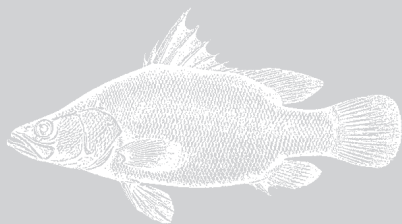


**L**a diversité  
des milieux  
aquatiques .....

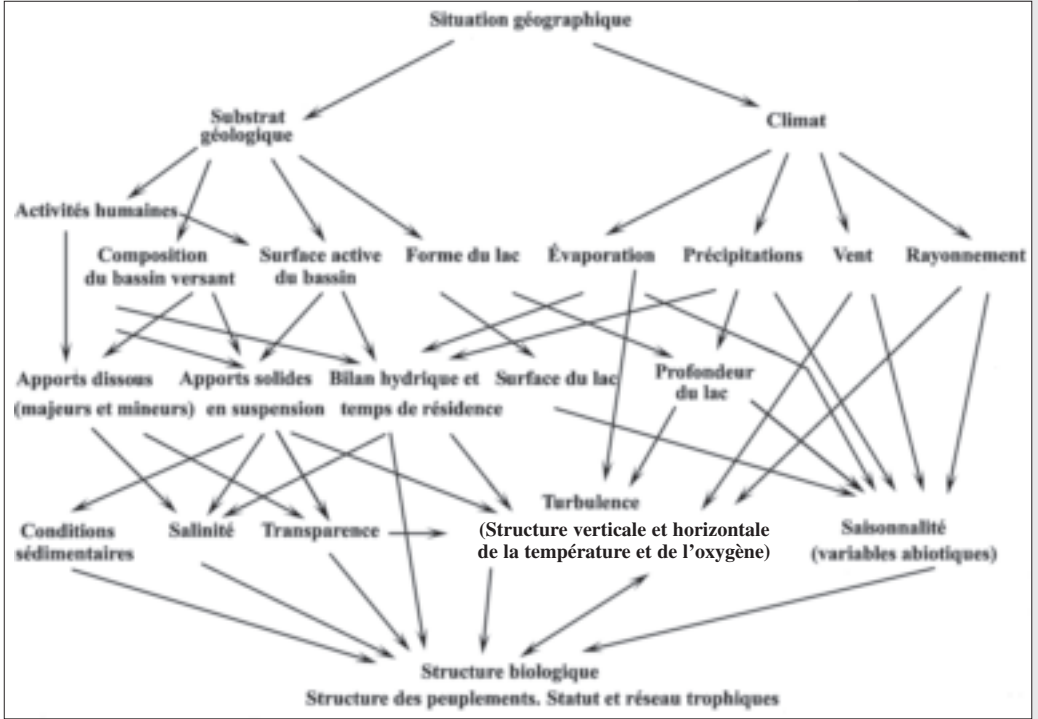


**U**ne espèce de poisson se maintient à long terme dans un hydrosystème dans la mesure où elle y trouve un ensemble de conditions qui lui permettent, entre autres, de croître et de se reproduire. Ces conditions se répartissent schématiquement en deux ensembles :

- ▶ l'environnement physico-chimique (ou abiotique), constitué par les contextes géologique et climatique et le paysage aquatique tel qu'il est perçu par le poisson ;
- ▶ l'environnement trophique (biotique), qui peut être défini par les interactions entre espèces et notamment les relations proie-prédateur au cours des stades successifs du développement.

L'ensemble de ces contraintes caractérise l'habitat et doit être considéré dans une dynamique spatiale et temporelle : de la synchronisation entre les besoins d'une écophase et les caractéristiques du milieu dépend la survie d'une cohorte ou de la population (LÉVÊQUE, 1995 a).

Qu'il s'agisse d'eau courante ou stagnante, la situation géographique d'un système gouverne, indirectement mais assez exactement, la qualité physico-chimique du milieu, par un ensemble complexe d'interrelations entre les différentes variables qui décrivent l'environnement (fig. 1). Les conditions abiotiques du milieu qui influent directement sur les communautés de poissons (saisonnalité et distribution de la turbulence, de l'oxygène et de la température, de la salinité et de la transparence) dépendent de deux contraintes : la géologie et les caractéristiques climatiques locales. Plus généralement, un système aquatique peut être perçu comme un élément du paysage, qui lui-même dépend des deux mêmes contraintes. C'est dans ce contexte d'interactions entre paysages terrestres et qualité de l'environnement aquatique que nous discuterons rapidement de la diversité des milieux africains, en considérant d'abord une division de l'Afrique en deux grandes régions, puis en passant en revue les principales caractéristiques des quelques types de milieu que l'on peut y rencontrer.



## Rôle des variables physico-chimiques : température et salinité

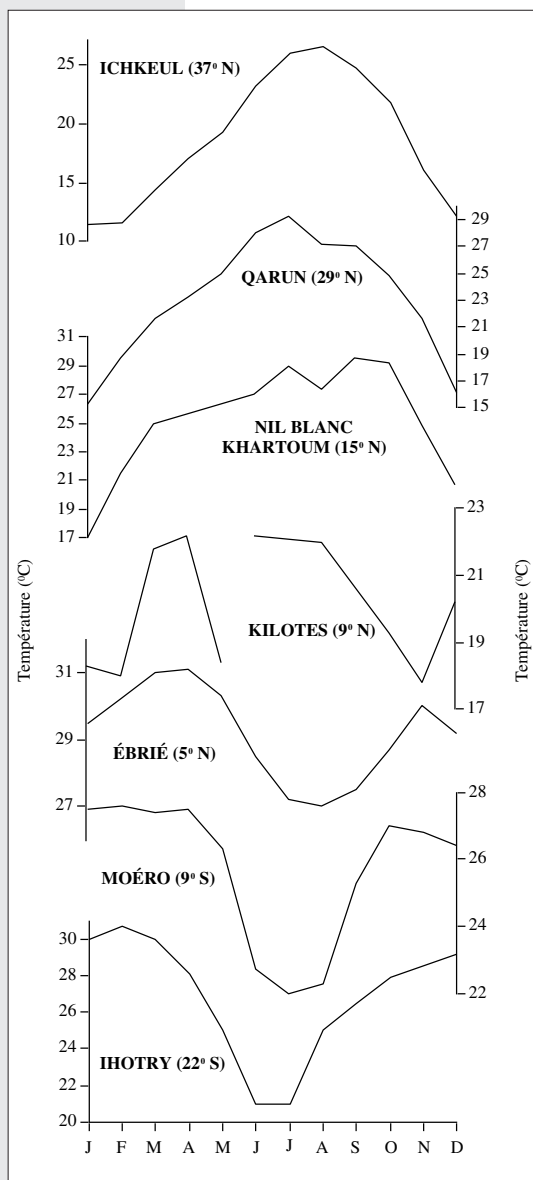
Dans les rivières ou dans les lacs peu profonds, la température de l'eau est en général peu différente de celle de l'air. Dans les lacs profonds, sa distribution dans la masse d'eau est moins homogène : les variations diurnes et saisonnières de l'ensoleillement ne se traduisent pas par des variations synchrones de la température en surface ou en profondeur. Il en résulte des cycles plus ou moins réguliers de stratification et de mélange.

La latitude et l'altitude sont les deux facteurs principaux qui déterminent la température des eaux, avec une influence locale de la circulation atmosphérique. C'est cette dernière qui explique que le climat est souvent plus variable qu'on ne pourrait s'y attendre dans les régions équatoriales de l'Afrique où la saisonnalité devrait être minimale. Ainsi, les températures observées dans différents milieux africains peu profonds montrent que la saisonnalité augmente avec la latitude (fig. 2). Dans toute l'Afrique intertropicale, les températures moyennes sont élevées, le plus souvent supérieures à 20 °C, ce qui favorise la vitesse des réactions chimiques et biologiques dans les différents niveaux trophiques comme, par exemple, les décompositions bactériennes mais aussi la photosynthèse (LEMOALLE, 1981) ou les réactions métaboliques.

