N° d'enregistrement

T H E S E

DE DOCTORAT D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE
FLANDRES ARTOIS
par

Vincent BENECH et Jacques QUENSIERE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES DE LA REGION DU LAC TCHAD (1966-78)

- INFLUENCE DE LA SECHERESSE SAHELIENNE -

Tome 1 : Texte

Soutenue le 16 septembre 1987 devant la Commission d'Examen :

MM. E. VIVIER Président

J. DAGET
J.R. DURAND Rapporteurs
S. FRONTIER

R. BILLARD
M. PORCHET Examinateurs

ASFA

A 26045

TDM 51

ORSTOM

Editions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :
Travaux et documents microédités

PARIS 1989

ISBN 2.7099-0943-X

© ORSTOM

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article
« 41, d'une part, « que les «copies ou reproductions strictement réservées à
« l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre
« part, que les analystes et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illus
« tration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans
« le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite»
« (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit
« constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants
« du Code Pénal».

F8

REMERCIEMENTS

Nous exprimons toute notre reconnaissance à Monsieur le Professeur S. FRONTIER qui nous a encouragés à préparer ce mémoire et nous a parrainnés pour le présenter à l'Université des Sciences et techniques de Lille Flandres Artois.

Nous remercions Monsieur le Professeur E. VIVIER d'avoir bien voulu présider notre jury de thèse et MM. les Professeurs BILLARD et PORCHET qui ont accepté de juger cette étude.

Depuis plus de quinze ans, Monsieur J.R. DURAND Directeur de Recherche à l'ORSTOM à qui nous devons notre formation d'ichtyologistes, n'a cessé de nous accorder conseils et appuis sans lesquels il ne nous aurait probablement pas été possible de mener à bien ce travail. Il nous est agréable, en lui présentant ce mémoire, de lui renouveler ici toute notre gratitude.

Monsieur le Professeur DAGET, initiateur des études hydrobiologiques à l'ORSTOM, nous a accueillis dans son laboratoire d'Ichtyologie Générale et Appliquée au Muséum et nous a fait bénéficier de sa grande expérience des poissons de la région soudanienne. Nous le remercions de ses conseils, de son hospitalité et de l'honneur qu'il nous fait en prenant part à notre jury.

L'étude de la dynamique des peuplements ichtyologiques de la région du lac Tchad est avant tout un travail d'équipe. Nous tenons à exprimer ici notre reconnaissance et notre amitié à tous nos collègues qui ont collaboré à ce travail, ainsi qu'à ceux qui nous ont conseillés et encouragés : MM. L. LAUZANNE, S. LEK, J. LEMOALLE, C. LEVEQUE, G. LOUBENS et G. VIDY.

Cette étude repose sur de nombreux travaux de terrain réalisés souvent dans des conditions difficiles. Nous sommes heureux de pouvoir remercier ici MM. J. FRANC, P. MATELET, J.J. TROUBAT et F. FAURE pour l'appui technique qu'il nous ont apporté. Nous tenons également à remercier tous les aides techniques qui ont contribué à la réalisation de notre tâche, tout particulièrement MM. MAYE, CHADO, TCHIROUE et DEBKOUSSIN.

Nous remercions enfin tous ceux qui ont permis de mener cette étude à son terme. M. Y. THEREZIEN pour la lecture critique qu'il a bien voulu faire de notre manuscrit, M. P. BOURRET pour les solutions à nos problèmes d'édition, Mlle JOLIGEON pour la dactylographie, Mlle VOISIN et Mme GUILLET pour l'aide qu'elles nous ont apportée dans la réalisation des figures et tableaux.

AVERTISSEMENT

PRESENTATION DU MEMOIRE

Le mémoire comprend deux volumes, le premier regroupe les textes, le second les tableaux et figures. Cette dissociation qui permet le classement de l'illustration et des données chiffrées, facilite la recherche, notamment pour une consultation réitérée. Seuls les chapitres 5 et 7, constitués d'articles déjà publiés, ont les tableaux et figures insérés dans le texte.

La numérotation est faite chapitre par chapitre et respectivement pour le texte, les tableaux et les figures. Dans le texte, un pied de page rappelle le numéro du chapitre et son titre abrégé. Le début de chaque chapitre est indiqué par une feuille de couleur.

CONVENTIONS D'ECRITURE

Les nombres réels sont notés avec un **point décimal.**

Ne disposant pas de la lettre grecque "µ", nous l'avons remplacée par un "u", notamment dans uS/cm ou umho/cm.

NOMENCLATURE

De nombreuses révisions de la systématique des poissons ont entraîné une modification du nom de plusieurs espèces. Nous nous sommes efforcés de tenir compte au mieux de ces changements de dénomination, mais certains oublis demeurent sans doute dans le texte, notamment pour les "tilapia" révisés par Trewavas (1983). Nous donnons donc les correspondances :
Tilapia nilotica est devenu Sarotherodon niloticus puis Oreochromis niloticus
Tilapia galilaea est devenu Sarotherodon galilaeus

Pour accroître l'homogénéité du mémoire, nous n'avons pas utilisé les nouvelles dénominations des révisions les plus récentes, notamment pour les Characidae (Paugy, 1986) et les Clariidae (Teugels, 1986).

Résumé :

De 1966 à 1978, la région du lac Tchad a subi l'influence de la sécheresse sahélienne, notamment en 1972 et 73, années charnières de la régression lacustre d'un "Tchad Normal" de haut niveau à un "Petit Tchad" partiellement asséché et marécageux. La dynamique des peuplements ichtyologiques du système fluvio-lacustre tchadien a été suivie au cours de cette période de transition qui constitue un événement écologique exceptionnel. Outre son intérêt régional, cette étude ichtyologique aborde des problèmes généraux concernant l'échantillonnage (sélectivité des filets maillants), l'influence des facteurs environnementaux sur les rythmes d'activités des poissons, leurs stratégies adaptatives...

Les caractéristiques du milieu, ses transformations et celles des communautés biologiques qui constituent l'environnement des poissons ont été synthétisées dans la première partie de l'ouvrage.

La deuxième partie correspond à la description des peuplements ichtyologiques d'abord en période de Tchad Normal puis en Petit Tchad. En Tchad Normal, l'importance des échanges fluvio-lacustre est une caractéristique majeure de l'ichtyofaune ; au cours de leur cycle vital de nombreuses espèces utilisent les trois principaux milieux aquatiques du Bassin : lac, fleuves et zones d'inondation . La composition des peuplements lacustres dépend du paysage (eau libre, archipel ou îlots-bancs) et de l'éloignement du réseau fluvial. Avec l'instauration du Petit Tchad, les peuplements subissent de profondes transformations attribuées aux perturbations des migrations fluvio-lacustres et aux modifications des conditions lacustres dominées par l'invasion des macrophytes et les hypoxies récurrentes.

La troisième partie de l'ouvrage est consacrée à l'analyse de certains facteurs explicatifs de cette évolution. D'abord la sensibilité à l'hypoxie d'après une expérimentation sur les potentialités de résistance des espèces qui ont subi de fortes variations d'abondance. Ensuite, les différentes modalités de la reproduction et notamment les phénomènes migratoires qui s'y rattachent aussi bien pour les adultes reproducteurs que pour les jeunes.

La dernière partie est un essai de caractérisation de cet écosystème et de compréhension de son ichtyofaune au niveau évolutif. Ceci en comparant le lac Tchad à plusieurs autres lacs plats tropicaux africains pour dégager ses analogies et son originalité, en considérant sa richesse spécifique et les différentes stratégies que les poissons ont adoptées au plan de l'individu, de la population et du peuplement pour survivre dans ce milieu.

La pêche présentée dans le dernier chapitre est une activité essentielle au plan économique et social, mettant en oeuvre des techniques diversifiées, bien adaptées aux caractéristiques du milieu et de l'ichtyofaune. A partir de cette double analyse biologique et socio-économique, quelques réflexions sont proposées pour les aménagements hydro-agricoles qui risquent de perturber le fonctionnement naturel et l'exploitation halieutique traditionnelle du Bassin Tchadien.

Abstract :

From 1966 to 1978 the area of lake Chad was subjected to the influence of the Sahelian drought, especially in 1972 and 1973, turning point of the transformation of lake Chad from a high level "Normal Chad" to a partially dried up and swampy "Lesser Chad".

The fish community dynamics of the fluvio-lacustrine Chad system were monitored during this transition period which constitutes an exceptional ecological event. Apart from its regional importance, this ichtyological study concerns general sampling problems (selectivity of gill-nets), the influence of environmental factors on activity rhythms of fish and their adaptative strategies...

The habitat characteristics, its changes and those of the biological community that constitute the environment of the fish are summurized in part one.

Part two contains the description of the fish community during both the "Normal Chad" and during the "Lesser Chad" periods. During the Normal Chad period, the importance of exchanges between lake and river systems is a major characteristic of the fish fauna ; during their life cycle, numerous species use the three main aquatic biotopes of the basin : lake, rivers and floodplains. The composition of the lacustrine fish communities depends on the landscape (open waters, archipelago, reed-islands) and the distance from the river system. With the passage to "Lesser Chad" the communities underwent deep changes due to the perturbation of fluvio-lacustrine migrations and to changes in the lacustrine conditions dominated by the invasion of macrophytes and recurrent hypoxia.

Part three is dedicated to the analysis of certain factors explaining this evolution. Firstly the sensitivity to hypoxia based on an experiment testing the resistance potential of those species which suffered a strong variation in abundance. Secondly, different aspects of reproduction, especially the associated migratory patterns, were studied for the spawners as well as the juveniles.

The last part is an attempt to characterize this ecosystem and understand the evolution of its fish fauna. This is achieved by comparing lake Chad to general other tropical shallow lakes of Africa, in order to distinguish its similarities and original characteristics by taking into consideration its specific richness and the different life cycle strategies adopted by the fish at the individual, species and community levels.

Fishing, presented in the last chapter, is an essential socio-economic activity employing diversified techniques well suited to the characteristics of the habitat and the fish fauna. Based on this double biological and socio-economic analysis, a few comments are made concerning the hydro-agricultural transformations that may perturb the natural functionning and the traditional fisheries of the Chad Basin.

DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES DE LA REGION DU LAC TCHAD(1966-1978)

- INFLUENCE DE LA SECHERESSE SAHELIENNE -

V. Bénech (V.B.) et J. Quensière (J.Q.)

S O M M A I R E

INTRODUCTION

I - LE MILIEU

1 - Environnement fluvio-lacustre tchadien (V.B.)

II - CARACTERISATION ET DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES

2 - Echantillonnage, caractéristiques et traitement des données (V.B.)
3- Les peuplements dans le contexte d'un Tchad Normal (1966-71) (J.Q.)
4 - Peuplements ichtyologiques et sécheresse (V.B. et J.Q.)

III - FACTEURS BIOLOGIQUES EXPLICATIFS DE LA DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS

5 - Résistance à l'hypoxie et observations écologiques (V.B.)
6 - Reproduction et migrations fluvio-lacustres des adultes (J.Q.)
7 - Migrations des jeunes poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun (V.B. et J.Q.)

IV - SYNTHESE ECOLOGIQUE ET EXPLOITATION DU MILIEU

8 - Caractéristiques environnementales des lacs plats et originalité du lac Tchad (J.Q.)
9 - Stratégies adaptatives des espèces (V.B.)
10 - Stratégies ichtyocoenotiques (J.Q.)
11 - Histoire, importance et répartition des pêcheries, leur intégration aux projets de développement (V.B. et J.Q.)

CONCLUSION GENERALE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES

	Pages
INTRODUCTION	0-1
PREMIERE PARTIE - **LE MILIEU**	1-1
CHAPITRE 1 - **L'ENVIRONNEMENT FLUVIO-LACUSTRE TCHADIEN**	1-1
1.1 -**Situation et climat**	1-1
1.2 -**Fleuves et zones d'inondation**	1-4
1.2.1 - Le Chari	1-4
1.2.2 - Le Logone	1-5
1.2.3 - Le Yaéré	1-5
1.2.3.1 - Situation et paysages	1-6
1.2.3.2 - Hydrographie et hydrologie	1-6
1.2.4 - La Yobé	1-8
1.2.5 - Physico-chimie des eaux fluviales	1-8
1.2.5.1 - Le Yaéré	1-9
A/ Température	
B/ Transparence	
C/ Conductivité	
1.2.5.2 - Les Fleuves	1-11
A/ Température	
B/ Transparence et conductivité	
C/ Charge solide	
1.2.6 - Bilan de l'alimentation lacustre	1-12
1.3 -**Le lac Tchad**	1-14
1.3.1 - Géographie lacustre	1-14
1.3.1.1- Morphologie et régions naturelles	1-14
1.3.1.2 - Dynamique des régions naturelles	1-14
A/ Période de Tchad Normal	
B/ Evolution vers la phase de Petit Tchad	
C/ Evolution en période de Petit Tchad	
1.3.1.3 - Nature du fond	1-18
1.3.2 - Physico-chimie des eaux	1-20
1.3.2.1 - Vents et circulation des eaux	1-20
1.3.2.2 - Transparence	1-21
1.3.2.3 - Température	1-22
1.3.2.4 - Oxygène dissous	1-23

1.3.2.5 - Salinité et régulation chimique des eaux 1-24
A/ Salinité en période de Tchad Normal
B/ Salinité en période de Petit Tchad
C/ Régulation saline

1.3.3 - Les macrophytes aquatiques 1-27
1.3.3.1 - En période de Tchad Normal 1-27
1.3.3.2 - En période de Petit Tchad 1-29
A/ Cuvette Sud
B/ Cuvette Nord
1.3.3.3 - La faune des herbiers 1-30
1.3.3.4 - Conclusions 1-31

1.3.4 - Le phytoplancton 1-34
1.3.4.1 - Composition qualitative 1-34
1.3.4.2 - Biomasses 1-34
1.3.4.3 - Les communautés 1-35
A/ Période de Tchad Normal
B/ Période de Petit Tchad

1.3.5 - Le zooplancton 1-38
1.3.5.1 - Zonation et facteurs de variation en Tchad Normal (1964-1971) 1-38
1.3.5.2 - Modification du peuplement pendant l'établissement du Petit Tchad (1972-1975) 1-39
1.3.5.3 - Conclusions 1-40

1.3.6 - Le benthos 1-41
1.3.6.1 - Facteurs de répartition 1-41
1.3.6.2 - Zonation des peuplements 1-42
A/ Oligochètes et autres vers
B/ Mollusques
C/ Insectes
1.3.6.3 - Biomasses d'invertébrés benthiques en 1970 1-43
1.3.6.4 - Variations annuelles 1-44
A/ Mollusques
B/ Chironomides
1.3.6.5 - Conclusions 1-45

Conclusion 1-46

DEUXIEME PARTIE - **CARACTERISATION ET DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES FLUVIO - LACUSTRES**

CHAPITRE 2 - **ECHANTILLONNAGE, CARACTERISTIQUES ET TRAITEMENT DES DONNEES** 2-1

2.1 - **Facilités et contraintes de l'échantillonnage dans le Bassin Tchadien** 2-2

2.2 - **Les moyens de pêche** 2-4

2.2.1 - Pêches par empoisonnement 2-4

2.2.2 - Senne de rivage 2-5

2.2.3 - Filets triangulaires de l'El Beïd ou "boulous" 2-6

2.2.4 - Filets maillants 2-6

2.2.5 - Pêche électrique 2-8

2.3 - **Capturabilité des poissons et sélectivité des engins de pêche**

2.3.1 - Exposé du problème 2-9

2.3.2 - Détermination de la sélectivité des filets maillants dans l'Archipel Sud-Est 2-12
A/ Caractéristiques de l'expérimentation
B/ Résultats

2.3.3 - Expériences de Nangoto 2-18
A/ Sélectivité de la senne de rivage
B/ Sélectivité des filets maillants
C/ Vulnérabilité de différentes espèces aux engins utilisés

2.4 - **Plans d'échantillonnage et traitement des données** 2-26

2.4.1- Stations et périodes d'échantillonnage de l'échantillonnage 2-26

2.4.2 - Réflexion sur l'échantillonnage et l'information obtenue avec les filets maillants 2-27

2.4.3 - Traitement des données 2-29

Conclusion 2-34

CHAPITRE 3 - **LES PEUPLEMENTS DANS LE CONTEXTE D UN LAC TCHAD "NORMAL" PERIODE 1966 - 1971** 3-1

3.1 - **Le lac** 3-2

3.1.1 - Répartition des principales espèces en Cuvette Sud 3-2
3.1.1.1 - Espèces caractéristiques 3-2
A/ Région sud
B/ Eaux Libres
C/ Archipel
3.1.1.2 - Espèces ubiquistes 3-4

3.1.2 - Répartition des principales espèces en Cuvette Nord 3-4

3.2 - **Les fleuves et leurs annexes temporaires** 3-6

3.2.1 - Zone deltaïque 3-6

3.2.2 - Les fleuves 3-7

3.2.3 - Milieux aquatiques temporaires 3-10
3.2.3.1 - La plaine inondée du Nord-Cameroun 3-10
3.2.3.2 - L'El Beïd 3-11

3.3 - **Facteurs de répartition et composition des peuplements en période de Tchad Normal** 3-13

3.3.1 - Zonation lacustre 3-13
3.3.1.1 - Le paysage 3-13
3.3.1.2 - Le degré d'éloignement du système fluvial 3-13

3.3.2 - Les migrations 3-14

3.3.3 - Classification écologique des espèces 3-15

Conclusion 3-17

CHAPITRE 4 - **PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES ET SECHERESSE (1973-1978)** 4-1

4.1 - **Assèchement de la Cuvette Nord** 4-1

4.2 - **Archipel Sud-Est** 4-5

4.2.1 - Aspects qualitatifs 4-5
4.2.1.1 - Période d'assèchement (1973-1974) 4-6
4.2.1.2 - Le Petit Tchad (1975-1977) 4-8
4.2.1.3 - Discussion sur l'évolution de la composition qualitative du peuplement 4-9

4.2.2 - Aspects quantitatifs 4-11
4.2.2.1 - Remarques préliminaires d'après la PUE totale 4-11
4.2.2.2 - Variations interannuelles de la structure des captures 4-12
4.2.2.3 - Variations saisonnières de la structure des captures 4-15
4.2.2.4 - Discussion sur l'évolution de la composition quantitative du peuplement 4-23

4.2.3 - Traits principaux de l'évolution du peuplement de l'Archipel Sud-Est 4-24

4.3 - **Les Eaux Libres du Sud-Est** 4-26

4.3.1 - La baisse du lac (1973-1974) 4-26

4.3.2 - Le Petit Tchad (1975-1977) 4-27

4.4 - **Le Delta du Chari** 4-28

4.4.1- Phased'assèchement (1972-1973) 4-28

4.4.2 - Période de Petit Tchad en 1976-77 4-29
4.4.2.1 - Abondances spécifiques 4-29
4.4.2.2 - Successions d'espèces au Delta 4-31
A/ Le premier ensemble d'espèces
B/ Le deuxième ensemble d'espèces

4.3.2 - Période de Petit Tchad (1976-1977) 4-36

Conclusion 4-36

TROISIEME PARTIE- **FACTEURS BIOLOGIQUES EXPLICATIFS DE LA DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS**

CHAPITRE 5 - **RESISTANCE A L'HYPOXIE ET OBSERVATIONS ECOLOGIQUES POUR SEIZE ESPECES DE POISSONS DU TCHAD** 5-1

5.1 - **Introduction** 5-2

5.2 - **Choix d'une méthode de comparaison interspécifique** 5-2

5.3 - **Caractéristiques de l'expérimentation** 5-3

5.3.1 - Dispositif expérimental 5-3

5.3.2 - Définition d'un critère de comparaison interspécifique 5-6

5.3.3 - Discussion 5-6

5.4 - **Comparaison interspécifique** 5-8

5.4.1 - Concentrations léthales 5-8

5.4.2 - Distribution de mortalités 5-9

5.4.3 - Courbes de consommation 5-9

5.5 - **Discussion et conclusion** 5-10

CHAPITRE 6 - **REPRODUCTION ET MIGRATIONS FLUVIO-LACUSTRES DES ADULTES** 6-1

6.1 - **La reproduction en période de Tchad Normal** 6-1

6.1.1 - Stations d'observation et données disponibles 6-1

6.1.2 - Périodes et zones de ponte 6-1
6.1.2.1 - Espèces à courte période d'activité sexuelle 6-3
A/ Saisons de reproduction
B/ Zones de reproduction
6.1.2.2 - Espèces à longue période d'activité sexuelle 6-4
A/ Saisons de reproduction
B/ Zones de reproduction
6.1.2.3 - Rythmes de reproduction et facteurs inducteurs 6-6
A/ Induction de la gamétogénèse
B/ Induction de la ponte

6.1.3 - Migrations en relation avec la reproduction 6-8
6.1.3.1 - Migrations de faible amplitude 6-9
6.1.3.2 - Migrations de moyenne amplitude 6-9
A/ Hydrocynus forskalii
B/ Autres espèces
6.1.3.3 - Migrations de grande amplitude 6-12
A/ Alestes dentex
B/ Alestes baremoze
C/ Brachysynodontis batensoda
D/ Schilbe uranoscopus, S. mystus et Eutropius niloticus
E/ Synodontis schall et Hyperopisus bebe
F/ Autres espèces
Conclusion 6-16

6.2 - **Modifications des comportements de reproduction au cours de l'évolution lacustre** 6-17

6.2.1 - Saisons de reproduction 6-18

6.2.2 - Lieux de reproduction 6-19
6.2.2.1 - Migrateurs en phase d'assèchement (1972-74) 6-19
6.2.2.2- Migrateurs en période de Petit Tchad (1975-77) 6-20
6.2.2.3 - Autres espèces 6-21

6.2.3 - Evolution des tailles 6-22
6.2.3.1 - Brachysynodontis batensoda 6-22
6.2.3.2 - Alestes baremoze 6-23
6.2.3.3 - Synodontis schall 6-24
6.2.3.4 - Autres espèces 6-25

6.2.4 - Bilan des effets de la sécheresse sur les modalités de la reproduction 6-26
6.2.4.1 - Espèces migratrices 6-26
6.2.4.2 - Espèces sédentaires 6-28
Conclusion

CHAPITRE 7 - **MIGRATIONS DES JEUNES POISSONS VERS LE LAC TCHAD A LA DECRUE DE LA PLAINE INONDEE DU NORD-CAMEROUN** 7-1

7.1 - **Méthodologie d'échantillonnage et résultats généraux** 7-1

7.1.1 - Objectifs 7-2

7.1.2 - Echantillonnage 7-3
7.1.2.1 - Choix de l'engin d'échantillonnage 7-3
7.1.2.2 - La pêche traditionnelle de l'El Beid 7-3
A/ Technique de pêche
B/ Aperçu des efforts de pêche et des rendements

7.1.3 - Biais d'échantillonnage et significativité des données 7-7
7.1.3.1 - Biais liés à l'engin 7-7
7.1.3.2 - Biais liés à la technique de pêche 7-7
7.1.3.3 - Biais liés aux pêcheurs 7-7

7.1.4 - Protocole d'échantillonnage et de saisie 7-9

7.1.5 - Résultats généraux 7-10
7.1.5.1 - Les espèces rencontrées 7-10
7.1.5.2 - Les tendances évolutives des peuplements de dévalaison 7-11

Conclusion - Discussion 7-16

7.2 - **Comportement et rythmes d'activité des principales espèces** 7-18

7.2.1 - Variation d'abondance et tendance saisonnière 7-19
7.2.1.1 - Les tendances saisonnières 7-20
7.2.1.2- Affinités interspécifiques d'après les profils saisonniers 7-20
7.2.1.3 - Relations entre migrations et caractéristiques environnementales 7-22
7.2.1.4 - Discussion 7-22

7.2.2 - Rythmes lunaires 7-25
7.2.2.1 - Le peuplement de dévalaison et le rythme lunaire 7-25
7.2.2.2 - Abondances spécifiques et rythme lunaire 7-27

7.2.3 - Rythmes nycthéméraux 7-30
7.2.3.1 - Caractérisation des rythmes spécifiques 7-30
7.2.3.2 - Rythme nycthéméral et activité alimentaire 7-32

7.2.4 - Interactions entre rythmes d'activité 7-32

7.2.4.1 - Influence des phases hydrologiques sur le rythme circadien 7-32
7.2.4.2 - Influence des phases hydrologiques sur le rythme lunaire 7-34

7.2.5 - Discussion 7-35
7.2.5.1 - L'influence lunaire sur l'activité des poissons 7-35
7.2.5.2 - L'influence nycthémérale sur l'activité des poissons 7-37
7.2.5.3 - Rythmes saisonniers et migrations 7-38

Conclusion 7-39

7.3 - **Variations annuelles en fonction de l'hydrologie** 7-41

7.3.1 - Influence de la sécheresse 1972/73 7-43
7.3.1.1 - Conséquences de la destruction des stocks 7-44
A/ Les espèces de décrue
B/ Les espèces de crue
7.3.1.2 - Conséquences de la transformation du lac Tchad 7-47
A/ Différences globales entre1968 et 1978
B/ Composition spécifique
C/ Distribution temporelle des captures
7.3.1.3 - Discussion 7-52
A/ Les sédentaires
B/ Les migrateurs fluvio-lacustres

7.3.2 - Influence du volume de la crue 7-55
7.2.2.1 - Composantes du peuplement 7-55
7.3.2.2 - Productiuon halieutique 7-56
7.3.2.3 - La taille des poissons capturés 7-59
A/ Sarotherodon niloticus
B/ Siluranodon auritus
C/ Brienomyrus niger
D/ Pollimyrus isidori
E/ Hyperopisus bebe
F/ Alestes baremoze
7.3.2.4 - Discussion 7-65

Conclusion 7-68

QUATRIEME PARTIE - **SYNTHESE ECOLOGIQUE ET EXPLOITATION DU MILIEU**

CHAPITRE 8 - **CARACTERISTIQUES ENVIRONNEMENTALES DES LACS PLATS ET ORIGINALITE DU LAC TCHAD** 8-1

8.1 - **Etudes de cas** 8-2

8.1.1 - Le lac de Guiers 8-2

8.1.2 - Les lacs de la "Rift Valley" 8-3
8.1.2.1 - Lacs d'Ethiopie 8-4
8.1.2.2 - La vallée est du Rift (lacs du Kenya) 8-4
A/ Lac Baringo
B/ Lac Naivasha
C/ Lac Nakuru
D/ Lac Turkana
8.1.2.3 - La vallée ouest du Rift : le lac George 8-8

8.1.3 - Le lac Tumba 8-10

8.1.4 - Le lac Chilwa 8-12

8.2 - **Conséquences de quelques traits environnementaux communs aux lacs plats** 8-14

8.2.1 - Polymictisme 8-14

8.2.2 - Le rôle des zones d'herbiers 8-16

8.2.3 - Variabilité saisonnière et instabilité interannuelle 8-17

8.3 - **Les particularités environnementales du système tchadien** 8-20

8.3.1 - Extension des zones de rivage 8-20

8.3.2 - Rôle des zones inondées 8-21

8.4 - **Le rôle des facteurs abiotiques sur la production lacustre** 8-23

8.4.1 - Les grands types de facteurs abiotiques identifiés pour leur action sur la productivité lacustre 8-23

8.4.2 - L'indice morpho-édaphique 8-24

Conclusion 8-26

CHAPITRE 9 - **STRATEGIES ADAPTATIVES DES ESPECES** 9-1

9.1 - **Stratégies de respiration** 9-2

9.1.1 - Les adaptations respiratoires 9-3
9.1.1.1 - La respiration aérienne 9-4
9.1.1.2 - La respiration aquatique de surface 9-5
9.1.1.3 - Adaptations physiologiques 9-6
A/ Richesse en hémoglobine
B/ L'affinité hémoglobine-oxygène

9.1.2 - Conclusion 9-9

9.2 - **Stratégies de reproduction** 9-11

9.2.1 - Polymorphisme de la reproduction d'Alestes baremoze en Tchad Normal 9-13
9.2.1.1 - Avantages et inconvénients de la migration fluvio-lacustre 9-13
9.2.1.2 - Aspects énergétiques 9-15

9.2.2- Polymorphisme de la reproduction d'Hydrocynus forskalii 9-16

9.2.3 - Polymorphisme démographique chez Alestes nurse 9-18

9.2.4 - Discussion 9-21

Conclusion 9-23

CHAPITRE 10 - **STRATEGIES ICHTYOCOENOTIQUES** 10-1

10.1 - **Origine des poissons des lacs Tchad et Turkana** 10-2

10.1.1- Paléobiogéographie de la faune ichtyologique tchadienne 10-2

10.1.2 - Paléobiogéographie de l'ichtyofaune du lac Turkana 10-5

10.1.3- Comparaison qualitative des ichtyofaunes des lacs Tchad et Turkana 10-6

10.1.3.1 - La richesse spécifique 10-6

A/ Richesse spécifique et liaison fluvio-lacustre

B/ Richesse spécifique et superficie de l'écosystème

C/ Richesse spécifique et hétérogénéité spatiale

D/ Hétérogénéité spatiale et diversité génétique

10.1.3.2 - La spéciation en milieu lacustre 10-14

A/ L'isolement génétique

B/ Ressources disponibles

C/ Durée des phénomènes conduisant à la spéciation

Conclusion 10-20

10.2 - **Structure des peuplements et environnement** 10-21

10.2.1 - Tchad Normal 10-21

10.2.1.1 - Facteurs intrinsèques 10-23

10.2.1.2 - Facteurs extrinsèques 10-25

10.2.2 - Assèchement et Petit Tchad 10-26

Conclusion 10-30

Discussion sur la synthèse écologique (chap. 8, 9 et 10) 10-32

CHAPITRE 11 - **HISTOIRE, IMPORTANCE ET REPARTITION DES PECHERIES, LEUR INTEGRATION AUX PROJETS DE DEVELOPPEMENT** 11-1

11.1 - **Les pêcheurs** 11-2

11.2 - **Les engins** 11-5

11.2.1 - Les filets 11-5
11.2.1.1 - Les filets triangulaires 11-6
11.2.1.2 - Les éperviers 11-6
11.2.1.3 - Les filets maillants 11-6

11.2.2 - Les sennes 11-7
11.2.2.1 - Les sennes de rivage 11-7
11.2.2.2 - Les sennes à bâtonnets 11-8

11.2.3 - Lignes, pièges, nasses et chambres de captures 11-8
11.2.3.1 - Les lignes 11-8
11.2.3.2 - Abris-pièges 11-8
11.2.3.3 - Nasses et paniers-pièges 11-8
11.2.3.4 - Chambres de capture 11-9

11.2.4 - Les pêches de barrage 11-9
11.2.4.1 - La grande pêche traditionnelle de Logone-Gana 11-9
11.2.4.2 - Les pêcheries de l'El Beïd 11-10

11.3 - **Répartition spatio-temporelle des efforts de pêche** 11-12

11.3.1 - Situation ancienne (1926-1960) 11-12
11.3.1.1 - Le Bas-Chari de la confluence au Delta 11-12
11.3.1.2 - Les fleuves en amont de la confluence 11-13

11.3.2 - Période 1960-1971 11-15
11.3.2.1 - Les fleuves 11-16
A/ Du Delta à la confluence
B/ En amont de la confluence
11.3.2.2 - Le lac 11-17
A/ Cuvette sud
B/ Cuvette nord

11.3.3 - Evolution de la pêche pendant la sécheresse 11-19
11.3.3.1 - L'invasion lacustre 11-19
11.3.3.2 - Evolution des technologies 11-20
11.3.3.3 - Exploitation du système fluvio-lacustre en Petit Tchad 11-21

11.4 - **Transformation et commercialisation du poisson** 11-22

11.4.1 - Transformation 11-22

11.4.2 - Commercialisation 11-23

11.5 - **Estimation de la production** 11-25

11.5.1 - La production de salanga 11-25

11.5.2 - La production de banda 11-26

11.5.3 - La production des pêcheries fluviales des zones d'inondation 11-26

11.6 - **Influence de la pêche sur les stocks** 11-28

11.6.1 - Stocks de la cuvette nord 11-28

11.6.2 - Jeunes poissons de l'El Beïd 11-29

11.7 - **Aménagements hydro-agricoles et pêcheries** 11-31

11.7.1 - La pêche potentiel de développement 11-31

11.7.2 - Aménagement des Yaérés : le projet SEMRY 11-32

11.7.3 - Recherche d'une utilisation optimale des ressources en eau 11-35
11.7.3.1 - Cas du lac Tchad 11-35
11.7.3.2 - Cas du Yaéré 11-36
11.7.3.3 - Discussion 11-37

Conclusion 11-40

CONCLUSION GENERALE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION

Le lac Tchad est un lac tropical plat situé au coeur de l'Afrique. La diversité et l'instabilité des milieux aquatiques de ce système fluvio-lacustre résultent de la morphologie du bassin et de sa situation soudano-sahélienne. La configuration du lac et sa profondeur variables dépendent de l'importance fluctuante des saisons des pluies sur son bassin versant. Il en résulte des conditions écologiques à variations cycliques marquées, à la fois saisonnières et annuelles. La période d'étude correspond à une régression lacustre d'un état de "Tchad Normal" en "Petit Tchad" ; elle illustre l'originalité écologique du système tchadien.

Les recherches ichtyologiques entreprises dans le Bassin Tchadien concernent la systématique, la biologie, la composition des peuplements et les techniques d'échantillonnage. Ces thèmes de recherche ont été plus ou moins dominants suivant les époques, les moyens disponibles, les directives de recherche et l'évolution du milieu.

Dès le début du siècle, Boulenger (1905, 1918) et Pellegrin (1914) effectuent les premiers travaux de systématique. Dans les années 50, Blache (1962, 1964) complète la systématique, aborde la biologie des espèces et décrit les pêcheries traditionnelles.

De 1963 à 1972, l'étude du lac Tchad est confiée à une équipe d'hydrobiologistes qui, dans le cadre du Programme Biologique International, s'intéresse à tous les niveaux trophiques afin de comprendre les mécanismes de la productivité lacustre (Carmouze et al., 1972).

A partir de 1972, les conditions hydrologiques font prévoir l'assèchement du lac et conduisent à réorienter les programmes de recherches pour suivre l'évolution des peuplements ichtyologiques au cours de cet évènement hydrologique remarquable. Les préoccupations halieutiques ont aussi marqué cette période interrompue début 1979 par les opérations militaires qui ont précipité notre départ.

Nos travaux de terrain qui s'intègrent à cette dernière phase de la présence de l'ORSTOM au Tchad, ont bénéficié de l'acquis de nos prédécesseurs. Nous avons pu également utiliser certaines de leurs données récoltées assez régulièrement à partir de 1966.

Une étude particulière a été consacrée aux problèmes d'échantillonnage des poissons (Bénech, 1977 ; Quensière et Bénech, 1983) ; elle a conduit à la mise au point de nouveaux engins de pêche (Bénech et al., 1978), à certains résultats sur la sélectivité des engins traditionnels (Cury, 1983) et à un protocole d'échantillonnage des peuplements dans différents milieux.

Nous avons suivi l'évolution des peuplements ichtyologiques de la

fin de la période de Tchad Normal jusqu'à l'instauration de celle de Petit Tchad dans diverses régions lacustres (Bénech, Durand, Quensière, 1983) et certaines de leurs conséquences halieutiques (Quensière, 1976). Les remaniements de composition spécifique résultent , entre autres raisons, de mortalités massives effectivement constatées sur certaines espèces (Bénech, Lemoalle, Quensière, 1976). Une expérimentation sur la résistance des différentes espèces aux conditions hypoxiques a montré que l'asphyxie était la cause des mortalités différentielles constatées sur le terrain (Bénech et Lek, 1981).

Les échanges fluvio-lacustres ont été étudiés à partir des migrations anadromes liées à la reproduction (Bénech et Quensière, 1985) et des migrations catadromes de juvéniles (Bénech et Quensière, 1982, 1983 a et b). L'instauration du peuplement de Petit Tchad a été envisagée à la lumière des différentes stratégies de reproduction présentes et, dans certains cas, révélées par l'évolution du milieu.

Les deux premières parties de ce mémoire sont essentiellement descriptives. La première est consacrée à l'environnement naturel. Nous exposons les caractéristiques du milieu fluvio-lacustre (chap. 1), notamment la régression lacustre de Tchad Normal en Petit Tchad.

Après une description des moyens d'échantillonnage mis en oeuvre et de leur sélectivité (chap. 2), la deuxième partie du mémoire présente les peuplements ichtyologiques en période de Tchad Normal (chap. 3) puis quatre évolutions régionales des peuplements lacustres à la suite de la sécheresse 1972/73 (chap. 4).

Dans la troisième partie, nous exposons certains facteurs explicatifs de la dynamique des peuplements précédemment décrite. Au plan écophysiologique tout d'abord, nous analysons l'effet de la raréfaction de l'oxygène dissous d'après une expérimentation sur la résistance à l'hypoxie concernant seize espèces de poissons (chap. 5). Nous examinons ensuite le rôle des caractéristiques des cycles biologiques des espèces, plus particulièrement l'influence des modalités de la reproduction (chap. 6) et notamment les phénomènes migratoires qui s'y rattachent aussi bien pour les adultes (chap. 6) que pour les jeunes (chap. 7), en soulignant l'importance des échanges ichtyologiques fluvio-lacustres dans cet écosystème.

La dernière partie est un essai de synthèse écologique sur l'écosystème fluvio-lacustre tchadien, sur la formation et l'organisation fonctionnelle de son ichtyofaune, sur son exploitation halieutique. Pour cela, nous comparons d'abord le lac Tchad à plusieurs autres lacs plats tropicaux africains pour dégager ses analogies et son originalité par rapport à cet ensemble (chap. 8). Ensuite, nous considérons différentes stratégies que les poissons ont adoptées sous la pression de la sélection naturelle au plan de l'individu, de la population et du

peuplement pour survivre dans ce milieu (chap. 9 et 10). Cette compréhension de l'écosystème a été favorisée par la période d'étude, caractérisée par une amplitude de variation maximale du milieu, des peuplements de poissons et de l'exploitation humaine. De ce fait, cette période crée les conditions d'une expérimentation naturelle sur les potentialités des ressources aquatiques du Bassin Tchadien. Présentant schématiquement l'évolution fonctionnelle de Tchad Normal en Petit Tchad, nous terminons sur les considérations halieutiques qui peuvent en découler dans le cadre d'un aménagement de ce système hautement variable (chap. 11).

Ces travaux ont été conçus et réalisés en étroite collaboration ; il était logique qu'ils fassent l'objet d'une thèse commune. Cependant, pour les besoins de la soutenance, Monsieur le Président du Jury nous a demandé de procéder à la répartition des chapitres indiquée dans le sommaire.

PREMIERE PARTIE - LE MILIEU

CHAPITRE 1 - L'ENVIRONNEMENT FLUVIO-LACUSTRE TCHADIEN :

Le Bassin Tchadien comprend essentiellement trois types de milieux aquatiques : le lac, les fleuves et les zones d'inondation. Nous situons d'abord le cadre géographique et climatique avant de reprendre l'essentiel de l'hydrologie et de l'hydrobiologie de ces milieux déjà plusieurs fois décrits. Hormis pour l'El Beïd et la zone inondée du Nord Cameroun auxquels nous avons consacré une étude particulière (Bénech, Quensière et Vidy, 1982), cette première partie est une synthèse bibliographique des travaux suivants : Carmouze et al. 1972, Chouret et Durand 1972, Chouret et Lemoalle 1974, Carmouze 1976, Durand 1978, Gac 1979, Lemoalle 1979, Carmouze et al. 1983, Lévêque et Quensière 1983. Nous limiterons cette description du milieu à notre zone d'étude c'est-à-dire au lac et au bas réseau fluvial.

1.1 - SITUATION ET CLIMAT

Le Bassin Tchadien s'étend sur 2 500 000 km^2 du 5^e au 25^e degré de latitude Nord et de 7^e au 25^e degré de longitude Est (fig. 1-1). Le lac Tchad situé de 12° à 14° 30' Nord et de 13° à 15° 20' Est, occupe tout ou partie d'une cuvette fermée de 25000 Km^2 ; au-delà de la cote 283 m, il présente un exutoire au nord-est (Bahr el Ghazal ; Carmouze 1976). L'alimentation lacustre est essentiellement limitée aux bassins du Chari et du Logone situés dans la partie méridionale et dont la superficie représente 25% du Bassin Tchadien.

Le gradient climatique traduit une accentuation de l'aridité vers le nord et l'est des bassins du Chari et du Logone (Gac 1979) : les précipitations s'atténuent (fig. 1-2), les températures et l'évaporation augmentent et s'accompagnent d'une baisse importante de l'humidité relative. Au cours d'un cycle annuel, le déplacement latitudinal du Front Inter Tropical (FIT) qui délimite les masses d'air équatorial humide et saharien sec détermine l'alternance saison sèche/saison des pluies au niveau de la zone soudano-sahélienne.

Le déplacement du FIT s'impose comme l'évènement saisonnier le plus marquant. Contrairement aux zones tempérées, la variation de la photopériode, peu marquée sous ces basses latitudes, ne constitue pas une caractéristique saisonnière majeure.

L'irrégularité interannuelle de la remontée du FIT vers le nord est un autre trait climatique du Sahel traduit par la variabilité de

l'importance des pluies.

Le climat soudano-sahélien est donc saisonnièrement très contrasté avec des variations annuelles importantes d'où résultent des périodes de sécheresse chroniques (1908, 1940, 1972/73, 1982/83).

Gac distingue trois régions climatiques (fig. 1-3) : le lac, la partie aval du bassin d'alimentation et la partie amont jusqu'à Laï sur le Logone et Sahr sur le Chari. Les isohyètes 500 et 1000 mm (fig. 1-1) délimitent approximativement ces trois régions.

Dans le bilan global de pluviosité de la partie amont (1210 mm soit 400.10^9 m^3 ; fig. 1-3), l'influence du bassin du Chari s'avère primordiale étant donné son importante superficie ; le bassin du Logone reçoit des précipitations plus fortes mais il ne présente que 17% de la surface totale. La saison sèche dure 5 mois, décembre et janvier étant secs. Les mois les plus humides (juillet, août, septembre) totalisent 60% des précipitations annuelles. La température moyenne annuelle est de 26.1°C, le maximum moyen étant de 33°C et le minimum moyen de 19.2°C. Mars et avril sont les mois les plus chauds, décembre et janvier les plus froids.

Pour la partie aval du bassin fluvial, la pluviosité annuelle moyenne s'élève à 871 mm. La saison sèche dure 7 mois. Les précipitations sont négligeables de novembre à mars. Les précipitations maximales ont lieu en août. Juillet, août et septembre reçoivent les 3/4 des pluies annuelles. La température moyenne annuelle est de 27.6°C. Les moyennes mensuelles des températures maximums s'échelonnent entre 30.0° C (août) et 39.5°C (mars). Les moyennes des minimums s'abaissent à 14.9°C en janvier, mois le plus frais, et atteignent 24.3°C en mai, mois le plus chaud avec mars et avril.

Le lac Tchad est soumis à un climat de type sahélien caractérisé par l'alternance d'une longue saison sèche et d'une courte saison des pluies, par des températures très élevées et une humidité relative inférieure à 30% durant la moitié de l'année. La pluviosité moyenne à Bol est de 310 mm et le mois d'août reçoit près de 50% des averses. L'irrégularité des précipitations se manifeste à l'échelle saisonnière et annuelle. La température moyenne annuelle est de 28°C à Bol. Les températures moyennes mensuelles oscillent entre 32 et 33°C en avril-mai (fin de saison sèche) et 23-24°C en décembre-janvier.

Les caractéristiques climatiques des trois régions fluvio-lacustres que nous venons de présenter peuvent être résumées par les données chiffrées suivantes :

Facteurs climatiques	Amont	Aval	Lac
Précipitations annuelles (en mm)	1210	870	310
Température moyenne (°C)	26.1	27.6	28.2
Humidité relative	63 %	54 %	38 %
Evaporation annuelle (nappe libre, en mm)	1425	1670	2150

Notre zone d'étude (fig. 1-4) appartient aux deux régions les plus septentrionales du bassin et possède les caractéristiques d'un climat sahélien. Plus précisément, on peut dire que le climat est du type sahélo-saharien pour la partie lacustre et du type sahélo-soudanien pour la partie fluviale d'après la classification d'Aubréville (1950). L'alternance saison sèche/saison des pluies et les variations de température permettent schématiquement de distinguer trois périodes dans l'année :

- novembre à février : sec et froid
- mars à mai : sec et chaud
- juin à octobre : pluvieux et chaud.

1.2 FLEUVES ET ZONES D'INONDATION

La saison des pluies engendre une crue unique de précocité décroissante du haut réseau fluvial vers le lac Tchad (fig. 1-5). Le flux saisonnier dans ce Bassin au relief peu marqué provoque l'apparition de vastes plaines d'inondation (fig. 1-4), extensions du milieu fluvial qui jouent un rôle essentiel pour la reproduction des poissons et la croissance des jeunes. La surface inondée dépend de l'importance de la crue et peut varier très largement d'une année à l'autre.

Le Bassin du Chari fournit 95% des eaux lacustres d'origine fluviale. Les 5% restant sont fournis par l'El Beïd et la Yobé. Nous décrirons successivement les caractéristiques hydrologiques du Chari et du Logone puis du complexe El Beïd - zone inondée du Nord Cameroun. La Yobé ne sera que rapidement évoquée car nous ne disposons que de quelques informations sur cette rivière peu importante dans l'hydrologie du système.

1.2.1 - LE CHARI

Le cours inférieur du Chari présente un aspect assez uniforme. C'est un fleuve à pente faible (5 à 7 cm/km), au cours lent présentant à l'étiage une succession de bancs de sable et de fosses pouvant atteindre des profondeurs notables (maximum 27 m).

Sur la rive droite du Chari arrive le Bahr Erguig et se détache le Bahr Ligna. Mais l'apport principal provient de la rive gauche, du Logone qui conflue avec le Chari au niveau de N'Djaména. Plusieurs défluents se détachent de la rive gauche du Chari qui, à partir de N'Djaména, prend une allure deltaïque. Le Serbeouel détourne dans un lit très étroit une partie des eaux qui gagneront la cuvette sud du lac. A proximité du lac, le Chari se dissocie en une multitude de bras plus ou moins importants que nous appellerons "Le Delta" dans la suite du texte.

Le régime hydrologique du Chari s'apparente au type tropical caractérisé par une crue annuelle bien individualisée et un étiage prolongé, mais il s'en distingue par le rôle régularisateur de l'alimentation méridionale du Logone et du Chari et par de très vastes plaines d'inondation. Il en résulte pour le Chari inférieur une crue annuelle relativement étalée et des variations de débit moins brutales que dans le type tropical pur (fig. 1-6).

L'amplitude des crues du Chari est considérable mais les eaux du fleuve restent presqu'entièrement contenues dans le lit majeur car les berges sont élevées, avec un bourrelet bien marqué. Il n'y a donc pas de zone d'inondation au sens strict mais un vaste lit majeur dont la

largeur peut atteindre 6 km.

Le module annuel moyen du Chari à N'Djaména, en amont du confluent, est de 815 m^3/s. Cette valeur recouvre une variabilité très élevée (309 m^3/s pour 1972/73 et 1290 m^3/s pour 1961/62 ; fig. 1-6).

Des données récentes qui nous ont été communiquées par Chouret, montrent l'apparition de crues encore plus faibles au cours des trois dernières années. Le débit d'étiage (avril-mai) du Chari en aval de N'Djaména est tombé à 25.5 et 28.5 m^3/s en 1983 et 1984, c'est à dire encore plus bas qu'en 1974 (38.6 m^3/s) - l'étiage médian calculé pour la période 1938-1967 est 126 m^3/s. Enfin, la crue de 1984/85 est la plus faible jamais enregistrée (fig. 1-6) puisque le module annuel moyen, évalué à 210 m^3/s en aval de N'Djaména, est inférieur à la moitié de ceux de 1972/73 et 1973/74 et 6 fois moins que le module médian (1280 m^3/s pour 44 années d'observation).

1.2.2 - LE LOGONE

Le régime hydrologique du Logone inférieur est différent de celui du Chari car le mode d'écoulement est caractérisé par une dégradation du lit permettant des déversements latéraux sur les deux rives au moment de la crue. Sur la rive droite les déversements principaux se font en amont de la zone d'étude, dans la partie entre Chari et Logone drainée par la Koulambou qui rejoint le Logone à Logone-Gana. Sur la rive gauche, le Logomatia est le seul défluent important (fig. 1-4 et 1-8).

Les pertes subies par le Logone font diminuer son module de l'amont vers l'aval (fig. 1-7). En année moyenne le Logone perd 5 milliards de m^3 entre Bongor et le confluent avec le Chari (Gac, 1979). Cet écrêtement des crues du Logone est à l'origine de la stabilité relative de son module au niveau du confluent. Le coefficient de variation du module (100 $\sigma/\overline{m}$) n'est que de 17.6 contre 32.8 pour le Chari.

1.2.3 - LA PLAINE INONDEE DU NORD-CAMEROUN (YAERE) ET L'EL BEID

La plaine d'inondation du Nord Cameroun est d'un type particulier puisque, à la décrue, une partie des eaux ne revient pas au Logone mais s'écoule vers le lac par l'El Beïd. Beaucoup de jeunes poissons gagnent le lac par cet itinéraire car le "Yaéré" est un milieu nourricier pour un bon nombre d'espèces. Nous avons présenté l'hydrologie et les caractéristiques physico-chimiques du Yaéré dans une précédente note (Bénech et al., 1982), en particulier la dynamique et la variabilité des inondations qui déterminent respectivement la chronologie des migrations de jeunes poissons et l'importance de leur première croissance. Nous

reprenons ici les points principaux de cette étude.

