec. Les chroniques du Bornou signalent des famines entre 1539 et 1564 et, dans la boucle du Niger, le

Tarikh el Fettach rapporte une famine provoquée par une grande sécheresse sous le règne de l'askia Ismaïl (1537-1539) (Maley, 1981).

À partir de la deuxième moitié du XVI^e siècle les diverses informations disponibles deviennent plus difficiles à interpréter. La comparaison des chroniques hydrologiques du lac Abhé (Gasse, 1975), du Nil (Toussoun, 1923), du lac Tchad (Maley, 1976), du Sénégal (Michel, 1973) et de la Mauritanie, avaient tout d'abord conduit à l'hypothèse d'une période beaucoup plus humide que l'actuelle entre le milieu du XVI^e siècle et la fin du XVIII^e (Nicholson, 1980). En effet, les chroniques de Tombouctou et de la Boucle du Niger font état de la fréquence, aux XVI^e et XVII^e siècles, de fortes crues pénétrant dans le chenal reliant Kabara à Tombouctou (7 km). Certaines crues exceptionnellement fortes ont même inondé la ville en 1592, 1602, 1616, 1617, 1618 etc. (cf. Cissoko, 1968 ; Maley, 1981). Mais ces crues ne sont pas nécessairement un indice de prospérité du fait qu'elles ne rendent pas compte des conditions pluviométriques locales mais de celles du bassin supérieur du Niger (cf. *infra* : hydro-climatologie). C'est ainsi que des famines, provoquées par l'absence complète de pluies à Tombouctou et dans la Boucle du Niger, sont relatées pour certaines années de très fortes crues comme 1617, 1639 à 1642, 1669 à 1671 et 1704.

En fait, les conditions climatiques du Sahel se dégradent à nouveau à la fin du XVII^e et au début du XVIII^e et des famines consécutives à la sécheresse surviennent en 1680 puis entre 1710 et 1720. Entre 1730 et 1750, une sécheresse particulièrement grave aurait décimé la moitié de la population de Tombouctou (Curtin, 1975, *in* Nicholson, 1980). Cette période de sécheresse, peut-être la plus sévère jamais enregistrée, est décrite également en Sénégambie, en Mauritanie, au Burkina Faso, au Dahomey, au Ghana, au Nigéria et au Tchad.

Après cette période aride, les conditions redeviennent plus favorables jusqu'au début du XIX^e siècle. Néanmoins, Park (1799) rapporte qu'en 1796 les pluies près de Bamako et Ségou ne surviennent pas avant le mois de juin. Une nouvelle période sèche culmine entre 1828 et 1839 par douze ans d'aridité. Le Tchad est plus particulièrement touché et le lac s'assèche en partie.

Vers la fin du XIX^e siècle, de 1875 à 1895, les précipitations sont plus fortes qu'aujourd'hui et les crues du Niger particulièrement bonnes. Les récoltes de la région du Delta et de la Boucle sont excellentes entre 1880 et 1896. La Boucle du Niger et la zone lacustre près de Goundam étaient devenues la zone de production de blé la plus importante d'Afrique de l'Ouest à la fin du XIX^e siècle (Plote, 1974 *in* Nicholson, 1980). Les récoltes sont exceptionnellement bonnes

de 1872 à 1892. Après 1896, les conditions climatiques se péjorent à nouveau et conduisent à un arrêt de l'agriculture. Le maximum d'aridité se produit vers 1913-1914. À l'Est, le lac Tchad s'assèche partiellement (Tilho, 1928). En 1913, l'indice pluviométrique de la région sahélienne et le coefficient d'hydraulicité du Niger à Koulikoro sont parmi les plus bas du siècle. Une autre période de sécheresse avant celle que nous connaissons aujourd'hui se produira au début des années quarante (cf. fig. 7).

L'HISTOIRE DU COURS DU NIGER*

L'histoire du cours du fleuve Niger reste encore largement hypothétique et certains de ses épisodes les plus importants, comme celui de l'occupation de la vallée du Tilemsi, font toujours l'objet de désaccords entre spécialistes.

Le Niger à la fin du Tertiaire

Il est admis aujourd'hui que, vers la fin du Tertiaire, le Niger se dirigeait vers le Nord pour se jeter dans les dépressions de l'Aklé et de l'Araouane par un delta, aujourd'hui mort, qui fut décrit pour la première fois par Furon (1928, 1929). D'après Brunet-Moret *et al.* "la surface d'évaporation créée par une telle cuvette suffisait largement pour absorber les débits provenant des massifs de Guinée, même en admettant des périodes beaucoup plus humides qu'actuellement. Il n'est donc nullement nécessaire de faire appel à une évacuation possible par la mer" comme le supposaient Furon et, plus tard, Urvoy (1942) (3). Cette hydrographie s'est probablement maintenue jusqu'à la phase d'aridité du Pléistocène inférieur.

Plus à l'est, au pied de l'Adrar des Iforas, l'accumulation des dépôts du Continental terminal sur le Timétrine et la région de Gao est interprétée par

* Jacques QUENSIÈRE

(3) Ceci étant, ce n'est pas parce que l'écoulement n'était pas nécessaire qu'il ne s'est pas produit. Il existe par ailleurs de nombreuses évidences, tout particulièrement biogéographiques, d'une communication passée entre le Niger et le Sénégal, au cours du Tertiaire. C'est la raison pour laquelle les biologistes ont assez volontiers accepté comme plausible la thèse d'Urvoy dont on trouvera un très bon résumé dans l'introduction à l'étude des poissons du Niger Supérieur (Daget, 1954 b).

Urvoy (1942) comme la trace sédimentaire d'une vaste étendue lacustre alimentée par des déversements fluviaux ou torrentiels issus de l'Adrar et du Gourma. Cependant, si le Continental terminal est l'indice d'une présence lacustre au Miocène-Pliocène, il faut admettre que la région de l'actuel Delta, au nord-est de Ségou, était partiellement inondée également, soit par une extension du lac oriental qui s'étendait au pied de l'Adrar, soit plus vraisemblablement par le Niger. Deux voies d'alimentation sont alors possibles : une alimentation directe selon le cours actuel ou une alimentation indirecte par des chenaux identifiés par Furon comme le bras du Débo par exemple (fig. 3).

Le Niger au Quaternaire récent

L'accumulation récente de données sur le Quaternaire récent permet de mieux décrire l'hydrographie du Niger de la fin du Pléistocène à la fin de l'Holocène.

Dans la région de Taoudénit, entre 22 et 23° N, Fabre et Petit-Maire (1988) ont montré qu'un ensemble de lacs plus ou moins interconnectés sont apparus entre 9 000 et 4 500 BP, avec un optimum lacustre entre 8 300 et 6 700 suivi d'une dégradation progressive probablement liée à une augmentation des taux d'évaporation.

Beaucoup plus au sud mais toujours à l'Holocène inférieur et moyen, de vastes étendues lacustres se sont développées dans la cuvette d'Araouane (Petit-Maire et Riser, 1983). Au nord-ouest d'Araouane, des restes d'*Arius gigas*, de *Chrysichthys furcatus* et de nombreux *Lates niloticus* de grande taille - l'un d'entre eux devait dépasser 170 cm - ont été identifiés par Daget en 1961. Ces restes prouvent l'existence d'un réseau hydrographique important et la présence d'eaux profondes et bien oxygénées absolument indispensables à la survie de grands *Lates*.

Dans les lacs de la région de Taoudénit aucun reste de *Lates* n'a été retrouvé ; en revanche, la présence de restes de Siluridae et de tiges de phragmites indiquent la persistance de l'humidité avec éventuellement de courtes périodes de dessiccation (Riser et Petit-Maire, 1986).

Comment ces lacs étaient-ils alimentés ? À partir d'interprétations de photos aériennes Riser et Petit-Maire (1986) avancent l'hypothèse d'une alimentation par les crues du Niger à partir d'un défluent situé à l'est de Tombouctou. D'après le réseau hydrographique reconstitué par les auteurs, ce défluent se divise rapidement en deux branches :

- La première orientée dans le sens du relief dunaire devait inonder à l'est une région qui jouxte le cours du Niger ;
- La seconde branche, orientée nord-ouest, chemine de façon incertaine perpendiculairement aux lignes de dunes pour alimenter la cuvette d'Araouane.

D'après (Fabre et Petit-Maire, 1988), ces lacs pouvaient entretenir d'éventuelles relations épisodiques avec les lacs de la région de Taoudénit, ces derniers étant essentiellement alimentés par leurs propres bassins versants.

Les datations des nappes souterraines réalisées dans le cadre du programme PALHYDAF (Fontes et Gasse, 1991) fournissent d'importants renseignements complémentaires aux études des sédiments de surface.

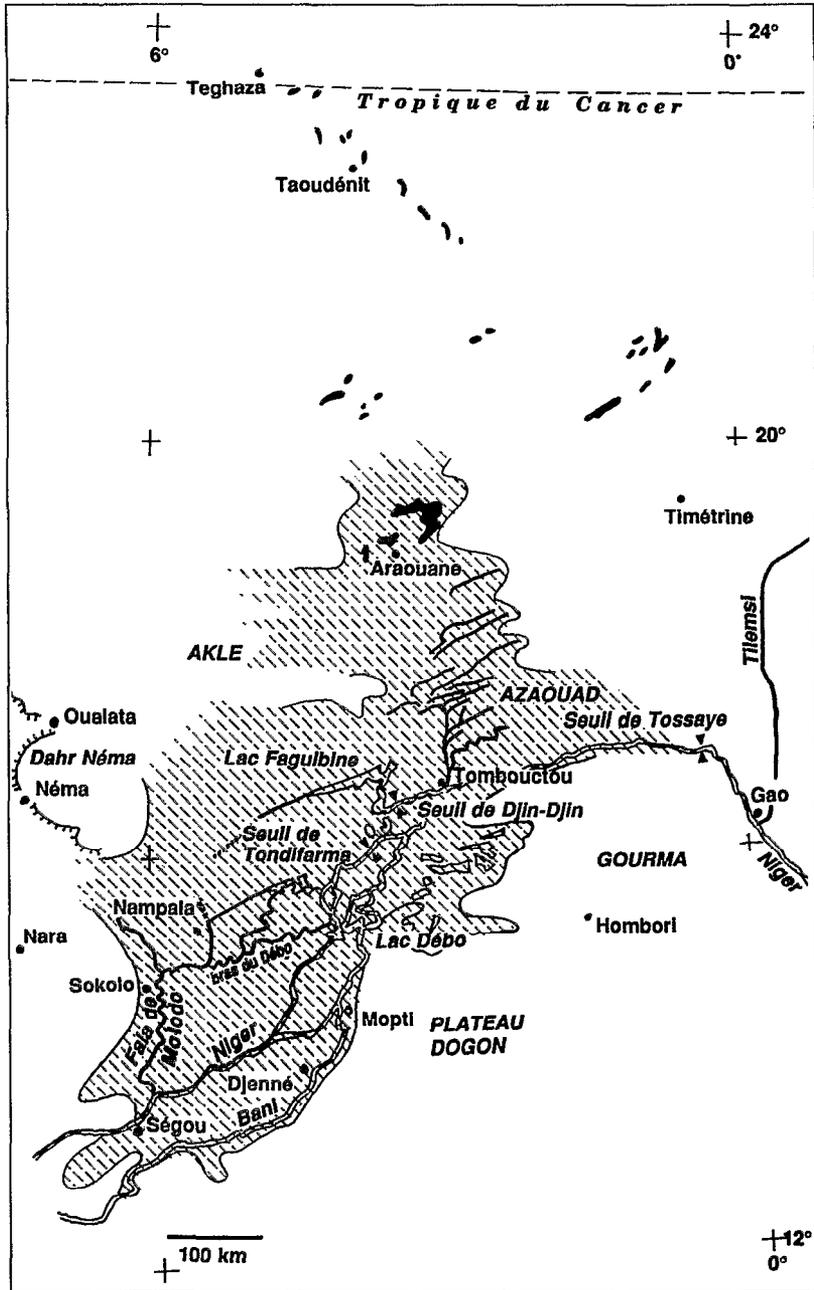
Sauf au voisinage immédiat du Niger, les nappes se situent essentiellement dans le Continental intercalaire et se divisent en trois grands ensembles : la fosse de Nara et les parties nord et sud de l'Azaouad séparées par une dorsale. Les systèmes de Nara et du sud Azaouad sont les seuls susceptibles d'être rechargés par les crues du Niger ; le seuil de l'Azaouad forme une barrière qui empêche la progression des eaux du système sud vers le système nord. Comme sur l'ensemble de la région, les sédiments de surface sont de faible perméabilité, la recharge des nappes est extrêmement faible depuis l'Holocène. Les analyses isotopiques et diverses datations effectuées par Fontes *et al.* (1991) sur les eaux de ces nappes permettent de conclure que si des recharges se poursuivent actuellement dans la région de Tombouctou, les crues récentes ne sont plus suffisamment fortes pour alimenter les systèmes de Nara et de l'Azaouad sud. Ces nappes, actuellement situées à plus de 100 mètres de profondeur, sont des nappes fossiles dont la recharge la plus récente remonte à une période comprise entre 4 000 et 2 000 BP. Dans le nord Azaouad, l'alimentation des aquifères s'est effectuée pendant tout l'Holocène inférieur et jusqu'à 4 000-2 000. Les plus anciennes de ces eaux, qui seraient antérieures à 10 000, tendraient à prouver que l'ancienneté des lacs décrits par Fabre et Petit-Maire au nord du 22° N serait sous-évaluée.

Quoi qu'il en soit, les analyses des eaux souterraines sont suffisamment concordantes avec les observations de surface pour permettre de dire qu'au cours de l'optimum climatique qui a succédé au dernier maximum glaciaire, les crues du Niger alimentaient des étendues d'eau pérennes dans la dépression d'Araouane.

La concordance entre les datations des nappes du fossé de Nara avec celles du sud Azaouad laissent à penser que l'alimentation de la dépression ne se faisait pas uniquement par la région de Tombouctou mais devait en grande partie dépendre de déversements empruntant l'ancien cours du Fala de Molodo. Dans ces conditions on pourrait imaginer que le chenal de Tombouctou n'ait pas constitué un défluent du Niger mais ait pu servir, au moins de façon saisonnière, d'exutoire aux collections d'eau de l'Araouane comme l'imaginait Palausi (1955) lorsqu'il le décrit pour la première fois.

Au cours de la même période, c'est-à-dire de la fin du Pléistocène jusqu'à l'Holocène moyen, les affluents de la rive gauche du Niger tels le Tilemsi, l'Azaouak, le dallol Bosso, etc.

FIGURE 3 : le Niger Ouest à l'Holocène (d'après Riser et Petit-Maire (1986) et Furon (1929).



-  Cours et lacs actuels et sub-actuels, présumés fonctionnels au cours de l'Holocène.
-  Cours et lacs disparus à la fin de l'Holocène (*circa* 4 000 BC).
-  Aires lacustres et palustres de l'Holocène supérieur.

étaient actifs (Talbot, 1980). De la fin du Pléistocène au début de l'Holocène, ces fleuves présentent un régime fortement saisonnier. À l'Holocène inférieur, les cours passent d'un faciès tressé à un faciès de méandres qui caractérise un accroissement et une régularité accrue des débits. Ce maximum d'activité fluviale s'achève à l'Holocène moyen par une brève période aride au cours de laquelle les dépôts alluviaux sont remaniés par le vent. L'activité fluviale reprend temporairement, mais avec des débits plus faibles et irréguliers présentant une très forte saisonnalité, pour finalement se dégrader progressivement et atteindre le caractère éphémère qui la distingue aujourd'hui.

La capture du Niger par le Tilemsi

La forme très particulière du cours du Niger, alliée à l'identification par les géologues d'un delta mort à l'ouest de l'actuel Delta Central, la présence de sédiments lacustres dans la cuvette d'Araouane, la présence d'un seuil profondément entaillé à Tossaye, sont autant d'éléments qui ont conduit très rapidement les géologues et les géographes à s'interroger sur les conditions qui auraient pu présider à une capture du Niger par le Tilemsi. Riser et Petit-Maire (1986) retracent la chronologie de ce long débat qui, de toute évidence est loin d'être clos.

Une première hypothèse de capture a été formulée par Urvoy en 1942. Elle postule les déversements vers l'est d'un lac post-glaciaire. Les eaux suivant le relief dunaire débordent au-dessus du seuil de Tossaye qui sera ensuite entaillé profondément par le fleuve. Cette hypothèse est reprise par de nombreux auteurs (Radier, 1959 ; Tricart, 1965 ; Blanck, 1968 *in* Riser et Petit-Maire ; Brunet-Moret *et al.*, 1986) avec différentes variantes mais tous s'accordent à considérer comme période probable de cette capture la transition Pléistocène-Holocène.

La difficulté de ce premier scénario est l'importance de l'érosion du seuil de Tossaye. L'entaille telle qu'on peut l'observer aujourd'hui large de 200 à 400 mètres, longue de 2 400 mètres et profonde d'une quarantaine de mètres, est creusée par le fleuve dans des formations précambriennes résistantes surmontées d'une solide cuirasse. Pour expliquer cet important travail d'érosion Urvoy puis Blanck évoquent une subsidence du secteur de Gao au cours du Quaternaire et Brunet-Moret *et al.* suggèrent la préexistence d'une faille. Néanmoins Beaudet *et al.* 1977 réfutent la possibilité du déblaiement d'une telle entaille en moins de 10 000 ans. Pour ces derniers, l'érosion du seuil de Tossaye par le Niger a nécessité toute la durée du Quaternaire ; le phénomène de capture daterait donc non pas de l'Holocène mais du Pléistocène inférieur. Une fois établi, le cours du Niger aurait pu être obstrué durant les phases d'aridité par des bouchons dunaires qui auraient favorisé un écoulement vers le nord. Pendant les périodes humides ces bouchons auraient été déblayés par le fleuve qui aurait alors repris son cours vers l'est par-dessus le seuil pour rejoindre le lit du Tilemsi.

Les récentes datations des dépôts sédimentaires et des nappes fossiles de l'Araouane montrent que cette dernière hypothèse n'est pas solide comme le soulignent Riser et Petit-Maire. Les débordements du Niger vers le nord sont contemporains de l'optimum climatique postérieur au dernier maximum glaciaire. L'écoulement du Niger vers le nord ne se faisait donc pas aux dépens des écoulements vers l'est mais correspondait à un surcroît de débit lors des périodes humides. On peut alors imaginer que l'abaissement progressif du seuil, allié à une diminution des apports moyens ont rendu ces déversements septentrionaux de moins en moins probables.

Si donc, on admet qu'une longue période de déversement a été nécessaire au creusement du seuil de Tossaye, et que d'autre part, il n'y avait pas alternance des écoulements (tantôt au nord tantôt à l'est) selon la période climatique, alors un certain nombre de détails évoqués pour appuyer l'hypothèse d'Urvoy ne correspondent plus. Par exemple :

- le Niger ne peut pas avoir suivi le relief dunaire est-ouest du Gourma qui n'existait pas au Pliocène inférieur, il aurait pu au mieux être contrarié par des formations dunaires comparables à celle de l'erg fixé de Niafouké.
- après son déversement au-dessus du seuil de Tossaye il ne peut pas avoir emprunté une vallée fossile du Tilemsi comme le supposait Radier puisque ce fleuve présentait un débit important au Pléistocène et à l'Holocène (cf. *supra*).

Un travail de synthèse appuyé par des datations précises des événements qui se sont déroulés entre la transition mio-pliocène et la fin du Pléistocène reste donc à faire pour clarifier cet épisode de l'histoire du Niger.

LE CONTEXTE HYDROCLIMATIQUE DE LA CUVETTE LACUSTRE*

Le bassin du Niger et son climat

Issu de la dorsale guinéenne qui sépare la moyenne Guinée et la Guinée forestière de la Sierra Léone et du Libéria, le Niger, troisième fleuve d'Afrique par sa longueur (4 200 km) s'écoule suivant une direction générale nord-est jusqu'aux confins du Sahara. Il décrit une grande boucle dans sa traversée des régions sahéliennes et subdésertiques où il perd dans la cuvette lacustre une bonne part de ses apports hydriques avant de retrouver la route de l'océan au fond du golfe de Guinée.

* Jean-Claude OLIVRY

Artère vitale pour l'économie soudano-sahélienne de la République du Mali et de celle du Niger, le grand fleuve a fait l'objet de nombreuses études hydroclimatologiques tant sur l'évaluation de la ressource que sur des projets d'aménagements potentiels dans les domaines hydroagricole et hydroélectrique ou encore sur la propagation des crues dans la cuvette lacustre (Brunet-Moret *et al.*, 1986 ; Lamagat et Molinier, 1983 ; Lamagat, 1985 ; Chouret *et al.*, 1986 ; Chouret et Pépin, 1988, Guiguen et Vauchel, 1984 ; Guiguen, 1985). Le réseau hydrographique des tributaires de la cuvette lacustre s'organise autour du Niger et de son affluent principal, le Bani (carte h.t. D). Le Haut-Niger reçoit sur le territoire guinéen en amont de Siguiroi trois affluents importants : le Tinkisso en rive gauche issu du Fouta Djallon, le Niandian et le Milo en rive droite drainant le sud du pays. Parvenu au Mali, le Niger qui prend le nom de *Djoliba* en bamanan, reçoit à Gouala à l'amont de Bamako, le Sankarani d'origine essentiellement guinéenne. Le Niger ne reçoit plus ensuite que des affluents mineurs ; on peut considérer alors que la ressource hydrique du Niger provient presque exclusivement du château d'eau de l'Afrique de l'Ouest que constitue la Guinée.

Le Bani, qui rejoint le Niger à Mopti, est constitué de trois branches majeures : le Baoulé qui prend sa source vers Odienné et arrose la région de Bougouni, la Bagoé venue de Boundiali et le Banifing qui draine la région de Sikasso. L'ensemble drainé concerne le sud du Mali et le nord de la Côte d'Ivoire ; les précipitations, moins abondantes qu'en Guinée, font des apports du Bani un appoint secondaire.

Le climat du bassin du Niger est essentiellement caractérisé par l'alternance de deux grandes saisons annuelles : la saison des pluies, centrée sur l'été boréal et la saison sèche en hiver. Cette alternance est assujettie aux interactions de deux masses d'air :

- l'air continental stable et sec (l'harmattan) en provenance de l'anticyclone saharien,
- l'air maritime instable et humide (la mousson) issu de l'Atlantique sud pluvio-gène.

La zone de convergence intertropicale, à l'interface de ces deux masses d'air, forme un front dont la trace au sol constitue l'équateur météorologique. Ce front intertropical (FIT) se déplace en latitude au cours de l'année, suivant les positions respectives des centres de hautes pressions (anticyclones de Sainte-Hélène au sud, du Sahara et des Açores au nord), eux-mêmes dépendant du mouvement saisonnier en déclinaison du soleil. En janvier, le FIT est à sa position méridionale extrême vers 6° de latitude nord ; il amorce sa

migration vers le nord en février-mars pour atteindre son maximum en latitude vers 20° nord en juillet-août ; il régresse ensuite vers le sud.

Dans le détail, les mécanismes de circulation des masses d'air sont beaucoup plus complexes (transferts énergétiques, courants-jets d'est, circulation zonale) ; leur description sort du cadre de cette présentation et la circulation latitudinale suffit à expliquer, avec les déplacements concomitants des masses d'air pluvio-gènes, la durée et l'abondance plus ou moins grandes des précipitations et l'extension des différentes zones climatiques intéressant le bassin du Niger (fig. 4). Du sud au nord, on peut distinguer :

- *Le domaine guinéen* qui concerne les têtes de bassin du Niger et de ses affluents. Le climat tropical de transition est appelé ici climat guinéen ; les précipitations annuelles sont supérieures à 1 500 mm. La zone climatique est limitée au nord par la ligne Dabola-Kankan-Odienné. La température moyenne est de 22 à 25°C ; l'humidité relative moyenne dépasse 50 % et la saison des pluies dure 8 mois, d'avril à novembre. Dans une variante méridionale limitée à la région de Kissidougou-Macenta, les précipitations dépassent 2 000 mm, réparties sur dix mois.

- *Le domaine sud-soudanien* correspondant au climat tropical pur. Il est centré sur Siguiroi-Bougouni-Sikasso. Les précipitations annuelles sont comprises entre 1 000 et 1 500 mm ; la température moyenne est de l'ordre de 27°C et l'humidité relative excède 50 % ; la saison des pluies dure de 5 à 7 mois.

