

## Chapitre 14

### LES PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES DES LACS PEU PROFONDS

#### *FISH COMMUNITIES IN SHALLOW LAKES*

C. Lévêque  
J. Quensière

Le concept de lac peu profond («Shallow lake») répandu parmi les limnologues ne semble se référer à aucune définition précise et universellement admise. Pour certains ce sont des milieux ne dépassant pas quelques mètres de profondeur moyenne, alors que d'autres prennent pour critères l'abondance de la végétation aquatique ou l'absence de stratification permanente. Nous avons choisi arbitrairement ici de les définir comme des lacs ne dépassant pas 10 m de profondeur moyenne qui n'ont pas de stratification permanente. Si l'on exclut les réservoirs et les grands lacs d'Afrique orientale (Tanganyka, Malawi, Kivu, Victoria) ces conditions assez peu restrictives s'appliquent à une grande partie des autres lacs naturels africains.

Les lacs peu profonds, malgré leur grande diversité, présentent quelques caractéristiques communes, en raison principalement de leur morphométrie. Tout d'abord ils sont très généralement pourvus de zones d'herbiers qui peuvent occuper des surfaces importantes (20 % pour le Naivasha, 50 à 60 % pour le Chilwa (Morgan, 1971), 12 à 15 % pour le Tchad (Carmouze *et al.*, 1972). Les macrophytes se développent sur les hauts fonds et se rencontrent donc souvent près des côtes, au niveau des embouchures des rivières, dans les baies protégées. Ils produisent une quantité importante de matière organique mais servent également de support à une flore épiphytique dont la production photosynthétique pourrait dépasser celle des macrophytes (Wetzel, 1979). Ils fournissent également support, abri et nourriture à de nombreux invertébrés et constituent des biotopes préférentiels pour certaines espèces de poissons ou des alevins.

Les fluctuations du niveau de l'eau sont en général plus spectaculaires dans le cas des lacs peu profonds du fait de l'absence de relief du bassin. Il peut en résulter de grandes variations de surface au cours d'un cycle saisonnier, mais également à l'échelle pluriannuelle en fonction des fluctuations climatiques. Les eaux de crue qui envahissent les zones avoisinantes s'enrichissent en éléments nutritifs et en matière organique et diverses espèces de poissons y trouvent abri et nourriture.

Enfin, les lacs peu profonds n'ont pas de stratification thermique permanente, ce qui favorise le recyclage des éléments nutritifs et explique en partie la forte productivité de ces milieux. Là où la matière organique n'est pas trop abondante, dans les eaux libres, par exemple, il y a généralement une bonne oxygénation de la colonne d'eau favorisant le développement du benthos. On a parfois comparé certains lacs peu profonds à de vastes zones littorales.

Malgré l'existence de traits communs, les lacs peu profonds présentent cependant des faciès très variés selon leur morphométrie, leur situation géographique ou climatique, l'importance des fluctuations du niveau de l'eau à court et à moyen terme. Certains peuvent s'assécher tempo-

rairement. D'autres ont des eaux plus ou moins salées. Il en résulte une grande hétérogénéité apparente des peuplements ichthyologiques et le développement chez certaines espèces d'adaptations biologiques particulières leur permettant de subsister dans des conditions écologiques parfois extrêmes.

## 1 - PRINCIPAUX FACTEURS INTERVENANT SUR LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS.

Certains facteurs historiques, écologiques ou humains ont un impact important sur la structure des peuplements lacustres. Ils n'agissent pas toujours de manière indépendante et peuvent avoir des relations directes ou indirectes entre eux (Fig.1). Comme nous le verrons, dans le cas des lacs peu profonds l'étude de ces facteurs permet de dégager un certain nombre de tendances et de reconnaître quelques grands types de peuplements ichthyologiques dans un ensemble apparemment très hétérogène.

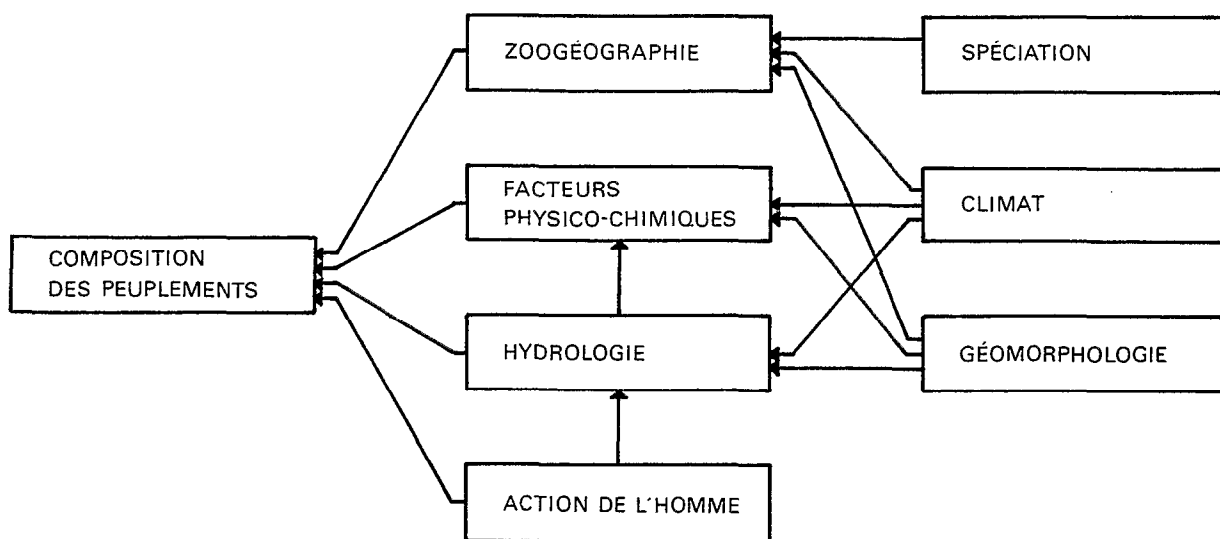


Fig. 1 : Interactions des principaux facteurs susceptibles d'expliquer la composition actuelle des peuplements ichthyologiques des lacs peu profonds.

### 1.1 - Facteurs physico-chimiques.

**1.1.1 - Hydrologie.** L'un des éléments essentiels du fonctionnement des milieux peu profonds est le bilan hydrologique, c'est à dire l'équilibre entre les apports et les pertes en eau et leur répartition dans le temps. Les apports sont dus essentiellement aux rivières, aux pluies et dans certains cas aux nappes phréatiques. Les pertes proviennent des émissaires, de l'évaporation et de l'infiltration.

Il est possible de classer les lacs en fonction de l'importance relative des composantes du bilan hydrologique, et de la morphologie du bassin lacustre. Cependant, nous ne retiendrons ici que quelques grands types en insistant plus particulièrement sur les conséquences écologiques vis-à-vis des poissons.

#### a) Echelle annuelle.

Les facteurs écologiques les plus importants en liaison avec l'hydrologie, sont l'existence ou non d'une période d'assèchement, et l'amplitude des variations de niveau pour les milieux permanents.

Les milieux qui s'assèchent saisonnièrement, sont principalement situés dans les régions où les pluies, concentrées sur quelques mois de l'année, constituent l'apport principal en eau, les pertes résultant surtout de l'évaporation. Des milieux de ce type existent surtout dans la zone sahélienne (mares, chotts, etc.) ainsi qu'au nord de l'Afrique du sud (pans). L'assèchement est bien entendu un facteur limitant le maintien des populations ichtyologiques et seules quelques rares espèces comme les *Protopterus* et les *Notobranchius* qui présentent des adaptations biologiques particulières sont capables de repeupler le milieu aquatique lors de la remise en eau.

Un autre grand type de milieux lacustres peu profonds est celui où une part importante de l'alimentation en eau provient de la nappe phréatique, alors que les pertes sont dues essentiellement à l'évaporation. Bien qu'il existe une grande variété de situations, beaucoup de ces lacs ont des eaux plus ou moins chargées en sels. C'est le cas, par exemple, du Lac Nakuru et des lacs du Kanem au Tchad. Dans ce cas, la salure, résultat du fonctionnement hydrologique, est bien entendu le facteur limitant, et seules quelques espèces peuvent y prospérer éventuellement.

Parmi les lacs peu profonds africains qui demeurent en eau toute l'année, l'exemple le plus simple est celui du Lac George qui présente un système hydrographique ouvert avec un affluent et un émissaire. Il est situé sous l'équateur et les apports en eau sont relativement continus. Le niveau du lac reste stable ( $\pm 0,1\text{m}$ ) au cours de l'année. (Greenwood, 1976). Le Lac Kioga et le Lac Upemba sont également de ce type. L'hydrologie, dans ce cas, ne joue qu'un rôle secondaire par rapport à d'autres facteurs écologiques.

La plupart des autres lacs présentent au contraire des variations de volume et de surface importantes à l'échelle annuelle. Dans le cas des lacs endoréiques situés en zone tropicale le bilan hydrologique est souvent dominé par les apports fluviaux et les pertes par évaporation qui peuvent atteindre 80 % des pertes totales dans le cas du lac Naivasha (Littérick *et al.*, 1979) et 90 à 95 % pour le Lac Tchad (Carmouze, 1976). Si l'évaporation est un phénomène qui se produit toute l'année, avec des modulations saisonnières, les apports en eau sont généralement beaucoup plus limités dans le temps. Il en résulte des variations importantes du volume, ainsi que l'inondation et l'exondation périodiques de zones périphériques plus ou moins importantes selon la morphologie du lac. Les variations annuelles du niveau peuvent atteindre 0,5 m dans le cas du Lac Naivasha (Littérick, 1979), et plus d'un mètre pour le Lac Tchad (Carmouze, 1983) et le Lac Chilwa (Morgan, 1971). Des variations de plus de deux mètres ont été observées dans le Lac Tchad durant la période aride de 1971-1973.

Les lacs situés dans la zone d'inondation des systèmes fluviaux, bien qu'ayant un bilan hydrologique plus complexe, sont comparables aux précédents sur le plan des variations du niveau. Il y a un apport important en eau au moment de la crue qui coïncide souvent avec la saison des pluies, et suivant les cas un isolement plus ou moins prolongé durant l'étiage alors que l'évaporation est importante. C'est le cas du Lac de Guiers dont les variations de niveau sont de 1 à 2 m au cours de l'année (Cogels & Gac, 1983) et de nombreux lacs du Delta central du Niger, par exemple.

Ces variations de niveau ont parfois des conséquences marquées sur l'aspect du milieu lacustre avec l'apparition de conditions plus ou moins palustres à l'étiage : augmentation de la température, phénomènes d'anoxie, augmentation de la turbidité par remise en suspension du sédiment sous l'action des vagues. Inversement lors de la crue, l'inondation des marais ou des prairies côtières est une source d'enrichissement et offre des conditions favorables (abris en particulier) pour le développement des alevins.

Les variations saisonnières de niveau et leurs conséquences sur le plan écologique sont à l'origine de migrations de plus ou moins grande amplitude de certaines espèces, généralement associées à un comportement de reproduction.

