

Aspects de la production et du fonctionnement écologique des zones humides tropicales

Le bassin du lac Tchad

Jacques Lemoalle
Hydrobiologiste

Dans la plupart des pays tempérés, les zones humides ont été drainées, les crues amorties et les fleuves régulés dans un souci de maîtrise de la nature et de réduction des risques. Le bilan de ces actions est remis en question depuis quelques années, avec une préoccupation d'ordre patrimonial et récréatif (sauvegarder les espaces naturels et la diversité biologique) mais aussi d'ordre fonctionnel (les zones humides rendent des services à la société). Il s'agit de les identifier et d'en estimer la valeur – monétaire ou autres (Cummins et Dahm, 1995). Au-delà de l'affirmation « il faut conserver et protéger les zones inondables », souvent peu étayée par des données, il faut pouvoir apporter des éléments pour une gestion durable et profitable de ces systèmes.

En zone aride ou semi-aride, l'eau est par nature l'élément limitant de la production végétale et du réseau trophique qui peut lui être associé. Le seul nom de « zones inondables » souligne l'évidence de la singularité de ces systèmes : dans une région aride, il existe une zone où l'eau est un facteur beaucoup moins limitant qu'alentour. La végétation qui peut alors se développer dépend de la durée de l'inondation et de la profondeur atteinte. Le

développement économique et démographique des pays a pour corollaire une pression accrue sur ces milieux naturels et sur les ressources en eau de surface. Le besoin d'une sécurité alimentaire se traduit souvent par une intensification des cultures et une recherche de la maîtrise de la ressource en eau qui paraît peu compatible avec la conservation des zones humides, et en particulier des plaines inondables. Il est donc important, ici aussi, de comprendre comment fonctionnent les zones inondables et d'évaluer les services qu'elles rendent à la société, afin de fournir des éléments d'aide à la décision dans la mise en place de politiques de développement (Thomas, 1995). Les recherches de l'Orstom (devenu IRD) dans le bassin tchadien et le lac Tchad ont contribué à la connaissance du fonctionnement des zones inondables : certains aspects, sans prétention à l'exhaustivité, sont résumés ci-dessous. Ils portent sur les bilans en eau, en substances dissoutes et particulières, sur la qualité chimique de l'eau, sur la production primaire ainsi que sur la production en poissons.

■ Les plaines d'inondation fluviales et le lac Tchad

Diverses classifications des zones inondables ont été proposées, dans lesquelles l'importance du régime hydrique est le plus souvent mise en avant (Junk, 1982). Parmi les caractéristiques importantes, il faut mentionner en particulier la durée d'inondation, la variation relative des surfaces inondées au cours de l'année et la connectivité avec le fleuve. Le rapport entre la surface inondée en permanence et la surface totale inondable est une variable importante du fonctionnement écologique. On peut citer d'un côté le Sudd (dans le bassin du Nil) ou l'Okavango (au Botswana) avec un rapport de « surface permanente / surface temporaire » de 0,6/1. Ce sont des marécages permanents avec une végétation macrophytique dense peu limitée par le manque d'eau. D'un autre côté, les plaines inondables des fleuves Niger et Sénégal, qui présentaient un rapport de 1/6 avant la construction des ouvrages de régulation. L'inondation saisonnière, de courte durée dans les zones périphériques, ne compense alors que très partiellement

l'aridité du climat (Talling et Lemoalle, 1998). Des rapports beaucoup plus petits s'appliquent aux plaines d'inondation du bassin tchadien, comme le « grand Yaéré » du système Chari-Logone, la plaine de Massénya, les zones inondables du Salamat dans le sud du Tchad ou d'Hadejia-Nguru sur la Komadougou Yobé au Nigeria près de la frontière avec le Niger. Ces systèmes sont en effet quasiment dépourvus d'eau en saison sèche, ce qui implique un cycle végétatif court et une remise en fonctionnement complète de l'écosystème aquatique à chaque crue. Actuellement, on peut inclure parmi les zones inondables le lac Tchad tel qu'il fonctionne dans son état de « petit Tchad » depuis 1976. Les surfaces inondées permanentes et maximales de la cuvette sud du lac sont respectivement de 4 000 et 9 000 km², et pour la cuvette nord de 50 et 7 000 km², soit pour l'ensemble un rapport « permanent / temporaire » de 1/3 à 1/4, ce qui se traduit par une végétation dense et relativement permanente.