- *Le domaine nord-soudanien* qui constitue une variante plus sèche avec des précipitations comprises entre 750 et 1 000 mm, une humidité relative annuelle de l'ordre de 50 % et des températures supérieures à 27°C.

- *Le domaine sabélien*, avec des précipitations comprises entre 400 et 750 mm et réparties sur 3 à 4 mois, qui intéresse les régions de Ségou, Ké-Macina, San, Djenné, Mopti et la partie sud de la cuvette lacustre. (Température 28°-30°C, humidité relative inférieure à 40 %).

- *Le domaine subdésertique*, recevant autour de 250 mm de précipitations (150 - 400 mm) réparties sur les 3 mois d'été, qui intéresse la majeure partie de la cuvette lacustre (avec un microclimat qui modère les effets de la sécheresse sur la température et l'humidité) et la boucle du Niger (Tombouctou-Gao).

Pour toutes ces régions climatiques, la saison des pluies est centrée sur le mois d'août.

Cette zonalité latitudinale, reproduite dans la figure 4, montre à l'évidence que le fonctionnement hydrologique de la cuvette lacustre du fleuve Niger est largement dépendant :

- des conditions d'écoulement exogènes, l'essentiel des ressources en eau provenant des régions beaucoup plus arrosées de l'amont et donc des régimes hydroclimatiques des bassins supérieurs du fleuve Niger et du Bani ;
- des conditions morphologiques et climatologiques propres au delta intérieur, régissant les écoulements (défluences, inondations) et le bilan hydrologique (évaporation, infiltration).

Le tableau 1 donne quelques caractéristiques climatiques sur l'ensemble du bassin du Niger (température T, humidité relative U et précipitations inter-annuelles). La répartition saisonnière des précipitations moyennes mensuelles est précisée dans la figure 5 (voir aussi sur les figures 8 et 9, la variation saisonnière de T et U à Mopti et Tombouctou).

Éléments du régime hydrologique du Niger supérieur et du Bani (4)

La chronique des débits du Niger constitue avec celle du Sénégal à Bakel l'information intégrée la plus complète que l'on ait sur les variations hydroclimatiques de l'Afrique de l'Ouest depuis le début du siècle. La

(4) Définitions de quelques termes utilisés en hydrologie : pour mieux évaluer le bilan hydrologique annuel, les études se font sur l'année hydrologique, qui débute par convention à la fin des basses eaux de l'année précédente ; pour le Niger, elle court de mai à avril. Pour de longues séries d'observations, le débit moyen interannuel est assimilé au module ou moyenne "vraie" des débits annuels ; dans le langage courant, on parle également de modules et de série des modules pour désigner les débits moyens annuels. La lame d'eau écoulée correspond à la hauteur qu'atteindrait le volume écoulé à l'exutoire d'un bassin versant s'il était également réparti sur la surface de ce bassin. Le coefficient d'écoulement correspond alors au rapport : lame d'eau écoulée / hauteur de précipitations. En revanche, le coefficient mensuel indique la part relative de l'écoulement d'un mois donné dans l'écoulement annuel. L'hydraulicité d'une année pour une station donnée est le rapport du débit moyen de cette année par rapport à la moyenne de la série des débits annuels ; elle peut aussi s'exprimer en écart relatif par rapport à la moyenne, ou encore en variable centrée réduite, rapport de l'écart sur l'écart-type de la série. Le coefficient de tarissement traduit la forme de la courbe exponentielle de décroissance des débits en fonction du temps.

première station hydrométrique du fleuve Niger a été installée à Koulikoro en 1907. Le bassin versant du Niger couvre alors une superficie de 120 000 km² dont seulement un cinquième au Mali. Le débit moyen interannuel calculé sur 83 ans est de 1 420 m³s⁻¹ soit un module spécifique (ramené à l'unité de surface) de 11,8 l s⁻¹km⁻². Avec une hauteur de précipitation interannuelle estimée à 1 600 mm et une lame d'eau écoulée de 370 mm, le coefficient d'écoulement moyen atteint 23 % ; la reprise par évaporation serait de 1 230 mm.

Le régime des précipitations commande la grande variabilité saisonnière des débits du fleuve. Pendant 6 mois, de janvier à juin, les débits des basses eaux représentent moins de 7 % du débit annuel. La remontée des débits s'annonce en mai, mais ne devient vraiment significative qu'au mois de juillet. Le coefficient mensuel du mois d'août est de 17 %, il passe à 30 % en septembre et 25 % en octobre ; le maximum de la crue a lieu généralement dans la seconde quinzaine de septembre. La décrue est rapide et dès la fin novembre, on se trouve en phase de vidange des réserves souterraines.

Le barrage hydroélectrique de Sélingué sur le Sankarani - avec une réserve de 2.10⁹ m³ (moins de 5 % de l'écoulement total interannuel) - n'affecte pas de manière significative le régime des hautes eaux ; en revanche, les étiages se trouvent renforcés.

La dernière station du Niger avant son entrée dans la cuvette lacustre est celle de Ké-Macina (bassin de 141 000 km²). Les modules ont perdu de 250 à 50 m³s⁻¹ suivant les années ; le prélèvement naturel (évaporation) et celui dû aux irrigations (Office du Niger en particulier) serait en moyenne de 135 m³s⁻¹, soit près de 10 % de l'apport hydrique initial. Le module interannuel est de 1 207 m³s⁻¹ sur la période 1952-1990.

En rive droite du Niger, le Bani draine les eaux d'un bassin versant à peine moins important que celui du Niger. Le bassin du Bani dont les limites sud se situent près d'Odienné et Boundiali en Côte d'Ivoire est nettement moins arrosé (1 200 mm) que le Haut Niger guinéen. Il est soumis au climat tropical pur. Le bassin couvre 101 600 km² à la station de Douna ouverte en 1922, mais observée de manière fiable, avec celle de Bénéni Kégni, depuis seulement le début des années 50. Sur la période 1953-1990, le module interannuel est de 419 m³s⁻¹, soit un module spécifique de 4,12 l s⁻¹km⁻², ce qui correspond à une valeur presque trois fois plus faible que celle du Niger calculée sur la même période (11,2 l s⁻¹km⁻²). La lame

TABLEAU 1

Quelques caractéristiques climatiques du bassin du fleuve Niger.

Paramètre	Guinée			Mali			
	Macenta	Kankan	Siguiri	Bamako	Ségou	Mopti	Tombouctou
T° moy. ann	24	26	26.9	28.5	28.6	27.7	29.1
T°x mois (x)*	(3)34.6	(3)36.2	(3)38.0	(4)39.4	(4)41.2	(5)40.0	(5)43.2
T°n mois (n)*	(12)14.0	(12)14.2	(1)13.8	(1)17.6	(1)15.4	(1)14.0	(1)13.0
Ūx ann% **	96	90	85	73	74	75	54
Ūn ann% **	58	45	39	33	32	30	21
1/2 (Ūx + Ūn) % mars	69	51	40	26	31	30	21 (avril)
1/2 (Ūx + Ūn) % août	85	82	81	79	80	78	68
P (Précipitations interannuelles) mm	2100	1508	1250	985	650	415	180
Nbre de mois secs ***	1 à 2	4 à 5	6	7	8	8 à 9	10

* Entre parenthèses, le numéro du mois de température maximum (x) et minimum (n)

** Ūx et Ūn sont respectivement les humidités relatives moyennes annuelles maximale et minimale ; (Ūx + Ūn)/2 correspond aux humidités relatives moyennes du mois le plus sec (mars) et du mois le plus humide (août).

*** Suivant la définition de Gaussen, un mois est dit sec lorsque Pmm < 2T°C.

La figure 7 montre le décalage récent entre l'évolution de l'hydraulicité du fleuve et celle de l'indice pluviométrique des régions soudaniennes inspiré de Lamb (1985) et Nicholson *et al.* (1988). L'explication du phénomène a été donnée dans l'épuisement progressif des aquifères des bassins versants (Olivry, 1987). On a parlé de "fleuves malades d'Afrique" et mis en évidence une accélération considérable de la phase de tarissement (Olivry, 1993). L'augmentation du coefficient de tarissement - pratiquement du simple au double - signifie que les nappes phréatiques du bassin ont vu leur extension considérablement réduite. Un retour dans l'écoulement de surface de débits à tarissement moins rapide suppose une reconstitution des réserves qui nécessitera une alimentation soutenue pendant plusieurs années de précipitations abondantes. Le léger "regain" montré par l'indice de Lamb reste tout à fait insuffisant pour impliquer un renversement de tendance rapide dans l'hydraulicité du fleuve Niger.

Ceci devait être souligné ici. Il n'est pas raisonnable d'espérer un rapide retour aux conditions antérieures de fonctionnement de la cuvette lacustre dans l'hypothèse de quelques bonnes années de précipitations sur le bassin supérieur du Niger et du Bani, le fonctionnement de la cuvette lacustre dépendant pour l'essentiel des apports hydriques du système amont.

Éléments du régime hydrologique dans la cuvette lacustre

Sur le plan des conditions climatiques, la station de Mopti a une situation géographique représentative du sud et du centre de la cuvette lacustre ; la station de Tombouctou caractérise le nord de la cuvette. Les paramètres pris en compte sont la température et l'humidité relative (cf. fig. 8 et 9).

Le régime des précipitations correspond pour la partie sud du Delta Central au régime sahélien ; le nord de la cuvette est soumis au régime subdésertique. Les moyennes actualisées font apparaître sur l'ensemble de la région une baisse vers le sud des précipitations de 120 à 150 mm par rapport aux moyennes antérieures à la sécheresse. Ainsi la hauteur de précipitation interannuelle est passée à Mopti de 535 mm à 415 mm. La chronique des précipitations de San, Djenné, Ké-Macina, Mopti, Diré et Tombouctou a été reproduite dans la figure 10.

Les écoulements dans la cuvette lacustre s'organisent autour d'un réseau hydrographique complexe d'effluents,

FIGURE 5

Histogrammes des précipitations mensuelles interannuelles sur le bassin du Niger (en mm).

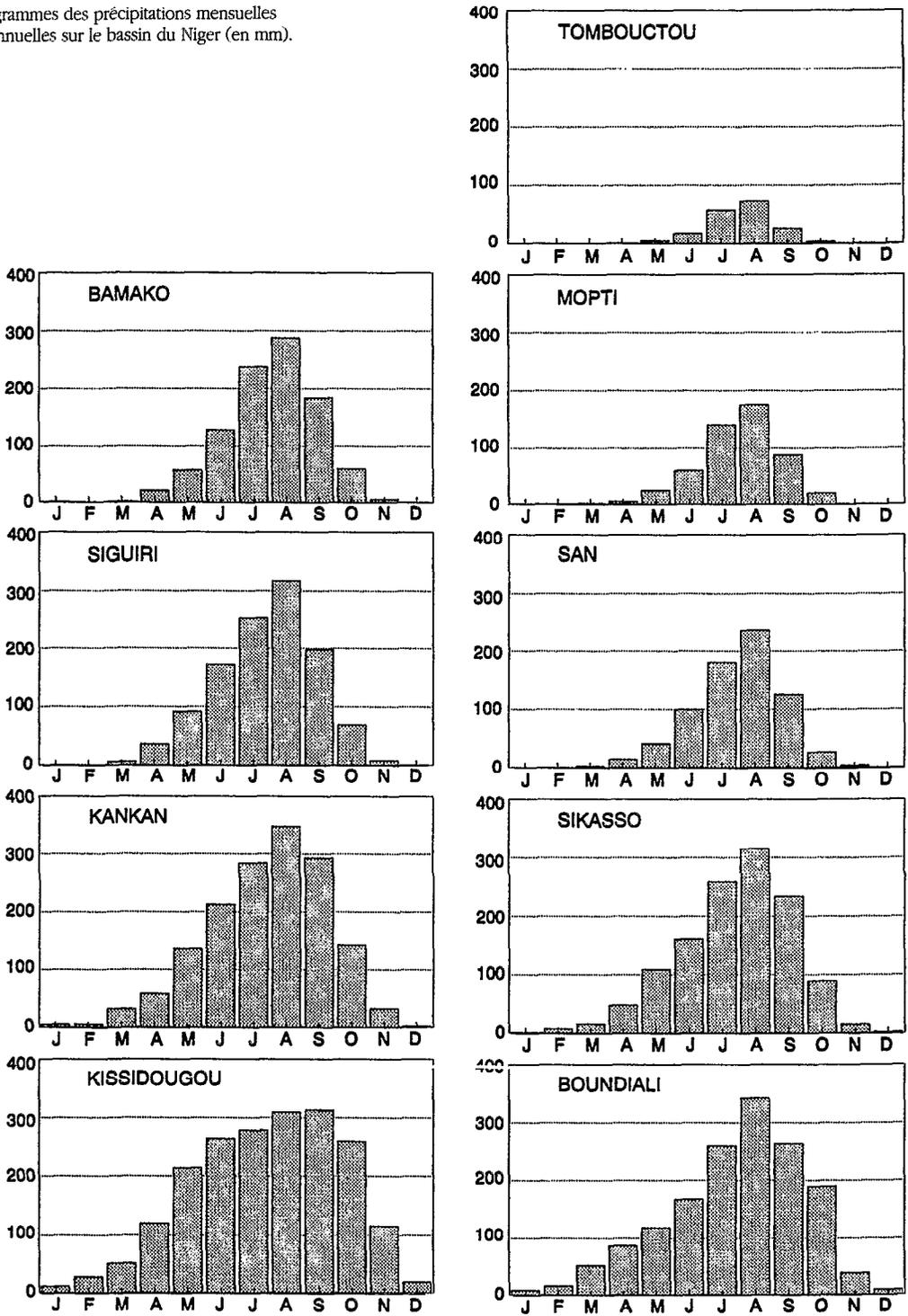
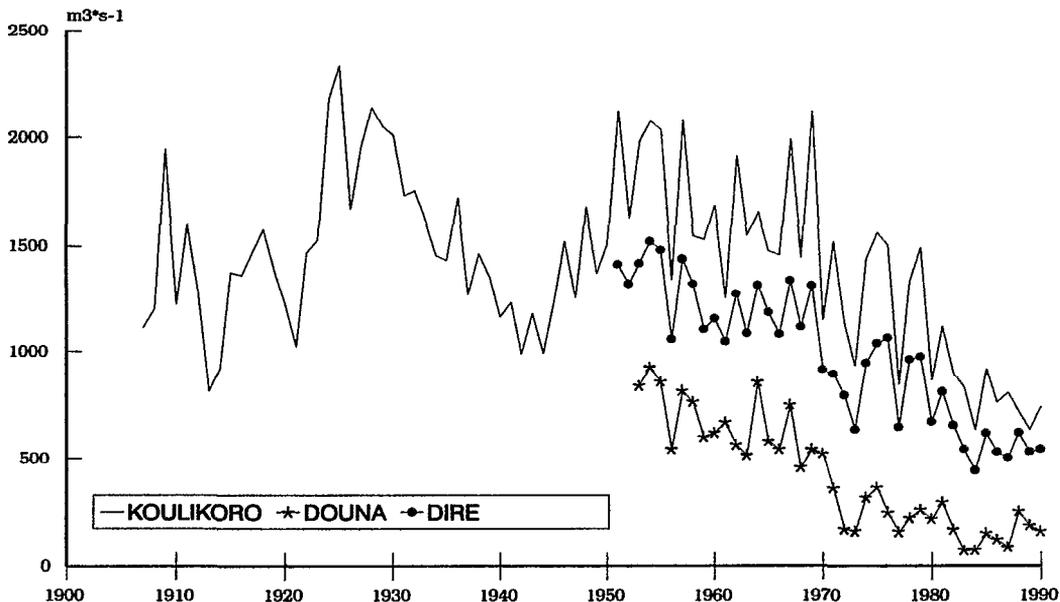


FIGURE 6

Évolution des débits moyens annuels (année hydrologique) sur le Niger supérieur (Koulikoro), le Bani à Douna et en aval du Delta Central à Diré.



défluent et lacs qui sont décrits par ailleurs. Nous rappelons ci-après les principaux axes d'écoulement : (voir carte h.t. I).

- Delta amont et central en aval de Ké-Macina pour le Niger, de Douna pour le Bani avec constitution de deux branches majeures.

- Le bras principal du Niger qui transite du sud au nord-est jusqu'à Mopti où il reçoit le Bani puis rejoint le Lac Débo.

- Le bras secondaire du Diaka, affluent du Niger au niveau de Diafarabé ; mesuré à Kara, son débit annuel correspond au tiers du débit du Niger à Ké-Macina. Il rejoint le lac Débo après la traversée du Walado.

Des effluents d'importance moindre en rive gauche du Niger entre Tilembeya et Mopti ramènent à travers la partie centrale du Delta une partie non négligeable des écoulements vers le Diaka. En rive gauche du Bani, d'autres effluents rejoignent le Niger à travers le complexe Djenné - Kouakourou, ce qui explique les pertes importantes du Bani entre Douna et Sofara.

- Cuvette nord, du Lac Débo à Diré avec trois axes drainants principaux.

- L'Issa-Ber, branche majeure à l'ouest qui assure le transfert de 80 à 87 % des sorties du lac Débo, respectivement en périodes humide et sèche. La station de référence est celle d'Akka. Il alimente le système lacustre de rive gauche (région de Léré et lacs Fati et Oro).

- Le Bara-Issa concerné par 12 à 10 % des écoulements suivant l'hydraulicité faible ou forte du Niger. Ses débits sont mesurés à Awoye. Il rejoint l'Issa-Ber en amont de Diré.

- Le Kolikoli, le plus petit défluent du Lac Débo, exporte de 3 à 10 % des sorties du Lac Débo vers le Lac Korientzé avant de rejoindre le Bara-Issa à Saraféré.

Le Bara-Issa et le Kolikoli alimentent, dans de bonnes conditions d'hydraulicité, le vaste système lacustre de rive droite (des lacs Korarou aux lacs Niangaye, Garou, Aribongo, etc.)

- L'extrémité nord de la cuvette lacustre, de Diré à Korioumé (Tombouctou) est surtout marquée par l'effluent du marigot de Goundam alimentant le système lacustre Télé-Faguibine. Le Niger a atteint alors son parcours ultime vers le nord et aborde la boucle du Niger avec le contrôle hydrologique du seuil de Tossaye. De Ké-Macina à Diré, le Niger a parcouru environ 550 km et perdu seulement 12 m d'altitude, soit une pente moyenne de 2,2 cm par kilomètre.

La pente superficielle du Niger en hautes eaux est de l'ordre de 2 cm km⁻¹ entre Mopti et Niafoumké mais tombe à 1 cm km⁻¹ de Niafoumké à Diré. En amont du Lac Débo, elle atteint 3 cm km⁻¹.

Ces faibles pentes entraînent des vitesses maximales du courant en surface n'excédant pas 0,3 à 0,6 m s⁻¹ dans les bras principaux. Les conditions hydrauliques rendent particulièrement délicates les mesures de débit et évaluations des circulations d'eau dans le Delta Central, surtout au niveau d'effluents secondaires où les vitesses sont souvent imperceptibles.

TABLEAU 2

Débits moyens mensuels interannuels à Koulikoro (1), Ké-Macina (2) et Douna (3) sur la période 1953-1991 en m³s⁻¹.

	M	J	Jt	A	S	O	N	D	J	F	M	A	Année
1	97	321	1105	2931	4878	4178	1912	779	348	172	96	68	1342
2	46	182	889	2500	4077	3490	1653	711	321	151	79	51	1207
3	16	31	133	780	1712	1564	699	244	111	60	24	17	419

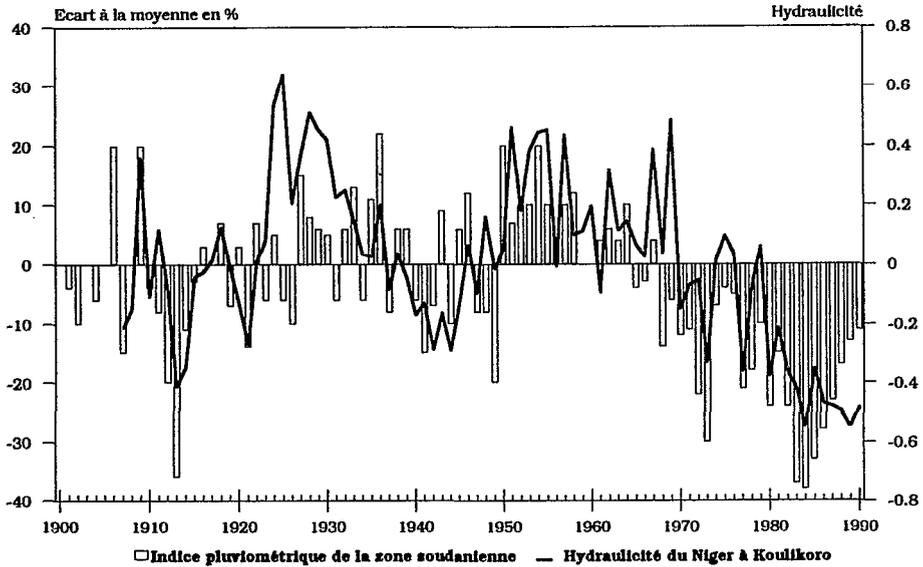
TABLEAU 3

Analyse fréquentielle de quelques paramètres hydrologiques observés sur le bassin du Niger (modules et maxima).

	Années Humides			Médiane	Années sèches		
Période de retour en années	100	20	10	2	10	20	100
Modules en m³s⁻¹							
KOULIKORO (NIGER)	2366	2089	1940	1419	898	750	472
KE MACINA (NIGER)	2259	1985	1838	1322	807	661	387
DOUNA (BANI)	918	854	827	476	153	84	70
DIRE (NIGER)	1753	1521	1399	979	574	462	255
TOSSAYE (NIGER)	1596	1395	1287	908	528	421	219
Maximum de crue en m³s⁻¹							
KOULIKORO (NIGER)	2669	7940	7377	5834	3730	3581	2290
KE MACINA (NIGER)	6534	6240	6060	5470	2950	2590	1990
DOUNA (BANI)	4460	3560	3480	2425	806	565	364
Hauteur Max à Mopti (cm)	759	745	733	655	527	483	394

FIGURE 7

Variation de l'indice pluviométrique dans la zone soudanienne [d'après Lamb (1985) et Nicholson *et al.* (1988) complété par Olivry (1993)] comparée à celle de l'hydraulicité du Niger (variable centrée réduite) ; noter l'inertie de la réponse hydrologique par rapport aux précipitations des années récentes.



Le tableau 4 rappelle pour trois années-type (humide, moyenne et sèche) les débits moyens annuels aux principales stations de Koulikoro, Douna et du Delta.

L'année 1954 correspond à une année humide de fréquence cinquantennale ; 1968 est très voisine de la moyenne et 1985 a une fréquence cinquantennale sèche. L'examen des modules montre que les écoulements contrôlés à l'entrée du Diaka et après le confluent Mopti-Bani ont déjà perdu environ 18 %, 14 % et 6 % des apports initiaux, suivant que l'on a une crue forte, moyenne ou faible. Les pertes sont d'autant plus importantes que les zones d'inondations augmentent, mais aussi que les effluents secondaires transfèrent des volumes plus importants. Par rapport aux entrées, les modules de Diré ont perdu environ 47 %, 37 % et 32 %, de la crue forte à la crue faible.

Ce sont bien évidemment ces pertes et leur ampleur qui constituent la caractéristique hydrologique principale de la cuvette lacustre et font de celle-ci une formidable machine évaporatoire en Afrique de l'Ouest. La chronique de ces pertes annuelles exprimées en km^3 a été comparée dans la figure 11 à celle des entrées dans la cuvette lacustre. Une des autres caractéristiques importantes de l'hydrologie du Delta tient dans l'amortissement de la crue annuelle.

La figure 12 montre cet étalement des hydrogrammes, établis à partir des débits mensuels : amortissement dans le

temps et décalage du maximum vers l'aval. Pour des sections hydrauliques assez comparables, l'amplitude des hauteurs maximales de crues décennales sèche et humide est d'environ 100 cm pour les stations de Ké-Macina, Mopti et Diré, pour des amplitudes de débit correspondantes de 1700, 1000 et 700 m^3/s . Le maximum de crue médian (Q_{MAX}) a été évalué à 5600 m^3/s pour Ké-Macina, 1600 m^3/s pour le Diaka à Kara, 3300 m^3/s pour le Niger à Mopti et 2300 m^3/s pour le Niger à Diré. Les rapports $Q_{\text{MAX}}/\text{Module}$ passent respectivement de 4,7 à 4, puis 2,9 et 2,3 pour ces quatre stations.