1.2.3.1 - Situation et paysage

Le Yaéré est une plaine d'inondation recouverte de sols argileux hydromorphes. Il s'étend sur quelques 8000 km2, délimité au sud-ouest par les contreforts des Monts des Mandara, à l'ouest par une route surélevée qui relie Tildé au Parc national de Waza et au nord-est par les bourrelets de berge de Logone - Birni (fig. 1-8). Cette plaine très plate est interrompue par des buttes sur lesquelles sont installés des villages et qui portent quelques arbres. Le reste de la végétation est essentiellement herbacée. Il existe quelques dépressions qui constituent des mares en saison sèche.

1.2.3.2 - Hydrographie et hydrologie

Chaque année le Yaéré est inondé par les pluies et les déversements du Logone. La superficie inondée et la durée de l'inondation sont très variables en fonction de l'importance de la crue du Logone. Les documents de télédétection LANDSAT et des séries de mesures hydrologiques effectuées sur l'El-Beïd (1968-69 et 1974-78) et le Logomatia (1977-78) nous ont permis de préciser la dynamique saisonnière et la variabilité annuelle de l'hydrologie du Yaéré (fig. 1-9 et 1-10).

Les apports du Logone s'effectuent principalement par deux effluents, le Guerléou et le Logomatia. Le Yaéré reçoit également au sud des petites rivières temporaires ("mayos") qui descendent des massifs du Mandara et se perdent dans la plaine.

Dans le Yaéré lui-même, l'écoulement est très diffus et le réseau hydrographique mal organisé, avec de nombreux canaux sinueux et anastomosés. A son extrémité nord, le Yaéré est drainé par l'El Beïd qui reçoit la Kalia et qui se jette au sud du lac Tchad. Lors de la décrue, une partie de l'eau du Yaéré (la marge orientale) est également drainée vers le Logone soit via le Logomatia soit directement plus en aval.

Les premières pluies sont absorbées par les argiles, puis la plaine subit une première inondation pendant la période des précipitations maximales. La partie du Yaéré à l'est de Tildé est drainée vers l'El Beïd et constitue la pré-crue de cet exutoire. En général, le débit ne dépasse pas 1 m^3/s (fig. 1-11).

L'inondation par le Logone ne se fait sentir qu'en septembre. En juin, le Logomatia ne présente qu'un chapelet de mares ; sa mise en eau débute mi-juillet. Pour un débit compris en 700 et 1200 m^3/s à Bongor, les eaux de crue du Logone remplissent la totalité du lit du Logomatia ainsi que les dépressions qui bordent le Yaéré. Au-dessus de 1200 m^3/s la plaine est inondée mais l'onde de crue n'atteint l'El Beïd que les

années où le débit du Logone dépasse 1500 m^3/s. En 1972 et 73 ce ne fut pas le cas et l'El Beïd n'a pas été alimenté ces deux années.

Les eaux pénètrent dans la plaine en amont et en aval de N'Godéni suivant deux axes parallèles SE/NW (fig. 1-9AB). Les débordements d'amont s'intensifient lorsque la crue est forte alors que ceux d'aval restent sensiblement constants. L'épaisseur de la couche d'eau qui se déverse dans le Yaéré au maximum de la crue est indépendante de l'importance de la crue, écrêtée d'amont en aval à des niveaux fixes. La décrue qui débute en octobre est soumise à la même constance interannuelle.

La vidange du Yaéré par l'El Beïd se concrétise par la crue de cet exutoire ; cette dernière atteint son maximum fin novembre à Tildé (fig. 1-11). En janvier, des zones inondées subsistent encore à l'extrémité des bras de l'El Beïd (fig. 1-9D). Elles sont finalement drainées et l'écoulement cesse vers la fin février.

L'El Beïd joue le rôle d'un goulot d'étranglement pour la vidange du Yaéré ; les fortes inondations se traduisent par un allongement de sa phase de décrue. Le Yaéré devient un réservoir d'autant plus grand que la crue est abondante. L'importance de l'inondation du Yaéré s'exerce à la fois en surface et en durée. La superposition des surfaces inondées, à partir de documents LANDSAT, montre qu'une crue plus forte (1975) inonde mieux et/ou plus longtemps les régions nord-est autour de Logone Birni. L'inondation persiste également plus longtemps dans les régions méridionales au sud et à l'ouest du Logomatia (fig. 1-10).

Le diagramme 1-12 schématise l'origine et le devenir des eaux du Yaéré en y associant les résultats du bilan hydrogéochimique réalisé par Gac (1979). Le bilan hydrologique s'établit comme suit :

- déversements du Logone : 3.2×10^9 m^3
- pluies : 8.5×10^9 m^3
- écoulement par l'El Beïd : 1.15×10^9 m^3
- évaporation : 10.55×10^9 m^3

L'équivalent de la totalité des eaux de pluie et des deux tiers des déversements du Logone dans le Yaéré sont perdus par évaporation et évapotranspiration.

Nous avons établi une relation entre le volume d'eau annuel écoulé dans l'El Beïd (V) et une caractéristique de la crue du Logone (I). V est égal à la moitié I, I étant le volume d'eau défini par l'intégration de la courbe des débits du Logone à Bongor au-dessus de 1500 m^3/s :

$V = 1/2\ I$ (r = 0.981 ; valeurs du tabl. 1-1)

avec :

$I = \sum_{1}^{n}$ (Débit - 1500 m^3/s) 86400 s

Débit = débit journalier du Logone à Bongor en m^3/s.

n = nombre de jours/an où le débit du Logone à Bongor est supérieur à 1500 m^3

Cette valeur I (exprimée en 10^9 m^3) constitue un indice d'inondation que nous utiliserons par la suite dans l'étude de l'influence de la crue sur les variations annuelles du recrutement des poissons (cf chap. 7).

Toucheboeuf (1969) a effectué l'étude de la distribution statistique des crues de l'El Beïd à Fotokol. La période qui nous intéresse (1968-1978) représente un bon échantillonnage des "possibilités" hydrologiques de cette rivière et, par extension, de l'ensemble du Yaéré. 1969 et 1970 se situent parmi les fortes crues. A l'opposé, 1974 et 1977 constituent des crues faibles. 1975, 1976 et 1978 sont proches de la médiane et enfin 1972 et 1973 sont exceptionnellement faibles et ne donnent lieu à aucun écoulement (tabl. 1-1).

1.2.4 - LA YOBE

La Yobé se jette dans le lac Tchad vers le milieu de la côte occidentale de la cuvette nord (fig. 1-1). C'est une rivière intermittente dont la crue se produit en général fin juillet. Elle cesse de couler en avril-mai (J. Hopson, 1972). L'apport annuel au lac est très faible, de l'ordre de 0.6×10^9 m^3 (Toucheboeuf de Lussigny, 1969), malgré l'importance de son bassin versant (85 000 km^2), s'étendant au-delà de Kano, vers l'ouest de la Nigéria jusqu'au plateau de Jos.

1.2.5 - PHYSICO-CHIMIE DES EAUX FLUVIALES

Hormis les niveaux d'eau et les débits abordés précédemment, les mesures physico-chimiques effectuées dans le domaine fluvial concernent la température de l'eau, la transparence et la conductivité. Ces deux dernières mesures fournissent respectivement une indication sur la charge solide et la concentration en sels dissous qui ont fait l'objet d'une étude fine (Gac, 1979) dont nous reprendrons certains points. Nous aborderons ces aspects physico-chimiques en distinguant plaines d'inondation (Yaéré) et fleuves.

1.2.5.1 - Le Yaéré

L'essentiel des données provient de l'El Beïd et du Logomatia.

A/ **Température**

Dans l'El Beïd, deux relevés de température des eaux de surface ont été effectués quotidiennement, l'un à 7 h, l'autre à 16 h, donnant respectivement une estimation du minimum et du maximum thermique.

L'évolution générale de la température moyenne est assez constante d'une année à l'autre (fig. 1-13). Supérieure à 23°C jusqu'à fin novembre, elle baisse au cours de la première quinzaine de décembre qui coïncide avec le maximum de la crue. Elle oscille ensuite entre 20° et 23°C jusqu'en février. Le minimum est généralement atteint en janvier et se trouve nettement plus accusé les années de faible crue. A partir de la fin de la décrue, la température moyenne remonte ; en mars elle dépasse 25°C.

L'évolution thermique résulte des variations saisonnières de la température et du volant thermique de la masse d'eau. Le rôle de ce dernier apparaît nettement lorsqu'on considère l'amplitude des variations quotidiennes de la température (fig. 1-14). Plus la couche d'eau est épaisse plus son volant thermique est grand. Pour une même phase hydrologique, l'amplitude thermique quotidienne est plus réduite les années de forte crue que les années de faible crue.

Dans le Logomatia, à partir de la phase de décrue, l'évolution de la température est comparable à celle de l'El Beïd. En pleine saison d'inondation, de la mi-septembre à la mi-octobre (en 1977), la température est élevée et stable (30 à 32°C). Cette température du Logomatia au cours de la crue est représentative de celle des eaux de la plaine inondée en bordure du Logomatia. Par contre, l'amplitude thermique augmente lorsqu'on s'éloigne vers l'ouest à l'opposé de la zone de déversement ; la couche d'eau y est moins épaisse. Ainsi, avec des maximums comparables, les écarts journaliers sont de 1-2°C près du Logomatia et de 5°C à l'ouest du Yaéré.

B/ **Transparence**

Pendant les cycles de crue 1977 et 1978, la transparence a été mesurée régulièrement dans le cours moyen du Logomatia à Zina, dans son cours inférieur à proximité d'Ivié, ainsi que dans le Logone (fig. 1-8 et 1-15).

L'accroissement de la transparence dans le Logomatia entre août et octobre résulte d'une proportion grandissante des eaux du Logone filtrées par la prairie inondée au fur et à mesure de l'extension de la crue. La transparence se stabilise au moment de l'étale et le maximum atteint est fonction de l'importance de la crue annuelle comme le

montre la comparaison des mesures de 1977 (crue faible) et de 1978 (crue moyenne) (fig. 1-15).

Le rôle de filtre des zones inondées fut également montré en comparant, en année sèche et en année humide, l'évolution saisonnière de la concentration en fer actif (Lemoalle, 1974), ou celle de la charge solide des eaux du Logone (Gac, 1979) en aval du Yaéré (fig. 1-16). En année sèche, les concentrations sont plus élevées d'août à septembre, période qui correspond alors à une inondation plus limitée du Yaéré.

Avec la décrue du Logomatia, on observe une diminution de la transparence (fig. 1-15) qui résulte d'abord de la réduction de la surface inondée puis d'un phénomène de chasse qui remet en suspension les sédiments déposés auparavant sur les végétaux immergés.

Dans l'El Beïd, on constate également une liaison entre le maximum annuel de transparence mesurée à l'aide d'un Disque de Secchi (DSmax en m) et l'importance des déversements du Logone (D en $10^9 m^3$) :

$$DSmax = 19,48\ D + 67,42 \quad (r = 0,964)$$

Cependant, ces maximums sont environ de moitié inférieurs à ceux du Logomatia, car les eaux se rechargent au cours de la traversée du Yaéré.

C/ **Conductivité**

La conductivité a été mesurée au laboratoire à 25°C, à partir d'échantillons d'eau prélevés à 10 cm de profondeur dans le lit mineur de l'El Beïd. La conductivité des eaux de l'El Beïd subit des variations saisonnières dont l'évolution correspond à l'histoire des différentes masses d'eau qui s'individualisent dans le Yaéré puis se succèdent dans la rivière.

Au cours d'un cycle annuel les valeurs oscillent entre 50 et 300 µS/cm (fig. 1-18 ; Roche, 1973) mais pendant la période d'écoulement elles varient dans une fourchette plus étroite (de 100 µS/cm à 150 µS/cm). Les variations saisonnières et annuelles dépendent de la proportion des eaux des mares résiduelles, des eaux de pluie et des eaux de déversement du Logone.

Pendant la saison sèche, les eaux résiduelles se concentrent par évaporation. Les sels qui cristallisent à la surface du sol, les feux de brousse et les déjections des animaux constituent par ailleurs un stock d'éléments minéraux en partie dissout par les pluies (fig. 1-12). D'après Roche (1973), eaux résiduelles et eaux de pluie forment le pic d'eaux conductrices du début d'écoulement de l'El Beïd, puis la conductivité diminue avec la dilution croissante des eaux du Logone faiblement minéralisées. Cependant, la comparaison des courbes de conductivi-

té et de transparence de l'El Beïd montre que le pic de conductivité précède toujours celui de la transparence ; il n'y a jamais coïncidence (fig. 1-17). En outre, on constate qu'à l'échelle interannuelle, il n'existe pas de relation simple entre ces deux paramètres. Les eaux claires de l'El Beïd ne sont donc probablement pas composées essentiellement d'eaux résiduelles comme le suggère Roche (1973) mais pourraient résulter d'une interaction physico-chimique entre les eaux de l'onde de crue et les stocks de subtances résiduelles qu'elles lessivent.

Dans les eaux d'inondation du Logone, Roche distingue celles qui gagnent l'El Beïd plus ou moins directement de celles qui inondent les régions marginales soumises à une évaporation plus intense. Ces dernières parviennent à l'El Beïd plus tardivement. Les eaux de décrue correspondent au mélange de ces deux catégories et, de l'importance grandissante de la seconde, résulte l'élévation de la conductivité.

1.2.5.2 - Les Fleuves

A/ La température

Le tableau (1-2) donne les moyennes mensuelles du Chari à N'Djaména calculées à partir de mesures quotidiennes (6 h et 18 h) proches des extrêmes quotidiens. On observe un minimum de décembre à février (20 à 23°C) et un maximum de mai à octobre (29 à 30°C). Un rafraîchissement apparaît en saison des pluies.

B/ Transparence et conductivité

Dans le Delta du Chari, au cours d'un cycle annuel, la transparence varie entre 10 et 60 cm environ et la conductivité entre 330 et 370 µS/cm environ (fig. 1-19). Fin juin 1976 la transparence et la conductivité baissent respectivement de 30 cm et 30 µS/cm en quelques jours. Ce brusque décrochement de chacune des courbes correspond au début de la remontée des eaux.

La baisse se poursuit ensuite jusqu'à la fin juillet mais de façon moins marquée. Les deux paramètres remontent à partir d'août. La transparence retrouve dès décembre une valeur proche de celle du plateau de saison sèche (50 cm) tandis que la conductivité continue de monter régulièrement jusqu'en mai.

C/ Charge solide

Ces mesures de charge solide, respectivement dans le Logone et le Chari (fig. 1-20), font apparaître des différences nettes entre ces deux fleuves. Les concentrations maximales du Logone sont nettement plus élevées (500 mg/l contre 150 mg/l pour le Chari). En outre, la concentration maximale est atteinte en juillet dans le Logone soit un mois plus tôt que dans le Chari. L'influence des plaines d'inondation

est également plus marquée pour le Logone que pour le Chari.

Comparant l'évolution saisonnière des charges solides en année sèche et en année humide, Gac (1979) distingue trois périodes au cours du cycle hydrologique :

- De mai à juillet, la recrudescence des débits se traduit par une augmentation brutale des concentrations. Les deux courbes se chevauchent.
- D'août à novembre, époque du déversement des eaux de crue vers les plaines, les deux courbes divergent. La concentration demeure élevée de juillet à août en année sèche alors qu'elle diminue de moitié en année humide.
- De décembre à avril, avec l'approche des basses eaux, l'influence des plaines s'interrompt. La concentration diminue progressivement. Les deux courbes sont pratiquement superposées.

1.2.6 - BILAN DE L'ALIMENTATION LACUSTRE

A la sortie des plaines centrales (plaines méridionales et plaines d'inondations suivant la terminologie de Gac (1979)) le Chari et le Logone associés à l'El Beïd livrent au lac Tchad 38.5×10^9 m^3 d'eau, 2.58×10^6 tonnes de substances dissoutes et 2.86×10^6 tonnes de substances solides. Le transit des eaux dans les plaines centrales se traduit par une augmentation de la charge soluble, (de 59 à 67 mg/l) et une diminution de la charge solide (81 à 74 mg/l).

Pour les plaines méridionales, la seule différence sensible concerne les matières en suspension. La dégradation des berges fournit en année moyenne 0.54×10^6 tonnes de matériaux argileux aux grands axes de drainage.

L'inondation est nettement plus marquée dans la partie aval dite "plaine d'inondation" qui intéresse notre zone d'étude. Près de 16% (6.9×10^9 m^3) des eaux du Chari et du Logone submergent l'ensemble des trois plaines d'inondation (dépression des Yaérés, plaine interfluviale, dépression de Massenya). Le déséquilibre est particulièrement net entre les deux rivières (détournement de 30% des eaux du Logone et de 10% des eaux du Chari). Les pertes par évaporation sont sévères : l'équivalent en eau des apports atmosphériques plus 60% (4.05×10^9 m^3) des eaux fluviales déversées.

Près de 50% (1.68×10^6 tonnes) des matériaux détritiques hérités de l'érosion des reliefs sur les hauts bassins utilisent l'itinéraire de "délestage" des plaines d'inondation qui n'en restituent que 0.06 10^6 tonnes. Ces pertes latérales de matériaux fins ne sont que partiellement compensées par l'héritage argileux (0.66×10^6 tonnes) des berges dont l'érosion entraîne par ailleurs un alluvionnement sableux de

1.74×10^9 tonnes dans le lit des fleuves.

Près de 15% (0.40×10^6 tonnes) des apports en sels dissous du Logone et du Chari gagnent les zones déprimées. Il en ressort 0.44×10^6 tonnes. Le bilan géochimique est différent dans les trois plaines : dépôt dans les Yaérés, équilibre dans la plaine interfluviatile et érosion dans la dépression de Massenya. Mais les modifications de la salinité de la lame de submersion sont toujours contrôlées par la variation des teneurs en silice et magnésium d'une part, en bicarbonate et calcium d'autre part.

1.3 - LE LAC TCHAD

1.3.1 - GEOGRAPHIE LACUSTRE

1.3.1.1 - Morphologie et régions naturelles

Le lac Tchad, qui occupe un bassin fermé, peut atteindre 25000 km^2 à la cote de 283 m. Au-dessus de cette altitude, il présente un déversoir dans le Bahr El Ghazal (fig. 1-1). Au niveau d'une ligne Baga Sola-Baga Kawa, un étranglement et une zone de haut-fond (la Grande Barrière) scindent le lac en deux cuvettes (fig. 1-21). La cuvette nord est la plus profonde, l'altitude du fond se situe entre 277.5 m et 275.5 m contre 280 à 278.5 m pour la cuvette sud. Les données fournies par le satellite LANDSAT ont permis à Lemoalle (1978) de préciser la bathymétrie (fig. 1-22) et d'en déduire surface et volume du lac selon l'altitude du niveau d'eau (fig. 1-23).

Un relief dunaire orienté sud-est/nord-ouest occupe le lac au nord et à l'est. La hauteur et l'altitude des dunes décroissent du rivage vers la partie centrale des cuvettes. Ce relief détermine trois régions principales (fig. 1-21) :

- une région d'archipels lorsque les sommets des dunes sont émergés.
- une région d'îlots-bancs qui correspond à des sommets dunaires émergés colonisés par la végétation aquatique (0.5 à 1.5 m d'eau).
- une région d'eau libre lorsque la couche d'eau dépasse 1.5 m.

De par sa morphologie et son alimentation, la profondeur moyenne du lac Tchad avoisine 4 m. Cette profondeur est soumise à des fluctuations saisonnières (+ ou - 0.5 m) et annuelles (jusqu'à 5m). De vastes surfaces sont donc amenées à être immergées ou émergées. Ainsi, en 1964, le lac occupait 25000 km2 et 10 ans plus tard il était réduit à 9000 km2 après l'assèchement de la Cuvette Nord.

Suivant la variation de niveau, les trois types de régions apparaissent ou disparaissent d'un endroit donné. En 1973-75, les Eaux Libres de la Cuvette Nord devaient se transformer en zone d'archipels avant l'assèchement complet en 1975.

1.3.1.2 - Dynamique des régions naturelles

Lac plat au coefficient de renouvellement élevé, le lac Tchad est sensible aux variations des apports du Chari. Une série de crues déficitaires est à l'origine de la baisse régulière de son niveau à partir de 1965 (fig. 1-24). Deux crues exceptionnellement faibles (1972 et 1973) sont à l'origine d'une transformation du faciès lacustre. Dès 1973, des zones de haut-fond ont isolé la Cuvette Nord et l'Archipel Sud-Est du reste du lac. La première région demeurée isolée s'est

asséchée progressivement tandis que la seconde a été remise en eau à chaque crue (fig. 1-25). Seule la Cuvette Sud est toujours restée reliée au réseau fluvial. Les vastes zones nouvellement émergées furent très rapidement envahies par la végétation et les fonds vaseux fréquemment remis en suspension. Une régression lacustre semblable s'était déjà produite une ou deux fois dans la première moitié du vingtième siècle. La première fut suivie et décrite par Tilho (1910) qui distingua trois faciès lacustres : le Grand Tchad, le Tchad Normal et le Petit Tchad. Au cours de la période d'étude, le lac Tchad s'est présenté sous les deux dernières formes :

- le Tchad Normal qui possède les caractéristiques lacustres les plus marquées, notamment la Cuvette Nord la plus éloignée de l'embouchure du Chari.
- le Petit Tchad qui perd sa stabilité lacustre à la suite de l'assèchement de la Cuvette Nord. Il se présente sous l'aspect d'un marécage aux variations saisonnières accentuées.

Nous comparerons les caractéristiques hydrologiques et hydrobiologiques de ces deux états lacustres.

A/ **Le Tchad Normal**

A la cote du plan d'eau de 281.5 m, la surface en eau du lac est de 20000 km^2 (fig. 1-23), celle de l'archipel 6200 km^2 et celle des îlots-bancs de 8600 km^2. Les eaux occupent 53% de la surface d'archipel et 80% de la surface des îlots-bancs. Les îles et les îlots-bancs sont environ au nombre 2000, ce qui, outre l'aspect très découpé des rives nord et est, donne au lac un développement des lignes de rivage particulièrement important.

Les trois types de régions naturelles (archipel, îlots-bancs et Eaux Libres) répartis dans les deux cuvettes lacustres ont abouti à la définition des régions indiquées sur la figure 1-21 et dont voici les caractéristiques :

Pour la Cuvette Nord :

- les Ilots-bancs du Nord occupent la région la plus profonde du lac (4 à 7m pour une cote du plan d'eau de 281.5 m). Ils ont une dimension généralement supérieure à la moyenne et sont très clairsemés ; leurs sommets sont plats et leurs pentes abruptes.
- l'Archipel du Nord-Est est constitué d'îles sableuses plates, peu boisées, fréquemment ceinturées d'herbiers immergés. La profondeur d'eau y est de 3 à 6 m.
- les Eaux Libres du Nord, vaste région de 4000 km^2 dépourvue de toute île ou îlot-banc, ont une profondeur qui augmente progressivement vers le centre nord (région de Kindjéria). Un peu au sud de l'embouchure de la Yobé, se trouve la station de recherches hydrobiologiques nigériane

de Malamfatori.

Dans la Cuvette Sud on retrouve les mêmes types de paysages :
- l'Archipel du Sud-Est occupe les bordures nord-est et est de la cuvette. Les profondeurs sont comprises entre 2 et 3.5 m, les îles sont plus hautes, plus boisées, la pente du rivage est un peu moins accentuée que dans la Cuvette Nord. La baisse de niveau depuis 1964 a provoqué l'exondation de seuils entre certaines îles qui sont maintenant rattachées en cordons d'orientation sud-est/nord-ouest.
- les îlots-bancs qui sont divisés en trois régions :

les Ilots-bancs du Sud-Est forment une frange entre les eaux libres et l'archipel, dans laquelle l'eau est peu profonde (1.5 à 3 m).

les Ilots-bancs du Sud bordent la côte méridionale, plate, entre le Delta du Chari et Baga Kawa.

la Grande Barrière est aussi une zone d'îlots-bancs qui correspond à la zone de haut-fond qui sépare la cuvette sud de la cuvette nord.
- les eaux libres de la cuvette sud peuvent être divisées entre les Eaux Libres du Sud-Est, autour du Delta, de profondeur 2.5 à 3.5 m et les Eaux Libres du Sud qui se trouvent dans la pointe sud du lac, un peu moins profonde (1.5 à 3 m).

B/ **Evolution du lac vers la phase de Petit Tchad**

Au cours d'une année particulièrement déficitaire, 1972, les apports du Chari n'ont pas suffi à provoquer de crue sensible du lac (fig. 1-24 et 25). Dès le début de 1973, de grandes portions de la zone des îlots-bancs et de la Grande Barrière ont commencé à être complètement exondées. Le fractionnement du lac en trois zones isolées était effectif en avril 1973 (fig. 1-26A). A partir de cette date il faut considérer séparément : la Cuvette Nord, les eaux libres de la Cuvette Sud et l'Archipel du Sud-Est. Dans la Cuvette Nord, le rivage se déplaça vers le centre du bassin de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres suivant les régions. La moitié de la Cuvette Sud fut exondée et seulement les Eaux Libres du Sud, du Sud-Est et la partie centrale de l'Archipel Sud-Est restèrent en eau.

En juillet 1973, des îlots sableux apparurent dans les Eaux Libres du Nord ; les Eaux Libres du Sud s'asséchèrent et l'Archipel Sud-Est fut réduit à quelques mares. L'abaissement du niveau d'eau de quelques 1.6 m en un an (fig. 1-25) permit l'installation des macrophytes sur les zones exondées, notamment la Grande Barrière, les Ilots-bancs du Sud-Est et les Eaux Libres du Sud (fig. 1-26B). Alors que les bordures côtières de végétation immergée ou semi-immergée de la phase Tchad Normal avaient pratiquement disparu en 1972 sous l'effet de la rapide décrue du lac, l'exondation a permis la germination des graines

déposées dans le sédiment (Fotius et Lemoalle, 1976). La végétation qui a colonisé 5000 km^2 dans la Cuvette Sud de mars à septembre 1973 persistera en grande partie lors de remises en eau successives.

C/ **Evolution du lac en période de Petit Tchad**

Phase de 1973-1974 : Assèchement partiel de la Cuvette Sud pendant la période des basses eaux et début d'assèchement de la Cuvette Nord.

La crue de 1973 (18.4×10^9 m^3) fut à peine plus élevée que celle de 1972. A partir d'octobre 1973, les eaux libres et une portion de l'Archipel Sud-Est recouverte de végétation furent inondées (fig. 1-26C). Le niveau s'éleva de 1.3 m environ d'octobre à fin novembre (fig. 1-25).

En décembre les eaux libres de la Cuvette Sud occupaient toujours à peu près la même surface (fig. 1-26D). Dans l'Archipel Sud-Est, des zones d'eaux libres apparurent par immersion complète des macrophytes. Les zones marécageuses se déplacèrent vers le sud et le nord. L'eau traversa la végétation épaisse de la Grande Barrière et s'écoula de façon diffuse et mineure dans la cuvette nord qui, pratiquement pas alimentée, subit de profondes modifications. Le niveau baissa de 85 cm dans la partie centrale et les eaux libres furent divisées en deux par un archipel sableux.

En 1974, dans la cuvette sud, la baisse du niveau fut semblable à celle de l'année précédente (fig. 1-25). Les zones peu profondes réapparurent mais furent recouvertes de végétation avant d'être exondées. Des arbustes pouvant atteindre 5 à 6 mètres de hauteur appelés localement "ambatchs" (Aeschynomene elaphroxylon) constituèrent de véritables forêts dans certains endroits. En juillet, le niveau d'eau était presque le même que l'année précédente, mais avec une végétation plus abondante, notamment au niveau de la Grande Barrière. Dans la Cuvette Nord, le niveau baissa de 1.9 m de juillet 1973 à juillet 1974 et elle se transforma en un vaste archipel.

Phase 1974-1977 : Retour à une situation presque normale dans la cuvette sud et assèchement quasi complet de la cuvette nord pendant la période des basses eaux.

La crue de 1974 (30.5×10^9 m^3) fut nettement supérieure à celle des deux années précédentes et provoqua une élévation brutale du niveau d'eau dans la cuvette sud en octobre-novembre (fig. 1-25). Fin 1974, le niveau d'eau à Bol était comparable à celui de fin 1971.

La couverture végétale empêcha l'eau de se répandre dans la cuvette nord (fig. 1-26EF). Du fait de l'absence d'alimentation et de l'évaporation intense (2.2 m/an), en mai 1975, les surfaces en eau étaient réduites à quelques mares autour de Kindjéria qui s'asséchèrent

en octobre 1975. Les crues de la Yobé eurent peu d'influence , une zone de végétation s'installa seulement autour de son embouchure.

Au cours de la période des basses eaux que nous venons de décrire, la séparation hydrologique de l'Archipel Sud-Est d'avec les Eaux Libres du Sud-Est exista seulement en 1973 et 1974. La cuvette sud retrouva ensuite un état normal, sauf pour les variations saisonnières du niveau d'eau qui se sont accentuées.

La crue de 1975 (36.6×10^9 m^3) fut normale. Dans la cuvette sud les variations du niveau d'eau furent proches de celles de Tchad Normal mais avec un léger accroissement du niveau d'étiage. A l'est, autour des eaux libres, de nombreux ambatchs disparurent à cause de l'élévation du niveau d'eau. Par contre, les ambatchs de la Grande Barrière persistant avec d'abondants macrophytes, formèrent un écran végétal si dense qu'il empêcha l'écoulement de l'eau dans la cuvette nord . Tout se passa comme si le seuil de communication entre les deux cuvettes s'était élevé puisque, en 1971-1972, pour le même niveau de la cuvette sud, la pénétration de l'eau dans la cuvette nord était normale. Ainsi, malgré une crue du Chari plus forte, la cuvette nord demeura dans la même situation que l'année précédente. Dans les zones d'eau temporaire, la végétation devint chaque année de plus en plus épaisse.

La crue du Chari de 1976 fut encore faible (28.7×10^9 m^3). Cependant la cuvette sud fut peu affectée et le niveau d'eau moyen ne baissa que de 10-20 cm par rapport au niveau de l'année précédente.

La phase de Petit Tchad se poursuit actuellement. D'après Chouret (comm. pers.), l'assèchement du lac s'est accentué du fait que les trois dernières crues du Chari ont été particulièrement faibles (cf § 1.2.1 et fig. 1-6). L'apport annuel au lac en 1984/85, estimé à 6.6 km^3, est le plus déficitaire jamais enregistré. La station de Bol est restée à sec durant toute l'année 1984. Le lac serait maintenant réduit à 2000 km^2 environ, soit à peu près la seule poche d'eau libre en face du delta du Chari (cf fig. 1-26).

1.3.1.3 - Nature du fond

Le lac Tchad est très instable dans le temps mais également très hétérogène dans l'espace. C'est le cas pour la nature du fond qui varie beaucoup d'une zone à l'autre. La vase , l'argile, le sable et le pseudo-sable sont les principaux types de sédiments (Dupont 1967, 1970).

- la vase est un matériau très aqueux (teneur en eau = 250 à 500% du poids sec) astructuré, de couleur gris-noir, parfois en gros flocons brunâtres. La partie minérale représente en moyenne 80% du poids sec. La fraction organique (végétaux supérieurs) est relativement élevée et lorsqu'elle atteint 30% il s'agit de tourbe. La vase est présente dans

les zones d'îlots-bancs et d'archipels. Elle atteint 30 à 80 cm dans les zones de végétation et disparaît dans les endroits balayés par les courants. La vase floconneuse est localisée dans les régions à forte salure.

- l'argile a une consistance très variable (molle ou granulaire). La fraction organique ne dépasse pas 5% du poids sec. Elle n'est bien représentée que dans les zones d'eau libre pauvres en végétaux supérieurs. D'après Dupont, l'argile molle située dans les zones les plus profondes constituerait le matériau originel dont la structuration dans les zones moins profondes résulterait des macrophytes et de l'assèchement.
- les sables ont une origine éolienne (erg noyé) ou fluviatile. Ils sont plus abondants que ne le montre la carte des fonds car ils constituent le pourtour noyé des îles et la plupart des hauts-fonds du lac sur lesquels reposent les îlots-bancs.
- les pseudo-sables constitués de petits granules argileux, lisses et brillants (0,2 mm), ressemblent à du marc de café. Ils sont localisés dans les eaux libres de la cuvette sud, parfois recouverts d'argile molle. L'alternance argile/pseudo-sable indique une discontinuité des dépôts. Bien qu'ils ne se rencontrent que dans les régions adjacentes du Delta du Chari, il s'agit d'un matériau autochtone du milieu lacustre.
- Matériaux à faciès calcaire. Les sédiments situés en bordure des côtes septentrionales et orientales de la cuvette nord peuvent contenir jusqu'à 10% de carbonates. La surface de nombreux granules d'argile présente un encroûtement de calcite. (Carmouze, 1976).

Carmouze (1976) a dressé la carte de ces sédiments de surface (fig. 1-27). Généralement les dépôts ont un faciès argileux dans les zones d'eau libre, un faciès vaseux dans les zones d'îlots-bancs et un faciès argilo-vaseux dans les archipels.

1.3.2 - PHYSICO - CHIMIE DES EAUX

1.3.2.1 - Les vents et la circulation des eaux

Du fait de la faible profondeur des eaux, la turbulence créée par les vents affecte généralement toute la couche d'eau. Cette action est très inégale suivant les régions, elle est plus élevée dans les eaux libres où l'étendue d'eau sur laquelle agit le vent (fetch) peut atteindre 50 km alors que dans l'archipel le fetch est limité à 2-5 km. En période de Petit Tchad, ce rayon d'action est réduit par le développement de la végétation.

Le vent souffle en général le matin de 6 à 12h. En période de Tchad Normal, ce cycle de 24 heures provoquait dans l'Archipel des seiches quotidiennes de 10 cm d'amplitude ; la végétation empêcha cette action en période de Petit Tchad (fig. 1-28).

Le vent provient du nord-est d'octobre à avril (harmattan) et du sud-ouest de mai à septembre (mousson). Cette orientation saisonnière influence la circulation générale des eaux du Chari qui pénètrent dans le lac. Les grands mouvements d'eau ont été établis par Carmouze en période de Tchad Normal et sont schématisés sur la figure 1-29.

En juin, à la fin de l'étiage, les vents de mousson favorisent un déplacement général des eaux du sud vers le nord. Ainsi les eaux des Ilots Bancs du Sud refoulent les eaux des Eaux-Libres du Sud, lesquelles chassent les eaux de la Grande-Barrière en direction des Ilots-Bancs du Nord-Est. Ce déversement d'eau dans la cuvette nord, d'importance modeste, est prolongé fin juillet par la poussée des premières eaux de crue du Chari, qui refoulent brutalement dans cette même direction les eaux des Eaux-Libres du Sud et de la Grande-Barrière, sans s'étaler dans les régions périphériques de la cuvette sud. Ce mouvement se prolonge jusqu'au début d'octobre, entraînant le déplacement des eaux résiduelles des Ilots-Bancs du Nord-Est et de l'Archipel du Nord plus vers le nord. A ce moment, la mousson qui favorise l'écoulement des eaux dans la partie nord-est de la Grande-Barrière, est remplacée par l'harmattan qui, au contraire, provoque un déplacement de la zone de déversement des eaux vers le sud de la Grande-Barrière. Les eaux de maximum de crue du Chari pénètrent alors directement dans les Eaux-Libres du Nord en octobre, novembre et décembre. Elles longent, au début, la côte nigériane puis elles amorcent un mouvement circulaire dans les Eaux-Libres du Nord, en refoulant une partie des eaux résiduelles vers l'Archipel Nord-Est. Au sein de la cuvette sud, elles envahissent progressivement les Eaux-Libres du Sud et, à un degré moindre, les Ilots-Bancs du Sud et l'Archipel du Sud-Est.

Dès la fin janvier, on ne constate plus de déversement d'eau dans la cuvette nord. Dans les Eaux-Libres du Nord, au mouvement incurvé

pris par les eaux de crue en novembre et décembre, fait suite un refoulement des eaux situées au nord de la Grande-Barrière vers la côte occidentale. Les faibles apports du Chari de février à mars s'étalent alors dans les Eaux-Libres du Sud-Est, provoquant un déplacement général d'eau vers la périphérie de la cuvette. Enfin d'avril à juin, il n'y a plus de déplacement notable.

1.3.2.2 - La transparence

Les résultats des mesures au disque de Secchi ont été utilisés par Lemoalle (1979) pour caractériser la distribution spatio-temporelle des transparences des eaux du Lac. Cet auteur distingue trois milieux (Eaux-Libres de la cuvette sud, l'Archipel Sud-Est à Bol et la cuvette nord) et deux types de variations (saisonnières et à long terme).

Dans les Eaux-Libres de la cuvette sud (fig. 1-30ABC), l'évolution saisonnière est bien marquée, avec un maximum de la transparence vers décembre-janvier et un minimum à l'étiage en juin-juillet. Ces variations sont du même type en période de Tchad Normal et de Petit Tchad. A long terme on constate une diminution de la transparence avec la baisse du niveau ; le minimum correspond aux plus bas niveaux d'eau observés en 1973.

En Tchad Normal, dans l'Archipel Sud-Est on observe un minimum de transparence dans la région des Ilots-Bancs et une augmentation vers les fonds de bras. A Bol (fig. 1-30D), deux types d'évolution se manifestent successivement :
- une diminution de la transparence au cours de la baisse progressive du niveau
- une augmentation de la transparence à partir de 1973, en phase de Petit Tchad avec macrophytes, caractérisée par une grande amplitude des variations saisonnières.

Dans la cuvette nord, à Kindjeria (fig. 1-30E), la diminution de transparence est un phénomène constant de 1967 à 1975, le minimum étant atteint juste avant l'assèchement.

La transparence est liée au niveau du lac, de façon différente en période de récession du Tchad Normal et en période de Petit Tchad.
Au cours de la phase de régression de Tchad Normal, la turbidité de l'eau est due essentiellement aux particules argileuses et au phytoplancton. Dans l'ensemble du lac, les particules sont mises en suspension à partir du sédiment par l'action des vagues au niveau du fond. L'action des vagues dépend du fetch, de la profondeur et de la densité du sédiment. La plus grande sensibilité de la transparence à la baisse de niveau, observée à Bol, est expliquée par la fluidité des sédiments de l'archipel.

Au cours de la période de Petit Tchad, les végétaux supérieurs exercent une filtration des masses d'eau et un amortissement de la turbulence. A niveau égal, la transparence est plus élevée qu'en Tchad Normal. Les macrophytes, en limitant le fetch, et donc la remise en suspension des particules minérales, permettent au phytoplancton de prendre une part relativement plus importante dans l'atténuation de la lumière.

1.3.2.3 - La température

La température de l'eau du lac fut étudiée essentiellement à Bol par Roche (1973) et Lemoalle (1976). Il s'agit de relevés, matin et soir, de la température de l'eau de surface.

Comme tous les lacs plats, le lac Tchad a une faible inertie thermique, aussi la température de l'eau est-elle étroitement liée aux variations de la température de l'air. Elle suit, avec un certain retard, les variations de la radiation totale (fig. 1-31a) et dépend donc globalement de la position géographique du lac. Cependant, elle dépend, à plus court terme, des différents facteurs climatiques secondaires qui sont assez bien intégrés par les oscillations en latitude du Front Inter Tropical (FIT ; fig. 1-31b). Lorsque celui-ci descend vers le sud en septembre-octobre, la température baisse rapidement de 27-29°C à 19-21°C et lorsqu'il remonte vers le nord en avril-mai, il arrête le réchauffement de l'eau qui commence en février. La température augmente de 18-20°C à 29-31°C.

Les écarts de température quotidiens sont de 2°C en moyenne mais ils ont atteint le maximum de 4.6°C en 1973 à cause de la réduction de la couche d'eau.

Des profils thermiques en relation avec la profondeur furent établis à différentes heures de la journée. La comparaison des périodes de Tchad Normal et de Petit Tchad révèle qu'un cycle annuel de stratification, absent en 1969, apparaît à Bol en 1975. En 1969, le cas le plus fréquent était l'établissement d'un gradient thermique en début d'après-midi entre la surface et le fond et qui disparaissait à la fin de la journée. Le lac pouvait alors être classé dans le type polymictique tropical. En 1975 des mesures furent effectuées dans une grande mare d'eau libre devant Bol (fig. 1-32). Au début du réchauffement de l'eau en février-mars une stratification thermique stable commença à se développer et demeura jusqu'au début de la crue en septembre malgré l'abaissement du niveau d'eau. Pendant la crue, il y eut homothermie puis la stratification apparut à nouveau en février 1976. Entourées de végétation qui les protège des vents, ces collections d'eau de l'Archipel ne subissant pas de turbulence, étaient de type monomictique chaud. Par contre, les Eaux Libres conservèrent leur caractère polymictique.

1.3.2.4 - L'oxygène dissous

Les concentrations en oxygène dissous furent étudiées par Lemoalle (1979), principalement dans l'Archipel Sud-Est (Bol) de 1968 à 1975, et dans la cuvette nord en 1974 et 1975. C'est à Bol que les études les plus fines ont été menées en même temps que celles relatives à la température.

- **Bol 1968-1969** : La répartition verticale des concentrations d'oxygène était homogène en début de journée, avec des taux de saturation compris entre 80 et 100% à 7h. Au cours de la journée, le pourcentage de saturation augmentait en surface et sur une épaisseur plus ou moins importante. En saison chaude, il apparaissait une stratification diurne qui ne se produisait plus d'octobre à décembre (fig. 1-33).

Cette stratification temporaire pouvait résulter de plusieurs phénomènes : le réchauffement de l'eau de surface qui accroissait le pourcentage de saturation sans changement de la concentration ; l'activité photosynthétique du phytoplancton fournissant de l'oxygène suivant les profils classiques de production ; la respiration des organismes entraînant une diminution d'oxygène, notamment dans les couches d'eau inférieures. La stratification s'établissait en fin de journée, période de turbulence minimale.

- **Bol en 1975.** Après l'abaissement du niveau d'eau en 1973, subsista à Bol une mare entourée de macrophytes à travers lesquels l'eau circulait notamment pendant les crues. A cette période de Petit Tchad, l'homogénéité verticale des concentrations en début de journée n'était observée qu'en saison fraîche (octobre à décembre 1974 et 1975) et les taux de saturation d'oxygène étaient proches de 0% (fig. 1-33). En cours de journée, la couche supérieure pouvait atteindre 12% de saturation. L'eau circulait à travers les macrophytes qui filtraient le phytoplancton producteur d'oxygène tout en libérant des matières réductrices.

Pendant la saison chaude, la circulation des eaux diminuait et l'échauffement de l'eau créait une stratification stable. Au cours de la journée, le taux de saturation d'oxygène variait de 5 à 60% dans l'épilimnion tandis que l'hypolimnion restait anoxique. Des évènements occasionnels (tornades) pouvaient détruire temporairement cette stratification qui se reformait rapidement.

Les petites zones d'eau libre de l'Archipel Sud-Est étaient plus sensibles à la circulation de l'eau que les grandes qui avaient un type lacustre plus accusé : la mare de Bol était plus une zone de transition que celle de Bérim (fig. 1-34).

- **Bérim en 1975** (fig. 1-33). D'octobre à décembre 1974 la circulation importante des eaux et leur refroidissement saisonnier ont contribué à l'homogénéité verticale des saturations en début de journée. En surface la saturation variait de 0 à 10% et les eaux profondes demeuraient anoxiques. Une stratification stable avec un épilimnion de 2 à 3 m apparut en février 1975. En avril, la saturation atteignait 80% en fin d'après-midi. Les orages pouvaient détruire momentanément cette stabilité.

Les mesures de température ont montré la déstratification du milieu d'octobre à décembre, avant la reprise du cycle début 1976. Les variations saisonnières sont donc du même type qu'à Bol avec une oxygénation plus importante et un hypolimnion plus profond.

- **Les conditions d'oxygénation dans l'Archipel Sud-Est.** En période de Tchad Normal, la station de Bol située au milieu d'un bras d'eau libre était bien représentative de l'ensemble de l'Archipel Sud-Est. Par contre, en période de Petit Tchad, on doit distinguer trois milieux différents pour les conditions d'oxygénation (fig. 1-35).
- les eaux libres, stratifiées en saison chaude en fonction de leur surface et de leur profondeur
- les zones de végétation émergée. Elles couvraient une surface beaucoup plus importante (1974-1976) et étaient le siège d'une décomposition importante. Elles étaient très appauvries en oxygène, sauf parfois en surface (5 à 10%) par apport latéral des eaux libres superficielles ou par photosynthèse du périphyton.
- les zones de bordure des rives (1 à 5 m de large), peu profondes (5 à 30 cm) et dépourvues de végétation. Des mousses et des algues benthiques tapissaient le fond et produisaient des sursaturations d'oxygène au cours de la journée. La nuit, le fort rapport surface/volume favorisait une oxygénation légère. Ces milieux de bordure abritaient notamment les jeunes tilapias.

La phase de Petit Tchad dans l'Archipel Sud-Est correspond à un déficit général en oxygène par rapport au Tchad Normal avec d'importantes répercussions sur les peuplements de poissons (cf chap. 4).

1.3.2.5 - Salinité et régulation chimique des eaux

Les eaux du Chari qui sont la principale source de sels dissous ont une faible salure (40 à 50 mg/l). Dans le lac, la salinité croît en relation avec la distance au delta.

A/ **Salinité en période de Tchad Normal** (fig. 1-36)

La salinité des eaux libres de la cuvette sud (60 à 120 mg/l) est 1,2 à 2 fois plus élevée que celle de l'eau du Chari ; dans l'Archipel Sud-Est, l'eau est 2 à 3 fois plus salée (100 à 150 mg/l). Dans les bras isolés, la salinité atteint 300 à 400 mg/l. L'eau de la cuvette nord était en moyenne 4 fois plus salée que celle de la cuvette sud. En eau libre la salinité variait de 250 à 400 mg/l et de 400 à 800 mg/l dans les archipels. Cette augmentation de salinité de l'eau était accompagnée d'une tendance bicarbonatée sodique avec l'éloignement du delta. Cela résultait d'une sédimentation chimique qui affectait principalement SiO_4H_4, Ca et Mg.

	Anions		Cations			
	SiO_4H_4	HCO_3	Na	Ca	Mg	K
Cuvette Nord	8.9%	91.1%	35.8%	29.5%	24.3%	10.4%
Eau du Chari	24.3%	75.6%	29.9%	35.0%	25.6%	9.4%

(Pour chaque ligne, les % sont calculés sur l'ensemble des anions d'une part et sur l'ensemble les cations d'autre part)

Les variations saisonnières sont importantes dans les régions qui reçoivent directement les eaux du Chari, en particulier les eaux libres des deux cuvettes. Par contre, les variations sont faibles dans les zones d'archipel.

B/ **Salinité en période de Petit Tchad**

Les modifications qui apparaissent alors dépendent de la variation du niveau d'eau et du développement de la végétation.

La région des eaux libres de la cuvette sud fut la moins affectée par la diminution du volume du lac. La salinité moyenne demeura près de 50 à 70 mg/l.

A Bol, dans l'Archipel Sud-Est, la salinité a atteint 500 mg/l au cours de 1973, pendant son isolement. Cette région retrouva ensuite des salinités de Tchad Normal lorsqu'elle fut à nouveau rattachée aux eaux libres.

La salinité de la cuvette nord peut atteindre plusieurs grammes par litre en phase d'assèchement (Na et HCO_3/CO_3 dominant) puis tomber à 500 mg/l en période d'alimentation normale.

En résumé, vis-à-vis des variations saisonnières, la cuvette nord est chimiquement plus stable que la cuvette sud. Par contre, c'est l'inverse en ce qui concerne les variations annuelles du fait des possibilités d'assèchement partiel ou total dans le nord du lac.

C/ **Régulation saline**

Malgré son endoréïsme et sa situation climatique, le lac Tchad ne

présente pas de salinité élevée. Ceci résulte de trois raisons principales :
- la basse salinité des eaux fluviales (60 mg/l ; c'est-à-dire la moitié de la salinité moyenne des eaux continentales).
- la régulation "climato-hydrogéologique" qui fournit un facteur de concentration de 10.8 environ, pas très élevé pour un lac endoréïque en zone sub-aride car les infiltrations sont importantes. Pour la cuvette sud (zone de transit) le facteur de concentration est seulement de 2.60 contre 8.45 pour le nord.
- la régulation biogéochimique, caractérisée par la précipitation et la sédimentation de SiO_4H_4, Ca, HCO_3/CO_3 et à un degré moindre de K. La sédimentation géochimique est due à des néoformations de smectites et à la précipitation de calcite. Les néoformations de smectites sont favorisées par une concentration relativement élevée de SiO_4H_4 dans le Chari. Là où il y a précipitation de calcite, la salinité de l'eau n'est pas très élevée car les anions présents sont seulement CO_3H et CO_3. La contribution des mollusques et des macrophytes à la sédimentation biochimique est certainement importante car les biomasses et les productions de ces deux groupes sont substantielles. La valeur climato-géographique est ainsi réduite de 45% .

La salinité est relativement stable malgré l'instabilité élevée du lac résultant du coefficient de renouvellement élevé et les sels dissous. Cela est dû principalement à l'existence de dépôts de sel marginaux formés lorsque le lac descend et qui sont partiellement dissous lorsque le lac monte. Ce phénomène produit dans le premier cas une sortie supplémentaire de sels, dans le second cas une entrée supplémentaire de telle façon que les stocks de sels dissous varient approximativement dans la même proportion que le volume. Cela est favorisé par la morphologie lacustre qui est plate et marquée par un système dunaire. Ainsi, lorsque le lac rétrécit, de nombreuses mares sont isolées et s'assèchent rapidement. Le taux de sédimentation biochimique augmente aussi quand le niveau du lac s'abaisse parce que les biomasses de mollusques et de macrophytes augmentent (cela est vrai seulement lorsque la diminution n'est pas très forte). Le phénomène inverse intervient quand le niveau du lac s'élève.