Du moins en ce qui concerne le bassin tchadien, la végétation des marécages permanents est beaucoup plus dense, constituée d'autres associations que la végétation des plaines fluviales temporairement inondables. Dans ces deux types de milieu, les processus qui interviennent dans l'évolution de la qualité de l'eau – ou qui régissent les relations des compartiments biologiques entre eux ou avec le milieu – sont de même nature même s'ils agissent avec des intensités différentes. Les exemples qui seront proposés dans la suite du texte sont pris aussi bien dans les plaines fluviales du grand Yaéré ou de la plaine de Massénya que dans le lac Tchad.

I Bilan hydrique

Le bassin tchadien est caractérisé par l'extension assez extraordinaire des plaines d'inondation fluviales résultant de la conjonction d'un régime fluvial tropical à forte crue annuelle avec le très faible relief de la plaine tchadienne. Des données précises actualisées manquent, mais l'Atlas pratique du Tchad (Cabot, 1972) permet d'évaluer à 108 000 km² la surface inondable totale du bassin du Chari-Logone, dont 50 000 km² pour le bassin du Salamat. Ces données, valables pour la période plutôt humide des années 1960, seraient à actualiser, mais l'ordre de grandeur est

significatif. Il faut encore ajouter les plaines d'inondation de Hadejia-Nguru dans la plaine de la Komadougou Yobé, au Nigeria, qui fonctionnent suivant le même mode.

Dans le bassin du lac Tchad, les plaines d'inondation, aux sols hydromorphes argileux, sont d'abord alimentées par les pluies qui remplissent les dépressions et permettent aux graminées de se développer. Ce n'est qu'ensuite que les débordements des fleuves contribuent à une inondation plus complète et plus durable, et apportent en outre les matières en suspension qui sédimentent et participent à la productivité de ces systèmes. Ces débordements se font principalement sur des seuils, points bas des bourrelets de berge, par des défluent secondaires. Pour comprendre la cinétique de l'inondation, les principaux seuils doivent être bien identifiés et leurs fonctionnements analysés en fonction du débit des cours d'eau et aussi des aménagements existant le long de leurs berges.

Ces plaines inondables représentent des surfaces évaporatoires importantes entre le mois d'août et le mois de janvier, avec environ 1 000 mm de perte par évaporation. Si l'on considère que la surface évaporante moyenne est environ la moitié de la surface maximale atteinte au cours d'une saison, la perte d'eau par évaporation du grand Yaéré est de 6 km³. Le bilan entre les entrées et sorties d'eau fluviale est donné en tableau 1 pour le grand Yaéré et pour la plaine plus réduite de Massénya, inondée par le Chari au sud de N'Djaména (d'après Gac, 1980).

Tableau 1

Bilan moyen annuel de deux plaines inondables du système Chari-Logone (d'après Gac, 1980).

		Entrée	Sortie	Bilan	unités
Yaéré	eau	3,20	1,15	-2,05	km ³
	MES	897	27	-870	10 ³ tonnes
	dissous	185	151	-34	10 ³ tonnes
Massénya	eau	1,7	0,8	-0,9	km ³
	MES	257	16	-241	10 ³ tonnes
	dissous	104	101	-3	10 ³ tonnes

Du fait de la durée du séjour de l'eau dans les plaines, celles-ci se comportent comme des zones de bassin à bilan négatif en eau. En

zone sahélienne où la ressource en eau est rare, cette perte en eau n'est pas un élément favorable à la conservation des plaines d'inondation. Malgré cela, on peut considérer que le grand Yaéré et la plaine de Massénya font partie du complexe des zones inondables en amont de N'Djaména et de Kousséri, deux agglomérations importantes (au total plus d'un million d'habitants) situées au confluent du Chari et du Logone et exposées aux inondations en cas de forte crue de ces deux fleuves. En année normale, l'inondation de ces deux plaines contribue à écrêter la crue de $4,9 \text{ km}^3$ au confluent, et donc limite largement les risques d'inondation des villes. Un aménagement des seuils de déversement des fleuves vers les plaines permettrait sans doute de sécuriser les zones urbaines.