Le temps de propagation de l'onde de crue est très variable ; il est d'autant plus long que le maximum de crue est important mais il n'est pas possible d'établir de relation précise. La propagation du maximum de crue est d'autant plus lente que l'inondation et les débordements deviennent importants. Entre les crues minimales et maximales, le transfert de l'onde de crue peut varier de 18 jours à 78 jours entre Ké-Macina et Diré. Sur les trois tronçons principaux, Ké-Macina - Mopti (Nantaka), Nantaka-Akka et Akka-Diré, l'onde de crue est la plus lente sur le tronçon Mopti - Akka. Précisons qu'on ne doit pas confondre vitesse de l'onde de crue et vitesse du courant. Les dates d'apparition du maximum de crue sont également très variables : en moyenne 1er octobre à Ké-Macina, 24 octobre à Mopti-Nantaka et 4 janvier à Diré.

FIGURE 8

Variation saisonnière des températures moyennes mensuelles (T) à Mopti et Tombouctou.

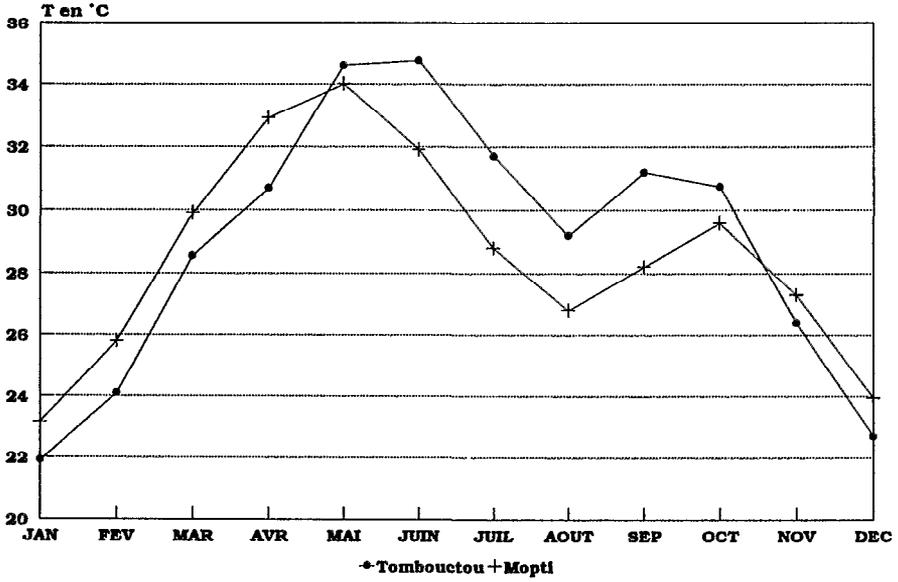


FIGURE 9

Variation saisonnière de l'humidité relative moyenne mensuelle (U) à Mopti et Tombouctou.

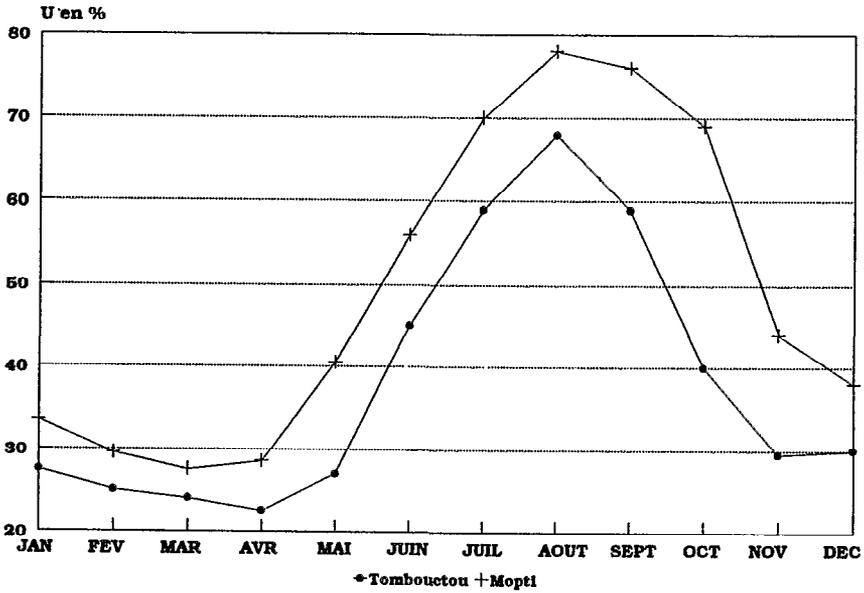


FIGURE 10

Évolution des hauteurs de précipitations annuelles relevées depuis l'origine des observations sur différentes stations de la cuvette lacustre (les valeurs ont été lissées par calcul de la moyenne mobile sur 5 ans).

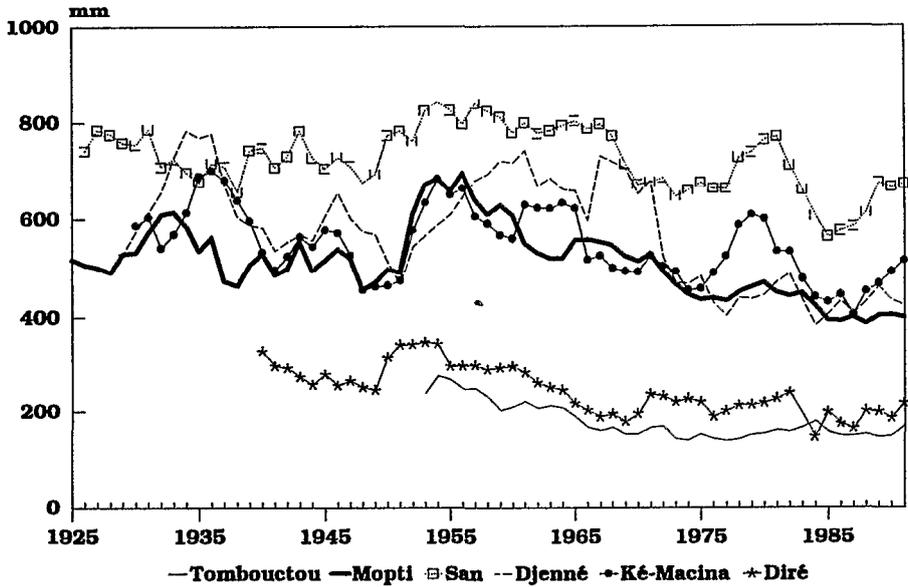
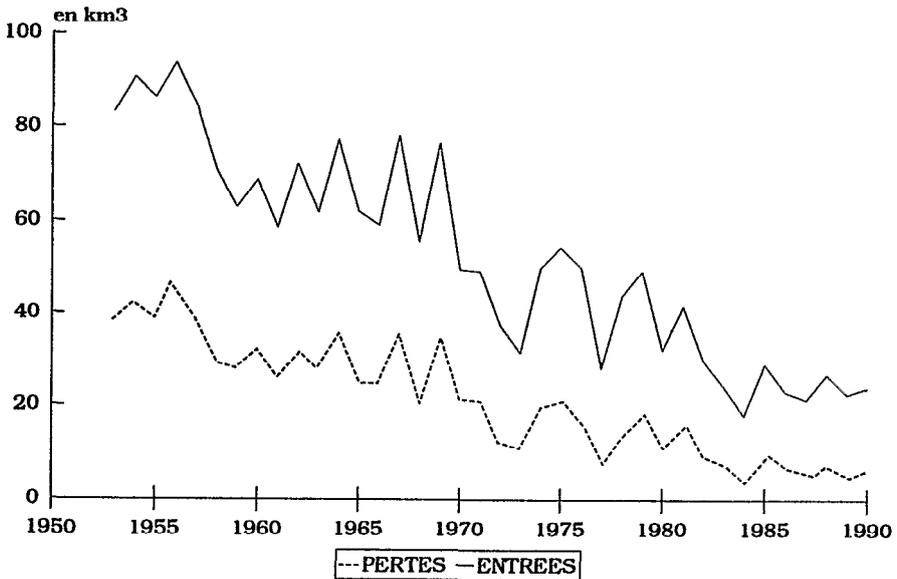


FIGURE 11

Évolution des volumes des apports annuels du bassin supérieur en milliards de m³ (km³) mesurés sur Ké-Macina et Douna (entrées) et pertes correspondantes à l'aval du Delta Central (Diré).



Cette grande variabilité explique l'extrême complexité d'une modélisation de l'inondation dans le Delta Central.

Pour terminer ce tour d'horizon des principales caractéristiques hydrologiques de la cuvette lacustre, les résultats des analyses fréquentielles effectuées sur la série des modules observés à Mopti et Diré et la chronique des hauteurs maximales de crue relevées à Mopti-Nantaka complètent l'information donnée dans le tableau 3. On se reportera à la figure 6 pour la chronique des modules de Diré.

Comparaison des conditions hydrologiques dans le Delta en période humide et en période sèche

Deux périodes de cinq ans ont été prises en compte ; l'une, de 1962 à 1966, se situe pendant le "cycle humide" du Niger sans en exprimer les valeurs maximales ; l'autre, de 1982 à 1986 est largement déficitaire et comprend l'année la plus déficitaire de la série (1984). La comparaison est faite entre les moyennes de ces deux périodes afin de mettre en évidence les grandes lignes de l'évolution du fonctionnement hydrologique dans le Delta Central. L'information a été traitée au pas de temps mensuel pour l'ensemble de l'information hydrologique ; les volumes sont exprimés en km³. La comparaison entre les années humides (H) et sèches (S) est proposée dans un certain nombre de figures (fig. 12, 13, 14 et 15).

Au niveau des entrées, le fait le plus caractéristique tient dans un appauvrissement des ressources en eau beaucoup plus marqué sur le Bani que sur le Niger : les modules du Bani sont dans le rapport de 5,3, contre 2,2 pour ceux du Niger. En période humide, le débit mensuel maximum se situe au mois d'octobre pour le Bani et le Niger ; en période sèche, les deux cours d'eau ont leur débit maximum mensuel en septembre, à un niveau évidemment beaucoup moins élevé. Cette pseudo-précocité de la crue correspond en fait à un hydrogramme de crue tronqué en volume et en temps par les effets de la sécheresse (fig. 12). Les écoulements annuels de Diré et Tossaye montrent entre périodes humide et sèche des rapports respectifs de 2,14 et 2,10, somme toute très voisins du rapport du Niger à Ké-Macina. Le décalage entre les débits mensuels de crue est plus important puisqu'il passe respectivement pour Diré et Tossaye de décembre et janvier (H) à octobre et novembre (S).

L'étude des pertes annuelles montre que l'on passe de 29 km³ entre les entrées et Diré pour la période humide, à 7 km³ pour la période sèche soit un rapport de 4,14. Entre Diré et Tossaye, les pertes sont beaucoup plus réduites : près de 3 km³ en période humide, 1 km³ en période sèche (rapport de 3). Il est important de souligner que le rapport de 4 exprimant la diminution des pertes dans le Delta Central traduit aussi la diminution de l'extension spatio-temporelle de l'inondation.

Le bilan des "pertes" au pas de temps mensuel a été reproduit dans les figures 13 et 14. On distingue une première période de progression de l'inondation avec des pertes correspondant à l'infiltration, à l'évaporation et surtout à un stockage de volumes importants dans les plaines d'inondation. Cette première période atteint son maximum en septembre et octobre pour les années humides (14 km³ au mois d'octobre) et en septembre pour les années sèches, avec un peu moins de 5 km³ de pertes. Le piégeage des eaux diminue rapidement en novembre (H) et octobre (S) et puis une période de restitution partielle des volumes piégés apparaît. C'est la vidange des plaines d'inondation. En années humides, les mois de très forte restitution sont ceux de décembre, janvier, février avec un maximum en janvier de l'ordre de 3,4 km³. La restitution est plus précoce mais beaucoup plus faible en années sèches : autour de 1 km³ en novembre et décembre. Ce destockage ne concerne évidemment que les zones d'inondation en liaison avec le réseau hydrographique ; il y a progressivement coupure entre certaines zones basses ou mares et le fleuve, les volumes résiduels passant dans le bilan évaporatoire de la région.

La figure 15 met en relation le volume mensuel des pertes ou restitutions entre les entrées et Diré et le débit des entrées à Ké-Macina et Douna. L'indication des mois de l'année hydrologique permet de suivre l'évolution du fonctionnement du Delta. On observe bien, pour les deux séries d'années, le même type de courbe en boucle passant par la phase de restitution mais la différence d'amplitude des deux périodes est particulièrement frappante.

L'évapotranspiration sur nappe d'eau libre a été estimée à partir des évapotranspirations potentielles calculées par la formule de Penman sur les stations de Mopti et de Tombouctou affectées respectivement d'une pondération spatiale de 0,67 et de 0,33. La différence entre années humides (1962-66) et sèches (1982-86) est à peine significative à l'échelle de l'année, avec des valeurs moyennes de 2 260 mm et 2 360 mm. Les évaporations des mois de forte inondation sont notamment très voisines.

TABLEAU 4Exemples de variation des modules, de Koulikoro à Tossaye, pour trois années-type (m³s⁻¹).

Station	Année humide (1954)	Année moyenne (1968)	Année sèche (1985)
Koulikoro	2075	1445	915
Ke Macina	1951	1306	765
Bani Douna	926	456	150
Bani Sofara	646	382	130
Diaka Kara	642	409	255
Niger Mopti	1702	1098	604
Diré	1522	1118	619
Tossaye	1457	1033	574

Pour les mêmes périodes, les hauteurs moyennes de précipitations mensuelles ont été calculées à partir des relevés de neuf stations de la Cuvette (Ké-Macina, San, Ténenkou, Sofara, Mopti, Sa, Saraféré, Niafouké, Diré). Le total annuel pour la période humide considérée est de 490 mm et de 330 mm pour la période sèche. Le total mensuel d'août est le plus affecté dans la période sèche considérée (moitié de la valeur de la période humide) (tabl. 5).

Évaluation des superficies inondées dans le Delta intérieur

Le suivi saisonnier des pertes entre les débits d'entrée dans le Delta intérieur et le débit de sortie à Diré a mis en évidence des phénomènes de stockage puis de restitution de volumes importants dans les zones d'inondation ; le bilan annuel des pertes est un bon indicateur de l'extension de l'inondation, les pertes étant pour l'essentiel consommées par évaporation. Dans le bilan hydrologique du Delta Central interviennent aussi les précipitations et l'infiltration. Des études antérieures ont montré qu'à la transition de fin de saison sèche, les pertes étaient négligeables dans

le bilan, ce qui signifie que l'infiltration - et l'alimentation des aquifères - s'effectue principalement par l'intermédiaire des surfaces inondées. Seules les précipitations reçues par le système en eau participent au bilan ; infiltration et reprise par évaporation des précipitations, absence de ruissellement significatif sur les zones hors d'eau excluent celles-ci du bilan.

Le bilan hydrologique peut se résumer par les équations suivantes dans lesquelles les différents termes sont ramenés à des volumes :

$$\text{PERTES } (\hat{\square}V) = \text{DÉBIT AMONT } (V_m) - \text{DÉBIT AVAL } (V_v)$$

$$\text{PERTES } (\hat{\square}V) = (\text{ÉVAPORATION } (E) + \text{INFILTRATION } (I) + \text{STOCKAGE (inondation) } (St)) - (\text{PRÉCIPITATIONS } (P) + \text{AUTRES APPORTS RUISSELÉS } (r) + \text{RESTITUTION } (Rs))$$

Trois périodes principales :

- montée des eaux
- Pertes positives = $E + I + St - P - r - Rs$
r et Rs négligeables
= $E + I + St - P$
St est le terme principal

FIGURE 12

Hydrogrammes des débits mensuels des apports amont (Ké-Macina + Douna) et des sorties aval de Diré et Tossaye montrant l'amortissement de l'onde de crue dans le Delta Central pour une période humide, 1962-1966 [a] et une période sèche, 1982-1986 [b].

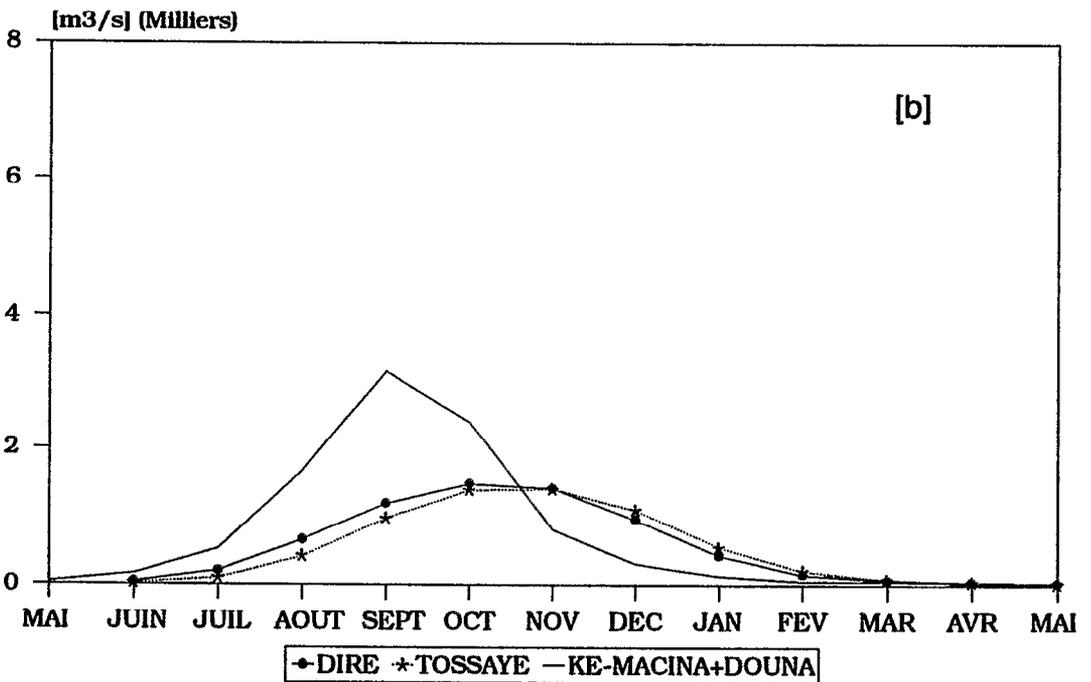
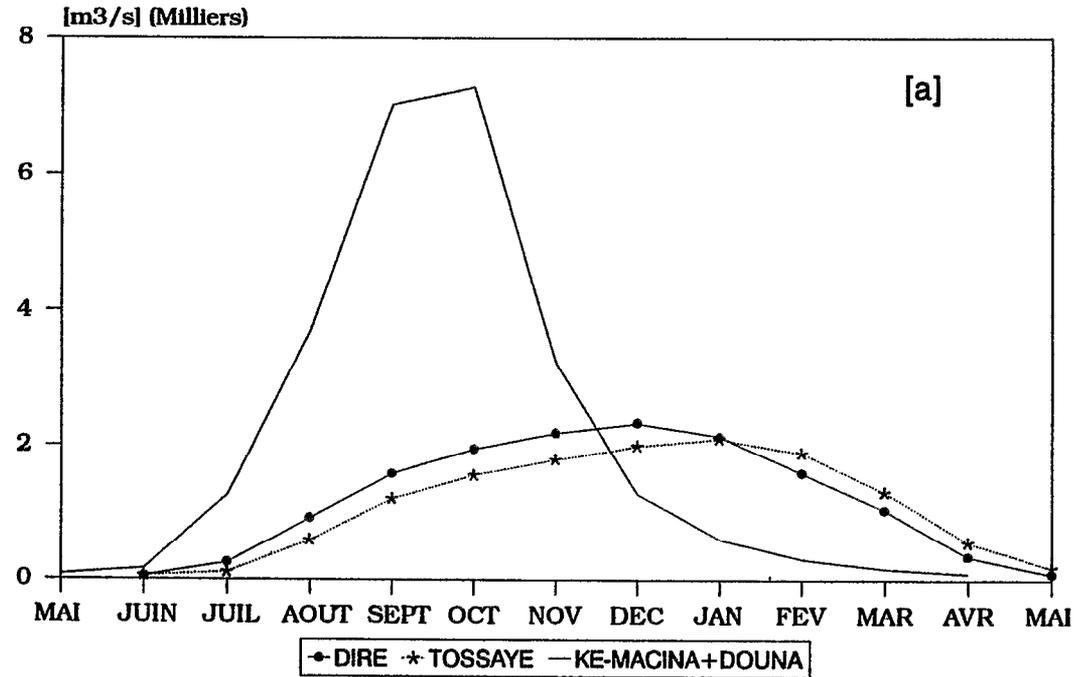


FIGURE 13

Variation moyenne mensuelle du volume des pertes entre Ké-Macina - Douna et Diré et entre Diré et Tossaye pour des périodes humides (1962-1986), en milliards de m³ (km³). Les valeurs négatives correspondent à une restitution dans le réseau hydrographique de volumes stockés dans les plaines d'inondation. Le mois 1 de l'année hydrologique est le mois de mai.

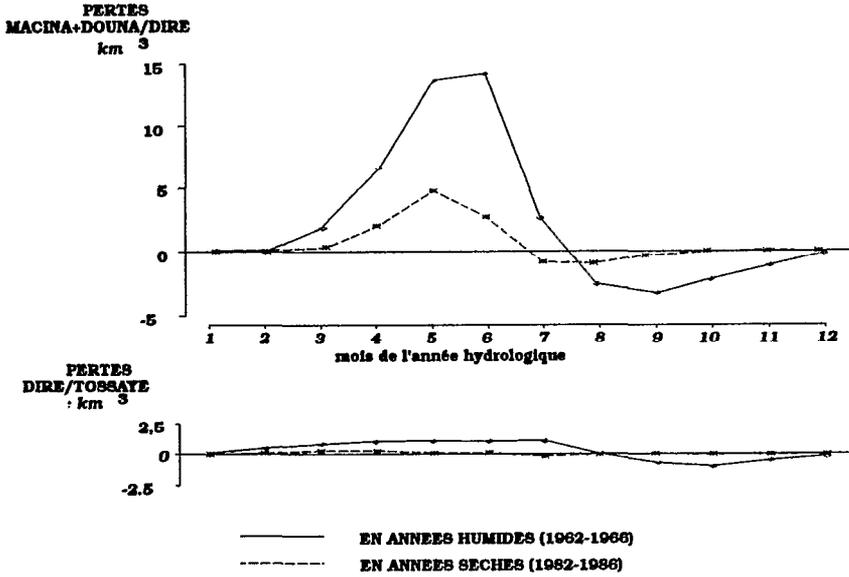


FIGURE 14

Courbes cumulées moyennes des pertes mensuelles à Diré en km³ pour les périodes humides (1962-1966) et sèches (1982-1986).