L'exemple de l'influence de l'altitude sur la température d'une série de lacs tropicaux peu profonds (fig. 3) peut également s'appliquer aux cours d'eau :

**FIGURE 1**

Un exemple de réseau des caractéristiques de l'environnement abiotique qui déterminent la qualité de l'environnement d'un système lacustre. Les variables proximales (ligne du bas de la figure) ont une action plus directe sur la composition des peuplements.



**FIGURE 2**

Variations annuelles de la température de surface de quelques lacs africains peu profonds (d'après TALLING, 1992).

l'altitude, par son influence sur la température, est un facteur de zonation biologique qui mérite d'être pris en compte dans les régions intertropicales.

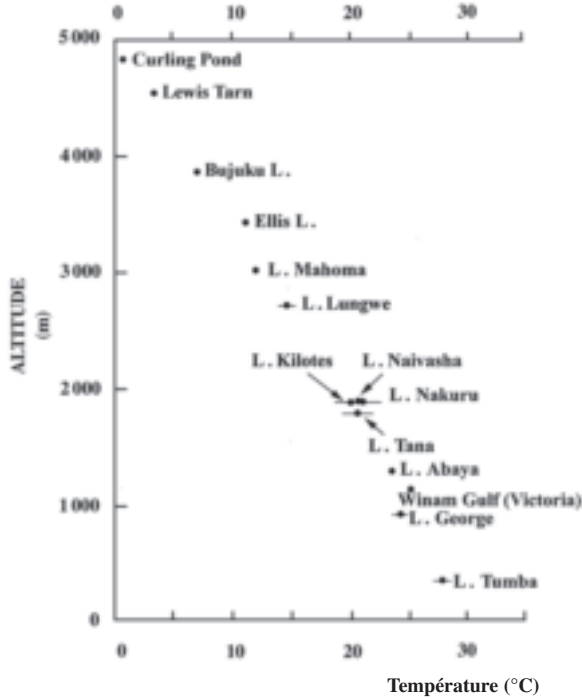
Du point de vue de la physico-chimie des eaux, les lacs peu profonds offrent une grande variété de situations du fait de l'importance relative de l'évaporation par rapport à l'épaisseur de la couche d'eau. La salinité des eaux va de celle de l'eau de pluie (avec une conductivité de l'ordre de 10  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ), en milieu très arrosé sur roches du socle, jusqu'à des valeurs supérieures à celle de l'eau de mer (175 g/l ou 100 000  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) pour le lac de Latir au Tchad, en milieu à fort déficit hydrique. De nombreux lacs salés sont connus en Afrique : lacs Magadi, Nakuru, Natron au Kenya, lacs du Kanem au Tchad, lac Rose au Sénégal, etc. (BURGIS et SYMOENS, 1987). Indépendamment de l'aspect quantitatif, la composition chimique des eaux est, elle aussi, variable, avec des proportions relatives plus ou moins importantes en anions et cations majeurs (fig. 5, tabl. I). En zone tropicale, des processus spécifiques de formation des sols se manifestent, avec en particulier production de latérite. Dans cette séquence, il se produit une libération, en concentrations particulièrement élevées, de cations caractéristiques des eaux tropicales, notamment de sodium, de bicarbonate et de silicate.

En ce qui concerne les poissons, les proportions relatives des concentrations en ions majeurs semblent sans influence particulière sur les peuplements. Si une salinité élevée peut être à l'évidence une contrainte limitant la diversité des poissons dans un

milieu, cela n'est pas le cas pour les très faibles salinités pour lesquelles un éventuel effet sélectif n'est pas encore démontré.

## L'Afrique des fleuves et l'Afrique des lacs

L'Afrique est constituée d'un bouclier ancien, avec un socle continental consolidé pour l'essentiel depuis au moins 600 millions d'années. Ce socle, composé de gneiss, schistes et granites, s'est gondolé suivant des directions



**FIGURE 3**

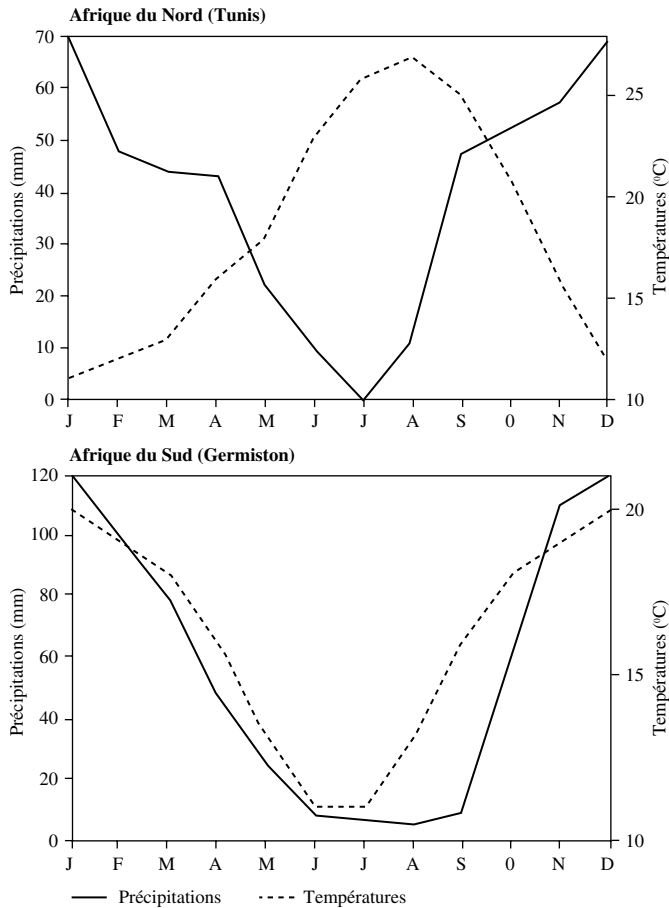
Diminution en fonction de l'altitude de la température des eaux du fond de quelques lacs africains peu profonds (d'après TALLING, 1992).

entrecroisées, avec pour résultat des cuvettes dont les bordures relevées (moles) constituent autant de surfaces d'aplanissement par érosion. À l'exception de l'Atlas, au nord, et des monts du Cap, au sud, ce relief général n'a pas été sensiblement modifié par les plissements qui ont créé les grands ensembles montagneux du reste du monde.

Cinq grands bassins occupent le centre du continent (fig. 6). Le cheminement de la plupart des fleuves vers l'océan se fait à travers des gorges et par des cataractes qui ont une influence primordiale sur la distribution des espèces aquatiques dans les bassins du Congo, du Zambèze, du Nil et du Niger (LÉVÊQUE, 1997 a). Certains bassins sont sans exutoire vers la mer (bassins endoréiques). C'est le cas de la cuvette tchadienne qui abritait durant le Pléistocène une mer intérieure plus grande qu'aucun des lacs actuels. Bien que les eaux du Kalahari et de l'Okavango soient en partie drainées par le Zambèze, la majeure partie de leurs eaux reste piégée dans les marais de l'Okavango et du Makarikari. Enfin, au nord du continent, les cours d'eau issus des versants sud de l'Atlas se terminent presque tous dans les chotts, mares temporaires en climat subdésertique.

Cette ancienne répartition des principaux bassins, d'âge prémiocène, a été altérée dans l'Est du continent par le soulèvement d'une large bande de 500 à 800 km de largeur, orientée nord-sud de l'Érythrée au Zambèze. Lié à la tectonique des plaques, ce fossé d'effondrement de l'ordre de 1 000 m est apparu il y a environ 20 millions d'années. Il est à l'origine de la création des profondes dépressions des vallées du Rift, d'orientation nord-est-sud-ouest, dans lesquelles se sont formés la plupart des grands lacs africains. Le lac Victoria, dont la super-

PLUIE OU TEMPÉRATURE ?



Le déclenchement de certaines phases du cycle biologique de nombreux organismes est souvent lié à des variables climatiques. Parfois, le facteur est bien identifié : crue liée aux pluies, par exemple. Dans d'autres cas, il correspond à un changement de saison, sans qu'il soit possible d'extraire clairement la principale variable responsable, puisque plusieurs éléments du climat varient en même temps. Ainsi, en Afrique du Nord, la saison des pluies débute en automne, lorsque la température diminue. Quel est, de la température ou de la pluie, le facteur déclenchant les migrations génésiques ? Il peut alors être utile de comparer l'Afrique du Nord et l'Afrique du Sud où les saisons chaudes correspondent respectivement à la saison sèche au nord et à la saison humide au sud.