1.3.3 - LES MACROPHYTES AQUATIQUES

La végétation phanérogamique du lac a été étudiée par Léonard (1969, 1974) en décembre 1964 et janvier-février 1968. La composition spécifique et la situation des peuplements ont été déterminées. Chouret et Lemoalle (1974), Fotius (1974) Fotius et Lemoalle (1976) ont fait quelques observations sur la végétation aquatique du Petit Tchad.

La présence, la composition et la densité des peuplements végétaux sont influencées par quatre facteurs écologiques principaux :
- les variations du niveau d'eau qui déterminent un assèchement partiel ou total pendant la période de baisse du lac, une hauteur et une durée de submersion pendant la période des hautes eaux.
- la nature et la pente du substrat.
- l'action des vagues (exposition au vent et force de celui-ci) qui détermine la présence ou l'absence de certaines espèces flottantes très sensibles à la turbulence de l'eau.
- la composition physico-chimique de l'eau progressivement chargée en sel lorsqu'on s'éloigne du delta.

En période de Tchad Normal jusqu'à la fin 1972, la végétation aquatique pouvait être considérée comme bien développée en comparaison de celle des lacs peu profonds européens ou africains. Cependant la couverture végétale était limitée à la zone deltaïque, aux rives des îles des archipels et aux îles flottantes qui s'en détachent, et enfin aux zones peu profondes.

En période de Petit Tchad, la couverture végétale s'étend approximativement sur 50% de la cuvette du lac normal. L'assèchement de vastes étendues au-dessous de la ligne de rivage antéricure a donné naissance au développement d'une végétation aquatique considérable, relativement pauvre en espèces.

Outre la production primaire qui n'a pas été étudiée, les macrophytes aquatiques jouent un rôle important dans l'écosystème en hébergeant une faune d'invertébrés particulière. Nous présenterons les caractéristiques de cette faune associée à différentes formations végétales.

1.3.3.1 - **Période de Tchad Normal**

La végétation du lac peut être classée en fonction de la composition des peuplements et des zones sur lesquelles elle se développe. On pouvait ainsi distinguer plusieurs types de formations végétales :
- les prairies aquatiques, présentes essentiellement dans les zones deltaïques. Dans le delta du Chari notamment elles couvraient une zone triangulaire dont la base avait 15-20 km. L'eau coulait dans les chenaux pendant l'étiage et filtrait dans toute la végétation pendant la

crue. Vossia cuspidata qu'on trouve de un jusqu'à trois mètres de profondeur, était l'espèce la plus largement répandue. Sur les berges du lac, elle était remplacée par Cyperus papyrus ou Phragmites australis.

- les îlots-bancs sont des îles végétales établies sur des hauts-fonds. On y trouve Cyperus papyrus et Phragmites associées à d'autres espèces moins abondantes. Les îlots-bancs sont caractérisés par une mate de rhizomes et de racines de 1 à 2 m d'épaisseur sous la surface ; ils peuvent atteindre plusieurs centaines de mètres de long. Ces formations végétales occupaient toute la partie est du lac et étaient abondantes au niveau de la Grande Barrière. Elles formaient aussi une large bande de plusieurs kilomètres entre les eaux libres et l'Archipel (fig. 1-21). Le nombre d'espèces composant les îlots-bancs diminuait dans la cuvette nord ; Vossia cuspidata et Cyperus papyrus disparaissaient vers la côte nord.

- les îles flottantes ou "kirtas" sont des fragments d'îlots-bancs ou de la bordure végétale des îles, détachés par les vents. Le plus souvent, il s'agit d'un ensemble de Cyperus papyrus, plus rarement de Phragmites ou de Vossia, dont la taille varie de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres de long. Les kirtas circulent beaucoup pendant la saison des pluies sous l'influence des tornades et pendant les deux périodes d'inversion des vents. Elles causent alors des difficultés pour la navigation. Nos filets de pêche ont été plusieurs fois emportés par ces immenses radeaux. Ces îles flottantes ont disparu assez rapidement lorsque le niveau moyen du lac passa au-dessous de 282 m.

- La végétation des berges dans l'Archipel. Un cordon végétal de plusieurs mètres de large et de 3 à 4 m de haut existait autour de toutes les îles de l'Archipel. Cyperus papyrus, Vossia cuspidata et surtout Phragmites australis étaient les espèces les plus grandes et les plus abondantes. A leur base on trouvait des plantes flottantes telles que Lemna, Spirodela, Ceratophyllum et Pistia. Dans la cuvette nord, Cyperus papyrus était remplacé par Typha australis. A l'intérieur de ce cordon marginal, la périphérie de l'île est colonisée par Pycreus mundtii sur 2 à 3 mètres de large, puis par une ceinture de Cynodon dactylon. On atteint alors la zone des palmiers "doum" (Hyphaene thebaïca) qui marque la base de la pente des dunes occupées par une végétation de type sahélien (Balanites, Accacia, Calotropis) (fig. 1-37).

- les herbiers aquatiques sont très étendus dans les zones peu profondes et marécageuses situées à l'est du delta du Chari. Les larges chenaux sont envahis par Potamogeton schweinfurthii, Vallisneria et Ceratophyllum alternant avec des îlots de végétation émergée (Vossia, Phragmites). On retrouve ces herbiers immergés au sud du lac près de

l'embouchure de l'El Beïd, dans les fonds de bras des Archipel Sud-Est et Nord-Est ainsi que dans les chenaux d'eau libre de la végétation de bordure de la zone nord-est.

1.3.3.2 - Période de Petit Tchad

La description de la végétation devient plus complexe qu'en période de Tchad Normal du fait de la partition lacustre en deux bassins qui évoluent de façon indépendante et parce que le Petit Tchad est un état beaucoup plus instable que celui de Tchad Normal. Nous distinguerons deux phases :

- la phase d'assèchement de 1972 jusqu'à 1975 pour la cuvette nord et jusqu'à 1974 pour la cuvette sud. Le nord s'assécha complètement. Au sud les eaux libres furent réduites à 1500 km^2 et à quelques mares résiduelles dans l'Archipel Sud-Est.
- la période de Petit Tchad à partir de la fin 1974. La cuvette sud retrouva son niveau de 1972 tandis que le nord demeura asséché ou très partiellement inondé par les infiltrations de la cuvette sud.

A/ La cuvette sud

En mars 1974, Fotius (1974) effectua quelques transects de l'eau libre vers la terre dans plusieurs points de la cuvette. A partir de ses observations on peut définir les caractéristiques principales de la première phase :

- le développement massif d'Aeschynomene elaphroxylon (ambatch), espèce sporadique en période de Tchad Normal. Des forêts d'ambatchs se développèrent sur les sédiments asséchés en 1973 et envahirent les zones en voie d'assèchement.
- l'extension des prairies de Vossia cuspidata. Cette espèce, auparavant essentiellement limitée à la zone deltaïque, fut observée dans presque tous les prélèvements de la cuvette sud.
- la diminution de Phragmites australis
- le développement limité des Typha australis observés en plusieurs points de l'Archipel mais jamais sur de très grandes étendues.
- le développement sur les terrains asséchés d'espèces antérieurement moins abondantes : Cassia occidentalis, Cyperus maculatus, Sesbania sesban, Phyla nodiflora et, en particulier, Calotropis procera.

La phase suivante commença fin 1974 avec le remplissage de la cuvette sud jusqu'au niveau de 1972. La remise en eau des zones exondées depuis un ou deux ans provoqua des modifications de la végétation qui ressortent des observations effectuées par Fotius et Lemoalle (1976) :

- disparition quasi complète d'Ipomea aquatica, Aeschynomene afraspera,

A. pfundii, Lemna perpusilla, Diplachne fusca, Sesbania sesban var. nubica, Ludwigia ascendens subsp. diffusa, Sacciolepis africana.
- la régression importante des zones occupées par Cyperus articulatus, C. papyrus, Typha australis, Polygonum senegalense.
- la stabilisation des Aeschynomene elaphroxylon
- le développement massif de Pistia stratiotes, Cyperus rudicaulis, Nymphea lotus et l'accroissement des surfaces couvertes par Vossia cuspidata, Laersia hexandra et Ludwigia leptocarpa.

Deux espèces dominent le couvert végétal : Vossia cuspidata et Aeschynomene elaphroxylon.

B/ **La Cuvette Nord**

Les observations furent limitées du fait des difficultés de pénétration dans cette partie du lac, notamment à partir de 1975. La rapidité du retrait des eaux empêcha le développement de la végétation et les formations végétales qui existaient en période de Tchad Normal disparurent. Fotius (1974) nota la pression inhibitrice du broutage sur le développement de la végétation.

Dans la période qui suivit 1975, les ambatchs progressèrent vers le nord à partir de la Grande Barrière et apparurent en plusieurs points de la partie est du bassin près des groupes de Typha australis.

1.3.3.3 - Faune associée à la végétation aquatique

La végétation immergée ou semi-immergée du lac Tchad comprend des macrophytes aux formes variées qui ne constituent pas le même abri potentiel pour les invertébrés (fig. 1-39). Dejoux (1983) a étudié 5 habitats végétaux : les Potamogeton, les Ceratophyllum, les Vallisneria et les Cyperus papyrus (tiges et racines distinctes) en notant pour chacun d'eux l'abondance de 117 groupes d'invertébrés recensés dans le lac Tchad. La végétation totalement immergée (Potamogeton, Ceratophyllum, Vallisneria) était plus fournie en invertébrés que la végétation semi-immergée (Cyperus papyrus), notamment pour les Chironomides. Les Vallisneria avaient la richesse spécifique la plus élevée et les Papyrus la plus faible. Les Ceratophyllum présentaient une grande homogénéité faunistique mais une richesse spécifique moindre par rapport aux Potamogeton. Ces derniers constituaient un milieu plus ouvert et leur connexion plus importante avec le fond permettait des échanges avec la faune benthique. Les Ephémères et les Trichoptères étaient présents dans tous les faciès végétaux. Les autres insectes, les Mollusques et les Crustacés étaient essentiellement présents dans les herbiers à Potamogeton et à Ceratophyllum.

Ces formations végétales aquatiques étaient particulièrement

importantes pour les poissons. Certains résidaient à l'intérieur de l'herbier, d'autres circulaient dans les espaces d'eau libre. Suivant les espèces, les herbiers constituaient un abri, une source de nourriture, un lieu de reproduction ou plusieurs de ces fonctions à la fois.

Les herbiers présentaient des variations spatiales à plus ou moins grande échelle. Ainsi, deux herbiers appartenant au même faciès, éloignés d'une centaine de mètres, présentaient plus d'affinités que des herbiers adjacents de faciès différent. A l'échelle du lac, la comparaison d'herbiers de même faciès dans l'Archipel Sud-Est et dans le Delta montra, pour les Chironomes, une faune plus riche dans l'Archipel (49 espèces) que dans le Delta (29 espèces).

Certains groupes d'invertébrés présentaient des variations saisonnières d'abondance. Ainsi certains Mollusques présentaient une densité maximale pendant les hautes eaux de septembre à novembre, période qui correspondait aussi au maximum de végétation fournissant une alimentation et un couvert abondants.

Dans le Delta du Chari, Oligochètes et Chironomides étaient de loin les groupes les plus abondants suivis par les Ephémères (Baetidae), les Hémiptères (surtout Micronecta) et les Trichoptères. Oligochètes et Trichoptères montraient deux maxima (janvier-février et juin-juillet). Micronecta et les Baetidae montraient un seul maximum pendant la période de hautes eaux correspondant en partie à la saison des pluies. - L'abondance particulière des insectes pendant cette période est un phénomène général en zone soudano-sahélienne. Plusieurs insectes aquatiques trouvent en saison des pluies des conditions climatiques meilleures pour leur dispersion . Les variations saisonnières des Chironomides avaient un profil différent comprenant plusieurs pics sur toute l'année.

Les herbiers constituent un habitat original dont l'étendue varie en fonction du niveau du lac. Très étendus dans certaines régions pendant les périodes de niveau bas ou moyen, ils sont réduits en période de Grand Tchad.

1.3.3.4 - **Conclusions**

En période de Tchad Normal la végétation aquatique couvrait 2400 km^2 soit 12% de la surface lacustre (Carmouze et al., 1972) et se répartissait en 5 types principaux de formations végétales que nous venons de décrire. On peut retenir les caractéristiques suivantes :

- l'abondance des Vossia cuspidata dans tout le Delta
- l'abondance des Cyperus papyrus dans la cuvette sud et la Grande Barrière et leur disparition progressive dans la cuvette nord.
- la rareté des Typha australis dans la cuvette sud et leur relative

abondance dans le nord.
- l'abondance des Potamogeton schweinfurthii dans les herbiers immergés à l'est du Delta.
- enfin, la présence sporadique mais significative de Cyperus laevigatus dans l'extrême nord. Cette espèce est caractéristique des bords des mares salées.

De la cuvette sud vers la cuvette nord il y avait disparition progressive de plusieurs espèces aquatiques. L'appauvrissement de la flore était directement lié à l'accroissement de la salure de l'eau. Un transect centripète des îlots-bancs montrait bien les variations de composition de cette formation végétale du Delta vers le nord du lac :
- au sud : Vossia cuspidata, Cyperus papyrus, Phragmites australis
- vers le centre : Cyperus papyrus, Phragmites australis, Typha australis
- au nord : Phragmites australis, Typha australis.

Avec l'instauration du Petit Tchad, on remarqua d'abord un appauvrissement très marqué de la végétation de la cuvette nord alors que la cuvette sud était envahie par Aeschynomene elaphroxylon associé à Vossia cuspidata et Ipomea aquatica qui se développèrent pendant les basses eaux. Dans un deuxième temps il y eut développement des ambatchs dans la cuvette nord et, dans une moindre mesure des Typha australis. Dans la cuvette sud des transformations importantes résultèrent de la ré-inondation. Dans les zones les plus profondes (>1m), les forêts d'ambatchs avaient leur base noyée ; dans beaucoup d'endroits elles étaient couchées par le vent et seulement quelques branches continuaient à se développer en rejets. Leurs populations apparaissaient stables. Il est vraisemblable que Vossia cuspidata et Cyperus papyrus devinrent dominants dans le sud puisque, dans plusieurs endroits, l'installation et le développement de ces deux espèces furent observés dans des chenaux qui furent tracés dans les forêts d'ambatchs. Les zones d'eau libre qui apparaissaient à l'intérieur de ces formations étaient souvent colonisées par Pistia.

En mai 1976 (fig. 1-38), la surface de la cuvette sud occupée par les macrophytes fut estimée à 3270 km^2 pour une zone totale inondée de 5960 km^2 (Lemoalle, 1978). A ce moment, l'extension de la végétation dans le nord était du même ordre de grandeur que dans le sud soit un total de 6000 à 7000 km^2.

Nous rappellerons ici les effets physico-chimiques de cette invasion massive du lac Tchad par les macrophytes :
- l'amortissement des variations quotidiennes du niveau d'eau dû à la diminution du fetch, donc une stabilité plus grande de la couche d'eau.
- l'abaissement du pH et de l'oxygène dissous avec une augmentation de la tension du CO_2.

- effets sur les concentrations des ions : assimilation en période de croissance et remise en solution lors des périodes de submersion.

D'un point de vue ichtyologique, les macrophytes constituent un habitat particulier en transformant les potentialités des ressources lacustres à la fois par le micro-climat qu'elles créent (cf ci-dessus) et par les ressources trophiques qu'elles représentent ou qu'elles hébergent (insectes aquatiques et aériens). En période de Petit Tchad, les caractéristiques de ce milieu rappellent celles d'une mare résiduelle du système fluvial qui ne connaitraît pas ou peu les contraintes de la réduction de l'espace pendant la saison sèche.

1.3.4 - LE PHYTOPLANCTON

1.3.4.1 - Composition qualitative

Compère (1983)* signale 1042 taxons dans le lac Tchad. Le sud-est a la flore la plus variée avec 787 taxons contre 628 pour le nord. Les Desmidiées et les Diatomées sont qualitativement les espèces dominantes; les Cyanophycées, représentées par quelques taxons jouent un rôle quantitatif important. C'est une flore de type tropical africain, intermédiaire entre celle du Sahara-Sahel et celle des régions soudano-guinéennes de l'Afrique de l'Ouest. Le caractère tropical africain est plus grand près du Chari et dans la partie sud-est du lac ; la flore de la partie nord-est du lac tend à se rapprocher des flores sahéliennes et sahariennes.

1.3.4.2 - Biomasses

Iltis (1983)* considère le Tchad Normal comme un lac tropical riche en phytoplancton. La biomasse algale croît lorsque le lac tend vers le stade Petit Tchad, en particulier dans la cuvette nord qui prit les caractéristiques d'une mare eutrophe en 1974-1975 (1 à 2 mg/l en Tchad Normal ; 74 mg/l en Petit Tchad). Iltis estime la biomasse du phytoplancton à 40800 tonnes en période de Tchad Normal (18000 km^2) et à 244100 tonnes en période de Petit Tchad (11000 km^2). Il précise qu'il s'agit là uniquement du limnoplancton qui ne représente qu'une part du phytoplancton, notamment dans ce lac plat où, de par l'importance des végétaux immergés, le périphyton doit être abondant et cet auteur insiste sur la dynamique de l'importance relative des producteurs primaires (limnoplancton, macrophytes, périphyton).

Lemoalle (1979) effectua des mesures de concentration en chlorophylle a. Dans la cuvette sud, en Tchad Normal, les valeurs observées ont varié de 15 à 70 mg/m^3 en juin 1971 (période de basses eaux) et de 5 à 36 mg/m^3 en décembre 1970 (période de crue). En période de Petit Tchad, les concentrations demeurèrent très basses (10 mg/m^3) près du Delta pendant la crue, mais elles atteignirent 80 à 120 mg/m^3 en avril-mai-juin dans la partie des eaux libres la plus éloignée du Delta. Dans l'Archipel, les valeurs ont varié entre 2 et 235 mg/m^3 suivant les périodes et les stations. Dans la cuvette nord, les valeurs moyennes furent 141 mg/m^3 en avril 1974, 1658 en novembre 1974 et 204 en février 1975.

La classification de Vollenweider (1968) utilise les biomasses phytoplanctoniques maximales pour indiquer le niveau trophique des

*In : Compère et Iltis (1983)

lacs. D'après cette classification, les eaux libres de Tchad Normal étaient mésotrophiques, celles des archipels du nord et du sud-est étaient méso-eutrophes (Iltis, 1983)*. Les zones lacustres les plus éloignées du Chari, de l'El Beïd et de la Yobé étaient eutrophes à fortement eutrophes, là où les Cyanophycae représentaient au moins 90% du volume algal toute l'année. En période de Petit Tchad, l'Archipel Sud-Est était eutrophe tandis que les eaux de la cuvette nord étaient fortement eutrophes.

1.3.4.3 - Les communautés

A/ **Période de Tchad Normal**

Le plancton lacustre de Tchad Normal était principalement affecté par le régime hydrologique du Chari. Les Eaux Libres du Sud, du Sud-Est, la partie centrale de l'Archipel Sud-Est et la marge méridionale des Eaux Libres du Nord étaient soumises aux variations saisonnières les plus importantes.

En 1964-65, des comptages de cellules furent effectués sur des prélèvements mensuels du Delta vers l'Archipel Sud-Est (Gras et al., 1967 et fig. 1-40). La densité de phytoplancton était faible dans les zones d'herbiers à l'est du Delta du Chari. Ce dernier et la région pérideltaïque présentaient la variation saisonnière la plus marquée avec un maximum d'étiage (avril-juin) et un minimum à la crue (novembre-décembre). Dans la partie centrale de l'Archipel Sud-Est, la période des valeurs minimales -beaucoup plus élevées- se poursuivait de décembre à février. Une densité algale très élevée et constante toute l'année caractérisait la partie est de l'Archipel (stations 7,8,9), cependant la densité devenait de moitié inférieure dans le fond des anses (station 10).

Les Cyanophycae formaient toujours un pourcentage élevé du peuplement et dominaient largement dans les Eaux Libres du Sud-Est et l'Archipel (fig. 1-41). En septembre, la proportion de Diatomées égalait celle des Cyanophycae au Delta et dans la région pérideltaïque. Les chlorophycae devenaient les plus abondantes dans ces deux zones en période de crue (octobre à décembre) puis les Cyanophycae dominaient à nouveau jusqu'à la crue suivante (plus de 90%). Les variations saisonnières de composition des peuplements phytoplanctoniques n'apparaissaient que dans les régions pérideltaïques où elles alternaient avec six mois de stabilité.

Iltis (1983)* a défini les caractéristiques algales des 4 grandes régions écologiques du lac en période de Tchad Normal (tabl. 1-3). L'indice de diversité de Shannon était peu élevé dans les Eaux Libres de la Cuvette Sud soumise à des variations saisonnières considérables avec alternance d'une période instable d'août à février et d'une pé-

*In : Compère et Iltis (1983)

riode stable de juillet à janvier. Les valeurs maximales de diversité spécifique ont été observées dans la Cuvette Nord soumise à de faibles variations saisonnières.

On pouvait distinguer différents stades successifs du phytoplancton dans l'onde de crue qui se déplaçait du Delta vers le nord-ouest (cf. § 1321). Dans le premier stade, au niveau des Eaux Libres du Sud, les Diatomées étaient abondantes, la densité globale et la diversité spécifique faibles. Le second stade était caractérisé par la communauté des Eaux Libres du Nord présentant une densité du phytoplancton moyenne et une diversité maximale ; le pourcentage de Diatomées diminuait. Le troisième stade concernait le phytoplancton des ilôts-bancs au nord de la zone précédente, caractérisé par une densité croissante et une diversité décroissante ; les Diatomées avaient pratiquement disparu pour être remplacées par des Cryptophycae. Enfin, un quatrième stade pouvait être identifié dans la partie nord du lac, là où il y avait une communauté caractérisée par une densité maximale avec une faible diversité, composée principalement de Cyanophytes.

B/ **Période de Petit Tchad**

On peut distinguer deux étapes dans le développement des populations algales du Tchad Normal vers l'état Petit Tchad. La première correspond à l'abaissement du niveau, le lac conservant son unité. La seconde correspond au lac divisé en trois parties (Cuvette Nord, Archipel Sud-Est, Eaux Libres du Sud-Est).

- Le premier stade fut caractérisé par un accroissement de la biomasse phytoplanctonique avec une baisse de diversité spécifique. Les proportions des différents groupes algaux changèrent, principalement dans l'Archipel de la Cuvette Sud et dans les Eaux Libres du Nord.
- Au cours de la deuxième phase, il n'y a pas de corrélation entre les communautés algales des trois masses d'eau du Petit Tchad :

+ Dans les Eaux Libres de la Cuvette Sud, la communauté algale, composée principalement de Diatomées et de Cyanophycae en période de Tchad Normal, s'accrut de grands nombres d'Euglénoïdes pendant la saison chaude et de Chlorophycae et de Chrysophycae à partir de novembre 1974. Le plancton de cette région évolua vers un type rivière plus prononcé, caractérisé par une grande variété et l'existence de différences considérables entre les eaux de crue plus pauvres et les eaux d'étiage beaucoup plus riches.

+ Dans l'Archipel du Sud-Est les Euglénoïdes représentaient au moins la moitié de la biomasse des mares de Petit Tchad. Chlorophytes et Diatomées pouvaient atteindre localement un pourcentage important ; les Cyanophytes furent toujours en faible proportion. Suivant les mouvements de l'eau à travers cette région, les densités des populations furent très variables. L'enrichissement en biomasse par rapport à la

période de lac Normal résulta du développement des Euglénoïdes et fut interrompu par l'inondation de novembre 1974. Cette vague de crue fut rapidement colonisée par un phytoplancton dense en février 1975.
+ Cuvette Nord. Une très forte densité algale s'y développa en Petit Tchad. Les Diatomées furent particulièrement abondantes. La partition de la cuvette en deux zones écologiques différentes (archipel et eaux libres) qui existait en Tchad Normal, était encore présente en avril 1974. Avec la poursuite de la baisse du niveau, les populations algales devinrent uniformes dans les eaux résiduelles de fin 1974 et début 1975. L'évolution des populations algales fut du type de celle des mares natronées du Kanem. Lorsque la salure dépasse 2g/l il y a une relation inverse entre la diversité spécifique et les sels dissous.

En résumé, après la réduction du lac, la composition des communautés algales semble avoir peu changé dans les Eaux Libres de la Cuvette Sud. Dans l'Archipel Sud-Est, le changement majeur a été causé par les Euglénoïdes. La composition spécifique du Nord a été très différente à cause de l'abondance de Diatomées centriques et de la présence avant l'assèchement de Cyanophycées typiques des mares natronées.

1.3.5 - LE ZOOPLANCTON

Le peuplement zooplanctonique du lac Tchad comprend une trentaine d'espèces de Rotifères et de microcrustacés. Saint-Jean (1983) a limité son étude à ces derniers qui constituent 99% de la biomasse zooplanctonique et sont principalement représentés par :

- 8 espèces de Cladocères : Diaphanosoma excisum, Daphnia barbata, D. longispina, D. lumholtzi, Ceriodaphnia cornuta, C. affinis, Moina micrura dubia, Bosmina longirostris.
- 2 Calanoïdes : Tropodiaptomus incognitus, Thermodiaptomus galebi.
- 3 Cyclopides : Thermocyclops neglectus, Th. incisus circusi, Mesocyclops cf. leuckarti.

Les formes littorales de Cladocères et de Copépodes sont beaucoup plus nombreuses. En Tchad Normal elles demeurent nettement séparées des formes planctoniques, par contre, elles s'y mélangent fréquemment en période de Petit Tchad.

La plupart de ces espèces sont largement répandues dans la zone intertropicale. On remarque trois espèces cosmopolites : Bosmina longirostris, Daphnia longispina et Mesocyclops cf. leuckarti.

1.3.5.1 - **Zonation et facteurs de variation en Tchad Normal (1964-1971)**

Le zooplancton présentait une composition relativement uniforme pendant la période de Tchad Normal. Cette communauté était dominée par les Calanoïdes (46% de la biomasse dans l'Archipel Sud-Est en 1964-1965). Des variations régionales et saisonnières de biomasse apparaissaient en relation avec l'hydrologie et on pouvait distinguer trois zones lacustres (fig. 1-42) :

- Les Eaux Libres de la Cuvette Sud (fig. 1-43b) caractérisées par des densités faibles de juin à février (120 mg/m^3 en poids sec en 1964-65), et un accroissement bref en avril. La région péri-deltaïque (fig. 1-43a) pouvait être rattachée à cette zone.
- L'Archipel et les Ilots-Bancs de la Cuvette Sud (fig. 1-43c et d). Les biomasses étaient plus élevées que dans la zone précédente (333 mg/m^3 en 1964-65). Les variations saisonnières faibles présentaient deux maxima, l'un en avril-mai, l'autre en octobre-novembre et ces variations affectaient principalement les Cladocères et les Calanoïdes. La densité des Cladocères était plus élevée entre octobre et mai. Les Calanoïdes, responsables de la plus grande part des variations d'abondance du zooplancton, montraient deux maxima d'abondance : avril-mai, et octobre-novembre.
- La Cuvette Nord. Les densités étaient homogènes et plus basses (215 mg/m^3) que dans l'Archipel Sud-Est.

Le zooplancton présentait en avril-mai des densités relativement homogènes sur l'ensemble du lac. Cette période correspond à une température élevée, à la période d'inversion des vents, à un niveau d'eau moyen et à l'étiage du Chari. Aucun facteur unique n'apparaissait gouverner les variations d'abondance saisonnières et régionales qui demeuraient faibles. Les facteurs les plus importants semblaient être la crue du Chari dans la cuvette sud et la plus grande profondeur de la cuvette nord responsables des densités plus basses observées dans ces deux régions. La température, identique dans tous les biotopes, provoquait quelques petites variations quantitatives sur les Cladocères.

1.3.5.2 - **Modification du peuplement pendant l'établissement du Petit Tchad (1972-1975)**

Jusqu'en décembre 1972, le lac conserve une physionomie de Tchad Normal et les peuplements zooplanctoniques évoluent assez peu. A partir de 1973, au contraire, la surface en eau a diminué rapidement, entraînant des modifications importantes. L'évolution des peuplements a été suivie plus particulièrement dans l'Archipel Sud-Est où l'on a observé :

- A la fin de 1972, la raréfaction de Daphnia et de Bosmina, et la réapparition en grand nombre de Thermodiaptomus. Les formes littorales (Alona, Macrothrix) devinrent également plus importantes.
- En 1973, la quasi disparition des Cladocères, à l'exception de Moina et Diaphanosoma ; la disparition de Tropodiaptomus et son remplacement par Thermodiaptomus qui disparaît à son tour en août, et enfin le développement du Cyclopide Thermocyclops neglectus. Ces modifications de la structure des peuplements en Crustacés planctoniques s'accompagnèrent d'une forte augmentation de la densité des Rotifères.
- En 1974-1975, seules trois espèces subsistent : Moina, Diaphanosoma et Thermocyclops neglectus.

Trois autres caractéristiques importantes furent observées :

- Les densités très faibles avec 56.4 mg/m^3 en moyenne pour 1974-1975
- la disparition du carnivore Mesocyclops, espèce de Tchad Normal, après les basses eaux de 1974.
- Une abondance des formes littorales moins importante qu'on aurait pu l'attendre avec le développement considérable de la végétation.

Après octobre 1973, le profil des variations d'abondance peut être comparé à celui de la zone péri-deltaïque. Il en différait par une augmentation tardive et plus lente de la biomasse qui demeura basse.

Les faibles densités de zooplancton en 1974 et 1975 pourraient résulter d'un changement de composition du phytoplancton dans lequel les Euglénoïdes sont devenus abondants. Une cause plus probable est

certainement le déficit permanent d'oxygène qui a pu augmenter le taux de mortalité naturelle, réduire la reproduction et concentrer les organismes dans les couches d'eau supérieures. Jusqu'en juillet 1973, on n'observa pas de variation majeure de la densité ; la chute de biomasse en août 1973 a pu résulter des situations anoxiques qui ont causé la mortalité des poissons (cf chap. 4 et 5).

Dans les Eaux Libres du Sud-Est, les conditions de milieu ont été moins perturbées que dans l'Archipel, ce qui explique que le peuplement semble y conserver les mêmes caractéristiques que durant la période Tchad Normal. Dans la cuvette nord, quelques observations réalisées fin 1973 ont montré que le peuplement était encore aussi diversifié qu'à l'état Tchad Normal, avec 9 espèces de Crustacés dont Tropodiaptomus.

1.3.5.3 - **Conclusions**

Le peuplement de Tchad Normal est un des plus diversifiés d'Afrique avec 9 espèces abondantes dont 7 (3 Cladocères, 1 Calanoïde et 3 Cyclopides) furent présentes et abondantes simultanément toute l'année. Cette diversité peut être attribuée à la grande taille du lac, à la variété et à l'abondance de la nourriture et aux conditions thermiques favorables en permanence. Le gradient thermique élevé (18-30°C) permettait aux formes d'eau froide (Bosmina et Daphnia) de s'établir.

Suivant la classification de Dodson et al. (1976), ce peuplement correspond aux "small zooplankters" (0.2 à 0.3 mm de long) sujets à une forte pression prédatrice. L'existence d'un grand nombre de prédateurs est un élément favorable à la richesse spécifique. Parmi les poissons, Alestes baremoze et Brachysynodontis batensoda sont respectivement des prédateurs macro et microphages complémentaires (Lauzanne 1970, Gras et al., 1981).

Comme il n'y a pas de dépendance claire entre zoo- et phytoplancton (fig. 1-44), ce dernier n'est pas à retenir comme facteur de variation du zooplancton. Abondance et diversité du zooplancton doivent avoir été régulées par les espèces zooplanctophages et plus généralement par l'importance de la chaîne alimentaire pélagique de Tchad Normal qui maintiendrait la stabilité de sa densité.

En effet, de 1964 à mai 1973, malgré les changements du peuplement zooplanctonique dans lequel les copépodes demeurèrent dominants (63% de la biomasse en 1964-1965, 87 et 90% en janvier et avril 1973), la biomasse par m^3 est restée sensiblement constante, de l'ordre de 300 mg/m^3 dans l'Archipel Sud-Est. Cependant, les plus hautes densités de 1964-1965 qui ne furent jamais atteintes les années suivantes, sont toutefois l'indice d'une baisse de densité (fig. 1-45a). Enfin, la profondeur diminuant, la biomasse par unité de surface et la biomasse totale ont également diminué (fig. 1-45b).

1.3.6 - LE BENTHOS

Seul le macrobenthos a été étudié dans le lac Tchad. Il est constitué de trois groupes principaux d'Invertébrés : Oligochètes, Mollusques et larves d'Insectes. Si les Insectes sont représentés par de nombreuses espèces (environ 200), le nombre d'espèces d'Oligochètes et de Mollusques benthiques est relativement faible (6 et 10 respectivement).

1.3.6.1 - Facteurs de répartition

La nature des fonds paraît être un des principaux facteurs intervenant dans la répartition et l'abondance des espèces. Ceci a été mis en évidence dans une zone restreinte de la région de Bol pour l'ensemble du peuplement benthique (Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1971), bien que les larves d'Insectes paraissent être généralement plus ubiquistes. A l'échelle du lac, l'influence de la nature des fonds peut être modulée par l'influence d'autres facteurs. C'est ainsi que, chez les Mollusques, un type de fond donné peut supporter des peuplements différents selon les régions du lac considérées (Lévêque, 1972). Chez les Oligochètes, par contre, ce facteur paraît être prépondérant (Carmouze et al., 1972).

La profondeur intervient peu sur la répartition des espèces. L'agitation quasi-permanente des eaux sous l'effet du vent assure en effet une bonne oxygénation au niveau du fond. Dans ces conditions, le lac est assimilable, dans son ensemble, à une vaste zone littorale favorable au développement de la faune benthique. Cependant, la profondeur peut agir indirectement sur la nature des fonds car l'agitation de l'eau se répercute sur le sédiment lorsque la profondeur est faible. Sur fond vaseux, il peut ainsi se constituer une couche de boue très fluide à l'interface eau-sédiment et il se produit alors une modification des peuplements en place (Lévêque, 1972).

La conductivité, qui varie dans un rapport de 1 à 15 entre le delta du Chari et le Nord du lac, conditionne également la répartition des organismes. C'est ainsi que les Alluroïdidae (Alluroïdes tanganyikae) disparaissent au-delà de 420 umhos et sont remplacés par les Tubificidae sur fonds d'argile (fig. 1-46 ; Carmouze et al., 1972). Les Mollusques benthiques disparaissent au-delà de 550 µmhos. La salure a par contre une action assez peu marquée sur la répartition des Chironomides.

L'étude des variations saisonnières d'abondance des organismes benthiques a été réalisée dans diverses stations situées à l'est de la cuvette sud (Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1969). Elle a mis en évidence l'existence d'un cycle saisonnier d'abondance des Oligochètes et des

Insectes. La densité est maximale durant la saison fraîche (décembre à mars) qui correspond également à la période des hautes eaux du lac. Le minimum de densité est atteint en fin de saison chaude (août) lorsque les eaux sont basses. Cette évolution suit donc les variations de niveau du lac en raison inverse de la température (fig. 1-47). Les Chaoboridae ont cependant un cycle d'abondance inverse de celui des autres groupes (maximum en juillet-août). La densité des Mollusques varie peu au cours de l'année dans une même station, à l'exception des Corbicula dont la reproduction a lieu en saison fraîche (Lévêque, 1973).

Les résultats obtenus dans la zone Est ont été vérifiés en 1970 pour l'ensemble du lac où la densité minimale de la faune benthique a été observée en juillet (Carmouze et al., 1972).

1.3.6.2 - Zonation des peuplements

Les peuplements benthiques ont été étudiés en 1970 sur l'ensemble du lac (Carmouze et al., 1972). Pour chacun des groupes étudiés, de grandes zones de répartition furent définies en fonction des espèces dominantes et des biomasses.

A/ **Oligochètes et autres Vers** (fig. 1-48)

Quatre grandes zones ont été mises en évidence. Elles sont géographiquement stables au cours de l'année :

- zone 1 : Eaux Libres du Nord ; les fonds vaseux sont dominants et les peuplements sont à base de Tubificidae ;
- zone 2 : Eaux Libres du Sud et du Sud-Est à fonds d'argile et de pseudo-sable ; les Alluroïdae dominent largement ;
- zone 3 : Archipel et Ilots-bancs du Nord ; les sédiments sont plus diversifiés et la conductivité est supérieure à 420 µmhos ; les Alluroïdes disparaissent et 99% de la biomasse est constituée de Tubificidae ;
- zone 4 : Archipel et Ilots-bancs de la Grande Barrière et de l'Est ; les sédiments sont hétérogènes ; Alluroïdae et Tubificidae sont également représentés.

B/ **Mollusques** (fig. 1-49)

On peut distinguer schématiquement six grandes zones pour l'ensemble du lac.

- zone 1 : la conductivité est supérieure à 500 µmhos et les Mollusques sont rares ; les biomasses sont comprises entre 0 et 0,3 g/m^3 (poids alcoolique, coquille comprise) ;

- zone 2 : les Melania sont numériquement dominants, les Bellamya sont abondants. Les biomasses varient entre 45 et 90/g m^3 ;
- zone 3 : c'est la zone de transition entre les cuvettes Nord et Sud ; les peuplements sont hétérogènes et la biomasse est comprise entre 60 et 200 g/m^3 ;
- zone 4 : les Cleopatra sont largement dominants et les biomasses varient de 7 à 22 g/m^3 ;
- zone 5 : Melania et Cleopatra sont généralement représentés, les Corbicula sont abondants, la biomasse est de 45 g/m^3 ;
- zone 6 : les Melania sont de nouveau dominants et les biomasses varient de 10 à 20 g/m^3.

Sur un plan d'ensemble, on peut remarquer que 75% de la biomasse se trouvent dans les zones 2, 3 et 5 qui représentent 50% environ de la superficie du lac.

C/ **Insectes**

On peut les diviser en deux groupes d'importance inégale : les Chironomides, qui constituent numériquement 85 à 90% des peuplements, et les autres Insectes.

Pour ces derniers, on n'a pas mis en évidence de différence significative dans la composition des peuplements, mais la Cuvette Sud apparaît plus pauvre que la Cuvette Nord. Chez les Chaoboridae et les Corixidae, appartenant à l'écotope subbenthique, il existe en outre une différence entre eaux libres d'une part, zones d'archipels et d'îlots-bancs d'autre part, ces derniers hébergeant une biomasse nettement plus forte .

Plusieurs zones ont pu être mises en évidence chez les Chironomides, mais leurs limites varient avec les saisons. Cette zonation est fondée sur les espèces dominantes ou caractéristiques (Dejoux, 1976), (fig. 1-50) :

Zone 1 à Cladotanytarsus lewisi et Tanytarsus nigrocinctus ; Zone 2 à Polypedilum fuscipenne ; Zone 3 à Clinotanypus claripennis ; Zone 4 à Cryptochironomus diceras ; Zone 5 à Chironomus formosipennis.

L'absence de stabilité dans les répartitions observées chez les Chironomides résulte en partie de la rapidité des cycles de développement et des possibilités de dispersion active ou passive des individus.

1.3.6.3 - Biomasses d'Invertébrés benthiques en 1970

Les schémas de zonation proposés pour les trois groupes d'Invertébrés benthiques ne se superposent pas exactement car les facteurs de répartition n'ont pas la même importance pour chacun d'eux. Ainsi, la nature des fonds et la conductivité sont des facteurs déterminants pour

les Vers. Le facteur "position géographique" intervient également, en plus des précédents, pour les Mollusques. Quant aux Insectes, plus indifférents en ce qui concerne le substrat et la conductivité, ils sont en revanche plus sensibles aux grandes lignes du paysage. On soulignera cependant qu'une différence assez nette semble se dégager, pour tous les groupes, entre les cuvettes Nord et Sud, ainsi qu'entre les zones d'eaux libres et d'archipels. En prenant pour base la répartition des Mollusques, qui constituent l'essentiel de la biomasse, sept zones ont donc été définies (fig. 1-51). Pour chacune d'elles la biomasse moyenne (en poids sec) des trois groupes étudiés en mars 1970 est donnée dans le tableau 1-4.

Pour l'ensemble du lac, la biomasse moyenne des Mollusques (33 kg/ha en poids sec) est environ 11 fois supérieure à celle des Vers (2.9 kg/ha) et 27 fois supérieure à celle des Insectes (1.2 kg/ha). La biomasse moyenne des coquilles est d'environ 210 kg/ha. La biomasse benthique totale a été estimée à 71100 tonnes, dont 5500 pour les Vers, 2300 pour les Insectes et 63300 pour les Mollusques. La majeure partie de la biomasse (74%) est concentrée dans les zones 2, 3 et 4 qui correspondent aux Eaux Libres du Nord, à l'Archipel Nord-Est et à la Grande Barrière, et représentent seulement 40% de la surface du lac.

Il faut rappeler que les estimations ci-dessus ne concernent que le benthos sensu stricto, c'est-à-dire les fonds d'eau libre dépourvus de végétation aquatique. Or, cette dernière, forme d'importants herbiers (herbiers immergés à Potamogeton ou Ceratophyllum, roselières à Papyrus, Phragmites ou Typha) dont la surface était estimée à environ 2000 km^2 en 1970. On trouve dans ces milieux une faune parfois assez riche d'Insectes, de Mollusques Pulmonés et de Vers (Naïdidae surtout).

1.3.6.4 - **Variations annuelles**

A/ **Mollusques**

La comparaison des prélèvements de janvier 1967, 1970 et 1972 à Bol (tabl. 1-5 ; Carmouze et al., 1972) permet quelques constatations sur l'évolution des peuplements de Mollusques en fin de période de Tchad Normal. Dans tous les sédiments la densité de toutes les espèces diminue, excepté pour Cleopatra et Melania qui deviennent abondants en 1970 sur les substrats argileux et vaseux respectivement.

Les changements les plus importants apparurent en 1968 avec une baisse rapide de la densité des Cleopatra dans la vase suivie par un accroissement lent des Melania puis la dominance de cette espèce en 1970. Au même moment Bellamya et Eupera déclinèrent dans l'argile granulaire et Eupera dans l'argile molle (fig. 1-52).

Dans les Eaux Libres du Sud-Est (tabl.1-6), en 1972, la communauté de pseudo-sable avait peu change par rapport aux quatre années

antérieures. Dans l'argile bleue (biotope voisin de l'archipel), les densités comparables entre 1968 et 1970 avaient baissé considérablement en 1972, comme à Bol.

L'abaissement du niveau d'eau fut directement ou indirectement responsable de ces modifications. La perturbation du sédiment augmente, réduisant la survie des Mollusques en les enlisant. En outre, l'eau devenant plus chargée en argile pouvait être néfaste aux petits Lamellibranches filtreurs. Sur les substrats de pseudo-sable où ces phénomènes devaient être réduits, les communautés furent peu altérées entre 1968 et 1972.

B/ **Les Chironomides**

Un échantillonnage à l'aide de pièges lumineux dans différents points du lac permit à Dejoux (1976) de suivre les variations annuelles des Chironomides. Un changement de composition spécifique et une réduction du nombre d'espèces furent observés dans l'Archipel Sud-Est (Bol) entre 1965 et 1974. Cryptochironomus stilifer et Tanytarsus nigrocinctus abondants et typiques du nord du lac en 1970 devinrent dominants à Bol en 1972 et 1974 (tabl. 1-7).

Dans le Delta du Chari on constate le même phénomène qu'à Bol pour ce qui est des espèces lacustres, notamment l'abondance de Tanytarsus nigrocinctus en 1974 (tabl. 1-8).

1.3.6.5 - Conclusion

L'influence de la baisse du lac de 1967 à 1972 est particulièrement évidente chez les Mollusques dont la densité décroît considérablement sur les substrats meubles. En période de Tchad Normal, les Mollusques (3.3 g/m^3 en poids sec) dominèrent la biomasse benthique. C'est un phénomène peu fréquent dans les lacs.

La concentration dans le nord de la plus grande partie du stock de Mollusques pourraît correspondre à des perturbations moins importantes par les crues du Chari mais une pression prédatrice différente n'est pas exclue.

La présence d'espèces communes dans le Lac Tchad et le Lac Turkana de conductivité beaucoup plus élevée tend à montrer que la distribution des Mollusques du Tchad en fonction de la conductivité serait due en fait à d'autres facteurs non identifiés.

D'après les données fournies pour les autres lacs, le Lac Tchad et en particulier sa cuvette nord, apparaît comme l'un des plus riches pour la biomasse benthique. Des valeurs plus importantes sont généralement fournies pour la biomasse d'invertébrés des herbiers et on peut penser que cet habitat bien représenté dans le Lac Tchad était également susceptible d'herbéger une biomasse d'invertébrés élevée.

CONCLUSION :

En conclusion de ce chapitre, nous nous limiterons à rappeler les caractères essentiels du milieu. L'originalité du système fluvio-lacustre tchadien et ses points communs avec d'autres lacs plats tropicaux seront traités dans la dernière partie, au chapitre 8.

Le Bassin Tchadien s'étend de 5° à 25° de latitude nord, sur un gradient d'aridité sud-nord (fig. 1-1). Le lac Tchad est alimenté essentiellement par le Chari et le Logone situés dans la partie méridionale du bassin. Cette région est soumise au climat soudano-sahélien, saisonnièrement très contrasté (déplacement du Front Inter Tropical) avec des variations annuelles importantes d'où résultent des périodes de sécheresse.

La saison des pluies engendre une crue unique et des inondations plus importantes pour le Logone (30% des eaux) que pour le Chari (10%) (fig. 1-4 et 1-6). Les déversements du Logone par le Guerléou et le Logomatia inondent le Yaéré nord-camerounais (fig. 1-8). Avant d'être drainées vers le lac par l'El Beïd (fig. 1-9), les eaux se décantent dans la plaine et y subissent une forte évaporation estimée à la totalité des eaux de pluies de la région plus 60% des eaux fluviales déversées.

Le lac Tchad est un lac endoréïque plat dont les deux tiers du volume d'eau sont renouvelés chaque année. Malgré son endoréïsme et l'évaporation intense en climat sahélien, le lac ne présente pas de salinité élevée. Cela résulte de la faible salure des eaux fluviales et d'une compensation de la concentration par des infiltrations et une sédimentation de néoformations argileuses. Conséquence de son coefficient de renouvellement élevé et de l'irrégularité de son alimentation, sa profondeur moyenne varie saisonnièrement (+/- 0.7m) et annuellement (jusqu'à 5m). De ce fait, sa superficie est passée de 25000 km^2 en 1964 ("Tchad Normal") à 9000 km^2 une dizaine d'années plus tard ("Petit Tchad").

Le Tchad Normal est constitué d'une cuvette nord et d'une cuvette sud, chacune comprenant trois sortes de paysages : archipel, îlots-bancs et eaux libres (fig. 1-21) qui correspondent à différents degrés d'immersion d'un erg orienté sud-est/nord-ouest. Le fond est hétérogène (fig. 1-27) : généralement les dépôts ont un faciès argileux dans les zones d'eaux libres, vaseux dans les zones d'îlots-bancs et argilo-vaseux dans les archipels.

A la suite d' une baisse régulière depuis 1964, la régression lacustre vers l'état de Petit Tchad s'accélère à l'occasion de la crue très déficitaire de 1972 (fig. 1-24). Il en résulte une partition

lacustre en trois milieux évoluant différemment (Cuvette Nord, Archipel Sud-Est et Eaux Libres de la Cuvette Sud ; fig. 1-26). Les régions asséchées de la cuvette sud sont rapidement recouvertes de végétation entre mars et septembre 1973, puis des forêts d'ambatchs s'y développent en 1974. Cette végétation persiste en grande partie lors des remises en eau successives. La Cuvette Nord s'assèche en 1975 et isolée de la cuvette sud par une épaisse barrière végétale pratiquement étanche, elle ne reçoit ensuite que des infiltrations entretenant une zone marécageuse plus ou moins étendue. En revanche, la cuvette sud retrouve une situation hydrologique de Tchad Normal avec des variations saisonnières de niveau d'eau plus accentuées.

La baisse du niveau du lac a eu de profondes répercussions sur les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et les communautés biologiques qui constituent l'environnement des peuplements de poissons, objet de cette étude. Une des premières transformations biologiques des plus spectaculaires concerne la végétation macrophytique dont le développement devait engendrer de nouvelles conditions hydrobiologiques. D'une façon générale, le Tchad Normal présente des caractéristiques plus lacustres que le Petit Tchad qui est un marécage aux variations saisonnières marquées.

En Tchad Normal, la salinité croît en relation avec la distance au delta (fig. 1-36), et les variations saisonnières, importantes dans les Eaux Libres de la Cuvette Sud, deviennent faibles dans l'Archipel du Sud-Est. En Petit Tchad, la salinité dépend du niveau d'eau et de la végétation. Elle demeure à 50-70 mg/l dans les Eaux Libres du Sud-Est, elle peut augmenter jusqu'à 500 mg/l dans l'Archipel Sud-Est et jusqu'à plusieurs grammes/l dans la Cuvette Nord qui se comporte comme un bassin d'évaporation en période d'assèchement.

En atténuant l'influence du vent sur la circulation des eaux, le développement des formations végétales a eu des conséquences sur les profils verticaux de la température, de l'oxygène dissous et sur la transparence.

- Le polymictisme thermique qui caractérise l'ensemble du Tchad Normal, se limite aux Eaux Libres du Sud-Est en Petit Tchad et l'Archipel Sud-Est présente une stratification thermique saisonnière, devenant ainsi monomictique (fig. 1-32).
- Des variations analogues concernent l'oxygène dissous (fig. 1-33). En Tchad Normal on observe vers 7h un profil homogène à 80-100% de saturation. Dans l'Archipel, en Petit Tchad, cette homogénéisation de début de journée se limite à la saison fraîche avec 0% de saturation et, en saison chaude, s'installe une stratification stable avec un taux de 5 à 80% dans l'épilimnion, l'hypolimnion restant anoxique. En outre,

la végétation délimite trois habitats différents pour l'oxygénation : les eaux libres, les macrophytes semi-immergés et la bordure des rives (fig. 1-35).
- La transparence qui dépend de la remise en suspension des sédiments, est liée au niveau du lac. Pour un même niveau, elle est plus élevée en Petit Tchad à cause de l'amortissement des effets du vent par les macrophytes et de leur action filtrante (fig. 1-30).