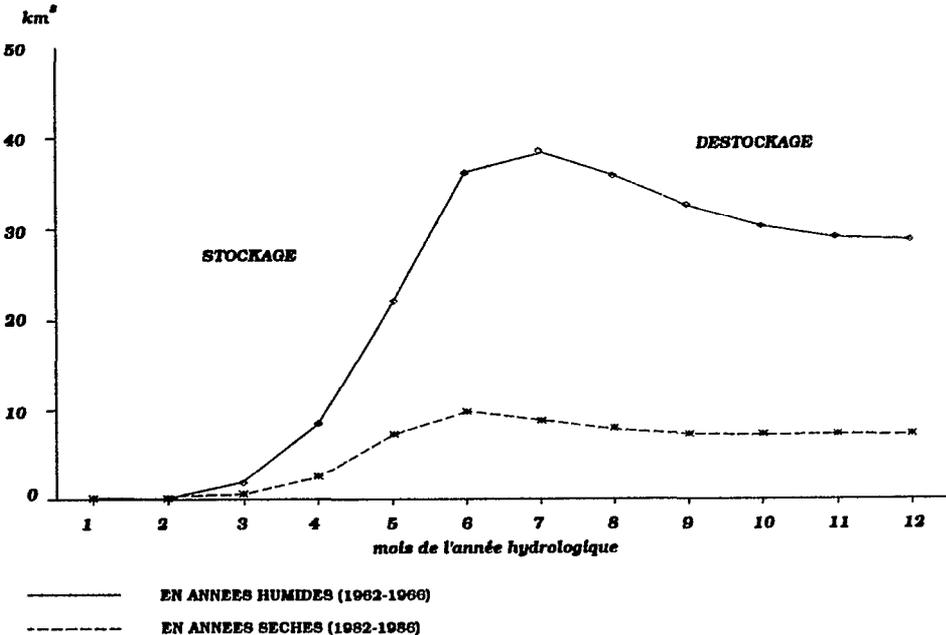
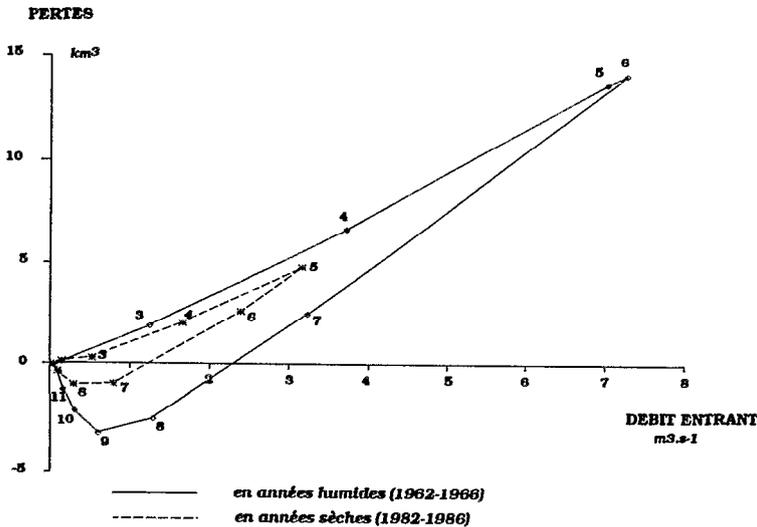


FIGURE 15

Relations entre les pertes moyennes mensuelles observées à Dire (km³) et les débits d'entrée de Ké Macina et Douna en années humides (1962-1966) et sèches (1982-1986). Le mois 6 est le mois d'octobre.



- maximum de la crue

$$\begin{aligned} \text{Pertes} &= E + I + St - Rs \\ \text{étale de l'inondation } St &= Rs \\ \text{PERTES} &\neq \text{EVAPORATION} \end{aligned}$$

- décrue

$$\text{Pertes négatives} = E + I - Rs$$

BILAN ANNUEL

$$\begin{aligned} \text{Pertes} &= E + I + dSt - P \\ \text{par hypothèse } I &= P, \text{ sauf pour années} \\ &\text{très humides, } dSt \text{ est négligeable} \\ \text{d'où Pertes} &= E \end{aligned}$$

Dans l'évaluation proposée ici, on supposera que les termes infiltration et précipitation sur les surfaces en eau sont du même ordre de grandeur ; les précipitations compensent l'infiltration dans le bilan annuel et les pertes totales peuvent être assimilées au bilan évaporatoire des zones inondées.

Une autre hypothèse simplificatrice consiste à imaginer un fonctionnement homogène du système hydrologique entre les zones sud et nord du delta et à supposer que la courbe des pertes montre à un instant t un point caractéristique pour lequel l'inondation a atteint son maximum : il n'y a plus stockage et pas encore restitution. On se trouve en situation d'étalement, les pertes correspondent à la seule évaporation. Ce

point caractéristique coïncide bien évidemment avec le maximum de la crue. L'instant t choisi est celui du maximum observé à Mopti-Nantaka. Sur la base de ces hypothèses, trois années-type (humide, moyenne et sèche) ont été étudiées. Le graphe des pertes mensuelles ($V_m(n) - V_v(n+1)$) et la date d'apparition du maximum à Mopti permettent de déterminer la perte mensuelle, centrée sur l'instant t max, due à l'évaporation et d'estimer la surface maximale d'inondation correspondante (S) ($S = \square V/E$).

L'estimation des surfaces d'inondation des mois encadrant le maximum mensuel d'inondation est obtenue à partir d'une évaluation par approximations successives des pertes mensuelles par évaporation, basée sur la progression de la montée des eaux puis de la décrue et de telle sorte que le bilan annuel de l'évaporation corresponde aux pertes hydrologiques (fig. 16). Mois par mois, les surfaces d'inondation sont alors déduites des valeurs respectives de l'évaporation mensuelle du tableau 5. Le tableau 6 résume les résultats de cette analyse du maximum d'inondation pour trois années-type. Le modèle a été appliqué à l'ensemble de la chronique disponible pour estimer chaque année les surfaces du mois d'inondation maximale. La figure 17 reproduit cette nouvelle chronique.

TABEAU 5

Précipitations et évaporation sur nappe d'eau libre dans le Delta Central du Niger en période humide (H) et sèche (S).

en mm	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct	Nov	Déc	Jan	Fév	Mars	Avril	Année
P_H	17	58	94	190	92	26	0	3	1	0	4	6	490
P_S	13	50	92	97	65	8	2	0	0	0	0	3	330
E_H	220	210	200	160	165	185	180	160	165	185	210	220	2260
E_S	240	220	210	180	170	195	180	160	170	190	215	230	2360

Les surfaces d'inondation maximale ont été corrélées aux volumes des entrées, aux pertes annuelles et à la hauteur maximale de la crue à Mopti-Nantaka. Les régressions sont toutes de bonne qualité ; le paramètre "entrées" est cependant le plus pertinent. En termes de prévisions, le cumul des apports arrêté à la date du maximum de la crue constitue un bon paramètre d'estimation de la surface maximale d'inondation. Le tableau 7 et la figure 18 complètent cette analyse.

Critique du modèle et extension spatio-temporelle de l'inondation

Les résultats montrent pour les années de forte hydraulité des valeurs surestimées si on se réfère aux estimations faites sur carte de l'extension maximale de l'inondation dans la période contemporaine, plus proche de 35 000 que de 40 000 km² à Diré. Le modèle n'est donc plus adapté pour les très hautes eaux. Le remplissage des systèmes lacustres éloignés entraîne des pertes de volumes importantes dont l'épuisement par évaporation peut demander plusieurs années. En outre, les hypothèses de base simplifient trop le fonctionnement du Delta dont on a vu la complexité, il y a forcément décalage entre la partie amont du Delta et la partie aval ; la notion d'étale du maximum reste très théorique : l'inondation progresse encore aux marges des basses plaines quand la décrue est déjà amorcée sur les axes d'écoulement principaux, et cela est d'autant plus vrai qu'en forte hydraulité, la mise en eau du système lacustre de rive droite apparaît tardivement. Enfin, les estimations de l'évaporation restent à vérifier ; bien qu'elles soient du même ordre de grandeur que sur le lac Tchad (2 200-2 300 mm an⁻¹), situé dans un contexte clima-

tique comparable, elles demandent à être précisées par des mesures *in situ* ; qu'en est-il de l'évapotranspiration des bourgoutières, rizières et vétiveraies ?

Quoi qu'il en soit, les déterminations proposées constituent une approximation acceptable des surfaces maximales d'inondation dans les conditions d'hydraulicité moyennes et faibles.

Pour les études de production halieutique, on préfère généralement, à l'extension maximale des inondations, utiliser un paramètre d'extension spatio-temporelle de celles-ci portant sur plusieurs mois. Les critères de définition de tels paramètres ressortissent au choix de l'opérateur et de ses objectifs. On peut cependant proposer ici une méthode simple basée sur l'analyse qui vient d'être présentée. Le graphe des volumes mensuels évaporés (cf. fig. 16) peut être ramené à un diagramme triangulaire dont la hauteur correspond au volume évaporé maximal VE centré sur t_{max}. Le temps de base (t_B) de ce diagramme est alors défini en mois par l'équation :

$$t_B = 2 \text{ (Pertes annuelles/VE}_{max})$$

On en déduira facilement la durée de l'inondation t_i dont l'extension S_i est supérieure ou égale à une proportion choisie de l'extension maximale des surfaces inondées S_{max} ; l'évaporation mensuelle variant assez peu d'août à février - l'essentiel de la période d'inondation - le rapport retenu (K_S = S_i/S_{max}) peut être directement utilisé dans l'expression

$$t_i = (1 - K_S)t_B$$

Il faut bien préciser que cette méthode n'apporte pas de gain d'informations par rapport à l'utilisation des variables Pertes annuelles et S_{max}, mais seulement une représentation plus concrète de l'extension spatio-temporelle de l'inondation.

Ainsi, avec un rapport de 0,5 appliqué aux superficies maximales d'inondation pour les années-type du modèle initial, on aurait :

- pour 1954 S_i ≥ 21 500 km² pendant t_i = 5,4 mois (160 j)
- pour 1968 S_i ≥ 12 000 km² pendant t_i = 4,5 mois (135 j)
- pour 1985 S_i ≥ 9 000 km² pendant t_i = 2,7 mois (80 j)

TABLEAU 6

Évaluation des surfaces d'inondation maximales en année humide, moyenne et sèche.

Année hydrologique	1954-55	1968-69	1985-86
Volume entrées km ³	90,7	55,6	28,9
Volume pertes km ³	42,7	20,3	9,33
Date du maximum t_{max} Pertes mensuelles km ³ centrées sur t_{max}	6 Nov. 7,9	25 Oct. 4,5	13 Oct. 3,5
Evaporation mensuelle centrée sur t_{max} mm	183	185	195
Superficie correspondante km ²	43 200	24 300	17 900

FIGURE 16

Évaluation des surfaces d'inondation maximales en année humide, moyenne et sèche.

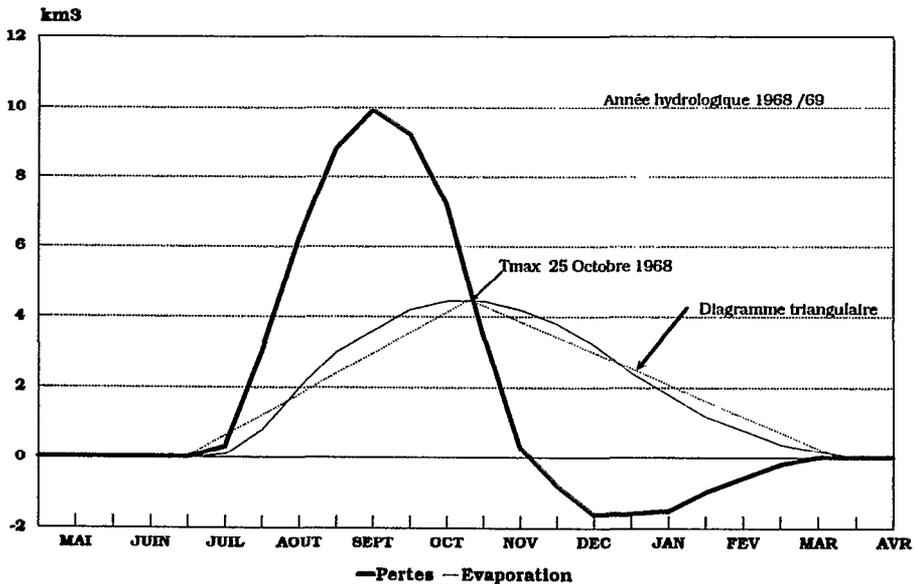


TABLEAU 7

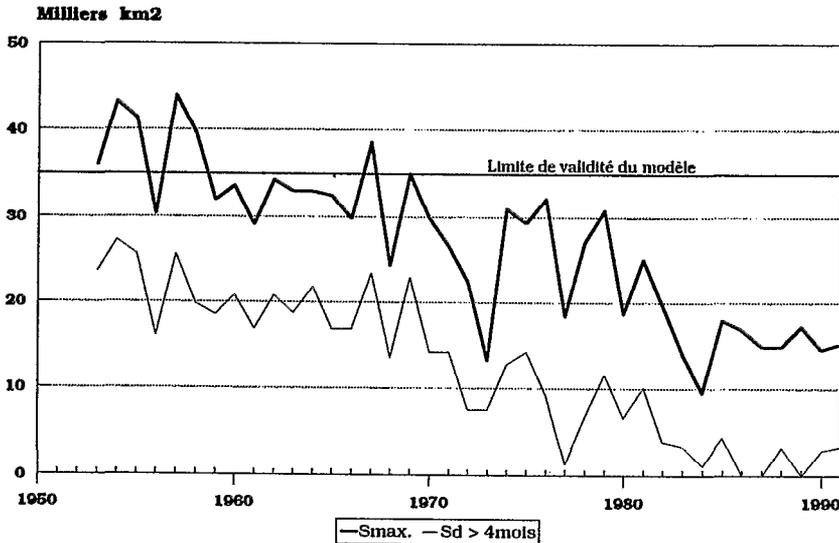
Paramètres hydrologiques, extension maximale (S_{MAX}), temps de base (t_b), extension spatio-temporelle ($S_d \geq 4$ mois) de l'inondation dans le Delta Central du Niger : termes des équations de régression $y = ax + b$ et coefficients de corrélation r pour $S_{MAX} = f(ENT)$, f (Apports Cumulés MAX Crue), f (Pertes), $f(H_{MAX})$, $t_b = f(ENT)$ et $S_d = f(ENT)$.

Années	Variable x				Date	Variable y		
	ENT km ³	Apports cumumés Maxi crue	Pertes km ³	Hmax,cm Mopti		Smax 10 ³ km ²	Tb mois	Sd > 4mois 10 ³ km ²
1953	83.2	47	38.5	731	2-11	36	11.6	23.6
1954	90.7	46	42.7	731	6-11	43.2	10.8	27.2
1955	86.4	46	39.7	731	4-11	41.3	10.5	25.6
1956	57.2	29	23.7	686	1-11	30.3	8.5	16
1957	84.5	63	39.1	730	10-11	43.9	9.6	25.6
1958	70.1	36	29.1	703	29-10	39.6	8	19.8
1959	62.8	34	27.9	697	1-11	32	9.5	18.5
1960	68.7	44	32.3	697	2-11	33.6	10.5	20.8
1961	58.6	36	25.5	699	23-10	29.1	9.5	16.8
1962	72.1	41	31.9	706	6-11	34.3	10.2	20.8
1963	61.8	46	27.6	685	8-11	33	9.2	18.7
1964	77.2	50	35.6	716	4-11	33	11.8	21.8
1965	62	38	24.6	684	29-10	32.5	8.3	16.8
1966	59.1	45	24.9	686	8-11	29.8	9.2	16.8
1967	78.1	53	35.9	720	8-11	38.5	10.2	23.4
1968	55.6	31	20.3	651	25-11	24.3	9	13.5
1969	76.8	38	35.3	684	15-11	35	11.6	22.9
1970	49.8	29	20.9	658	20-10	29.9	7.6	14.2
1971	49.3	30	21.1	651	20-10	26.5	8.6	14.2
1972	37.4	23	12.4	565	7-10	22.4	6	7.5
1973	31.3	20	11.3	568	5-10	13.2	9.2	7.5
1974	50	30	20.2	650	21-10	31	6.8	12.8
1975	54.4	29	21.6	663	28-10	29.3	7.8	14.3
1976	50.1	32	16.4	623	17-11	32.2	5.6	9.2
1977	27.9	15	7.5	566	10-10	18.4	4.3	1.3
1978	44	23	13.6	620	22-10	27	5.3	6.6
1979	49.3	31	18.5	638	8-10	30.8	6.4	11.6
1980	32	18	10.8	592	8-10	18.7	6.2	6.6
1981	41.6	26	16.1	628	13-10	25	6.7	10.1
1982	29.7	18	9.1	551	1-10	19.7	5	3.9
1983	24.2	15	7	507	11-10	14.1	5.2	3.3
1984	18	15	4.1	440	20-10	9.5	4.5	1.1
1985	28.9	17	9.3	570	13-10	17.9	5.3	4.4
1986	23	13	6.3	534	10-10	16.8	4	0
1987	21.3	17	5.4	481	16-10	14.9	3.8	0
1988	26.7	17	7.2	571	8-10	14.8	5.1	3.2
1989	22.5	12	5.7	517	6-10	17.2	3.6	0
1990	24	14	6.9	510	10-10	14.5	5	2.9
1991	26.4	15	7.4	530	12-10	15.2	5.1	3.3
a(x)	0.41	0.64	0.75	0.11			0.10(ENT)	0.39(ENT)
b	6	7.5	11.6	0.41			2.3	-7
r	0.96	0.91	0.94	0.94			0.91	0.99

N.B. : Les estimations de Smax sont données à $\pm 15\%$.

FIGURE 17

Estimation des surfaces maximales d'inondation (S_{MAX}) et des surfaces minimales d'inondation dépassées pendant 4 mois ($S_d \geq$) dans le Delta Central du Niger de 1953 à 1991.



La méthode se prête aussi au calcul des surfaces minimales mises en eau (S_d) pendant une durée déterminée, t_d

$$\text{avec } K_t = t_d/t_B \text{ on a } S_d \geq (1 - K_t)S_{MAX}$$

Pendant une durée t_d de 4 mois, on aurait eu une superficie minimale inondée de 27 000 km en 1985, de 13 300 km en 1968, de 4 700 km en 1985.

Les dernières colonnes du tableau 7 donnent un exemple d'estimations faites par cette méthode sur la chronique disponible.

Au terme de cette présentation, il paraît difficile d'obtenir par d'autres méthodes un gain significatif dans la connaissance du régime de l'inondation annuelle du Delta Central sur la seule base des données existantes et de l'analyse hydrologique traditionnelle. Des études complémentaires sur l'évolution des concentrations et des flux de matières dissoutes (entrées et sorties), sur l'évaporation sur nappe d'eau libre et des études appropriées par télédétection devraient cependant permettre de préciser le fonctionnement de la cuvette lacustre.

LES MILIEUX DU DELTA CENTRAL*

La présentation des différents milieux de la région deltaïque sera abordée selon trois points de vue complémentaires : géographique et géomorphologique qui permet de définir les grandes régions du Delta Central par les faciès qui les caractérisent ; hydrobiologique avec une brève caractérisation des principaux types de milieux aquatiques et tout particulièrement des zones inondables dont l'extension confère au Delta Central sa richesse halieutique. Enfin, celui des principales associations végétales qui peuplent et structurent d'immenses étendues lors des crues.

Description morphologique

• DÉFINITIONS ET LIMITES DU DELTA CENTRAL

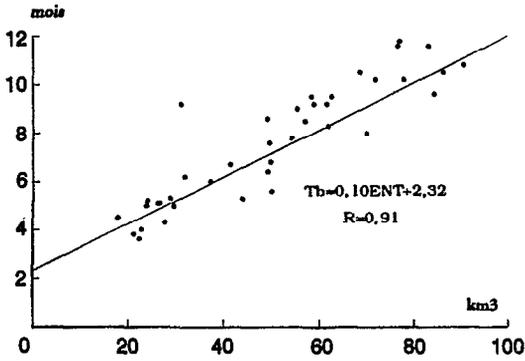
L'espace du Delta Central est également connu sous les noms de Delta Intérieur, Cuvette Lacustre, Cuvette Intérieure... du Niger. Ces différentes dénominations

*Yveline PONCET

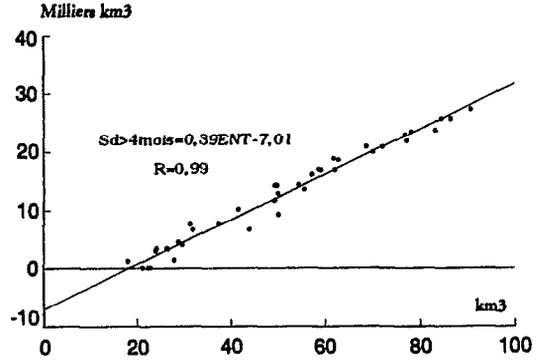
FIGURE 18

Exemples de corrélations entre la superficie maximale d'inondation (S_{MAX}), la superficie minimale dépassée pendant 4 mois (S_d), le temps de base de l'inondation (t_b) et le volume des apports amont (entrées).

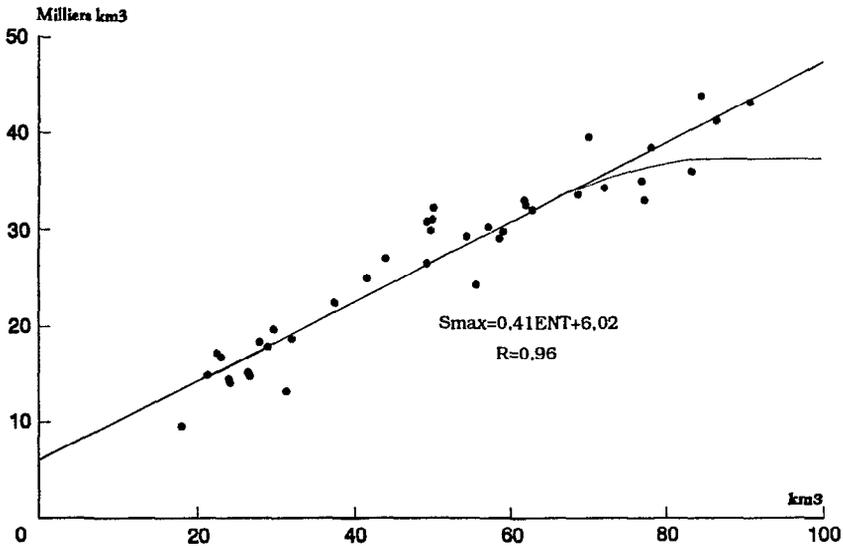
Corrélation entre T_b et Entrées



Corrélation entre $S_d > 4$ mois et Entrées



Corrélation entre S_{max} et Entrées



rappellent la caractéristique essentielle de la région, celle d'une formation oro-hydrographique "anormale" ou du moins peu courante en milieu continental. Un delta est en effet un dépôt d'alluvions apparaissant habituellement à l'embouchure d'un fleuve et la divisant en bras de plus en plus ramifiés. Le Delta Central correspond bien à ces différents critères puisqu'il est constitué par une forte accumulation de sédiments alluviaux au sein de laquelle les eaux du fleuve se ramifient pour se regrouper ensuite à la hauteur de Tombouctou.

Au sens géomorphologique, le mot "delta" ne désigne pas la totalité de la cuvette intérieure mais la seule partie amont correspondant aux espaces d'accumulation du système fluvial Niger-Bani, et s'arrête donc au niveau du lac Débo. En amont, les cours fluviaux et leurs défluent sont hydrologiquement actifs, ils continuent à transporter et à déposer des alluvions, ils présentent une dynamique spécifique de déplacement des chenaux et de comblement des cuvettes. L'ensemble est plat, entre l'altitude 272 m environ à Ké-Macina et 262 m au lac Débo. En aval, le fleuve sinue entre les cordons dunaires de l'erg de Niafouké qui se développe perpendiculairement au cours du Niger et auquel on attribue depuis Urvoy (1942) l'accumulation sédimentaire de la partie amont.

Dans cette étude sur la pêche, cette distinction géomorphologique n'est pas réellement pertinente. L'espace halieutique est engendré par la multiplication des chenaux, l'étendue des plaines inondables, la dissémination des mares et des lacs. Bien qu'il soit constitué de deux entités distinctes - le delta proprement dit et la région dunaire inondée - cet espace est continu et cohérent sur le plan hydrologique, écologique et social. Nous le traitons donc dans son ensemble.

Géographiquement, le Delta Central est défini par l'extension des eaux de crue : définition généralement acceptée, mais théorique et mouvante parce que l'importance de l'inondation change chaque année. *"Le plan des hautes eaux varie dans le lit du Niger, selon les années, de plus d'un mètre, la pente transversale des plaines étant insensible, cette oscillation entraîne des déplacements de rivage de plusieurs kilomètres"* (Gallais, 1967).

La délimitation de la zone deltaïque par une "ligne de rivage" inscrite sur les cartes est donc une indication pratique mais fautive le plus souvent. Elle est le résultat graphique d'une situation moyenne en période hydrologique abondante (cartes IGN, 1955-1959). L'extension maximale de l'inondation dépend de l'importance de la crue, elle est donc éminemment variable. Depuis une vingtaine d'années cette "ligne de

rivage" qui définit chaque année les limites physiques de la crue est de très loin plus réduite (cf. carte h.t. I).

• QUATRE RÉGIONS HYDROGRAPHIQUES

Nous distinguons pour l'ensemble précédemment défini, quatre grandes parties aux caractéristiques distinctes.