**FIGURE 4**

Évolution moyenne, au cours de l'année, des précipitations et de la température de l'eau dans les hémisphères nord et sud.

Opposition des climats : en Afrique du Nord (Tunis), les pluies ont lieu en saison froide (hiver boréal), alors qu'en Afrique du Sud (Germiston), elles ont lieu en saison chaude (été austral)

(d'après GRIFFITHS, 1972).

ficie actuelle est d'environ 65 000 km<sup>2</sup>, occupe un affaissement au centre de cette bande, entre les deux branches de la vallée du Rift. À l'activité volcanique associée à ces différentes failles correspond la création de centaines de lacs de cratère, en particulier le long du Rift occidental.

Le continent africain se trouve donc schématiquement divisé en deux grandes régions :

► à l'est, l'Afrique des hautes terres, d'une altitude généralement supérieure à 1 000 m, avec les vallées du Rift et les grands lacs ;

**TABLEAU I**

Caractéristiques physico-chimiques de quelques lacs et rivières d'Afrique.

Na, K, Ca, Mg, HCO<sub>3</sub>, Cl, SO<sub>4</sub> exprimés en mg/l ; conductivité exprimée en µS/cm ;

P. moy. : profondeur moyenne.

\* HCO<sub>3</sub> + CO<sub>3</sub> ; \*\* méq/l.

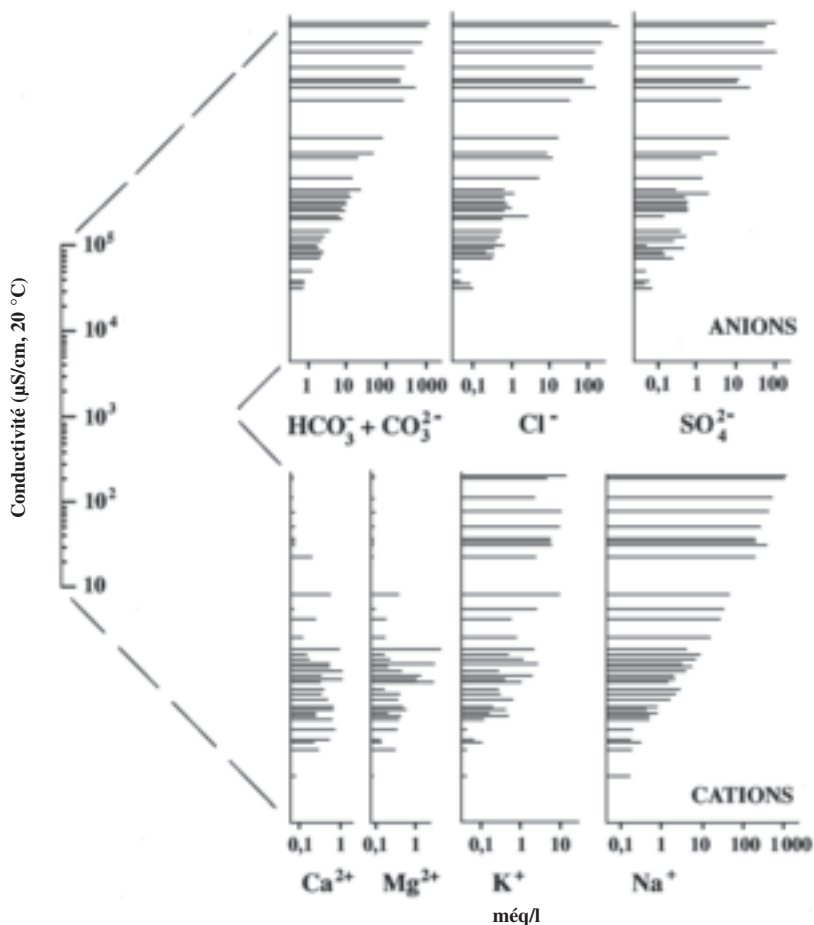
B et S, 1987 : BURGIS et SYMOENS, 1987 ; H et H, 1992 : HUGHES et HUGHES, 1992 ;

VB et B, 1990 : VAN DEN BOSSCHE et BERNACSEK, 1990 ; W, 1972 : WELCOMME, 1972 a.

	Na	K	Ca	Mg	HCO <sub>3</sub>	Cl	SO <sub>4</sub>	Cond.	Sources
<b>Lac Bangwéolo</b>	1,7	0,5	1,8	0,1	9,8	0,8	2,3	14	W, 1972 a
P. moy. : 4,14 m	5,1	2,2	3,1	2	17,1	2		52	VB et B, 1990
<b>Lac Baringo</b>	95	13	11,5	2	341,6*		19	416	VB et B, 1990
P. moy. : 5,6 m	126	15	22	3,15	347,7*		40		
<b>Lac Chilwa</b>	189	10,5	10,8	6,3		182		800	VB et B, 1990
P. moy. : 2 m	780	23,1	13,4	8,6		515		2 500	
<b>Lac Édouard</b>	110	9	12,4	47,3	600*	36	31	900	VB et B, 1990
P. moy. : 34 m								925	
<b>Lac Ihema</b>	3,9	1	2,46	3,9	42,7*	7,8		103	VB et B, 1990
P. moy. : 4,8 m	5,9	1,9	6,92	5,4		8,8		110	
<b>Lac Kivu</b>	129	85	5	84	915*	31	15	1 240	VB et B, 1990
P. moy. : 480 m	130	100	21,2	100	1 000,4*	35	30	1 294	H et H, 1992
<b>Lac Magadi</b>	38 000	537	< 10	< 30	7 980*	22 600	900	160 000	VB et B, 1990
P. moy. : < 1 m									
<b>Lac Malawi</b>	21	6,4	15,1	4,7	144	4,3	5	220	VB et B, 1990
P. moy. : 426 m			20,2	6,9			5,5		
<b>Lac Albert</b>	91	65	9,8	31,5	445,3*	31	25	675	B et S, 1987
P. moy. : 25 m	97	66		32,1	475,8*		32	730	
<b>Lac Moéro</b>	4,06	1,25	7,1	4,3	46,2	3,5	2	49	VB et B, 1990
P. moy. : 3-10 m	5,6	2,05	13,1	6	48,8*	19,1	3,1	125	B et S, 1987
<b>Lac Naivasha</b>	41	21,6	15,2	6,9	190,9*	14,4	2	318	VB et B, 1990
P. moy. : 11 m	45	22,6	21,9	7,7	209,2	16		400	
<b>Lac Nakuru</b>	3 300	237		0,9		1 020	62	9 500	VB et B, 1990
P. moy. : 2 m								165 000	
<b>Lac Natron</b>		3 000			158 600*	65 000	3 100		VB et B, 1990
P. moy. : < 1 m									
<b>Lac Rukwa</b>	149,4	19,4	1	1	7,09**	25,8	2,9	354	VB et B, 1990
P. moy. : < 5 m	1 140	85	12,2	4,6	53,5**	383	130	5 120	
<b>Lac Tanganyika</b>	57	35	9,3	43,3	409,3*	26,5	5	520	VB et B, 1990
P. moy. : 700 m								610	
<b>Lac Turkana</b>	770	21	5	3	1 323,7*	429	56	2 860	VB et B, 1990
P. moy. : 29,7 m	810	23	5,7	4	1 494,5*	475	64	3 300	
<b>Lac Victoria</b>	10,4	3,7	5	2,3	54,9*	3,9	0,8	91	VB et B, 1990
P. moy. : 40 m	13,5	4,2	7	3,5	67,1*			98	
<b>Bandama</b>	3,2	2,3	4,6	2	36	0	1,7	90	VB et B, 1990
	6	4	5,5	2,5	45,7	0,8	10,1	200	
<b>Corubal</b>	96,8	3,2	21,4	5	24,4	193,7	56,2		VB et B, 1990
<b>Niger</b>									
(delta central)	2,99	1,96	4,01			1,07		31	VB et B, 1990
<b>Sénégal</b>	2,5	2,4	10	1		3	11	72	VB et B, 1990
<b>Volta Noire</b>	3,9	0,25		11,86		17,5		41	VB et B, 1990
								124	
<b>Congo</b>	1,7	1,1	2,4	1,25	11,2	2,85	2,95		VB et B, 1990
<b>Zambèze</b>	1,7	0,88	4,93	1,47				50	VB et B, 1990
	3,26			3,86				96	

**FIGURE 5**

Concentrations en anions et cations majeurs, et en fonction de la conductivité, pour une série de lacs d'Afrique de l'Est et d'Afrique centrale (d'après TALLING et TALLING, 1965).