Les macrophytes aquatiques constituent un habitat original dont l'étendue varie en fonction de l'état du lac car le développement des végétaux est influencé par les variations du niveau d'eau, la nature et la pente du substrat, l'action des vagues et la composition physico-chimique de l'eau.
- En Tchad Normal, les herbiers représentent 12% de la surface du lac et on peut distinguer 5 types de formations végétales :
+ les prairies aquatiques (Vossia cuspidata, Cyperus papyrus et Phragmites) localisées essentiellement dans le delta
+ Les îlots-bancs (Cyperus et Phragmites) qui sont des îles végétales sur des hauts-fonds
+ les îles flottantes ou "kirtas", fragments d'îlots-bancs détachés par le vent
+ la végétation des berges des îles des archipels comprenant des végétaux semi-immergés (Phragmites, Cyperus, Vossia) au pied desquels on trouve des plantes flottantes (Lemna, Spirodella, Pistia, Ceratophyllum). Les Cyperus sont remplacés par les Typha dans la cuvette nord.
+ les herbiers aquatiques (Potamogeton, Vallisneria, Ceratophyllum) situés à l'est du delta, dans le sud du lac et au fond des bras de l'archipel.
- Avec l'instauration du Petit Tchad on assiste d'abord à un appauvrissement de la végétation dans la cuvette nord et à une invasion de la cuvette sud par les ambatchs (Aeschynomene elaphroxylon) associés aux Vossia et au Ipomea. Les ambatchs se sont développés ensuite dans la Cuvette Nord ainsi que les Typha. La réinondation de la cuvette sud provoque la stabilisation des ambatchs. Les Vossia et les Cyperus deviennent dominants. Les zones d'eau libres résultant de la submersion sont colonisées par les Pistia. En mai 1976, la végétation couvre 55% de la cuvette sud (fig. 1-38).

Le lac Tchad est un lac riche en phytoplancton. Les Desmidiées et les Diatomées sont qualitativement les espèces dominantes tandis que les Cyanophycées jouent un rôle quantitatif important. La biomasse algale croît lorsqu'on tend vers le stade Petit Tchad en particulier

dans la Cuvette Nord qui prend les caractéristiques d'une mare eutrophe en 1974/75 (1 à 2 mg/l en Tchad Normal ; 74 mg/l en Petit Tchad). Ces valeurs classent les eaux du lac Tchad dans la catégorie eutrophe de Vollenweider (1968).

- Le plancton lacustre de Tchad Normal est principalement affecté par le régime hydrologique du Chari. La région pérideltaïque présente la variation saisonnière la plus marquée tandis qu'une densité algale très élevée et constante caractérise la partie est de l'Archipel (fig. 1-40). Les variations saisonnières de composition des peuplements n'apparaissent que dans les régions pérideltaïques où elles alternent avec six mois de stabilité (fig. 1-41).

- Avec l'abaissement du plan d'eau on constate d'abord un accroissement de la biomasse avec baisse de la diversité spécifique. Après la fragmentation lacustre, le plancton des Eaux Libres du Sud-Est évolue vers un type fluvial plus prononcé (grande richesse spécifique et variations saisonnières importantes). Dans l'Archipel Sud-est, l'enrichissement de la biomasse résulte du développement des Euglénoïdes. Les Diatomées deviennent particulièrement abondantes dans la Cuvette Nord et en fin d'assèchement on y observe des Cyanophycées typiques des mares natronées du Kanem.

Les microcrustacés constituent 99% de la biomasse zooplanctonique du Tchad Normal. C'est un des peuplements les plus diversifiés d'Afrique (8 espèces de Cladocères, 2 Calanoïdes et 3 Cyclopides). Des variations régionales et saisonnières de la biomasse apparaissent en relation avec l'hydrologie. On peut distinguer trois régions : Eaux Libres du Sud-est (93 mg/m^3 en poids sec), Archipel et Ilots-Bancs de la Cuvette Sud (315 mg/m^3) et Cuvette Nord (216 mg/m^3).

Dans l'Archipel Sud-Est, le peuplement se modifie pendant l'établissement du Petit Tchad et on constate une forte augmentation de la densité de Rotifères. Les biomasses se maintiennent jusqu'en 1973 avec cependant une tendance à la baisse. Après octobre 1973, le profil des variations d'abondance peut être comparé à celui de la zone pérideltaïque. Les faibles densités observées en 1974 et 75 (54.6 mg/m^3) sont attribuées à une augmentation du taux de mortalité résultant du déficit permanent en oxygène.

Le lac Tchad peu profond est assimilable à une vaste zone littorale favorable au développement de la faune benthique. Le macrobenthos est constitué de trois groupes principaux : Oligochètes (6 espèces), Mollusques (10 espèces) et larves d'Insectes (200 espèces environ). La densité des Mollusques varie peu au cours de l'année, en revanche les Oligochètes et les insectes ont une abondance maximale en saison fraîche pendant les hautes eaux (fig. 1-47). La nature des fonds et la

conductivité sont les facteurs de répartition déterminants pour les Oligochètes (fig. 1-46). La position géographique intervient en plus pour les Mollusques. Quant aux insectes, plus indifférents pour le substrat et la conductivité, ils sont plus sensibles aux grandes lignes du paysage.

Pour tous les groupes on observe une différence entre la cuvette nord et la cuvette sud et entre zone d'eau libre et archipel. 74% de la biomasse benthique est concentrée dans les Eaux Libres du Nord, l'Archipel Nord-Est et la Grande Barrière, soit sur 40% de la surface du lac (fig. 1-51). Cela pourrait correspondre à des perturbations moins importantes par les crues du Chari.

L'influence de la baisse du lac de 1967 à 1972 est particulièrement évidente chez les Mollusques dont la densité décroît considérablement sur les substrats meubles.

L'hétérogénéité dans l'espace et la variabilité dans le temps constituent deux caractéristiques majeures du lac Tchad.

En Tchad Normal, la cuvette nord plus stable se rapproche d'un état lacustre tandis que la cuvette sud, du moins ses eaux libres très affectées par les variations saisonnières, est plutôt à considérer comme une expansion du milieu fluvial. Dans chacune des cuvettes, la présence de trois grands types de paysages (archipels, îlots-bancs, eaux libres), l'irrégularité de la nature des fonds et la présence d'un gradient de conductivité complexifient l'hétérogénéité spatiale faisant du milieu lacustre une mosaïque de biotopes. Mais chacun d'eux est susceptible de subir des modifications dans le temps, d'apparaître ou de disparaître suivant la période de crue ou de décrue, suivant une transgression ou une régression lacustre.

L'invasion du lac par les macrophytes est le phénomène le plus marquant du passage en Petit Tchad. Cette abondante végétation engendre des conditions physico-chimiques tout à fait particulières, notamment dans l'Archipel Sud-Est soumis à des hypoxies de longue durée. On assiste à une simplification du milieu lacustre qui ne comprend plus que deux types de paysages (eaux libres et végétation semi-immergée). Seule la cuvette sud persiste avec une affinité fluviale encore plus accusée. Ainsi, la perennité lacustre n'est assurée que par des conditions de type fluvial et nous verrons qu'il s'agit là d'un point essentiel pour comprendre les caractéristiques de l'ichtyofaune tchadienne.

L'originalité du lac Tchad réside dans son caractère de transition à la fois dans l'espace par sa situation sahélienne, sa morphologie particulière (faible profondeur, zones de rivage étendues), mais aussi dans le temps par l'alternance saisonnière saison sèche/saison des pluies et les variations annuelles Tchad Normal/Petit Tchad. Ce lac

peut être comparé à un immense écotone à plusieurs échelles de temps et d'espace qui, comme tous les milieux de transition, est susceptible d'accueillir une flore et une faune très diversifiées mais soumises à des fluctuations importantes. Cette dynamique des peuplements, conséquence de la variabilité du milieu, s'exprime de façon spectaculaire au moment du passage de Tchad Normal en Petit Tchad, mais demeure toujours présente à l'intérieur de chacune de ces phases lacustres d'apparence plus stable.

DEUXIEME PARTIE

CARACTERISATION ET DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES

Après une description des moyens d'échantillonnage mis en oeuvre et de leur sélectivité (chap. 2), la deuxième partie de ce mémoire présente les peuplements ichtyologiques en période de Tchad Normal (chap. 3), puis quatre évolutions régionales des peuplements lacustres à la suite de la sécheresse 1972/73 (chap. 4).

CHAPITRE 2 - ECHANTILLONNAGE, CARACTERISTIQUES ET TRAITEMENT DES DONNEES

L'échantillonnage doit être conçu, adapté et mis en oeuvre pour répondre à un objectif de recherche précis, à une question posée dans le cadre d'une problématique particulière. Il y a lieu de distinguer l'aspect technique de la récolte qui détermine les caractéristiques du prélèvement, de celui relatif au plan d'échantillonnage à mettre en oeuvre qui concerne le but de l'étude. Frontier (1983) confère à ce dernier aspect un caractère stratégique, car défini en fonction de l'objectif de recherche, il se doit d'intégrer contraintes variées et traitement des données à obtenir.

Notre objectif était de suivre l'évolution des peuplements du lac Tchad en voie d'assèchement. Il correspondait à la description et à l'interprétation du devenir de communautés de poissons déjà observées durant 6 ans au cours d'une phase lacustre relativement stable. L'utilisation de ces données de référence impliquait une certaine continuité de l'échantillonnage. En outre, pour démarrer au plus vite une collecte de données destinée à suivre un processus écologique déjà engagé sur une superficie de plus de 18000 km^2 (fig. 2-1), il fallait se baser sur l'acquis des travaux antérieurs et les techniques halieutiques locales. Dans ce souci d'exploiter des données de référence déjà recueillies et de rentabiliser un acquis empirique et expérimental, la priorité a été donnée à l'utilisation d'engins traditionnels associés, pour les nécessités de l'échantillonnage, à des engins expérimentaux déjà couramment employés au Tchad.

Après une brève présentation des facilités et des contraintes particulières à l'échantillonnage des poissons en milieu tchadien, nous traiterons l'aspect technique de l'échantillonnage en décrivant les différents engins de pêche choisis pour pouvoir échantillonner dans les différents milieux du Bassin, puis en exposant les expérimentations entreprises pour déterminer leur sélectivité. L'aspect relatif au plan d'échantillonnage suivra avec l'historique des objectifs de recherche et de la logistique qui leur fut associée, avant d'entamer une discussion sur la validité de l'information recueillie avec la stratégie d'échantillonnage adoptée pour les objectifs visés et ses implications dans le traitement des données.

2.1 - FACILITES ET CONTRAINTES DE L'ECHANTILLONNAGE DANS LE BASSIN TCHADIEN

Le milieu aquatique tchadien est caractérisé par la diversité des biotopes (lac, fleuves et zones d'inondation) et leurs variations temporelles (saisonnières et annuelles). Tous ces milieux sont abondamment colonisés par les poissons qui les exploitent souvent de façon complémentaire au cours de leur cycle biologique. La faune ichtyologique est diversifiée (140 espèces) tant morphologiquement que dans ses caractéristiques éco-éthologiques. Tout cela rend l'échantillonnage complexe.

L'étendue du système fluvio-lacustre tchadien et les voies d'accès limitées, voire inexistantes dans certaines régions, constituent une autre source de difficultés. La voie d'eau n'était pas toujours praticable faute de moyens navigants adaptés aux faibles profondeurs ou à cause des obstacles végétaux (cf § 1.3.3). En période de Petit Tchad, la Cuvette Nord isolée n'était accessible que par voie aérienne et un hélicoptère de l'armée française nous larguait périodiquement pour une dizaine de jours sur une île désertique au milieu de cette immense mare en voie d'assèchement.

La variété des activités halieutiques est un aspect positif. Elle offre tout un éventail de techniques de capture, parfois très élaborées, utilisables pour l'échantillonnage. Nous avons tiré profit de cette infrastructure halieutique pour l'étude des migrations de poissons dans l'El Beïd (cf § 7.1).

L'étude des techniques de pêche locales, plus ou moins spécialisées sur une espèce ou un comportement du poisson, permet, dans un premier temps, de juger des différents biais interspécifiques que l'on peut faire en se limitant à tel engin ou à telle période d'échantillonnage. La comparaison des captures des engins locaux utilisés dans le Delta du Chari en fournit une illustration (tabl. 2-1).

La production totale des pêcheries artisanales constitue un échantillonnage qui, dans certains cas, peut être considéré comme une bonne image qualitative du peuplement de poissons (Loubens, 1973). La production commercialisée de certaines pêcheries spécialisées peut aussi fournir une information sur l'état des stocks des espèces exploitées (Durand, 1978). Mais nous verrons (cf §11-3) que l'activité halieutique répond à des impératifs socio-économiques et il est de ce fait impossible de se baser seulement sur la production des pêcheries pour suivre des phénomènes biologiques qui ne sont qu'en partie pris en compte dans l'exercice de la pêche.

Un autre aspect humain relatif à l'exercice de l'échantillonnage des poissons, concerne la réglementation de la pêche. Le Service tchadien des Eaux et Forêts et la Commission du Bassin du Lac Tchad nous

laissaient carte blanche et, hormis quelques contraintes traditionnelles très limitées, nous avons bénéficié d'une autorisation de pêcher en tous lieux, en toutes saisons et avec tous engins. C'est une liberté appréciable quand on connaît toutes les tracasseries administratives que l'on peut avoir en France. Ainsi, en utilisant sans problèmes des moyens généralement très réglementés tels que les empoisonnements et la pêche électrique, nous avons pu réaliser des expérimentations d'échantillonnage, tout à fait inconcevables ailleurs.

2.2 - LES MOYENS DE PECHE

Importés ou fabriqués localement, différents engins de pêche furent choisis afin de pouvoir échantillonner dans tous les milieux du Bassin. Par ordre de polyvalence décroissante, il s'agit d'une batterie de filets maillants de différentes tailles de maille, d'une senne de rivage, d'un ichtyotoxique et du "boulou", filet triangulaire utilisé dans les pêches de l'El Beïd.

Confrontés au problème de la sélectivité des filets maillants qui, par ailleurs, ne fournissent que des évaluations relatives, nous avons mis au point d'autres engins de pêche basés sur l'utilisation de l'électricité, pour les milieux où l'échantillonnage par la senne de rivage ou l'empoisonnement étaient impossibles. Deux modèles de chalut électrifié furent conçus pour les eaux libres du lac ou le fleuve en crue. Dans les zones inondées, la pêche à l'épuisette électrifiée fut utilisée dans des enclos mis en place sur la prairie inondée et le chalut électrifié dans les chenaux de drainage. Le tableau 2-2 fournit un récapitulatif de l'emploi des engins en fonction des milieux.

2.2.1 - PECHES PAR EMPOISONNEMENT

La mise en oeuvre, les biais possibles et les résultats obtenus par cette technique ont été décrits par Loubens (1969 et 1970). L'ichtyotoxique utilisé, inoffensif pour l'Homme, renferme 5% de roténone. Deux objectifs essentiels peuvent justifier son emploi : prospection de milieux difficilement accessibles à d'autres modes de pêche, estimation fine des structures, densités et biomasses dans des milieux délimités.

Les besoins en main-d'oeuvre pour le ramassage des poissons et la quantité d'ichtyotoxique nécessaire augmentent très rapidement avec la surface empoisonnée, notamment en présence de courant. Aussi, ces opérations ne peuvent-elles être réalisées, sans moyens exceptionnels, que sur de petites superficies (un hectare au maximum), dans des milieux bien abrités. Ces caractéristiques limitent les biotopes prospectables de cette manière à des milieux fermés restreints (mares de décrue) ou assez particuliers (bras morts des fleuves, criques lacustres ...) ; les zones d'eaux libres doivent être explorées par d'autres voies.

Malgré ces réserves, seules les pêches par empoisonnement permettent d'obtenir des données précises et sûres sur les biomasses et les compositions dans ces milieux restreints. Ces données ont souvent permis d'expliciter les résultats obtenus avec d'autres voies d'échantillonnage. Elles concernent essentiellement, entre 1966 et 1968, une petite crique de l'Archipel Sud-Est (proche de Bol) et un bras secon-

daire du Chari (en amont de Maïlao) pendant les basses eaux et la première partie de la crue (fig. 2-1).

2.2.2 - SENNE DE RIVAGE

La senne de rivage est un filet halé à partir d'une berge, susceptible de capturer tous les poissons rencontrés de taille suffisante pour ne pas passer au travers des mailles. En dehors de la pêcherie très ponctuelle de la Yobé au Nigéria, il n'existait pas localement de tels engins. Celle que nous avons utilisée, confectionnée en France, est une senne à poche, de 200 x 7 mètres en pêche, à mailles de 40 mm pour les deux ailes et de 20 mm pour la partie centrale (100 m de long) et la poche. Cet engin peut donner d'excellents résultats mais n'est pas d'un emploi simple. Il exige une équipe de 15 à 20 hommes entraînés et seuls certains milieux sont prospectables, la mise à l'eau devant se faire à partir d'une rive dégagée et sur fond propre et ferme. Dans le fleuve, ces conditions en limitent l'utilisation à l'étiage, période où les bancs de sable sont découverts et où le courant ne complique pas trop la mise en pêche. Dans le lac, l'usage de la senne est limité aux bordures d'îles attenantes à des fonds non vaseux. Un trait de senne englobe environ 0.7 ha.

Il est probable que la prise globale sous-estime plus ou moins nettement la biomasse en poisson car il existe un certain nombre de causes d'erreur, tenant à la fuite de poissons au moment de la pose et pendant le halage (au-dessus, en dessous et au travers du filet). Ces fuites ne se produisent pas identiquement suivant les espèces et les tailles rencontrées, d'où des risques de biais. Par ailleurs, la sélectivité propre de la senne de rivage intervient elle aussi et correspond essentiellement au passage au travers des mailles de la poche centrale - de 20 mm de côté - comme dans le chalut. La longueur moyenne de la sélection, sans être très élevée (elle est par exemple de l'ordre de 150 mm pour Alestes baremoze), conduit à une sous-estimation notable des effectifs spécifiques - et ce d'autant plus que l'espèce est de petite taille. Les biomasses quant à elles, sont moins modifiées : d'après les résultats des pêches au poison, l'ichtyomasse est, à 95% en moyenne, composée de poissons de taille supérieure à 100 mm. On peut en déduire (Lauzanne, 1977) que la sous-estimation de la biomasse due à la sélectivité propre de la senne représente environ 10%.

La senne a été utilisée de 1966 à 1974, essentiellement dans l'Archipel Sud-Est (région de Bol) mais aussi, plus épisodiquement, dans le Delta du Chari et vers Maïlao sur le Chari à l'étiage.

2.2.3 - FILETS TRIANGULAIRES DE L'EL BEID OU "BOULOUS"

L'emploi des "boulous" est brièvement décrit ici par souci d'exhaustivité de l'inventaire des engins utilisés dans l'ensemble de nos opérations d'échantillonnage. Une étude particulière lui est consacrée dans le chapitre 7.

Les pêches traditionnelles de l'El Beïd sont fondées sur la mise en oeuvre de filets triangulaires de type haveneau à l'intérieur de loges adossées à des barrages permanents que l'on rencontre tout au long du cours de la rivière, depuis Tildé jusqu'au lac (cf chap. 11). Ces filets dont l'ouverture mesure généralement 4 à 5 m comportaient jusqu'en 1970 des bandes latérales à maille moyenne de 14 mm de côté et une pièce centrale à mailles de 6 à 10 mm. A partir de 1974, le montage du filet devint légèrement différent, tout le filet, sauf une bande frontale, étant taillé dans une nappe de petites mailles (cf Bénech et Quensière, 1982).

Il a été montré (Durand, 1970a) que les espèces de taille inférieure à 50 mm étaient rares dans le milieu et que la sélectivité ne jouait pratiquement pas pour les poissons de taille comprise entre 50 et 200 mm. Il s'agit de l'essentiel des peuplements de l'El Beïd dont les pêcheries sont basées sur la capture de jeunes âgés de 3 à 5 mois quittant les plaines inondées pour le lac Tchad lors de la décrue. Des observations systématiques ont été conduites en 1968-69 et de 1974 à 1979 à la station de Daga.

2.2.4 - FILETS MAILLANTS *

En tant que moyens d'échantillonnage, les filets maillants offrent de sérieux désavantages. En effet, ils ne permettent pas d'évaluer les biomasses et ne donnent que des indices d'abondance relatifs qui ne concernent qu'une gamme de tailles restreinte. Cette sélectivité très marquée - puisque la taille des poissons capturés est directement liée à celle des mailles utilisées - a été l'objet de nombreuses études dont les conclusions paraissent, pour le moment, quelque peu négatives. En particulier, l'efficacité ne serait pas indépendante de la maille (Hamley et Régier, 1973) et les courbes de sélectivité seraient fréquemment éloignées de la courbe normale (Bénech, 1975b ; Durand, 1978). Ces problèmes seront analysés plus loin (§ 2.3).

Pratiquement cependant, les filets maillants ont un avantage très considérable car ils peuvent être posés dans tous les milieux lacustres et même utilisés en toutes saisons dans les fleuves, soit en filet

---

* Dans la suite du texte, l'abréviation **"FM x"**, signifie
Filet **M**aillant à maille de **x** mm de **côté**

dormant (basses eaux) soit en filet dérivant (hautes eaux). Il s'agit d'autre part d'une technique familière à tous les pêcheurs de la région.

Avant 1971, deux pêcheries correspondant à deux types de mailles, coexistaient : filets maillants à grandes mailles (FM 85 à 155) utilisés dans le fleuve à l'étiage et dans la cuvette nord du lac toute l'année, et filets maillants à mailles moyennes(FM 25 à 30). Ces derniers capturaient surtout des Alestes (A. baremoze et A. dentex) accompagnés de quelques espèces de taille moyenne. Les filets à grandes mailles, quant à eux, capturaient des espèces de grande taille (Lates, Labeo, Citharinus ...). Avec l'évolution du milieu aquatique et de l'exploitation, les mailles ont diminué dans chacune des pêcheries, respectivement jusqu'à 50 et 20 mm.

L'absence de filets locaux de petitesmaillesainsi que le hiatus entre mailles moyennes et grandes n'auraient fourni qu'une image très partielle des peuplements de quelques biotopes particuliers. Comme, par ailleurs, les filets locaux sont fabriqués avec du fil fin les rendant très performants mais fragiles et de taille de maille plus ou moins variable, nous avons préféré opter pour une batterie expérimentale homogène comprenant 18 filets à fil relativement plus épais et à noeud double (non glissant) dont les caractéristiques sont données dans le tableau 2-3. Les mailles les plus couramment utilisées ont été les suivantes : 10, 12, 14, 15, 16, 18, 20, 22, 25, 30, 35, 40, 50, 60, 80, 100, 115 et 130 mm de côté. Tous les filets étaient équipés pour pêcher en surface avec un montage à 50% (longueur en pêche égale à la moitié de leur longueur maille étirée). Pour des raisons pratiques, la batterie de FM a été divisée en trois sous-ensembles ou "séries" caractérisés par des longueurs différentes et correspondant aux petites mailles (série 1 : FM 10 à 18), aux mailles moyennes (série 2 : FM 20 à 40) et aux grandes mailles (série 3 : FM 50 à 130). Afin de réduire le nombre de catégories de fil nécessaire aux réparations, cinq catégories seulement ont été utilisées pour la construction et, de ce fait, la grosseur du fil n'augmente pas régulièrement avec la taille de maille, mais croît par palier. Cette batterie de filets expérimentaux était susceptible de capturer la gamme complète des tailles des poissons présents dans les milieux prospectés (à l'exception des plus petits). Bien entendu, l'utilisation d'une batterie de filets ne résout pas les difficultés dues à la sélectivité et les résultats doivent être utilisés avec précaution car la sommation des prises par unité d'effort de pêche ne constitue pas une image correcte de l'ensemble du peuplement, à la fois parce que la sélectivité intervient et parce que les vulnérabilités sont différentes d'un groupe d'espèces à un autre, en fonction des morphologies et des comportements. Néanmoins, l'utilisation des prises par unité d'effort totales ou spécifiques pour une maille donnée

dans le but de définir l'évolution temporelle d'un peuplement reste justifiée et permet d'analyser les abondances relatives en prenant quelques précautions telles que la standardisation des méthodes de pêche. C'est pourquoi nous nous sommes attachés à conserver un protocole d'échantillonnage toujours très constant. Les FM étaient posés en ligne, c'est-à-dire attachés bout à bout dans le sens croissant de la taille de maille, et ce de la berge vers le large dans les régions d'archipel ou parallèlement à la rive en milieu fluvial. Posés le soir vers 17h, les filets étaient relevés le matin suivant vers 6h.

2.2.5 - LA PECHE ELECTRIQUE

Le courant électrique agit sur le poisson par un effet attractif (courant continu) ou tétanisant (courant alternatif). Cet effet est à l'origine d'une technique de pêche originale (la pêche à l'épuisette électrifiée) ; il est aussi utilisé pour améliorer des techniques de pêche classiques (chalutage). On choisit la forme de courant dont l'effet est le mieux adapté au type de pêche.

Les milieux enherbés sont les plus appropriés à la pêche à l'épuisette électrifiée car le poisson trouve à se cacher plus facilement et fuit moins fréquemment, restant ainsi dans la zone d'action du courant électrique. L'épuisette électrifiée est alors un bon moyen d'échantillonnage qualitatif ; par contre, nous n'avons pas obtenu de résultats quantitatifs satisfaisants, aussi bien pour les berges des fleuves que pour la prairie inondée du Yaéré. L'habileté et l'attention du pêcheur jouent un rôle primordial dans l'efficacité et sont source d'une trop grande variation de l'effort de pêche.

Les chaluts électrifiés permettent un échantillonnage quantitatif avec un matériel relativement réduit et une embarcation de petite taille. Nous avons mis au point deux types différents : un chalut à perche pour les traits de fond et un "chalut-avant" pour ceux de surface (fig. 2-2). Dans les eaux peu profondes du lac Tchad ces deux engins se complètent pour échantillonner toute la couche d'eau.

Les essais de chalutage électrique (Bénech et al., 1978) ont mis en évidence l'importance du comportement des poissons et de ses variations spécifiques suivant les modalités d'utilisation d'un engin de pêche dit "actif" (chalut, senne). C'est ainsi que nous avons mis en évidence des rendements différents entre le jour et la nuit dans les Eaux libres du lac et, dans le domaine fluvial, entre les traits dirigés vers l'amont et ceux dirigés vers l'aval. On a également remarqué une stratification des espèces, déjà présente dans le premier mètre sous la surface.

2.3 - LA CAPTURABILITE DES POISSONS ET LA SELECTIVITE DES ENGINS DE PECHE

2.3.1 - EXPOSE DU PROBLEME

Munis d'une panoplie d'engins autorisant un échantillonnage dans pratiquement tous les milieux (tabl. 2-2), il fallait préciser leurs biais d'échantillonnage éventuels en les utilisant sur un peuplement connu, afin de retrouver, à partir de leurs captures, la structure des populations et du peuplement ou, plus modestement, d'éviter des confusions possibles entre des artefacts d'échantillonnage et les variations biologiques recherchées. Le but de cette entreprise difficile n'a été que partiellement atteint. Nos expérimentations ont cependant permis d'illustrer la complexité du phénomène de capture des poissons et les précautions à prendre dans l'utilisation de toute information recueillie à l'aide d'un engin de pêche.

Laurec et Le Guen (1981) définissent la capturabilité comme la probabilité, pour un poisson du stock, d'être capturé par une unité d'effort de pêche. Elle est gouvernée par trois paramètres : l'accessibilité, la vulnérabilité et l'efficience.

q = capturabilité	*disponibilité* (dépend du poisson et de l'engin, indépendant du comportement du pêcheur).	*accessibilité* (composante géographique, déplacements vers et hors des lieux de pêche).	souvent difficiles à distinguer
		vulnérabilité (dominée par les problèmes de comportement).	
	efficience (dépend entre autres de la stratégie ou de la tactique de pêche).		

L'efficience dépend de la stratégie de pêche. Cette composante de la capturabilité est importante lorsque la zone de pêche n'est pas parfaitement homogène et qu'existe une micro-répartition des poissons en fonction de leurs affinités éco-éthologiques. Une même unité d'effort a plus ou moins d'effet selon que la pêche correspondante est effectuée sur des zones ou à des moments où le poisson est plus ou moins abondant, plus ou moins vulnérable.

Accessibilité et vulnérabilité sont regroupées sous le terme de disponibilité qui comprend tout ce qui dépend du poisson et de l'engin, indépendamment du comportement du pêcheur.

a) L'accessibilité dépend de la présence physique du poisson sur les lieux de pêche. C'est la probabilité pour un individu de se trouver là où la pêche se déroule. Elle est associée à la macro-distribution spatiale et à des migrations.

b) La vulnérabilité résume les interactions entre le poisson présent sur les lieux de pêche et l'engin utilisé : c'est la probabilité pour un poisson présent à un endroit donné d'être tué par une unité d'effort exercé à cet endroit. Cette composante de la capturabilité comporte deux facteurs : l'évitement et l'échappement.

- L'évitement mesure la capacité d'un poisson d'une taille et d'une espèce données d'éviter le balayage d'un engin actif tel qu'une senne (fuite ou poissons plaqués sur le fond). Dans le cas d'une senne l'évitement sera fonction d'une part du comportement et des capacités physiques du poisson, d'autre part des caractéristiques de la manoeuvre de l'engin (vitesse d'isolement du volume d'eau, régularité du halage, etc..). Selon son comportement spécifique, le poisson évitera la senne par dessus, par dessous ou en fuyant devant l'engin. La réussite de sa fuite dépend des capacités physiques du poisson ; on considère que sa vitesse maximale est de l'ordre de 10 fois sa taille par seconde. Cette vitesse ne peut être maintenue qu'un bref instant (moins d'une minute) à la différence de la vitesse "de croisière" qui peut être maintenue pendant de longues périodes et que l'on estime à trois fois la taille du poisson par seconde (Harden Jones, 1968).
- L'échappement mesure la capacité d'un poisson d'une taille et d'une espèce données d'échapper à la capture en passant à travers le filet. L'échappement, tout comme l'évitement, est fonction de plusieurs facteurs tels que :
  - La taille de maille qui agit mécaniquement, comme un filtre.
  - Le coefficient de montage de la nappe (ou flou) favorable ou non à la rétention selon la forme du poisson (cf fig. 2-14 ; Mohr, 1965).
  - La façon dont travaille la maille. Elle dépend de l'environnement (profondeur, courant ...) et de la manoeuvre de l'engin.
  - La présence de processus épineux sur le corps du poisson qui peut favoriser son emmêlement dans le filet.
  - Le comportement du poisson qui est fonction de son éthologie propre mais également du stress qu'il subit aux différents moments de la pêche : bruits divers, mais également réduction de l'espace disponible lors du halage d'une senne, ainsi que la composition spécifique des captures (présence de prédateurs). On notera enfin l'influence de l'abondance des captures : dans une senne ou un chalut une grande quantité de poisson provoque un colmatage du filet et l'impossibilité pour ce dernier de filtrer les poissons.

Pour un engin donné, la sélectivité décrit les variations de capturabilité en fonction de la taille des individus d'une même espèce.

On détermine la sélectivité S_{ij} d'une maille i sur des poissons de taille j, comme le rapport du nombre de poissons capturés par cette maille à cette taille (C_{ij}), au produit de l'effort de pêche du filet

correspondant (f_i) par le nombre réel de poissons (N_j) de la classe de taille j, soit :

$S_{ij} = C_{ij} / f_i N_j$ (Hamley, 1975).

Lorsqu'on considère le rôle mécanique d'une nappe de maille donnée par rapport à la morphologie du poisson, on distingue trois cas:

1) un poisson trop petit passe à travers la maille
2) un poisson trop gros ne peut s'engager dans la maille
3) entre ces deux tailles, les poissons sont "maillés"

La sélectivité est différente selon le mode de pêche. Une senne ou un chalut qui emprisonnent les poissons permettent des prises dans les cas 2 et 3 ci-dessus. Un filet maillant ne capturera que dans le troisième cas. Ainsi, la senne et les FM fournissent des courbes de selectivité respectives semblables à celles qui sont schématisées sur la figure 2-4. La courbe de sélectivité de la senne a généralement une allure sigmoïde. La taille à partir de laquelle les poissons commencent à être capturés est notée L_0, celle à laquelle la vunérabilité maximale est atteinte est notée L_{100}. La taille L_{50} correspond à un échappement de 50% des poissons. A partir de la première capture la vulnérabilité va augmentant, les possibilités d'échappement se réduisent. En revanche, l'évitement croît progressivement avec la taille et s'il intervient avant que l'échappement cesse, l'efficacité de la senne n'est totale pour aucune taille. Il y a alors absence de plateau de sélectivité constante et on obtient une courbe de sélectivité en cloche analogue à la courbe classique de la sélectivité des filets maillants. Les principales caractéristiques de cette dernière sont sa hauteur ou sélectivité maximale et l'abscisse correspondante que nous appelons "mode".

Notre échantillonnage reposait essentiellement sur l'emploi des filets maillants dont nous avons déjà signalé l'importance de la sélectivité, aussi nous sommes-nous plus particulièrement attachés à essayer de préciser les caractéristiques de celle-ci. L'aspect multispécifique de cette étude s'imposait de par la nature synécologique de nos travaux et en constituait l'originalité car la sélectivité des filets maillants n'est le plus souvent abordée que pour une seule espèce.

La détermination de la sélectivité ($S_{ij} = C_{ij}/f_i N_j$), simple dans son principe, nécessite la connaissance des valeurs de N_j dont il faut préciser ce qu'elles représentent pour distinguer sélectivité absolue et sélectivité relative. La sélectivité absolue est la probabilité de capture par classe de taille pour une unité d'effort de pêche donnée. Elle peut se définir, dans le cas des filets maillants :

- soit par rapport au nombre de poissons qui rencontrent le filet (cf fig. 2-3) - ce qui en pratique est impossible à mesurer -,
- soit par rapport à la portion du stock accessible (cf fig. 2-3)

soumise à l'effort de pêche du filet, notion difficile à cerner car le filet maillant étant un engin passif, il est difficile de dire si les captures sont le résultat de l'exploitation d'une petite ou d'une importante surface autour du filet.

Dans ces conditions, on se trouve limité à la détermination de la sélectivité relative, ce qui correspond à associer à chacune des classes de taille des valeurs proportionnelles à la sélectivité absolue.

La connaissance de N_j, en valeur absolue ou en valeur relative, s'avère difficile voire impossible en pratique. C'est pourquoi la plupart des méthodes employées pour déterminer la sélectivité des filets maillants ont été basées sur des méthodes d'estimation indirectes reposant sur la comparaison classe de taille par classe de taille des captures de deux engins similaires (hormis la taille de maille) vis-à-vis d'un ensemble de poissons présentant la même disponibilité. On fait l'hypothèse de la similitude géométrique des courbes de sélectivité (Baranov, 1914). Toutes les mailles seraient également efficaces à l'égard des tailles de poissons qu'elles capturent le mieux. La hauteur et la forme des courbes seraient la même quelle que soit la taille de maille. Ces hypothèses initiales ne sont pas toujours vérifiées, aussi les travaux les plus récents (Hamley, 1980) relatifs à la sélectivité des filets maillants conseillent-ils de l'estimer "directement" c'est-à-dire en utilisant la formule précédente sans hypothèses préalables.

Le problème de la détermination de la structure de la population en place (N_j) a conduit à deux expérimentations, l'une dans l'Archipel Sud-Est, l'autre dans un bras mort du Chari : la mare de Nangoto. Dans l'Archipel, la détermination de cette structure fut approchée à l'aide de la senne de rivage, engin réputé peu sélectif. La mare de Nangoto, de surface réduite (2.6 ha), fut choisie pour permettre une estimation précise du peuplement par empoisonnement, compléter et vérifier les résultats obtenus dans l'Archipel. Nous présenterons successivement ces deux expérimentations.

2.3.2 - DETERMINATION DE LA SELECTIVITE DES FILETS MAILLANTS DANS L'ARCHIPEL SUD-EST

A/ **Caractéristiques et limites de l'expérimentation**

La détermination de la sélectivité des filets maillants dans l'Archipel fut donc basée sur la comparaison de leurs captures à celles de la senne de rivage pêchant le même peuplement.

Les échantillonnages se sont déroulés entre juin 1971 et mai 1972 dans l'Archipel Sud-Est. La stratégie d'échantillonnage est demeurée constante pendant toute cette période. La senne et les FM ont conservé les mêmes caractéristiques (montage et fil) et les mêmes modalités d'utilisation qui sont celles des conditions de pêche habituelles. FM

et senne ont pêché dans les mêmes stations mais, pour des raisons pratiques, les pêches à la senne se sont déroulées principalement de jour ou au crépuscule et elles ont été concentrées sur une période limitée du mois. Le tableau 2-4 indique les efforts de pêche pour chaque engin.

Les migrations nycthémérales d'un habitat à l'autre ou intramensuelles d'un endroit à l'autre de l'Archipel ont pu être à l'origine de variations du peuplement échantillonné par les deux types d'engins. De plus, les FM étant peu efficaces, la stratégie d'échantillonnage n'a pas permis d'atteindre des échantillons quantitativement suffisants pour calculer la sélectivité mensuellement et un cumul sur toute l'année a dû être opéré. Ce cumul constitue une source d'imprécision supplémentaire dans le calcul de la sélectivité en augmentant les possibilités de discordance entre les structures de peuplement échantillonnées par les deux engins.

La forte variabilité des captures à la senne (cf tabl. 2-5) qui résulte à la fois de la répartition spatiale des individus et des migrations, rend illusoire toute détermination précise de l'abondance des espèces et a fortiori l'abondance par classe de taille. Nous avons donc renoncé à utiliser les captures de la senne en tant qu'image représentative de la structure réelle du peuplement. Il s'ensuit qu'à partir de cette expérimentation, la comparaison quantitative des courbes de sélectivité n'est acceptable qu'au niveau intraspécifique, mais non interspécifique. Nous avons admis que la senne de rivage ne fournit, pour la population de chaque espèce, qu'une image de l'abondance relative des différentes classes de taille appartenant à l'intervalle limité pour lequel la sélectivité est constante (cf plateau de la courbe fig. 2-4).

Cet intervalle débute à une taille minimale en L_{100} (fig. 2-4) à partir de laquelle l'espèce est entièrement recrutée. La L_{100} n'a été déterminée expérimentalement que pour quelques espèces d'après les expériences de Nangoto. Dans les autres cas, on s'est basé sur les courbes de captures pour l'estimer.

Du fait de la taille de maille de la senne (20 mm) qui place assez haut la taille minimale de recrutement (L_0 ; fig. 2-4), et du fait de son efficacité moindre pour les grandes tailles, les captures de cet engin ne peuvent être prises comme référence que pour déterminer la sélectivité des FM de la série 2 (FM 20 à 40). Par ailleurs, les FM capturent peu au-delà du FM 30. En définitive, l'étude de la sélectivité est ainsi limitée aux FM 20, 22, 25 et 30.

B/ **Résultats**

Les courbes de sélectivité des FM 20 à 30 ont été établies pour une quinzaine d'espèces à partir des indices de sélectivité (S_{ij})

calculés pour chaque classe de taille. On peut distinguer deux cas suivant que, pour une espèce donnée, la sélectivité des filets s'étend ou non sur toute la gamme des tailles présentes dans le milieu :

1) Lorsque la gamme des tailles capturées est restreinte, on obtient une sélectivité "classique" pour les FM. Elle résulte d'une capture essentiellement par maillage et s'annule de chaque côté d'une courbe en cloche. Les espèces concernées ont un corps fusiforme (Hydrocynus, Alestes, Hyperopisus ; fig. 2-5A).

2) L'autre cas correspond à des espèces au profil plus "anguleux" (Synodontis, Schilbe ; fig. 2-5B) possédant des éléments osseux favorisant l'accrochage aux filets (épines dorsales et pectorales, bouclier osseux). Le processus de capture est plus complexe du fait de l'interférence de deux mécanismes de capture (le maillage et l'emmêlement) dont l'importance relative qui dépend de l'espèce et de la taille de maille, détermine un mode (maillage) plus ou moins discernable sur la courbe de sélectivité.

La partie de la courbe de sélectivité correspondant au maillage a été plus ou moins bien individualisée, dans tous les FM, pour 10 espèces sur 15 et Cury (1983) a tenté de préciser les relations entre taille de maille du FM et 5 paramètres de cette partie "en cloche" de la courbe de sélectivité (paramètres a, b, c et d ; fig. 2-6)

La forte variabilité des indices de sélectivité rend délicate la détermination des paramètres choisis. C'est pourquoi, le mode et la hauteur ("a") des courbes ont été déterminés après lissage obtenu par la méthode des moyennes mobiles pondérées - le facteur de pondération utilisé est égal à l'inverse de la variance associée à chacun des indices -. On précisera également que, dans certains cas, la définition de l'étendue de la courbe (b et c) de part et d'autre du mode - ce qui revient à distinguer entre zone de maillage et zone d'emmêlement - a dû être appréciée arbitrairement. Enfin, le coefficient d'applatissement de la courbe "d" a été estimé en utilisant le critère des moindres carrés pondérés pour ajuster les indices de sélectivité à un modèle de Pearson. On devra donc retenir, dans les comparaisons qui vont suivre entre courbes de sélectivité pour différentes tailles de maille, que les valeurs de leurs paramètres (tabl. 2-6) ne sont que des estimations assez grossières.

Mode de la courbe de sélectivité

Il existe une relation linéaire entre le mode de la courbe de sélectivité et la taille de maille. Cette relation, différente pour chaque espèce (tabl. 2-7), dépend évidemment de la morphologie de celle-ci.

Etant donné les difficultés pratiques, il était impossible de

définir cette relation pour chaque espèce. C'est pourquoi, tirant parti de la diversité morphologique des 10 espèces étudiées, nous avons essayé d'établir une relation entre le mode de la courbe de sélectivité, la forme du poisson et la taille de maille - une telle relation revêt en outre un intérêt halieutique pour la gestion de la pêcherie d'une espèce dont la sélectivité n'a pas été étudiée.

Pour chaque FM, à partir des valeurs modales de chaque espèce recalculées et complétées à partir des équations du tableau 2-7, la variabilité des modes a pu être ajustée à une régression linéaire multiple qui, selon les FM, explique 95.6 à 98.6% de la variance en prenant en compte trois variables morphométriques X, Y et Z (fig. 2-7 et tabl. 2-8) qui correspondent aux rapports des mensurations suivantes :

X : longueur standard / hauteur du corps
Y : longueur standard / longueur de la tête
Z : longueur de la tête / largeur de la tête

Les différents coefficients affectés aux variables morphométriques "explicatives" (tabl. 2-8) évoluent linéairement avec la taille de maille et il est possible d'exprimer le mode en fonction des trois variables morphométriques (X,Y,Z) et de la taille de maille (t) :

$$\text{Mode} = (0.0769t + 25.425)X + (1.208t - 9.322)Y + (0.235t + 11.421)Z + (0.468t - 76.866)$$

L'étude des résidus montre que l'incertitude sur la détermination du mode est la plupart du temps très faible, elle dépasse rarement + ou - 10mm.

Hauteur de la courbe de sélectivité

Parmi les 10 espèces étudiées, on observe différentes tendances pour la variation de la hauteur de la courbe de sélectivité ("a" ; fig. 2-6) en fonction de la taille de maille (tabl. 2-9).

Chez Alestes baremoze, la décroissance de "a" entre les FM 22 et 25 paraît être un cas très singulier. Pour Hyperopisus bebe, Labeo senegalensis, Brachysynodontis batensoda et Synodontis schall , la hauteur des courbes augmente avec la taille de maille. Le faible nombre de points rend difficile toute précision sur la nature de cet accroissement. Pour H. bebe, la hauteur des courbes parait stable pour les FM 20 22 et 25, elle s'accroît brutalement entre les FM 25 et 30 et conserve à peu près les mêmes valeurs pour les FM 30,35 et 40. Un modèle de type exponentiel pourrait convenir pour L. senegalensis, B. batensoda et S. schall.

Enfin, les variations obtenues pour Alestes dentex, Eutropius niloticus, Hydrocynus forskalii, Marcusenius cyprinoïdes et Synodontis clarias paraissent être indépendantes de la taille de maille ; un modèle constant peut être retenu pour ces espèces.

Il ne semble donc pas y avoir de modèle général d'évolution de la courbe de sélectivité des FM en fonction de la taille de maille et, en particulier, une augmentation avec la taille de maille comme l'a supposé Hamley (1980).

La probabilité de capture est entre autres choses liée à la probabilité de rencontre du filet qui dépend de la mobilité du poisson, et le point de vue d'Hamley peut s'expliquer par un accroissement de la mobilité avec la taille. Adoptant ce principe, Rudstam et al. (1984) ont établi expérimentalement la vitesse de nage de certains Corégones nord américains puis l'ont intégrée en tant que facteur correctif des courbes de sélectivité des FM pour ces poissons pélagiques. La vitesse des corégones étant une fonction puissance de la taille ($aL^{0.8}$), Rudstam et al accroissent ainsi la hauteur des courbes de sélectivité des petites mailles vers les grandes.

Ce raisonnement, qui paraît séduisant pour les espèces mobiles telles que les pélagiques, ne s'adapte pas à nos résultats. La hauteur des courbes demeure constante (Alestes dentex, Hydrocynus forskalii) ou diminue même (Alestes baremoze) avec la taille chez nos espèces pélagiques. Une plus grande mobilité qui augmente la probabilité de rencontre n'implique pas forcément une plus grande vulnérabilité ; dans le cas de la senne, nous avons vu que l'évitement augmente avec la taille. Lorsqu'elle est significative, l'augmentation de la hauteur des courbes de sélectivité avec la taille de maille des FM s'opère plutôt par "saut" que d'une façon progressive et on l'observe principalement chez des espèces benthiques (Hyperopisus bebe, Labeo senegalensis, Synodontis schall ; tabl. 2-9).

On constate assez généralement une nette augmentation de l'efficacité maximale pour le FM 30 (fig. 2-5 A et B). On pourrait l'expliquer par une sélectivité de ce FM dirigée sur une écophase de vulnérabilité plus grande, mais cela paraît peu plausible étant donné les différences biologiques des six espèces concernées, et on doit envisager une efficacité pêchante plus grande pour le FM 30. Appartenant à la même série (cf § 2.2.4), les FM 20 à 30 ont été utilisés avec la même stratégie de pêche et, hormis la taille de maille, ces engins ne diffèrent que par la grosseur du fil.

- L'efficacité d'un FM est en général d'autant plus élevée que le fil est fin (cf § 2.2.4) et, pour un diamètre de fil donné, elle augmente avec la taille de la maille. La plus grande souplesse du filet et sa moindre visibilité rendent certainement le poisson moins méfiant. Ici, le FM 20 est fabriqué avec du fil de 10000 m/kg, les trois autres avec

du fil de 6660 m/kg. Apparemment, la grosseur du fil ne paraît pas fournir de différence d'efficacité sensible bien que, pour certaines espèces, la hauteur des courbes de sélectivité décroisse légèrement du FM 20 au FM 25 (Alestes dentex, Hydrocynus forskalii, Synodontis clarias, Synodontis schall ; tabl. 2-9).

- Un autre paramètre des FM est le vide de maille qui suit une augmentation proportionnelle au carré du côté de la maille. Cela implique un écart important d'ouverture de la maille entre les FM 25 et 30, comparativement aux filets de maille inférieure qui se succèdent de 2 en 2 mm. Les filets étant posés en ligne dans l'ordre des mailles croissantes, les poissons peuvent longer les filets de petite maille et s'engager dans le FM 30 qui constitue à la fois un écran plus lâche et moins visible.

Etendue de la gamme de taille des poissons "maillés"

Rappelons que nous ne considérons que les captures par maillage. En général (tabl. 2-10), l'étendue de la gamme de taille des poissons maillés ("b"+"c" ; fig. 2-6) croît pour les petites mailles (FM 10 à 18) et elle se situe à un niveau constant quel que soit la maille pour les FM de taille moyenne. Labeo senegalensis se singularise par une augmentation continue de la gamme de taille.

La comparaison des paramètres"b" et "c" pour chacune des espèces (tabl. 2-11) par le test de t, ne permet de mettre en évidence qu'une seule différence significative pour Brachysynodontis batensoda. Le paramètre "c" est supérieur à "b". Ceci confirme pour cette espèce la dissymétrie des courbes vers la droite, fait assez fréquemment observé (Durand, 1978).

Cet échantillonnage comparatif senne/FM a présenté quelques déficiences pour le calcul de la sélectivité des FM. La faible efficacité de ces derniers a conduit à une mauvaise représentation de certaines classes de taille, notamment pour les espèces les moins abondantes. Il s'ensuit des mesures de la sélectivité entachées d'une variabilité toujours très grande. Ainsi, si les évolutions du mode de sélectivité, de la hauteur et de l'étendue des gammes de taille ont pu être établies dans leurs grandes lignes en fonction de la taille de maille, l'évolution du degré d'applatissement de la courbe reste inconnu. Malgré ces réserves, les résultats obtenus permettent de constater qu'il est illusoire, pour une espèce donnée, de faire des hypothèses sur la forme des courbes de sélectivité puisque cette dernière est très variable, même pour des espèces qui appartiennent au même genre.