On observe des migrations de faible amplitude, du lac vers les zones de bordure, lors des hautes eaux dans le Lac Tumba (Matthes, 1964) et dans le Lac de Guiers où la plus grande partie des « *Tilapia* » gagne les plaines inondées (Maheut, 1961). Mais ces migrations peuvent être de grande amplitude pour certaines espèces lorsque le milieu lacustre est associé à un système fluvial important. Ainsi, les géniteurs de nombreuses espèces vivant dans le Lac Tchad remontent le cours du Chari pour aller frayer parfois à plusieurs centaines de kilomètres en amont dans les extensions du lit majeur et à proximité des zones d'inondation (Bénech *et al.*, 1983).

Parmi ces espèces, citons *Alestes dentex*, *A. baremoze*, *Brachysynodontis batensoda*, *Distichodus rostratus*, *Marcusenius cyprinoides*, *Hyperopisus bebe*, *Labeo senegalensis*, *Hemisynodontis membranaceus*, *Hydrocynus brevis*, *Schilbe uranoscopus*, *Eutropius niloticus*, *Synodontis schall*. A la décrue, les adultes et les juvéniles regagnent le lac, soit par le fleuve, soit par des drains temporaires reliant les plaines inondées au lac (Bénech & Quensièrre 1982, 1983).

Dans le Lac de Guiers, certaines espèces dont *Citharinus citharus* remontent la rivière Tawey au moment de la crue pour rejoindre le fleuve Sénégal. Inversement, dès la mi-septembre, de jeunes alevins provenant du système fluvial pénètrent dans le lac.

Dans le Lac Tumba aux eaux humiques faiblement minéralisées, beaucoup d'espèces effectuent également des migrations anadromes dans les tributaires puis les zones inondées en forêt où ils vont chercher une zone de fraie ainsi qu'une nourriture abondante et variée (Matthes, 1964). A la décrue, les juvéniles quittent ces milieux temporaires en même temps que les géniteurs.

L'importance de la mise en eau des milieux temporaires dans le renouvellement des stocks peut être illustrée par l'exemple des Tilapias du Lac Mweru qui se reproduisent de préférence, voire uniquement (*O. macrochir*) dans les marais du delta de la rivière Luapula pendant les hautes eaux, alors que le reste de l'année ils colonisent les eaux libres du lac où ils sont exploités par une pêche spécialisée. Or Williams (1972) a montré que la réussite d'une saison de ponte, estimée par le rendement de la pêche deux ans plus tard, est directement proportionnelle à l'importance de l'inondation de ces zones temporaires. De manière générale pour les espèces migratrices, l'importance et la durée de la crue sont des éléments déterminants pour le recrutement, la croissance et la survie des individus.

Les migrations correspondent parfois également à un comportement de fuite comme cela a été décrit dans le Lac Chilwa où *Tilapia* et *Barbus* de pleine eau se réfugient dans les zones marécageuses périphériques à l'étiage lorsque les eaux libres présentent des conditions par trop défavorables. Dans le Lac Baringo dont les eaux limoneuses sont assez inhospitalières, certaines espèces comme *Labeo cylindricus*, *Barbus lineomaculatus* et même *Clarias mossambicus* se réfugient dans les biefs inférieurs des tributaires ou restent à proximité de leurs estuaires, la majeure partie de l'année (Ssentongo, 1974).

#### **b) Echelle pluriannuelle.**

Aux fluctuations saisonnières de l'hydrologie, se surajoutent fréquemment des fluctuations à plus long terme sous l'effet de lents changements climatiques qui peuvent conduire à une augmentation de volume et de surface ou à l'assèchement temporaire, partiel ou total, d'un lac. Ces variations s'accompagnent bien entendu de modifications importantes des milieux concernés et de leurs peuplements ichtyologiques qui doivent s'adapter aux nouvelles conditions écologiques.

L'effet de l'assèchement sur la faune ichtyologique dépend en grande partie de ses possibilités de subsister dans des zones refuges en attendant le retour de conditions plus favorables. Ceci dépend de la morphologie du système. Dans les lacs qui ne sont que de simples cuvettes alimentées par l'atmosphère, la nappe phréatique ou un système fluvial diffus et peu important, la faune n'a guère de possibilités de refuges et est condamnée à disparaître. C'est ce qui a dû se produire pour le lac Naivasha dont la faune autochtone très pauvre, serait le résultat d'assèchements dont le plus récent daterait de 1894 (Barton in Litterick *et al.*, 1979).

Pour les lacs en liaison avec des systèmes fluviaux plus importants, la faune ichtyologique peut s'y réfugier temporairement et recoloniser le milieu lors d'une phase plus humide. L'évolution de la faune ichtyologique du Lac Tchad (Bénech *et al.*, 1983) peut illustrer les modifications des peuplements ichtyologiques en fonction des variations pluriannuelles, ainsi que le rôle du Chari en tant que zone refuge.

Après une phase d'équilibre de 1965 à 1971, le niveau du lac a baissé rapidement à partir de 1972 jusqu'en 1974. Pendant cette phase d'assèchement, des pêches expérimentales ont montré que l'évolution du milieu a favorisé certaines espèces telles que les *Clarias*, les *Polypterus* ainsi que les *Brienomyrus niger* (Lek & Lek, 1978), plus résistantes au manque d'oxygène qu'elles peuvent compenser par une respiration aérienne. La plupart des autres espèces présentes auparavant ont disparu, à l'exception cependant de certains *Sarotherodon*, de *Brachysynodontis batensoda* (Bénech, 1975) et de *Distichodus rostratus*. Il s'agit là en fait d'un peuplement résiduel

composé d'un petit nombre d'espèces très rustiques et réparties dans toute la cuvette lacustre.

Après 1975, le niveau du lac cesse de baisser, mais il reste limité à la cuvette sud qui recouvre progressivement des conditions lacustres. On assiste alors à l'installation d'une nouvelle communauté ichthyologique, avec la reconstitution de certains stocks (*Citharinus*, *A. baremoze* et *A. dentex*, par exemple), le développement d'espèces rares auparavant (*Schilbe uranoscopus*, *Gymnarchus niloticus*, *Brienomyrus niger*, *Distichodus brevipinnis*) et le maintien d'espèces abondantes avant l'assèchement (*Synodontis schall*, *Hydrocynus forskalii*, *Eutropius niloticus*).

La disparition des espèces de grand lac entre 1972 et 1974 est due à une mortalité importante résultant des conditions écologiques défavorables, ainsi qu'à des migrations. Il est très probable que des quantités importantes d'*Alestes baremoze* installées dans l'archipel sud-est se sont déplacées avant 1972 vers la cuvette Nord qui présentait alors un milieu plus profond et plus clément (Durand, 1978). De même, les migrations anormales de *Brachysynodontis batensoda* et *Hemisynodontis membranaceus* observées dans la région deltaïque en 1973 (Quensière, 1976) peuvent être interprétées comme une fuite temporaire vers le milieu fluvial.

A l'inverse, lors de la restauration du milieu lacustre, la réimplantation des espèces s'effectue aux dépens des stocks fluviaux. Ainsi, les *Alestes baremoze* qui avaient complètement disparu du lac au terme de sa phase d'assèchement, se sont réinstallées dès 1975, à partir des populations qui avaient subsisté dans le milieu fluvial.

Un autre exemple d'évolution des peuplements sous l'effet des variations du milieu est celui du Lac Chilwa où la proportion des espèces varie dans les eaux libres en fonction du niveau des eaux, ainsi qu'en témoignent les captures des trois principales espèces (Tabl.1) (Furse *et al.*, 1979).

**Tableau 1 :** Débarquements de poissons (en tonnes) provenant du lac Chilwa et ses marais adjacents, et variations du niveau de l'eau de 1965 à 1976 (d'après Furse *et al.*, 1979).

	Total	Oreochromis shiranus chilwae	Barbus paludinosus	Clarias	Profondeur minimum
DATE					
1965	8.820	4.234	2.293	2.293	1.08
1966	7.200	1.368	2.808	3.024	0.43
1967	3.139	220	157	2.762	0.35
1968	97	4	7	86	0
1969	3.326	13	67	3.246	1.18
1970	4.166	333	1.458	2.375	1.05
1971	3.595	899	1.258	1.438	1.36
1972	5.246	1.312	2.203	1.731	0.90
1973	1.903	-	-	-	0.02
1974	3.171	-	-	-	2.21
1975	2.809	-	-	-	1.55
1976	19.746	2.764	10.268	6.714	2.00

A la fin de la période d'assèchement intervenue entre 1965 et 1968, seules les embouchures des rivières et des mares résiduelles restaient en eau. Il y avait alors concentration de toutes les espèces de poissons dans ces oasis, et la pêche était importante. *Oreochromis shiranus chilwae* est l'espèce la plus sensible, puisqu'elle commence à régresser 3 ans avant l'assèchement, alors que *Clarias gariepinus* ne disparaît qu'en 1968, pendant l'assèchement. Lors de la remise en eau, on constate que la reconstitution des stocks de *O. s. chilwae* est assez lente, alors que les prises de *Clarias*, un an après, sont équivalentes à celles des années précédant la sécheresse.

La surface du Lac Ngami (Botswana) qui était de 150 km<sup>2</sup> en 1979 s'est réduite à moins de 1 km<sup>2</sup> en 1983 à la suite d'une période de sécheresse. (Bruton & Jackson, 1983). D'un peuplement de 26 espèces, seul *C. gariepinus* a survécu.

A une échelle de temps beaucoup plus longue, l'Afrique a connu une succession de périodes sèches et humides qui ont, tour à tour, mis en communication divers bassins ou provoqué leur

isolement (Beadle, 1981; Gasse & Street, 1978; Vincent *et al.*, 1979; Maley 1981; Servant & Servant, 1983). Il en est résulté des échanges de faune en période humide, et la disparition de certaines espèces en période sèche. De tels événements qui se sont poursuivis au cours des derniers millénaires, ont largement contribué à la mise en place des faunes actuelles.

**1.1.2 - Salure des eaux.** De nombreux lacs plats ont des eaux plus ou moins chargées en sels et certaines espèces de poissons sont adaptées à ces milieux ou sont euryhalines à des degrés divers.

Les Cichlidae, en particulier, présentent de grandes facilités d'adaptation (Philippart & Ruwet, 1982). Certains sont endémiques de lacs salés. Ainsi, *Oreochromis alcalicus grahami* vit dans le Lac Magadi dont les eaux peuvent atteindre 40 ‰ de salinité et le pH 10,5 (Coe, 1966) et sont composées essentiellement de carbonate et de bicarbonate de sodium. Dans le Lac Natron, lac salé alcalin, *O. alcalicus alcalicus* vit dans des eaux de salinité comparables au précédent (Coe, 1969). Beaucoup d'espèces sont très euryhalines, comme *Oreochromis amphimelas*, capturé dans le Lac Manyara dont les eaux atteignent 58 ‰ (Makerere Exp. Rep. 1961) et dans le Lac Kitangiri où la conductibilité ne dépasse pas 200  $\mu$  S/cm (Fryer & Iles, 1972; Beadle, 1984). *Tilapia rendalli* est présent dans le lac Mweru (salinité 0,023 ‰) ainsi que *O. macrochir* et il a colonisé certains milieux saumâtres comme le Lac Poelela au Mozambique (salinité 8 ‰) (Whitfield & Blaber, 1976); *O. mossambicus*, répandu en Afrique du sud, habite aussi bien les eaux côtières saumâtres que les eaux continentales douces ou salées. Il a même été acclimaté expérimentalement en eau de mer (Jubb, 1967; Beadle, 1969). Plusieurs autres espèces de «*Tilapias*» présentent également un certain degré d'euryhalinité (Fryer & Iles, 1972; Trewavas, 1983).