► à l'ouest, l'Afrique des grands bassins sédimentaires, dont l'altitude moyenne est inférieure à 500 m, ceinturés de plateaux érodés qui les isolent les uns des autres ainsi que de la mer (fig. 6).

C'est dans ce contexte géomorphologique que se sont progressivement développés les milieux aquatiques actuels et leurs biocénoses.

## Les principaux types de milieux aquatiques

### Les eaux courantes

En dépit de vastes zones actuellement désertiques, le réseau hydrographique africain est particulièrement bien développé (fig. 7, tabl. II). Certaines zones arides sont néanmoins traversées par des cours d'eau qui prennent naissance dans des massifs plus arrosés. C'est ainsi qu'une partie du cours du fleuve Sénégal, du Niger, et surtout du Nil, peut paraître en contradiction avec la sécheresse des paysages qui les entourent.



On peut distinguer les grands bassins fluviaux (Congo, Nil, Niger, Volta, Sénégal, Chari, Zambèze), dont le régime résulte d'une diversité climatique sur le bassin et qui abritent eux-mêmes une variété de paysages ou de biotopes, et un grand nombre de plus petits fleuves côtiers, hydrologiquement isolés les uns des autres mais situés dans des zones climatiques homogènes. Ces petits fleuves ont un régime plus directement en phase avec le climat local et sont donc susceptibles de variations plus brutales.

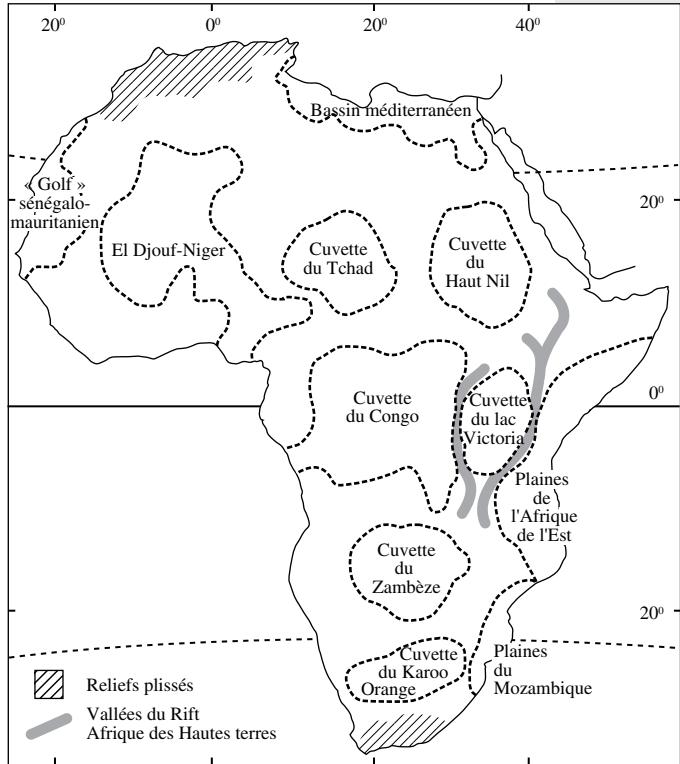
Dans la plupart des cours d'eau, de la source à l'estuaire, on observe un changement progressif de l'altitude, de la pente, de la vitesse du courant et de la section (largeur et profondeur) de la rivière. Ces conditions de milieu déterminent des biotopes successifs, depuis le petit torrent sur substrat rocheux jusqu'au large fleuve aux méandres envasés, auxquels correspondent des peuplements également bien différenciés.

La plupart des principaux bassins fluviaux ont fait l'objet d'études monographiques : le Nil (RZÓSKA, 1976) et le canal de Jonglei (HOWELL *et al.*, 1988), le Niger (GROVE, 1985), le Bandama (LÉVÊQUE *et al.*, 1983), la Volta (PETR, 1986) et le Zambèze (DAVIES, 1986).

### Les plaines d'inondation et les marécages

L'influence la plus remarquable de la saisonnalité des pluies et du régime des cours d'eau concerne les plaines d'inondation, les bras morts et les mares temporaires. Ce sont, comme les lacs peu profonds, des systèmes aquatiques qui se rencontrent surtout dans des paysages de plaine ou de faible relief.

On regroupe sous l'appellation de mares temporaires des bas-fonds qui ne sont pas toujours reliés à un réseau hydrographique. Leur mise en eau se fait par ruissellement local et par les pluies qui tombent directement sur leur surface (le terme anglais de *rainpool* est plus explicite). En zone de savane, elles



**FIGURE 6**  
Topographie générale de l'Afrique montrant les principaux bassins hydrographiques, les zones d'altitude supérieure à 1 000 m et la division approximative entre l'Afrique « basse » et l'Afrique « haute » (redessiné d'après BEADLE, 1981).

**FIGURE 7**

Distribution  
des systèmes  
fluviaux  
en Afrique.



sont totalement asséchées une partie de l'année, mais remises en eau chaque année. En zone désertique, leur inondation est plus aléatoire. Leur principale caractéristique concerne les peuplements aquatiques végétaux et animaux qu'elles abritent : ce sont soit des organismes adaptés à une période de repos métabolique prononcé (estivation) à un stade de leur vie, soit des organismes migrants, actifs ou passifs (transportés par d'autres animaux). En ce qui concerne les poissons, le genre *Protopterus* offre deux modes complémentaires d'adaptation à ces milieux dont la surface totale en zone de savane est trop souvent sous-estimée. Ces milieux abritent également des Cyprinodontiformes comme les *Nothobranchius* qui accomplissent leur cycle biologique en quelques mois.

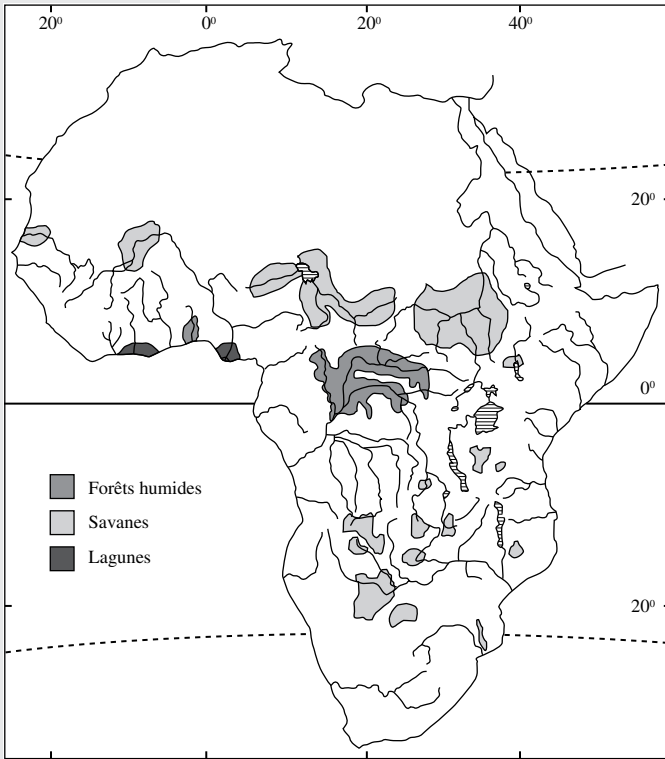
Les plaines alluviales d'inondation comprennent souvent des dépressions, y compris des bras morts, qui sont des plans d'eau permanents dont le régime saisonnier est lié à celui du fleuve et qui forment une zone de transition active, chimique et biologique, entre milieu terrestre et milieu aquatique. Diverses classifications de ces milieux d'interface ont été proposées, en fonction de l'importance et de la chronologie de leur liaison avec le fleuve, certaines n'étant mises en eau que tardivement et par l'intermédiaire de mares ou dépressions

**TABLEAU II**

Caractéristiques physiques des principaux fleuves africains.