2.3.3 - EXPERIENCES DE NANGOTO

La mare de Nangoto est alimentée par le Chari en période de crue et son peuplement est ainsi renouvelé chaque année. C'est un plan d'eau allongé (400 m), de 55 m de largeur maximale et de 1,8 m de profondeur moyenne, aux berges recouvertes de buissons qui envahissent l'eau sur 1 à 2 m.

Les expériences de Nangoto avaient pour but de compléter les résultats de l'Archipel pour les filets de petites mailles et de préciser quelques points relatifs à l'influence de la morphologie et du comportement des poissons sur l'efficacité des engins, ceci en s'appuyant sur une connaissance précise de la structure du peuplement. C'est pourquoi, en 1978, après diverses pêches expérimentales aux filets maillants (FM 10 à 30), au chalut électrifié et à la senne de rivage, nous avons finalement procédé à un empoisonnement de toute la mare pour inventorier le reliquat de poissons. On a pu ainsi reconstituer l'effectif des populations avant chaque opération de pêche pour en calculer l'efficacité. On notera toutefois que nous n'avons pas tenu compte de la mortalité naturelle, source de biais sur l'estimation des effectifs initiaux ; ce biais n'est pas directement proportionnel à la durée de la pêche car la mortalité s'atténue du fait de l'élimination des ichtyophages au cours des pêches successives.

La mare constitue pour les jeunes poissons un milieu refuge, d'où leur importance dans le peuplement. On a recensé une soixantaine d'espèces, mais seulement trois présentaient une abondance et une gamme de tailles suffisantes pour établir une courbe de sélectivité (Alestes baremoze, Labeo senegalensis et Citharinus citharus). Les résultats de cette expérimentation furent donc limités par l'effectif des espèces disponibles et par les faibles rendements des filets maillants.

Nous exposerons d'abord les caractéristiques de la sélectivité de la senne de rivage dont les captures ont été prises comme référence pour la détermination de la sélectivité des filets de mailles moyennes dans l'Archipel, puis la sélectivité des filets de petites mailles. Nous utiliserons enfin les captures totales de chacune des espèces afin de comparer leurs vulnérabilités respectives aux divers engins en fonction de leur morphologie et de leur comportement.

A/ **Sélectivité de la senne de rivage**

Les traits de senne ont été effectués tous les jours, aux mêmes emplacements et aux mêmes heures, à raison de 3 le matin et 3 en début de nuit, pendant 5 jours consécutifs. La superficie couverte par trois traits atteignait presque la moitié de la mare. Ce protocole peut avoir des répercussions sur les captures dans la mesure où le repeuplement des zones échantillonnées n'a pas le temps de se produire dans l'inter-

valle de temps entre deux traits successifs. L'apprentissage des poissons à l'évitement de la senne est également possible. Ceci a conduit à ne calculer la sélectivité que sur les trois premiers traits de senne, c'est-à-dire sans repêcher sur le même emplacement.

La sélectivité ($S_j = C_j / N_j$) déterminée ici est la sélectivité absolue. Pour chaque classe de taille j, C_j représente les captures de la senne extrapolées à la superficie totale de la mare (facteur x 2.15) et N_j l'effectif de la classe j au moment de la pêche.

Nous avons pu comparer les courbes de sélectivité de Labeo senegalensis et Citharinus citharus et les variations de l'efficacité en fonction du nycthémère et de la densité. Il s'agit de deux espèces benthiques de morphologie très différente. Labeo senegalensis a un corps fusiforme, celui de Citharinus citharus est aplati latéralement.

Labeo senegalensis

Le niveau du palier de la courbe de sélectivité (0.35) est atteint entre 140 et 145 mm (fig. 2-8). La longueur moyenne de sélectivité (cf L_{50} ; fig. 2-4), calculée d'après la technique de Gulland (1969), est égale à 116 mm. D'après la relation longueur-circonférence maximale, cette taille qui correspond à une circonférence maximale de 85 mm, est légèrement supérieure au périmètre de la taille de maille (80 mm).

Au cours de la succession des pêches, on observe une diminution de l'efficacité entre la première et la cinquième pêche, notamment pour les tailles supérieures à la longueur moyenne de sélection (fig. 2-9). Nous en avons déduit un épuisement des zones échantillonnées et un repeuplement faible à partir de la population résiduelle. Ce dernier peut résulter du caractère sédentaire de cette espèce qui se traduit également dans l'absence de migrations nycthémérales car il n'y a pas de variation significative entre l'efficacité des pêches de jour et de nuit, comme nous allons le voir pour Citharinus citharus.

Citharinus citharus

Pour cette espèce, toutes les classes de taille représentées dans la mare étaient très bien recrutées par la senne et, de ce fait, il n'est pas possible de situer l'origine de la courbe de sélectivité ni la taille de sélection moyenne (L_0 et L_{50} ; fig. 2-4).

Le palier de la courbe est atteint entre 110 et 115 mm (fig. 2-10). Pour les pêches nocturnes, son niveau (0.94) est environ 2 à 3 fois supérieur à celui de jour et ce rapport augmente pour les tailles inférieures à la taille de recrutement maximal (L_{100}); il dépasse 3 pour les classes de taille 85-90 mm.

La supériorité de l'efficacité nocturne pourrait être attribuée à une migration nycthémérale de cette espèce, les poissons se réfugiant

le jour dans les herbiers de bordure inaccessibles à la senne. Mais ce comportement paraît peu vraisemblable étant donné l'activité diurne de cette espèce, démontrée par ailleurs (Bénech et Quensière, 1983a). Cette dernière s'accorde, au contraire, avec un comportement d'évasion plus actif de jour, facilité aussi par la vision du filet, ce que tend à montrer l'amplification du rapport d'efficacité nuit/jour avec la diminution de taille, c'est-à-dire avec l'augmentation des possibilités d'échappement. L'importance de la vision sur la capacité d'échappement a été montré chez la carpe en bac expérimental (Hunter et Wisby, 1964).

Bien que Citharinus citharus ait un régime alimentaire benthique, sa répartion spatiale ne semble pas limitée au fond. Cette espèce fréquente aussi la zone pélagique et ce, de façon plus intense que Labeo si l'on en juge d'après sa capturabilité au chalut de surface, double de celle de Labeo senegalensis. Une situation plus pélagique explique une plus grande vulnérabilité à la senne de rivage.

La mobilité de Citharinus doit faciliter le repeuplement des zones échantillonnées car on observe, au cours des pêches successives, une diminution d'efficacité relativement plus faible comparativement à celle de Labeo senegalensis (le rapport entre l'efficacité de la première nuit de pêche et celle de la dernière égale 4.2 contre 15.3 pour L. senegalensis). Toutefois, la baisse de l'efficacité des pêches nocturnes est significativement corrélée avec la diminution de la densité. Dans ce protocole expérimental, on ne peut exclure l'apprentissage d'un comportement d'évitement de l'engin. Beukema et Devos (1974) ont montré que celui-ci apparait dès les premières pêches à la senne de carpes stockées dans des mares.

Ces expériences sur la senne de rivage révèlent des plateaux de sélectivité maximale très différents entre L. senegalensis (0.35) et C. citharus (0.94), espèces diurnes et benthiques de morphologie très différente. La forme haute et aplatie de Citharinus citharus est peu favorable à la fuite à travers la maille. Bien qu'il s'agisse de deux espèces au premier abord comparables du point de vue éthologique, on constate des différences entre leurs capturabilités diurne et nocturne. Elles résulteraient d'une variation nycthémérale de vulnérabilité spécifique de Citharinus citharus. Ainsi, quelle que soit l'heure de pêche, on sous-estimera toujours les Labeo ; en revanche, les Citharinus seront sous-estimés, de jour, de façon comparable et ils seront correctement estimés de nuit.

D'autres caractéristiques comportementales autres que celles que nous connaissons (constitution de bancs par exemple) doivent intervenir dans le processus de capture, créant des capturabilités spécifiques différentes qui donnent lieu à des biais d'estimation de la structure du peuplement ainsi échantillonné, biais variables suivant l'heure

d'échantillonnage.

B/ **Sélectivité des filets maillants**

Les résultats de Nangoto sur la sélectivité des FM en fonction de la taille de maille autorisent une comparaison interspécifique en plus de la comparaison intraspécifique déjà obtenue avec les pêches de l'Archipel car l'estimation de la structure du peuplement fournie par l'empoisonnement, ne présente pas de biais interspécifique comme celle de la senne.

Etant donné le faible rendement des FM, les courbes de sélectivité n'ont pu être établies que pour Labeo senegalensis et Alestes baremoze. La hauteur des courbes de sélectivité demeure constante pour L. senegalensis du FM 12 au FM 20 (fig. 2-12). Pour A. baremoze, ce paramètre est constant pour les FM 10 à 12 puis augmente brusquement à partir du FM 13 et constitue un deuxième palier (fig. 2-13).

La comparaison interspécifique permet de constater que la sélectivité maximale des FM est du même ordre de grandeur pour L. senegalensis et A. baremoze. En revanche, elle est relativement insignifiante pour C. citharus qui n'a pratiquement pas été capturé au FM malgré son abondance dans la mare (tabl. 2-13). Pour ces données relatives à des stades jeunes, une morphologie comparable (L. senegalensis et A. baremoze sont fusiformes) paraît plus déterminante que des comportements similaires (L. senegalensis et C. citharus sont benthiques ; A. baremoze est pélagique) quant à la vulnérabilité d'une espèce au FM. L'importance de la morphologie est confirmée par les expériences de Mohr (1965) qui illustrent l'influence du coefficient de montage sur les captures suivant la morphologie du poisson (fig. 2-14). Dans notre cas, le coefficient de montage adopté pour tous les filets (50%), convient plus particulièrement aux espèces fusiformes du type Labeo ou Alestes. En revanche, ce montage est mal adapté aux poissons applatis latéralement, du type Citharinus ou Tilapia, eux aussi très peu vulnérables au FM.

Outre la morphologie, le comportement intervient également comme nous allons le voir en comparant la vulnérabilité des différentes espèces.

C/ **Vulnérabilité de différentes espèces aux engins utilisés**

_ Les Synodontis :

Quatre espèces de Synodontis présentaient une abondance comparable. Leurs différences de vulnérabilité nous paraissent intéressantes à rapporter car elles illustrent comment, à l'intérieur du même genre, donc malgré des morphologies très proches, la diversité comportementale peut affecter la sélectivité des engins de pêche, que ceux-ci soient actifs (senne, chaluts) ou passifs (FM) (tabl. 2-12).

Brachysynodontis batensoda et Hemisynodontis membranaceus sont des poissons à tendance pélagique, Synodontis schall et S. nigrita ont une tendance benthique. Ces deux comportements différents sont confirmés dans les captures des engins de pêche actifs dont la zone d'action de pêche peut être précisée. Les espèces benthiques sont absentes des captures du chalut de surface et sont peu capturables à la senne. La situation benthique doit faciliter l'évitement de la senne par la fuite entre le fond et la ralingue inférieure ou par un enfouissement temporaire dans la vase. La capture des filets maillants répond à une logique différente de celle des captures de la senne car Hemisynodontis membranaceus et Synodontis nigrita ont chacun une vulnérabilité égale à environ la moitié de celle de son homologue pélagique ou benthique.

On pourrait invoquer un rythme d'activité différent, une espèce diurne ayant une probabilité de rencontre du filet -posé essentiellement de nuit- inférieure à celle d'une espèce nocturne. Synodontis nigrita est effectivement diurne alors que S. schall est nocturne ; en revanche, Hemisynodontis membranaceus est plus nocturne que Brachysynodontis batensoda (Bénech et Quensière 1983a) et cette explication ne convient pas pour elles.

Pour les poissons américains, Carlander (1953) a distingué trois catégories d'espèces suivant leur période préférentielle de capture par les FM : les espèces plus actives de jour, plus actives de nuit et enfin celles actives à la fois de jour et de nuit. Ayant montré l'existence d'un rythme d'activité bien marqué chez les jeunes poissons des espèces concernées dans cette expérimentation (Bénech et Quensière, 1983a), on pouvait s'attendre à une dichotomie entre les espèces de jour et de nuit quant à leur vulnérabilité pour un engin passif nocturne dont les captures reposent sur l'activité des poissons. Mais cela n'est pas toujours le cas comme nous venons de le voir. Certaines espèces sont plus mobiles que d'autres et il faudrait aussi tenir compte de ces différences spécifiques qu'on ignore. En outre, si les espèces diurnes sont plus actives de jour, elles sont aussi plus aptes à éviter un filet grâce à une visibilité accrue et parfois un comportement en banc. En effet, d'après Marshall (1971), les groupes de poissons semblent apprendre plus vite et possèder plus de mémoire que les individus isolés de la même espèce et il est possible de considérer le banc comme une sorte de super-organisme pourvu de nombreux systèmes d'organes sensoriels. Notre hypothèse s'accorde avec les très faibles rendements des pêches de jour qui, de ce fait, avaient été abandonnées. De nuit, la visibilité s'atténue, le banc se dissocie et, malgré une activité réduite, chaque individu diurne pourrait devenir plus vulnérable du fait d'une capacité d'évitement moins grande.

- **Les prédateurs ichtyophages :**

Au bout de 30 nuits de pêche, la proportion de chaque espèce capturée par la batterie de filets maillants, varie considérablement (tabl. 2-13). L'efficacité de cet ensemble de pêches passe de moins de 1% pour les Tilapia à plus de 70% pour Ichthyborus. D'une façon générale, on remarque que les prédateurs sont les plus vulnérables, quel que soit leur rythme d'activité ou leurs affinités écologiques. Il n'est pas rare de trouver dans les filets des poissons portant les marques de l'attaque de leurs congénères ichtyophages ; il est bien évident que l'agitation des poissons pris dans les filets attire tous les prédateurs qui trouvent là des proies faciles.

Pour le genre Hydrocynus on note une différence suivant l'espèce : 29.3% de capturés pour H. forskalii contre 9% pour H. brevis. Leurs modes de chasse pourraient être différents.

L'action prédatrice des Clarias anguillaris sur les poissons maillés donne lieu à un mode de capture original : le prédateur avale tout à la fois sa proie et le filet ! Après le maillage et l'emmêlement, c'est le troisième type de capture que nous avons identifié pour les filets maillants.

Ces exemples prédateur-proie illustrent un aspect de l'influence de la composition du peuplement sur les captures des filets maillants. Cette influence peut être assez complexe. Ainsi, dans le cas de la mare de Nangoto, au début de la série des pêches aux FM, les nombreux prédateurs pouvaient affoler les autres espèces et les conduire à se mailler. En fin de saison de pêche, la moitié des prédateurs ayant été capturée, leur intervention serait atténuée et pourrait entraîner une diminution des prises. D'une façon générale, la probabilité de capture d'une espèce pour une composition de peuplement donnée, ne devrait pas être forcément la même dans une autre configuration ichtyologique.

Les captures de toute la batterie permettent de faire quelques remarques quant aux biais sur la structure du peuplement établie d'après les captures des filets maillants. Si l'on considère les 14 espèces les plus abondantes (au moins 1% de l'effectif total) qui constituent près de 80% du peuplement de la mare, on constate une sous-estimation très importante de la proportion des Sarotherodon galilaeus et S. niloticus (respectivement 95 et 18 fois moins). On note une sous-estimation moindre (5.8 fois) pour Alestes dentex et une surestimation de 8.4 fois pour Ichthyborus besse et de 10.4 fois pour Lates niloticus. Pour les 9 autres espèces, la sur- ou la sous-estimation varie entre 1 et 2 fois. On montre ainsi l'importance du biais qu'on peut faire en se basant sur les captures des filets maillants pour déterminer l'importance respective des différentes catégories trophiques dans un peuplement. Lauzanne (1976) qui a procédé ainsi, fut quelque peu désemparé en constatant que les ichtyophages constituaient 64% de

l'ichtyomasse dans les Eaux Libres du Sud-Est.

- **Influence de l'apprentissage :**

Comme nous l'avons déjà signalé pour la senne, la vulnérabilité des poissons à un engin peut aussi dépendre d'un apprentissage leur permettant d'éviter l'action pêchante de l'engin. Ce facteur n'est certainement pas négligeable dans l'expérience de Nangoto du fait de la dimension réduite de la mare et de l'effort de pêche constant relativement important qui fut appliqué pendant 30 nuits consécutives. D'ailleurs, dans le but d'atténuer cet effet et pour éviter la baisse subséquente du rendement des FM, le plan de pose fut changé chaque nuit, chacun des 12 FM utilisés étant affecté chaque soir par tirage au sort à l'un des 27 emplacements fixés pour toute la période de pêche. D'après l'évolution de l'efficacité de la batterie au cours de 30 nuits de pêche (fig. 2-15) et en comparant l'efficacité des trois premières et des trois dernières nuits (qui correspondent à une même phase lunaire tabl. 2-14), on constate qu'un apprentissage s'est effectivement développé, mais de façon différente suivant les espèces.

Les prédateurs paraissent généralement très vulnérables lorsqu'on considère les 30 nuits de pêche, l'évolution temporelle de la vulnérabilité pêche après pêche présente deux schémas différents (fig. 2-15) :
- Pour Lates niloticus, l'efficacité élevée le premier jour, demeure ensuite stationnaire pendant 20 jours.
- Pour Ichthyborus et Schilbe, l'efficacité décroît très rapidement en quelques pêches.

Les espèces non prédatrices, moins vulnérables aux FM, ne présentent pas de tendances aussi nettes :
- Pour Alestes baremoze et Alestes nurse, on observe une diminution rapide de l'efficacité
- Pour Citharinus citharus et Synodontis schall, au contraire, l'efficacité est plus ou moins uniforme, sans valeurs élevées les premiers jours.
- Pour Labeo senegalensis, on remarque deux pics distants d'une demi-période lunaire.
- Enfin pour Brachysynodontis batensoda, on note une légère tendance à l'accroissement de l'efficacité (r=0.51).

On constate encore une fois la diversité des cas spécifiques résultant de comportements et d'aptitudes différentes envers les filets maillants, ce que tendent à confirmer les expériencesde Coble et al. (1985) montrant l'existence d'un apprentissage plus ou moins rapide à se développer suivant les espèces de poissons. Si une décroissance de la vunérabilité parait logique en invoquant un apprentissage progressif, la constance de l'efficacité ou même son augmentation au cours des premiers jours paraissent plus surprenantes. Comme on le supposait

précédemment la raréfaction des espèces les mieux capturées les premiers jours pourrait "libérer" les filets et les rendre plus disponibles pour les autres espèces.

Les résultats de Nangoto confirment les tendances mises en évidence par la comparaison senne/FM de l'Archipel ainsi que certaines connaissances empiriques sur la sélectivité des FM acquises au cours des nombreuses pêches réalisées avec ces engins dans le Bassin Tchadien. La sélectivité des FM varie non seulement entre espèces mais également entre écophases d'une même espèce. La variation non uniforme de la hauteur des courbes de sélectivité se retrouve dans les deux expérimentations. Elle complique la détermination de la sélectivité en montrant l'impossibilité de rattacher son évolution en fonction de la taille de maille à un paramètre simple comme la longueur du poisson (sauf peut-être cas particulier ; Rudstam et al. 1984). Ceci s'accorde avec l'influence primordiale du comportement du poisson qui évolue généralement de façon discrète au cours de son cycle biologique et non de façon continue à la manière d'un caractère quantitatif relié à la croissance.

La forme des courbes de sélectivité des FM est très variable, même pour des espèces qui appartiennent au même genre. En fait il n'y aurait pas une mais des logiques d'évolution des courbes de sélectivité en fonction de la taille de maille. Les études de sélectivité se heurtent à la méconnaissance de la biologie et de l'éthologie des espèces qui jouent un rôle fondamental pour la compréhension de ce phénomène complexe.

2.4 - PLANS D'ECHANTILLONNAGE ET TRAITEMENT DES DONNEES

2.4.1 - STATIONS ET PERIODES D'ECHANTILLONNAGE

Nous avons rassemblé sur la figure 2-1 les diverses stations - ou les régions - prospectées, ainsi que les périodes d'observation entre 1966 et 1979. La répartition des observations dans le temps est fort inégale, ceci tient tout à la fois des objectifs initiaux plutôt orientés vers l'étude bio-écologique d'espèces choisies, des moyens relativement modestes pour l'ampleur du programme et enfin, de l'évolution des milieux aquatiques avec la sécheresse rendant primordiales la récolte de données multispécifiques dans le lac et les zones inondées.

Entre 1966 et 1970, les préoccupations sont principalement d'acquérir des données biologiques. Cinq stations principales ont été visitées plus ou moins régulièrement : Bol dans l'Archipel du Sud-Est, Djimtilo dans le Delta du Chari, à 17 km du lac Tchad, Maïlao et Logone-Gana sises respectivement sur le Chari et le Logone, à 60 km environ du confluent de N'Djaména, enfin Daga sur l'El Beïd en 1968/69 (fig. 2-1).

Les années 1971-72 constituent une seconde phase dans la récolte des données. L'essentiel des données biologiques ayant été recueilli, les stations du réseau fluvial moyen ont été abandonnées. En revanche, on a installé des équipes de pêche permanentes dans le Delta à Djimtilo et dans l'Archipel Sud-Est à Lafia, de façon à avoir un échantillonnage continu pendant une période assez longue pour préciser l'influence saisonnière sur les phénomènes biologiques et les interrelations lac-fleuve.

En 1972, l'accélération de la baisse du lac devait conduire à une interruption de l'activité des équipes permanentes. On continua cependant à visiter régulièrement l'Archipel Sud-Est (Bol-Bérim) et le Delta (Hadidé) ainsi que les Eaux libres du Sud-Est. Cette troisième phase (1973-79) est caractérisée par la surveillance de l'évolution de la cuvette nord pendant l'assèchement, en particulier à Kindjéria de 1973 à 1975 et par la reprise des pêches dans l'El Beïd, à Daga de 1974 à 1979 (fig. 2-1). De 1976 à 1977 une équipe permanente a pêché à Hadidé afin de comparer les passages de migrateurs en période de Petit Tchad à ceux observés avant la sécheresse en fin de Tchad Normal (1971-72).

En dehors de ces données de base, des prospections ont été effectuées le long de la bordure camerounaise de la cuvette sud en 1968-69, dans les Eaux Libres du Sud-Est en 1970 ainsi qu'au confluent de N'Djaména, dans les zones inondées et leurs annexes (en particulier le Logomatia de 1977 à 1979) et dans l'ensemble de la cuvette nord en février 1970. Rappelons pour terminer, que la bordure occidentale de la cuvette nord a été étudiée par J. Hopson de 1967 à 1969 à partir de la

station de Malamfatori, en complétant des observations effectuées par A. J. Hopson (1964, 1968) (fig. 2-1).

2.4.2- REFLEXION SUR L'ECHANTILLONNAGE ET L'INFORMATION OBTENUE AVEC LES FILETS MAILLANTS

Les plans d'échantillonnage mis au point répondent aux objectifs des trois thèmes de recherche généraux abordés au cours de cette longue période de travaux ichtyologiques dans le système fluvio-lacustre tchadien : la bio-écologie des espèces, les peuplements ichtyologiques et les pêcheries. Nous traiterons ici de l'échantillonnage relatif aux deux premiers thèmes.

La stratégie de recherche adoptée pourrait être qualifiée d'adaptative en ce sens qu'il fut inévitable de se soumettre aux conséquences des aléas climatiques en essayant d'en tirer le meilleur parti. C'est pourquoi des objectifs privilégiés à certaines périodes passent ensuite au second plan ou furent reformulés pour tenir compte de l'évolution du système fluvio-lacustre. Dans la première période dite de Tchad Normal, les recherches entreprises portent sur les caractéristiques d'un système stable à l'échelle annuelle, de sa zonation spatiale et de ses variations saisonnières. Ensuite, les recherches furent orientées vers l'étude de la dynamique annuelle du système.

Notre participation aux opérations d'échantillonnage débute en 1972, au moment de cette transition. Les objectifs demeurant étroitement imbriqués malgré les inflexions des programmes, l'échantillonnage est resté basé sur la mise en oeuvre des mêmes engins assurant une continuité technique permettant ainsi de se référer aux données recueillies au cours des six années précédentes.

En dehors des moyens de pêche utilisés, les plans d'échantillonnage ont conservé pour l'ensemble de la période d'étude, une conception logistique commune. Elle procède d'un prémodèle du système issu des études antérieures des hydrologues de l'ORSTOM et de celles de Blache en ichtyologie qui avaient défini les grands traits de l'originalité du Bassin Tchadien. Ce prémodèle présentait le système comme un assemblage de sous-ensembles aquatiques variables, hétérogènes mais interdépendants, bien exploités par un peuplement ichtyologique diversifié, soumis à une pêche organisée et riche en engins et traditions halieutiques adaptés à l'écologie des poissons. Aussi, malgré son étendue, le système devait-il être appréhendé dans son intégralité pour prendre en compte cette interdépendance. C'est pourquoi l'échantillonnage des poissons a, autant que possible, toujours été mené en parallèle dans le lac et le réseau fluvial. Par ailleurs, l'intégration étroite des activités halieutiques aux caractéristiques de l'écosystème nous ont

conduit à les prendre en considération en tant que potentiel exploitable pour l'échantillonnage et la compréhension du milieu.

Une capture est la résultante de la confrontation entre une stratégie de pêche liée à l'emploi d'un engin et le comportement du poisson. Nous venons de voir (§ 2.3) qu'il était impossible d'établir des lois générales de la sélectivité vu les particularités spécifiques qui interviennent. Il paraît d'ailleurs très hypothétique d'arriver à une utilisation valable d'une courbe de sélectivité car, lorsqu'elle s'écarte de la réalité (simplifications ou hypothèses erronées par exemple), même pour de faibles variations, des biais importants peuvent découler de son utilisation, par exemple pour l'estimation d'un paramètre démographique tel que le coefficient de mortalité . C'est ce qui ressort de l'analyse effectuée par Cury (1983) d'après des simulations fournissant des données biaisées par l'utilisation d'une courbe de sélectivité entachée d'erreur.

Il paraît donc utopique de tenter de corriger les biais d'échantillonnage intra ou interspécifiques résultant de la sélectivité des filets maillants. Nous sommes donc contraints de les accepter et de concevoir un protocole d'échantillonnage susceptible de les minimiser et surtout d'éviter de les faire varier. Il s'agit d'obtenir les échantillons les plus comparables car systématiquement biaisés de la même manière. D'un point de vue théorique et d'un point de vue pratique, les FM remplissent le compromis le plus acceptable.

On remarquera que plus un engin est actif, plus on a de possibilités de l'utiliser différemment - de façon consciente ou non - et d'introduire ainsi de nouveaux biais parfois insoupçonnés. L'emploi d'un engin passif tel que le filet maillant est donc recommandable car la reproductibilité des conditions de pêche est facilitée.

Un autre garant de la reproductibilité des conditions de pêche réside dans le choix de stations d'échantillonnage fixes et la constance du protocole de pêche qui minimisent la variabilité des conditions de capture. Ceci implique l'étude d'évolutions temporelles plutôt qu'une étude spatiale réalisée à différentes périodes. Il est bien évident que des milieux aussi différents que le fleuve, les eaux libres et l'archipel du lac ne réalisent pas les mêmes conditions correspondant aux mêmes biais d'échantillonnage et ne sont pas comparables. Nous avons déjà présenté les caractéristiques d'utilisation des FM et, dans chaque station, nous nous sommes attachés à toujours les conserver aussi constantes que possibles.

Dans une même station, nous avons cependant été contraints de subir l'évolution du milieu qui devait modifier les conditions d'échantillonnage au cours des séries chronologiques de pêches lacustres dans la cuvette nord et l'Archipel Sud-Est au cours de la transformation

lacustre de Tchad Normal en Petit Tchad.

L'évènement essentiel est l'amincissement de la couche d'eau . Les FM d'une hauteur en pêche fixe (3 m environ) montés pour pêcher en surface, ont progressivement atteint les couches d'eau profondes, puis la nappe s'est affaissée sur le fond formant un "accordéon" de plus en plus important favorable à la capture des espèces benthiques par emmêlement. La stratégie de pêche adoptée utilisant une batterie de filets maillants pêchant en surface a donc fourni un effort de pêche qualitativement constant pour les espèces pélagiques, quel que soit l'évolution du milieu ; par contre, les espèces benthiques ont été soumises à un effort de pêche soit nul lorsque la partie inférieure du FM n'atteignait pas le fond, soit qualitativement différent selon le rapport entre la hauteur d'eau et la hauteur de la nappe des FM. Nous avons dû apprécier l'influence de ces changements lors de notre étude de l'évolution des peuplements de la Cuvette Nord ou de l'Archipel Sud-Est, régions les plus touchées par les variations annuelles du niveau d'eau.

2.4.3 - TRAITEMENT DES DONNEES

A la suite de chaque opération de pêche, le nombre et le poids des poissons capturés étaient systématiquement enregistrés espèce par espèce sur un cahier de terrain. Il est arrivé cependant que cette information soit tronquée dans le cas de difficultés de terrain (absence de pesée par exemple) ou de détermination imprécise (cas des Tilapia sp., Clarias sp., Petrocephalus sp.). Ces données de base étaient en général complétées par les distributions des fréquences des tailles de chaque espèce et par des données individuelles (longueur, poids, sexe, état de maturation des gonades). Cependant, l'étude de certaines espèces ayant été l'objectif privilégié de certaines périodes, l'information recueillie se trouve parfois quasiment limitée à ces espèces cible, d'où une répartition assez hétérogène des données individuelles concernant une espèce donnée, au cours de la période d'étude. Ceci nous a conduit - notamment pour traiter la reproduction d'espèces mal échantillonnées - à devoir regrouper plusieurs années pour obtenir un cycle saisonnier complet pour chacune des grandes périodes lacustres : Tchad Normal, Assèchement et Petit Tchad (cf chap. 6).

Les méthodes utilisées pour traiter nos données peuvent paraître assez disparates et pour le comprendre il convient de rappeler ici qu'en une quinzaine d'années nous avons vécu une véritable mutation dans les moyens de traitement des données. Les calculateurs sont passés de la machine mécanique à l'ordinateur, les méthodes statistiques classiques et leurs astuces pour alléger les calculs "manuels" ont été supplantées par les méthodes d'analyses multivariables vulgarisées

grâce au développement de l'informatique. Le traitement des données a d'abord été conçu dans le contexte du calcul à la main qui, à l'usage, devait révéler ses faiblesses (lenteur, erreurs fréquentes) et ses insuffisances, chaque dépouillement des données de base inscrites sur les cahiers de terrain étant une opération longue et fastidieuse pour un résultat très spécifique (Bénech 1974, 1975b). Cela, joint au volume des données acquises et à la perspective de son augmentation avec l'entreprise du suivi des peuplements sur l'ensemble du lac, imposa le recours à l'informatisation. Cette opération pilote dans notre spécialité fut réalisée à partir de 1976 avec de nombreuses difficultés car, à celles du noviciat, s'ajoutèrent celles de la saisie non standardisable des données anciennes, sans parler des problèmes locaux (pannes d'ordinateur, guerre civile ...).

Nous tenons à souligner le soin que nous avons apporté à la vérification des données saisies. Les données aberrantes ont été recherchées par de multiples programmes de détection d'erreur puis corrigées avant de lancer une quelconque exploitation "aveugle" sur ordinateur. Nous devions finalement obtenir laborieusement deux fichiers propres, l'un comprenant les données individuelles de 168000 poissons, l'autre la description espèce par espèce des captures de plus de 10000 pêches. La structure classique du fichier de données biologiques individuelles a permis une exploitation directe par le logiciel SPSS (Statistical Package for the Social Sciences ; Nie et al., 1975), tandis que le second fichier (compositions des captures et structure en taille des populations) a demandé des programmes d'exploitation particuliers que nous avons dû réaliser nous-mêmes.

Nous ne dirons que peu de choses de l'exploitation des données biologiques individuelles. Nous n'avons utilisé que les statistiques classiques (moyenne, variance, régression...) et des manipulations de fichiers (tri à plat, tri croisé) courantes dans tous les logiciels. Toutefois, nous préciserons que ces traitements ont été précédés de dépouillements préliminaires dans lesquels nous avons fait appel aux techniques d'analyse des données, telles que les analyses factorielles et les classifications (Jambu et Lebeaux, 1978) ; elles nous ont aidés à dégager des tendances , des regroupements d'espèces et à effectuer des choix pour une analyse plus approfondie. Cette exploitation constitue la base de l'étude consacrée à la reproduction (chap. 6).

L'étude des peuplements illustre mieux les différentes étapes de l'évolution du traitement des données et l'utilisation progressive de toute l'information disponible notamment dans le passage du niveau qualitatif au niveau quantitatif. Les premiers résultats sur l'évolution des peuplements sont issus d'une exploitation qualitative imposée par les moyens de calcul limités dont nous disposions au Tchad (Bénech

1975a), mais également voulue du fait de notre ignorance concernant la sélectivité des filets maillants et l'incertitude dans laquelle nous nous trouvions pour interprêter certaines variations d'abondance.

Nos travaux d'exploitation des données ont donc commencé par le traitement de tableaux de présence-absence. Nous avons utilisé les coefficients de corrélation de point pour obtenir rapidement une matrice de similitude pouvant fournir les grands traits de l'évolution des peuplements :

$$\Phi = ad - bc \;/\; (a+b)\,(a+c)\,(b+d)\,(c+d)$$

a : nombre d'espèces présentes dans les deux relevés
b : " " seulement dans le premier relevé
c : " " " deuxième relevé
d : " absentes dans les deux relevés

La matrice "Q" ainsi réalisée a été interprétée par la méthode des polygones inscrits. Puis les affinités entre les différentes espèces ont été examinées par l'analyse d'une matrice "R".

Comme nous le verrons plus loin, cette méthode de traitement devait s'avérer suffisante pour une description schématique de l'évolution bien typée du peuplement de l'Archipel Sud-Est (cf chap. 4).

Après la saisie informatique des données, et nos expérimentations sur la sélectivité des filets maillants, nous avons fait appel aux méthodes d'analyse multivariable pour préciser l'évolution des peuplements en utilisant l'information contenue dans les variations d'abondance des captures. Nos tableaux de données comprenant beaucoup de valeurs nulles, il était préférable de ne pas utiliser l'Analyse en Composantes Principales pour éviter des covariances fallacieuses. Nous nous sommes tournés vers l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) dont l'intérêt réside en outre dans la projection avantageuse des lignes et des colonnes d'un tableau dans un même plan d'axes d'inertie.

D'abord décrite pour des tableaux de contingence, l'AFC a été appliquée à d'autres tableaux de données et une justification en est présentée par Benzécri et al. (1973). Il faut s'assurer que les éléments du tableaux sont dimensionnellement homogènes (dans les mêmes unités pour qu'on puisse les additionner) et positifs pour qu'ils soient transformables en probabilités (Legendre et Legendre, 1979). Les tableaux d'abondance d'espèces ont ces caractéristiques et il est possible d'analyser les données brutes. Cependant, il est souvent heuristique de passer par un codage en classes d'abondance. Cet aspect de l'intérêt du recodage des données est plus particulièrement développé dans le traitement de pêches de l'El Beïd (cf § 7.1.5).

Les analyses factorielles permettent de représenter une évolution sous la forme d'un continuum. Mais la description peut être facilitée par une vision plus tranchée et on a alors besoin de définir des

périodes et des groupements d'espèces caractéristiques de celles-ci. C'est dans ce but que nous avons utilisé la Classification ascendante hiérarchique (CAH) basée sur la distance du X^2 et du critère de maximisation du moment centré d'ordre deux (Jambu et Lebeaux, 1978).

Nos prélèvements présentent un ordre chronologique et lorsque l'intervalle de temps est constant, il est avantageux d'utiliser le lien temporel pour obtenir, par la technique du lissage, une plus grande clarté des évolutions. Lorsque cela fut possible (données du Delta du Chari 1976/77 cf § 4.4 et de l'El Beid cf chap. 7), un lissage préalable des données nous a permis de dégager des structures plus nettes à l'aide de l'AFC et de la CAH.

Les méthodes statistiques habituellement appliquées pour le traitement des séries chronologiques (corrélogrammes, périodogrammes...) n'ont pu être utilisées car de telles méthodes nécessitent de longues séries dont nous ne disposions pas et qu'en outre les phénomènes périodiques étaient limités à une portion de la série (cf chap. 7).

L'interprétation de l'évolution écologique d'un peuplement peut également être éclairée par les modifications de la structure de sa composition spécifique. D'après Daget (1976), les indices de diversité spécifique relatifs à des échantillons tirés d'un même peuplement et échelonnés dans le temps reflètent les modifications de la structure du peuplement et permettent de suivre globalement l'évolution de ce peuplement. L'utilisation conjointe d'un indice de diversité et de la CAH a facilité la compréhension de l'évolution du peuplement de l'Archipel Sud-Est (cf chap. 4).

L'indice de diversité spécifique utilisé (Indice de Shannon) est tiré de la théorie de l'information proposée par Shannon et Weaver (1948) :

$$H' = -\sum_{i=1}^{n} p_i \log_2 p_i$$

où p_i est la probabilité de capture de l'espèce i dans le peuplement.

On utilise les fréquences relatives observées dans les échantillons:

$$p_i = q_i/Q$$

avec q_i = abondance de l'espèce
et Q = abondance totale de l'échantillon ; $Q = \sum_{i=1}^{n} q_i$).

H' est exprimée en bits/individu. Si n représente le nombre d'espèces, la diversité maximale (H'max) est égale à $\log_2 n$. On mesure la régularité par le rapport de la diversité réelle H' à la diversité maximale H'max :

$$R=H'/H'max \qquad \text{d'où} \qquad H'=R.H'max=R.\log_2 n$$

On met ainsi en évidence que la diversité est constituée du nombre d'espèces n et de la régularité de leur distribution de fréquence - c'est à dire l'"evenness" des anglo-saxons. Le terme "régularité" proposé par Legendre et Legendre (1979) sera préféré à celui d'équitabilité qui se réfère à la régularité d'une distribution standard théorique, celle de McArthur (Dessier, 1979 p. 217)-.

Les diagrammes Rang-Fréquence abordent la structure d'un peuplement de façon plus analytique. Cela consiste à ranger les espèces par abondance décroissante puis à porter sur un diagramme en ordonnées les logarithmes des fréquences et en abscisses les rangs croissants qu'elles occupent dans la séquence, avec une échelle logarithmique.

Ces diagrammes rangs-fréquences peuvent être utilisés empiriquement en tant qu'éléments de comparaison de plusieurs échantillons, ou en référence à des modèles de distributions théoriques. Nous les avons utilisés de façon empirique suivant les indications fournies par Frontier (1985) sur les relations entre la forme des profils rangs-fréquences et les caractéristiques écologiques auxquelles est soumis le peuplement.

CONCLUSION

Dès les premiers échantillonnages destinés à l'étude de la biologie des espèces, les filets maillants furent appréciés pour la facilité de leur mise en oeuvre et la polyvalence de leur emploi en fonction du milieu. D'abord limitée à quelques filets, la batterie fut rapidement complétée par des tailles de maille intermédiaires permettant de capturer toute la gamme des tailles de la plupart des espèces présentes dans le Bassin. La batterie de FM s'imposait ainsi en tant que principal outil d'échantillonnage multispécifique et fournissait une imposante masse de données sur les communautés ichtyologiques. Les insuffisances des FM apparurent lorsque l'orientation des programmes contraignit à obtenir des données quantitatives et non plus seulement qualitatives. Il s'ensuivit des essais de mise au point d'engins d'échantillonnage quantitatif non sélectifs. Les chaluts électrifiés s'avérèrent performants dans les milieux dépourvus de végétation, tout en demeurant relativement délicats à mettre en oeuvre.

Pour suivre l'évolution des peuplements de poissons sur l'ensemble du lac Tchad en voie d'assèchement, l'emploi des filets maillants s'avérait le plus judicieux d'un point de vue pratique, car il était impensable d'échantillonner autrement sur une telle étendue géographique avec les moyens mis à notre disposition. En outre, les données déjà acquises avec ces engins devaient servir de base de référence.

L'usage des filets maillants dans des conditions bien standardisées constituait un échantillonnage semi-quantitatif suffisant pour réaliser notre objectif. Il convenait toutefois de cerner les caractéristiques de cet engin hautement sélectif, de préciser des possibilités de biais d'échantillonnage parfois insoupçonnées afin d'apprécier les effets de conditions de pêche différentes dans les milieux fortement transformés par la sécheresse. Cela nous a conduits à développer une étude de la sélectivité de ces engins, étude qui se justifie aussi par l'intérêt général qu'elle présente de par l'utilisation très répandue des filets maillants.

L'échantillonnage à l'aide des filets maillants étant intrinsèquement fortement biaisé, on peut s'interroger sur la pertinence de l'information ainsi recueillie. Quelle est par exemple la signification écologique d'un indice de diversité spécifique calculé à partir d'un échantillon, sous-ensemble plus ou moins artificiel d'une biocénose, dans lequel certaines espèces ont de plus été regroupées ? Pour ce dernier point, Frontier (1983, p. 423) remarque que ce sont essentiellement les variations de l'indice qui sont prises en compte pour repérer les phases de l'évolution d'un écosystème et ce qui importe le plus

c'est que la définition du descripteur ne varie pas, quitte à tolérer une certaine marge dans la définition des unités de description. Quant à la sélection due à l'engin d'échantillonnage, il s'agit souvent d'un groupe d'espèces apparentées qui, face aux particularités du biotope, ont des problèmes voisins et y répondent par une variété de solutions que traduit précisément la diversité spécifique du groupe. L'étude de la diversité se justifie sur un groupe d'organismes taxonomiquement et écologiquement délimité comme celui des poissons.

Ces derniers commentaires nous permettent de préciser la notion recouverte par le terme "peuplement" largement employé dans tout ce mémoire et pour lequel il existe plusieurs acceptions dans la littérature. Pour Elkaim (1984), il reste un terme ambigu qui doit être précisé dans son contexte, à l'exception du cas où il est défini comme un ensemble d'espèces du même taxon, constituant un niveau d'organisation intermédiaire entre biocénose et population (Lamotte et Bourlière, 1978). Dans ce dernier cas, lorsque le peuplement exploite le même type de ressources, le terme de guilde semble plus approprié (Root, 1967). Le peuplement, considéré ici comme une image de la biocénose obtenue par le canal d'un engin d'échantillonnage particulier dans un cadre espace-temps limité, peut paraître bien artificiel mais résulte cependant de phénomènes relationnels qui constituent la trame de la réalité écologique de la communauté de poissons. Les captures de chaque FM fournissent autant de prises de vue particulières, à des échelles différentes, en en faisant varier la fenêtre, c'est-à-dire en allongeant ou en rétrécissant la période d'échantillonnage qui constituera le prélèvement. C'est pourquoi, dans l'analyse des données, nous avons procédé à la fois par regroupement et par découpage, tant dans le cadre temporel que dans le domaine des tailles de maille de la batterie utilisée, pour tenter d'obtenir ainsi des informations à des niveaux de structuration différents.

CHAPITRE 3 - LES PEUPLEMENTS DANS LE CONTEXTE D'UN LAC TCHAD " NORMAL " PERIODE 1966 - 1971

Malgré l'abaissement progressif de son plan d'eau entre 1966 et 1971, le lac conserve une organisation générale sensiblement constante tout au long de cette période. Au plan ichtyologique, l'analyse de nombreux relevés effectués sur l'ensemble du lac a permis de mettre en évidence une répartition des espèces entre les différents types de biotope composant l'écosystème lacustre, ainsi qu'une relative stabilité inter-annuelle de cette répartition.

La nature des données et le détail des traitements ayant permis d'aboutir à ces conclusions, déjà exposés à plusieurs reprises (Durand, 1973 a et b ; Carmouze et al., 1972 ; Bénech et al., 1983), ne seront pas détaillés ici. Nous nous limiterons à rappeler les principales conclusions de ces travaux afin de dresser un bilan de la situation ichtyologique du Bassin en période de Tchad Normal. Bilan destiné à faire mieux apparaître les diverses conséquences de la sécheresse sur la structure et la diversité des peuplements.

Nous décrirons d'abord la répartition des principales espèces en passant en revue séparément les deux cuvettes lacustres, les fleuves et leurs annexes temporaires. Nous examinerons ensuite, d'une façon globale, les grands types de peuplements lacustres, leur richesse et leurs liens avec le système fluvial.

Il convient de préciser ici que, dans la suite du texte, nous appelerons "peuplement" l'image plus ou moins déformée par l'échantillonnage d'un ensemble de poissons susceptibles d'être échantillonnés en un milieu particulier, à un instant donné. Il s'agit donc d'un descripteur d'une réalité écologique que l'on cherche à cerner et non pas de cette réalité comme le sous-entend la notion de communauté.

3.1 - LE LAC

Les données permettant la comparaison d'échantillons multispécifiques ont été obtenues, pour l'essentiel, à l'aide de batteries de filets maillants expérimentaux. Trente stations distinctes ont été visitées, peu ou prou, entre 1966 et 1971. Elles sont situées sur la carte de la figure 3-1. Des observations complémentaires ont été faites dans l'Archipel Sud-Est à l'aide de la senne de rivage (1966-71) et d'empoisonnements à la roténone (1965-67). La description générale qui va être faite ne tient pas compte des espèces rares ou accidentelles ; seules ont été retenues les espèces habituellement recensées dans les pêches ; elles constituent l'essentiel de la biomasse.

3.1.1 - REPARTITION DES PRINCIPALES ESPECES EN CUVETTE SUD

En période de Tchad Normal, on distingue trois grands types de peuplements correspondant respectivement aux trois grands types de "paysages" rencontrés dans la cuvette sud, à savoir : l'Archipel, les eaux libres et la portion méridionale de la cuvette (cf § 1.3.1).

3.1.1.1 - Espèces caractéristiques

A/ **Région Sud**

Trois espèces n'ont été pêchées que dans cette région, exclusivement : Ichthyborus besse, Siluranodon auritus et Polypterus senegalus. On peut aussi noter que Tetraodon fahaka n'a été communément trouvée que dans cette région ainsi que les jeunes Schilbe uranoscopus et Hyperopisus bebe. A l'inverse, les adultes de cette dernière espèce étaient très rares dans cette région ainsi que trois espèces qui n'ont été rencontrées qu'occasionnellement : Bagrus bayad, Citharinus citharus et Hemisynodontis membranaceus.

A/ **Eaux Libres**

Pendant la période " Tchad Normal " il ne semble pas y avoir d'espèces que l'on puisse associer exclusivement aux eaux libres ; cependant trois espèces semblaient fréquenter plutôt cette zone : Labeo coubie, Citharinus distichodoïdes et Synodontis clarias.

On notera également l'importance des Hemisynodontis membranaceus de grande taille. Enfin, une espèce de petite taille, Alestes dageti peut figurer ici : bien qu'elle ait été rencontrée occasionnellement dans les autres régions, ce Characidae zooplanctophage était surtout abondant dans les eaux libres ainsi que l'attestaient les contenus stomacaux de prédateurs (Lauzanne 1977).

Les espèces absentes des Eaux Libres sont en revanche plus nombreuses : les Cichlidae, Oreochromis niloticus, Sarotherodon aureus, S. galilaeus et Tilapia zillii, très communes dans toutes les régions d'Archipel et d'herbiers (pêches à la senne de rivages et pêches au poison) ainsi qu'un autre Cichlidae de petite taille, Haplochromis bloyeti, dominant dans tous les herbiers de la cuvette sud et dans les estomacs de Lates (Lauzanne 1977).

Huit espèces étaient communes au sud du lac et dans l'Archipel tout en étant accidentelles ou rares dans les Eaux Libres (tabl. 3-1). Il s'agit de Chrysichthys auratus et Alestes macrolepidotus, des adultes de Marcusenius cyprinoïdes, Petrocephalus bane, Alestes dentex et Heterotis niloticus et des jeunes de Synodontis frontosus et Polypterus bichir.

Alestes baremoze doit aussi être rattachée à ce groupe, car cette espèce zooplanctophage était surtout très abondante dans les zones d'îlots-bancs et d'archipels. Sa présence dans les eaux libres (tabl. 3-1) correspondait surtout à des migrations saisonnières.

Enfin, il faudrait sans doute associer aux espèces absentes des Eaux Libres plusieurs espèces de petite taille qui ne sont rencontrées que dans les zones abritées et les herbiers. C'est particulièrement le cas des Barbus (surtout B. pleuropholis, B. callipterus et B. leonensis) très communes dans l'Archipel (Loubens, 1969) et dans les estomacs des prédateurs (essentiellement Hydrocynus forskalii ; Lauzanne 1977).

C/ **Archipel**

Là non plus, il ne semble pas que l'on puisse parler d'espèces exclusivement présentes. On peut cependant noter que le zooplanctophage Brachysynodontis batensoda paraissait connaître un développement particulier dans l'Archipel Sud-Est.

Peu d'espèces étaient à la fois abondantes dans le sud du lac et les Eaux Libres et absentes ou rares dans l'Archipel. On peut cependant citer Pollimyrus isidori : ce petit Mormyridae était très commun dans les filets à petites mailles du sud et des Eaux Libres ainsi que dans les estomacs des prédateurs des Eaux Libres alors qu'il n'apparaissait pas dans les régimes alimentaires des prédateurs de l'Archipel Sud-Est et qu'il n'était qu'occasionnellement présent dans les pêches au poison (Loubens, 1969). Malgré son importance non négligeable dans l'Archipel, Schilbe uranoscopus peut être rattachée à cette catégorie du fait de son abondance particulière dans les Eaux Libres et le sud du lac ; les jeunes ont surtout été rencontrés près de la rive camerounaise.

3.1.1.2 - Espèces ubiquistes

Trois espèces étaient très abondantes partout : Hydrocynus forskalii, Eutropius niloticus et Lates niloticus ; quatre autres, communes, peuvent y être associées : Hydrocynus brevis, Synodontis schall, Labeo senegalensis et Distichodus rostratus.