Parmi les autres groupes de poissons, le Cyprinodontidae, *Cyprinodon fasciatus*, vit dans des eaux atteignant 40‰ en Afrique du Nord (Beadle, 1943). Dans le Lac Chilwa, *Clarias gariepinus*, peut subsister dans des eaux dont la conductivité atteint 10.000  $\mu$  S/cm (Furse *et al.*, 1979) et Clay (1977) a pu montrer que cette espèce était capable de subsister dans des eaux de 10 à 15‰ de salinité.

L'activité osmoréglatrice des poissons a été étudiée principalement au niveau des branchies (Payan & Bornancin, 1979). *O. mossambicus*, pour son caractère euryhalin, a fait l'objet d'études précises sur ses mécanismes d'osmorégulation. Forskett *et al.*, (1981) ont montré, à partir de la membrane operculaire, une adaptation histo-physiologique lors du passage de l'eau douce à l'eau de mer. En eau douce, l'activité osmoréglatrice se traduit par une lutte contre l'hydratation (rétention d'ions), alors qu'en eau de mer, elle se traduit par une lutte contre la déshydratation (excrétion d'ions). Au niveau morphologique, l'excrétion des ions Cl<sup>-</sup> et Na<sup>+</sup> semble liée à la présence de cellules à chlorure dans l'épithélium primaire de la lamelle branchiale (Payan & Bornancin, 1979) et l'épithélium de la membrane operculaire (Forskett *et al.*, 1981). Le passage en eau de mer se traduit par une augmentation de l'activité puis du nombre de ces cellules.

Sur une espèce comportant deux modes de respiration comme *Clarias mossambicus*, l'activité osmoréglatrice ne semble pas limitée au seul système branchial. Eddy *et al.*, (1980) ont mis en évidence une activité d'excrétion d'ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup> au niveau du rein et de la peau. Cette dernière représente le principal mode d'excrétion alors que les branchies sont inefficaces pendant l'immersion.

L'évolution de la salinité d'un lac conduit souvent à la modification de la composition spécifique. Dans le Lac Qarum (Egypte), l'augmentation graduelle de la salinité (11‰ en 1920, 22‰ en 1932) a eu pour conséquence la disparition progressive de *O. niloticus* et *O. aureus* et leur remplacement par *T. zillii* (Fryer & Iles, 1972). Dans le Lac Chilwa, lors d'une phase d'assèchement associée à une augmentation de la salinité (0,3‰ en 1966, 16,7‰, en 1970), *O. shiranus chilwae* s'est réfugié dans les rivières quand la salinité a dépassé 5‰ (Furse *et al.*, 1979). Un phénomène identique est observé pour les *O. macrochir* du Lac Mweru Wantipa (Zambie) qui ne se rencontrent dans le lac qu'en certaines périodes, lorsque la salinité n'est pas trop élevée (maximum observé 7‰) et se réfugient dans les rivières le reste du temps (Beadle 1981).

Dans le Lac Tchad qui présente un gradient de salinité, beaucoup d'espèces de Mormyridae se cantonnent en période Tchad normal dans les zones où la conductivité est inférieure à 400  $\mu$  S/cm (Bénech *et al.*, 1983).

**1.1.3 - Oxygénation des eaux.** Les lacs plats sont par définition des milieux non stratifiés en permanence où la circulation des eaux est favorisée par la faible épaisseur de la couche d'eau et le brassage dû aux vents. Selon les cas, on peut observer une stratification thermique journalière comme dans le lac Tchad en 1968-1969 (Lemoalle, 1979) ou dans le Lac George, (Ganf & Viner, 1973) et certains petits lacs de la vallée du Nyawarondo (Damas, 1954). Il ne semble pas y avoir de stratification dans le Lac Tumba (Matthes, 1964), ni le Lac Upemba (Van Meel, 1953).

Cette absence de stratification thermique permanente s'accompagne d'une bonne oxygénation dans les milieux peu encombrés par la végétation aquatique. Ainsi dans le Lac Tchad «normal», la distribution de l'oxygène était homogène sur toute la colonne d'eau en début de journée (Carmouze *et al.*, 1983). Lors de la phase d'assèchement, les eaux sont devenues plus turbides du fait de l'augmentation de la turbulence au niveau du sédiment et d'un accroissement du phytoplancton (Lemoalle, 1979; Carmouze *et al.*, 1983). Il en est résulté une variabilité très grande des teneurs en oxygène dans le temps et dans l'espace avec apparition de périodes d'anoxie pendant une partie de la nuit ou lors de journées peu ensoleillées. Ce phénomène est encore accentué dans les zones envahies de végétation aquatique où la décomposition d'une importante matière organique est à l'origine de longues périodes d'anoxie.

Le passage de conditions lacustres avec des eaux bien oxygénées à des conditions palustres marquées par le développement des macrophytes et une désoxygénation des eaux, a également été observée dans d'autres milieux. Il peut se faire dans le temps mais également dans l'espace, avec bien entendu des conséquences importantes sur la composition des peuplements ichtyologiques. En effet, toutes les espèces n'ont pas les mêmes réactions vis-à-vis de l'anoxie. Certaines ont développé des adaptations biologiques leur permettant de subsister dans des eaux plus ou moins pauvres en oxygène. Les autres sont contraintes de migrer dans des zones plus propices ou meurent sur place.

#### a) Adaptations à l'anoxie.

Certains poissons vivant dans les eaux peu profondes ont développé des adaptations anatomiques ou comportementales leur permettant de survivre dans des milieux faiblement oxygénés. C'est ainsi que diverses espèces africaines ont des possibilités de respiration aérienne. On connaît, en particulier, les poumons des *Protopterus* et *Polypterus*, les organes arborescents de la cavité branchiale des Siluridae (*Clarias*, *Heterobranchus*), la vessie gazeuse modifiée des *Gymnarchus* et des *Heterotis*, les diverticules pharyngiens des *Parachanna*, (Bertin, 1958).

D'autres espèces sont également susceptibles de survivre en utilisant la mince couche d'eau superficielle bien oxygénée par diffusion gazeuse (Carter & Beadle, 1931; Kramer *et al.*, 1978) et conservent alors une activité respiratoire normale. *Hemisynodontis membranaceus* et *Brachysynodontis batensoda* ont peut-être ce type de comportement (Green, 1977), de même que les *Sarotherodon* (Bénech & Lek, 1981; Dusart, 1963).

Les besoins en oxygène varient selon les espèces, et la résistance à l'hypoxie a été étudiée chez 16 poissons du Lac Tchad, afin de tenter d'expliquer les phénomènes de mortalité sélective observés à certaines périodes ainsi que l'évolution des peuplements ichtyologiques pendant l'assèchement partiel du Lac Tchad (Bénech & Lek, 1981). Les concentrations léthales les plus basses ont été observées chez les espèces qui ont subsisté dans le milieu lacustre durant l'assèchement (*Tilapia zillii*, *Oreochromis niloticus*, *Schilbe mystus*, *Brachysynodontis batensoda*) tout en subissant, cependant de fortes mortalités (Bénech *et al.*, 1976). D'autres espèces présentent également une certaine résistance à l'anoxie (Fig. 2) alors que les *Alestes*, *Micralestes* et *Labeo senegalensis* exigent, au contraire, des eaux bien oxygénées. Les espèces pourvues d'organes annexes telles que *Clarias* et *Polypterus* ne survivent pas à des concentrations en oxygène dissous inférieures à 0,6 mg/l lorsqu'elles n'ont pas la possibilité de respirer l'oxygène de l'air. *Oreochromis mossambicus* (Marayama, 1958) et *Oreochromis niloticus* (Whitworth, 1964; Magid & Babiker, 1975) pourraient supporter des concentrations aussi basses que 0,1 ppm en oxygène dissous, bien que selon Mahdi (1973) la limite de tolérance moyenne d'*O. niloticus* serait plus élevée (1,4 mg/l).

L'utilisation de l'oxygène de l'air varie selon les espèces et selon l'âge des individus. Ainsi chez *Clarias lazera* (Babiker, 1979) a montré que les jeunes dépendent pour plus de 90% de l'oxygène dissous, alors que chez les adultes 40 à 50% de l'oxygène consommé est d'origine atmos-

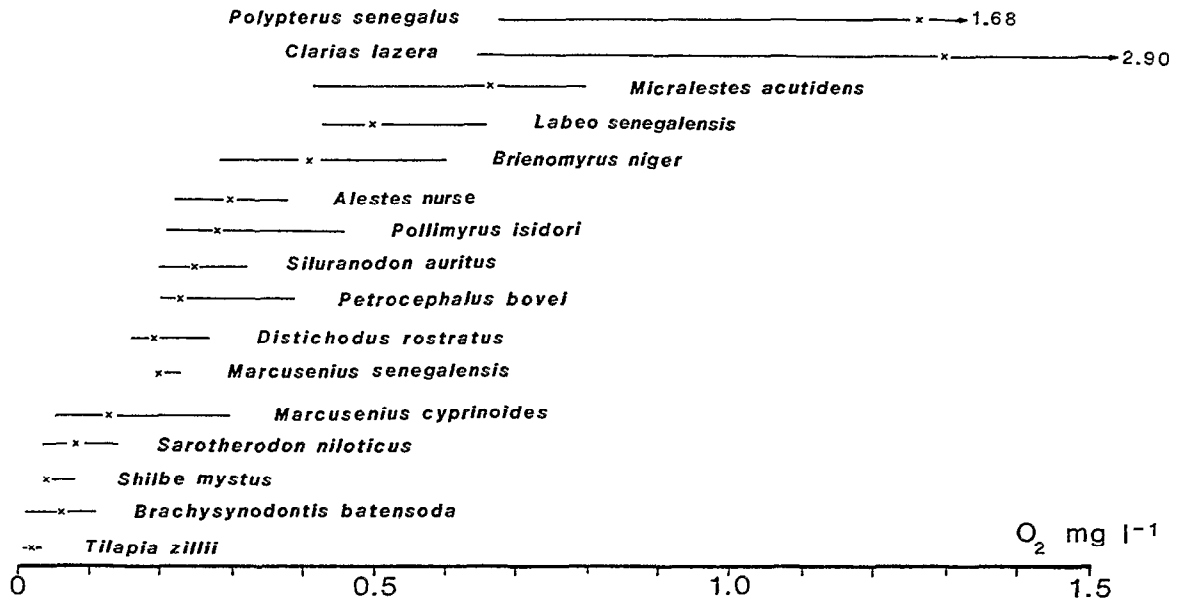


Fig. 2 : Situation des zones de mortalités de quelques espèces de poissons du Tchad en fonction de la concentration en oxygène de l'eau à 26° C en bac d'expérimentation (d'après Bénéch et Lek, 1981).

a ————— x ————— b

- a : concentration en oxygène au dernier mort ;  
 b : concentration en oxygène au premier mort ;  
 x : concentration en oxygène à 50% de mortalité.

phérique. De même chez *Protepterus annectens* (Babiker, 1979), 80% de l'oxygène consommé par les jeunes est de l'oxygène dissous, alors que la respiration aérienne représente 85 à 90% de la consommation totale chez l'adulte. La respiration aérienne serait un mécanisme compensatoire chez *Clarias* (Magid & Babiker 1975), lorsque la respiration branchiale est insuffisante, alors que chez *Protopterus aethiopicus*, elle représenterait 90 à 95% de la respiration totale même dans de bonnes conditions d'oxygénation de l'eau (Lenfant & Johansen, 1968).