Rivières	Longueur (km)	Surface bassin versant (km <sup>2</sup> )	Débit moyen annuel (m <sup>3</sup> .s <sup>-1</sup> )
Congo	4 700	3 457 000	40 487
Nil	6 695	3 349 000	2 640
Zambèze	2 574	1 300 000	7 070
Niger	4 200	1 125 000	6 100
Orange	2 300	650 000	
Chari	950	600 000	1 100
Sénégal	1 640	441 000	687
Volta	1 270	398 371	1 260
Ogôoué	920	205 000	4 758
Rufiji	300	177 000	1 133
Ruvuma	640	165 760	
Sanaga	890	135 000	2 060
Malagarasi	470	131 572	
Cuanza	960	121 470	58
Okavango	2 560	115 000	254
Bandama	1 050	97 000	392
Ruaha (Great)	750	84 000	103
Comoé	1 160	78 000	206
Gambie	1 120	77 000	170
Cross	485	75 000	569
Sassandra	840	75 000	513
Logone	550	73 700	1 500
Kouilou	605	60 000	700
Ouémé	700	50 000	220
Tana	800	42 217	151
Ntem	460	31 000	348
Cavally	700	28 850	384
Nyong	690	27 800	443
Corubal	600	23 200	
Pra	445	22 710	238
Mono	360	22 000	104
Moa	425	17 900	
Tano	625	16 000	129
Sewa	385	14 200	
Kaba	280	12 900	
Rokel	280	10 600	
Bia	300	9 500	83
Oshun	267	9 014	
Geba	255	8 000	
Awash	815	7 700	40
Jong	249	7 500	
Bengo	300	7 370	47

plus directement alimentées par le fleuve (JUNK, 1982). Dans les plaines d'inondation, la proportion des surfaces en eau permanentes par rapport à la surface inondable totale est aussi une variable d'importance écologique. D'un côté, le Sudd (bassin du Nil) et l'Okavango (Botswana) présentent un rapport permanent/saisonnier de 1 : 1,7. Ce sont essentiellement de vastes marécages, de surface variable au cours de l'année, mais qui dépendent peu des populations fluviales pour le renouvellement de leur peuplement en poissons. Un rapport de 1 : 6 a été proposé pour les plaines d'inondation du Niger (delta central, au



**FIGURE 8**

Situation des principales zones humides africaines (modifié d'après WHITE, 1983 et DENNY, 1993).

(Mali) ou du Sénégal avant la construction des barrages. Des valeurs bien supérieures de ce rapport (de 1 : 20 à 1 : 100) s'appliquent aux plaines d'inondation du Chari et du Logone (Tchad et Cameroun) et en particulier au Grand Yaéré au Nord-Cameroun (fig. 8). Dans ce cas, ce sont les juvéniles issus de la reproduction des poissons du fleuve, en début de crue, qui constituent la majeure partie du peuplement de la zone inondée. Dans les régions éloignées de l'équateur, la mise en eau d'une plaine d'inondation commence généralement avec l'apport direct des pluies, le débordement des fleuves n'intervenant que plus tard. Ces milieux sont essentiellement colonisés par les formations herbacées. Mais, en région équatoriale, la pluie excède presque constamment l'évaporation et le niveau des fleuves est peu variable. Les plaines alluviales sont alors couvertes en permanence d'une forêt inondée. En milieu continental, c'est le cas de la grande forêt de la cuvette centrale du Congo (environ 200 000 km<sup>2</sup>). En milieu alluvial côtier, un gradient eau douce-eau salée en zone intertidale donne lieu à l'établissement de mangroves, comme sur la côte du golfe de Guinée. Dans les deux cas, les feuilles tombées des arbres constituent la principale source de matière organique pour le réseau trophique aquatique.

Les marécages permanents (Sudd, Okavango, annexes peu profondes des lacs de l'Afrique centrale ou bordures des lacs Tchad, Chilwa, Bangweulu ou Kyoga) sont couverts d'un peuplement dense à *Cyperus papyrus*, *Phragmites* spp., *Vossia cuspidata*, *Typha* et parfois *Echinochloa pyramidalis* qui modifient sensiblement l'oxygénation et la composition chimique de l'eau par les nutriments qu'ils assimilent (DENNY, 1985). Certaines plantes, comme la légumineuse *Aeschynomene elaphroxylon* qui peut atteindre 8 à 10 m de hauteur, sont indicatrices d'une période d'assèchement puisque leurs graines ne germent que dans un sédiment exondé. Si la durée de vie d'une plante n'est que de l'ordre de quatre à six ans, une forêt peut subsister une vingtaine d'années par repousses latérales (HOWARD-WILLIAMS, 1975, 1979). La salure de l'eau ou du sédiment peut également sélectionner les espèces : *C. papyrus* est limité aux eaux douces (400 µS/cm était la limite supérieure sur le lac Tchad), *Phragmites*, *Typha* et *Cyperus laevigatus* tolé-

rant des salinités importantes (jusqu'à 20  $\mu\text{S}/\text{cm}$  dans les mares du Kanem) (ILTIS et LEMOALLE, 1983).

Dans les plaines d'inondation à graminées, qui sont une extension du fleuve, il existe le plus souvent un courant qui favorise l'oxygénation de l'eau. De plus, la densité des herbes est assez faible pour permettre la pénétration de la lumière dans la masse d'eau : les tiges servent de support à une production de végétation épiphytique (avec production nette d'oxygène) et à un peuplement d'épibiontes dont se nourrissent certains poissons, dont une majorité de juvéniles. Enfin, la biomasse des herbes ne se décompose qu'après la décrue, ce qui est un facteur favorable pour l'oxygénation du milieu aquatique, tout en favorisant ultérieurement la fertilité locale du sol.

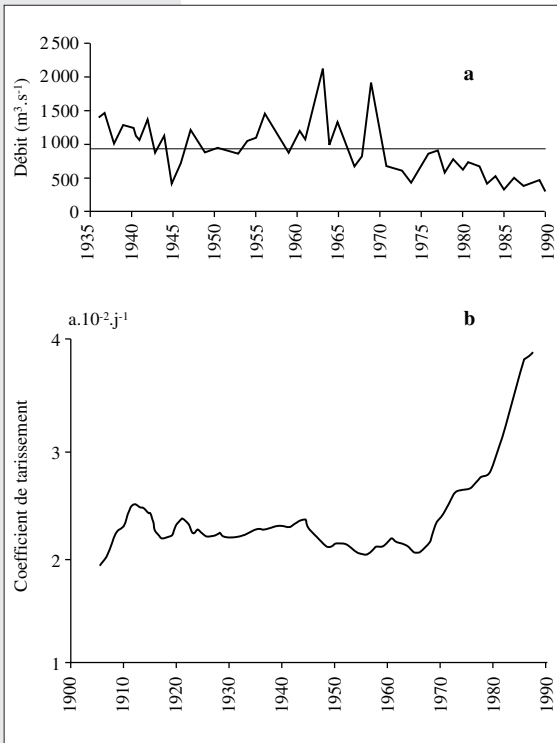
Dans un marécage couvert d'une végétation dense, permanente, une grande partie de la production primaire se fait dans les parties aériennes mais l'essentiel de la décomposition a lieu dans l'eau. Peu de lumière pénètre dans cette dernière et les échanges d'oxygène à l'interface eau-atmosphère sont limités. Il en résulte un bilan négatif d'oxygène dans l'eau. Dans ce cas, les poissons doivent venir chercher l'oxygène dissous près de la surface, ou dans les zones les moins profondes. Certains peuvent cependant disposer d'un organe de respiration accessoire qui leur permet d'utiliser directement l'oxygène de l'air.