- Le "haut-delta" s'étend de Ké-Macina - qui est son entrée - à une ligne schématique Ténenkou-Kouakourou-Sofara.

L'essentiel du milieu hydrique s'organise autour des grands troncs hydrographiques permanents ou semi-permanents bien marqués : Bani, Souman Bani, Niger, Diaka, mayo Sogona.

Pour Gallais (1967), la dynamique dominante dans les années cinquante était l'ablation des matériaux par les grands cours fonctionnels du Niger et du Bani qui rongent leurs rives escarpées, et déblayent les dunes aplaties d'un erg méridional quasi disparu. Ce ne semble plus être le cas aujourd'hui. Les mesures de matières en suspension effectuées à l'entrée du Delta (à Ké-Macina sur le Niger et à Douna sur le Bani) indiquent la prépondérance des dépôts (Gourcy, comm. pers.).

Les chenaux sont larges et bien tracés, stabilisés entre de hautes berges constituées par les dépôts alluviaux anciens. Ceux-ci forment des levées massives, exondées en permanence, à dominante sableuse. À Diafarabé, à l'effluence du Niger et du Diaka, le fond du fleuve est coté à 265 m (ABN, 1984) ; le bourrelet de rive gauche en amont de l'effluence, à 272,50 m. soit plus de sept mètres de dénivelé avec le fond du fleuve. L'altitude des dunes aplaties de la rive ouest se situe entre 272 et 280 m.

Ces levées encadrent par endroits d'anciens tracés des cours principaux : c'est le cas au nord de Djenné, que le Bani a abandonné pour couler plus à l'est. La puissance ancienne de ces cours est marquée par les larges tressages des dépôts alluvionnaires successifs, les uns fossiles (l'ancien tracé du Bani cité plus haut, auquel se surimposent les méandres de minces chenaux actuels, les autres récents, en bordure immédiate des lits mineurs, alternant sur les rives concaves. Aucune indication de datation n'est actuellement disponible. En revanche, les grands cours d'eau actuels ont un tracé rectiligne, parfois coupé de coudes nets : c'est le cas du Bani à l'est de Djenné, et du mayo Sogona à Koa quand il s'écarte enfin de la vallée du Niger (cf. carte h.t. I).

Les chenaux secondaires sont peu nombreux, encore moins les effluents tertiaires visibles. L'inondation des grands cours d'eau se propage dans les inter-talus de leurs alluvions récentes et dans la plaine inondable par des trouées dans les bourrelets de berges. Gallais

estime la surface de ce delta amont à 7 200 km², dont 684 km² exondés en permanence, en 1967.

Depuis la réduction des débits du Niger et du Bani et des pluviométries locales, les grands effluents ne sont plus alimentés toute l'année, et le contraste avec la plaine s'accroît. Celle-ci n'est presque plus inondée, ou de façon très irrégulière, et seules les cuvettes profondes reçoivent l'inondation chaque année, quoique moins abondamment et moins longtemps qu'autrefois. Les superficies réellement et régulièrement inondées ne représentent plus que 1 500 km² environ. La pêche n'est d'ailleurs plus pratiquée dans le Djennéri et certains villages de la plaine voyant leurs puits s'assécher ont dû se déplacer.

- *Le "delta moyen"* s'étend en aval du précédent, entre la courbe Ténehkou-Kouakourou-Sofara et approximativement une ligne droite joignant Konna sur le Niger à Toguéré-Koumbé sur le Diaka.

C'est l'espace de l'enchevêtrement des effluents, des chenaux minuscules, des mares et des grandes cuvettes de la plaine inondable, dans lequel accumulation et ablation s'équilibrent sur de courtes distances (Gallais, 1967). Les grands cours permanents et semi-permanents perdent leur puissance, ils se subdivisent en bras innombrables, sans hiérarchisation stable. Les chenaux divaguent en méandres (notamment à l'est du Diaka), à moins qu'ils n'empruntent en s'y adaptant plus ou moins (mayo Donguel, mayo Dembé), l'ancien passage rectiligne du cours principal quand celui-ci coulait plus à l'ouest qu'aujourd'hui. Dans ce secteur, seul le Niger conserve sa morphologie longitudinale régularisée.

En effet, à partir des environs de Mopti, le Niger présente des différences hydro-morphologiques qu'il nous a été possible d'identifier au cours d'une campagne d'échosondage destinée à repérer les bas fonds du fleuve entre Ké-Macina et le lac Débo. Jusqu'à Mopti, les plus bas fonds se situent toujours vers la rive concave des méandres. En aval, les fosses les plus profondes sont disséminées le long du cours aussi bien dans ses portions rectilignes que dans les coudes qu'il peut former. En outre, ces plus grands fonds se situent aux endroits exacts où ils ont été décrits en 1906 par l'enseigne de vaisseau Lefranc, alors qu'en amont la distribution des fonds a été profondément remaniée depuis quatre-vingt ans. Les fosses situées en aval de Mopti ne résultent donc pas de la dynamique de déplacement des bancs de sable mais semblent correspondre à des irrégularités d'un plancher rocheux qui paraît tout proche.

En face de Nantaka, sur la rive droite du Niger, des mesures planimétriques nombreuses et détaillées ont été faites (fig. 19). Le contact entre la zone hydromorphe et la terre ferme (bien indiquée par le piquetage des *Acacia albida* du système agricole pluvial) se

situe exactement sur la courbe de niveau 267 mètres (ABN, 1984).

La superficie de ce "delta moyen" est estimée par Gallais à 8 300 km², dont 370 km² exondés en permanence. Actuellement, l'ouest de la plaine reçoit toujours de l'eau lors de la crue mais la superficie réellement inondée n'est plus que de 5 000 km² environ.

Si les densités de population restent fortes, organisées en gros villages sur le Diaka, le peuplement y est nettement moins intense que dans le haut-delta. On trouvait même ici un "centre vide", pays de cuvettes profondes, où la hauteur de l'eau excluait la riziculture et le stationnement prolongé des troupeaux. Actuellement, c'est la zone la moins touchée par l'abaissement des eaux : les superficies inondées y restent vastes et contiguës, les profondeurs autorisent la riziculture et conservent les bourgoutières. Mieux même, l'abaissement du niveau de l'inondation a récemment "ouvert" à la riziculture les cuvettes de ce secteur.

- *Le "bas delta"* est la zone des dépôts alluviaux et des colmatages à proximité des lacs centraux Walado, Débo et Korientzé qui constituent de vastes bassins de décantation (environ 600 km² aux hautes eaux). Le Niger se subdivise en bras multiples, sur sa rive droite et sur sa rive gauche.

À vrai dire, la perte de compétence n'est pas seule en cause : il rencontre, au niveau de Bouna, un barrage constitué par le seuil rocheux qui prolonge vers l'ouest les grès de Bandiagara. Les mayo de rive gauche se subdivisent ainsi que le Diaka, qui disparaît en tant que cours principal. Les chenaux sont incertains, l'eau empruntant tel tracé ou tel autre au gré des comblements et des bouchons d'herbe. Les méandres sont la règle. On ne trouve plus ici les grands tracés bien marqués par le dépôt régulier des alluvions. Ceux-ci se font sur toute la surface de la plaine, où la végétation piège les particules, où les cuvettes se comblent et s'exhaussent, se remplissent à leur tour de végétation, et piègent à leur tour les alluvions. C'est le cas du Walado et de la rive sud du Débo. Dans ce dernier, en outre, les bouches permanentes ou semi-permanentes du Niger et du mayo Dembé déposent leur charge en longues digitations littorales. Cependant, les mesures de matière en suspension effectuées à la sortie du lac Débo (à Akka sur l'Issa-Ber et à Awoye sur le Bara-Issa) indiquent une augmentation des transports dans le secteur aval par rapport au secteur amont déjà cité.

Dans les années cinquante, la superficie de cette aire était évaluée (Gallais, 1967) à 3 900 km², dont 142 km² de buttes exondées. Actuellement, l'inondation couvre régulièrement environ 2 250 km². Ici, les tertres ne sont plus de hauts bourrelets de berge, mais les dunes de l'ouest qui n'ont pas été déblayées par l'érosion fluviale, et dont quelques bandes s'insinuent dans le Delta. L'abaissement du niveau des eaux a restreint les surfaces inondées de la frange occidentale, sur la rive gauche du Diaka, et fait émerger plus dura-

blement des tertres plus nombreux. D'importantes superficies sont désormais émergées dans la région des cuvettes moyennes de Dialloubé et Ouro-Alfaka.

Les lacs sont très peu profonds (moins d'un mètre en moyenne à l'étiage (Lefranc, 1906) ; leur plancher s'abaisse sans solution de continuité avec la plaine inondable environnante.

- *Le "nord dunaire"* est aussi dénommé "erg de Niafouké" et "erg inondé". Outre que la mise en place des formes les plus visibles est d'origine éolienne, sa localisation septentrionale donne à cette zone des caractères différents des précédentes : le climat est semi-aride ; les pluies sont rares (moins de 200 mm par an), les apports fluviaux autres que ceux du Niger sont nuls, l'évaporation est intense.

Ici, la structuration morphologique n'est plus fondée sur l'orientation sud-nord du système fluvial, mais sur l'entrecroisement de cette orientation, toujours puissante, avec celle, perpendiculaire, des dunes de l'erg. La rive nord du lac Débo et les rives du lac Korientzé sont soulignées par les premières barres d'un système très régulier, dont les dos sableux ont entre deux et trois kilomètres de largeur - et quelquefois 80 km de longueur -, et les bas-fonds argileux les mêmes proportions. La différence d'altitude entre les points locaux les plus hauts et les plus bas est de 6 à 9 mètres : à Roudé, près de Saraféré, le fond du mayo Doyo est coté à 258,26 m, le point le plus élevé de la dune

qui le domine à 267,59 m. À Saraféré, le Bara-Issa est coté à 257,43, la dune de rive gauche à 265,30 (ABN, 1984).

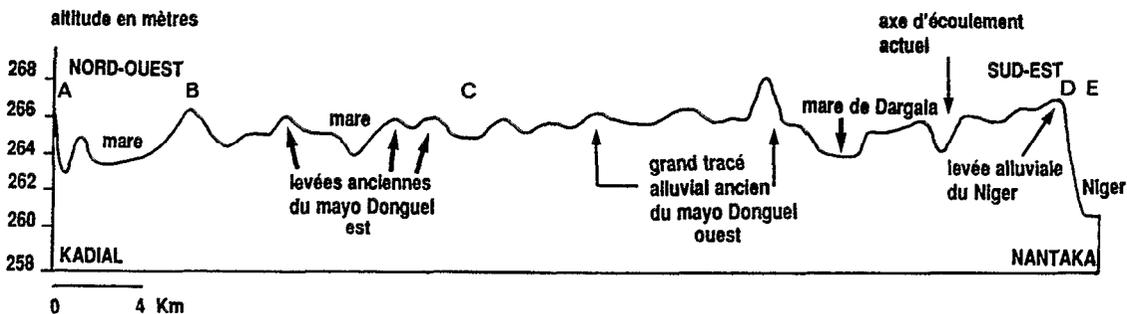
Les dunes paraissent donc constituer un barrage important, mais les eaux fluviales s'y sont insinuées avec puissance : à Saraféré les alluvionnements en bordure du Bara-Issa sont bien marqués ; à proximité de Sa, les traces d'anciens écoulements restent visibles (fig. 20). Les eaux ont envahi les bas-fonds longitudinaux, en s'écoulant vers l'est où elles ont rempli de grands lacs successivement alignés (Aougoundou, Niangaye, Do, Garou, Aribongo, d'une superficie totale de 800 km² environ) et vers le nord où elles rejoignent le cours principal du Niger (l'Issa-Ber) en se frayant un passage en "cluses" à travers les dunes. La superposition des deux structures donne aux tracés hydrographiques à la fois leur rectilinéarité et leurs coudes à angle droit. Ces baïonnettes multiples et ces détours allongent les tracés, augmentent l'évaporation, réduisent la compétence. Les chenaux sont encombrés de bancs de sable et paraissent de moins en moins fonctionnels. Les lacs de rive droite ne sont plus alimentés depuis plusieurs années ; le Kolikoli ne coule qu'une partie de l'année ; le Bara-Issa n'est plus navigable en étiage.

L'Issa-Ber a un cours relativement régularisé en bordure des schistes de Goundam à l'ouest. Des émissaires

FIGURE 19

Coupe transversale Nantaka-Kadial, avec altitudes et repères topo-morphologiques de la plaine (ABN, 1984, d'après clichés aériens 1971 à 1/50 000).

La coupe topographique indique les rapports d'altitude dans la plaine inondable entre le système du Niger (Nantaka) à l'est et les cuvettes centrales (Kadial) à l'ouest. Elle est à peu près rectiligne et orientée sud-est nord-ouest, en suivant approximativement le tracé de la piste entre le village de Nantaka et celui de Kadial. Les altitudes les plus basses correspondent à des mares. A (Kadial) et B sont des buttes isolées, d'origine naturelle ou réhaussées par un habitat prolongé (la butte B n'est pas occupée). Les secteurs remarquables sont ceux des cours anciens des mayo Donguel est et mayo Donguel ouest : la coupe traverse ce dernier au niveau d'une confluence/déflueuse ancienne où le "tressage" des talus et bas-fonds étroits est encore visible sur les clichés aériens. Cet ancien cours important, peut-être occupé autrefois par le cours principal dans le prolongement duquel il se trouve (mayo Kotaba à Ouro-Modi, puis continué par le mayo Dembé) est maintenant parcouru sans connexion structurale visible par le chenal dépourvu d'écoulement du mayo Donguel. En C, la coupe traverse le méandre d'un autre petit chenal, fonctionnel à la date du cliché (1971), sans connexion visible, lui non plus, avec le système ancien. D est le bourrelet de berge de rive gauche du fleuve Niger. E est la cote de l'échelle de crue placée au pied de la berge.



nombreux alimentent les lacs de rive gauche et les sillons inter-dunaires de sa rive droite (Tomi, Dioni). Le Bara-Issa se fraie un passage contourné entre les dunes de l'erg de Niafouké et reçoit le Kolikoli, lui-même émissaire des lacs Débo et Korientzé. À la sortie des lacs centraux, les émissaires sont à 259 mètres d'altitude. À Diré, le lit du fleuve est à 257 mètres.

Sur la rive gauche de l'Issa-Ber, le système dunaire recouvre en partie les formations précambriennes affleurantes du massif de Goundam et les lambeaux de Continental terminal de la région comprise entre le lac Tanda et le lac Faguibine. Ces formations surgissent sous forme de petites collines et de plateaux escarpés, et culminent entre 300 et 350 mètres d'altitude. Des failles de direction Nord-Sud et de direction Ouest-Sud-Ouest Est-Nord-Est compartimentent des blocs entre lesquels les inondations du fleuve se répandent en lacs : ce sont les lacs dits "de rive gauche", Tanda, Kabara, Tagadji, Kabara, Oro, Fati qui, contrairement aux lacs de rive droite, étaient tous en communication directe avec le fleuve principal aux périodes de plus hautes crues.

Plus au nord, le système des lacs Télé, Gouber et Faguibine, qui communiquent entre eux, était alimenté par le cours alternatif du Tassakant ("Marigot de Goundam") et du "Marigot de Bourem". Aux plus fortes crues des périodes récentes les plus humides, les eaux excédentaires du système Télé-Faguibine se déversaient en outre dans le système des Daouanas. L'ensemble des lacs de rive gauche représentait, aux périodes les plus abondantes, une superficie d'environ 1 200 km², dont la moitié pour le seul lac Faguibine.

Aujourd'hui, aucun de ces lacs n'est plus alimenté régulièrement, sauf artificiellement : les effluents qui les alimentent ont été recreusés ou pourvus de vannes pour contrôler l'entrée et la sortie de l'eau : c'est le cas au lac Oro, où se sont installées des cultures de décrue, et plus récemment au lac Tanda, avec le même objectif.

Les principaux types de milieux du système fluvial

L'écosystème fluvial comporte trois grands types de milieux : les milieux permanents que sont les lits mineurs du Niger et de ses affluents, les extensions temporaires ou zones inondables et les lacs.

• LE LIT DES FLEUVES

Les quelques rappels qui ont été donnés de l'évolution du cours du Niger depuis le début du Quaternaire montrent bien que le fleuve est en constante évolution, tout comme les poissons qu'il héberge. Cette

évolution est à considérer avec attention dans les études écologiques du Delta Central puisqu'elle indique qu'à terme les milieux qui le composent devraient progressivement disparaître. L'abaissement du seuil de Tossaye, l'importance croissante du seuil de Djin-Djin provoqueront une raréfaction progressive de l'inondation du marigot de Goundam et du lac Faguibine dont on observe d'ailleurs, malgré les travaux entrepris pour retarder cette évolution, une mise en eau de plus en plus rare et irrégulière depuis le début du siècle. Dans le cours même du Niger, le seuil de Tondifarma devrait progressivement favoriser le détournement des eaux vers le Bara-Issa aux dépens du lac Débo et de l'Issa-Ber. Le cours du fleuve, en poursuivant son lent cheminement vers l'est devrait progressivement se simplifier et perdre la majeure partie des annexes qui font sa richesse actuelle (Brunet-Moret *et al.*, 1986). Il ne s'agit évidemment pas seulement des conséquences de l'actuel épisode de sécheresse mais d'une tendance à long terme qui peut cependant être accélérée ou retardée selon les aménagements que l'on fera subir au cours du fleuve.

Les eaux des lits mineurs sont relativement turbides et pauvres en substances dissoutes. Les sables très abondants forment des bancs stériles et mouvants ne recelant aucune ressource alimentaire. À l'étiage, les principales ressources trophiques d'origine aquatique résident dans les zones profondes où une faune d'invertébrés colonise les débris organiques accumulés par le remous et dans les herbiers de bordure qui se développent essentiellement dans les eaux peu profondes, de bras mort ou d'entrée de marigots, où des accumulations terrigènes ou vaseuses leur permettent de prospérer. Il convient également de noter l'abondance des mollusques et plus particulièrement de l'huître d'eau douce *Aetheria elliptica* qui forment des bancs. Dans les zones rocheuses, essentiellement vers le lac Débo et entre Niafouké et Diré, "les roches sont nues ou couvertes d'une maigre végétation aquatique qui s'agrippe dans les fentes (...). Une algue verte *Spirogyra* setiformis est très commune" (Daget, 1954 b). À ces ressources d'origine aquatique, il convient d'ajouter les graines et insectes qui, tombés dans l'eau, sont consommés par les poissons.

À cette pauvreté relative des eaux fluviales permanentes s'oppose la grande richesse des milieux temporaires.

• LES ZONES INONDABLES

En année de "bonne crue" (cf. fig. 7), plus de 20 000 km² de plaine alluviale sont inondés par les débordements du fleuve, ce qui place le Niger au troisième rang africain après le Nil et le Chari. La richesse du Delta résulte de la très forte productivité

FIGURE 20 : l'eau et les dunes entre Issa-Ber et Bara-Issa.

D'après photographies aériennes, 1974, et le terrain.

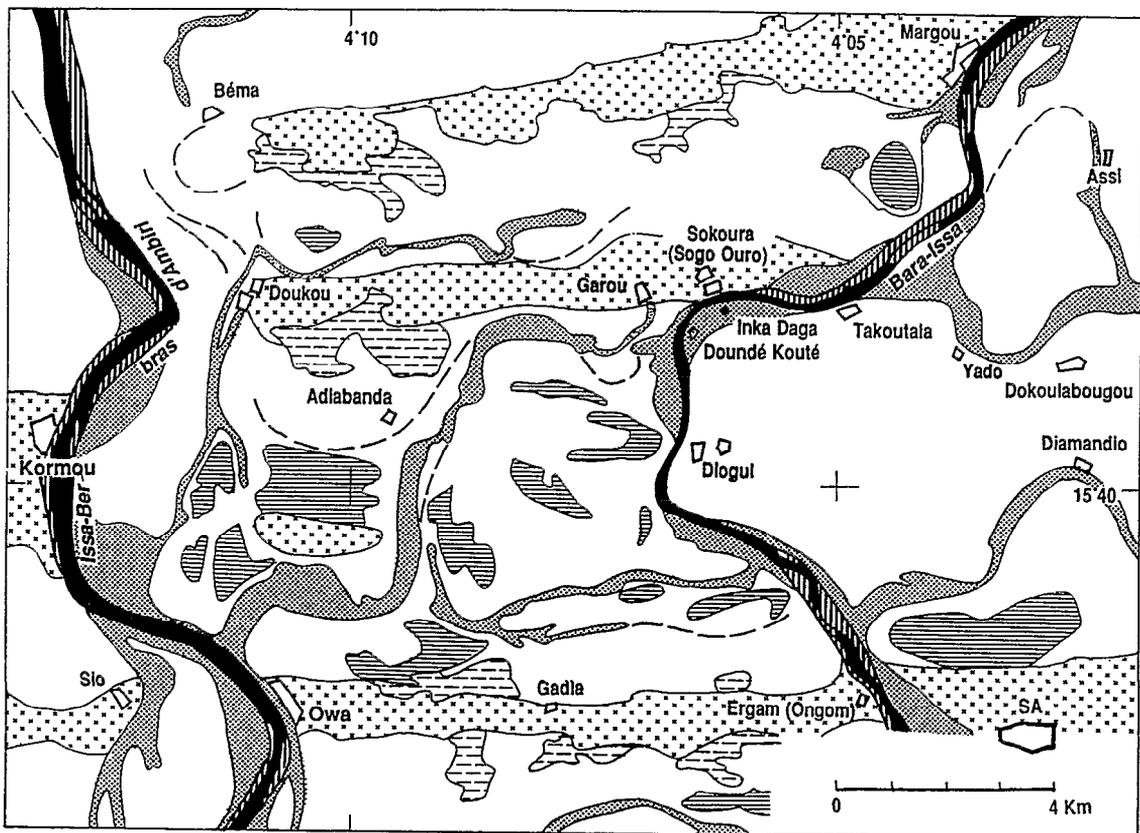
La situation actuelle (1980-1992) :

- Surfaces encore en eau au maximum d'étiage (mai)
- ▨ Lits majeurs fonctionnels en hautes eaux
- ▩ Surfaces inondées par connexion directe (occurrences devenues irrégulières et rares)

La situation ancienne (1955-1965)

- ▨ Surfaces inondées lors des plus fortes crues ou pluviométries (bas-fonds interdunaires)
- ▨ Aires hydromorphes au pied des dunes (inondation rare)
- Axes d'anciens chenaux non fonctionnels, même en forte crue

- ⋯ Dunes exondées en permanence
- Bas de pentes (champs et pâtures)
- ◡ Villages et campements



de ce type de milieu. Les processus qui entrent en jeu peuvent très schématiquement être résumés de la façon suivante.

Pendant la saison sèche, la couverture végétale qui s'est développée pendant les pluies et l'inondation est consommée par les troupeaux ou meurt. Elle est plus rapidement et plus complètement recyclée qu'elle ne le serait en milieu aquatique.

Pendant les pluies qui précèdent les crues, les sels nutritifs ainsi disponibles sont rapidement mobilisés et une végétation abondante se développe.

Lorsque la crue arrive, le développement végétal s'accompagne d'un développement de micro-organismes végétaux et animaux qui trouvent sur les tiges des plantes le support qui convient à leur prolifération. Les peuplements de zoo et phytoplanctons s'y développent également, favorisés par l'abondance des nutriments, la transparence des eaux et la faiblesse ou l'absence de courants. Les poissons viennent alors consommer ces micro-organismes libres ou fixés, certains végétaux, la faune et la flore benthique, ainsi que les insectes terrestres que la flore herbacée abritait et qui se sont laissés surprendre par l'arrivée des eaux de crue.

La productivité de ces herbiers est considérable. Welcomme (1979) indique des productions annuelles de 11 à 33 t/ha pour des herbiers flottants à *Eichhornia crassipes* et cite des estimations de 10 à 20 t/ha pour des radeaux flottants à papyrus. La végétation émergente des zones vaseuses peu profondes (*Typha*, *Scirpus*, *Phragmites*, etc.) des zones inondées est considérée par Westlake (1963) comme l'une des associations les plus productives avec un taux annuel supérieur à 75 t/ha.