Les *Polypterus senegalus* n'ont pas recours à la respiration aérienne dans des conditions normales (Babiker, 1984). Les jeunes de moins de 22 g ne peuvent utiliser l'oxygène atmosphérique alors que chez les poissons plus âgés, l'utilisation de l'oxygène atmosphérique est d'autant plus élevée que les eaux sont hypoxiques : la respiration pulmonaire contribue à 50% des besoins pour des concentrations de 3,5 mg/l en oxygène dissous, et aux environs de 100% lorsque cette concentration est inférieure à 2,5 mg/l.

Certains auteurs ont tenté de relier les caractéristiques des biotopes aux affinités pour l'oxygène des hémoglobines en présence ou non de CO<sub>2</sub> (Fish, 1955 ; Dusart, 1963). Les courbes de dissociation de l'oxygène paraissent rendre compte des différences écologiques existant entre les espèces étudiées. Green (1977) a également constaté que les espèces de *Synodontis* vivant dans des eaux peu oxygénées ont tendance à produire plus d'hémoglobine que les espèces vivant en milieu bien aéré.

#### b) Mortalité de poissons.

Une autre cause de modification des communautés en place est le phénomène de mortalité massive de poissons. Des mortalités de ce type ont été signalées à plusieurs reprises dans les eaux peu profondes, mais les observations des causes exactes ont rarement pu être faites simultanément. On invoque généralement la remise en suspension du sédiment superficiel riche en matière organique en cours de décomposition, et dont la demande en oxygène est importante,

mais il peut s'agir également de la dispersion dans toute la masse d'eau de composés réducteurs et/ou toxiques provenant de décomposition anaérobie de la matière organique sédimentée. La remise en suspension intervient généralement après des périodes de tornade. C'est ce qui a été observé sur le Lac Tchad en 1974 et 1975 (Bénech *et al.*, 1976) où la diminution de la teneur en oxygène et une pression partielle anormalement élevée en CO<sub>2</sub> libre ont causé la mort de la plupart des espèces présentes. Pour des raisons identiques, des mortalités massives de *Oreochromis shiranus chilwae* ont également été signalées dans le Lac Chilwa (Furse *et al.*, 1979) en 1966 ainsi qu'en 1960 après les périodes de vents violents. Le même phénomène s'est produit dans le Lac George où Ganf & Viner (1973) ont pu montrer que la consommation moyenne en oxygène des 5 cm de boue superficielle était environ de 5 g/m<sup>2</sup> au cours de la première heure de mise en contact, alors que la teneur en oxygène de la colonne d'eau était approximativement de 13 g/m<sup>2</sup>. Une remise en suspension des sédiments superficiels sur 5 cm n'est pas rare dans les lacs peu profonds mais les désoxygénations importantes sont peu fréquentes. Cependant, les mêmes auteurs estiment que si les 10 cm superficiels étaient remis en suspension, la demande en oxygène serait de 17 g/m<sup>2</sup> en une heure.

Une autre cause de mortalité est le développement important des peuplements algaux qui entraîne une sursaturation en oxygène pendant le jour et un déficit pendant la nuit. Ces « blooms » s'accompagnent également d'un accroissement important de la matière organique en décomposition. C'est ce qui s'est produit en 1967 dans le Lac Chilwa (Furse *et al.*, 1979) lorsque les algues caractéristiques du milieu avant la sécheresse (*Oscillatoria*, *Anabaena*) sont mortes et ont été remplacées par des *Arthrospira* et des *Spirulina* caractéristiques de la période d'assèchement. Dans le Lac Natron, une mortalité de poissons en 1962 a été attribuée à une désoxygénation faisant suite à un développement très important de Cyanophycées (Coe, 1966). Le même phénomène peut vraisemblablement être invoqué pour expliquer les mortalités de *Oreochromis alcalicus grahami* signalées en 1972 dans le Lac Nakuru (Vareschi, 1979). Coe (1966) attribue également une forte mortalité de *O. alcalicus grahami* dans le Lac Magadi au colmatage des branchies ou au développement très important des Cyanophycées ayant entraîné une désoxygénation de l'eau.

Les phénomènes de mortalités massives peuvent avoir également d'autres causes comme par exemple des températures anormales. C'est le cas des *Oreochromis mossambicus*, d'un lac du Natal dont on a observé de fortes mortalités à la suite d'un refroidissement prolongé en-dessous de 13° C des eaux (Bruton, 1979).

## 1.2 - Action de l'homme.

**1.2.1 - Influence des introductions de nouvelles espèces de poissons.** L'introduction de nouvelles espèces de poissons dans un lac peut entraîner des modifications importantes des peuplements ichthyologiques. On peut en trouver des exemples particulièrement caractéristiques dans certains lacs malgaches. C'est ainsi que le Lac Alaotra abritait cinq espèces de poissons avant l'introduction d'espèces étrangères (Moreau, 1975), et *Paratilapia polleni* dominait largement le peuplement piscicole (Petit, 1930). *Carassius auratus*, introduit vers 1900, représentait 20% des captures en 1925 (Petit, 1927). Puis *Cyprinus carpio*, introduit en 1925, s'est progressivement développé pour constituer 80% des captures commerciales en 1952. *Tilapia rendalli*, introduit à son tour en 1955, a rapidement proliféré au point de constituer la majorité des captures en 1958, date à laquelle *Oreochromis macrochir* fut introduit. Cette espèce remplace *T. rendalli* dans les captures de 1962 à 1966. *O. niloticus* et *Micropterus salmoides*, introduits en 1961, se sont développés mais ne constituent qu'une petite part des captures. L'histoire récente des peuplements ichthyologiques du Lac Alaotra, est donc celle d'une succession d'espèces dominantes en fonction des introductions. L'histoire des peuplements du Lac Itasy est par bien des égards identique à celle du Lac Alaotra (Moreau, 1979).

Un autre exemple d'évolution des peuplements ichthyologiques, à la suite d'introductions d'espèces, est celui du Lac Naivasha, lac endoréique d'eau douce qui se serait asséché à la fin du siècle dernier. La faune ichthyologique actuelle du Lac Naivasha est constituée exclusivement d'espèces introduites : *Oreochromis leucostictus* introduit en 1956, *Tilapia zillii* introduit la même année ; *Micropterus salmoides* introduit en 1925 pour la pêche sportive. L'espèce endé-

mique du lac, *Aplocheilichthys antinorii* (Worthington, 1932), encore signalée en 1962 (Elder *et al.*, 1971) a disparu depuis en raison probablement de la prédation exercée par *Micropterus*. *Poecilia* spp et *Gambusia* sp introduits pour lutter contre les moustiques ont également disparu pour des causes identiques (Siddiqui, 1979). Une autre espèce introduite en 1925, *Oreochromis spirulus niger*, s'était bien établie et dominait en abondance entre 1950 et 1960 mais n'est plus signalée depuis 1971. Des hybrides de *O. leucostictus* et de *O.s. niger*, abondants également dans les années 60 ont fortement régressé et perdu leurs caractères intermédiaires décrits par Elder *et al.* (1971) pour acquérir des caractères de *O. leucostictus* par back crossing (Siddiqui, 1979).

Un phénomène comparable a été observé dans le Lac Bunyoni (Uganda) où des hybrides de *O.s. niger* et *O. niloticus* étaient signalés en 1937, alors qu'en 1947, *O.s. niger* avait disparu et qu'il ne restait que des poissons ayant les caractéristiques de *O. niloticus* (Lowe, 1958).

La disparition de *O.s. niger* dans le Lac Naivasha pourrait être imputée à la remontée brutale des eaux du lac à partir de 1964 qui a détruit les zones de fraie. L'espèce se reproduit en effet près des rives dans les zones dépourvues de vase et de végétation qui étaient fréquentes pendant la période de basses eaux. La remontée du lac a déplacé la ligne de rivage et favorisé la création d'herbiers. Le développement de zones vaseuses peu profondes a, par contre, favorisé *O. leucostictus* qui se nourrit préférentiellement de chironomides (Siddiqui, 1979).

**1.2.2 - Effet de la pêche.** La pêche qui s'exerce sur un peuplement de poissons entraîne généralement une modification de la composition relative des espèces. Certaines sont plus vulnérables (grande taille, vie longue, recrutement faible) et se raréfient, alors que d'autres au contraire peuvent se développer en occupant des niches laissées vides.

Dans le Lac Tchad, l'intensification de la pêche dans la cuvette nord a entraîné la quasi-disparition de *Labeo coubie* entre 1962 et 1969 (Durand, 1980) et la raréfaction des *Heterotis* et des *Citharinus*. Dans le Lac Turkana (Bayley, 1976), on a également constaté une diminution des *Distochodus* et des *Citharinus* dans les prises commerciales, mais l'évolution des techniques de pêche a entraîné aussi une évolution de la proportion des espèces capturées.

L'augmentation de l'effort de pêche dans le Lac George a eu pour effet de faire décroître la taille moyenne des *Oreochromis niloticus* (Gwahaba, 1973). Ces derniers atteignaient la maturité sexuelle à une taille de 20 cm de longueur totale en 1972 contre 27,5 cm en 1960.

Dans le Lac Abaya (Ethiopie), peu exploité, Riedel (1962) a noté la prédominance des poissons prédateurs, et l'existence d'individus de grande taille. Les prédateurs qui représentaient environ la moitié du stock devaient en outre limiter le développement des espèces herbivores et omnivores, et maintenir un équilibre entre les deux groupes. Le développement d'une pêcherie s'exerçant dans un premier temps sur les grandes espèces carnivores, devrait favoriser la prolifération des autres espèces. Il est rare de rencontrer cette situation actuellement en Afrique. Elle existait cependant dans le Lac Tchad dans les années 1965-1970 (Lauzanne, 1972), les prédateurs ichtyologiques représentant à cette époque 25 % de la biomasse dans l'archipel sud-est.

## 2 - Les peuplements ichtyologiques

### 2.1 - Composition des peuplements.

La composition spécifique dépend de la zoogéographie des espèces, détaillée dans les premiers chapitres de cet ouvrage, et qui est le résultat d'événements géologiques et climatiques passés. Elle dépend également, dans une large mesure, des facteurs évoqués précédemment et notamment des conséquences écologiques du régime hydrologique. Lorsqu'un facteur devient contraignant (salinité élevée, déficit en oxygène, assèchement périodique), la faune devient peu diversifiée et seules quelques espèces adaptées à ces conditions extrêmes parviennent à subsister.