Alors que, dans la plaine inondée à graminées, le premier maillon de la chaîne trophique est constitué de micro-épiphytes autochtones, la base de la nourriture dans le marécage provient des débris plus ou moins décomposés des parties aériennes de la végétation, avec la faune bactérienne associée (chaîne détritique). Le premier milieu, temporaire, ne concerne le plus souvent qu'une écophase de diverses espèces fluviatiles ou lacustres, le second peut abriter des espèces adaptées sur tout leur cycle vital, avec une prédominance de juvéniles dans les zones de bordure.

### **Le rôle des eaux souterraines**

L'hydrosystème fluvial inclut une composante souterraine essentielle, la nappe phréatique, qui constitue un réservoir aquifère primordial. Entre la rivière et les nappes souterraines se produisent en permanence des échanges d'eau et on estime que, pour une rivière qui coule sur des roches perméables, l'eau de surface est accompagnée d'un volume au moins aussi important qui s'écoule dans ses alluvions. En période de crue, la nappe phréatique est alimentée par le réseau superficiel et emmagasine l'eau. Inversement, lors de l'étiage, les eaux souterraines sont libérées dans le réseau superficiel et assurent, en partie, le maintien en eau des hydrosystèmes. D'une manière générale, le réseau phréatique présente une plus grande pérennité, voire une meilleure stabilité, que le domaine superficiel, car les temps de transfert sont nettement plus longs et les événements hydrologiques de surface s'y traduisent généralement de façon atténuée.

Dans le contexte pluviométrique déficitaire de l'Afrique intertropicale, l'hydraulicité des fleuves sahélo-soudaniens a beaucoup diminué ces trente dernières années. L'incidence du cumul des faibles précipitations s'est traduite avec un retard de plusieurs années et, aujourd'hui, l'hydraulicité des fleuves de la zone continue de



**FIGURE 9**

a : Variations des débits mensuels d'étiage (Oubangui).  
 b : Évolution du coefficient de tarissement (Afrique sahélo-soudanienne) (d'après OLIVRY *et al.*, 1993).  
 $a \cdot 10^{-2} \cdot j^{-1}$  :  
 a : pente de la loi exponentielle,  
 j : jour.

baisser dans des proportions importantes. Alors que le déficit des apports n'atteignait que 7 % pour la décennie soixante-dix, il a atteint 16 % pour la décennie quatre-vingt, tandis que la pluviosité réaugmentait (OLIVRY *et al.*, 1993). Ce déficit s'accompagne en plus d'étiages exceptionnels répétés et de tarissements accélérés (fig. 9). Avec un temps de latence de l'ordre de la décennie, l'amenuisement des réserves souterraines entraîne, en surface, un appauvrissement durable des ressources hydriques, indépendamment, pour un temps, d'éventuelles améliorations climatiques.

### Les lacs peu profonds

Par opposition aux marécages, les lacs peu profonds sont des milieux dont l'essentiel de la surface n'est pas colonisé par la végétation. Mais, associés à un faible relief, ils sont souvent bordés d'une ceinture constituée des mêmes espèces. En Afrique, les lacs peu profonds sont nombreux et de taille très différente, depuis ceux qui ont la dimension d'une

mare jusqu'au lac Tchad qui occupait dans les années 1960 près de 18 000 km<sup>2</sup> (tabl. III). Certains comme les lacs Tchad et Chilwa, sont des lacs endoréiques, c'est-à-dire sans exutoire de surface, toute l'eau apportée par les pluies et les affluents étant compensée par l'évaporation et l'infiltration.

Ce sont des lacs polymictiques, c'est-à-dire que la colonne d'eau est homogène presque tous les matins après le refroidissement nocturne. Suivant la saison et le régime des vents, ils sont susceptibles de se stratifier au cours de la journée. Cette fréquence élevée du cycle thermique assure en général une bonne oxygénation de toute la colonne d'eau ainsi qu'une régénération continue des nutriments, et donc un peuplement phytoplanctonique souvent abondant : beaucoup de ces lacs sont eutrophes (plus de 25 mg/m<sup>3</sup> de chlorophylle en moyenne) et sensibles aux accidents climatiques. Que la stratification dure plusieurs jours par manque de vent et de refroidissement nocturne, et l'anoxie se répand dans la masse d'eau, avec des mortalités massives de poissons. À l'inverse, de fortes tempêtes peuvent remettre en suspension des quantités inhabituelles de sédiment organique et provoquer une anoxie équivalente.

Baucoup de lacs africains de grande taille ont fait l'objet d'études monographiques : lac Tchad (CARMOUZE *et al.*, 1983), lac Turkana au Kenya (HOPSON, 1982), lac Bangweulu en Zambie (TOEWS, 1975). Des lacs plus petits ont été également bien étudiés : lac George en Ouganda (BURGIS *et al.*, 1973 ; GANF et VINER, 1973 ; TALLING, 1992), lac Chilwa au Malawi (KALK *et al.*, 1979), lac

**TABLEAU III**

Principaux lacs  
peu profonds  
de l'Afrique  
intertropicale  
(source : VAN DEN  
BOSSCHE et  
BERNACSEK, 1990).

Lacs	Pays	Superficie (km <sup>2</sup> )	Profondeur moyenne (m)
Chilwa	Malawi, Mozambique	750-1 000	2
Guiers	Sénégal	170-300	2,5
Naivasha	Kenya	115-150	11
Bam	Burkina Faso	12-20	0,8
Tchad « normal »	Cameroun, Niger, Nigeria, Tchad	18 000	3,9
Moéro	RDC, Zambie	4 650	3-10
Tana	Éthiopie	3 500	8
Rukwa	Tanzanie	2 300	< 6
Maji Ndombe	RDC	2 300	5
Kyoga	Ouganda	1 822	2,3
Bangwéolo	Zambie	1 721	4,1
Natron	Kenya	900	0,5
Tumba	RDC	765	2,4
Upemba	RDC	530	1,7
Malombe	Malawi	390	4
George	Ouganda	250	2,4
Ngami	Botswana	200	1
Chiuta	Malawi, Mozambique	200	5
Baringo	Kenya	130	5,6
Awasa	Éthiopie	130	10,7
Magadi	Kenya	108	0,6
Ihéma	Ruanda	86	4,8
Nakuru	Kenya	52	0,5-4,5
Léré	Tchad	40,5	4,5
Nabugabo	Ouganda	30	< 5
Dilolo	Angola	18,9	

de Guiers au Sénégal (COGELS, 1984), lac Naivasha (LITTERICK *et al.*, 1979) et lac Nakuru au Kenya (VARESCI, 1978, 1979). On trouvera de plus amples informations sur ces milieux dans SERRUYA et POLLINGHER (1983) et BURGIS et SYMOENS (1987).

### Les lacs profonds

Les grands lacs de l'Afrique de l'Est sont caractérisés par des dimensions hors du commun en termes de volume (Tanganyika, 18 900 km<sup>3</sup>), de surface (Victoria, 68 800 km<sup>2</sup> ; Tanganyika, 32 900 km<sup>2</sup> ; Malawi, 30 800 km<sup>2</sup>) ou de profondeur (Tanganyika, 1 435 m maximum ; Malawi, 758 m maximum) (tabl. IV). Les lacs de la vallée du Rift sont des lacs dans lesquels les processus pélagiques dominant, du fait de la faible importance relative de la zone littorale et de leur grande profondeur, liées au fort relief local. Une synthèse de leurs caractéristiques peut être consultée dans JOHNSON et ODADA (1996).