L'importance écologique des herbiers est majeure par la structuration du milieu aquatique en sous-ensembles diversifiés (herbiers de plantes émergées, flottantes ou immergées) (fig. 21). Par ailleurs, on sait que les végétaux contribuent à l'épuration des eaux en retenant les substances nutritives (Ca, K, N combiné, ...) par assimilation directe ou encore par adsorption sur des composés inorganiques tels que CaCO₃, produits par la photosynthèse. En outre, ils favorisent la sédimentation des argiles. Les zones inondées constituent en effet de grands décanteurs. Ainsi, la plaine d'inondation du Nord Cameroun reçoit avec les eaux de crue près de 50 % des matériaux détritiques hérités de l'érosion du haut bassin et en restitue moins de 18 %. Il en est de même pour les sels dissous dans les eaux de crue. Ces dernières perdent 38 % de silice, 14 % de magnésium, 11 % de calcium etc. au cours de leur traversée. Elles gagnent en revanche 6 % de potassium et contribuent ainsi à enrichir les eaux fluviales (Gac, 1979). Ces dernières s'enrichissent également du drift planctonique et benthique entraîné par les eaux de décrue.

Il importe de souligner ici que le faciès de ces superficies inondables n'est pas homogène, loin s'en faut. En amont du lac Débo, la vaste plaine sédimentaire qui s'étend entre Niger et Diaka est couverte de nombreuses dépressions qui forment autant de mares d'importance variable à la décrue. Elle est également entaillée d'anciens bras, plus ou moins larges, plus ou moins colmatés, plus ou moins anastomosés en de véritables réseaux, tout particulièrement au sud du lac Walado. Le même faciès se retrouve, atténué, dans le Djennéri. Au nord du lac Débo, en revanche, l'erg fixé impose aux marigots des tracés parallèles ou en baïonnette. Ces dépressions interdunaires, dont certaines alimentaient les lacs de la rive droite à la suite de parcours compliqués, présentent une grande complexité hydrologique.

• LES LACS

Les lacs du Delta Central sont, pour la plupart, actuellement asséchés. Cependant, la situation actuelle n'est que transitoire puisque, d'une part des périodes de plus grande humidité réapparaîtront tôt ou tard et que, d'autre part, certains aménagements sont actuellement envisagés voire même réalisés pour permettre la remise en eau de certains d'entre eux (lacs Tanda et Kabara). Ils sont donc, eux aussi, susceptibles d'influer de façon notable sur la dynamique des populations ichtyologiques.

Lorsqu'ils sont en eau, les lacs du Delta Central constituent, avec le lit mineur, les milieux permanents où se regroupent les poissons à la saison sèche. Leur faible profondeur leur confère des propriétés communes aux lacs plats (cf. Lévêque et Quensièrre, 1988 et Bénech et Quensièrre, 1987 pour revue) qui en font des milieux beaucoup plus riches que le fleuve. Ils offrent donc une capacité d'accueil bien plus élevée.

Leur faible profondeur contribue à leur instabilité mais également à une forte productivité. Cette dernière résulte de l'absence de stratification durable des eaux, voire de l'absence de toute stratification. L'ensemble de la masse d'eau est brassée par l'action des vents et cette circulation verticale favorise la pénétration en profondeur de l'oxygène et la remontée des éléments minéraux vers la zone euphotique où ils sont utilisés. Les lacs plats favorisent donc le développement d'une flore macrophytique et algale importante à laquelle s'associe une faune diversifiée. Ils offrent ainsi toute l'année à l'ichtyofaune des ressources qui sont rares dans le lit mineur à l'étiage. Les lacs contribuent donc à accroître l'importance des stocks d'étiage ainsi qu'à améliorer la condition des poissons qui y ont trouvé refuge.

À titre de comparaison, le lac artificiel de Maga, installé au Nord Cameroun dans une plaine d'inondation comparable à celle du Delta permet des productions halieutiques supérieures à 150 kg/ha.an. On peut

donc penser que les aménagements actuellement envisagés pour des raisons agro-pastorales seront également très profitables à l'économie halieutique du Delta.

Les phytocénoses aquatiques*

Nous terminerons ce panorama des milieux deltaïques par une présentation des principales phytocénoses aquatiques en ne prenant en compte que les macrophytes (végétaux visibles à l'œil nu). Ceux-ci couvrent la plus grande partie des plaines inondables jusqu'à une profondeur maximale d'inondation de quatre mètres environ. L'inondation de ces plaines est temporaire et peut durer jusqu'à huit mois par an pour les régions les plus basses.

Trois études antérieures proposent une typologie floristique des plaines d'inondation du Delta Central : Demange (1970 et 1972), Boudet (1972) et Hiernaux (1982). D'après ces travaux, le remplacement d'une communauté par une autre dépend principalement de la profondeur maximale et de la durée de l'inondation (fig. 22).

Nos propres observations, réalisées en 1990 et 1991, nous ont permis de retrouver certaines des communautés décrites précédemment que nous avons regroupées en trois grands ensembles. Par ordre d'intensité d'inondation décroissante on distingue les bourgoutières à *Echinochloa stagnina*, les oryzaies à *Oryza longistaminata* et les vétiveraies à *Vetiveria nigriflora*. Nous distinguons en outre, deux communautés végétales non décrites précédemment :

- la mare à nénuphars (*Nymphaea spp.*) qui se situe du point de vue de l'intensité d'inondation entre celui de la bourgoutière et celui de l'oryzaie ;

- la forêt à *Acacia kirkii*, communauté autrefois répandue mais devenue rare en raison de la forte demande en bois dans le Delta.

Dans les paragraphes suivants nous indiquerons les principales caractéristiques floristiques, phénologiques et écologiques de phytocénoses. Nos observations concernant la composition floristique sont présentées dans le tableau 8.

• LES PRINCIPALES PHYTOCÉNOSES

• Bourgoutières

Cette phytocénose est généralement largement dominée par une espèce : *Echinochloa stagnina* (*bour-*

gou). La croissance du *bourgou* est en phase avec la montée des eaux et le port dressé de la plante est rendu possible par le caractère flottant des tiges. Une autre espèce herbacée à tige flottante, *Vossia cuspidata*, domine par endroits sous forme de taches de quelques centaines de mètres carrés ou de ceinture en bordure de la phytocénose. La diversité floristique de cette communauté est faible : cinq espèces sont abondantes ou fréquentes. Le recouvrement des hydrophytes libres à feuilles immergées (*Utricularia inflexa* et *Utricularia reflexa*) varie fortement d'un site à l'autre (moins de 5 % à plus de 75 %). La fructification du *bourgou* commence généralement à la fin de la montée des eaux (octobre dans le lac Walado).

La hauteur d'eau maximale (à l'étalement) est comprise entre 2 et 4 mètres. L'inondation dure généralement 6 à 7 mois (fin juillet à janvier dans le Walado).

• Mares à nénuphars

Les hydrophytes enracinées à feuilles flottantes dominent et sont principalement représentées par les espèces du genre *Nymphaea*. Dans la région du Walado, *Nymphaoides indica* et *Nymphaoides ezannoi* dominent localement (sous forme de petites taches de quelques centaines de mètres carrés ou de zones plus étendues pouvant atteindre un hectare). À l'étalement, le recouvrement des hydrophytes enracinées à feuilles immergées (*Ceratophyllum spp.*, *Eichornia natans*, ...) augmente, en particulier dans les sites où la réduction de la turbidité est marquée.

La hauteur d'eau maximale (à l'étalement) est comprise entre 1,2 et 1,8 mètre. L'inondation dure environ 5 mois (août à décembre aux environs du Walado).

• Oryzaies

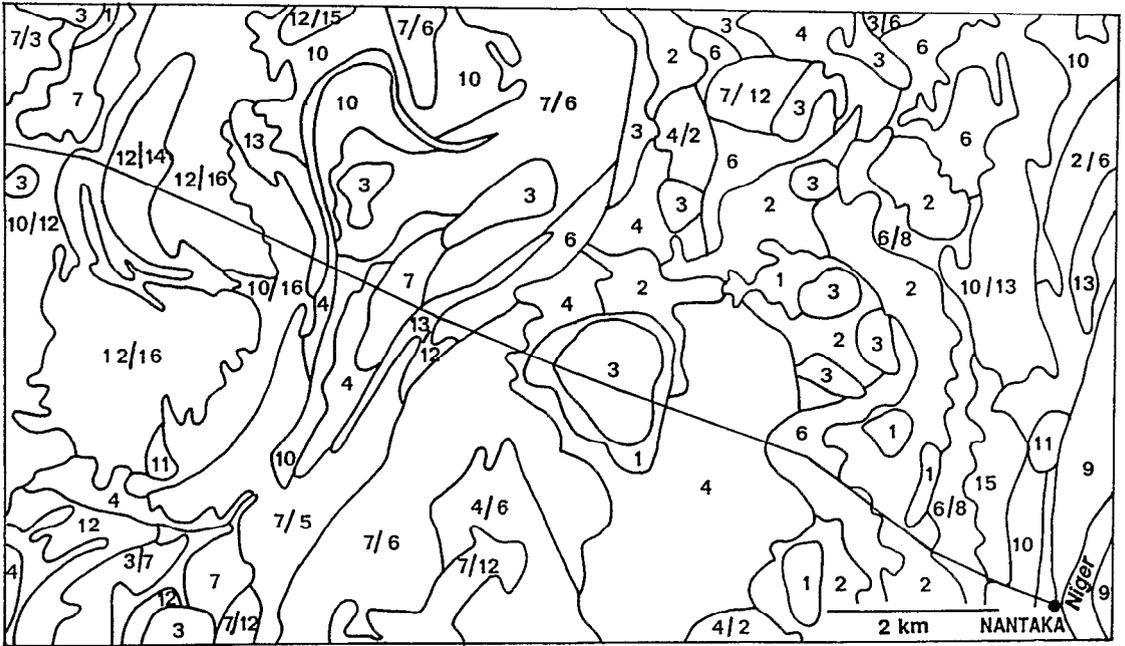
Le riz sauvage vivace, *Oryza longistaminata*, domine largement (recouvrement toujours supérieur à 75 %). D'autres héliophytes généralement annuelles sont présentes de manière diffuse : *Melochia corchorifolia*, *Panicum subalbidum*, *Acroceras amplexans*, *Cyperonia palustris*, ... La fructification du riz vivace est plus tardive que celle du *bourgou*. Elle commence généralement à la décrue ou après l'exondation (novembre-décembre dans la région du Walado). Quand la hauteur d'inondation est particulièrement faible (inférieure à 0,5 mètre), le riz sauvage peut ne pas fleurir certaines années. Ce phénomène a déjà été observé par Hiernaux et Diarra (1986).

La hauteur d'eau maximale (à l'étalement) est comprise entre zéro et un mètre. L'inondation peut durer jusqu'à quatre mois (septembre à décembre aux environs du Walado). Les oryzaies sont fréquemment défrichées pour la culture du riz (*Oryza sativa* et *Oryza glaberrima*).

* Jean WUILLOT

FIGURE 21 : la variété des unités végétales.

La région de Nantaka-mayo Donguel, d'après Hiernaux 1982, planche Mopti.



Végétation hygrophile des plaines d'inondation sur prairies régulièrement inondées et mares :

- 1 - Bourgoutières à *Echinochloa stagnina* et *Vossia cuspidata* : 6 à 7 mois d'inondation, entre 1,5 à 2,8 m. d'eau.
- 2 - Orizaies à *Oriza longistaminata* (riz sauvage) : 4 à 5 mois d'inondation, entre 0,6 et 1,5 m. d'eau.
- 3 - Vétiveraies très basses à *Vetiveria nigritiana* et *Ludwigia ascendens* des bas-fonds et des mares : 6 à 7 mois d'inondation, entre 1,5 et 2,8 m. d'eau
- 4 - Vétiveraies basses à *Vetiveria nigritiana*, *Oriza longistaminata*, *Eragrostis barteri* : 4 à 5 mois d'inondation, entre 0,6 et 1,5 m. d'eau.

Formations des savanes inondables, à inondation moins intense ou moins régulière que précédemment :

- 5 - Eragrostaie haute à *Eragrostis barteri* et *Andropogon canaliculatus* : inondation nulle ou irrégulière, sous 0,3 à 0,6 m. d'eau.
- 6 - Vétiveraies moyennes, savanes à *Hypparrhenia rufa*.
- 7 - Vétiveraie haute à *Vetiveria nigritiana* et *Andropogon gayanus* des zones exondées ou sous inondation très irrégulière.
- 8 - Formations herbacées à *Hyperthelia dissoluta*, *Sporobolus spicatus*, *Chloris gayana*.

Formations des talus de berges et levées alluviales, exondés en permanence :

- 9 - Formations herbacées à *Echinochloa pyramidalis* et *Andropogon gayanus*.
- 10 - Formation arborée à *Diospyros mespiliformis*.
- 11 - Levée alluviale anthropisée (village ou ancien village).

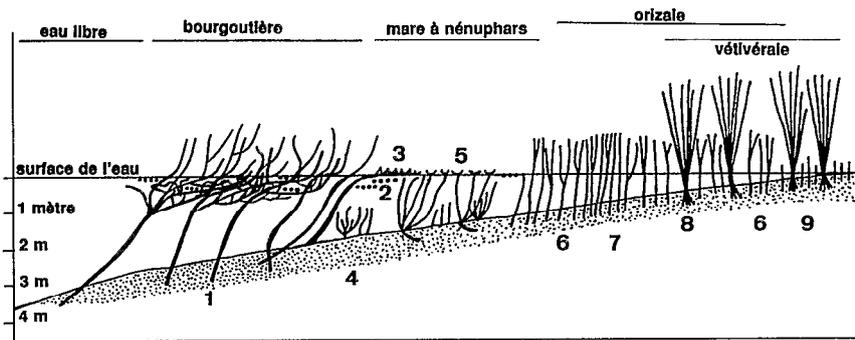
Savanes exondées, herbeuses, arbustives et arborées :

- 12 - Savane herbeuse à *Panicum anabaptistum*.
- 13 - Savane arbustive à *Acacia sieberiana*.
- 14 - Savane arbustive à *Piliostigma reticulatum*.
- 15 - Savane arborée à *Acacia nilotica*, *Sporobolus helvolus*.
- 16 - Savane arborée à *Mitragyna inermis*, *Panicum anabaptistum*.

On a représenté l'axe de la coupe topographique de la figure 19.

FIGURE 22 : coupe transversale schématique d'une plaine inondée à l'étalement dans le Delta Central du Niger.

- 1 - Hélophytes vivaces à tiges flottantes : *Echinochloa stagnina*, *Vossia cuspidata*.
 - 2 - Hydrophytes libres à feuilles immergées : *Utricularia inflexa*, *Utricularia reflexa*.
 - 3 - Hydrophytes enracinées à tiges flottantes : *Aeschynomene crassicaulis*, *Neptunia oleracea*.
 - 4 - Hydrophytes enracinées à feuilles immergées : *Ceratophyllum sp.*, *Eichornia natans*, ...
 - 5 - Hydrophytes enracinées à feuilles flottantes : *Nymphaea lotus*, *Nymphaea sp.*, *Nymphoides indica*, *Nymphoides ezannoi*.
 - 6 - Hélophyte vivace : *Oriza longistaminata*.
 - 7 - Hélophytes annuelles : *Acroceras amplexans*, *Melochia corchorifolia*, *Panicum subalbidum*, *Caperonia palustris*.
 - 8 - Hélophyte vivace cespiteuse : *Vetiveria nigriflora*.
 - 9 - Hélophytes vivaces non cespiteuses : *Brachiaria mutica*, *Cynodon dactylon*.
- Remarque : sur cette figure, nous n'avons pas représenté les cultures : rizières à *Oryza sativa* et *Oryza glaberrima*. Ces rizières se trouvent généralement à la place de l'orizaie.



• Vétiveraies

Cette phytocénose est dominée par deux espèces : le vétiver, *Vetiveria nigriflora*, qui forme de grosses touffes caractéristiques et le riz vivace (*Oryza longistaminata*). Les touffes de vétiver forment un peuplement plus ou moins dense dont le recouvrement varie entre 50 et 100 %. Le riz vivace est particulièrement abondant dans les zones les plus profondes (transition avec l'orizaie). D'autres espèces absentes ou rares dans les phytocénoses plus profondes, sont fréquemment observées : *Cynodon dactylon*, *Brachiaria mutica*, *Mimosa pigra* et *Ipomoea aquatica*.

La hauteur d'eau maximale (à l'étalement) est comprise entre 0 et 0,6 mètre. L'inondation peut durer jusqu'à 2 mois (mi-octobre à mi-décembre aux environs du Walado). Les vétiveraies ne sont pas présentes dans tous les sites. Quand elles le sont, elles se trouvent toujours à une profondeur moindre que l'orizaie.

• Forêts inondées à *Acacia kirkii*

À l'heure actuelle, il n'y a guère plus de trois ou quatre forêts de quelques dizaines d'hectares dans tout le Delta Central. Le recouvrement en *Acacia kirkii* est proche de 100 % et les autres espèces sont rares. Ces forêts ont une importance capitale pour l'avifaune (les oiseaux utilisent les branches des arbres comme dortoir ou nichoir).

Dans la région du Walado (forêt de Dintaka), la hauteur d'eau maximale (à l'étalement) est d'environ 1 mètre.

• USAGE ET ÉVOLUTION RÉCENTE DE LA VÉGÉTATION DES ZONES INONDÉES

Pendant la crue, les principales activités humaines dans les plaines inondées envahies par la végétation sont la pêche (pose de filets maillants dans les mares à nénuphars ou dans les chenaux des bourgoutières, pose de nasses dans les vétiveraies ...); la récolte des fruits pour l'alimentation (bourgou, riz vivace et nénuphars); l'élevage (fauche, pâture); le faucardage des oryzaies (en vue de l'implantation de nouvelles cultures de riz); et l'entretien des rizières cultivées (élimination des adventices, entretien des diguettes contre les poissons rizophages, effarouchement des oiseaux granivores lors de la fructification du riz).

Depuis une vingtaine d'années, la sécheresse qui sévit en Afrique Occidentale se traduit par une réduction de la durée des crues, une diminution de la hauteur maximale des crues et une augmentation de la variabilité inter-annuelle de la hauteur de crue (Cissé et Gosseye, 1990). Ces variations hydrologiques ont bien entendu entraîné des changements, les plus marqués semblant être les suivants :

TABLEAU 8 : composition floristique des phytocénoses dans les plaines inondées du Delta Central du Niger.

Pour chacune des phytocénoses, les observations ont été effectuées en 1990 sur 5 sites et à deux périodes différentes: à la montée des eaux (août, septembre) si la phytocénose était inondée ainsi qu' à l'étalement ou au début de la décrue (octobre, novembre).

Type biologique	Phytocénoses ----->	Bourgoutière			Mare à nénuphars			Orizaie			Vetiveraie		
	Fréquence-Abondance----->	A	R	V	A	R	V	A	R	V	A	R	V
Hélophytes herbacées	Recouvrement global	5			1,2			5			4,5		
	<i>Echinochloa stagnina</i>	X				X			X				
	<i>Vossia cuspidata</i>		X										
	<i>Oryza longistaminata</i>					X		X			X		
	<i>Acroceras amplexans</i>								X				
	<i>Aeschynomene sp. *</i>								X				
	<i>Melochia corchorifolia</i>								X				
	<i>Panicum subalbidum</i>								X				
	<i>Vetiveria nigrifolia</i>								X			X	
	<i>Cyperon palustris</i>								X				X
<i>Cynodon dactylon</i>												X	
<i>Brachiaria mutica</i>												X	
Ligneux	Recouvrement global	0			0,1			0,1			0 à 2		
	<i>Mimosa pigra</i>												X
Hydrophytes enracinées à feuilles immergées	Recouvrement global	0			0 à 5			0 à 3			0		
	<i>Ceratophyllum sp.</i>						X			X			
	<i>Eichornia natans</i>						X			X			
Hydrophytes libres à feuilles immergées	Recouvrement global	0 à 5			0 à 4			0 à 2			0,1		
	<i>Utricularia inflexa</i>			X			X		X				
	<i>Utricularia reflexa</i>			X		X							
Hydrophytes enracinées à feuilles ou tiges flottantes	Recouvrement global	0,1			2 à 5			0 à 2			0,1		
	<i>Aeschynomene crassicaulis</i>		X			X							
	<i>Neptunia oleracea</i>					X							
	<i>Nymphaea lotus</i>				X								
	<i>Nymphaea sp. **</i>				X				X				
	<i>Nymphoides indica</i>						X						
	<i>Nymphoides ezannoi</i>						X			X			
<i>Ipomaea aquatica</i>											X		
Hydrophytes libres à feuilles flottantes	Recouvrement global	0,1			0			0			0		

Recouvrement global (par type biologique) : 0 = absence, 1 = 1 à 5 %, 2 = 5 à 25 %, 3 = 25 à 50 %, 4 = 50 à 75 % et 5 = 75 à 100 %.

Fréquence - Abondance : A = espèce abondante et fréquente (recouvrement supérieur à 5 % dans la plupart des sites observés);

R = espèce rare mais fréquente (recouvrement inférieur à 5 % mais non nul dans la plupart des sites);

V = espèce dont l'abondance varie fortement (classes de recouvrement non voisines) d'un site à l'autre;

les espèces rares et peu fréquentes dans chacune des phytocénoses ne sont pas mentionnées dans ce tableau.

* englobe les individus à tige dressée.

** englobe les individus à feuilles non dentées.

- Forte régression des éragrostaies à *Eragrostis barteri*. Cette phytocénose était caractérisée par une très faible intensité d'inondation : la hauteur maximale de l'eau était comprise entre 0 et 0,6 mètre et la durée d'inondation n'excédait pas trois mois (Hiernaux, 1982).

- Extension de la bourgoutière dans des zones anciennement occupées par de l'eau libre (dans le Walado par exemple).

- Extension des mares à nénuphars dans des zones anciennement occupées par du bourgou. Une évolution de la bourgoutière vers la mare à nénuphars a déjà été observée au Niger par Dulieu (1989). Sur le terrain, nous avons observé à différents endroits tous les stades intermédiaires entre ces deux phytocénoses : quand la profondeur diminue, la bourgoutière "s'ouvre" progressivement (diminution de la densité des tiges) pour laisser place à des hydrophytes enracinées à feuilles flottantes qui deviennent de plus en plus abondantes.

Les phytocénoses aquatiques constituent également une zone de frayère et de nurserie pour de nombreuses espèces de poissons qui utilisent la végétation comme nourriture, comme substrat pour la ponte ou en tant qu'abri contre les prédateurs (Daget, 1954 b ; Gaudet, 1974 ; Ellenbroek, 1987). Les altérations que la sécheresse leur a fait subir n'est donc pas sans influence sur l'abondance et la composition des populations de poissons.

LA FAUNE ICHTYOLOGIQUE*

Une partie de l'ichtyofaune du Niger est commune à d'autres systèmes fluviaux de la zone sahélo-soudanienne. Les exemples illustrant cette synthèse ne proviennent donc pas tous du fleuve Niger où relativement peu d'études ont été entreprises (ou du moins publiées) depuis une trentaine d'années, mais également d'autres bassins sahélo-soudaniens et tout particulièrement du Tchad où des recherches ichtyologiques ont été menées pendant plus de dix ans.

Nous débuterons cette présentation des poissons du Delta Central en rappelant ce qui est su des origines de la faune actuelle, dont nous indiquons plus loin la composition taxonomique, et dont l'originalité est sa grande adaptabilité.

Au cours des chapitres précédents, nous avons souligné la forte variabilité qui de tout temps a caractérisé

* Jacques QUENSIÈRE

l'hydrologie du Niger. Pour survivre dans un milieu aussi changeant, les poissons ont développé diverses adaptations anatomiques et physiologiques dont nous présenterons quelques exemples remarquables, mais également une capacité d'ajustement rapide aux changements de l'environnement.

Nous terminerons cet exposé en évoquant les grands traits de la répartition des espèces dans les différents biotopes fluviaux et de l'ajustement des cycles biologiques à la dynamique saisonnière du fleuve.

Paléobiogéographie des poissons du Niger

Les plus anciens fossiles connus font remonter l'apparition des poissons à l'époque dévonienne de l'ère primaire, soit seulement 70 millions d'années après l'apparition de la vie sur terre. De la majorité de ces poissons ancestraux il ne reste que des empreintes dans la roche, mais certaines formes subsistent tels les protoptères et les polyptères, proches parents des tétrapodes, dont les caractéristiques bio-écologiques seront évoquées plus loin.