Pour les milieux associés à des systèmes fluviaux importants où la faune peut trouver refuge en cas d'assèchement, les peuplements sont en général diversifiés. Néanmoins la faune est plus pauvre dans les lacs que dans les fleuves (Blache, 1964; Matthes, 1964). Certains auteurs ont également montré l'existence d'une corrélation entre la richesse spécifique d'un bassin hydrogra-

phique et sa superficie (Daget & Iltis, 1965; Welcomme, 1979) ou le débit des fleuves (Livingston *et al.*, 1982). Cette constatation qui mériterait d'autres recherches montre que la richesse spécifique n'est pas totalement aléatoire et peut contribuer à expliquer la plus ou moins grande abondance des espèces dans les lacs appartenant à différents bassins hydrographiques.

Les phénomènes de spéciation sont beaucoup moins spectaculaires dans les milieux peu profonds par comparaison avec les lacs profonds. Ainsi toutes les espèces présentes dans le Lac Tchad s'observent également dans le fleuve et ses annexes. *Alestes dageti* qui avait été considéré comme endémique du lac est en réalité une forme naine d'*Alestes nurse*, comme c'est le cas dans d'autres lacs africains pour d'autres espèces d'*Alestes* (Paugy, 1986). Cette absence d'endémisme dans les lacs associés à des systèmes fluviaux s'explique généralement par le brassage des populations lié à l'instabilité du milieu. Le Lac George héberge quant à lui 16 espèces endémiques d'*Haplochromis*, soit environ la moitié de toutes les espèces présentes. On peut y voir le résultat d'une plus grande stabilité du milieu, mais également le fait que le Lac George est en liaison avec le Lac Edouard qui renferme plus d'une centaine d'espèces de Cichlidae endémiques.

Si l'on examine les familles représentées dans différents lacs peu profonds on constate (Tabl. 2) que la faune de base est constituée de Clariidae, Cichlidae et Cyprinidae, familles dans lesquelles on rencontre des espèces adaptées aux conditions palustres. Lorsque la faune se diversifie, on voit apparaître des Mormyridae, des Characidae, des Mochokidae et diverses autres familles.

## 2.2 - Organisation spatiale des peuplements.

La répartition des espèces n'est pas homogène dans les lacs peu profonds et beaucoup d'espèces ont des préférences pour certains types de biotopes. Ainsi dans le Lac Tchad (Bénech *et al.*, 1983), la distribution des espèces en 1968-1970 dépend de la distance au système fluvial et de l'habitat (eaux libres, archipels, herbiers, etc.). Il y a moins d'espèces dans la cuvette nord que dans la cuvette sud, en raison vraisemblablement de l'augmentation de salinité qui serait à l'origine de la disparition des Mormyridae et de *Schilbe uranoscopus*, et de la raréfaction de *Brachysynodontis batensoda* et *Hydrocynus brevis*. Les zones d'archipel de la cuvette sud sont caractérisées par l'abondance des *Alestes baremoze* et *A. dentex*, des Cichlidae et d'*Heterotis niloticus*. Ces dernières espèces sont rares ou absentes des zones d'eaux libres où des petits planctophages comme *Micralestes acutidens* servent de nourriture à de grands prédateurs comme *Lates niloticus* et *Hydrocynus* spp. Le plus grand nombre d'espèces est observé près de la bordure sud du lac, notamment à proximité du Delta du Chari.

Si l'on tient compte des migrations, il est possible de distinguer différents groupes d'espèces en fonction de leur répartition :

- un groupe restreint d'espèces ubiquistes : *Lates niloticus*, *Synodontis schall*, *Labeo senegalensis*, *Distichodus rostratus*, *Hemisynodontis membranaceus*;
- un groupe d'espèces qui fréquentent les milieux permanents mais n'ont jamais été pêchées dans les zones inondées : *Hydrocynus forskalii*, *Eutropius niloticus*, *Micralestes acutidens*;
- des espèces qui préfèrent les zones d'inondation et les zones marécageuses : *Clarias* spp, *Brienomyrus niger*, *Ctenopoma* spp, *Synodontis nigrita*;
- des espèces d'herbiers : *Barbus* spp, notamment.
- des espèces fluviales que l'on rencontre près de l'embouchure des fleuves mais qui ne pénètrent pas dans les milieux lacustres typiques; *Ichthyoborus besse*, *Siluranodon auritus*, *Polypoterus senegalus*.

Diverses associations spécifiques ont également été mises en évidence dans le Lac Tumba (Matthes, 1964) dans des biotopes caractéristiques tels que les eaux libres, les zones limitrophes (zones littorales, baies peu profondes, herbiers), les fonds rocheux, les marais et les zones d'inondation.

Les peuplements sont évidemment simplifiés lorsque la faune ichtyologique est plus pauvre. Dans le Lac George les poissons sont généralement plus abondants près des berges qu'au large (Gwahaba, 1975) : *Astatoreochromis allaudi*, *Barbus kersteni*, *B. neglectus*, *Haplochromis limax*, *H. schubotzi*, *H. elegans*, *H. mylodon*, *H. eduardianus* ne se rencontrent guère au-delà de 50 à 100 mètres du bord. Par contre, *H. angustifrons*, *H. nigripinnis* et *H. papenheimi* semblent

Tableau 2 : Nombre d'espèces par famille dans quelques lacs peu profonds.

LAC	SOURCE	Nb. total	Gymnarchidae	Mormyridae	Characidae	Hepsetidae	Cyprinidae	Clariidae	Mochokidae	Cyprinodontidae	Cichlidae	Anabantidae	Schilbeidae	Polypteridae	Heterotis	Lates	Citharinidae	Distichodontidae	Bagridae	Amphiliidae	Malapterurus	Tetraodontidae	Protopteridae	Cupeidae	Divers		
Liambezi	Van der Waal 1980	43	3	3	3	1	10	3	4	2	15	1	1														
Turkana	Hopson 1982	49	3	9	2	2	2	2	3	7	7	1	1	2	1												
Tumba	Matthes 1964	86	23	16	4	1	4	11	3	5	9	5	3	3	1	2	1	14	9	1	1	1	1	2	7		
Rukwa	Ricardo 1939	24	3	2	9		9	2	2	1	2	1	1							2							
Bangweulu	Ricardo-Bertram 1943	45	6	5	9		9	5	1	2	8	2	1						2	2						1	
Baringo	Worthington & Ricardo 1931	4			2		2	1			1																
Ihema	Kiss 1977	22	5	2	4		4	1	1	1	6															1	
Chilwa	Furse <i>et al.</i> 1979	31	3	2	12		12	2	1		5		1						1							5	
George	Gwahaba 1975	30	2	12	3		3	1			21																4
Tchad	Blache 1964	137	16	12	1	1	27	5	14	7	11	2	6	3	1	1	15	7	1		1	1				4	
Ngami	Skelton <i>et al.</i> 1985	48	5	3	10	1	10	2	4	3	15	1	1				2	1	1							4	
Albert	Hulot 1956	41	3	6	8		8	2	2	2	6	1	2	1		2	3	3	3		1	1					
Edouard	Hulot 1956	26	1	1	4		4	2		2	12	2							2								
Sibaya	Bruton 1979	18	1	1	3		3	2		2	4	1															1
Mweru	De Kimpe 1964	114	16	10	1	1	32	11	9	2	16	2	3				3	3	3			1					4

avoir une densité maximale vers 100 mètres du bord et sont capturés plus au large. Un troisième groupe est représenté par *Oreochromis leucostictus*, *Oreochromis niloticus*, *Bagrus docmac* et *Clarias lazera*, dont l'abondance diminue très sensiblement du bord vers le large. Tous les *Haplochromis*, quel que soit leur mode de répartition, viennent se reproduire dans les zones de bordure.

Dans le Lac Nakuru, Vareschi (1979) a mis également en évidence pour l'unique espèce introduite, *Oreochromis alcalicus grahami*, l'existence d'un gradient de distribution des berges vers le large. Les poissons les plus jeunes se rencontrent en agrégats près du bord, alors que les plus gros se situent vers 250 m du rivage et ont une répartition plus aléatoire (Fig. 3). La majorité des individus se rassemble dans les 50 cm superficiels. Les poissons effectuent des migrations journalières, se rapprochant des berges le jour et s'en éloignant la nuit. Ce type de comportement a également été mis en évidence pour la même espèce dans le lac Magadi (Coe, 1966).

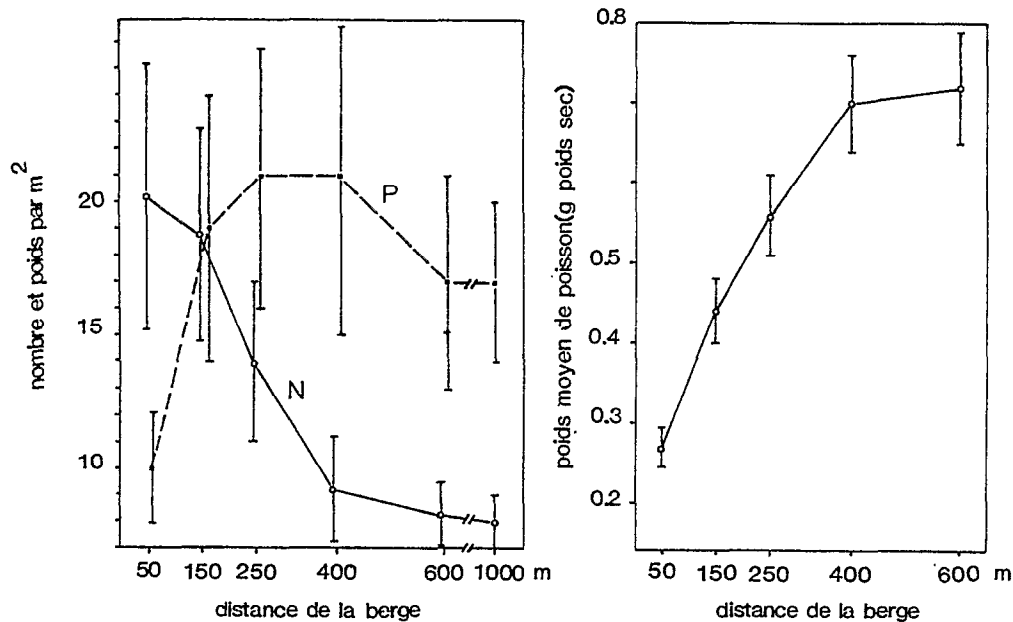


Fig. 3 :

A - Répartition de *O. alcalicus grahami* en fonction de la distance à la berge. N : nombre ; P : poids frais par m<sup>2</sup>.

B - Poids moyen (poids sec) des poissons en fonction de la distance de la berge (d'après Vareschi, 1979).

La faune ichthyologique du Lac Chilwa se compose de 13 espèces (Kirk, 1967) dont 3 seulement vivent dans les eaux libres : *Barbus paludinosus*, *Clarias mossambicus* et *Oreochromis shiranus chilwae*. On rencontre une dizaine d'autres espèces dans les zones de marais, et dans les biefs inférieurs des tributaires où les conditions écologiques sont moins drastiques : *Haplochromis callipterus*, *Tilapia rendalli*, *Barbus trimaculatus*, *Labeo cylindricus*, *Alestes imberi*,...

Les eaux libres du Lac Chilwa sont particulièrement inhospitalières en saison sèche, à la fin de laquelle, les *Clarias* et les *Barbus* migrent vers les marécages pour se reproduire. En saison des pluies, la séparation est moins nette mais les espèces palustres et fluviales se maintiennent à la périphérie, ne faisant des incursions dans les eaux libres qu'avec les eaux de crue.