Les lacs profonds, grands ou modestes, sont généralement caractérisés par une stratification au moins saisonnière et parfois permanente. Les eaux de la couche supérieure sont plus chaudes et moins denses que celles de la couche profonde. Le lac est ainsi constitué de deux couches superposées qui se mélangent peu ou pas du tout. Schématiquement, la couche supérieure est bien éclairée et bien oxygénée. À l'inverse, la zone profonde, généralement le siège de processus de décomposition, est dépourvue d'oxygène. Ce caractère peut se retrouver dans des lacs de faible surface mais abrités du vent, comme les lacs de cratère ou de petits plans d'eau forestiers, tel le lac

**DU LAC AU MARÉCAGE :  
LE CAS DU LAC TCHAD**

**A**u cours de la période 1950-1970, la surface en eau du lac Tchad était d'environ 20 000 km<sup>2</sup> pour un volume de 50 km<sup>3</sup>, soit une profondeur moyenne de 2,5 m. Du fait de la turbidité et de l'agitation de l'eau par le vent, l'extension des bordures de macrophytes le long des rivages était limitée. L'aspect lacustre dominait, avec de vastes surfaces d'eau libres, et les peuplements de poissons rendaient bien compte de cette situation (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). Comme résultante du changement climatique qui s'est manifesté au début des années 1970, une grande partie du lac s'est asséchée entre 1973 et 1975 (LEMOALLE, 1991), permettant la germination

de graines et le développement de nombreuses plantes (dont *Cyperus papyrus*, *Aeschynomene elaphroxylon*) qui se sont maintenues lors de la remise en eau partielle du lac qui a suivi. Dans la cuvette sud du lac, pour un même niveau de l'eau de 280,5 m au-dessus du niveau de la mer, la surface en eau libre était d'environ 6 000 km<sup>2</sup> avant 1972 et elle n'est plus que de 1 700 km<sup>2</sup> depuis. Un vaste marécage s'est installé sur les trois quarts de la cuvette, obligeant les pêcheurs à modifier leurs techniques de pêche du fait d'un environnement nouveau, mais aussi en raison de la modification des communautés de poissons (NEILAND et VERINUMBE, 1991).

Opi au Nigeria (HARE et CARTER, 1984).

Plusieurs centaines de lacs profonds de cratère sont connus dans les régions volcaniques d'Afrique, notamment au Cameroun et en Afrique orientale. Citons par exemple le lac Bunyoni (Ouganda), les lacs Nyos (avec une profondeur maximale de 208 m pour une surface de 1,58 km<sup>2</sup>) ou Tizong (48 m pour 0,08 km<sup>2</sup>) au Cameroun (KLING, 1988). Ce sont en général des lacs de petite taille, dont la faune indigène est assez pauvre. Certains, comme le Barombi Mbo au Cameroun, hébergent cependant plusieurs espèces de poissons endémiques (TREWAVAS *et al.*, 1972). Le lac Kivu a été

formé par une éruption volcanique qui a bloqué le cours d'une rivière ; il est stratifié en permanence, avec une zone profonde anoxique saturée en méthane.

Dans un lac stratifié, les poissons vivent essentiellement dans la couche superficielle. S'ils peuvent éventuellement faire de courtes incursions dans la couche profonde, les fonds correspondants ne leur sont accessibles ni pour se nourrir, ni pour y déposer leurs œufs. D'où l'importance de la zone de rivage pour les espèces qui ne sont pas strictement pélagiques.

Dans la plupart des autres lacs profonds d'Afrique, l'accumulation de substances dans les eaux profondes est moins rapide, et concerne plus rarement des gaz susceptibles d'accélérer un début de déstratification (une exception notable étant le lac Kivu avec le méthane). Des variations climatiques, refroidi-

**TABEAU IV**

Principaux grands lacs profonds de l'Afrique intertropicale (source : VAN DEN BOSSCHE et BERNACSEK, 1990).

Lacs	Pays	Superficie (km <sup>2</sup> )	Profondeur moyenne (m)	Profondeur maximale (m)
<b>Victoria</b>	Kenya, Tanzanie, Ouganda	68 800	40	84
<b>Tanganyika</b>	Burundi, Tanzanie, RDC, Zambie	32 900	700	1 435
<b>Malawi</b>	Malawi, Mozambique, Tanzanie	30 800	426	758
<b>Turkana</b>	Éthiopie, Kenya	7 570	29,7	73
<b>Albert</b>	Ouganda, RDC	5 270	25	58
<b>Kivu</b>	Ruanda, RDC	2 370	240	489
<b>Édouard</b>	Ouganda, RDC	2 300	34	117



### LE LAC VICTORIA : UN EXEMPLE D'ÉVOLUTION ACCÉLÉRÉE

**D**es mesures effectuées au centre du lac Victoria en 1990-1991 ont été comparées avec les résultats obtenus en 1960-1961 (HECKY *et al.*, 1994). La zone profonde, peu oxygénée, du lac est maintenant sensiblement plus importante : elle apparaît dès la profondeur de 40 m contre plus de 50 m en 1960. En outre, le déficit en oxygène y est plus prononcé. C'est là un signe manifeste d'eutrophisation qui a plusieurs causes. Un léger réchauffement climatique dans la région depuis 1960 peut y avoir contribué (DIAZ et GRAHAM, 1996). Mais surtout, les activités humaines sur le bassin versant contribuent à augmenter les apports au lac en substances nutritives, ce qui favorise

une modification du phytoplancton et donc de la répartition de l'oxygène. Dans le même temps, on a constaté la raréfaction des petits cichlidés endémiques, pélagiques ou démersaux, qui résulte en partie des introductions de nouvelles espèces de poissons comme le *Lates*, mais aussi de la nouvelle distribution de l'oxygène qui a considérablement réduit l'extension de leur biotope. Au total, le réseau trophique du lac a subi en trente ans une profonde modification. Il est probable que celle-ci est en cours d'accélération, et que les modifications de l'environnement aquatique se traduiront par de nouveaux changements des peuplements de poissons (voir p. 295).

dissement ou vent, peuvent parfois causer un début de mélange dans la zone de transition entre eaux superficielles et eaux profondes. Ces mélanges permettent l'enrichissement des eaux de surface en éléments nutritifs. Ils sont évidemment moins fréquents que ceux que l'on observe dans les lacs peu profonds, polymictiques, où cet enrichissement est quotidien.

### NYOS, UN EXEMPLE EXTRÊME

**L**e 21 août 1986, 1 700 habitants d'un village proche du lac Nyos, au Cameroun, étaient asphyxiés pendant leur sommeil par un nuage de gaz carbonique émis par le lac. Dans ce lac, comme dans quelques autres lacs de cratère de la région, le CO<sub>2</sub> s'accumule dans les eaux profondes. Il provient en partie de la décomposition de la matière organique produite et sédimentée dans le lac, mais surtout de sources d'eau profonde et saturée en CO<sub>2</sub> résultant de l'activité tellurique. La pression qui règne dans la zone profonde du lac (jusqu'à 208 m) permet à de grandes quantités de gaz de s'accumuler. Les eaux profondes contiennent 10 à 20 fois plus de CO<sub>2</sub> qu'elles ne pourraient en contenir si elles étaient en surface. Protégé du vent par les parois du cratère, et soumis à un climat peu variable, le lac Nyos est stratifié en quasi-permanence, comme beaucoup de grands lacs

profonds africains. Les facteurs qui ont provoqué un début de circulation (déstratification) du lac en août 1986 ne sont pas déterminés avec certitude. Certains mettent en avant un refroidissement atmosphérique plus prononcé et plus rapide qu'à l'ordinaire (KLING, 1987 ; KLING *et al.*, 1989) ; d'autres estiment qu'une secousse tellurique est à l'origine de la déstabilisation (POURCHET *et al.*, 1988).

Le mécanisme engendré et ses effets sont sans ambiguïté : une première masse d'eau profonde a été déplacée vers le haut, le CO<sub>2</sub> dissous s'est alors trouvé en sursaturation par rapport à une pression (profondeur) moins forte et s'est dégagé sous forme de bulles. Le courant vertical ainsi amorcé a amplifié la circulation verticale initiale, comme si on avait décapsulé une gigantesque bouteille de soda.

## Les lacs de barrage

Au cours des dernières décennies, de nombreux barrages ont été construits sur les fleuves africains, le plus souvent à des fins hydroélectriques, parfois aussi pour l'irrigation ou pour la consommation urbaine.

Les plus importants et les plus connus sont le lac Nasser sur le Nil (barrage d'Assouan), le lac Volta sur la Volta, le lac Kariba et le lac Cahora Bassa sur le Zambèze (BALON et COCHE, 1974), le lac Kainji sur le Niger, le lac de Kossou sur le Bandama (fig. 10, tabl. V).

Ces réservoirs ont créé de nouveaux milieux aquatiques favorables au développement d'espèces adaptées aux eaux dormantes, autochtones ou introduites, mais également perturbé le cycle des espèces les plus dépendantes du régime saisonnier du fleuve<sup>1</sup>.