Les écophases de ces espèces ne sont pas également représentées dans tous les milieux : les jeunes Lates étaient plutôt trouvés le long de la côte sud (st. 7, 8 et 10) ; les jeunes H. forskalii étaient moins fréquemment rencontrés dans l'Archipel, alors que les jeunes H. brevis n'étaient communs nulle part. Les jeunes de D. rostratus et Labeo senegalensis ont été plus particulièrement capturés dans les Eaux Libres en octobre (st. 5), indice d'activités migratrices probables.

Le cas des Eutropius niloticus est probablement plus complexe puisque des individus de toutes tailles ont été pêchés à toutes les stations. Il semble y avoir eu une abondance toute particulière des individus de petite taille dans les régions d'îlots-bancs avec une p.u.e supérieure à 4 kg en mai 1966 au nord de la station 6. En fait, cette répartition recouvre probablement deux groupes distincts différant par la taille à la première reproduction et à la saison de ponte.

Trois des espèces ubiquistes les plus communes (les deux Hydrocynus et Lates) sont des ichtyophages stricts dont les contenus stomacaux révèlent partout la présence très fréquente de Micralestes acutidens (Lauzanne,1977). Cette espèce de très petite taille (45 mm de longueur standard maximum) est donc elle aussi ubiquiste.

3.1.2 - REPARTITION DES PRINCIPALES ESPECES EN CUVETTE NORD

Les trois espèces ubiquistes et abondantes de la cuvette sud du lac, Lates niloticus, Hydrocynus forskalii et Eutropius niloticus, se retrouvent au nord avec toutefois des différences de répartition : H.forskalii et E. niloticus ont été surtout pêchées en quantités notables aux stations 15, 16 et 24, en région d'îlots-bancs, alors que les Lates étaient en définitive les seuls poissons de grande taille capturés dans tous les milieux lacustres. Trois des quatre autres espèces ubiquistes se retrouvaient au nord : Distichodus rostratus et Labeo senegalensis, au moins dans les Eaux Libres et Synodontis schall partout. Pour Hopson (1968), la présence de D. rostratus s'expliquerait par des passages saisonniers de migration. Alestes dageti paraissait là aussi commune dans tous les milieux car pêchée à toutes les stations en janvier 1971 et composante importante des contenus stomacaux de Lates dans les eaux libres (Hopson, 1968, stations 11 et 12).

Les filets à grandes mailles des pêcheries de la cuvette nord (FM

90 à 100) capturaient les grands individus d'une dizaine d'espèces dans les eaux libres et dans la région des ilôts-bancs. Les données globales obtenues ne permettent pas de distinguer l'origine précise des pêches. Les débarquements effectués respectivement à Malamfatori et Baga-Kawa (stations 13 et 14 de la figure 3-1) offraient une composition très voisine (tabl. 3-2). Quatre espèces dominaient très nettement dans les prises : Lates niloticus, Heterotis niloticus, Citharinus citharus et C. distichodoïdes et représentaient toujours plus de 90% des captures totales. Distichodus rostratus, Bagrus bayad et les Labeo (surtout L. coubie) venaient ensuite. Quant à Hemisynodontis membranaceus, elle paraissait beaucoup moins commune que dans les eaux libres de la cuvette sud.

A partir de la prospection de janvier 1971, et pour autant que ces données relativement peu fournies le permettent, on peut distinguer deux groupes d'espèces : d'une part les espèces caractéristiques de la cuvette sud que l'on retrouve au nord avec une distribution analogue, d'autre part, celles qui n'ont pas au nord une répartition homologue de celle qu'elles avaient au sud. C'est ainsi que les Alestes baremoze avaient exactement la même répartition que dans la cuvette sud à cette époque de l'année : absents des eaux libres, on trouvait les adultes dans les zones d'îlots-bancs et les jeunes et adultes dans l'Archipel Nord-Est (st. 18 à 23). Les densités étaient exceptionnellement élevées : p.u.e entre 5,7 et 9,5 kg (FM 25 à 35) aux stations 20 à 22. Les Heterotis niloticus et les Cichlidae etaient aussi très abondantes dans toutes les zones d'îlots-bancs et d'archipel. Enfin, Synodontis frontosus moins commune était également plutôt pêchée dans ces zones abritées.

Plusieurs espèces présentaient une répartition différente au nord. Nous avons déjà dit qu'Hemisynodontis membranaceus y était moins abondante ; c'était aussi le cas de Brachysynodontis batensoda présente dans le sud de la région nord, sans y être très abondante et pratiquement absente ailleurs. Le cas de Schilbe uranoscopus est analogue : abondante aux deux stations d'îlots-bancs (15 et 16), rare dans les eaux libres (st. 17 et 25) et totalement absente des stations 18 à 24. Enfin, c'était aussi le cas de plusieurs espèces de Mormyridae : Pollimyrus isidori (abondante aux stations 15 et 16, absente des stations 18 à 25), Petrocephalus bane, Marcusenius cyprinoides, Hyperopisus bebe.

3.2 - LES FLEUVES ET LEURS ANNEXES TEMPORAIRES

Des données existent pour trois zones distinctes : la région du Delta du Chari, les milieux fluviaux, les milieux temporairement inondés.

3.2.1 - LA ZONE DELTAIQUE

L'essentiel des données disponibles sur les peuplements de la région deltaïque en Tchad Normal ont été recueillies assez tardivement (mars 1971, juillet- août 1972). Elles sont issues de statistiques de pêches artisanales (Loubens, 1973), ainsi que de pêches expérimentales aux filets maillants effectuées conjointement dans les environs de Djimtilo, village situé à la jonction des deux principales branches deltaïques du Chari (fig. 1-8).

Ces données ne fournissent que des informations fragmentaires sur les poissons de petite taille à la fois relativement rares dans le bief d'observation et mal échantillonnés par des engins peu performants (fil relativement épais pour de petites mailles, filets posés trop loin des rives). D'après les captures expérimentales aux filets de 10 à 16 mm (tabl. 3-3), les jeunes de cinq espèces paraissaient communs à tous les relevés: Schilbe uranoscopus, Eutropius niloticus, deux Polypterus (P. senegalus et P. bichir) et Hydrocynus forskalii. Deux autres espèces, Petrocephalus bane et Brachysynodontis batensoda présentaient par contre des variations saisonnières d'abondance.

Pour les poissons de taille moyenne, des pêches expérimentales au FM 30 effectuées en 1966 et 1967 montrent qu'alors le peuplement pélagique des eaux fluviales deltaïques était dominé par deux espèces qui représentaient à elles seules près de 90 % des captures: Alestes baremoze et Hydrocynus forskalii. Alestes dentex apparaissait secondairement ainsi que les deux Schilbeidae habituels, Eutropius niloticus et Schilbe uranoscopus. Les données de 1971-72 confirment la prépondérance d'Alestes baremoze ; en revanche, H. forskalii avait été moins pêchée alors que A. dentex et S. uranoscopus s'étaient montrées plus abondantes. L'image des peuplements obtenue à partir des mêmes filets locaux utilisés en filets dormants (image plus partielle car ne portant que sur les mois de février à juin 1972) est assez proche de celle décrite ci-dessus (tabl. 3-4) : toujours plus de 50% d'Alestes baremoze et abondance notable ensuite de Schilbe uranoscopus. Les mêmes espèces compagnes apparaissaient, la seule différence étant les 11% de Brachysynodontis batensoda dans les FM dormants locaux.

Les seules données permettant d'évaluer l'importance des poissons de grande taille sont celles de Loubens (1973) (tabl. 3-4).

Parmi les individus de grande taille, les espèces les plus fréquemment capturées étaient : Hemisynodontis membranaceus, Distichodus rostratus, Hydrocynus brevis. Viennent ensuite Labeo senegalensis, Citharinus latus et Hydrocynus brevis. Les trois espèces les plus abondamment capturées aux hameçons étaient soit rares (Hyperopisus bebe, Mormyrus rume), soit absentes (Synodontis schall) dans les filets maillants 50 à 120 (tabl. 3-4). Ces différences de composition reflètent en partie l'hétérogénéité des peuplements, les espèces retenues par les lignes ayant un comportement proprement benthique, lié à la recherche de la nourriture. Il y a donc complémentarité des informations apportées par les deux pêcheries et on peut penser que les captures réalisées dans les pêcheries deltaïques "fournissaient très probablement une bonne image des peuplements du bief en ce qui concerne leurs phases exploitées" (Loubens, 1973).

Les valeurs de p.u.e moyennes recouvraient des variations saisonnières très importantes, le maximum se situant, pour les filets dérivants à mailles moyennes, de la fin de l'étiage au début de la crue (juin à août). Si quelques espèces sont présentes dans les captures toute l'année, pratiquement toutes les espèces de taille moyenne ou grande présentent des variations saisonnières importantes. Les peuplements deltaïques ne présentent pas une structure pérenne mais sont constitués de vagues successives de bancs de migrateurs.

Le caractère de transition de la zone deltaïque est attesté par la présence d'Alestes dageti d'une part, forme endémique du lac et d'Alestes nurse et Ichthyborus besse d'autre part, espèces fluviales pêchées uniquement dans la région la plus méridionale de la cuvette sud du lac.

3.2.2 - LES FLEUVES

Les stations de Maïlao sur le Chari et de Logone-Gana sur le Logone sont toutes deux situées très en amont du confluent (fig. 1-8) ; elles ne furent visitées qu'au tout début des prospections (1966-67 surtout). Comme dans le Delta, les filets maillants, dormants et dérivants, fournirent la base de l'échantillonnage expérimental. Il s'y ajoute des pêches à la senne de rivage avant les hautes eaux (avril à août) et des empoisonnements d'un bras secondaire du Chari.

Les principaux résultats des pêches expérimentales pratiquées dans le Chari à Maïlao figurent dans le tableau 3-5. Seules les espèces les plus communes (au moins 1% de la p.u.e pondérale d'une des

séries de FM) ont été retenues. Les captures des filets de mailles voisines ont été réunies lorsque l'effort d'échantillonnage était insuffisant.

Dans les FM 30 dérivants, on retrouve la prépondérance trés marquée des Alestes baremoze, avec près de 60% des poids totaux capturés, valeur analogue à celle trouvée pour le Delta, tant en 1966-67 qu'en 1971-72. Les deux espèces les plus communes ensuite étaient Hydrocynus forskalii (15.7%) et Eutropius niloticus (14.6%).

Trois autres espèces seulement dépassent 1% de la p.u.e : Schilbe uranoscopus, Alestes dentex et Petrocephalus bane. La présence de Synodontis nigrita , Polypterus endlicheri et Alestes nurse, confirmée par les filets dormants semble caractéristique de relevés fluviaux, ces espèces n'ayant pratiquement pas été rencontrées au Delta.

L'image globale fournie par l'ensemble des filets dormants à mailles moyennes ne diffère pas fondamentalement de la précédente, on note cependant une importance moindre des Alestes baremoze (26.4%) et une plus grande diversité : 16 espèces - contre 6 dans le FM 30 dérivant - approchaient ou dépassaient 1% de la p.u.e globale. Parmi celles-ci apparaissaient Hyperopisus bebe, Marcusenius cyprinoïdes et Brachysynodontis batensoda. Notons aussi l'importance de Polypterus bichir (10%), et la présence de Synodontis sorex, confirmée par les pêches au FM 50.

Les filets à grandes mailles et la senne apportent aussi quelques informations complémentaires. Les trois espèces de Citharinus dominaient les prises aussi bien dans les FM 60 à 100 que dans la senne de rivage (41%). La présence de Citharinus latus, déjà notée au delta, la classe parmi les espèces fluviales caractéristiques. Venaient ensuite les deux Labeo et les deux Distichodus : Labeo coubie et Distichodus brevipinnis étaient aussi communes que Labeo senegalensis et Distichodus rostratus, normalement dominantes. Les Lates niloticus étaient eux aussi communs ainsi que Synodontis schall (22% de la p.u.e dans les FM 50). Pour la première fois des Campylomormyrus tamandua avaient été pêchées et ce, en quantités notables : 4.7% de la p.u.e du FM 50. Enfin, bien que peu capturées par les filets maillants, Heterotis niloticus et Sarotherodon galilaeus, étaient abondantes, comme en témoignent les pêches à la senne.

Comme pour les pêches deltaïques, la faiblesse des rendements pour les petites mailles correspondait tout à la fois à une efficacité limitée du mode de pêche et à une importance pondérale moindre des petites tailles. La diversité était faible et trois espèces dominaient les captures : Eutropius niloticus et Hydrocynus forskalii, ce qui confirme l'importance générale de ces deux espèces, mais aussi Alestes nurse, ce qui est nouveau. Parmi les autres espèces, la présence de Synodontis nigrita dans le fleuve est confirmée, alors que celle de

Petrocephalus bovei est, elle aussi, nouvelle par rapport au lac et au delta.

Les empoisonnements à la roténone d'un bras intermittent du Chari à Maïlao confirment l'importance pondérale de Lates niloticus, Heterotis niloticus, Sarotherodon galilaeus, Alestes baremoze, A. dentex et A. nurse et de tous les Polypterus, auxquelles s'ajoutent Mormyrus rume, Synodontis eupterus, Bagrus bayad, Tilapia zillii et Sarotherodon niloticus. Parmi les poissons de petite taille à effectifs élevés, on rencontre des adultes de petites espèces parmi lesquelles les Barbus dominent : Barbus pleuropholis, B. punctitaeniatus, B. anema, B. lawrae, B. macrops. Micralestes acutidens est aussi généralement abondante (alors que Petersius intermedius a été trouvée en grand nombre dans une mare dépendant du Logone). De nombreux jeunes étaient aussi pêchés dans ce bras intermittent à l'étiage : Synodontis nigrita et S. eupterus, les trois Sarotherodon et Tilapia déjà citées, les trois Alestes et Hydrocynus forskalii.

L'ensemble des résultats recueillis sur le Logone ne contredisent pas la description qui vient d'être faite pour le Chari. Deux points seulement méritent un commentaire : la diversité des captures dans les FM à petites mailles augmentait saisonnièrement, c'est probablement l'indice du retour de certaines espèces aux fleuves depuis les zones inondées à la décrue, phénomène confirmé par les échantillonnages de l'El Beïd (cf. § 3.2.3.2). Par ailleurs, on note l'importance saisonnière des grands adultes d'Alestes dentex qui étaient déjà très communs dans le Chari (16% de la p.u.e moyenne des FM 35 et 40). Dans le cas du Logone, l'afflux de ces poissons correspond au début de vidange des zones inondées de la rive droite ainsi que l'indique la composition des captures de la grande pêche traditionnelle de Logone-Gana (cf § 11.2.4) ; les A. dentex constituaient généralement plus des 3/4 des captures globales durant la première semaine de la pêche, soit 5 à 10 fois plus que les A.baremoze, proportion inverse de celle généralement rencontrée dans le lac et les fleuves.

Une mention particulière doit enfin être faite pour les peuplements de bancs d'huîtres (Aetheria elliptica) du lit mineur du Chari qui présentent une composition originale, dominée par la présence de jeunes d'espèces moyennes ou grandes qui trouvent là un milieu particulièrement favorable (abris, nourriture). Ces jeunes appartiennent soit à des espèces capturées ailleurs à Maïlao dans le fleuve (Synodontis schall, Labeo coubie, Chrysichthys auratus), ou dans le bras intermittent (Synodontis eupterus) soit à des espèces rares dans les autres échantillonnages (Mormyrops deliciosus, Malapterurus electricus,

Synodontis courteti, Bagrus docmac, soit enfin à des espèces jamais rencontrées ailleurs dans nos pêches : Petrocephalus simus, Nannocharax fasciatus et Synodontis filamentosus (d'après Loubens, 1969).

3.2.3 - MILIEUX AQUATIQUES TEMPORAIRES

Toutes les tentatives d'échantillonnage direct dans les Yaérés pendant la phase d'inondation se sont soldées par des échecs tenant à la fois, à l'obstacle considérable qu'offrent les graminées (Echinochloa) à la pénétration des embarcations et des hommes, et à la mise en oeuvre de techniques mal appropriées à des milieux très particuliers, avec leur faible profondeur d'eau généralement très transparente et la faible densité des poissons. Les connaissances que l'on a des plaines d'inondation et de leurs peuplements ont donc été obtenues indirectement par l'observation de leurs exutoires - principalement l'El Beïd ; nous ne disposons que d'informations fragmentaires sur le Logomatia avant 1971 - ainsi que sur les mares résiduelles subsistant dans les dépressions de la plaine du Nord-Cameroun, avant qu'elle ne soit inondée par les premières pluies.

3.2.3.1 - Les mares de la plaine inondée du Nord-Cameroun

Les caractéristiques extrêmement hétérogènes des mares résiduelles (surface, profondeur, végétation, éloignement des exutoires ...) concourent à créer tous les types depuis la petite mare temporaire rapidement asséchée jusqu'à la grande mare profonde et permanente servant de refuge entre deux saisons des pluies. Quelques espèces se retrouvaient pourtant constamment : Brienomyrus niger, Barbus gourmansis, Neolebias unifasciatus, Synodontis nigrita, Clarias spp., Aplocheilichthys spp., Epiplatys senegalensis, Polypterus senegalus et P.bichir, Sarotherodon spp.. On peut penser qu'elles définissaient très grossièrement le peuplement ubiquiste des mares dont les diverses composantes étaient sédentaires (Durand, 1971).

D'autres espèces étaient pêchées occasionnellement sans être abondantes : Alestes baremoze et A. dentex, Distichodus rostratus et D. brevipinnis, Labeo senegalensis et L. coubie, Brachysynodontis batensoda, Synodontis schall.

Schilbe mystus et Siluranodon auritus n'avaient été pêchées qu'une fois en abondance dans une mare du nord, non loin de l'El Beïd. Nous verrons que ces deux espèces opèrent des passages tardifs dans l'El Beïd et il pourrait s'agir d'individus piégés, n'ayant pu passer avant la fin de l'écoulement.

Enfin, il faut noter la rareté ou l'absence d'espèces dont les

jeunes étaient très communs dans les pêches de l'El Beïd tels que ceux d'Alestes nurse, Hyperopisus bebe, Marcusenius cyprinoïdes et Petrocephalus bane. C'est sans doute là, pour ces espèces particulièrement étudiées grâce à l'échantillonnage dans l'El Beïd, l'indice de migrations.

3.2.3.2 - L' El Beïd

Diverses expérimentations de pêches dans l'El Beïd ont montré qu'aucune technique expérimentale n'était aussi efficace et aussi peu sélective que les filets traditionnels qui ont donc été retenus pour l'étude des peuplements. Le plan d'échantillonnage adopté (Durand, 1970a) et mis en oeuvre à Daga (fig. 1-8) est très comparable à celui indiqué dans le chapitre 7. Si l'on ajoute aux captures des filets triangulaires, celles de quelques pêches au poison effectuées près de la station d'échantillonnage, le total des espèces récoltées s'élève à 74, dont les 22 plus communes ont été conservées pour l'analyse quantitative. La plupart des espèces présentent un mode de taille net, autour de valeurs assez basses et l'étude des âges correspondants montre qu'il s'agit pour l'essentiel de jeunes de première année dont l'importance dans les pêches est très prépondérante : de l'ordre de 95%, en nombre comme en poids.

L'analyse des résultats montre que les diverses espèces échantillonnées ne sont pas présentes simultanément (fig. 3-2). Durand (1971) distingue trois groupes de relevés qui se caractérisent essentiellement par la chronologie d'apparition des espèces qui les composent. Le premier groupe comprend Marcusenius cyprinoïdes, Hyperopisus bebe, Alestes dentex, et Labeo senegalensis ; leur abondance est maximale avec un mode très net de la mi-novembre à la fin décembre. Quelques espèces compagnes apparaissent en novembre, avant celles du groupe I : Alestes baremoze, Polypterus bichir et, secondairement, Hydrocynus brevis et Lates niloticus ; d'autres espèces compagnes du groupe I sont plus tardives : Heterotis niloticus, rare, Distichodus rostratus présente aussi en janvier et Sarotherodon aureus. On peut enfin citer trois espèces dont les liaisons sont moins nettes, mais dont l'abondance maximale se situe dans les deux premiers mois : Pollimyrus isidori, Distichodus brevipinnis et Mormyrus rume.

Alors que le groupe I est nettement séparé des deux suivants, les groupes II et III sont partiellement reliés par l'intermédiaire de certaines espèces. Les quatre espèces définissant le groupe II ont pour caractéristique d'être très abondantes fin janvier : Sarotherodon galilaeus et Brienomyrus niger sont relativement plus proches de I que Barbus spp. et Clarias spp. qui, elles, sont plus proches du groupe

III. On trouve ici aussi deux espèces compagnes : Sarotherodon niloticus et Labeo coubie.

Le groupe III est le plus homogène : Ichthyborus besse, Siluranodon auritus, Schilbe mystus et Synodontis schall sont capturées au tout début de l'écoulement pour disparaître ensuite et réapparaître en février seulement, époque à laquelle se situe leur abondance maximale. Il y a une espèce compagne : Synodontis nigrita.

Aucune relation nette avec les trois groupes définis ci-dessus ne peut être invoquée pour un certain nombre d'espèces qui ne semblent pas avoir de période d'abondance très déterminée. C'est en particulier le cas de Citharinus citharus, isolée, de Brachysynodontis batensoda et Hemisynodontis membranaceus qui, avec Synodontis clarias moins commune, constituent un petit groupe intermédiaire ; d'Alestes nurse, espèce isolée et très abondante qui présente la particularité d'être commune tout le temps avec toutefois une abondance maximale au mois de février. Enfin, il aurait été intéressant de situer les deux espèces de Petrocephalus, P. bovei et P. bane, mais celles-ci n'avaient pas été séparées dans les tris.

Pour conclure, on peut signaler quelques espèces dont l'absence peut contribuer à l'esquisse des peuplements du Yaéré ; par exemple, Xenomystus nigri dont Blache (1964) disait qu'elle pouvait, certaines années, constituer l'essentiel des pêches de décrue en décembre et janvier, n'a pas été retrouvée en 1968-69. Il s'agit là d'un indice de variabilité inter-annuelle sur laquelle nous reviendrons dans les conclusions de ce chapitre. Un seul individu d'Alestes dageti avait été pêché en quatre ans à Daga, ce qui confirme l'endémicité lacustre de cette espèce. Enfin, Eutropius niloticus et Hydrocynus forskalii, deux des espèces les plus communes dans tous les milieux aquatiques permanents, tant lacustres que fluviaux n'ont jamais été observées dans les zones d'inondations. Il s'agit là d'une confirmation de ce qu'avait signalé Daget (1954) pour le Niger.

3.3 - FACTEURS DE REPARTITION ET COMPOSITION DES PEUPLEMENTS EN PERIODE DE TCHAD NORMAL

Après avoir inventorié, milieu après milieu, les divers peuplements échantillonnés dans la région du lac Tchad, nous présenterons ici les principaux facteurs pressentis comme responsables de la répartition des espèces en période de Tchad Normal en étudiant les aspects de zonation à l'intérieur du système lacustre stricto sensu d'une part, et le rôle des migrations fluvio-lacustres, d'autre part. La réunion des résultats obtenus conduit à une classification schématique des espèces tenant compte de leur répartition, de leurs migrations éventuelles plus ou moins marquées, caractéristiques liées bien entendu à des traits bio-écologiques plus ou moins spécifiques.

3.3.1 - ZONATION LACUSTRE

En période de Tchad Normal, il existe dans le lac une répartition des espèces explicable par les deux grandes composantes environnementales identifiées par Durand (1973a):

- rôle du paysage : eaux libres ou archipel.
- degré d'éloignement du système fluvial.

3.3.1.1 - Le paysage

Il existe, dans la cuvette nord comme dans la cuvette sud, des différences marquées entre les captures effectuées dans chacun des deux grands types de paysages lacustres : les eaux libres et les archipels.

Il ne semble pas y avoir d'espèces strictement inféodées aux eaux libres mais beaucoup en sont absentes telles que les Cichlidae, les Polypterus, les Auchenoglanis, Heterotis niloticus, Chrysichthys auratus, etc... Les peuplements d'eau libre sont notablement moins riches que ceux des archipels caractérisés par la forte dominance des Alestes baremoze et A. dentex, et la présence, au nord comme au sud, de Hydrocynus forskalii et Eutropius niloticus.

3.3.1.2 - Le degré d'éloignement du système fluvial

Le degré d'éloignement du système fluvial constitue le second facteur de répartition des espèces. En effet, c'est le long de la côte méridionale du lac que l'ichtyofaune est la plus variée (plus de 60 espèces), et aux confins septentrionaux de l'Archipel Nord-Est qu'elle est la plus pauvre en espèces. La richesse de la côte sud résulte de sa

situation intermédiaire entre les milieux lacustres et le système fluvial permanent (Chari) et temporaire (El-Beïd) ; elle bénéficie de ce fait des apports fluviaux et des mouvements de poissons entre milieux lotiques et limniques.

Cependant, la proximité des stocks fluviaux n'est pas seule en cause, la préférence de nombreuses espèces tchadiennes pour les faibles conductivités joue également un rôle important comme le montre la variabilité géographique du nombre total d'espèces capturées pour une batterie standard de filets maillants (FM 10 à 60). Dans l'Archipel Sud Est, les stations 26, 27 et 28 sont d'une richesse comparable (de l'ordre de 30 espèces), alors que plus à l'est on observe un appauvrissement progressif des peuplements : 23 espèces en station 29, 17 seulement en station 30. Cet appauvrisement va de pair avec l'accroissement de la conductivité des eaux (fig. 3-3). De même, dans la cuvette nord, les trois stations méridionales sont nettement plus riches (plus de 20 espèces pêchées en moyenne) que les autres plus septentrionales et dont les eaux sont plus fortement minéralisées : de 9 à 14 espèces. C'est ainsi qu'au nord d'une ligne approximative Malamfatori-Baga Sola (fig. 3-4) on ne retrouve plus de Schilbe uranoscopus, ni plusieurs espèces de Mormyridae (Pollimyrus isidori, Petrocephalus bane, Marcusenius cyprinoïdes ...). On peut aussi noter la rareté des Brachysynodontis batensoda et des Hydrocynus brevis.

La combinaison de ces différents facteurs de répartition conduit à la zonation schématisée figure 3-4 (Carmouze et al., 1972). Sept zones peuvent être distinguées en fonction de ce qui précède. Le secteur R est celui des contacts avec le système fluvial et en particulier du passage des espèces migratrices arrivant au Lac ou le quittant.

3.3.2 - LES MIGRATIONS

Tous les résultats obtenus dans les divers milieux étudiés prouvent l'existence de variations saisonnières accusées correspondant à des migrations d'un nombre généralement notable d'espèces. Ces migrations sont très fréquemment liées aux phénomènes de reproduction et seront largement détaillées au chapitre 6. En simplifiant beaucoup, nous les présenterons ici en deux grands types :

1/ **Les migrations de faible amplitude** ou migrations latérales qui, dans les fleuves par exemple, conduisent les géniteurs du lit mineur vers les zones inondées par la crue, puis de nouveau vers le lit mineur à la décrue. Ces migrations ont souvent une motivation trophique tout autant que génésique. Les individus, matures ou non, pénétrent dans les zones

d'inondation pour y bénéficier des conditions trophiques particulièrement favorables qui y règnent. Ces migrations concernent des espèces fluviales rares dans le lac telles que Alestes nurse ou Citharinus latus, ainsi que des espèces largement réparties dans le lac et les fleuves appartenant aux genres Tilapia, Oreochromis, Sarotherodon, Polypterus,....

2/ **Migrations de grande amplitude** - migrations longitudinales ou migrations vraies - au cours desquelles les poissons parcourent souvent des distances considérables entre le làc et les fleuves ou à l'intérieur du système fluvial. Le schéma le plus commun consiste en une migration anadrome de reproduction à l'étiage ou en début de crue et une migration catadrome lors de la décrue. Parmi les migrateurs vrais on peut citer Alestes baremoze, A. dentex, Brachysynodontis batensoda, Synodontis schall, Hyperopisus bebe, etc... On retrouve ici les principales espèces des peuplements lacustres tant pour l'étendue de leur répartition que pour leur abondance.

Il convient de rappeler encore que cette partition des espèces tchadiennes en deux types de migrateurs est des plus schématiques et sera largement nuancée dans le chapitre 6. Elle permet cependant de souligner, qu'en période de Tchad Normal, une part importante de l'ichtyomasse lacustre dépend des succès de la reproduction et de la survie des alevins dans les zones inondées du réseau fluvial.

3.3.3 - CLASSIFICATION ECOLOGIQUE DES ESPECES

Peu d'espèces sont totalement ubiquistes à l'échelle de la région considérée. On peut citer ici des espèces migratrices, Synodontis schall, Labeo senegalensis, Distichodus rostratus et Hemisynodontis membranaceus, ou sédentaires, Lates niloticus, dont des individus peuvent être capturés en abondance dans tous les milieux lacustres, dans les milieux fluviaux permanents et dans les zones inondées.

Bon nombre d'espèces ont une répartition large mais qui exclut certains milieux : Hydrocynus forskalii, Eutropius niloticus et Micralestes acutidens fréquentent tous les milieux permanents mais jamais un seul individu n'a été pêché dans les zones inondées ni dans l'El Beïd. D'autres espèces telles que Schilbe uranoscopus, Brachysynodontis batensoda et de nombreuses espèces de Mormyridae (Pollimyrus isidori, Hyperopisus bebe par exemple) sont rencontrées partout, à l'exception de la moitié septentrionale de la cuvette nord. Une troisième catégorie importante est enfin représentée par des espèces dont la répartition exclut les eaux libres lacustres. C'est un groupe à la fois diversifié

et d'une grande importance quantitative puisque l'on y trouve, à côté de nombreuses espèces d'herbiers (Barbus ...) la plupart des Cichlidae, et particulièrement les genres Tilapia, Oreochromis et Sarotherodon, ainsi que certains Characidae comme Alestes baremoze et A. dentex. Ce dernier groupe comprend aussi bien des espèces migratrices que des espèces typiquement sédentaires.

A l'opposé de ces espèces largement réparties dans le bassin, la présence de certaines autres est caractéristique de milieux très particuliers ; ainsi les Barilius pêchés sur les bancs de sable fluviaux, les Petrocephalus simus, Nannocharax fasciatus, Synodontis filamentosus jamais rencontrées ailleurs qu'à proximité des bancs d'Aetheria dans le fleuve ; les Protopterus annectens (dipneuste), très communs dans toutes les zones inondées, qui s'enkystent durant l'exondation ; les Nothobranchius, fréquents dans des mares isolées et qui pondent des œufs de durée.

La très forte dépendance d'espèces à des biotopes précis demeure cependant assez rare dans la faune de la région considérée et si certaines espèces sont plus strictement fluviales en période de Tchad Normal (Petrocephalus bovei, Ichthyborus besse, Citharinus latus, Siluranodon auritus et Polypterus senegalus), il n'existe pas d'espèce qui soit strictement inféodée au milieu lacustre. Alestes dageti avait été identifiée comme la seule espèce endémique du lac mais des travaux récents en systématique (Paugy, 1986) ainsi que certaines de nos observations tendent à prouver qu'il ne s'agirait que d'une sous espèce, éventuellement un écotype lacustre d'Alestes nurse (cf. chap. 9).

On peut également citer ici certaines espèces présentant une prédilection marquée pour les milieux de marécages et de zone inondées, c'est par exemple le cas de Clarias, des Ctenopoma, de Brienomyrus niger, de Synodontis nigrita, de Barbus gourmansis. Nous verrons plus loin que la plupart de ces espèces ont développé des adaptations à l'anoxie qui expliquent une partie de l'évolution des peuplements lacustres pendant la sécheresse (cf. chap.5).

CONCLUSION

En période de Tchad Normal, sept peuplements lacustres distincts ont été identifiés : quatre en cuvette sud (bordure méridionale, eaux libres, archipel sud-est et archipel est), trois en cuvette nord (deux zones d'eaux libres, respectivement au sud et au nord de la ligne Malamfatori Baga Sola, et l'archipel). Cette zonation ichtyologique, facilement interprétable par deux facteurs de répartition très synthétiques (l'aspect général des paysages lacustres et la distance au réseau fluvial), oppose région d'archipel à région d'eau libre d'une part et cuvette nord à cuvette sud d'autre part.

Howard-Williams et Lenton (1975) ont montré, dans une étude sur le lac Chilwa, le rôle fondamental joué par la zone littorale sur le fonctionnement et la régulation des lacs plats. Cette zone fournit en effet, aux organismes vivants, des biotopes variés ; elle contribue très largement à la production autotrophe et constitue une source de détritus organiques qui enrichissent les milieux avoisinants. L'importance relative des zones littorales dans les archipels du lac Tchad est très probablement cause de la plus grande richesse spécifique de ces régions par rapport aux zones d'eaux libres.

Malgré la diversité des exigences écologiques des organismes en cause (cf. chap. 1), les zonations tentées pour les autres groupes animaux en période de Tchad Normal (zooplancton, vers, insectes benthiques, mollusques,...) montrent toujours des différences marquées entre les peuplements de cuvette nord et ceux de cuvette sud. Cette dernière, directement soumise à l'hydrologie fluviale, est en effet beaucoup plus instable, à l'échelle saisonnière, que la cuvette nord qui héberge une faune moins diversifiée mais avec des biomasses plus fortes que la cuvette sud. D'après Daget (1967), "au point de vue écologique, le lac Tchad se rapproche davantage des zones d'inondation des fleuves tropicaux que des véritables lacs". Ces observations s'appliquent plus particulièrement à la cuvette sud qui subit directement l'influence des crues du Chari et qui, par bien des aspects, peut être considérée comme une extension du réseau fluvial, tout particulièrement sur sa bordure méridionale. La cuvette nord, beaucoup plus stable et plus profonde constituait, en période de Tchad Normal un véritable milieu lacustre stricto sensu.

A l'échelle interannuelle, ce caractère lacustre n'étant jamais de longue durée, aucune espèce endémique lacustre ne peut apparaître. En période de Tchad Normal on observe cependant des formes strictement lacustres (sous-espèces ou écotypes) qui se différencient chez certaines espèces telles que Alestes nurse, A. baremoze et Hydrocynus forskalii (cf. chap. 9) et probablement Eutropius niloticus.

L'instabilité lacustre, dont nous allons largement détailler les

conséquences sur l'ichtyofaune dans la suite de ce travail, est un phénomène permanent et si, entre 1966 et 1971, le lac conserve un faciès de Tchad Normal, on observe, dans les peuplements de poissons, de petits changements consécutifs à la baisse progressive de niveau pendant cette période ; ainsi, la disparition de Xenomystus nigri des pêches de l'El Beïd entre 1955 et 1968, le développement dans l'Archipel Sud-Est de la population de Pollimyrus isidori en 1971 (Ang-Lek, 1979) alors qu'elle était rare précédemment (Loubens, 1969) ; ainsi, également, une baisse très probable de moitié du rendement de la pêche dans le Delta entre 1966-67 et 1971-72 (Bénech et al., 1983).

Le dernier aspect majeur des peuplements ichtyologiques de Tchad Normal qui doit être rappelé ici concerne les migrations de poissons. En effet, une part importante des espèces lacustres effectuent périodiquement des migrations dans le milieu fluvial pour s'y reproduire, marquant ainsi la forte dépendance des populations lacustres - tout particulièrement les pélagiques zooplanctophages - vis-à-vis des frayères fluviales.

CHAPITRE 4 - PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES ET SECHERESSE (1973 - 1978)

La situation actuelle du lac est celle d'un " Petit Tchad " au sens de Tilho (1928). Elle a pour origine l'évolution brutale du plan d'eau provoquée par la période de sécheresse traversée par le Sahel depuis 1972. Une modification aussi radicale et durable de l'hydrologie lacustre n'est pas sans causer de graves perturbations au sein des peuplements ichtyologiques, comme nous avons pu l'observer dans les milieux suivants:

- la Cuvette Nord,
- l'Archipel Sud-Est,
- les Eaux Libres du Sud-Est,
- le Delta du Chari

Deux phases doivent être distinguées dans l'évolution des peuplements ichtyologiques : celle de l'assèchement (1972-1974), puis celle du petit lac (1975-1977) qui n'intéresse que la cuvette sud.

4.1 - ASSECHEMENT DE LA CUVETTE NORD

Vers la fin du premier semestre 1973, l'exondation de la Grande Barrière (fig. 4-1) transforme la cuvette nord en bassin fermé sans autre alimentation que les faibles apports de la Yobé car les crues faibles de 1973 et 1974 n'atteignent pas le nord du lac (cf. § 1.3).

La profondeur moyenne à Kindgéria passe de 3.3 m en septembre 1973 à 0.5 m en décembre 1974 (fig. 4-2). La transparence, au cours de la même période, est divisée par sept. L'existence d'un phyto-plancton et d'un seston de plus en plus abondants entraînent une grande variation nycthémérale des teneurs en oxygène (de 0 à 20 mg/l en 12 heures à 10 cm sous la surface ; Bénech et al., 1976). La conductivité augmente de 900 à 3500 umho/cm entre mars et décembre 1974.

Une importante barrière de végétation palustre se développe sur les sols exondés de la Grande Barrière et entrave l'écoulement des eaux de crue vers le nord en 1974-1975. Les pertes par évaporation ne sont pas compensées, et l'ensemble de la cuvette nord s'assèche complètement en novembre 1975.

Au moment de son isolement du reste du lac les stocks de poisson de la cuvette nord ainsi que leur répartition sont pratiquement les

mêmes qu'en 1971 - année de référence de la situation ichtyologique du nord du lac avant la sécheresse. On n'observe aucune migration ou déplacement vers la cuvette sud avant la fragmentation du lac. Au contraire, il semble vraisemblable que certains stocks de la cuvette sud comme Alestes baremoze se soient réfugiés dans le nord pour bénéficier d'un environnement plus stable (Durand, 1978). La richesse du milieu attire alors la quasi totalité des pêcheurs professionnels précédemment répartis dans les régions deltaïques et la bordure méridionale du lac (cf. § 11.3). Ce développement de l'activité halieutique provoque une forte élévation de la mortalité due à la pêche. D'autre part, la dégradation des caractéristiques écologiques de l'ensemble de la cuvette accroît la mortalité naturelle. La conjonction de ces deux phénomènes contribue à l'établissement, pour la quasi totalité des espèces abondantes pendant la phase "Tchad Normal", d'une très forte mortalité totale, principal facteur d'évolution des peuplements entre l'isolement de la cuvette et la seconde moitié de l'année 1974.

Cette évolution se traduit par la disparition progressive d'espèces comme Heterotis niloticus, Hydrocynus brevis, Citharinus citharus, Tetraodon fahaka, Pollimyrus isidori, Mormyrus rume... Des mortalités en masse, consécutives aux tornades (Bénech et al., 1976), ont lieu lorsque le niveau de l'eau s'abaisse en-dessous d'un seuil critique de l'ordre de deux mètres. Le sédiment peut alors être perturbé sous l'effet de vents très violents et on observe un développement explosif du phytoplancton, un abaissement de la transparence et des teneurs en oxygène. Les poissons meurent soit directement du déficit en oxygène, soit par l'action mécanique des particules en suspension sur le tissu branchial. Ce phénomène se répétant plusieurs fois en des endroits différents au cours de la saison des pluies, on pouvait voir en septembre 1974, sur les rives au vent de nombreuses îles, des franges de poissons morts de 0.5 à 1 mètre de largeur sur plusieurs centaines de mètres de longueur.

Quel que soit le point de prélèvement on constate, fin 1974, que l'influence de l'assèchement a favorisé les mêmes groupes d'espèces, à savoir : les Polypterus, les Mochocidae et les Cichlidae, bien que ces espèces réagissent de façon très différentes à l'évolution du milieu.

- Les Mochocidae (Synodontis schall et S. batensoda) ne se sont pas reproduits et, bien qu'ils aient subi des mortalités notables, leur relative résistance à la concentration des eaux a entraîné une augmentation de leur densité, plus importante que pour les autres espèces (fig. 4-3).

- Les Polypterus surtout représentés par P. senegalus, ont la possibilité de respirer l'oxygène de l'air et ont donc peu souffert de l'anoxie. Faute de données sur leur reproduction (les filets maillants capturent peu de jeunes Polypterus), nous ne pouvons que constater leur

importance croissante au cours de cette période.

- Malgré les pertes importantes subies lors des orages, les Cichlidae se sont maintenus et ont proliféré grâce à leur forte capacité de reproduction. Les jeunes deviennent dominants à partir de juin 1974, avant de grandir après la saison des pluies comme le montre l'évolution des prises (fig. 4-4).

Au cours de l'assèchement, la progression des Sarotherodon galilaeus est beaucoup moins sensible que celle de S. niloticus et surtout de S. aureus dont le développement est considérable. Cette différence de succès dans l'adaptation aux conditions imposées par la sécheresse est à rapprocher des exigences des trois espèces pour l'oxygène. D'après Welcomme (1964) les besoins des jeunes S. aureus correspondent à 30% de ceux de S. galilaeus. Les besoins de S. niloticus étant intermédiaires.

Si les mêmes groupes d'espèces sont favorisés par l'assèchement, l'évolution des peuplements ne s'effectue pas pour autant de façon identique sur l'ensemble de la cuvette. Pour illustrer ces variations spatiales nous présentons les résultats graphiques (fig. 4-5) de l'analyse factorielle des correspondances d'un tableau regroupant les prises par unité d'effort de trois filets (FM15, FM30 et FM50) pour les principales espèces capturées dans quatre stations de la cuvette nord entre 1971 et fin 1974 (stations A,B,C,D, fig. 4-1).

- La station A se situe dans la région des Eaux Libres du Nord (fig. 4-1). En 1971, avant la période de sécheresse, on y trouve peu de jeunes. Les captures sont alors principalement constituées de grands Hyperopisus bebe, Lates niloticus et Synodontis frontosus ainsi que de nombreux Eutropius. Ce peuplement évolue assez peu jusqu'au début de 1974, date à laquelle le reflux du peuplement d'archipel vient enrichir la diversité et la richesse spécifique des captures effectuées dans la station qui est légèrement plus profonde que la bordure est du lac. On observe alors la constitution d'un peuplement à Synodontis dominants où l'importance des "Tilapia" grandit mais n'est pas encore prépondérante.

- Les stations D et C situées dans l'Archipel Nord, respectivement à l'extrémité septentrionale du lac et à la limite des îlots-bancs, présentent en 1971 des peuplements comparables, principalement composés de jeunes Hydrocynus forskalii, Eutropius niloticus, Alestes baremoze et de grands Lates niloticus et Sarotherodon galilaeus. Comme dans la station A, ces peuplements évoluent peu en 1973. Au cours de l'année 1974, on observe dans la partie septentrionale (station D) la disparition des Alestes, des Lates puis de Hydrocynus et des Eutropius. Les mêmes phénomènes se produisent dans la station C mais avec un léger retard. Tout se passe comme si Alestes et Lates tout d'abord, Hydrocynus et Eutropius ensuite, refluaient vers le centre de la

cuvette laissant la place aux "Tilapia" qui constitueront la majeure partie du peuplement jusqu'à l'assèchement de ces stations vers la fin de 1974.

- la station B se situe dans la région la plus profonde du lac. Tout comme dans les autres stations, le peuplement du point B n'est pas modifié entre 1971 et 1973. Par contre, entre mars 73 et mars 74, on note une forte diminution des Alestes, probablement du fait de l'important effort de pêche auquel ils sont soumis dans l'ensemble de la cuvette (cf. § 11.3). Parallèlement, on note le développement apparent de l'abondance des grands Schilbe et Synodontis schall. L'évolution est régulière, l'échantillonnage de décembre 1973 en montre une étape. Mais, après le mois de mars 74, l'évolution prend brutalement une orientation différente. Le peuplement paraît de plus en plus diversifié. On note une remontée de l'abondance des Eutropius, des Alestes baremoze et des A. dentex de grande taille, l'apparition de grands Brachysynodontis batensoda habituellement rares dans la région ainsi que de grands Sarotherodon aureus et S. niloticus. On note même, dans le courant 74, la capture de quelques grands Lates. Il est alors évident que ces poissons proviennent des autres régions du lac moins profondes et en cours d'assèchement.

Malgré cette reprise apparente, le peuplement de la station B montre, dès novembre-décembre 1974 les prémices de son évolution finale. La présence de Brienomyrus niger, le lent développement des stocks de Polypterus, l'apparition d'un nombre notable de Clarias ainsi que la multiplication des Cichlidae, sont les signes de l'installation d'un peuplement palustre. Peuplement qui se développera de 1975 jusqu'à l'assèchement de la station et que l'on retrouvera par la suite lors des courtes inondations provoquées par les crues du Chari. En effet, après 1975 et l'assèchement total de la cuvette, la partie nord du lac est partiellement remise en eau chaque année (§ 1.3). Elle constitue alors une région marécageuse, sorte de zone inondée d'un type particulier, colonisée par un peuplement de forte productivité à base de Clarias.

4.2 - ARCHIPEL SUD - EST

De toutes les stations échantillonnées entre 1966 et 1977, l'Archipel Sud-Est présente, de par ses caractéristiques, une situation privilégiée pour l'étude des peuplements et de leur évolution pendant la sécheresse :

- En période de Tchad Normal l'Archipel est l'une des régions les plus riches de la cuvette sud avec une ichtyocénose diversifiée et abondante
- A l'écart des lieux de passage des migrateurs, les variations saisonnières et annuelles de composition et de structure de son peuplement ne sont ni influencées ni masquées par la présence saisonnière de populations allochtones, comme c'est le cas pour la région sud-est du lac et le Delta.
- Enfin, l'Archipel est la région lacustre pour laquelle on dispose de la série chronologique d'échantillonnage aux filets maillants la plus longue et la plus fournie, qui englobe toutes les phases de l'évolution lacustre.

Pour toutes ces raisons, l'étude des peuplements de l'Archipel mérite une attention particulière et justifie une présentation plus détaillée.

Le devenir des populations pendant la sécheresse sera abordé sous l'aspect qualitatif, sur la base de tableaux de présence-absence des différentes espèces. Nous le considèrerons ensuite sous l'aspect quantitatif d'après l'évolution des indices de diversité et des diagrammes Rang-Fréquence, et enfin d'après la répartition chronologique des prélèvements de compositions spécifiques comparables regroupés par Classification Ascendante Hiérarchique.

Pour ce faire, nous utiliserons les données en nombre de pêches aux filets maillants en considérant les prises par unité d'effort spécifiques (PUE) des filets pris séparément ou réunis en groupe de mailles de dimensions comparables.

4.2.1 - ASPECTS QUALITATIFS

L'isolement de l'Archipel Sud-Est se produit en avril 1973 lors de l'exondation de la région des îlots-bancs (§ 1.3). Le niveau baisse alors très rapidement et l'Archipel suivrait probablement une évolution très comparable à celle de la cuvette nord si l'onde de crue suivante ne parvenait alors jusqu'à Bol, filtrée par son passage à travers l'épaisse bande de végétation semi-aquatique qui s'est développée sur les terrains exondés dès avril. A partir de la fin 1974, l'Archipel n'est plus isolé des Eaux Libres par un seuil exondé, mais les formations végétales qui s'y sont installées (Fotius & Lemoalle, 1976)

constituent un obstacle certain à la libre circulation des poissons entre ces deux régions.

L'étude des captures d'une batterie de filets maillants exprimée en présence-absence (tabl. 4-1) permet de distinguer deux étapes dans l'évolution des peuplements de l'Archipel Sud-Est (fig. 4-6) :

- La première (1973-74) correspond aux niveaux d'eau les plus bas ; c'est la période d'assèchement pendant laquelle l'Archipel est isolé une partie de l'année.
- Cet isolement n'existe plus au cours de la seconde période (1975-77) pendant laquelle s'installe le Petit Tchad.

Après avoir présenté les composantes des peuplements de l'Archipel au cours de ces deux périodes, nous discuterons de certains traits de l'évolution observée, et notamment des caractéristiques démographiques de la présence-absence en nous appuyant sur la répartition des captures dans des filets de différentes tailles de maille.

4.2.1.1 - **Période d'assèchement (1973-1974)**

Le premier semestre 1973 se rattache à la période des hautes eaux (tabl. 4-1). On y observe cependant une augmentation du nombre des espèces pêchées car la réduction de 90% de la surface en eau provoque une concentration des poissons et accroît la vulnérabilité des espèces précédemment peu capturées par les filets maillants (cf. chap. 2).

De juillet à septembre 1973, au moment des plus basses eaux, avant l'arrivée de la crue, certaines espèces disparaissent : Hydrocynus brevis, Citharinus citharus, Hemisynodontis membranaceus, Lates niloticus, Alestes dentex et Labeo senegalensis. Les espèces apparues avec la concentration des eaux disparaissent aussi sauf Bagrus bayad qui persiste jusqu'en novembre 1973 et qui a dû alors émigrer vers les Eaux Libres du Sud-Est à la faveur de la crue.

Cette évolution du peuplement doit être mise en relation avec des mortalités en masse consécutives aux orages, observées dès la saison des pluies 1972. Les brusques diminutions du nombre d'espèces coïncident avec la période des orages, en juin et juillet (fig. 4-6).

La crue de 1974 submerge un grand nombre de plantes en décomposition entraînant un déficit en oxygène persistant au moins trois mois. L'apparition de CO_2 libre dissous a accompagné la remise en eau (Lemoalle, 1979). Cet évènement marque la disparition de la plupart des espèces communes du peuplement des hautes eaux qui avaient survécu aux conditions de bas niveau. Les Mochocidae qui représentaient 45% des captures un mois avant, ont disparu en quelques jours tandis que le nombre d'espèces passait brutalement de 23 en septembre à 8 en octobre pour atteindre un minimum de 5 en décembre (fig. 4-6). Seules les espèces possédant des organes de respiration aérienne ont résisté :

Polypterus senegalus, Clarias spp., Gymnarchus niloticus et Brienomyrus niger ainsi que quelques individus d'autres espèces : Alestes nurse, Distichodus rostratus, Brachysynodontis batensoda et Sarotherodon niloticus dont on trouve des traces dans les captures d'octobre ou de décembre 1974 (tabl. 4-1).