L'existence de familles communes à l'Afrique et à l'Amérique du Sud fait remonter leur origine à l'ère secondaire. Ainsi, l'existence de familles de Characoidei communes aux continents africain et américain conduisent à imaginer une différenciation et une répartition de ce groupe d'espèces dans le Gondwana, pendant le Mésozoïque (Paugy, 1986). Cependant, les poissons d'eau douce d'Afrique ont davantage d'affinités avec ceux du sud asiatique. Ces affinités vont jusqu'à l'existence de genres communs (*Notopterus*, *Barbus*, *Labeo*, *Clarias*, *Mastacembelus*) tandis qu'elles se limitent à des familles communes entre l'Afrique et l'Amérique du Sud (Bertin et Arambourg, 1958).

À partir du Miocène, la majorité des genres et des espèces actuelles sont définis (Matthes 1964 b).

Les fossiles de poissons sont trop peu abondants pour permettre d'établir des relations phylétiques entre les différentes formes actuelles. Il fournissent cependant des indications précieuses sur l'ancienneté d'installation des poissons dans leurs aires de répartition actuelle. Ainsi, quelques dents d'*Hydrocynus* ont été retrouvées en Egypte, dans des sédiments du Pliocène (Greenwood, 1972). Les dipneustes dont on ne connaît que cinq espèces (une australienne, une amazonienne et trois africaines) sont apparus au Dévonien (Daget, 1954 a), et le plus ancien fossile de *Protopterus* connu a été trouvé au Mali dans des sédiments éocènes (Lavocat, 1955).

La faune ichtyologique du Niger appartient à ce qu'il est convenu d'appeler la faune nilo-soudanienne dont l'aire de distribution s'étend actuellement du Sénégal au bassin du Nil. On la pensait tout d'abord originaire du Nil. On pense actuellement qu'elle constituerait un segment persistant d'une ancienne faune ichtyologique qui aurait été très largement distribuée au nord du 10^{ème} parallèle Sud (Greenwood, 1976). En effet, sur les 115 espèces constituant la faune nilotique actuelle, 74 se trouvent dans le bassin du Niger et 22 dans le bassin du Congo. La majorité des espèces communes au Nil et au Niger sont également rencontrées dans les autres bassins occidentaux (Volta, Gambie, Sénégal). Par ailleurs, les espèces endémiques de chaque fleuve (26 dans le Nil, 24 dans le Niger) ont des liens de parenté étroits avec les espèces de l'autre bassin, indiquant ainsi l'existence très probable d'ancêtres communs.

Reconnaître l'existence d'une faune soudanienne commune à l'ensemble des bassins actuels conduit à admettre l'existence de connexions très précoces entre les bassins. Peut-être au Mio-Pliocène comme le suggèrent Howell et Bourlière (1963).

Le statut de relict se semble établi pour au moins cinq espèces soudanienues : *Oreochromis niloticus*, *Protopterus aethiopicus*, *Polypterus bicbir*, *Polypterus senegalus* et *Ichthyborus bessa*. Toutes ces espèces se retrouvent dans la province occidentale (Niger, Sénégal, Gambie et Volta) à l'exception de *P. aethiopicus* que l'on retrouve au Congo (Greenwood, 1976). En outre, les espèces suivantes sont actuellement communes aux lacs Tchad, Turkana, Albert et aux systèmes fluviaux du Nil, du Niger et de la Volta : *Polypterus senegalus*, *Heterotis niloticus*, *Hydrocynus forskalii*, *Citharinus citharus*, *Malapterurus electricus*, *Lates niloticus*, *Alestes baremoze*, *Alestes dentex*, *Synodontis schall*, *Clarias gariepinus*, *Tilapia zillii*, *Sarotherodon galilaeus*.

Cette faune soudanienne se serait ensuite différenciée indépendamment dans chaque bassin après leur isolement. La longue période de sécheresse du dernier grand interpluvial (18 000 BP à 13 000 BP) serait cause de l'extinction d'une faune endémique tchadienne alors que les faunes respectives du Nil et du Niger auraient en grande partie été préservées dans des refuges montagneux tels que le Nil Bleu, la Bénoué et le haut bassin guinéen (Roberts, 1975).

Parmi les espèces du Niger que l'on considère actuellement comme endémiques, on peut citer : *Marcusenius deboensis*, *Pollimyrus petricolus*, *Citharidium ansorgei*, *Synodontis resupinatus*, *Synodontis gobroni*, ...

Richesse spécifique de la faune ichtyologique actuelle

La faune ichtyologique actuelle du Niger comporte plus de 130 espèces dont au moins 24 sont endémiques (Daget, 1954 a ; Greenwood, 1976). Ces espèces appartiennent toutes à la classe des Ostéichtyens c'est-à-dire des poissons à squelette osseux. Trois sous-classes d'importance différente sont représentées dans la faune du Niger :

- Les Dipneustes qui sont représentés par une seule espèce appartenant à l'unique famille africaine des Protopteridae ;
- Les Brachioptérygiens qui ne comprennent plus qu'une seule famille vivante : les Polypteridae, représentée dans le Niger par quatre espèces appartenant au seul genre d'eau douce connu *Polypterus*. La répartition actuelle des polyptères est uniquement africaine ;
- La troisième sous-classe est celle des Actinoptérygiens qui regroupe l'ensemble des 24 familles restantes.

Le tableau 9 résume la diversité faunistique décrite par Daget (1954) dans son ouvrage systématique et bio-écologique sur les poissons du Niger supérieur. Il dénombre 138 espèces réparties en 62 genres appartenant à 26 familles. Le nombre des genres et, à un degré moindre, le nombre des familles au sein desquels sont rangées les espèces inventoriées, n'est qu'indicatif du fait de la fréquence des réarrangements taxonomiques. Ainsi, depuis les travaux de Daget, le genre *Eutropius* a été supprimé. *Eutropius niloticus* s'appelle désormais *Schilbe mystus* alors que l'espèce précédemment connue sous ce dernier nom est nommée à présent *Schilbe intermedius* (De Vos et Skelton, 1990). À l'inverse les poissons du genre *Alestes* ont été séparés en deux groupes et le tinéni s'appelle désormais *Brycinus leuciscus* et non plus *Alestes leuciscus* (Paugy, 1986). De même le genre *Tilapia* a été segmenté en trois (Trewavas, 1983). Le genre *Tilapia* ne comprend désormais que les espèces qui fixent leurs œufs sur un substrat, les autres sont dénommées *Oreochromis* si seule la femelle pratique l'incubation buccale ou *Sarotherodon* si cette incubation est effectuée par le mâle et la femelle. On peut citer également le changement de nom de la famille des Ophicephalidae en Channidae ce qui a conduit à nommer *Parachanna*

le genre *Parophiocephalus* (précédemment *Ophiocephalus*) (Teugels et Daget, 1984) (5). Si donc il persiste encore quelques incertitudes dans la façon de nommer ses espèces, la faune ichthyologique du Niger est l'une des mieux connues et ne pose pas de difficultés particulières d'identification, tout particulièrement pour les nombreuses espèces couramment commercialisées.

Quelques adaptations remarquables

Qu'elles soient endémiques ou issues du tronc nilo-soudanien, ces espèces ont subi tout au long de leur histoire, et plus particulièrement depuis le début du Quaternaire, les fortes variations de leur environnement. Leur présence aujourd'hui montre qu'à l'évidence elles ont su s'en accommoder grâce à diverses adaptations dont nous rappellerons ici quelques exemples des plus remarquables.

Le protoptère présente une adaptation exceptionnelle aux biotopes palustres dans lesquels on le rencontre.

Pendant les hautes eaux, ces milieux riches en végétaux présentent à certaines périodes du nyctémère, voire même de façon chronique, des eaux anoxiques. Grâce à de véritables poumons présentant un cloisonnement intérieur comparable à celui des poumons des amphibiens, les protoptères présentent une respiration aérienne obligatoire qui peut éventuellement être complétée par une respiration branchiale lorsque la teneur en oxygène des eaux s'y prête. Lorsqu'après la décrue leur biotope s'assèche "les Protoptères, au lieu d'émigrer s'enfoncent dans la terre humide. Ils se replient sur eux-mêmes au fond d'une étroite cavité, l'extrémité de la queue rabattue sur le museau, ce dernier étant tourné vers le haut. L'animal secrète alors un mucus qui recouvre les parois de la cavité et forme en séchant une enveloppe parcheminée noirâtre. Ce cocon présente un orifice par lequel le Protoptère respire l'air qui lui parvient par le trou qu'il a creusé en s'enfonçant dans le sol. Toute la saison sèche est passée ainsi à l'état de vie ralentie. Aux premières pluies, les Protoptères sortent de leur cocon et reprennent une vie aquatique active." (Daget et Durand, 1981).

Le protoptère est la seule espèce de poisson du Niger à pouvoir survivre à un assèchement complet et prolongé de son milieu. En revanche, il partage avec de

nombreuses autres espèces la capacité de supporter des eaux désoxygénées. Certaines présentent tout comme lui des adaptations anatomiques, d'autres ne possèdent pour résister à l'anoxie, que des adaptations physiologiques ou comportementales (Bénech et Quensière, 1987).

La respiration aquatique de surface est l'une de ces adaptations comportementales observables chez certaines espèces. Kramer et McClure (1982) insistent sur le fait qu'il ne s'agit ni d'une réponse de fuite ou d'orientation ni un prélude à la suffocation, mais de l'utilisation du film d'eau de surface qui au contact de l'atmosphère est toujours saturé d'oxygène. Ce comportement qui est fréquemment observable chez les jeunes Cichlidae est favorisé par la morphologie du poisson (Lewis, 1970) comme chez *Epiplatys*. Roberts (1975) cite également le cas de *Hemysynodontis membranaceus* dont la bouche est infère et qui, pour utiliser la pellicule de surface, pratique le type de nage inversée que l'on observe couramment chez un autre Mochocidae nilo-soudanien : *Brachysynodontis batensoda*.

Certaines espèces ne se contentent pas d'écrémér la pellicule d'eau de surface mais captent aussi des bulles d'air qu'elles maintiennent dans leur bouche "air gulping". Ce comportement constitue une étape vers l'utilisation directe de l'oxygène gazeux.

Parmi les adaptations physiologiques à l'anoxie, on remarque des changements considérables de la concentration en hémoglobine du sang des individus d'une même espèce selon qu'ils sont ou non soumis à des déficits fréquents en oxygène. De même des études comparatives conduites sur l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène ont montré la supériorité du sang de certaines espèces telles que *Oreochromis niloticus* (Verheyen et al., 1985) qui expliquerait leur maintien dans des eaux présentant une forte variabilité nyctémérale de concentration en oxygène (Bénech et Lek, 1981).

La respiration aérienne des poissons fait appel à des adaptations morphologiques d'origines variées. Il s'agit là d'un phénomène de convergence et non d'une tendance évolutive unique. Ainsi, l'utilisation aérienne des branchies de *Mastacembelus* est rendue possible par une hypersecretion de mucus qui empêche les branchies de s'affaïsser et permet à l'air d'accéder à leur contact sous forme d'émulsion gazeuse (Wu, Yih et Chang, 1947 in Bertin, 1958 : 1365). Les Siluridae (*Clarias*, *Heterobranchus*), quant à eux, possèdent deux organes respiratoires arborescents dérivés des branchies. L'organe suprabranchial labyrinthiforme des Anabantidae (*Ctenopoma*), ainsi que la vessie gazeuse richement vascularisée de plusieurs familles de Physostomes tels que les Osteoglossidae (*Heterotis*) ou les Mormyridae (*Gymnarchus*) assument une fonction respiratoire comparable. Enfin, les Polypteridae possèdent, comme les Dipneustes, deux poumons - l'un étant souvent atrophié - dont la structure interne est cependant plus simple que celle des protoptères.

La capacité à survivre dans des eaux désoxygénées est d'une grande importance pour la persistance de ces espèces qui présentent par ailleurs un niveau de spécialisation qui les rendrait peu compétitives vis-à-vis des autres espèces. Cette capacité est également d'une grande importance dans l'aptitude à la colonisation de nouveaux bio-

(5) Toutes ces mises à jour taxonomiques sont prises en compte dans la suite de l'ouvrage à deux exceptions près. Pour éviter toute ambiguïté que pourrait provoquer le changement de sens de *Schilbe mystus*, nous avons conservé les anciennes dénominations de *Schilbe mystus* et *Eutroptus niloticus*.

TABLEAU 9 : nombres de genres et d'espèces de la faune ichtyologique des poissons du Niger d'après l'ordre et les divisions systématiques (Daget, 1954 b).

S/CLASSE	ORDRE	S/ORDRE	FAMILLE	Nb. Genre	Nb. ESP.	
Dipneustes			Protopteridae	1	1	
Brachioptérogens			Polyptéridae	1	4	
	Isospondyles		Osteoglossidae	1	1	
			Notoptéridae	1	1	
			Croméridae	1	1	
			Clupeidae	1	1	
			Mormyridae	6	18	
			Gymnarchidae	1	1	
			Characini-formes	Characinae	4	12
				Citharinae	6	12
			Cyprini-formes	Cyprinidae	5	23
		Ostariophysés		Clariidae	2	4
			Schilbeidae	4	4	
			Ariidae	1	1	
Actinoptérogens		Siluriformes	Bagridae	4	10	
			Amphiliidae	1	1	
			Mochocidae	5	18	
			Malapteruridae	1	1	
	Microcyprini		Cyprinodontidae	3	8	
			Cichlidae	7	10	
	Percomorphes		Centropomidae	1	1	
			Anabantidae	1	1	
			Eleotridae	1	1	
	Ophiocephali-formes		Ophiocephalidae	1	1	
	Opisthomes		Mastacembelidae	1	1	
	Plectognathes		Tetrodontidae	1	1	

topes, voire de nouveaux systèmes fluviaux, les liaisons entre bassin - lorsqu'elles se produisent - étant souvent constituées de zones marécageuses hypoxiques constituant des barrières infranchissables pour les espèces strictement dépendantes de l'oxygène dissous (Roberts, 1975).

D'autres caractéristiques adaptatives des poissons du Niger concernant les modalités de reproduction (migrations et soins parentaux) seront évoquées dans la présentation des stratégies de survie (cf. *infra*). Nous nous limiterons donc à l'évocation d'une autre particularité remarquable, partagée par trois familles de poissons du Niger, qui est la capacité de produire et d'émettre de l'électricité grâce à des *organes électriques*.

La répartition de ces organes varie selon les familles. Chez les Mormyridae, ils sont au nombre de quatre et sont situés par paire dans le pédicule caudal (fig. 23). Le gymnarque présente huit petits organes tubulaires situés également dans le pédicule caudal.

Malapterurus occupe une place à part par l'extension de son organe électrique. Ce dernier constitue une sorte de manteau placé immédiatement sous le tégument et séparé des plans musculaires sous-jacents par une couche conjonctive et graisseuse. Contrairement aux autres espèces de poissons électriques, l'organe du *Malapterurus* ne résulte pas d'une modification de masses musculaires. Il n'altère donc ni la forme ni la capacité de locomotion du poisson. La décharge du *Malapterurus* peut dépasser 400 volts. Elle est utilisée aussi bien pour l'attaque que pour la défense. Fessard (1958 : 1159) se fait l'écho d'observations précises en aquarium qui ont montré que l'animal fait un usage constant et coordonné de ses décharges pour tuer les petits poissons dont il se nourrit.

Les organes électriques des Mormyridae et de *Gymnarcus* produisent des courants beaucoup plus faibles, d'aucune utilité pour l'attaque ou la défense. Ce n'est que depuis une vingtaine d'années que l'on commence à comprendre leurs deux principales fonctions qui sont l'électrolocalisation et la communication. Pour remplir ces fonctions les organes électriques de ces espèces sont complétés par des récepteurs particuliers dont on connaît actuellement trois types. Entre 500 et 6 000 électrorécepteurs de ces trois types sont répartis sur la tête et le corps des Mormyridae (Quinet, 1971).

Les récepteurs du premier type sont des ampoules sensorielles peu (cas des mormyres) ou pas (cas du gymnarque) sensibles aux champs électriques produits par le poisson et sont donc "à l'écoute" des champs produits par les proies ou les prédateurs éventuels.

Les autres récepteurs sont des neuromastes sensibles à un spectre de fréquence plus élevé que les ampoules sensorielles. La première catégorie (mormyromaste) est capable d'encoder les modulations d'amplitude et semble davantage dédiée à l'électrolocalisation. La seconde catégorie (*knollenorgan*) est plus sensible aux modifications rapides du champ électrique extérieur indépendamment de l'amplitude du stimulus externe et semble adaptée aux communications entre individus (Hopkins, 1986).

La communication électrique est particulièrement développée chez les Mormyridae. La distance de perception d'un

signal produit par un congénère dépend de la position relative de l'émetteur et du receveur mais peut atteindre un à deux mètres dans les conditions favorables. Le signal se compose de deux parties (fig. 23) une décharge stéréotypée (stereotyped electric organ discharge : EOD) et une séquence variable de décharges (variable sequence of pulse intervals : SPI). La forme de la décharge stéréotypée varie avec l'espèce et peut également, au sein d'une même espèce, varier selon le sexe. Les séquences variables de décharge véhiculent des informations dans divers contextes sociaux tels que l'agression, la reproduction, l'identification des espèces, la constitution ou la dispersion de bancs (Hopkins, 1986).

En émettant des décharges les Mormyridae et le gymnarque créent un champ électrique autour d'eux. Les déformations de ce champ créées par des objets ou des obstacles sont perçues par les électrorécepteurs du poisson qui peut ainsi les localiser avec précision. Des expériences effectuées en aquarium sur des poissons aveuglés montrent qu'ils sont capables de se déplacer sans toucher les obstacles placés sur leur route. Le déplacement d'un aimant près de l'aquarium conduit de la même façon à la déformation du champ électrique créé par le poisson et provoque de sa part une réaction immédiate. Ce repérage basé sur la modification des lignes de champ perçues par chacun des électrorécepteurs nécessite une capacité de traitement considérable qui conduit à une hypertrophie du cervelet des Mormyridae. Cuvier évaluait le poids de l'encéphale des poissons à 1/100 environ du poids total du corps, or celui des Mormyridae est deux fois plus important ; il présente un rapport voisin de celui des oiseaux et des mammifères. Cette différence est liée au développement important des lobes latéraux de la valvule cérébelleuse -partie du cervelet en rapport étroit avec l'activité sensorielle- qui recouvrent tout le reste de l'encéphale en présentant à leur surface de véritables circonvolutions (Bertin, 1958 : 873).

Le développement d'un système sensoriel basé sur l'échantillonnage continu de l'environnement fournit aux Mormyridae comme au gymnarque une facilité accrue de déplacement dans des eaux de faible transparence où la vision est d'un faible secours. Néanmoins, d'après Roberts (1975) l'avantage adaptatif des Mormyridae se situe davantage dans la possibilité d'exploiter la faune benthique relativement inaccessible aux autres espèces ; la perception de l'environnement qu'apporte l'usage du champ électrique permet une localisation précise des insectes, des vers et autres proies vivantes du fond. Cette faculté originale va de pair avec le développement de museaux tubulaires ou d'appendices mentonniers développés par la majorité des groupes de mormyres.

L'existence d'un sixième sens basé sur la perception de l'environnement électrique n'est pas spécifique aux poissons électriques mais apparaît être partagée par de nombreuses espèces comme les requins, l'esturgeon et la lamproie. Parmi les poissons du Niger, outre les Mormyridae, les Gymnarchidae et les

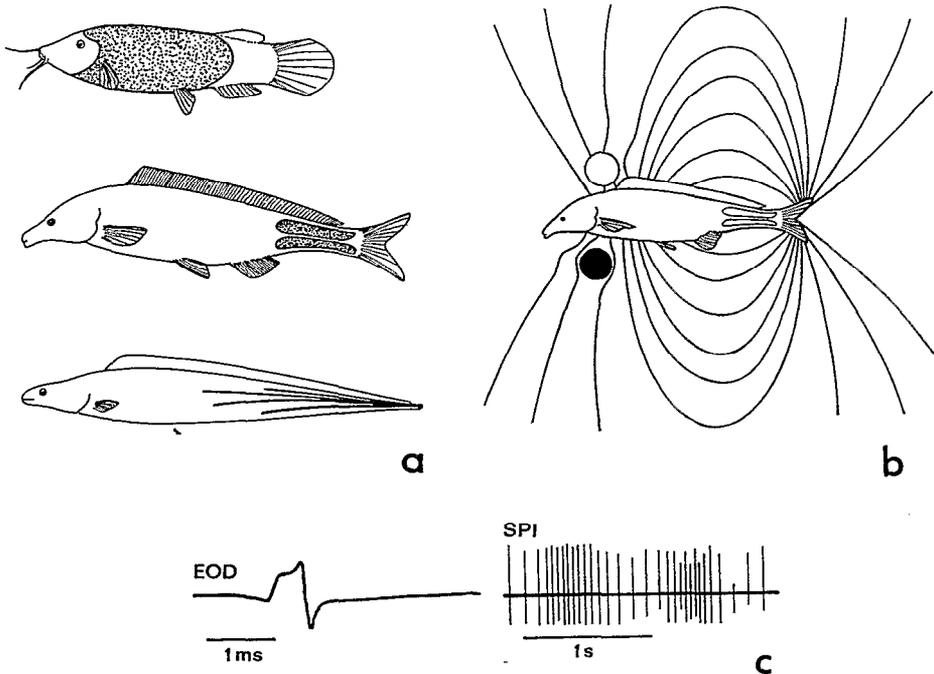
FIGURE 23 : les organes électriques.

a - Localisation des organes électriques : Malapterurus, Mormyridae, Gymnarchus.

b - Lignes de champ créées par un poisson électrique, et leurs déformations par un objet plus conducteur que l'eau (en blanc), un objet moins conducteur que l'eau (en noir).

c - Un exemple de signaux électriques, d'après Hopkins, 1986.

Les signaux de communication électrique des Mormyridae ont une composante constante et une composante variable. L'onde EOD (Electric Organ Discharge) est constante, déterminée par l'anatomie et la physiologie de l'organe électrique, et n'est pas volontairement contrôlée. Les impulsions SPI (Sequence of Pulse Intervals), sont contrôlées par un stimulateur médullaire. Les SPI sont très variables et composent une grande variété de signaux sociaux.



Malapteruridae, les protoptères et les polyptères ont déjà été identifiés comme possédant également cette sensibilité.

Stratégies adaptatives

Au cours de son évolution, chaque espèce développe ce qu'il est convenu d'appeler une stratégie adaptative (Barbault et Blandin, 1980). La stratégie adaptative d'une espèce correspond à l'ensemble des ajustements démographiques, écologiques, éthologiques et physiologiques destinés à répondre aux diverses contraintes de l'habitat. Le moteur de cet ajustement est la sélection naturelle qui n'agit pas indépendamment sur la valeur adaptative de telle ou telle fonction

d'un organisme mais sur l'organisme tout entier ; la sélection naturelle induit nécessairement une coadaptation des différentes fonctions d'un même organisme (Stearns, 1976, 1980). De même, il convient de souligner le caractère historique de l'évolution des espèces ; tel "choix" adaptatif conditionne la possibilité de tel ou tel "choix" ultérieur, d'autant plus fortement que les solutions adaptatives précédentes ont conduit à des remaniements physiologiques ou anatomiques importants.

La complexité des mécanismes adaptatifs ainsi que l'importance essentielle des caractéristiques de l'habitat sur ces mécanismes font qu'une espèce développe une stratégie distincte de toutes les autres. Cependant, certains facteurs de l'environnement affectent plus que d'autres la structure des populations et sont donc

d'une importance plus grande pour le potentiel évolutif de l'espèce. L'appartenance à tel ou tel type de milieu conduit donc à des tendances adaptatives communes qui permettent de regrouper les espèces en catégories.

On retrouve dans la faune soudanienne, comme dans beaucoup d'autres faunes ichtyologiques (Welcomme, 1979 ; Kapetsky, 1974 a et b ; 1977) deux grands types de stratégies adaptatives. La première est basée sur l'exploitation par les poissons de la variabilité prévisible de l'environnement, c'est habituellement celle des migrateurs. Le second type de stratégie est basé sur une exploitation opportuniste des ressources présentes.