Des peuplements extrêmement simplifiés, semblables à celui des eaux libres du Lac Chilwa, existent dans différents lacs d'eau douce d'Afrique orientale. Dans le lac Baringo, on rencontre un Cichlilidae (*Oreochromis niloticus*), un Clariidae (*Clarias mossambicus*) et deux Cyprinidae

(*Barbus gregori* et *Labeo cylindricus*) (Worthington et Ricardo, 1936). Dans le Rift éthiopien, une série de lacs plats ou profonds (Ziway, Awassa, Langanu, Abyata, Chala) ont également le même type de peuplement : *O. niloticus*, *C. mossambicus* et quelques espèces de *Barbus* et *Garra*. Cette pauvreté s'oppose à la richesse relative des lacs Abaya et Shamo situés plus au sud, qui abritent une vingtaine d'espèces et présentent donc des peuplements plus diversifiés.

Le peuplement du Lac Naivasha est un peu particulier puisqu'il est composé presque exclusivement d'espèces introduites. Les trois espèces de poissons rencontrées actuellement sur le lac vivent dans les herbiers et les zones de bordure. *O. leucostictus* a une préférence pour les herbiers à Papyrus alors que *T. zillii* est plus fréquemment rencontré dans les herbiers à Nymphéa. *M. salmoides* vit dans les herbiers à Papyrus, mais peut également se rencontrer dans les eaux libres qui demeurent malgré tout peu fréquentées.

Les associations spécifiques qui ont été mises en évidence dans les lacs peu profonds sont très schématiques car chacun des biotopes est en perpétuelle transformation au cours du temps (variations saisonnières dues aux fluctuations de niveau et aux migrations; variations à plus long terme).

Dans la mesure où les fluctuations de niveau conduisent souvent à une translation ou au développement plus ou moins important de biotopes déjà existants, on peut donc prévoir l'évolution temporelle des peuplements d'un secteur donné d'un lac. Il suffit pour cela d'étudier la répartition spatiale, en fonction d'un gradient comme la profondeur par exemple, des peuplements existants à une époque donnée.

Enfin, il faut souligner que dans les grands systèmes fluviaux comme le Chari, on observe des biotopes similaires à ceux du Lac Tchad. On comprend alors d'autant plus aisément le rôle de zone refuge que peut jouer le système fluvial lorsque le lac s'assèche.

### 2.3 - Le partage des ressources.

Les caractéristiques fondamentales des lacs plats évoquées dans l'introduction à ce chapitre sont des facteurs favorables à leur productivité et les ressources alimentaires sont généralement variées et abondantes.

On distingue trois sources de production végétale dont l'importance relative peut varier selon les milieux : les macrophytes, le phytoplancton, les épiphytes. Elle peut être utilisée directement ou sous forme de détritus. On observe généralement de fortes biomasses zooplanctoniques, et, lorsque la nature du fond le permet, un développement important de la faune benthique favorisé par la bonne oxygénation de la colonne d'eau. Outre ces ressources liées au milieu lui-même, les apports exogènes provenant essentiellement des écosystèmes terrestres (invertébrés, matières et débris végétaux) contribuent également à l'enrichissement du milieu.

On peut se demander comment s'effectue l'exploitation des ressources disponibles par les peuplements ichtyologiques. L'analyse des contenus stomacaux a, dans beaucoup de cas, permis de classer les espèces en grands groupes correspondant à des comportements trophiques. Cependant cette analyse a souvent été qualitative : lacs Bangweulu (Ricardo Bertram, 1943); Baringo (Worthington & Ricardo, 1936); Tumba (Matthes, 1964); Sibaya (Bruton, 1979); Ihema (Kiss, 1977); Rukwa (Ricardo, 1939); Chilwa (Bourn, 1972, 1973; Furse *et al.*, 1979); George; Tchad (Lauzanne, 1976); Lac Liambezi et Lac Ngami (Bruton & Jackson, 1983).

Parmi les grandes tendances qui se dégagent de ces études, signalons que les mangeurs de macrophytes sont rares en général (*Alestes macrolepidotus*, *Tilapia rendalli*; *Tilapia zillii*, par exemple) et que beaucoup de Cichlidae sont phytoplanctophages. Certaines études ont montré également que beaucoup d'espèces étaient susceptibles d'adapter leur régime alimentaire en fonction des ressources disponibles. Ainsi, *Brachysynodontis batensoda*, qui est détritivore et limnivore dans le réseau fluvial tchadien (Blache, 1964) tout comme dans le Nil (Sandon & Al Tayib, 1953) et le Niger (Daget, 1954), est exclusivement zooplanctophage dans le lac Tchad avant la phase d'assèchement (Lauzanne, 1972; Tobor, 1972). *Alestes baremoze*, qui se nourrit d'invertébrés terrestres ou aquatiques et de végétaux divers dans les réseaux fluviaux (Paugy, 1978), devient zooplanctophage dans le Lac Tchad (Lauzanne, 1976), le Lac Albert (Worthington, 1929; Verbeke, 1959) et le Lac Turkana (Hopson, 1975).

D'après Fryer & Iles (1972), les espèces de Cichlidae benthophages filtreurs sont anatomi-

quement très comparables aux Cichlidae phytoplanctophages, ce qui explique que fréquemment les mêmes espèces utilisent tour à tour ces deux sources de nourriture. Mais il est des changements de régime plus importants. Ainsi d'après les mêmes auteurs, *Tilapia zillii* est caractéristique des herbivores brouteurs de par la conformation de sa dentition. C'est effectivement le cas dans le Niger Supérieur (Daget, 1954). Dans le Lac Naivasha, ils sont décrits comme strictement microphytophages, alors que dans le bassin tchadien, Blache (1964) leur prête un régime alimentaire diversifié comportant des débris végétaux, des algues épiphytes, des crustacés planctoniques, des crevettes et même des petits poissons.

Les travaux concernant l'aspect quantitatif de l'utilisation des ressources sont plus rares et on ne dispose de résultats approximatifs que pour le Lac Tchad (Lauzanne 1976, 1983) et le Lac George (Burgis *et al.*, 1973; Gwahaba, 1975). Nous donnons dans le tableau 3 les valeurs moyennes pour trois niveaux trophiques dans ces deux lacs (Carmouze *et al.*, 1983) et dans le tableau 4 la proportion de la biomasse représentée par quelques grands groupes trophiques.

**Tableau 3 :** Valeurs moyennes de la biomasse et de la production de quelques niveaux trophiques dans le lac George et le lac Tchad (d'après Burgis *et al.*, 1973 et Carmouze *et al.*, 1983). Les biomasses sont en Kcal m<sup>-2</sup> et les productions en Kcal m<sup>-2</sup>an<sup>-2</sup> pour le phytoplancton, le zooplancton et le benthos. Les valeurs sont données en kg ha<sup>-1</sup> et en kg ha<sup>-1</sup>an<sup>-1</sup> (poids frais) pour les poissons.

	Lac George	Lac Tchad
P.P. brute du phytoplancton	19710	5040
B. algale	300	1
Zooplancton		
B	5,2	3.8
P	200	265
Benthos		
B	3.3	15.3
P		
Poissons		
B	environ 220	environ 250
Production de la pêche	env. 100-200	environ 100

**Tableau 4 :** Pourcentage de la biomasse ichtyologique représenté par chacun des grands groupes trophiques dans le lac George et le lac Tchad. (d'après Burgis *et al.*, 1973, Gwahaba, 1975 et Lauzanne, 1983).

	Lac George	Lac Tchad	
	Eaux libres	Eaux libres	Archipel
Phytoplanctophages	64	-	14
Mangeurs de dépôts de fond	-	13	5
Benthophages	15	7	5
Zooplanctophages	ε	10	44
Carnassiers ichtyophages	20	64	25
Autres		6	7

La comparaison des données met en évidence l'importance du phytoplancton dans le Lac George où il représente 99 % de la biomasse planctonique contre 20 % seulement dans le Lac Tchad. Les valeurs des biomasses dans les deux lacs sont du même ordre de grandeur pour le zooplancton et les poissons, le benthos étant 5 fois plus abondant dans le Lac Tchad.

Plus de 60% de la biomasse piscicole est constituée de Cichlidae phytoplanctophages dans le Lac George (*H. nigripinnis*, *O. niloticus*, *O. leucostictus*) exploitant les Cyanophycées (*Microcystis*) ainsi que l'ont montré Moriarty (1973) et Moriarty & Moriarty (1973). Dans le Lac Tchad plus pauvre en phytoplancton, les phytoplanctophages sont beaucoup moins abondants. Par contre, les zooplanctophages constituent une part importante de la biomasse de l'Archipel, alors que ce groupe est très mal représenté dans le Lac George où les ressources sont aussi abondantes. La grande abondance des carnassiers dans les eaux libres du Lac Tchad a été discutée par Lauzanne (1976, 1983). Elle résulterait du fait qu'ils se nourrissent de petites espèces (*Micrastes*, *Pollimyrus*) à cycle rapide et qui ont donc une forte production, ainsi que de retombées importantes d'insectes terrestres (sauterelles).

Ces quelques quantitatifs mettent en évidence la diversité des chaînes trophiques. Mais ils montrent également qu'une ressource abondante, comme c'est le cas du zooplancton, peut être bien exploitée (Lac Tchad) ou pratiquement négligée (Lac George). Cette constatation n'est pas sans soulever de nombreuses questions quant aux stratégies des peuplements ichthyologiques pour exploiter le milieu naturel.

Il est également important de noter que les biomasses en poissons (tabl. 3) et la production de la pêche sont du même ordre de grandeur dans les deux lacs alors que les chaînes trophiques sont courtes dans le cas du Lac George et longues dans celui du Tchad.

On peut comparer les lacs précédents avec le Lac Chilwa pour lequel nous ne disposons cependant pas de données quantitatives. Le régime des trois espèces peuplant les eaux libres a été étudié par Bourn (1973) qui les qualifie de non spécialistes opportunistes capables de consommer diverses catégories de nourriture, avec cependant une préférence pour le zooplancton chez les juvéniles. En particulier il n'y a pas de prédateurs spécialisés. La production de la pêche est variable selon les niveaux du lac mais comprise entre 33 et 160 kg/ha (Furse *et al.*, 1973), chiffre du même ordre de grandeur que pour le Lac Tchad et le Lac George, malgré la pauvreté du peuplement et l'éclectisme des régimes alimentaires.

Dans le lac Baringo, les adultes de *Barbus* et les *Clarias* sont prédateurs mais demeurent plus ou moins omnivores. Les jeunes *Barbus* et *Oreochromis* sont planctophages et consomment principalement le phytoplancton très dense à Cyanophycées (*Microcystis*). *Labeo* est benthophage. De manière générale, les régimes sont donc assez peu spécialisés.