Les mortalités brutales constatées à la suite des orages ou de l'arrivée des eaux de crue sont dues aux conditions hypoxiques. Elles sont provoquées, dans le premier cas, par une dispersion dans la masse d'eau de composés sédimentaires réducteurs et, dans le second cas, par l'arrivée d'une importante masse d'eau anoxique.

Les espèces qui disparaissent en 1973 supportent très difficilement les conditions hypoxiques. Cela a été démontré expérimentalement pour Alestes dentex et Labeo senegalensis. Inversement, les espèces dont quelques individus persistent dans les eaux très hypoxiques de la crue de 1974 présentent une très bonne résistance à l'hypoxie : Distichodus rostratus, et surtout Sarotherodon niloticus et Brachysynodontis batensoda (Bénech et Lek, 1981).

Aux mortalités brutales et apparentes, se superpose une mortalité diffuse mise en évidence par les pêches expérimentales. Les conditions d'existence normales n'étant plus assurées, le taux de mortalité s'élève, les espèces pélagiques des hautes eaux disparaissent les premières ; c'est le cas des prédateurs : Lates niloticus, Hydrocynus forskalii, H. brevis, et des planctophages Alestes dentex, Hemisynodontis membranaceus. Dans cette dernière catégorie, Brachysynodontis batensoda réussit à survivre, en partie grâce à un régime alimentaire plus adaptable ; en 1973, l'estomac de ces poissons contenait une proprortion importante de détritus (Im, 1977), régime de famine qui provoqua l'arrêt de croissance en longueur (Bénech, 1975b).

Jusqu'à la fin de 1974, les possibilités d'échange de populations entre l'Archipel et le reste du lac ont été empêchées par l'exondation de la zone d'îlots-bancs et le développement d'un cordon de formations végétales de plusieurs kilomètres d'épaisseur qui ont isolé cette région. Toutes les espèces abondantes dans ce nouveau contexte avaient déjà été signalées dans la région. Cependant, pendant quelques mois (novembre 1973 - mars 1974), la crue a pu favoriser l'immigration de quelques espèces dont l'apparition est simultanée (Siluranodon auritus, Brienomyrus niger, Clarias spp., Heterotis niloticus ; tabl. 4-1) et, inversement, permettre l'émigration de certaines autres (Bagrus bayad ; voir plus haut).

L'influence de la crue de 1974 est particulièrement décisive pour l'évolution du peuplement. Les caractéristiques de la composition spécifique en période de Petit Tchad semblent alors fixées.

4.2.1.2 - Le Petit Tchad (1975-1977)

En Petit Tchad, deux éléments empêchent la remise en suspension des sédiments de l'Archipel : le niveau d'eau plus élevé et le développement des ceintures végétales qui limitent l'action des vents sur les zones d'eaux libres. La seule perturbation du milieu est l'arrivée des eaux de crue hypoxiques qui élimine les espèces sensibles au déficit d'oxygène. La réapparition de ces dernières doit être attribuée à des migrations en provenance des Eaux Libres du Sud-Est, colonisation facilitée par le dégagement, courant 1975, d'un chenal navigable entre Bol et le delta du Chari. Ces recolonisations concernent des espèces qui s'étaient développées dans l'Archipel depuis la transformation du milieu en 1973 : Sarotherodon spp., Schilbe mystus, Siluranodon auritus, Distichodus rostratus, Alestes nurse, ainsi que deux espèces pélagiques de Tchad Normal : Alestes baremoze et A. dentex.

Les composantes du peuplement caractéristiques du Petit Tchad - une quinzaine d'espèces ; tableau 4-1 - paraissent bien établies malgré certaines particularités saisonnières perturbatrices de la stabilité du peuplement. Les coefficients de corrélation de point mettent en évidence des affinités entre tous les prélèvements de 1975, 1976 et 1977, hormis août 1975 et octobre 1976 qui correspondent respectivement au maximum et au minimum d'espèces pêchées pendant cette période. Mars 1976 montre peu d'affinités avec l'ensemble ; c'est le dernier prélèvement dans lequel on trouve trois espèces de Tchad Normal qui disparaissent ensuite (Schilbe uranoscopus, Brachysynodontis batensoda et Synodontis frontosus).

A partir de 1975, le peuplement ichtyologique de l'Archipel comprend désormais moins de 20 espèces alors que 34 étaient représentées dans les pêches de 1973. Une évolution saisonnière se dessine dans le cadre du nouveau faciès du lac : la richesse spécifique de l'Archipel diminue brutalement au moment de l'arrivée de la crue puis augmente jusqu'à la fin de l'étiage suivant. Pour expliquer la baisse de diversité observée dans les captures au moment de la crue, différents facteurs peuvent être invoqués :

- une dilution des densités spécifiques
- une hypoxie du milieu provoquant des mortalités
- le rétablissement du rattachement aux Eaux Libres rendant l'émigration possible.

4.2.1.3 - Discussion sur l'évolution de la composition qualitative du peuplement (présence-absence)

L'évolution de la capture des espèces dans six groupes de FM de différentes mailles (tabl. 4-2) montre qu'en Petit Tchad, l'Archipel paraît défavorable aux jeunes des espèces **pélagiques** :

- La réintroduction de Alestes baremoze dès 1975 et de A. dentex en 1976, est caractérisée par l'absence de petits individus. Les jeunes de l'année nés dans le réseau fluvial (Durand et Loubens, 1970b) ne pénètrent donc plus dans l'Archipel et la reproduction partielle in situ d'A. baremoze n'a plus lieu comme en Tchad Normal.
- Deux autres migrateurs fluvio-lacustres (Schilbe mystus et S. uranoscopus) ont une évolution semblable aux espèces précédentes. Comme Alestes baremoze, ils sont représentés dans l'Archipel de Petit Tchad par des individus de taille moyenne. Nous remarquons cependant que les grands individus de A. dentex paraissent mieux représentés en Petit Tchad.
- Alestes nurse, espèce sédentaire de petite taille, n'est capturée que par les trois premiers groupes de filets. On observe cependant un changement très net en période de Petit Tchad, à savoir une raréfaction des petits et l'apparition de grands individus.

Les espèces **non pélagiques** montrent des différences dans la chronologie des captures, apparemment liées à la modification des habitats de l'Archipel,. Ces différences mettent en évidence la diversité des modalités d'utilisation des zones enherbées non échantillonnées par les FM. A la crue de 1973, on note un comportement inverse des Heterotis et des Clarias d'une part et des Gymnarchus et des grands Sarotherodon d'autre part. Ces derniers quittent les zones d'eaux libres au moment de la crue et y réapparaissent à la décrue. Chez Gymnarchus, ce retour en eau libre s'accompagne d'une augmentation de la proportion de jeunes individus (fait nouveau par rapport au Tchad Normal) mais, chez les Sarotherodon, on observe en Petit Tchad une raréfaction des grands et des petits individus. Ces migrations internes à l'Archipel entre poches d'eau libre et végétation sont apparemment en relation avec la reproduction de ces espèces. Le développement de la végétation est particulièrement favorable aux Gymnarchus qui construisent un nid dans les herbes des marécages.

Les captures de Polypterus senegalus sont originales puisqu'à partir d'octobre 1972 on rencontre dans le milieu deux nouveaux groupes de taille qui embrassent le groupe moyen jusque là seul représenté. L'arrivée de grands et de jeunes individus en octobre 72, au moment de la montée des eaux en année normale (la crue est inexistante cette année-là), est sans doute en relation avec l'existence de mouvements

d'eau malgré l'absence de remontée du niveau. Les grands individus paraissent se raréfier à partir de la crue 1974.

Il est intéressant de remarquer les différences entre P. senegalus qui persiste dans l'Archipel de Petit Tchad et P. endlicheri et P. bichir qui en disparaissent malgré la même adaptation respiratoire à ce milieu hypoxique. L'élargissement de la gamme des tailles de P. endlicheri et P. bichir apparaît plus précocement et elles abandonnent le milieu dès que la liaison avec les Eaux Libres du Sud-Est est rétablie. Ces comportements différents sont à rapprocher des résultats d'une étude systématique des Polyptéridés dans laquelle Daget et Desoutter (1983) montrent que les trois espèces ci-dessus appartiennent à deux groupes différents. Le groupe "bichir-endlicheri" correspond à une tendance évolutive de plus en plus ichtyophage. P. senegalus appartient au groupe dont le régime alimentaire est resté proche du type ancestral à base d'Invertébrés et de petits poissons. Ces caractéristiques évolutives s'accompagnent d'une colonisation de milieux écologiquement idoines. La première lignée a été amenée à coloniser de vastes étendues d'eau tandis que la seconde est restée cantonnée aux milieux forestiers. La zone soudano-sahélienne correspond plus particulièrement aux besoins du groupe bichir-endlicheri ; Daget et Desoutter constatent que P. senegalus a cependant colonisé cette zone en fréquentant plutôt les plaines d'inondation où il ne se trouve pas en compétition avec les autres espèces. La succession des deux groupes dans l'Archipel illustre bien les tendances des modifications écologiques de la région au cours du passage Tchad Normal en Petit Tchad.

Nous terminerons cette étude en présence-absence en comparant les nombres d'espèces fréquentes dans les captures de ces six groupes de FM de différentes tailles de maille en période de Tchad Normal et de Petit Tchad. Pour la première période, une espèce a été prise en compte lorsqu'elle était présente dans 75% des échantillons. Pour la seconde période, le seuil a été fixé à 50% pour tenir compte de la diminution des prises.

Cet inventaire (tabl. 4-3) montre que la richesse spécifique baisse beaucoup plus dans les FM de grandes mailles. Le FM 50 en particulier ne capture plus que 3 espèces au lieu de 18. C'est ensuite les FM de petites mailles qui détiennent le score le plus bas (3 espèces au lieu de 11). Puis viennent les FM 16-22 (6 espèces contre 18) et enfin les FM 30 et 40 (5 espèces contre 12). Les cas de captures communes aux deux périodes sont plus nombreux dans les FM 16-22 (5 espèces) et FM 30 (3 espèces).

On constate une raréfaction des captures portant plus particulièrement sur les espèces atteignant une très grande taille (Mormyrus rume, Hydrocynus forskalii, H. brevis, Citharinus citharus, Labeo sene-

galensis, L. coubie, Bagrus bayad, Auchenoglanis spp., Hemisynodontis membranaceus, Lates niloticus, Polypterus bichir et P. endlicheri). Les nouvelles conditions de milieu paraissent éliminer les espèces à longue durée de vie. Pour le groupe des Polypterus, la raréfaction de P. bichir et P. endlicheri et le développement de P. senegalus - dont la taille maximale est beaucoup plus faible - vont dans ce sens. Les espèces de grande taille (Heterotis) ou de taille moyenne à grande (Clarias, Sarotherodon niloticus et S. aureus) propres à la période de Petit Tchad, sont connues pour leurs possibilités de croissance particulièrement rapides.

4.2.2 - ASPECTS QUANTITATIFS

L'analyse des données quantitatives (PUE spécifiques en nombre) apporte une information sur la variation d'abondance et précise ainsi la tendance à l'expansion ou à la régression du peuplement ou, plus particulièrement, de certaines espèces presque toujours qualitativement présentes pour lesquelles l'analyse qualitative est inopérante ; c'est le cas de Synodontis schall, Alestes baremoze, Alestes nurse, Distichodus rostratus et Gymnarchus niloticus (tabl. 4-1). Nous commencerons par quelques remarques sur le rendement annuel moyen des différents FM, toutes espèces confondues (PUE "totale" ; fig. 4-7), avant d'aborder l'étude simultanée des variations d'abondance spécifiques, c'est-à-dire des tendances évolutives de la structure du peuplement et sa signification écologique, d'abord à l'échelle interannuelle puis à l'échelle saisonnière.

4.2.2.1 - **Remarques préliminaires d'après la PUE totale**

Deux remarques préliminaires nous permettent d'attirer l'attention sur le fait que les variations d'abondance, telles qu'on peut les saisir à l'aide de notre échantillonnage, recouvrent à la fois une transformation biologique certaine avec essor démographique ou déclin des populations, mais également un aspect artéfactuel possible induit par l'hydrologie.

1/ A partir du FM 30, l'évolution de la PUE totale est inverse de celle du niveau d'eau (fig. 4-7). Le maximum est atteint en 1972/73 ou 1973/74, au moment de la période d'assèchement qui concentre les stocks. On relève ainsi tout de suite l'importance de la prise en compte des conditions hydrologiques qui permettent, limitent ou imposent des déplacements de stocks engendrant des variations de densité et des modifications de structure du peuplement.

2/ Le rendement des FM 16 à 25 se maintient ou s'accroît en période de Petit Tchad. Celui des grandes mailles et des petites mailles diminue. Pour les petites mailles (FM 10 à 14), après des pics d'abondance marqués (plus de 1000 poissons/100 m/nuit), on observe une chute brutale et persistante de la PUE totale à partir de 1974/75 (fig. 4-7).

Ces profils du rendement des différents FM rendent compte de l'évolution interannuelle des composantes du peuplement en fonction de leur taille. On constate un recoupement entre ces variations quantitatives et l'appauvrissement qualitatif en espèces déjà signalé pour les FM de petites et de grandes mailles (§ 4.2.1). Ce résultat confirme, pour la période de Petit Tchad, une raréfaction des jeunes et des espèces de petite taille ainsi que des espèces à longévité élevée. Les FM 16-22 qui maintiennent ou accroissent leur rendement en Petit Tchad, capturent des tailles intermédiaires et présentent le plus grand nombre d'espèces communes aux deux périodes lacustres (tabl. 4-3).

La taille correspond assez grossièrement à une stratégie d'exploitation du milieu et les modifications observées ici indiquent un profond changement du fonctionnement de l'écosystème. En outre, avertis de l'existence d'une évolution propre aux captures de différents groupes de FM, nous avons conduit cette analyse quantitative parallèlement dans différents groupes de mailles.

4.2.2.2 - Variation interannuelle de la structure des captures

L'étude de la structure des captures repose sur l'emploi d'un indice de diversité spécifique (indice de Shannon et Régularité), de diagrammes Rang-Fréquence et de la CAH, techniques dont nous avons précisé les caractéristiques dans la partie consacrée au traitement des données (§ 2.4.3). Nous analyserons la tendance interannuelle des évolutions de structure (indice de Régularité et diagrammes Rang-Fréquence) en nous basant sur les captures de chaque espèce, cumulées sur l'année hydrologique (octobre à septembre) plutôt que sur l'année calendaire, parce que la crue engendre des discontinuités dans l'évolution du peuplement (cf § 4.2.1).

La Régularité des captures de chaque cycle hydrologique a été calculée de 1970/71 à 1975/76 pour les différents FM (fig. 4-8). L'amplitude de la variation interannuelle de la Régularité (AR) en fonction de la taille de maille est plus réduite à partir du FM 35 et les valeurs de la Régularité se situent en général au-dessus de 0.5. Les captures de grande taille présentent donc une diversité élevée assez constante. Nous verrons qu'elles comprennent en effet peu de représentants des espèces grégaires responsables de la variabilité de

la diversité spécifique des captures dans les FM de maille plus petite.

Dans la série des mailles de 10 à 30 mm, des minima de Régularité apparaissent et disparaissent brusquement d'une année à l'autre, comme s'il n'y avait pas de continuité dans le peuplement échantillonné par les petites mailles. Par contre, il existe une continuité interannuelle du sens de variation de la Régularité pour les FM 25 et 30 qui, en outre, présentent des évolutions inverses de 1970/71 à 1974/75.

En dehors des captures des grandes mailles qui conservent une Régularité élevée quelle que soit la période lacustre, les captures des autres FM présentent donc une structure de type "juvénile" à un moment ou à un autre. Celle-ci apparaît en période de Tchad Normal et d'assèchement (1970/71 à 1973/74) pour les très petites mailles et les FM 25 et 30. Pour le FM 30, elle se poursuit jusqu'en période de Petit Tchad où elle disparaît brutalement en 1975/76. Enfin, pour les mailles 15 à 22, la baisse de Régularité n'apparaît qu'en Petit Tchad. On retrouve là encore le rôle primordial des poissons de taille intermédiaire dans le peuplement de Petit Tchad et l'effacement de celui joué par les poissons de grande taille et de très petite taille.

L'apparition d'une structure de type juvénile est attribuable à la prépondérance d'une espèce ou d'une écophase différente suivant le groupe de FM et la période considérés. C'est ce que nous avons examiné par la méthode des diagrammes Rang-Fréquence.

A/ **FM 10-13** (fig. 4-9 et tabl. 4-4)

En période de Tchad Normal, lorsque l'Archipel est largement ouvert sur le reste du lac, la composition des captures des filets de petites mailles est dominée par Pollimyrus isidori (1970/71 et 1971/72 tabl. 4-4). On passe de ce profil juvénile à un profil plus équilibré en 1972/73 au moment de l'isolement de l'Archipel car les mortalités des Pollimyrus isidori donnent une importance relative plus grande aux Mochocidés (Brachysynodontis batensoda, Synodontis schall et S. frontosus) plus résistants à l'hypoxie, augmentant ainsi la diversité spécifique.

On retrouve un profil juvénile en 1973/74 avec une dominance des Alestes nurse qui envahissent le milieu à la faveur de la remise en eau de 1973. La diversité augmente un peu en 1974/75 avec l'arrivée de deux espèces jusque là peu représentées (Brienomyrus niger et Polypterus senegalus) qui, avec Synodontis schall, deviennent les trois composantes majeures des captures des FM 10-13 en période de Petit Tchad.

La variation de la diversité spécifique des captures des FM de petites mailles apparaît fortement liée aux possibilités de déplacement des poissons entre l'Archipel et les Eaux Libres du Sud-Est ou entre les différentes régions de l'Archipel. Le profil juvénile de la compo-

sition des captures des FM 10-13 est un état indépendant de la période lacustre, engendré par des espèces grégaires de petite taille qui envahissent le milieu successivement, suivant des modalités qui apparaîtront à l'échelle saisonnière.

B/ **FM 16-22** (fig. 4-10 et tabl. 4-5)

Les diagrammes Rang-Fréquence demeurent relativement convexes jusqu'en 1973/74. La diversité spécifique demeure comparable, avec cependant un remaniement de la composition spécifique. Les trois premières années, les espèces qui occupent les cinq premiers rangs appartiennent au peuplement caractéristique de Tchad Normal (Brachysynodontis batensoda, Eutropius niloticus, Synodontis schall, Alestes baremoze, Hydrocynus forskalii et Petrocephalus bane), puis, en 1973/74, Polypterus senegalus et Alestes nurse, jusque là mal représentés, apparaissent aux deux premiers rangs et les espèces citées précédemment sont reléguées au second plan.

La concavité du diagramme Rang-Fréquence commence à s'accuser à partir de 1974/75 (fig. 4-10) et on obtient en 1975/76 un profil juvénile typique dû à la prépondérance croissante de Brienomyrus niger (80% en 1975/76).

La structure du peuplement demeure équilibrée jusqu'à la période d'assèchement, mais la composition finale d'espèces qui constituent cette structure est tout à fait différente de celle de Tchad Normal. Cette période de transition sera précisée à l'échelle saisonnière. Les diagrammes Rang-Fréquence ne rendent compte de l'évolution du peuplement qu'à partir de l'explosion démographique de Brienomyrus niger.

C/ **FM 30** (fig. 4-11 et tabl. 4-6)

Les diagrammes Rang-Fréquence présentent de 1970/71 à 1974/75 une concavité croissante qui correspond à une baisse de diversité résultant de la dominance de Brachysynodontis batensoda et Synodontis schall qui se relaient au premier rang.

S. schall régresse de 92% en 1974/75 à 32% en 1975/76 et Alestes nurse, Brienomyrus niger et Alestes baremoze accèdent aux premiers rangs. On retrouve alors une convexité comparable à celle de 1970/71.

L'évolution des captures du FM 30 peut être interprétée comme une déstabilisation progressive du peuplement de Tchad Normal au cours de l'assèchement, par sélection des espèces les plus résistantes qui deviennent dominantes. L'apparente phase juvénile qui en résulte est dûe au vieillissement du peuplement et non à son renouvellement. Le retour à une situation d'équilibre de 1974/75 à 1975/76 est réalisé sans transition et mérite d'être observé à une échelle de temps plus fine pour en saisir les mécanismes.

4.2.2.3 - Variations saisonnières de la structure des captures

Pour préciser l'influence de la dynamique saisonnière dans la détermination des tendances interannuelles de structure, nous nous sommes basés sur la répartition hydrologique des groupes de prélèvements semblables (définis par la CAH) et sur l'évolution concomitante de la diversité spécifique (fig. 4-12 à fig. 4-17). Cette analyse réalisée sur 6 groupes de FM (FM 10-13, FM 16-22, FM 30, FM40, FM 50, FM 60-70) nous a conduits à identifier plusieurs phases dans l'évolution ichtyologique de Tchad Normal en Petit Tchad.

Nous préciserons que la CAH fournit des regroupements de prélèvements caractérisés par des types de composition spécifique (tabl. 4-7 à tabl. 4-12) qui sont des profils moyens. Certains prélèvements peuvent ainsi être affectés à un type indiquant un faible pourcentage d'une espèce en réalité absente de ce prélèvement particulier.

A/ **FM 10-13** (fig. 4-12 et tabl. 4-7)

L'évolution de la diversité spécifique permet de distinguer 4 phases (A à D ; fig. 4-12). D'abord une alternance de maxima et de minima de diversité jusqu'en 1972, puis un palier stable à un niveau élevé. A partir de la crue 1973, les variations reprennent de façon erratique ; elles deviennent ensuite régulières en période de Petit Tchad, en opposition de phase avec la courbe hydrologique.

- La première phase (A) présente une alternance de prélèvements de type 1 et 2 (fig. 4-12 et tabl. 4-7). Eutropius niloticus et Pollimyrus isidori sont en proportions comparables dans le type 1 (35 à 40%). La dominance de P. isidori dans le type 2 (86%) détermine les minima de diversité. Ces invasions massives de P. isidori qui ne sont pas liées à une phase hydrologique précise, pourraient résulter de migrations à l'intérieur de l'Archipel. L'originalité de ce comportement se traduit par l'individualisation de cette espèce (groupe II tabl. 4-7).

- La deuxième phase (B) qui contient une majorité de prélèvements de type 3, est très homogène. Sa stabilité, déjà signalée à l'échelle interannuelle, apparaît ici en relation certaine avec l'isolement du milieu qui interdit immigration ou émigration. E. niloticus et P. isidori perdent de l'importance au bénéfice de Synodontis schall et Brachysynodontis batensoda : en plus d'une résistance moins grande aux conditions hypoxiques, on peut invoquer la longévité plus faible des espèces de petite taille qui, de ce fait, disparaissent plus vite en l'absence de recrutement.

Les deux Synodontis ont une importance accrue en juillet 1973

(composition de type 7 comprenant 30% de S. frontosus et 28,5% de S. schall). Ce prélèvement d'étiage résulte de mortalités locales massives constatées pendant les orages du mois de juin.

- La troisième phase (C), introduite par la crue de 1973, est caractérisée par des variations erratiques de la diversité spécifique qui correspondent à des prélèvements de type 4 contenant 92% d'Alestes nurse.

L'influence d'A. nurse dans la modification de la structure des captures de cette troisième phase est comparable à celle de P. isidori pour la phase A. Cependant, l'Archipel étant maintenant relativement isolé par rapport à l'ensemble du lac, les invasions d'A. nurse, espèce sédentaire, doivent correspondre à des déplacements d'amplitude réduite entre zones d'eaux libres et de végétation à la faveur de la crue. On peut comparer ces déplacements aux migrations latérales de cette espèce, du lit mineur du fleuve vers les zones d'inondation. Le stock d'A. nurse a dû se développer rapidement dans certaines régions de l'Archipel ou en bordure des Eaux Libres du Sud-Est grâce à la production d'un écophénotype à reproduction précoce et continue signalé pour la première fois par Blache (1964) dans la région des îlots-bancs et décrit par lui sous le nom d'Alestes dageti. Nous reviendrons sur cet écophénotype qui réapparaît en 1973 dans l'Archipel.

Clarias spp. et Polypterus senegalus sont aussi "injectés" dans la zone de pêche sous la poussée de la crue. Leur apparition en début de crue (composition du type 8 comprenant 29% de Clarias et 40% de Polypterus), avant les autres espèces caractéristiques de cette phase, correspond à leurs affinités écologiques. Ces deux espèces de marécages fréquentent les zones d'eau peu profonde et sont capables d'une avancée plus rapide dans l'Archipel au fur et à mesure de l'arrivée de la crue.

On remarquera, au cours de la décrue 1974, un prélèvement de type 1 qui signale une composition comparable à celle de Tchad Normal. Cette présence est l'indice de la possibilité d'une immigration partielle du peuplement des Eaux Libres, malgré l'importance des formations végétales qui se sont développées pendant la baisse du niveau d'eau. Les pêches de mars 1974 ont effectivement permis de capturer des jeunes d'espèces typiques de Tchad Normal à une période plus tardive que d'habitude, les jeunes apparaissant dès novembre dans l'Archipel de Tchad Normal.

- La quatrième phase (D) correspond à un peuplement de Petit Tchad qui présente une certaine régularité dans son évolution saisonnière. Pendant l'étiage, on observe une diversité élevée avec 5 espèces bien représentées : Synodontis schall, Brachysynodontis batensoda, Alestes nurse, Polypterus senegalus et Sarotherodon niloticus (composition de

type 5 ; tabl. 4-7). La crue provoque l'invasion du milieu par les Brienomyrus niger qui dominent alors le peuplement (83% dans la composition de type 6) et sont responsables de la baisse saisonnière de la diversité spécifique.

Contrairement à la phase de fin de Tchad Normal (A), la structuration du peuplement paraît moins anarchique en Petit Tchad, car la composition est basée sur des espèces sédentaires dont les déplacements sont essentiellement réglés par les phases hydrologiques.

Nous avons distingué 6 groupes d'espèces (tabl. 4-7) :

- Le groupe I correspond aux jeunes de l'année en période de Tchad Normal. Une seule espèce sur 8 persiste dans le recrutement de Petit Tchad. Il s'agit de Distichodus rostratus dont la bonne résistance à l'hypoxie et le régime alimentaire végétarien peuvent expliquer la persistance de jeunes dans ce milieu marécageux.
- Le groupe III assez hétérogène, comprend à la fois des jeunes mais aussi des adultes de certaines espèces qui s'accrochent dans les FM de petites mailles (Synodontis et Schilbe). Ces derniers prennent de l'importance en période de basses eaux où leur capturabilité augmente (types 3 et 5 ; tabl. 4-7). Parmi les autres espèces du groupe III, il convient de distinguer les Petrocephalus plus particulièrement présents pendant l'assèchement (phase B ; type 3) et les Sarotherodon surtout présents en Petit Tchad.
- Il reste enfin 4 groupes monospécifiques (II, IV, V et VI) dont trois dominent largement le peuplement au cours de ce passage de Tchad Normal en Petit Tchad. Pollimyrus isidori, pélagique zooplanctophage de fin de Tchad Normal est remplacé par Alestes nurse dans l'Archipel enherbé, puis les conditions hypoxiques favorisent Brienomyrus niger. La rapidité de la succession de ces trois espèces dominantes si différentes d'un point de vue écologique, illustre l'étonnante potentialité de la communauté ichtyologique pour l'exploitation continue d'un faciès lacustre fluctuant.

B/ **FM 16-22** (fig. 4-13 et tabl. 4-8)

Jusqu'à l'étiage de 1973, l'évolution des captures de ce groupe de FM peut être simplifiée par rapport aux petites mailles en regroupant les phases A et B.

- En fin de période de Tchad Normal (A+B), il y a alternance de deux types de composition spécifique en relation avec l'hydrologie. Les prélèvements de type 1 - caractéristiques du Tchad Normal de haut niveau - apparaissent plutôt à la décrue et ceux de type 2 au moment de l'étiage et de la crue (fig. 4-13 et tabl. 4-8). La différence entre ces deux types réside en premier lieu dans les proportions de quatre

espèces : Alestes baremoze et Eutropius niloticus mieux représentés dans le groupe 1, et Petrocephalus bane et Synodontis schall mieux représentés dans le groupe 2. En second lieu, Pollimyrus isidori et Alestes dentex sont plus importantes dans le groupe 1, et Marcusenius cyprinoïdes dans le groupe 2.

L'apparition de chaque type est en relation avec les affinités écologiques des espèces qui le caractérisent. Alestes baremoze, Eutropius niloticus, Pollimyrus isidori et Alestes dentex ont une tendance pélagique tandis que Synodontis schall et Marcusenius cyprinoïdes sont benthiques. Le groupe pélagique (1) réapparaît début 1973 (fig. 4-13) en période habituelle de décrue (crue absente cette année-là), comme en 1972. Cette brève apparition pourrait correspondre à la perpétuation d'un cycle d'invasion de l'Archipel et on peut voir dans sa limitation, l'incidence de l'isolement du milieu.

La mobilité des espèces grégaires qui caractérise le peuplement en période de Tchad Normal est à l'origine de la variation de diversité spécifique au moment de la crue de 1971. La diversité se maintient ensuite à un niveau élevé jusqu'au début juillet 1973 et on retrouve ici, comme pour les petites mailles, l'influence de la concentration des stocks. On constate cependant une diminution progressive de la diversité spécifique qu'on peut attribuer à la péjoration des conditions de milieu qui favorise les Synodontis résistant à l'hypoxie. Cette péjoration est aggravée dans certaines localités, à la suite d'orages particulièrement violents. Le prélèvement de type 3 de juillet 1973 (fig. 4-13 et tabl. 4-8) témoigne d'une telle action ponctuelle ; il comprend 28% de Synodontis schall et 41% de S. frontosus. On remarquera aussi, dans ce prélèvement, les 14% de Polypterus senegalus, espèce qui, en plus de la résistance à l'hypoxie, a commencé son expansion démographique in situ.

- L'expansion de Polypterus senegalus est confirmée au cours de la phase C, également caractérisée par l'arrivée massive d'Alestes nurse (composition de type 4). La prépondérance de P. senegalus en début de crue (type 5 ; 61%) montre bien le développement in situ de cette espèce au niveau des zones de végétation faiblement inondées favorables à son écologie et à sa reproduction (cf. § 6.2).

Il est probable qu'en élevant le niveau d'eau, la crue de 1973 qui favorise l'immigration d'A. nurse, permet également la fuite d'espèces moins bien adaptées au nouveau milieu telles que les S. frontosus. Au cours de l'étiage 1973, tous les individus de cette espèce - alors très concentrés : 41% du type 3 tabl. 4-8 - présentaient un coefficient de condition très bas. Leur faible proportion à partir de la crue 1973 (types 4, 5, 6), résulterait de l'abandon de ce milieu peu favorable dès que cela est possible. Mais on peut aussi invoquer une

forte mortalité attribuable à leur état de faiblesse.

- La phase D débute dès l'étiage 1974. L'abondance d'Alestes nurse est alors remplacée par celle de Polypterus senegalus qui domine (type 5) en alternance avec Brienomyrus niger (type 6).

A la différence de Synodontis frontosus, S. schall demeure important (10% dans le type 5) ; on remarque qu'il est mieux représenté lorsque P. senegalus domine et on note alors la présence simultanée de Distichodus rostratus.

On retrouve une variation de diversité spécifique en opposition de phase avec la crue, mais les minima ne correspondent pas à un type de prélèvement particulier comme dans le cas des petites mailles. L'irrégularité de l'alternance des types 5 et 6 peut correspondre à des zones de pêche différentes, tantôt plus pélagiques (surtout des B. niger) tantôt plus benthiques ou proches de la végétation (surtout des P. senegalus avec plus de D. rostratus et S. schall). Malgré des profils de composition spécifique semblables quant aux espèces les mieux représentées, la diversité varie suivant les phases hydrologiques, du fait de la variation du nombre d'espèces.

Nous avons distingué 5 groupes d'espèces (tabl. 4-8) :
- Les groupes I et II comprennent des espèces de Tchad Normal qui disparaissent ou subsistent tant bien que mal dans les conditions de Petit Tchad ; c'est le cas de Synodontis schall qui représente encore 10% des captures du type 5.
- Le groupe III apparaît particulièrement typique du cycle hydrologique 1973/1974, à l'exclusion de la période d'étiage. Alestes nurse qui est l'espèce la plus abondante du groupe disparaît à l'étiage où les conditions de milieu s'éloignent de celles d'une zone d'inondation appréciées par cette espèce qui supporte mal les conditions de marécage.
- Le groupe IV présente aussi une affinité pour un habitat végétal mais avec une résistance plus grande à l'hypoxie en ce qui concerne les espèces inaptes à la respiration aérienne comme Distichodus rostratus et Sarotherodon niloticus. Le rattachement de ces espèces déjà présentes en Tchad Normal, à un groupe caractéristique de Petit Tchad, montre leur implantation dans ce nouveau milieu bien que leurs adaptations à son exploitation ne soient pas aussi performantes que celles de Brienomyrus niger (groupe V) qui fournit l'exemple type d'une colonisation rapide d'un milieu neuf grâce à une reproduction continue (cf § 6.2).

C/ **FM 30** (fig. 4-14 et tabl. 4-9)

L'évolution de la diversité des captures de ce FM nous a conduit à un découpage en cinq phases. Les deux premières (A et B) comparables à celles des FM précédents, les trois suivantes propres au FM 30 dont

les captures sont dominées par les variations d'abondance des Synodontis. Jusqu'au début de 1972, la diversité varie largement, de façon anarchique (A). Ensuite, les variations disparaissent et la diversité diminue régulièrement jusqu'à la crue de 1973 (B). Les variations reprennent alors jusqu'au maximum de la crue 1974/1975 (C). La diversité décroît brutalement et demeure faible pendant toute la décrue et l'étiage 1974 (D). Enfin, elle remonte au moment de la crue de 1975 mais demeure susceptible de variations très brusques, notamment au moment de l'arrivée de la crue (E). La variation régulière de la diversité spécifique en Petit Tchad n'apparaît donc pas ici. Comme nous le verrons plus loin, on doit attribuer cette particularité aux migrations des Synodontis.

Les prélèvements de type 2 et 3 qui alternent en phase A, diffèrent essentiellement par la proportion de Synodontis et de Schilbe. Les Brachysynodontis batensoda prennent de l'importance pendant les basses eaux de 1971 et l'assèchement 1972-1973. Leur dominance se poursuit jusqu'au maximum de la crue 1974. L'hydrologie détermine les possibilités de déplacement de cette espèce grégaire, déplacements qui dirigent les variations de la diversité spécifique. Jusqu'au début de 1972, la circulation à l'intérieur de l'Archipel doit être encore aisée, la diversité varie très largement d'un mois à l'autre. Puis les stocks prisonniers dans la zone de pêche se concentrent progressivement et la diversité décroît de façon continue. La crue de 1973 débloque les déplacements à l'intérieur de l'Archipel, mais la véritable libération du stock de B. batensoda n'interviendra qu'avec la crue de 1974. Cette crue, très drastique du point de vue de l'hypoxie, a fait considérablement baisser la densité des B. batensoda en provoquant des mortalités et en libérant les survivants.

Les Synodontis schall constituent au cours de la décrue 1975 les seuls vestiges importants du peuplement de Tchad Normal. Leur comportement benthique explique qu'ils soient restés plus nombreux dans l'Archipel, contrairement à B. batensoda habituellement pélagique. A partir de la crue suivante (1975-1976), S. schall demeure une espèce dominante du peuplement de l'Archipel (30% dans le type 6) en compagnie d'un groupe d'espèces (VI) propres à cette période : Gymnarchus niloticus, Brienomyrus niger et Alestes nurse. Les captures du FM 30 correspondent à des juvéniles pour G. niloticus, une espèce de grande taille, et à de grands adultes pour les deux autres espèces de petite taille. On peut également ajouter que , contrairement aux deux autres, A. nurse ne supporte pas les conditions hypoxiques. Sa présence montre qu'en Petit Tchad l'Archipel doit comporter des aspects écologiques qui le rapprochent d'un habitat végétal de type zone inondée et qu'il n'est pas exclusivement de type marécageux.

Contrairement à ce qu'on a trouvé pour les FM 10-13 et FM 16-22,

les captures du FM 30 en 1971-début 1972 (types 2 et 3 ; phase A) diffèrent de celles du Tchad Normal de haut niveau (type 1 ; 1966-69) caractérisées par Alestes baremoze, Petrocephalus bane et Lates niloticus (groupe I ; tabl. 4-9) en proportion beaucoup plus faible en 1971-1972 et qui disparaissent dès la phase B (prélèvements de type 3). Cependant, on remarque la réappartion d'Alestes baremoze en période de Petit Tchad, à partir de la crue de 1975 (10% dans le type 6). La présence de cette espèce sensible à l'hypoxie est à rapprocher de celle d'A. nurse (ci-dessus) ; elle confirme que ce milieu marécageux doit présenter des périodes hospitalières pendant lesquelles il est colonisable par des espèces susceptibles de l'exploiter comme une zone d'inondation fluviale et, dans le cas des grands individus d'A. baremoze, en adoptant un régime alimentaire végétarien comme cela a été montré par Lauzanne (1973).

D/ **FM 40** (fig. 4-15 et tabl. 4-10)

Jusqu'au début de 1972 (phase A), existe une alternance saisonnière de deux types de composition spécifique. Les captures de hautes eaux comprennent essentiellement Labeo senegalensis, Schilbe uranoscopus, Eutropius niloticus, Brachysynodontis batensoda et Hemisynodontis membranaceus (type 1 ; tabl. 4-10). Cette dernière espèce influence la baisse de diversité spécifique en devenant dominante pendant les basses eaux (type 2) tandis que L. senegalensis, Schilbe et Eutropius se raréfient. Les variations saisonnières d'abondance des grands individus de ces espèces migratrices peuvent correspondre à des migrations de reproduction perturbées en 1972. Certaines espèces ont dû émigrer au moment de la crue de 1971-1972 et ne sont pas revenues dans le milieu en 1972. Telle doit être l'explication de la raréfaction de H. membranaceus qui présente une évolution inverse de celle des autres Synodontis.

A partir de l'étiage 1972 (phase B), parmi les espèces jusque là mal représentées, on remarque l'accroissement de la proportion de Distichodus rostratus, des Sarotherodon et de Polypterus senegalus qui demeurent bien représentées dans les captures de Petit Tchad.

A partir de la crue 1973, la diversité spécifique varie avec l'hydrologie. On distingue une première étape (phase C) avec une composition spécifique de type 4 qui se maintient jusqu'au maximum de la crue suivante. Les Clarias (62%) dominent, accompagnés par Heterotis (8%). On retrouve cette composition aux hautes eaux des crues suivantes (phase D) tandis que les périodes de décrue et d'étiage ont une diversité spécifique plus élevée, avec cependant une proportion importante de S. schall (44%). En Petit Tchad, l'Archipel semble héberger deux communautés, l'une plus particulièrement inféodée à la végétation et l'autre aux poches d'eau libre ; elles se mélangent en période de crue.

E/ **FM 50** (fig. 4-16 et tabl. 4-11)

Jusqu'à l'étiage de 1973, on distingue d'abord une composition spécifique de type 2 qui correspond à une phase (A) à forte variation de diversité ; résultat de la présence d'un stock d'Hemisynodontis membranaceus important (50% de la composition spécifique). La diversité se stabilise et augmente dans la phase B suivante, présentant principalement des prélèvements de type 3 dans lesquels les H. membranaceus se sont considérablement raréfiés (7%).

Ces deux compositions 2 et 3 issues du peuplement de Tchad Normal de haut niveau (type 1), en diffèrent par une importance moindre de Hydrocynus forskalii, Synodontis frontosus, Polypterus bichir et par un accroissement de la proportion de Labeo senegalensis et Mormyrus rume. La fin du Tchad Normal paraît donc plutôt défavorable aux ichtyophages (H. forskalii et P. bichir) ou saprophage (S. frontosus) et favorable aux espèces benthiques (L. senegalus et M. rume).

A partir de la crue de 1973, on retrouve le schéma de variation de la diversité spécifique en fonction de l'hydrologie. Les diversités faibles correspondent généralement à de fortes concentrations de Clarias au moment de la montée des eaux (groupe 6). Les deux autres types de composition spécifique (4 et 5) correspondent respectivement aux groupes d'espèces III et IV, associations spécifiques sans doute propres à des micro-milieux.

F/ **FM 60-70** (fig. 4-17 et tabl. 4-12)

Là encore, jusqu'à l'étiage 1973, les captures fournissent l'image d'une dégradation du peuplement de Tchad Normal de haut niveau (type 1) encore échantillonné pendant les hautres eaux de 1971 et caractérisé par trois espèces du groupe I : Lates niloticus, Bagrus bayad et Labeo senegalensis. Ces espèces perdent de l'importance, d'abord au bénéfice d'Hemisynodontis membranaceus pendant l'étiage de 1971, puis de Brachysynodontis batensoda à partir de 1972. On remarque également la forte augmentation de la proportion de Sarotherodon galilaeus au cours de cette période de concentration des eaux.

Après la crue de 1973, 4 espèces sont bien représentées : Heterotis niloticus, Clarias sp., Gymnarchus niloticus et Synodontis schall. Heterotis occupe toujours une place importante (au minimum 25%) et est associé aux Clarias (groupe II). Ces deux espèces apparaissent plus particulièrement inféodées à l'habitat végétal car elles sont plutôt présentes au moment des hautes eaux qui semblent favoriser leur incursion dans les poches d'eaux libres. Gymnarchus domine à l'étiage 1974 et 1976 (type 5). Enfin S. schall est la seule espèce qui subsiste dans cet habitat sans production de jeunes (cf § 6.2) ; certainement plus rustique que les autres Synodontis, elle persiste dans l'Archipel jusqu'à la décrue de 1975 et après elle s'y raréfie, peut-être à la

suite de son émigration vers les Eaux Libres.

4.2.2.4 - **Discussion sur l'évolution de la composition quantitative du peuplement**

Les indices utilisés pour caractériser la structure des captures indiquent l'apparition fréquente de profils de composition spécifique de type "juvénile" (indice de Shannon faible, diagrammes Rang-Fréquence concaves) dans lesquels une espèce domine largement les autres.

A l'échelle annuelle, cette baisse de la diversité spécifique est caractérisée par son apparition brutale d'une année à l'autre, c'est le cas notamment pour les captures des FM de petites mailles.

Nous avons vérifié que ces variations brusques d'une année à l'autre étaient présentes à l'échelle intrannuelle. Pour des organismes dont la longévité dépasse un an, une telle variation implique l'intervention de processus tels que l'invasion du milieu par des migrations, en relation possible avec l'hydrologie.

Les espèces responsables de ces baisses soudaines de la diveristé sont en nombre réduit : Pollimyrus isidori, Brachysynodontis batensoda, Alestes nurse, Brienomyrus niger et Polypterus senegalus. Elles sont, pour la plupart, caractérisées par un grégarisme important. Les espèces de Tchad Normal (P. isidori et B. batensoda) présentent un caractère migrateur bien connu. Par contre, en période de Petit Tchad, les espèces impliquées sont sédentaires (Alestes nurse en 1973/74, Brienomyrus niger et Polypterus senegalus en 1974/75). Il s'agit alors de migrations internes à l'Archipel, entre les zones d'eau libre et la végétation. Ces déplacements sont réglés par les phases hydrologiques.

Une seconde confirmation de l'influence de ces migrations en rapport avec l'hydrologie sur la diversité spécifique réside dans l'évolution particulière de cette dernière à partir de l'étiage de 1972 jusqu'à l'étiage de 1973, période pendant laquelle l'Archipel est relativement isolé du reste du lac et lui-même morcelé en collections d'eau relativement indépendantes. On constate alors une stabilisation et une évolution monotone de la diversité, différente selon la longévité et la résistance des espèces.

Ainsi, l'Archipel fait l'objet d'une colonisation par un peuplement fluvio-lacustre dont la composante la mieux adaptée peut s'imposer temporairement. Ce phénomène apparaît nettement chez les tailles petites et moyennes. Les composantes de grande taille sont caractérisées au contraire par une plus grande stabilité. A partir du FM 35, l'amplitude de variation de la Régularité est beaucoup plus faible. Ce clivage entre les FM 30 et 35 montre qu'il existe des phénomènes de structuration du peuplement différents en fonction de la taille (ou plutôt de la longévité) des individus qui le composent. Chez une espèce, au fur et à

mesure du vieillissement, les cohortes se superposent et l'hétérogénéité interannuelle des recrutements s'atténue. D'un point de vue interspécifique, les proportions se stabilisent et la diversité demeure toujours assez élevée.

Les résultats de cette étude quantitative montrent une dynamique permanente du peuplement ichtyologique de l'Archipel Sud-Est, autant à l'échelle interannuelle qu'à l'échelle saisonnière et ce, quel que soit le faciès lacustre (Tchad Normal ou Petit Tchad). Ces variations de structure proviennent des caractéristiques de diverses espèces qui participent au peuplement (migrations, grégarité, longévité et affinités écologiques) et de leur interférence avec l'hydrologie et la transformation de l'habitat. Il semble que le peuplement présent dans la zone d'eau libre échantillonnée dans cette étude, soit une synthèse conjoncturelle (ce qui explique ses variations soudaines de structure) entre des fractions exploratrices (ou chassées) des peuplements des habitats adjacents : ceux des Eaux Libres de la cuvette sud et des habitats végétaux de l'Archipel. Cette dynamique du peuplement illustre un aspect original du fonctionnement de l'écosystème au niveau ichtyologique, basé sur l'importance relationnelle entre régions lacustres ou entre habitats aux caractéristiques écologiques différentes, susceptibles de s'étendre ou de se restreindre selon les saisons ou les faciès lacustres.

4.2.3 - TRAITS PRINCIPAUX DE L'EVOLUTION DU PEUPLEMENT DE L'ARCHIPEL SUD-EST

L'analyse qualitative présente l'avantage de schématiser clairement l'évolution du peuplement de l'Archipel Sud-Est et permet d'identifier la nature des processus évolutifs à partir d'espèces indicatrices. L'analyse quantitative complète ce schéma en précisant les aspects fonctionnels de l'évolution d'après les variations d'abondance d'espèces majeures quasiment toujours présentes.

L'évolution du peuplement peut être décomposée en plusieurs étapes marquées par des modifications clés de l'environnement. Le clivage principal se produit entre l'étiage et la crue de 1973. Avant cette date, on assiste au vieillissement d'un peuplement de pleine eau aux composantes très mobiles ; après cette date, se succèdent des explosions démographiques d'espèces plus sédentaires présentant une affinité marquée pour l'habitat végétal, avec ou sans adaptation de résistance à l'hypoxie.

La période de Tchad Normal entre dans sa phase finale au début de 1972, à partir du moment où la libre circulation des poissons est compromise par l'abaissement du niveau d'eau. On assiste alors à une

évolution en milieu clos qui ne dépend plus des échanges avec l'extérieur mais seulement de phénomènes locaux - tels les mortalités en masses provoquées par les orages - qui se traduisent dans l'analyse qualitative (nombre d'espèces) et quantitative (structure du peuplement).

La mise en place du Petit Tchad peut être scindée en deux phases principales. La première correspond à la saison hydrologique 1973/1974 au cours de laquelle la crue rompt partiellement l'isolement de l'Archipel et homogénéise sa colonisation par des espèces capables d'envahir rapidement toutes les zones de végétation encore jeune, de façon un peu analogue à la colonisation d'une zone inondée fluviale.

Avec la crue de 1974, commence la deuxième phase caractérisée par des hypoxies périodiques dues à la dégradation de la végétation vieillissante. La composition du peuplement est alors réglée par l'hydrologie qui impose une alternance de saisons écologiquement très différentes.

Malgré la rapidité des changements spectaculaires du milieu, le peuplement s'adapte à l'enchaînement des différents faciès lacustres et on assiste à une succession d'espèces dominantes. Cette succession est particulièrement évidente au niveau des espèces de petite taille qui réagissent rapidement aux modifications du milieu dont un aspect essentiel est la variation de la disponibilité en oxygène. Facteur sélectif en provoquant des mortalités importantes, l'hypoxie simplifie le peuplement au bénéfice des espèces possédant des adaptations respiratoires. La crue joue également un rôle majeur en réglant en Petit Tchad la périodicité de l'hypoxie mais aussi en favorisant l'immigration et l'émigration des espèces. D'une façon générale, l'hydrologie est déterminante en régissant les relations du peuplement de l'Archipel avec l'ensemble des stocks fluvio-lacustres qui trouvent en cette région une extension provisoire pour certaines populations à stratégie d'exploitation bien adaptée aux conditions écologiques du moment.

La mise en oeuvre de ces diverses stratégies d'exploitation apparaît dans l'évolution des différentes catégories de taille. La fréquence des hypoxies diminue l'espérance de vie et défavorise la reproduction des espèces non adaptées, d'où une raréfaction des jeunes et le développement des espèces à cycle court ou capables de raccourcir leur cycle. Ces aspects adaptatifs, tant au niveau des espèces que du peuplement, seront développés dans la quatrième partie.

4.3 - LES EAUX-LIBRES DU SUD-EST

Par rapport aux autres milieux lacustres, la cuvette sud présente, à partir du second semestre 1973, deux caractéristiques originales :

- Une liaison constante avec le réseau fluvial et les stocks ichtyologiques qui le peuplent (il est bon de rappeler ici qu'il n'existe pas d'espèces endémiques du lac).
- Une évolution vers un nouveau faciès lacustre caractérisé par une étendue d'eaux libres entourées d'une épaisse ceinture végétale peu propice à abriter les poissons.

L'évolution des peuplements de cette portion du lac après la sécheresse de 1972-73 doit être interprétée en fonction de ces caractéristiques. Comme dans l'Archipel Sud-Est, cette évolution comporte deux périodes dont l'articulation se situe vers la fin de 1974.