La recharge des nappes phréatiques par les plaines inondées, souvent mise en avant pour justifier leur sauvegarde, ne semble pas encore démontrée. Un programme en cours de l'Unesco combine piézométrie et mesures isotopiques sur le grand Yaéré pour essayer d'évaluer une éventuelle recharge. L'effet du niveau du lac Tchad, en particulier dans la cuvette nord, est par contre bien identifié avec les remises en eau des mares du Kanem dans les dépressions interdunaires, lorsque les apports du Chari permettent une inondation temporaire de la cuvette nord du lac.

■ Bilan géochimique : suspensions et substances dissoutes

L'entrée de l'eau de crue dans les plaines inondables s'accompagne d'un flux de matières dissoutes et en suspension (MES). Dans un environnement plus calme que le fleuve en crue, la quasi totalité des suspensions fluviales sédimente. Les échanges entre phase dissoute, particules argileuses et matière organique végétale vivante ou morte se traduisent par une modification de la composition chimique de l'eau (principalement en cations) au cours de la phase évaporatoire dans la plaine. Le bilan est légèrement déficitaire en substances dissoutes (tableau 1) et comporte principalement une perte de silice, de calcium et de magnésium (d'après Gac, 1980).

L'effet d'une végétation dense sur la composition de l'eau a aussi été observé dans le lac Tchad, par comparaison entre l'évolution au cours du temps de l'eau à Bol avant et après le développement de la végétation marécageuse dans l'archipel (fig. 1). Avant le développement des macrophytes (année 1973), l'eau du lac Tchad à Bol subit durant la saison sèche une séquence d'évaporation avec une augmentation proportionnelle de la conductivité et des concentrations en sodium et potassium tandis que calcium et magnésium précipitent en partie. Après le développement des macrophytes suite à l'exondation des sédiments qui a permis la germination des graines de nombreuses espèces, l'eau traverse une vaste superficie de marécages avant d'arriver à Bol, et continue de circuler dans la végétation au début de la période d'évaporation au cours de la saison sèche (années 1974 et 1975). La composition de l'eau à Bol lorsque les marécages sont présents est appauvrie en potassium qui a été consommé par les macrophytes, mais les autres ions restent en proportions peu différentes de celle trouvée en moyenne dans l'eau du Chari qui constitue l'essentiel des apports au lac (fig. 1). Le calcium et le magnésium participent, en phase de lac Tchad normal, à des équilibres de précipitation de carbonates et à des réactions d'adsorption et néoformation avec les argiles en suspension, qui contribuent à limiter fortement leur concentration dans l'eau (Carmouze, 1983). La présence des macrophytes se traduit notamment par une pression partielle de CO_2 dans l'eau plus forte et par une diminution de la quantité de particules minérales en suspension. Ces deux facteurs contribuent au maintien en solution du calcium et du magnésium.

Si l'on compare les observations faites sur le bilan du grand Yaéré et sur les processus en jeu dans le lac Tchad, il apparaît que seule la forte densité de la végétation en phase de « petit Tchad » modifie sensiblement la composition de l'eau et, dans le cas présent, limite la précipitation des carbonates de calcium et de magnésium lors de l'évaporation en saison sèche. La pression partielle de CO_2 ($10^{-2.4}$ atm) résultant de la présence de matière organique dans l'eau est un facteur important de cette modification de comportement. L'effet est moins net dans la plaine d'inondation fluviale où la végétation est beaucoup moins dense. Des quatre cations analysés, le potassium est par ailleurs absorbé en plus grande quantité par les macrophytes dont il constitue un élément quantitativement aussi important que l'azote (Iltis et Lemoalle, 1983 ; Talling et Lemoalle, 1998).