• LA STRATÉGIE DES MIGRATEURS

Cette stratégie consiste à exploiter la variabilité spatio-temporelle du milieu fluvial. Les poissons qui la pratiquent font correspondre leur période de reproduction avec la crue des fleuves. La ponte s'effectue en bordure des zones inondées, les alevins et les juvéniles peuvent ainsi bénéficier des conditions favorables d'abri et d'abondance de nourriture qu'offre ce type de milieu. Ces espèces ont généralement une fécondité assez forte et une période d'activité sexuelle de courte durée. Elles sont comparativement peu tolérantes aux variations de milieu.

L'importance de la migration dépend de la répartition respective des espèces et des lieux de frai dans le bassin considéré mais également des aptitudes propres à chaque espèce. On a ainsi remarqué dans le bassin tchadien (Bénech et Quensièrre, 1987) que certaines espèces telles que *Hydrocynus forskalii*, *H. brevis*, *Bagrus bayad*, etc. ne semblent pas effectuer de longs parcours. D'autres en revanche, peuvent effectuer de très longs déplacements : *Alestes baremoze*, *Alestes dentex*, *Brachysynodontis batensoda*, *Schilbe mystus*, ...

Au moment de la vidange des zones inondées, les jeunes poissons qui viennent d'effectuer leur première croissance regagnent le lit mineur et font à leur tour des migrations qui peuvent également être de grande amplitude (Daget, 1952).

Outre l'utilisation des différentes ressources fluviales, le comportement migratoire fournit deux avantages sélectifs importants pour les espèces qui le possèdent. La convergence des géniteurs vers un nombre limité de sites de ponte favorise le brassage génique au sein de la population. Par ailleurs, les migrations de décrue favorisent la redistribution des stocks dans l'ensemble de la région fluviale (Fryer, 1965). L'importance du Delta Central sur les stocks fluviaux peut donc s'étendre sur des biefs assez éloignés que l'on ne sait pas encore déterminer à l'heure actuelle mais qu'il sera important de définir.

• LA STRATÉGIE DES "OPPORTUNISTES"

Elle se caractérise par une mobilité généralement réduite et un ensemble de caractéristiques comportementales et physiologiques conférant aux espèces une grande tolérance vis-à-vis du milieu, tout particulièrement pour les ressources disponibles en oxygène. Par opposition à la stratégie précédente, la fécondité est habituellement plus faible, mais les pontes, le plus souvent multiples et/ou fractionnées, sont associées à des comportements territoriaux et de protection du frai vis-à-vis de l'environnement et de la prédation. Ainsi *Arius gigas* et les *Sarotherodon* pratiquent une incubation buccale. D'autres espèces de genres tels que *Tilapia*, *Pollimyrus* ou *Heterotis* pondent dans des nids qu'ils protègent. *Gymnarchus* fabrique des nids flottants où les œufs sont préservés des prédateurs, de même *Protopterus* creuse dans le sédiment un nid en U pourvu de deux ouvertures où les jeunes peuvent se réfugier sous la protection des parents, etc. Ce type de stratégie fait donc appel à des processus adaptatifs d'une plus grande complexité. Les espèces partageant ce type de stratégie ne font pas de migrations longitudinales de grande amplitude mais effectuent des déplacements transversaux, des migrations latérales (Daget, 1952) pour pénétrer les zones inondées à la crue afin de s'y nourrir et de s'y reproduire (cf. chap. 3.3).

• STRATÉGIES ET TACTIQUES

On a pendant longtemps considéré que les espèces possédaient un ensemble de caractéristiques immuables qui, une fois connues, permettait de les définir précisément. Telle espèce était donc censée avoir toujours telle coloration, tel régime alimentaire, telle courbe de croissance en longueur, telle période d'activité sexuelle, etc.

La multiplication des observations biologiques sur différents bassins ou encore sur un même bassin mais à des périodes ou dans des régions différentes a permis de montrer qu'il n'en était rien et que des différences parfois importantes pouvaient être mises en évidence au sein d'une même espèce. *B. batensoda* peut changer de régime alimentaire et de comportement en fonction des disponibilités alimentaires du biotope qu'il occupe (Bishai et Abu Gideiri, 1965). Ainsi *Brachysynodontis batensoda* est détritivore et limnivore dans le réseau fluvial tchadien (Blache, 1964), tout comme dans le Nil et le Niger (Daget, 1954 b). En revanche, il est exclusivement zooplanctophage dans le lac Tchad avant la sécheresse (Lauzanne, 1972 ; Tobor, 1972). De même, *Alestes baremoze* consomme dans les rivières de Côte d'Ivoire 53 % d'invertébrés aquatiques, 32 % d'invertébrés terrestres et 15 % de végétaux divers (Vidy, 1976). Dans le réseau fluvial tchadien les *A. baremoze* deviennent phytophages à

la crue alors que dans le lac ils sont strictement zooplanctophages (Lauzanne, 1976) comme dans le lac Albert (Verbeke, 1959) et le lac Turkana (Hopson, 1975). Dans le Niger, cette espèce se nourrit de graines, d'insectes et à un degré moindre, de végétaux pendant la crue (Daget, 1952).

Le régime alimentaire des poissons est donc susceptible de présenter une certaine adaptabilité mais les meilleurs exemples de cette capacité d'ajustement des paramètres biologiques aux conditions environnementales est certainement donné par les caractéristiques de reproduction.

Chaque espèce est susceptible de modifier une ou plusieurs de ses caractéristiques de reproduction en fonction du milieu dans lequel elle vit. Certains Mormyridae présentent les années de faible crue une seule ponte localisée en zone inondée et les années de fortes crues deux ou trois pontes successives (Bénech et Quensière, 1987). Des expériences effectuées en laboratoire dans des conditions environnementales proches de l'optimum montrent que ces mêmes espèces peuvent se reproduire de façon ininterrompue (Kirschbaum, 1975 ; 1984). La fécondité peut également varier selon l'âge mais également selon les facteurs biotiques (alimentation, densité de population, compétition, ...) et/ou les facteurs abiotiques (espace vital, température, oxygène) que subissent les individus (Kartas et Quignard, 1984).

La stratégie adaptative doit donc être comprise comme le bagage génétique acquis au cours de l'évolution permettant des adaptations immédiates (ou encore proximales) aux variations du milieu. L'expression de cette stratégie, dans des conditions environnementales données est appelée tactique adaptative (Potts et Wotton, 1984).

L'amplitude de ces variations dépend des compromis acceptables par l'organisme. Elle est donc variable d'une espèce à l'autre. Certaines espèces de milieux très stables peuvent n'avoir qu'une très faible marge d'adaptabilité ce qui va habituellement de pair avec une très forte spécialisation. En effet, dans ces conditions la survie de l'espèce n'est plus menacée par l'imprévisibilité de l'environnement mais par la compétition qu'exercent sur elle les autres espèces ; il ne s'agit plus de pouvoir faire face à toutes les situations mais d'être le meilleur dans le domaine qui est le sien.

• LE POLYMORPHISME

Généralement, une même adaptation proximale est partagée par l'ensemble des individus d'une même population vivant dans le même environnement. De nombreux exemples peuvent être trouvés dans la littérature. Par exemple : une population soumise à une mortalité accrue (mortalité d'origine naturelle ou pro-

voquée par la pêche) voit son espérance de vie diminuer et réagit habituellement par un abaissement de l'âge de première reproduction. La taille de première maturation des *Alestes baremoze* femelles du Tchad a ainsi diminué de 25 % avec l'arrivée de la sécheresse en 1972 (Durand, 1978). En consacrant moins de ressources à la croissance et davantage à la production de gamètes l'espèce assure sa survie.

Il existe également des cas, de plus en plus fréquemment décrits, où, dans un contexte donné, la même tactique n'est pas adoptée par l'ensemble des individus de la population. Par exemple, il a été observé dans l'Archipel Sud-Est du Tchad, au sein d'une même espèce d'*Alestes baremoze* trois comportements distincts (Durand, 1978) :

- maturation et migration de reproduction ;
- maturation et reproduction sans migration ;
- pas de maturation ni de migration.

Si l'on met de côté le dernier cas assez fréquent chez les migrateurs (Welcomme, 1979), on constate qu'au sein d'un même stock coexistent deux comportements, l'un classique, basé sur la migration et la reproduction en milieu fluvial, et l'autre, atypique, conduisant à une reproduction lacustre.

D'autres exemples pourraient être cités qui concernent non pas le comportement migrateur mais la taille - ou l'âge - de première maturation. De tels cas de polymorphismes semblent assez fréquents parmi les migrateurs. Il peuvent être interprétés comme une diversification des modes d'exploitation des ressources utilisables pour la reproduction. Stratégie nécessairement gagnante puisqu'en cas de succès la forme alternative permet l'accroissement de la population par diversification des ressources utilisées, alors qu'en cas d'échec la survie de l'espèce, toujours assurée par la forme initiale, n'est pas menacée. "*Le polymorphisme, ou toute autre sorte de diversité des formes sympatriques, accroît l'efficacité de l'exploitation des ressources de l'environnement par la matière vivante*" (Mayr, 1974).

Des indices de stratégies alternatives ont d'ores et déjà été repérés dans les populations actuelles du Delta Central. Tout particulièrement pour les formes démographiques. Ainsi deux groupes de reproducteurs de tailles très différentes ont été observés pour *Auchenoglanis occidentalis*, *Hydrocynus brevis*, etc. (cf. chap. 3.1). L'identification de tels phénomènes est d'une importance déterminante pour la compréhension de l'adaptation des espèces et la dynamique des stocks exploités par les pêcheurs.

Répartition des espèces dans les biotopes fluviaux

• LES GRANDS TYPES DE MILIEUX

Parmi les poissons du Niger Supérieur, peu d'espèces paraissent totalement ubiquistes comme *Synodontis schall*, *Labeo senegalensis*, *Distichodus rostratus*, *Hemisynodontis membranaceus*, etc., migrateurs abondants dans tous les milieux.

La répartition de la majorité des autres espèces exclut certains milieux. Par exemple, *Hydrocymus forskalii*, *Eutropius niloticus*, *Micralestes acutidens* fréquentent des milieux permanents, fluviaux ou lacustres lorsqu'ils existent mais ne se rencontrent pas dans les zones saisonnièrement inondées. D'autres espèces évitent les grandes étendues d'eaux libres comme les *Barbus* et la plupart des Cichlidae (*Tilapia*, *Oreochromis* et *Sarotherodon*).

Il convient également de citer les espèces montrant une préférence pour les zones palustres telles que *Clarias*, *Ctenopoma*, *Brienomyrus niger*, et qui sont dotées d'adaptations respiratoires éthologiques, physiologiques ou anatomiques pour faire face aux anoxies fréquentes dans ces milieux.

À l'opposé de ces espèces, largement répandues dans le bassin, il en est d'autres dont la présence caractérise des milieux très particuliers. Ainsi, *Leptocypris niloticus* n'est pêché que sur les bancs de sable fluviaux, *Petrocephalus simus*, *Nannocharax fasciatus*, *Synodontis filamentosus* affectionnent plus particulièrement les substrats durs (rochers ou bancs d'huîtres), *Protopterus* ne fréquente que les zones inondables, etc.

Cependant, une très forte dépendance vis-à-vis de milieux précis est relativement rare et de nombreuses observations effectuées dans différents bassins montrent que la majorité des espèces citées et toutes celles exploitées par la pêche sont susceptibles d'être observées, en plus ou moins grande abondance dans n'importe quelle portion fluviale.

• LA MOSAÏQUE DES BIOTOPES

Le long d'un cours d'eau, les conditions environnementales sont hétérogènes : une zone de courant succède à une zone d'herbier qui jouxte, elle-même, une zone de bancs de sable, etc. À une échelle plus vaste le lit principal, les bras vifs, les bras morts, les extensions du lit majeur comme les lacs Débo et Walado constituent autant d'ensembles de biotopes distincts. Les milieux naturels ne sont pas des entités autonomes que l'on étudie indépendamment les unes des autres sans se soucier de ce qui se passe autour

d'elles. La réalité est tout autre, les milieux sont toujours plus ou moins morcelés, hétérogènes et changeants (Blondel, 1986).

Cette complexité structurale des milieux entraîne plusieurs conséquences majeures vis-à-vis de la faune ichtyologique.

- Aucune espèce n'étant vraiment cosmopolite, chacune a des préférences et, lorsqu'elle en a le choix, colonise plus volontiers tel ou tel type de biotope. Chaque espèce aura donc tendance à se répartir au sein de la mosaïque et à constituer des sous-populations distinctes (Den Boer, 1968). Cette répartition des espèces conduit, au sein de chaque motif de la mosaïque, à l'établissement d'une organisation trophique plus ou moins indépendante des organisations voisines.

- Par ailleurs, l'hétérogénéité spatiale contribue à diversifier la vulnérabilité individuelle des proies vis-à-vis d'un prédateur. Cette vulnérabilité n'est alors plus uniquement liée à la densité résiduelle des proies comme dans les modèles homogènes tel que celui de Lotka-Volterra mais dépend également de l'hétérogénéité des abris que les proies fréquentent pour se protéger. À mesure que la densité des proies diminue sous l'effet de la prédation, les refuges deviennent de plus en plus sûrs et les proies de moins en moins vulnérables. En accroissant la difficulté d'accès à la ressource à mesure que la demande s'accroît, l'hétérogénéité spatiale contribue à stabiliser les relations prédateurs-proies et contribue donc au maintien de la richesse spécifique.

- En outre, l'effet mosaïque permet de mieux comprendre la coexistence d'espèces potentiellement compétitrices. Chacune d'entre elles pour éviter la compétition directe peut soit modifier sa fonction au sein de la structure trophique où elle se trouve, soit se déplacer vers une autre structure trophique où ses compétiteurs sont peu ou pas représentés. Le hasard de la colonisation de chaque biotope joue ici un rôle important. Par une sorte d'effet fondateur, les premières espèces installées influenceront davantage la composition et la structure du peuplement que les espèces s'implantant tardivement (Levin, 1974).

On voit bien que pour une période donnée correspondant à une certaine structuration du milieu, les espèces peu mobiles se répartiront en groupes d'individus plus isolés des autres groupes que les espèces à grande mobilité. Cependant, les bancs de sable se déplacent, les herbiers sont submergés par la crue, les plaines s'inondent périodiquement et la redistribution des habitats et des peuplements qui les colonisent sont en perpétuel devenir.

La notion d'hétérogénéité spatiale est évidemment à rapprocher de la notion de polymorphisme. Comme les événements peuvent être variables d'un endroit à l'autre, les sous-populations d'une même espèce peuvent présenter des dynamiques démographiques différentes (Blondel,

1986). Comme ces sous-populations ne sont pas entièrement isolées, des échanges se produisent : émigration/immigration, colonisation, abandon, ... La diversification des tactiques/stratégies permet donc à l'espèce de compléter les effectifs des sous-populations les moins adaptées par les individus des sous-populations les mieux adaptées démographiquement excédentaires. Ce concept de populations fragmentées en sous-populations interconnectées a été développé sous le nom de *métapopulation* et prend depuis quelques années une importance particulière dans la problématique écologique des milieux fluviaux (Amoros et Roux, 1988).

La reconnaissance des rôles respectifs de l'instabilité et de l'hétérogénéité spatiale contribue très largement à une meilleure approche de la dynamique et de la résilience des écosystèmes, tout particulièrement des écosystèmes d'eau douce tropicaux. *"Cette vision des écosystèmes est assez nouvelle : à la stabilité présupposée des communautés telle qu'elle dérive de la théorie de la niche, on substitue aujourd'hui des modèles de variabilité qui attribuent une importance croissante aux facteurs d'instabilité biotique et abiotique des milieux ; à l'étude stationnelle des communautés, on substitue l'étude régionale qui prend en compte les interactions entre communautés d'un même voisinage (Wiens, 1976, Levin, 1976, Mooney et Godron, 1983)"* (Blondel, 1986).

Dynamique saisonnière des populations de poissons

L'adaptation des espèces à leur environnement se traduit également par une synchronisation des étapes de leurs cycles biologiques au rythme hydrologique saisonnier du fleuve.

La reprise d'activité sexuelle se produit généralement avant l'arrivée de la crue, souvent même avant les premières pluies. Pour les populations migratrices éloignées des sites de ponte, l'induction de la migration se déclenche également avant la crue et conduit les poissons au voisinage des plaines inondables au moment où celles-ci sont en eau.

De nombreuses études ont été faites sur les facteurs intrinsèques et extrinsèques susceptibles de déclencher respectivement la maturation et la migration pour les espèces d'eaux froides ou tempérées : truites, saumons, anguilles... En revanche, jusqu'à présent, peu de travaux ont été menés sur les mêmes aspects de la bio-écologie des espèces tropicales (Bénech et Ouattara, 1990), et beaucoup reste à comprendre.

La reproduction se produit aux périodes de hautes eaux lorsque l'espace et les ressources alimentaires sont disponibles en abondance dans les plaines inondées. La croissance des jeunes poissons y est alors particulièrement rapide ; les années de bonne crue, la

taille moyenne des *Brycinus nurse* à la fin de l'inondation du Delta Central dépasse les 100 mm (Daget, 1952).

Lors de la décrue, la surface colonisable diminue rapidement et l'essentiel de l'ichtyomasse qui s'est développée pendant la période d'inondation se retrouve dans le lit mineur où les conditions trophiques sont beaucoup moins favorables et l'espace moins abondant. La diminution, qui s'accroît jusqu'à la fin de l'étiage, des ressources disponibles provoque des phénomènes de prédation et de compétition inter et intra-spécifique (cf. chap. 3.3). La croissance en longueur et en poids de la majorité des espèces est suspendue, les réserves accumulées pendant l'hivernage sont peu à peu catabolisées et une mortalité accrue se développe au sein des populations. En fin d'étiage, celles-ci se trouvent ramenées à un faible niveau d'abondance puis l'eau remonte, l'activité sexuelle reprend et un nouveau cycle commence.

Pour atténuer les effets de la prédation et de la compétition provoquée par la surdensité de poissons au voisinage des zones inondées à la décrue deux tactiques sont développées par les espèces.

La première consiste à rester dans les mares résiduelles de la plaine, dans les bras morts, les zones de bordures où les conditions environnementales, tout particulièrement les faibles teneurs en oxygène, sont plus difficilement supportées par les autres espèces. Si la décrue est très rapide, des individus de toutes les espèces sont susceptibles de se faire piéger mais habituellement, ce sont les représentants des espèces les mieux armées pour survivre dans des conditions de turbidité et d'hypoxie que l'on retrouve dans les mares en fin de décrue. Il semble exister, en effet, une sensibilité spécifique aux différents signes de début de décrue : inversion de courant, diminution de la hauteur d'eau, changement des caractéristiques chimiques des eaux, ... Des observations effectuées régulièrement pendant quatre ans dans un exutoire de plaine inondée (Bénech et Quensièrre, 1987) ont montré que les poissons retournent en bancs monospécifiques vers des milieux permanents et que la succession des espèces est immuable d'une année à l'autre.

La seconde consiste à s'éloigner le plus possible pour trouver des régions moins densément peuplées (Jackson, 1961 a). Daget (1952) décrit en détail quatre migrations de décrue dont celle du fameux "tinéni" *Brycinus leuciscus* qui peut effectuer en plusieurs mois des parcours de plus de 400 km.

On retrouve ici les deux grands types de stratégies décrits précédemment. Quelle que soit la stratégie adoptée, alors que dans la plaine inondée les poissons ont un régime alimentaire opportuniste qui résulte de l'abondance des ressources, la compétition alimentaire dans le fleuve les ramène dans les domaines où ils sont les plus performants et conduit à

favoriser le régime spécifique de chaque espèce (Lowe McConnell, 1975).

Ce sont bien évidemment les stocks résiduels d'étiage qui participent à la reproduction suivante. On peut penser, intuitivement, que plus ces stocks sont abondants meilleur sera le prochain recrutement. Des nombreuses études menées sur la relation entre la taille du stock et l'importance du recrutement, aucune loi générale n'est ressortie. On sait qu'en deçà d'une certaine densité, propre à chaque espèce et très liée à son éthologie, le renouvellement de la population ne peut plus être assuré et que l'espèce s'éteint. Au-delà de ce seuil il ne semble pas y avoir de comportement général à l'échelle de l'espèce.

À l'échelle du peuplement, les conditions environnementales jouent toujours le rôle prépondérant. Plus la crue est forte plus les zones inondées sont étendues et plus l'inondation se prolonge. Or, pour de nombreuses espèces la prolongation de conditions favorables à la fraie peut conduire à des pontes répétées. Pour les espèces à comportement territorial, plus la superficie inondée est grande plus les possibilités de recrutement sont grandes. Par ailleurs, plus la disponibilité de nourritures et d'abris est grande, plus la survie des alevins est importante. Enfin, les fortes crues correspondent à des étiages plus soutenus.

Pour toutes ces raisons, la productivité ichtyologique d'un système fleuve/plaine inondable apparaît beaucoup plus déterminé par les facteurs hydrologiques que par les caractéristiques propres du peuplement de poisson (Bénech et Quensièrre, 1983). Cette caractéristique que l'on retrouve également dans la dynamique des milieux lacustres peut servir à établir des relations empiriques utiles à la prévision de la production halieutique à venir (*cf.* chap. 3.4).

CONCLUSIONS

Le Niger est caractérisé par une forte variabilité hydrologique, relativement régulière et prévisible à l'échelle saisonnière mais largement imprévisible à toutes les autres échelles de temps (annuelle, décennale, séculaire, millénaire, ...). La prise en compte de cette instabilité et de la souplesse adaptative que les poissons lui opposent détermine la façon d'aborder l'étude des ressources halieutiques du Delta Central, tant à l'échelle des peuplements qu'à celle des populations.

En première analyse, l'échelle des peuplements peut apparaître comme la plus pertinente pour l'étude des ressources halieutiques puisque l'activité de pêche ne s'exerce pas sur une espèce particulière mais sur l'ensemble des espèces présentes en un même lieu et donc sur la portion capturable du peuplement présent. De plus, l'écologie postule qu'*a priori* aucune espèce n'est indépendante des autres. Un peuplement

se définit donc à l'échelle du biotope comme un ensemble structuré d'individus dont la cohérence résulte des relations inter et intraspécifiques - notamment la compétition et la prédation - qui se tissent entre les individus (Mac Arthur, 1972). De nombreux travaux d'observation et de théorisation ont été conduits sur ce thème en poursuivant l'idée que l'étude des peuplements et de leurs structures permettrait d'accéder à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème à travers la mise en évidence des interactions entre espèces.

Dans des milieux comme ceux du Delta Central, fortement hétérogènes et en constant changement, les assemblages d'espèces se font et se défont constamment. Si des interactions apparaissent, elles semblent trop fugaces pour structurer les peuplements observés (Wiens, 1977). La répartition et l'abondance relative des espèces demeurent explicables par la seule comparaison des préférences écologiques de chaque espèce avec les caractéristiques actuelles de l'environnement (Bénech et Quensièrre, 1987). Dès lors, la prise en compte des interactions entre espèces ou entre individus ne conditionne plus la compréhension de l'ensemble de l'ichtyocénose mais ne renseigne que sur certaines situations particulières. L'analyse de la structure, voire de la dynamique des peuplements n'a pas dans ces milieux les vertus heuristiques qu'on lui prête ailleurs.

L'étude des populations consiste habituellement à caractériser chacune des espèces étudiées par un ensemble de grandeurs statistiques telles que la fécondité moyenne, la croissance - linéaire ou pondérale - moyenne, l'âge moyen de première maturation, etc.

Cependant, si dans le cas de milieux très stables, tels que certains lacs d'Afrique de l'Est, ce type d'étude reste légitime, il est de peu d'intérêt dans le cas de milieux instables. En effet, la description d'états d'équilibre n'y est plus pertinente. Ce ne sont donc plus tant des valeurs moyennes qu'il importe de connaître que les limites de tolérance et les mécanismes qui permettent aux populations de s'adapter en permanence aux changements de leur environnement.

Les caractéristiques écologiques et ichtyologiques du Delta Central conditionnent donc fortement la nature des travaux qu'il convient d'entreprendre sur les ressources halieutiques. L'hétérogénéité et l'instabilité du milieu fluvial incitent à privilégier davantage l'étude des populations (autécologie) que celle des peuplements ichtyologiques (synécologie). L'adaptabilité des espèces oblige à ne jamais dissocier l'étude biologique de celle de l'environnement qui lui donne sens, et conduit à rechercher la mise en évidence de processus plutôt que la description d'états. C'est selon cette approche que les travaux de bio-écologie, dont nous présentons ci-après les premiers résultats, ont été entrepris.