Il semble donc d'après ce qui précède que toutes les ressources offertes par les lacs peu profonds ne sont pas exploitées au mieux par les poissons. Dans le cas notamment de peuplements pauvres comme celui du Lac Chilwa que l'on rencontre également dans d'autres lacs comme le Lac Baringo (Kenya) ou le Lac Ziwai (Ethiopie), on peut penser qu'on se trouve en présence d'une faune à affinités palustres qui pourrait être le produit d'une évolution historique ayant amené la disparition d'autres espèces. Sous réserve d'études plus détaillées, l'amélioration de la production piscicole dans ces lacs devrait être possible par l'introduction d'espèces pouvant assurer une meilleure exploitation de certains niveaux trophiques. Il faudrait pour cela prendre exemple sur des lacs situés dans la même zone zoogéographique et réintroduire un peuplement similaire. L'exemple du Lac Naivasha est à cet égard édifiant. Aucun des poissons introduits n'est zooplanctophage. Il en résulte la présence d'espèces zooplanctoniques de grandes tailles dans les eaux libres, à l'inverse de ce que l'on observe dans les autres lacs africains (Dumont, comm. pers.). Si ce chaînon trophique était exploité, on pourrait s'attendre à une amélioration de la production piscicole. Un autre exemple est celui du Lac Nakuru qui n'hébergeait aucun poisson et où *Oreochromis alcalicus grahami*, originaire du Lac Magadi, a été introduit en 1953 (Vareschi, 1979). Cette espèce s'y est bien développée consommant essentiellement les Cyanophycées (*Spirulina platensis*), très abondantes dans le lac. Elle sert, à son tour, de nourriture à divers oiseaux ichthyophages qui sont maintenant abondants, sur le Lac Nakuru.

## SUMMARY

Fish community structure in shallow lakes depends on different factors. Of the physical factors, hydrology and water budget play important roles in controlling water level changes. Fluctuations in depth result in different ecological conditions and in different fish communities. Increased salinities can limit the number of species, and in well-vegetated shallow waters, a decreased oxygen content in the water can also reduced species diversity. Some palustrine fish have developed special adaptations to drought, increased salinity or poor oxygen conditions. Mass mortalities have nevertheless been observed in shallow lakes following natural disturbances leading to oxygen depletion (e.g. strong winds which resuspend sediments or organic decomposition following algal blooms, etc.). Man has also disrupted the fish communities by introducing alien species and by intensive fishing, which may result in the disappearance of some taxa.

The species composition of the fish fauna of the different african shallow lakes is largely the consequence of the above factors. The low number of species observed in some lakes probably results from past climatic events during which the lake almost dried out and only palustrine species were able to survive and to recolonize the lake later. This is the case for many small endorheic lakes. Shallow lakes connected to large river systems generally have a more diverse fauna. In any one lake, it is possible to distinguish between different fish communities according to biotopes (open water, coastal zones, reed zones etc.) and a few exemples are given in the chapter.

In Lakes Chad, Chilwa and George, despite all the differences observed in trophic interactions (short food chain in Lake George, long food chain in Lake Chad) the fish catches do not differ widely. In some shallow lakes in which the fish diversity is low, the food is apparently not well exploited by the fish.

## RÉFÉRENCES

- BABIKER M.M., 1979 - Respiratory behaviour, oxygen consumption and relative dependance on aerial respiration in the african lungfish (*Protopterus annectens*, Owen) and an air-breathing teleost (*Clarias lazera*), *Hydrobiologia*, 65 (2) : 177-187.
- BABIKER M.M., 1984 - Development of dependance on aerial respiration in *Polypterus senegalus* (Cuvier). *Hydrobiologia*, 110 : 351-363.
- BAYLEY P.B., 1976 - Changes in fish species composition of the yields and the development of the fishery of Lake Rudolf, Kenya. *Archiv. Hydrobiol.*, 79 : 111-132.
- BEADLE L.C., 1943 - An ecological survey of some inland saline waters of Algeria. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 41 : 218-242.
- BEADLE L.C., 1969 - Osmotic regulation and the adaptation of freshwater animals to inland saline waters. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 17 : 421-429.
- BEADLE L.C., 1981 - *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*. 2 nd ed., Longman, 475 p.
- BENECH V., 1975 - Croissance, mortalité et production de *Brachysynodontis batensoda* (Pisces, Mochocidae) dand l'archipel sud est du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9 (2) : 91-103.
- BENECH V., DURAND J.R. & QUENSIERE J., 1983 - Fish communities of Lake Chad and associated rivers and flood plains. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (eds) : *Lake Chad; ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*, pp. 293-356. Monographiae Biologicae n° 53, Junk The Hague.
- BENECH V. & LEK S., 1981 - Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (2) : 153-168.
- BENECH V., LEMOALLE J. & QUENSIERE J., 1976 - Mortalités de poissons et conditions de milieu dans le lac Tchad au cours d'une période de sécheresse. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (2) : 119-130.
- BENECH V. & QUENSIERE J., 1982 - Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. 1 - Méthodologie d'échantillonnage et résultats généraux. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (3) : 253-270.
- BENECH V. & QUENSIERE J., 1983 - Migrations de poissons vers le lac Tchad. 2 - Comportement et rythme d'activité des principales espèces. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (1) : 70-101.
- BLACHE J., 1964 - Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo-Kebi. *Mém. ORSTOM*, 4, Paris. 483 pp.
- BOURN D.M., 1972 - The feeding, diet and ecological relation of the three species of fish of economic importance in Southern Malawi. M. Sc. Thesis, University of Edinburg.
- BOURN D.M., 1973 - The feeding of three commercially important fish species in lake Chilwa, Malawi. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish*, 3 : 135-145.
- BRUTON N.N., 1979 - Cichlid fish mortality in a freshwater lake in Natal. *The Lammergeyer*, 27 : 1-4.
- BRUTON M.N., 1979 - The fishes of lake Sibaya. In B.R. ALLANSON (ed.) *Lake Sibaya*, pp. 162-245. Monographiae Biologicae n° 36, Junk, The Hague.
- BRUTON M.N. & JACKSON P.B.N., 1983 - Fish and fisheries of wetlands. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 9 (2) : 123-133.
- BURGIS M.J., DARLINGTON J.E.P.C., DUNN J.G., GANF G.G., GWAHABA J.J. & McGOWAN L.M., 1976 - The biomass and distribution of organisms in lake George, Uganda. *Proc. R. Soc. (B)*, 184 : 271-298.
- CARMOUZE J.P., 1976 - Les grands traits de l'hydrologie et de l'hydrochimie du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (1) : 33-56.
- CARMOUZE J.P., CHANTRAINE J.M. & LEMOALLE J., 1983 - Physical and chemical characteristic of the waters. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (eds) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. pp. 65-94. Monographiae Biologicae n° 53, Junk, The Hague.

- CARMOUZE J.P., DEJOUX J.R., GRAS R., ITLIS A., LAUZANNE L., LEMOALLE J., LEVÊQUE C., LOUBENS G. & SAINT JEAN L., 1972 - Grandes Zones écologiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (2) : 103-169.
- CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVÊQUE C., 1983 - The lacustrine ecosystem during the "Normal Chad" period and the drying phase. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVÊQUE C. (Sci. ed.) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*, pp. 527-569. Monographiae Biologicae n° 53, Junk, The Hague.
- CARTER G.S. & BEADLE L.C., 1931 - The fauna of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. II - Respiratory adaptations in the fishes. *J. Linn. Soc. (Zool)*, 37 : 327-368.
- CLAY D., 1977 - Preliminary observations on salinity tolerance of *Clarias lazera* from Israel - *Bamidgeh* 29 (3) : 102-109.
- COE M.J., 1966 - The biology of *Tilapia grahami* in lake Magadi, Kenya. *Acta tropica*, 23 : 146-177.
- COE M.J., 1969 - Observations on *Tilapia alcalina* in lake Natron on the Kenya - Tanzania border. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 80 : 1-14.
- COGELS F.X. & GAC J.Y., 1983 - Aménagements et évolution hydrogéochimiques du lac de Guiers depuis 1916. Rapport multigr. Centre ORSTOM de Dakar-Hann, 18 p.
- DAGET J., 1954 - *Les poissons du Niger supérieur*. Mém. Inst. fr. Afr. noire, 36, 391 p. Dakar.
- DAGET J. & ITLIS A., 1965 - *Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres)*. Mém. Inst. fr. Afr. noire, 74, 385 p., Dakar.
- DAMAS H., 1954 - Etude limnologique de quelques lacs ruandais. I. Le cadre géographique. III. Etude thermique et chimique. *Mém. Acad. Roy. Sci. colon. Belge, Sect. Sci. nat. et méd.*, 24 (2) : 1-92; 24 (4) : 1-116.
- DE KIMPE P., 1964 - Contribution à l'étude hydrobiologique du lac Luapula-Moero. *Ann. Mus. R. Afr. Centr. (Sér. 8, Sci. Zool.)*, 128 : 1-238.
- DURAND J.R., 1978 - Biologie et Dynamique des populations d'*Alestes baremoze* du lac Tchad. *Trav. Doc. ORSTOM*, n° 98, 332 p.
- DURAND J.R., 1980 - Evolution des captures totales (1962-1973) et devenir des pêcheries de la région du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 13 (1-2) : 93-111.
- DUSART J., 1963 - Contribution à l'étude de l'adaptation du *Tilapia* (Pisces, Cichlidae) à la vie en milieu mal oxygéné. *Hydrobiologia*, 21 (3-4) : 328-341.
- EDDY F.S., BAMFORD O.S., MALOIY G.M.O., 1980 - Sodium and Chloride balance in the african catfish *Clarias mossambicus*. *Comp. Biochem. Physiol. (A. Comp. Physiol.)*, 66 (4) : 637-664.
- ELDER H.Y., GARROD D.J. & WHITEHEAD P.J.P., 1971 - Natural hybrids of the African cichlid fishes *Tilapia spirulus nigra* and *T. leucostica* : a case of hybrid introgression. *Biol. J. Linn. Soc.*, 3 : 103-146.
- FISH G.R., 1955 - Some aspects of the respiration of six species of fish from Uganda. *J. Exp. Biol.* 33 (1) : 186-195.
- FOSKETT J.K., CRAIG D., LOGSDON D., TURNER T., MACHEN T.E. & BERN H.A., 1981 - Differentiation of the Chloride extension mechanism during seawater adaptation of a teleost fish, the Cichlid *Sarotherodon mossambicus*. *J. Exp. Biol.*, 93 : 209-224.
- FRYER G. & ILES I.D., 1972 - *The cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and Evolution*, Oliver & Boyd, Edimburg, 641 pp.
- FURSE M.T., KIRK R.C., MORGAN P.R. & TWEDDLE D., 1979 - Fishes : distribution and biology in relation to changes. In *Lake Chilwa : studies of change in a tropical ecosystem* (KALK M., McLACHLAN A.J. and HOWARD-WILLIAMS C. Ed. pp. 209-229. Monographiae Biologicae, 35. Junk, The Hague.
- GANF G. & VINER A.B., 1973 - Ecological stability in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 184 : 321-346.
- GASSE F. & STREET F.A., 1978 - Late quaternary lake level fluctuations and environments of the northern Rift Valley and Afar region (Ethiopia and Djibouti). *Palaeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, 24 : 279-325.
- GREENWOOD P.H., 1976 - Lake George, Uganda. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. (B. Biol. Sci.)*, 274 : 375-391.