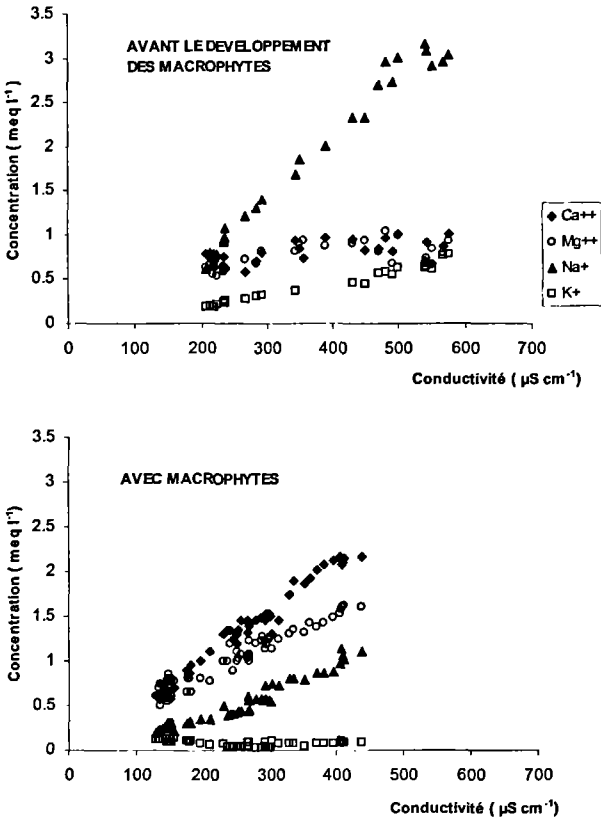


Figure 1
Evolution des caractéristiques géochimiques de l'eau du lac Tchad à Bol avant et après le développement de la végétation marécageuse.

Biomasse végétale

La communauté végétale est particulièrement diversifiée dans les plaines inondables. On remarque en particulier les plantes de grande taille – les macrophytes – enracinées dans le sédiment et complètement submergées ou en partie émergées (les héliophytes), ou bien avec des racines libres dans l'eau (plantes flottantes).

Moins évidentes, mais néanmoins importantes dans les transferts trophiques, les microalgues sont dispersées dans l'eau (phytoplancton) ou bien attachées sur le fond (phytobenthos) ou fixées avec d'autres micro-organismes sur les végétaux supérieurs (périphyton).

Peu d'équipes se sont intéressées sur un même milieu, et en même temps, au développement et aux interrelations des diverses composantes de la flore d'une plaine inondable de région sèche (Thomas *et al.*, 2000). Les observations concordent sur le fait que le phytoplancton est en concentration plutôt faible dans les fleuves en crue ou dans les zones inondées occupées par les macrophytes, et qu'il peut par contre se développer fortement dans les mares résiduelles en fin de cycle. L'ordre de grandeur de concentration du phytoplancton est de 0,2 à 0,5 mg l⁻¹ de matière sèche dans la zone inondée (soit 1 à 2 g m⁻²) et peut atteindre 25 mg l⁻¹ dans les mares résiduelles en fin de cycle.

Les plantes supérieures constituent l'élément le plus visible de la flore, avec des biomasses très importantes. Dans les zones d'inondation saisonnière, la plupart des herbes pérennes meurent ou sont brûlées lors de l'assèchement. Les nouvelles pousses de saison sèche sont broutées et, bien qu'importantes pour la faune herbivore domestique ou sauvage, ne participent que relativement peu à la production. L'essentiel de la production annuelle, au moins pour la partie aérienne des plantes, est donc égal à la biomasse maximale observée. Il est estimé que des productions de 1 à 2 kg m⁻² sont possibles dans les prairies inondables (Welcomme, 1979). Dans une revue de la productivité des systèmes, Westlake (1963) plaçait parmi les premiers les marécages permanents tropicaux avec une production annuelle atteignant 7,5 kg m⁻². Des densités de 3 à 5 kg m⁻² (rhizomes inclus) semblent courantes pour *Cyperus papyrus* ou *Typha domingensis*. La densité moyenne de la végétation aquatique des rives du lac Tchad en période de Tchad normal (*Phragmites australis*, *C. papyrus*, *Vossia cuspidata* et *Typha domingensis*) a été estimée à 3 kg m⁻² (Iltis et Lemoalle, 1983).

La biomasse par unité de surface des macrophytes est donc environ mille fois plus grande que celle du phytoplancton lorsque la végétation est totalement développée. Cette biomasse n'est cependant directement accessible qu'à une minorité d'organismes aquatiques capables de consommer des feuilles ou des racines. Le transfert vers le réseau trophique se fait *via* les produits de

dégradation, les bactéries et le mucus ou le périphyton attachés aux parties immergées des macrophytes. La composition et la biomasse de ce peuplement fixé sont mal connues, mais un ordre de grandeur de 1 à 2 % de la biomasse macrophytique semble réaliste, ce qui correspondrait de 20 à 100 g m⁻² de matière sèche, incluant des invertébrés. Les organismes consommateurs, et en particulier les juvéniles de poissons, trouvent là une biomasse concentrée dans un volume réduit et plus accessible que le phytoplancton. La relation entre surface inondée et production par pêche, mise en évidence dans le grand Yaéré et dans d'autres zones inondables (Welcomme, 1979 ; Bénech et Quensière, 1983 ; Laë et Mahé, ce volume¹) résulte probablement d'un ensemble d'interrelations, et ne permet pas de statuer sur un effet éventuellement limitant de la quantité de substrat disponible sur la production en poisson.