La mise en eau des grands barrages se fait généralement sans éliminer au préalable la végétation en place. La décomposition de cette matière organique consomme de l'oxygène mais libère des nutriments. Il en résulte une phase de forte production phytoplanctonique, favorable aux phytophages, qui dure quelques années avant une stabilisation à des niveaux de production plus bas. La

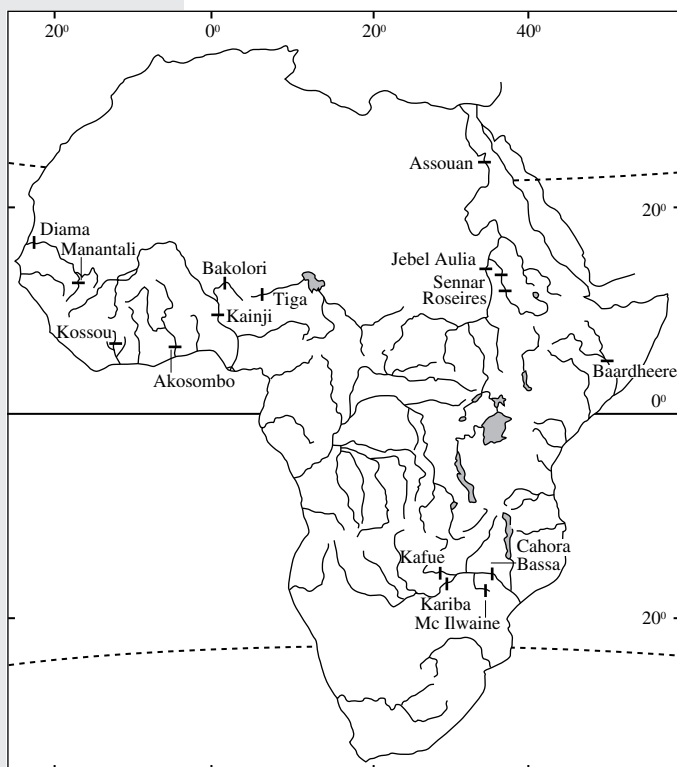
consommation de l'oxygène est plus durable et peut faire sentir ses effets sur plus de vingt ans (lac Volta et lac Mc Ilwaine, par exemple).

En ce qui concerne les poissons, deux variables de l'environnement sont à prendre en compte pour un lac de barrage : le temps de séjour de l'eau et les fluctuations du niveau de l'eau (marnage) au cours de l'année. De forts et rapides changements de niveau empêchent, en effet, tout développement d'une communauté littorale, généralement nécessaire au développement des juvéniles (c'est le cas du lac Nasser) ; la stratification du lac et l'anoxie correspondante des zones profondes sont étroitement dépendantes de la circulation horizontale des masses d'eau, qui peut être évaluée par le temps de séjour.

En aval des barrages, le régime du cours d'eau est souvent modifié, avec des crues moins prononcées et parfois à contre-saison, d'où une moindre extension des plaines d'inondation et un changement des conditions de milieu pour la reproduction.

FIGURE 10

Situation des principaux lacs de barrage en Afrique.



### NOTE 1

Il n'est fait mention ici que de l'impact sur les communautés piscicoles. Mais il est évident que de très nombreuses autres perturbations résultent de la création de telles retenues.

Nom	Bassin	Pays	Fermeture	Superficie (km <sup>2</sup> )	Profondeur max. (m)
Volta	Volta	Ghana	1964	8 270	74
Nasser/Nubia	Nil	Égypte, Soudan	05/1964	6 850	110-130
Kariba	Zambèze	Zambie, Zimbabwe	1958	5 364	120
Kafue Gorge	Kafue	Zambie	1972	1 600-4 340	2*
Cahora Bassa	Zambèze	Mozambique	1975	2 665	156
Kossou	Bandama	Côte-d'Ivoire	02/1971	1 600	60
Gebel Aulia	Nil Blanc	Soudan	1937	600-1 500	12
Kainji	Niger	Nigeria	1968	1 270	60
Buyo	Sassandra	Côte-d'Ivoire	1980	900	32
Lagdo	Bénoûé	Cameroun	1982	700	11*
Manantali	Sénégal	Mali	1987	500	20
Mwadingusha	Lufira	RDC	1938	446	14
Sélingué	Niger	Mali	07/1980	409	20
Roseires	Nil Bleu	Soudan	1966	290	68
Nzilo	Lualaba	RDC		280	8,3*
Koka	Awash	Éthiopie	1960	255	14
Ayamé	Bia	Côte-d'Ivoire	1959	197	20
Nyumba Ya					
Mungu	Pangani	Tanzanie	12/1965	181	41
Nangbeto	Mono	Togo	1987	180	8
Sennar	Nil Bleu	Soudan	1925	140-160	26
Mc Ilwaine	Hunyani	Zimbabwe	1952	26,3	27,4

**TABLEAU V**

Principaux réservoirs de l'Afrique intertropicale (source : VAN DEN BOSSCHE et BERNACSEK, 1990) (\* Profondeur moyenne).

Dans les réservoirs créés en périphérie de zones urbaines ou fortement anthropisées, des apports trop élevés en azote et en phosphore induisent une prolifération de phytoplancton dans les couches superficielles, ce qui provoque après dégradation une anoxie des couches profondes. Lorsque ces retenues sont destinées à l'approvisionnement en eau potable des villes, cette eutrophisation a des conséquences sur le coût du traitement de l'eau avant sa distribution pour la filtration et l'élimination du goût produit par certaines algues, comme dans le lac Mc Ilwaine au Zimbabwe (THORNTON, 1982). L'introduction de poissons phytophages, en l'occurrence *Hypophthalmichthys molitrix*, a été employée pour lutter contre la prolifération du phytoplancton dans le lac Sidi Mohamed Ben Abdallah, qui fournit en eau le tiers de la population urbaine du Maroc (BOULOU, 1982).

Des centaines de petits barrages ont été également construits sur de nombreux cours d'eau temporaires africains, notamment dans les zones arides, afin de constituer des réserves d'eau pour l'élevage, l'agriculture et les besoins domestiques. La pêche est un moyen complémentaire de leur valorisation, ce qui explique les nombreuses expériences d'empoisonnement auxquelles ils donnent lieu (BAIJOT *et al.*, 1994).

## Conclusion

Les caractéristiques qui définissent un système aquatique sont multiples et de plusieurs ordres. Il en résulte une grande diversité des milieux que l'on peut observer en Afrique comme ailleurs. À l'intérieur même de chaque système existe toute une variété de biotopes qui ne peuvent être définis de façon simple que si l'on privilégie une approche comparative.

Celle-ci peut porter sur la qualité de l'eau et sa relation avec le métabolisme des poissons. La salinité ou la température sont à ce titre des variables de milieu sélectives : pas d'*Oreochromis* en dessous de 10 °C, pas de Mormyridae dans des eaux de conductivité supérieure à 500  $\mu\text{S}/\text{cm}$ . Peu d'espèces sont par ailleurs susceptibles de se maintenir dans une eau contenant moins de 2 mg/l d'oxygène, valeur fixée comme seuil de dépendance respiratoire pour les espèces à respiration strictement aquatique (BÉNECH et LEK, 1981).

On peut ensuite considérer les relations trophiques ; bien que la plupart des poissons soient très opportunistes, il est nécessaire pour la survie des individus que chaque écophase puisse trouver la nourriture qui lui est nécessaire au moment où elle en a besoin. Interviennent ici l'importance relative des productions allochtone ou autochtone, benthique ou pélagique, la position de l'espèce dans le réseau trophique, la compétition pour les ressources et les relations de prédation.

Enfin, on peut se poser la question d'un environnement dans lequel le cycle biologique puisse être réalisé. L'échelle est différente pour les espèces migratrices, mais, dans tous les cas, il faut que les œufs et les stades larvaires bénéficient de conditions de milieu convenables, tout en étant suffisamment à l'abri d'une prédation excessive. La diversité des milieux, et celle des biotopes dans un système donné, est une des conditions de la diversité des espèces.