- GREEN J., 1977 - Haematology and habits in catfish of the genus *Synodontis*. *J. Zool., Lond.*, 182 : 39-50.
- GWAHABA J.J., 1973 - Effects of fishing on the *Tilapia nilotica* (L.) population in L. George, Uganda over the past twenty years. *East. Afr. Wildl. J.*, 11 : 317-328.
- GWAHABA J.J., 1975 - The distribution, population density and biomass of fish in an equatorial lake, lake George, Uganda. *Proc. R. Soc. Lond. (B. Biol. Sci.)*, 190 : 393-414.
- HOPSON A.J., 1982 - The fishes of Lake Turkana. In A.J. HOPSON (ed.) : Lake Turkana, pp 281-348. University of Stirling.
- HOPSON A.J., 1975 - Preliminary results of a survey of *Alestes baremoze* in lake Rudolf using five mesh gill nets. Symp. Hydrobiol. and fish, Lake Rudolf, 15 p. multigr.
- HULOT A., 1956 - Aperçu sur la question de la pêche industrielle aux lacs Kivu, Edouard et Albert. *Bull. agric. Congo belge*, 47 (4) : 815-888.
- JUBB R.A., 1967 - *The freshwater Fishes of Southern Africa*, 248 pp. Balkema, Capetown/Ams-terdam.
- KIRK R., 1967 - The fishes of Lake Chilwa. *J. Soc. Malawi*, 20 : 1-14.
- KISS R., 1977 - *Etude hydrobiologique des lacs de l'Akagera moyenne*. Institut National de Recherche Scientifique de Butare. Publication n° 16, 167 p.
- KRAMER D.L., LINDSEY C.C., MOODIE G.E.E. & STEVENS E.D., 1978 - The fishes and the aquatic environment of the Central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns. *Can. J. Zool.*, 56 : 717-729.
- LAUZANNE L., 1972 - Régimes alimentaires des principales espèces de poissons de l'archipel oriental du lac Tchad. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 : 636-646.
- LAUZANNE L., 1976 - Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (4) : 267-310.
- LAUZANNE L., 1983 - Trophic relations of fishes in Lake Chad. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (eds) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*. pp. 489-522. Monographiae Biologicae n° 53, Junk, The Hague.
- LEK S. & LEK S., 1978 - Etude de quelques espèces de petits Mormyridae du bassin tchadien. I. Observations sur la répartition et l'écologie. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 12 (3-4) : 225-238.
- LEMOALLE J., 1979 - Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions de milieu. ORSTOM, Paris, 311 p. multigr.
- LENFANT C. & JOHANSEN K., 1968 - Respiration in the African lungfish *Protopterus aethiopicus*. I Respiratory properties of blood and normal patterns of breathing and gaz exchange, I. control of breathing. *J. Exp. Biol.* 49 : 437-52-68.
- LITTERICK M.R., GAUDET J.J., KALF J., MELACK J.M., 1979 - The limnology of an African lake : Lake Naivasha, Kenya. Workshop on African Limnology. SIL-UNEP.
- LIVINGSTONE D.A., ROWLAND M. & BAILEY P.E., 1982 - On the size of African Riverine Fish Faunas. *Amer. Zool.*, 22 : 361-369.
- LOWE R.H., 1958 - Observations on the biology of *T. nilotica* (Linne) in East Africa waters. *Rev. zool. Bot. Afr.*, 57 : 130-170.
- MAHEUT J., 1961 - Etude sur le lac de Guiers (extraits du Rapport Annuel 1960 du Service des Eaux et Forêts de la République du Sénégal). CTFT n° 17 : 1-21.
- MAKERERE Expedition report, 1961 - Expedition to lake Manyara April-July 1961, 22 p., Makerere, Univer. Library.
- MAGID A. & BABIKER M.M., 1975 - Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. *Hydrobiologia*, 46 : 359-367.
- MALEY J., 1981 - *Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord tropicale de 30.000 ans à l'époque actuelle*. Trav. Doc. ORSTOM, 129, 526 p., ORSTOM, Paris.
- MARAYAMA T., 1958 - An observation on *Tilapia mossambica* in ponds referring to the diurnal movement with temperature change. *Bull. Fresh. Fish. Res. Lab. Tokyo*, 8 (1) : 25-32.
- MATTHES H., 1964 - Les poissons du lac Tumba et de la région d'Iketa. *Ann. Mus. R. Afr. Centr. (sér. 8, Sci. Zool.)*, 126 : 1-204. Tervuren.

- MAHDI M.A., 1973 - Studies in factors affecting survival of Nile fish in the Sudan. III The effect of oxygen. *Mar. Biol.*, 18 : 96-98.
- MOREAU J., 1979 - Biologie et évolution des peuplements de Cichlidés (Pisces) introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse de doctorat d'Etat. Inst. Nat. Polytechnique de Toulouse.
- MORGAN P.R., 1971 - The lake Chilwa *Tilapia* and its fishery. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 1 : 51-58.
- MORIARTY C.M. & MORIARTY D.J.M., 1973 - Quantitative estimation of the daily ingestion of phytoplankton by *Tilapia nilotica* and *Haplochromis nigripinnis* in lake George, Uganda. *J. Zool., Lond.*, 171 : 15-23.
- MORIARTY D.J.W., 1973 - The physiology of digestion of blue-green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *J. Zool., Lond.*, 171 : 25-39.
- PAUGY D., 1978 - Ecologie et biologie des *Alestes baremoze* Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, ser. Hydrobiol.*, 12(3-4) : 247-275.
- PAUGY D., 1986 - Révision systématique des *Alestes* et *Brycinus* africains (Pisces, Characidae) Ser. *Etudes et Thèses*, ORSTOM : 295 pp.
- PAYAN P. & BORMANCIN M., 1979 - Osmoregulation chez les poissons : aspects physiologiques, biochimiques et enzymatiques. *Oceanis*, 5 (5) : 799-822.
- PETIT G., 1927 - Des côtes aux lacs de la Grande Ile : pêcheurs et pêche indigène. *Monde Colonial illustré*, 49 : 196-198.
- PETIT G., 1930 - L'Industrie des pêches à Madagascar. Ed. Géogr. Marit. Colon., Paris, 392 p.
- PHILIPPARD J.C. & RUWET J.C., 1982 - Ecology and distribution of tilapias, p. 15-59. In R.S.V. PULLIN and R.H. LOWE McCONNELL (eds). *The biology and culture of Tilapias*. ICLARM Conference Proceedings 7, 432 p. Manila, Philippines.
- QUENSIERE J., 1976 - Influence de la sécheresse sur les pêcheries du delta du Chari (1971/1973). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 10 (1) : 3-18.
- RICARDO C.K., 1939 - The fishes of lake Rukwa. *J. Linn. Soc., Zool.*, 40 : 625-657.
- RICARDO-BERTRAM C.K., 1943 - The fishes of the Bangweulu Region. *J. Linn. Soc., Zool.*, 41 : 183-217.
- RIEDEL D., 1962 - Der Margueritensee (Sudabessinien) Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Abessinischen Graben-See. *Arch. Hydrobiol.*, 58 (4) : 435-466.
- SANDON H. & AMIN AL TAYIB, 1953 - The food of some Common Nile fish. *Sudan Notes and Records*, 34 (2) : 205-229.
- SERVANT M. & SERVANT S., 1983 - Paleolimnology of an upper quaternary endorheic lake in Chad Basin. In CARMOUZE J.P., DURAND J.R. & LEVEQUE C. (eds) : *Lake Chad : ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem*, pp. 11-26. Monographiae Biologicae n° 53, Junk, The Hague.
- SIDDIQUI A.Q., 1977 - Lake Naivasha (Kenya, East Africa) Fishery and its management together with a note on the food habits of fishes. *Biol. Conserv.*, 12 : 217-218.
- SIDDIQUI A.Q., 1979 - Changes in fish species composition in Lake Naivasha Kenya. *Hydrobiologia*, 64 (2) : 131-138.
- SKELTON P.H., BRUTON M.N., MERRON G.S. & VAN DER WAAL B.C.W., 1985 - The fishes of the Okavango delta : taxonomy, distribution and diversity. *Ichthyol. Bull. J.N.B. Smith Inst. Ichthyol.*, 50 : 1-21.
- SSENTONGO A.Q., 1979 - On the fishes and fisheries of Lake Baringo, East Africa. *Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 3 : 95-106.
- TOBOR J.G., 1972 - The food and feeding habits of some lake Chad commercial fishes. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 34 : 179-211.
- TREWAVAS E., 1983 - *Tilapines fishes of the genus Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia*. British Museum, London, 583 p.
- VAN DER WAAL B.C.W., 1980 - Aspects of the fisheries of Lake Liambezi, Caprivi. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.* 6 : 19-38.
- VAN MEEL L., 1953 - *Contribution à l'étude du lac Upemba. A. Le milieu physicochimique*. Explor. Parc Nat. Upemba, 9, 190 p. Inst. Parcs Nat. Congo belge, Bruxelles.
- VARESCHI E., 1979 - The ecology of Lake Nakuru (Kenya). II. Biomass and spatial distribu-

- tion of fish (*Tilapia grahami* Boulenger = *Sarotherodon alcalicum grahami* Boulenger), *Oecologia*, 37 : 321-335.
- VERBEKE J., 1959 - Le régime alimentaire des poissons du lac Kiwu et exploitation des ressources naturelles du lac. Expl. Hydrobiol. du lac Kiwu, Edward et Albert (1952-56), 3 (2), 66 pp. Inst. Roy. Sci. Nat. Belge, Bruxelles.
- VINCENT C.E., DAVIES T.D. & BEVESFORD A.K.C., 1979 - Recent changes in the level of Lake Naivasha Kenya, as an indicator of equatorial westerlies over East Africa. *Climatic change*, 2 : 175-189.
- VINER A.B. & SMITH J.R., 1973 - Geographical, historical and physical aspects of Lake George. *Proc. R. Soc. Lond.*, (B), 184 : 235-270.
- WELCOMME R.L., 1979 - *Fisheries ecology of flood plain rivers*. Longman, London and New York, 317 p.
- WETZEL R.G., 1979 - The role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. *Arch. Hydrobiol.*, 13 : 145-161.
- WHITFIELD A.K. & BLABER S.J.M., 1976 - The effects of temperature and salinity on *Tilapia rendalli*, Boulenger 1896. *J. Fish. Biol.*, 9 : 99-104.
- WHITWORTH, W.R., 1964 - Oxygen requirements of thirteen species of fishes in relation to exercise. *Diss. Abstr.*, 25 : 1430.
- WILLIAMS R., 1972 - Relationship between the water levels and the fish catches in Lakes Mweru and Mweru wa Ntipa, Zambia. *Afri. J. Trop. Hydrobiol. Fish.*, 2 (1) : 21-32.
- WORTHINGTON E.B., 1929 - The life of Lake Albert and Lake Kioga. *Geogr. J.* 74 : 109-132.
- WORTHINGTON M.A., 1932 - Scientific results of the Cambridge expedition to the East African Lakes, 1930-1-1. General introduction and station list. *J. Linn. Soc., Zool.*, 38 (258) : 99-119.
- WORTHINGTON E.B. & RICARDO C.K., 1936 - Scientific results of the Cambridge expedition to the east african lakes, 1930-31. n° 15 - the fish of Lake Rudolf and Lake Baringo. *J. Linn. Soc., Zool.*, 39 (267) : 353-389.