Le flux de matière participant à la production primaire des plaines inondées ou des marécages plus permanents ne se limite pas au système aquatique : des échanges importants ont lieu avec les systèmes adjacents. Une forte proportion de l'azote, du potassium et du phosphore assimilée par les macrophytes enracinés provient du sédiment et peut partir vers l'atmosphère lors des incendies de saison sèche. La photosynthèse des plantes émergentes se fait avec le CO₂ atmosphérique, tandis qu'une partie de la décomposition a lieu dans l'eau, d'où une forte sursaturation en CO₂ dissous, saisonnière pour les plaines inondables mais quasi constante dans les marécages permanents. Dans ce dernier cas, le système aquatique limité à la seule masse d'eau et au sédiment superficiel se comporte comme un système hétérotrophe dans lequel la matière organique est d'origine allochtone et où les processus de décomposition l'emportent sur la production photosynthétique : la masse d'eau importe de la matière organique et fonctionne comme un exportateur de CO₂ vers l'atmosphère.

L'étude de la composition isotopique des différentes composantes de la biomasse primaire et des organismes consommateurs permettrait ici de clarifier les principaux maillons du réseau trophique, avec un intérêt marqué pour les espèces de poissons africains considérées comme consommatrices de macrophytes : *Brycinus macrolepidotus*, *Alestes dentex*, plusieurs espèces des

¹ Laë R., Mahé G., ce volume – « Crue, inondation et production halieutique : un modèle prédictif des captures dans le delta intérieur du Niger ». In : partie 4.

genres *Citharinus* et *Distichodus*, et enfin *Heterotis niloticus* (Paugy et Lévêque, 1999).

■ Cycle écologique

Les plaines inondables fonctionnent par pulsations (“*flood pulse*” de Junk, 1982) dépendant du régime des pluies et du fleuve. Les organismes de la flore et de la faune se sont adaptés à ces pulsations par des stratégies de cycle vital et de reproduction qui tiennent compte aussi de la variabilité climatique interannuelle (Lévêque et Paugy, 1999). On assiste ainsi, dans le système fluvio-lacustre tchadien, à des migrations de reproduction des poissons depuis le lac vers les zones de déversement des eaux de crue dans les plaines d’inondation. Pour pénétrer dans la plaine, les larves ou les juvéniles doivent être présents au moment où le fleuve est assez haut pour commencer à inonder la plaine. Il faut aussi que la pluie ait permis au préalable un début de croissance de la végétation, afin de fournir l’abri et la nourriture nécessaires. L’essentiel du cycle productif, succinctement décrit ici pour les poissons – mais cela est également vrai pour les autres animaux dont les oiseaux aquatiques – est fortement lié à la synchronisation entre inondation et cycle biologique des espèces. On retrouve la même liaison temporelle dans la plaine du Pongola (Merron *et al.*, 1993) ou sur la Cross River au Nigeria (Moses, 1987). On constate également que les espèces dont les écophases juvéniles utilisent les ressources des plaines inondables sont particulièrement fécondes, ce qui permet un renouvellement du stock par un faible effectif après une ou plusieurs années défavorables (exemple d’*Alestes baremoze* dans le système Chari-lac Tchad).

Cette double contrainte, de variabilité et d’alternance entre sécheresse et inondation, sélectionne également les végétaux et maintient leur diversité biologique dans les plaines inondables et les marécages. La résistance à une sécheresse prolongée – voire pluriannuelle – des graminées pérennes de la plaine de Waza dans le grand Yaéré a été démontrée lors d’expériences de remise en eau partielle de la zone (Gepis, 2000). Inversement, des périodes de forte sécheresse, telles qu’en a connues la cuvette sud du lac Tchad en 1973/74, sont nécessaires pour le renouvellement du

peuplement de la grande légumineuse *Aeschynomene elaphroxylon* dont les graines ne peuvent germer que dans un sédiment exondé.

La synchronisation est aussi nécessaire pour la croissance des grandes graminées dont le développement commence avec les pluies, et qui doit ensuite s'adapter à l'élévation du niveau de l'eau. La répartition en fonction de la profondeur atteinte en année normale de crue est un indice de l'adaptation des espèces au cycle hydrologique, avec *Echinochloa*, *Vossia*, *Ludwigia* et *Oryza* parmi les genres les mieux adaptés aux grandes profondeurs ou fluctuant le plus rapidement.

Conclusion

Par les biomasses mises en jeu, les macrophytes sont un élément majeur du fonctionnement des zones inondables ou des marécages, avec la mise en œuvre d'une association étroite entre les cycles climatique, hydrique et biologiques. La production de biomasse végétale, de poissons et d'autres services rendus à la société doivent être évalués au regard des pertes en eau par évaporation.

Les graminées naturelles sont utilisées directement par les troupeaux (*Vossia*, *Echinochloa*), par les hommes (*Oryza*) et d'autres compétiteurs (de la souris à l'éléphant). Elles ont une importance particulière lors d'épisodes de sécheresse, durant lesquels les zones humides sont un refuge pour les populations. Le mode d'intervention de ces plantes dans la productivité de la masse d'eau, et notamment des poissons, semble cependant encore très mal connu.

Outre leur intérêt fondamental évident, des recherches dans ce domaine pourraient mener à la gestion d'un meilleur transfert entre macrophytes et poissons.

Bibliographie

- Bénech V., Quensièrre J., 1983 – Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 : 287-316.
- Cabot J., 1972 – *Atlas pratique du Tchad.*
- Carmouze J.-P., 1983 – "Hydrochemical regulation of the lake". In Carmouze J.-P., Durand J.-R., Lévêque C. (éd.): *Lake Chad, Monogr. Biol.*, Junk, 53.
- Cummins K. W., Dahm C. N., 1995 – Introduction restoring the Kissimmee. *Restor.-Ecol.*, 3 : 147-148.
- Gac J.-Y., 1980 – *Géochimie du bassin du lac Tchad. Bilan de l'altération, de l'érosion et de la sédimentation.* Paris, Orstom, coll. Trav. et Doc., 123, 251 p.
- Gepis, 2000 – *Vers une gestion durable des plaines d'inondation sahéliennes.* Groupe d'experts sur les plaines d'inondation sahéliennes, UICN, Gland, 214 p.
- Ilitis A., Lemoalle J., 1983 – "The aquatic vegetation of Lake Chad". In Carmouze J.-P., Durand J.-R., Lévêque C. (éd.): *Lake Chad, Monogr. Biol.*, Junk, 53 : 125-144.
- Junk W. J., 1982 – Amazonian floodplains : their ecology, present and potential use. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 : 285-302.
- Lévêque C., Paugy D., 1999 – « Peuplements des cours d'eau et des biotopes associés ». In Lévêque C., Paugy D. (éd.) : *Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme.* Paris, IRD, 521 p.
- Merron G. S., Bruton M. N., La-Hausse-de-Lalouvière P., 1993 – Implications of water release from the Pongolapoort dam for the fish and fishery of the Pongola floodplain, Zululand (South. Afr.). *J. Aquat. Sc.*, 19 : 34-49.
- Moses B. S., 1987 – The influence of flood regime on fish catch and fish communities of the Cross River floodplain ecosystem, Nigeria. *Environ. Biol. Fish.*, 18 : 51-65.
- Paugy D., Lévêque C., 1999 – « Régimes alimentaires et réseau trophique ». In Lévêque C., Paugy D. (éd.) : *Les poissons des eaux continentales africaines. Diversité, écologie, utilisation par l'homme.* Paris, IRD, 521 p.
- Thomas D. H. L., 1995 – Artisanal fishing and environmental change in a Nigerian floodplain wetland. *Environ.-Conserv.*, 22 : 117-126.
- Thomas S., Cecchi Ph., Corbin D., Lemoalle J., 2000 – The different primary producers in a small African tropical reservoir during a drought: temporal changes and interactions. *Freshwater Biology*, 45 : 43-56.
- Talling J. F., Lemoalle J., 1998 – *Ecological dynamics of tropical inland waters.* Cambridge University Press, 441 p.
- Welcomme R. L., 1979 – *Fisheries ecology of floodplain rivers.* Longman, London and New York, 317 p.
- Westlake D. F., 1963 – Comparison of plant productivity. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 38 : 385- 425.