4.3.1 - LA BAISSE DU LAC (1973-1974)

Cette période correspond à une importante réduction des surfaces en eau qui provoque, ici aussi, un accroissement de la mortalité, mais de moindre importance que dans l'Archipel Sud-Est ou dans la Cuvette Nord, et ce pour quatre raisons :

- Au moment de son isolement des autres milieux lacustres, la cuvette sud comporte essentiellement des espèces d'eaux libres et des stocks peu importants relativement aux autres régions du lac qui se sont individualisées (Cuvette Nord et Archipel Sud-Est). La réduction du volume de la cuvette provoque donc des concentrations de poissons moins importantes, d'autant que:
- La liaison avec le Chari étant maintenue, on observe dès 1973 des migrations vers le réseau fluvial de certains stocks spécifiques qui y trouveront temporairement refuge (Quensière, 1976).
- La nature des sédiments joue ici un rôle important. Les fonds de la cuvette étant composés de sables et de pseudo-sables dans leur grande majorité, les orages ne peuvent pas provoquer un accroissement notable de la turbidité avec abaissement des taux d'oxygène dissous et prolifération du phytoplancton.
- Enfin, la région des Eaux libres du Sud-Est n'est pas soumise à des efforts de pêche importants comme ceux observés à la même période dans les autres régions lacustres et notamment dans la Cuvette Nord.

Dès mars 1973, le peuplement échantillonné à proximité de l'île de Kalom est fortement dominé par Brachysynodontis batensoda. Il s'agit

principalement d'adultes capturés par les FM 30 et FM 35. On trouve également en abondance Pollimyrus isidori et Eutropius niloticus. Alestes baremoze, Alestes dentex, Hydrocynus forskalii, Chrysichthys auratus. D'autres espèces caractéristiques des peuplements d'archipel sont rares, mais cette rareté est autant à imputer à leur faible abondance dans la région au moment de son isolement qu'à un accroissement des mortalités du fait de la sécheresse. La preuve en est qu'elles deviennent plus abondantes dès 1974 alors que les conditions lacustres ne se sont pas améliorées.

4.3.2 - LE PETIT TCHAD (1975-1977)

A partir de 1975 la zone d'eaux libres s'agrandit et des bras d'eau libre apparaissent dans la végétation progressivement dégradée par le maintien d'un niveau relativement élevé des eaux de la cuvette. Parallèlement, les plaines inondables du réseau fluvial sont à nouveau remises en eau ce qui constitue un indice favorable à la restauration des stocks de migrateurs (cf. chap. 6)

Bien que les renseignements dont nous disposons soient quelque peu lacunaires quant à l'évolution ultérieure des peuplements de la Cuvette Sud, il apparaît qu'un nouveau type de communauté ichtyologique soit en cours d'implantation. Ainsi, les indices de diversité de Shannon, calculés à partir des fréquences relatives des 16 espèces les plus abondantes dans les échantillonnages annuels effectués entre 1973 et 1977, indiquent une reprise de la diversité spécifique après 1975 (tabl. 4-13). Ces pêches expérimentales effectuées à proximité de l'île de Kalom indiquent, en outre, un rajeunissement et un rééquilibrage progressif de la structure en âges des populations comme celles de Hydrocynus forskalii, Synodontis clarias ou même Labeo senegalensis, cette dernière pourtant très touchée par la sécheresse (tabl.4-14).

4.4 - LE DELTA DU CHARI

Les échantillonnages effectués dans cette région du Chari renseignent sur les disponibilités de géniteurs lacustres des espèces qui effectuent des migrations anadromes de reproduction.

Pour illustrer les perturbations subies par les populations lacustres de la période " Tchad Normal " et la structuration d'un peuplement de " Petit Tchad" nous considérons là aussi deux ensembles de données recueillis l'un au cours de la phase d'assèchement du lac, en 1972-73, et l'autre après la sécheresse, en 1976-77.

4.4.1 - PHASE D'ASSECHEMENT (1972-1973)

Les données considérées ici ont été recueillies entre septembre 1972 et décembre 1973 lors d'observations de pêcheries deltaïques (cf. § 11.3.3). La tendance évolutive du peuplement échantillonné apparaît clairement sur le premier plan factoriel d'une analyse des correspondances (fig. 4-18) effectuée à partir des prises par unité d'effort en nombre des 15 espèces les plus abondantes (97.81% du total) des captures, (Quensière, 1976).

Les mois de septembre à décembre 1972 forment un noyau assez lâche autour des espèces dominantes durant cette période : Alestes baremoze, Alestes dentex, Marcusenius cyprinoïdes, Brachysynodontis batensoda, auxquelles vient se joindre Hemisynodontis membranaceus en octobre et novembre. Le mois de janvier se différencie nettement des précédents, du fait d'une grande abondance en Alestes baremoze (78,1% des captures du mois). On observe ensuite un glissement très net du peuplement à A. dentex et A. baremoze dominants, vers un peuplement à Synodontis dominants (Synodontis clarias, S. schall) où les Alestes sont en nette régression. Ce phénomène n'est pas lié au développement de ces espèces mais simplement à la régression des A. dentex et A. baremoze dont l'abondance les masquait au cours des mois précédents. Ceci apparaît clairement dans l'évolution des rendements des filets maillants à petites mailles (de 25 à 35 mm) que retrace la figure 4-19.

La comparaison avec les rendements observés au cours des 13 mois précédents (Loubens 1973) fait apparaître un effondrement progressif des prises par unité d'effort, conséquence de la sécheresse . En 1972 la crue, exceptionnellemment faible, apparaît avec un mois de retard. Les frayères, et tout particulièrement le Yaéré, ne sont pas inondées. Les eaux de crue ne sont pas décantées par le passage d'une partie d'entre elles dans les zones inondables ; leur composition chimique aux abords du lac, notablement différente de celle des autres années (Lemoalle, 1974), provoque probablement des perturbations dans les

comportements migrateurs. Enfin, les perturbations provoquées par la baisse du niveau dans le lac lui-même (Bénech et al., 1976) ont tendance à repousser les stocks vers la cuvette nord qui présente des conditions plus stables que l'ensemble de la cuvette sud (Durand, 1978). Cet affaiblissement des rendements, lié à des conditions de pêche de plus en plus difficiles dans la région deltaïque incite les pêcheurs à rechercher des zones plus favorables et le mois de mai 1973 marque la suspension de toute activité de pêche professionnelle dans le Delta (chap. 11). Alestes baremoze et A. dentex disparaissent complètement des relevés à partir d'octobre. La diversité spécifique subit alors de fortes variations d'un mois à l'autre du fait de passages massifs de Mochocidae : B. batensoda en octobre, H. membranaceus en novembre.

La comparaison des peuplements observés en 1972-73 avec ceux de 1971-72 permet de remarquer des différences notables entre les deux périodes, Distichodus rostratus, Citharinus citharus, Labeo senegalensis, Hydrocynus brevis, Citharinus latus, ne font plus partie des 15 espèces les plus abondantes et sont remplacées par des espèces autrefois plus rares comme Marcusenius cyprinoides, Synodontis frontosus, Synodontis clarias, Petrocephalus bane.

La seconde différence importante entre les deux séries de relevés est la disparition progressive des A. baremoze et A. dentex à partir de la mi-73.

L'évolution de la composition des captures de la pêcherie deltaïque au cours de la période 1972-73 est donc significative des profonds bouleversements que connait alors l'ensemble des peuplements ichtyologiques lacustres. Elle témoigne de la pauvreté des stocks abrités par la cuvette sud lors de la fragmentation du lac et de la pression sélective que subissent les espèces jusque-là dominantes.

4.4.2 - LA PERIODE DE PETIT TCHAD EN 1976-77

4.4.2.1 - **Abondances spécifiques**

Les observations effectuées d'une façon quasi continue sur toute la durée du cycle hydrologique 76-77 permettent de situer les orientations du nouveau peuplement lacustre qui s'est installé avec le maintien du faciès "Petit Tchad". Les données considérées ici correspondent aux captures réalisées, pour chacun des 40 échantillons hebdomadaires par une batterie de 20 filets maillants dormants (FM 10 à FM 100). Soit pour chaque semaine un effort de pêche moyen de quelques 2000 x 100m^2 x nuit de pêche. Sur l'ensemble de la période considérée 72 espèces ont été capturées dont les 20 plus abondantes (tabl. 4-15) représentent 94,8% des 58082 individus échantillonnés. Les résultats de l'ensemble

de la batterie ne sont pas directement comparables aux descriptions antérieures ; alors que les observations de Loubens (1973) puis de Quensière (1976) concernent la phase exploitée par la pêcherie deltaïque, les présentes observations reposent sur des pêches expérimentales mettant en jeu une batterie de filets beaucoup plus diversifiée. Une batterie comparable à celles utilisées par les pêcheurs avant 1973 (du FM 25 au FM 100) n'aurait capturée que 11,4% des poissons effectivement échantillonnés. La comparaison de cette fraction des captures avec les données antérieures homologues fait apparaître trois types d'évolution selon les espèces considérées (tabl. 4-16) :

- Le premier type d'évolution est celui des espèces abondantes pendant la période de " Tchad Normal" et devenues rares après 1973. Dans ce groupe on trouve Citharinus citharus, C. latus, Mormyrus rume, Bagrus bayad et A. dentex qui, alors qu'elles faisaient partie en 1971-72 des 17 espèces les plus abondantes, ne figurent plus que pour une part négligeable des captures. Hydrocynus brevis, Hemisynodontis membranaceus et Labeo senegalensis, bien que plus abondantes que les espèces précédemment citées ont également perdu leur importance passée. Alestes baremoze occupe une place à part dans ce groupe car, si cette espèce est rare dans les captures d'une batterie comparable à celle des pêcheurs de 1971-73, elle est malgré tout présente en quantités notables dans les captures de la batterie expérimentale. La raison en est que la taille moyenne des migrateurs a considérablement diminué (Durand, 1978).

- Le second type d'évolution est celui des espèces décrites comme peu abondantes en 1971-72 et qui deviennent prépondérantes par la suite. C'est le cas de Synodontis clarias, Schilbe uranoscopus, Distichodus brevipinnis, Chrysichthys auratus et de Marcusenius cyprinoïdes dont l'abondance apparaît dès 1972-73. C'est également le cas de certains prédateurs jadis moins abondants comme Lates niloticus, voire même rarement signalés dans les pêches deltaïques comme Gymnarchus niloticus. Le succès de ce dernier résulte de l'installation et du maintien de larges zones lacustres d'oxygénation mauvaise et/ou instable.

Enfin Alestes nurse et Brienomyrus niger, très abondantes dans les pêches de l'ensemble de la batterie expérimentale, demeurent, malgré leurs petites tailles, parmi les 17 espèces les plus capturées par la batterie réduite (mailles de 25 mm et plus).

- le troisième type d'évolution correspond aux espèces qui, abondantes avant la sécheresse, le sont également dans les pêches de 1976-77 ; soit parce qu'elles n'ont apparemment pas subi de récession comme

B. batensoda, soit parce qu'après avoir rétrogradé en 1972-73, elles paraissent reconstituer leurs stocks comme Synodontis schall, Hyperopisus bebe ou encore Hydrocynus forskalii, Polypterus bichir et Eutropius niloticus dont les importances en 1976-77 sont supérieures à celles de 1971-72.

Si l'on considère maintenant l'ensemble des captures effectuées par la batterie expérimentale complète on constate que certaines espèces de petite taille, rares ou accidentelles pendant la période "Tchad Normal", sont présentes en abondances en 1976-77. Il s'agit de Pollimyrus isidori, Siluranodon auritus, Ichthyborus besse, Brienomyrus niger ... D'autres sont devenues notablement plus fréquentes qu'auparavant : Petrocephalus bane, P. bovei et Alestes nurse déjà citée.

4.4.2.2 - **Successions d'espèces au delta**

Pour comparer les successions d'espèces échantillonnées au cours du cycle hydrologique 1976-77 à celles décrites par Loubens en 1971-72, nous avons extrait les tendances saisonnières des variations d'abondance des 19 espèces les plus abondantes entre avril 1976 et avril 1977 (batterie expérimentale complète, cf. chap. 2). Pour ce faire, nous avons lissé les courbes spécifiques observées par la méthode des moyennes glissantes itératives. Une classification hiérarchique des profils obtenus (fig. 4-20) permet de distinguer deux ensembles.

A/ **Le premier ensemble d'espèces** comprend celles dont le maximum d'abondance se situe aux environs de l'étiage, il se compose de trois groupes :

- le premier groupe comprend Ichthyborus besse et Schilbe mystus dont les abondances maximales se situent en fin de décrue. L'apparition saisonnière de ces espèces au delta ne doit pas être interprétée comme le signe d'une migration de grande amplitude. En effet, les captures d'I. besse et S. mystus sont essentiellement composées d'immatures. En outre, I. besse n'effectue pas de migrations longitudinales et sa relative abondance dans le delta résulte de l'évolution récente des milieux lacustres et deltaïque qui ont permis son installation. Avant la phase d'assèchement, l'espèce n'était rencontrée dans le lac qu'à proximité du débouché de l'El Beïd. Son installation dans la région deltaïque en phase de Petit Tchad est illustrée par les taux importants de femelles en cours de maturation (90% des femelles adultes en août) et prêtes à pondre (36% des femelles observées en septembre 1976).

Contrairement à I. besse, S. mystus effectue des migrations longitudinales de reproduction. Cependant, on sait depuis les travaux

de Mok (1974) que la reproduction s'effectue au moins partiellement dans le Delta. Les taux de femelles en maturation avancée entre juillet et septembre 1976 au Delta confirment ce comportement.

La disparition des deux espèces des captures expérimentales au moment de leur période de reproduction doit donc être interprétée comme le signe d'une migration latérale vers d'autres régions deltaïques de l'ensemble de la population (I. besse) ou de sa portion sédentaire (S. mystus).

- le second groupe comprend Siluranodon auritus, Alestes nurse et Chrysichthys auratus, dont les comportements migrateurs ne sont pas certains (migration de grande amplitude s'entend). En effet, pendant leur période d'abondance maximale comprise entre juin et juillet, ces différentes espèces présentent des proportions généralement élevées d'immatures. Par ailleurs, la relative rareté de ces espèces aux hautes eaux entre août et décembre n'est pas spécifique du delta mais s'observe également en bordure du lac. Ces indices laissent à penser que, comme pour le groupe précédent, la reproduction s'effectue dans les vastes superficies de la zone pérideltaïque inondées à la crue. Les variations d'abondance de ces espèces seraient à interpréter comme le signe de migrations latérales de faible ampleur et non comme celui de migrations longitudinales de grande amplitude.

- le troisième groupe comprend Pollimyrus isidori, Synodontis clarias, Hydrocynus forskalii, Alestes baremoze et Eutropius niloticus dont la présence est quasi constante tout au long de l'année avec cependant une abondance plus marquée à l'étiage entre avril et juillet, exception faite pour A. baremoze dont on note trois périodes de plus grande abondance en mai-juin, en septembre-octobre et en février-mars. La composition des captures d'A. baremoze (fig. 4-21) diffère notablement d'une période à l'autre. De mai à juillet, on observe principalement des adultes en migration anadrome. En septembre-octobre, au maximum de la crue, la majorité des individus ont des tailles comprises entre 125 et 145 mm ce qui, d'après les observations de Durand (1978) correspond à des immatures de 10 à 20 mois. Cette classe d'âge est ensuite remplacée à partir de novembre par des individus plus jeunes (3 à 10 mois) de tailles comprises entre 70 et 120 mm. Ces juvéniles de l'année sont présents jusqu'à l'étiage et la recrudescence des géniteurs. La présence quasi permanente de l'espèce est donc le fait d'une succession de cohortes dont la présence dans la région deltaïque ne répond pas aux mêmes critères : migration anadrome de géniteurs, migration catadrome de juvéniles de l'année et, très probablement, migration trophique des immatures au plus fort de la crue dans le bas réseau fluvial.

Des phénomènes comparables s'observent pour les autres espèces du groupe. Ainsi, le premier pic d'abondance de Synodontis clarias (avril-juillet) correspond essentiellement à des adultes alors que le second (de décembre à février) est constitué de juvéniles. De même, les adultes d'Hydrocynus forskalii dominent les captures de janvier à juin et les juvéniles de septembre à décembre. En Tchad Normal, H. forskalii présentait deux modes d'abondance des adultes, l'un de novembre à mars et l'autre de juillet à août (Srinn, 1976). En période de Petit Tchad cette deuxième période disparait alors que la première période s'est légèrement décalée puisqu'en 1976-77 les abondances maximales ne se situent plus de novembre à mars comme le relate Loubens (1973) mais de janvier à mai-juin.

La discordance avec les observations de Loubens est encore plus grande pour Eutropius niloticus qui présente ici deux périodes d'abondance. La première d'avril à juin correspond à peu près aux descriptions de 1971-72, la seconde, de décembre à février, correspond à ce qui était alors la plus grande rareté de l'espèce. Cependant, si on se réfère aux pêches expérimentales effectuées en 1971-72 dans le bief de Djimtilo, on constate que l'évolution saisonnière des taux d'adultes et d'immatures suit en 1976-77 le même schéma qu'en 1971-72 (fig. 4-22). L'abondance de l'espèce entre décembre et février correspond à un surcroît de juvéniles qui n'était pas échantillonné par les engins utilisés dans les pêcheries décrites par Loubens en 1971-72.

B/ **Le deuxième ensemble** d'espèces distingué par la classification hiérarchique comprend les espèces dont l'abondance maximale coïncide avec la période de crue (fig. 4-20). Cet ensemble se compose de deux groupes :

- le premier comprenant Synodontis schall, Hyperopisus bebe, Marcusenius cyprinoïdes et B. batensoda se caractérise par une tendance migratrice comportant un mode principal situé pendant la phase de crue entre juillet et octobre accompagné de modes secondaires pendant la décrue (S. schall, M. cyprinoïdes), à l'étiage (S. schall), ou en début de crue (B. batensoda). Toutes ces espèces effectuent des migrations de grande amplitude pour frayer en amont de N'Djaména, entre juin et septembre. Le mode principal d'abondance correspond pour S. schall, et H. bebe aux descriptions antérieures à la sécheresse. Par contre B. batensoda, présente un mode trop tardif pour correspondre à une migration anadrome de géniteurs. Les captures effectuées entre août et octobre sont composées d'une majorité d'individus immatures de tailles comprises entre 90 et 145 mm (fig. 4-23). A partir d'octobre apparaîssent les juvéniles nés pendant la crue de 1976. Il s'agit d'individus de petite taille (40 à 85 mm) qui regagnent le lac au terme d'une

migration catadrome. De janvier à avril l'espèce est rare dans la région deltaïque. De mai à juillet, réapparaîssent des immatures accompagnés d'adultes. Il s'agit de géniteurs provenant du lac comme l'atteste leur coefficient de condition élevé - les femelles ont un coefficient K supérieur à 3.25 - qui les différencie des adultes observés plus tardivement (septembre à novembre) dont les femelles épuisées ont un K moyen inférieur à 1.15.

En Petit Tchad, l'abondance saisonnière des espèces de ce premier groupe se différencie de celle de Tchad Normal par la présence souvent importante de prématures sur une grande partie de la période de crue. Nous ne disposons pas d'éléments permettant de savoir si ces individus effectuent de grandes migrations à l'instar des adultes ; cependant, il semble plus plausible, compte tenu de l'évolution lacustre, qu'il s'agisse de migrations trophiques leur permettant de bénéficier des zones inondées péri-deltaïques pendant la période des plus basses eaux du lac. Enfin, à partir de la fin octobre, on voit apparaître les juvéniles en dévalaison. Ainsi, en novembre, on note l'abondance de jeunes H. bebe dont les tailles comprises entre 125 et 160 mm sont comparables à celles échantillonnées dans l'El Beïd après leur première croissance dans le Yaéré (Bénech & Quensière, 1983b).

- le second groupe : Polypterus bichir, Schilbe uranoscopus, Brienomyrus niger, se caractérise par des tendances bimodales. Les premiers modes étant contemporains de la phase de crue (juillet, août) alors que les seconds se situent en début ou en fin de décrue. L'abondance des Schilbe uranoscopus et des P. bichir en 1976-77 correspond à celle de 1971-72. Ces deux espèces sont habituellement considérées comme effectuant des migrations longitudinales de reproduction très certainement responsables de leur recrudescence au delta en période de crue. Par contre, il semble vraisemblable que leur abondance en décrue soit d'origine trophique. Dans son étude du régime alimentaire de S. uranoscopus, Mok (1974) note que dans le réseau fluvial, 80% à 90% du volume total des proies ingérées est constitué de poissons. Les individus ingérés sont généralement de petite taille tels que Marcusenius cyprinoïdes (75 à 106 mm), de jeunes Hyperopisus, Pollimyrus, Synodontis, etc... ce qui correspond à la taille des juvéniles en dévalaison de novembre à février. La prédation des juvéniles voire même des prématures et des adultes pourrait être également la raison de la recrudescence des P. bichir à cette période.

B. niger n'est ni ichtyophage ni migrateur sur de longues distances. Les raisons de ses abondances saisonnières au Delta sont donc autres. Les observations de Ang-Lek (1979) effectuées en 1976-77 montrent que la maturation débute en mai et que, très avancée en août - septembre, elle annonce une reproduction dans la région deltaïque

pendant les hautes eaux et le début de la décrue, période pendant laquelle l'espèce disparaît pratiquement des captures pour réapparaître en fin de décrue, probablement chassée par la baisse des eaux des zones inondées deltaïques où elle a dû frayer. Il est probable que la population ne reste pas sur place mais regagne le lac à l'étiage par une migration latérale de faible amplitude.

Enfin, il faut citer Pollimyrus isidori et Petrocephalus bane dont la ressemblance est plus grande que ne laisse apparaître la classification. Leur grande abondance en fin de décrue 77 n'a pas d'équivalent l'année précédente, mais semble correspondre aux variations de capture de 1971-72.

CONCLUSION

Après une période de baisse lente du niveau du lac entre 1965 et 1971, les crues exceptionnellement faibles - à l'échelle de la période d'observations scientifiques du bassin - des années 1972-73 et 1973-74, précipitent l'évolution hydrologique du lac qui bascule en l'espace de deux ans d'un faciès de "Tchad Normal" à un faciès "Petit Tchad".

Du point de vue ichtyologique, cette évolution comporte deux phases successives. La première correspond à l'assèchement, c'est une évolution brutale de la cuvette lacustre qui conduit du faciès relativement stable de Tchad Normal à un faciès marécageux instable. La seconde phase correspond à l'évolution vers un nouvel équilibre : le Petit Tchad, différent du premier et possédant tout à la fois des caractéristiques lacustres et marécageuses.

Au cours de la phase d'assèchement, les observations effectuées dans les principaux milieux fluviaux et lacustres (cf § 4.1, 4.2.1.1, 4.3.1 et 4.4.1) montrent que la baisse du niveau du lac agit sur les peuplements ichtyologiques en place essentiellement selon trois directions :

- La diminution du volume d'eau provoque une concentration des poissons présents. Elle accroît les compétitions inter et intra spécifiques ainsi que la vulnérabilité aux engins de pêche.
- L'amincissement de la couche d'eau permet la mise en suspension des sédiments sous l'action des vagues, ce qui a pour effet de provoquer des mortalités en masse soit par action sur le tissu branchial soit par fixation de l'oxygène dissous (composés réducteurs contenus dans les vases). En outre, la solubilisation de substances nutritives provoque le développement explosif du phytoplancton qui induit à son tour un accroissement de la variabilité nycthémérale des teneurs en oxygène et en CO_2 libre dissous.
- L'exondation des hauts-fonds provoque, dans un premier temps, un isolement des portions du lac les plus riches en poissons (Cuvette Nord et Archipel Sud-Est) en les coupant de l'alimentation fluviale. Dans un second temps, l'exondation favorise le développement d'une abondante végétation palustre qui, selon son épaisseur, contrarie l'alimentation en eau de crue des zones isolées et l'éventuelle fuite des poissons qui y sont prisonniers (Cuvette Nord) ou provoque la pollution organique des eaux qui la traversent (Archipel Sud-Est), créant ainsi des conditions anoxiques, voire même toxiques, qui accroissent les mortalités.

La sélection qui s'effectue au sein des peuplements pendant la phase d'assèchement, favorise le développement des espèces "palustres" (Polypterus senegalus, Clarias spp., Brienomyrus niger...) dotées des

adaptations de régime alimentaire, de reproduction et de respiration qui leur permettent de survivre dans un milieu instable aux dépens des espèces "lacustres" (Lates niloticus, Alestes baremoze, Labeo senegalensis...) aux préférundums plus stricts et qui sont généralement migratrices. Cette opération s'effectue sur les stocks "lacustres" en provoquant d'une part un accroissement de la mortalité naturelle et de la mortalité par pêche et, d'autre part, en contrariant leur renouvellement en les isolant des frayères ainsi qu'en réduisant la mise en eau de ces dernières.

Le développement de la fraction "palustre" du peuplement est non seulement liée aux adaptations de celle-ci, mais également à la diminution de la compétition exercée par l'autre fraction du peuplement lacustre en voie d'extinction.

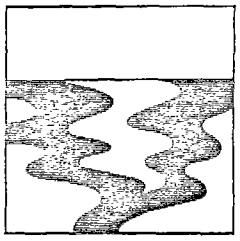
Au cours de la seconde phase de l'évolution, celle de l'installation du nouveau faciés lacustre de Petit Tchad (cf § 4.2.2.2, 4.3.2, 4.4.2), on observe à la fois le maintien du peuplement "palustre" qui s'est développé au cours de l'étape précédente, et la reconstitution de stocks "lacustres" favorisée par la reprise de crues normales avec inondation des frayères et par la diversification des milieux lacustres : zones d'eaux libres et zones d'herbiers cohabitant avec d'importants massifs résiduels de végétation palustre principalement composés d'ambatchs.

Aucune espèce de la faune ichtyologique tchadienne n'étant inféodée au seul lac, la reconstitution des stocks est toujours possible à partir des peuplements fluviatiles. L'étude de la sécheresse et de ses conséquences sur les peuplements lacustres fait apparaître une caractéristique majeure de cette faune : la cohabitation constante de deux ensembles d'espèces, l'un plus particulièrement adapté aux basses eaux, l'autre aux hautes eaux et le remplacement très rapide de la dominance d'un ensemble par l'autre en fonction des caractéristiques du milieu lacustre. Par souci de schématisation, nous les avons qualifiés respectivement de "palustre" et "lacustre". Cette dichotomie un peu abrupte sera nuancée par la suite, lors de l'étude des caractéristiques biologiques des espèces.

TROISIEME PARTIE

FACTEURS BIOLOGIQUES EXPLICATIFS DE LA DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS

Nous exposons ici certains facteurs explicatifs de la dynamique des peuplements précédemment décrite. Au plan écophysiologique tout d'abord, nous analysons l'effet de la raréfaction de l'oxygène dissous d'après une expérimentation sur la résistance à l'hypoxie concernant seize espèces de poissons (chap. 5). Nous examinons ensuite le rôle des caractéristiques des cycles biologiques des espèces, plus particulièrement l'influence des modalités de la reproduction (chap. 6) et notamment les phénomènes migratoires qui s'y rattachent aussi bien pour les adultes (chap. 6) que pour les jeunes (chap. 7), en soulignant l'importance des échanges ichtyologiques fluvio-lacustres dans cet écosystème.



Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad

Vincent BENECH*, Sovannarath LEK**

RÉSUMÉ

La comparaison de la résistance au déficit en oxygène de seize espèces de poissons du Tchad est basée sur l'obtention des courbes de consommation de ce gaz dissous, en vase clos, à 26° C.

Le protocole expérimental est testé et discuté d'après les données bibliographiques. Les résultats obtenus sont confrontés aux observations écologiques, notamment l'évolution des peuplements ichtyologiques au cours de l'assèchement partiel du lac Tchad.

Le seuil de dépendance respiratoire se situe vers 2 mg O_2/l pour les espèces à respiration strictement aquatique. Cette concentration était fréquemment atteinte dans les régions du lac Tchad en voie d'assèchement. Les espèces persistant dans ce milieu possèdent soit une respiration aérienne soit une résistance élevée à l'hypoxie.

Les faibles concentrations en oxygène furent responsables des mortalités importantes observées chez les Sarotherodon *et peut-être d'une sélection de populations plus résistantes.*

Les caractéristiques morphologiques et éthologiques de Brachysynodontis batensoda *élèvent la résistance de cette espèce en lui facilitant l'utilisation de la pellicule d'eau de surface.*

La respiration aérienne de Brienomyrus niger *est mise en évidence.*

L'hypoxie est responsable des changements radicaux de l'abondance des espèces d'un peuplement mais d'autres facteurs écologiques agissant sur la reproduction ou l'alimentation sélectionnent les futures espèces perennes du nouvel habitat caractéristique du lac Tchad de bas niveau.

MOTS-CLÉS : Hypoxie — Consommation d'oxygène — Causes de mortalité — Effets de l'environnement — Poissons d'eau douce — Tchad.

SUMMARY

RESISTANCE TO HYPOXIA AND ECOLOGICAL OBSERVATIONS IN SIXTEEN FISH SPECIES FROM CHAD

Sixteen fish species from Chad are compared with respect to their resistance to hypoxia, using oxygen consumption curves determined in closed vessel at 26° C. The comparative measure is the oxygen concentration at 50 % mortality. The validity of this criterion for comparaison and the experimental design are tested and discussed in relation to literature.

The results (Tabl. I; fig. 4 and 5) are related to ecological observations, particularly to the changes in the fish species composition of lake Chad during the sahelian drought. In our experimental conditions fishes with aquatic

* *Hydrobiologiste O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.*

** *O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.*

Rev. Hydrobiol. trop. 14 (2): 153-168 (1981).

respiration show similar oxygen consumption curves: the "incipient limiting level" is approximately 2 mg O_2/l (fig. 6). Lower oxygen concentrations occured daily (fig. 7), seasonnally (fig. 9) and/or frequently (storms) in parts of lake Chad which were drying up; all fish species exhibit air-breathing or low lethal oxygen concentration.

The weak oxygen concentration might induce a selective process based on resistance to hypoxia for populations spawning in place. So after huge mortalities in Sarotherodon *genus, the pullulation which followed might result of a better adaptation to hypoxia by juvenile populations.*

Resistance to hypoxia is enhanced by morphological and ethological features facilitating the use of the oxygenated surface film; this seems clear in Brachysynodontis batensoda.

The lethal oxygen concentration in Brienomyrus niger *is relatively high (fig. 4), demonstrating the limited capacity of this species to use dissolved oxygen and its inability to live in oxygen deficient waters without air-breathing.*

Oxygen deficient concentration appears to be the main factor responsible for drastic changes in fish species abundance. Others ecological factors acting on spawning or feeding promote certain species among those which resist the best to hypoxia.

KEY WORDS: Hypoxia — Oxygen consumption — Mortality causes — Environmental effects — Freshwater fish — Chad.

5.1. INTRODUCTION

La baisse du niveau du lac Tchad a provoqué des changements importants dans la composition spécifique des peuplements ichtyologiques: certaines espèces ont disparu, d'autres ont proliféré. L'une des causes de disparition serait les mortalités constatées lors des orages qui augmentent la turbulence au fond de l'eau. Les sédiments remis en suspension provoquent un déficit en oxygène. Une hypoxie saisonnière a aussi été observée dans certaines régions lacustres où les eaux de crue sont arrivées après avoir traversé d'immenses zones réductrices de végétation en décomposition. Dans ce dernier cas, une augmentation de la concentration en gaz carbonique accompagnait la désoxygénation (BENECH *et al.*, 1976).

Parmi les facteurs responsables de cette évolution des peuplements du lac Tchad, la concentration en oxygène de l'eau paraît jouer un rôle important. Nous avons voulu vérifier si les variations d'abondance observées chez certaines espèces pouvaient être mises en relation avec leur aptitude à supporter de faibles concentrations d'oxygène.

Les revues bibliographiques (DAVIS, 1975; DOUDOROFF & SHUMWAY, 1970) montrent que les études sur les besoins en oxygène des poissons sont peu diversifiées et surtout consacrées aux espèces des eaux douces tempérées. Les lacunes sont très importantes pour les espèces tropicales. Nous apportons ici des données nouvelles concernant les espèces africaines continentales chez lesquelles rares sont celles qui ont fait l'objet d'études similaires; on peut citer : *Sarotherodon niloticus*, *Polypterus senegalus*, *Clarias lazera* et *Protopterus annectens* (WHITWORTH 1964, JOB 1969, NASR EL DIEN AHMED & ABDEL MAGID 1969, MAHDI 1973, ABDEL MAGID & BABIKER 1975, BABIKER, 1979).

5.2. CHOIX D'UNE MÉTHODE DE COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE

Plusieurs auteurs ont tenté de relier les caractéristiques des biotopes de différentes espèces de poissons (concentrations en O_2 et CO_2) aux affinités de leurs hémoglobines pour l'oxygène en présence ou non de gaz carbonique (WILLMER 1934, FISH 1955, DUSART 1963). Les courbes de dissociation de l'oxygène établies par FISH rendent compte bien nettement des différences écologiques qui existent entre les espèces étudiées.

Les déterminations directes des concentrations d'oxygène tolérables sont plus nombreuses, encouragées par le besoin de normes de qualité de l'eau. Ces valeurs très liées aux conditions expérimentales, peuvent être obtenues de deux façons :

— soit en plaçant des poissons dans des bains de concentration maintenue constante. On retient la concentration qui provoque un certain taux de mortalité pendant un temps donné (généralement 50 % de mortalité en 24 h);

— soit en maintenant le poisson dans un vase clos dont la concentration en oxygène diminue, elle est mesurée à intervalles réguliers jusqu'à la mort du poisson. Le comportement du poisson est déterminé par sa courbe de consommation.

Nous avons opté pour l'étude des courbes de consommation en oxygène; elles fournissent plusieurs repères spécifiques et permettent d'aborder plus directement la relation poisson-milieu.

L'influence de la concentration en oxygène sur la consommation conduit à distinguer des intervalles de concentration en oxygène qui correspondent à un état du poisson (tolérance-résistance; dépendance-indépendance) (fig. 1). Quand la concentration baisse au-dessous du niveau L, le poisson est inca-

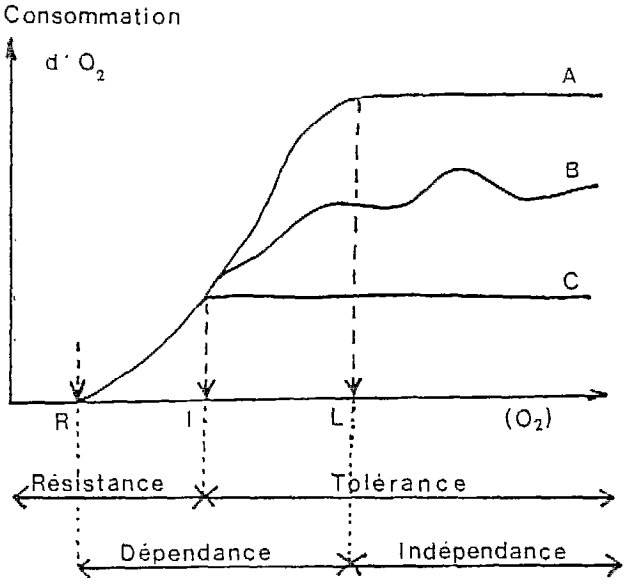


FIG. 1. — Taux de consommation d'oxygène en fonction de la concentration, pour différents types d'activité du poisson — *Oxygen consumption rates in relation to fish activity.* A : consommation en activité (activité maximale stimulée — *Active oxygen consumption (maximum activity, stimulated)* ; B : Consommation de routine (activité spontanée) — *Routine oxygen consumption (spontaneous activity)* ; C : Consommation standard (repos) — *Standard oxygen consumption (rest).* Distinction de zones de concentration en oxygène en fonction des taux de consommation — *Distinction of oxygen concentration bands in relation to oxygen consumption rate* ; L : Commencement de la phase de dépendance — *Incipient limiting level* ; I : Point de départ des mortalités — *Incipient lethal level* ; R : Concentration résiduelle minimale — *Minimum residual level. D'après* SHEPARD (1955) et BEAMISH (1964) — *After* SHEPARD (1955) and BEAMISH (1964).

pable de satisfaire ses besoins en oxygène et sa consommation dépend de la concentration du milieu. A partir du niveau I, les besoins du métabolisme basal ne sont plus assurés, c'est la limite inférieure de la zone de tolérance et des mortalités peuvent survenir. Par ailleurs, l'influence de l'activité de l'animal a conduit à définir des taux de consommation caractéristiques d'un état d'activité (activité stimulée, spontanée ou repos; fig. 1).

La consommation d'oxygène dépend de l'alimentation ou de l'état de jeûne du poisson, de son acclimatation à une température et à une concentration d'oxygène, de la phase du rythme circadien et de son état physiologique lié à la saison; elle dépend enfin des conditions expérimentales (température; concentration en oxygène) (FRY, 1957). On peut ajouter la salinité (MADAN MOHAN RAO, 1971), l'effet de groupe (DELCO & BEYERS, 1963) et le pH (ULTSCH, 1978).

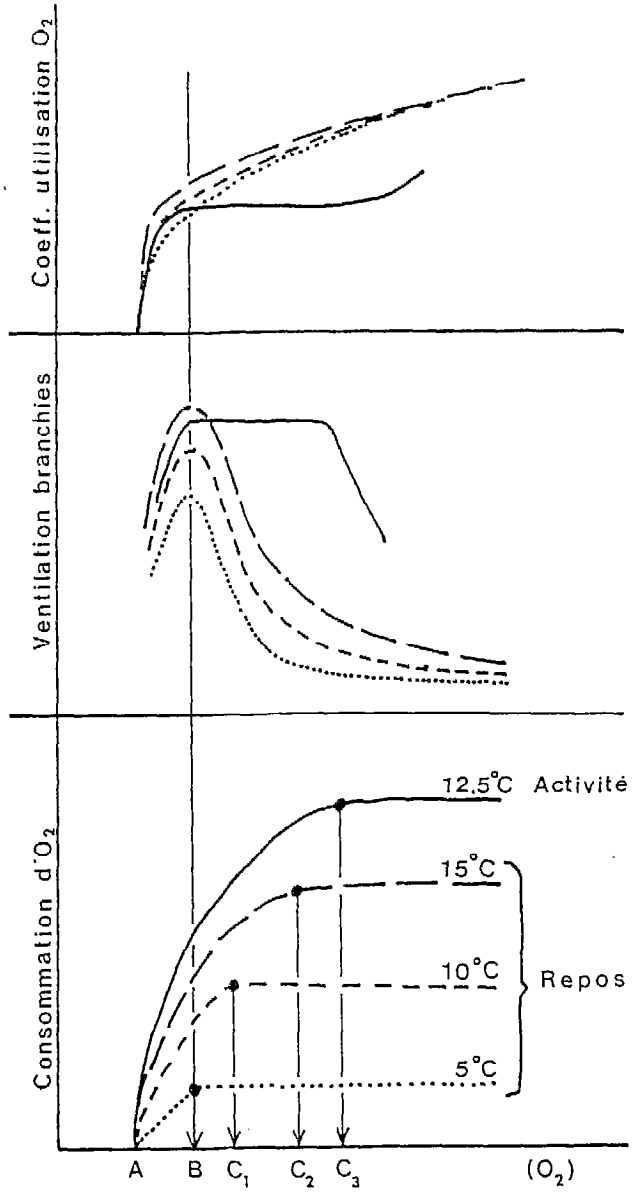


FIG. 2. — Représentation schématique des variations de la consommation d'oxygène, de la ventilation des branchies et du coefficient d'utilisation de l'oxygène chez des poissons acclimatés à 5 °C, au repos et en activité — *Diagram of oxygen consumption, of branchial ventilation and of oxygen use coefficient in fish acclimated at 5 °C, at rest and in activity.* Définition des concentrations en oxygène caractéristiques — *Definition of typical oxygen concentrations* : A : concentration « limite » — *limit concentration* ; B : concentration « seuil » — *threshold concentration* ; C_1, C_2, C_3 : concentration critiques : *critical concentrations. D'après* DOLININ (1974) — *After* DOLININ (1974).

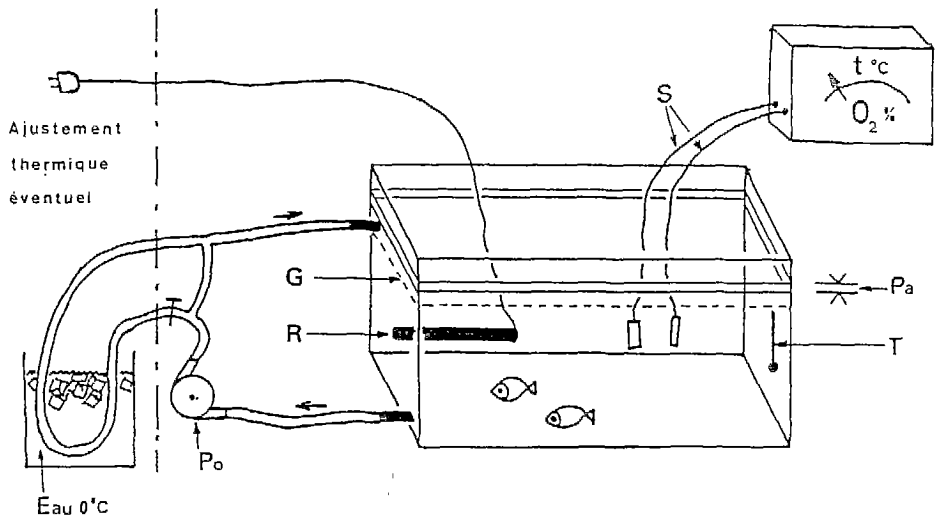


FIG. 3. — Schéma du dispositif expérimental — *Experiment apparatus*. Pa : huile de paraffine — *liquid paraffin* ; Po : pompe — *pump* ; T : thermomètre de contrôle — *control thermometer* ; R : résistance chauffante — *heater* ; G : grillage — *grid screen* ; S : sondes pour O_2 et température — *sounding-rod (O_2 and temperature)*.

Les considérations de DOLININ (1974) sur les variations de consommation d'O_2, de ventilation et du pourcentage d'utilisation de O_2 en fonction de la concentration en oxygène (fig. 2), le conduisent à constater que les concentrations qu'il appelle « seuil » (I fig. 1) et « limite » (R fig. 1) sont des caractéristiques de l'espèce indépendantes de l'activité et de la température (de l'expérience et d'acclimatation) et qu'il suffit d'établir une réduction de la concentration en oxygène pour obtenir les renseignements essentiels sur les caractéristiques respiratoires des poissons sans devoir provoquer une activité (parfois impossible pour certaines espèces).

5.3. CARACTÉRISTIQUES DE L'EXPÉRIMENTATION

5.3.1. **Dispositif expérimental** (fig. 3)

Les poissons sont enfermés dans un aquarium clos : leur respiration diminue la concentration en oxygène mesurée périodiquement. La consommation d'oxygène est calculée pour repérer les phases respiratoires (cf. fig. 1 et 2). L'activité étant spontanée on peut parler de « consommation de routine ». Le passage progressif en quelques heures d'une oxygénation correcte à des conditions anoxiques rapproche les conditions expérimentales des phénomènes anoxiques fréquents dans le lac Tchad (orages). Chaque expérience présente un déroulement particulier fonction des caractéristiques des poissons utilisés (activité, biomasse, état physiologique) : elles déterminent une consommation d'oxygène plus ou moins rapide et donc la durée de l'expérience (cf. tableau I).

L'aquarium contient trente litres d'eau provenant de la canalisation urbaine de N'Djaména, préalablement oxygénée à l'aide d'un diffuseur d'air. Le brassage se fait par une petite pompe qui aspire l'eau du fond et la rejette dans la couche superficielle.

La température de l'eau est celle de la salle d'expérience climatisée à 26 °C. Des ajustements thermiques rapides sont réalisés à l'aide d'une résistance électrique pour le réchauffement ou en plaçant le tuyau de la pompe dans un bain d'eau glacée pour le refroidissement.

On dose l'oxygène par la méthode électro-chimique à l'aide d'une sonde EIL. La compensation de température se fait par réglage manuel. Cette méthode de mesure est rapide et fidèle. Après l'étalonnage du point zéro et du point de saturation, la précision est de l'ordre de $\pm 0{,}05$ mg O_2/l.

Une couche d'huile de paraffine de 1,5 cm d'épaisseur empêche tout échange gazeux avec l'air ambiant ; ceci a pu être vérifié en fin d'expérience : après la mort de tous les poissons la concentration de l'eau hypoxique demeurait constante. Les poissons ne consomment donc que la quantité d'oxygène disponible dans la masse d'eau jusqu'à épuisement. Pour empêcher leur montée au contact de la paraffine, un grillage en fil de fer galvanisé (maille de 5 mm de côté) est placé à 2 cm environ en dessous de la surface de l'eau. Les espèces qui possèdent une

TABLEAU I

Caractéristiques et résultats des expériences d'anoxie effectués sur 17 espèces de poissons du Tchad à 26 °C — *Characteristics and results of anoxia experiments effected in 17 fish species from Chad at 26 °C*

ESPÈCES	N	$\bar{P}$	σp	Saison	Temps écoulé (en heures) au 1er mort	à 50 % de morts	au dernier mort	O_2 mg/l initiale	au 1er mort	à 50 % de mort	au dernier mort	Consommation mg O_2/100g.h entre 2 et 5 mg O_2/l	précédant le 1er mort
Tilipia zillii (Cichlidae)	5	39,4	—	*	5,30	5,80	6,75	6,3	0,03	0,02	0,01	30,5	1,8
Brachysynodontis batensoda (Mochocidae)	4	67,4	—	*	4,25	4,25	4,42	6,2	0,03	0,02	0,01	25,8	1,6
	8	63,1	—	*	3,00	3,40	4,00	6,7	0,11	0,06	0,01	18,4	1,7
Schilbe mystus (Schilbeidae)	4	41,7	—	*	7,17	7,17	7,34	7,1	0,08	0,04	0,03	22,1	4,3
Sarotherodon niloticus (Cichlidae)	5	36,6	4,5	o	4,82	5,25	5,66	5,2	0,13	0,11	0,09	28,3	2,0
	10	38,2	6,9	o	3,75	4,17	4,67	6,4	0,14	0,08	0,02	22,6	0,8
	15	34,5	4,5	o	2,90	3,50	—	6,1	0,09	0,07	0,06	28,6	0,6
Marcusenius cyprinoïdes (Mormyridae)	4	73,0	—	*	—	2,75	2,92	6,4	—	0,12	0,05	30,7	11,3
	5	22,0	—	*	5,66	5,75	6,08	6,1	0,21	0,18	0,08	39,1	8,9
(1) (2)	14	14,0	4,3	o	3,25	3,50	3,60	6,7	0,30	0,13	0,09	34,3	14,3
Marcusenius senegalensis (Mormyridae) (3)	5	20,2	2,3	o	5,50	5,82	5,92	5,9	0,23	0,20	0,20	44,3	10,1
Distichodus rostratus (Cilharinidae)	5	17,2	5,6	o	6,67	7,18	7,50	6,3	0,27	0,19	0,16	42,7	9,0
Petrocephalus bovei (Mormyridae)	16	4,0	0,5	o	7,33	7,90	8,50	7,2	0,39	0,23	0,20	46,6	22,5
Siluranodon auritus (Schilbeidae)	13	3,7	0,4	o	12,50	13,17	13,95	8,0	0,32	0,25	0,20	41,9	19,8
Pollimyrus isidori (Mormyridae)	12	4,6	—	*	10,00	10,58	—	6,8	0,46	0,28	0,21	33,6	21,0
Alestes nurse (Characidae)	12	12,8	—	*	4,50	4,52	4,83	6,0	0,34	0,30	0,22	26,3	18,8
	12	12,6	1,9	o	3,75	3,90	4,10	7,2	0,41	0,33	0,32	48,4	15,9
Brienomyrus niger (Mormyridae) (4)	8	5,3	0,9	o	11,17	11,75	—	7,3	0,61	0,41	0,29	41,5	—
	11	4,9	0,8	o	8,10	8,30	9,00	7,7	0,49	0,46	0,36	55,2	18,8
	12	4,6	0,7	o	7,82	8,25	8,50	7,0	0,51	0,42	0,37	51,0	21,9
Labeo senegalensis (Cyprinidae)	5	21,1	3,8	o	6,50	7,00	7,25	7,2	0,66	0,50	0,43	34,6	18,2
Micralestes acutidens (Characidae)	124	0,8	—	*	4,41	4,58	—	6,3	0,80	0,67	0,42	38,8	26,5
Alestes dentex (Characidae)	1	305	—	*	—	(3,00	—	6,6	—	(0,87	—	21,4	14,6
Clarias lazera (Clariidae) (1)	16	16,6	6,1	o	1,25	2,00	2,25	5,5	2,82	1,45	0,76	30,0	25,0
(1)	14	10,3	3,8	o	1,50	2,30	2,75	6,4	2,90	1,30	0,65	50,0	48,7
Polypterus senegalus (Polypteridae)	6	68,6	—	*	5,25	6,17	7,20	6,6	1,68	1,27	0,68	5,6	4,5

N : nombre de poissons utilisés dans l'expérience — *number of fishes used in the experiments.*
$\bar{P}$: poids individuel moyen en grammes — *mean individual weight (in g.).*
σp : écart-type sur les poids — *standard deviation for weight.*
$\bar{B}$/l : biomasse moyenne par litre d'eau — *mean biomass per liter of water.*
o : janvier et février 1978 et 1979, température du milieu de prélèvement : 21 °C environ — *january-february period (habitat temperature ≃ 21 °C).*
* : juin-juillet 1977, température du milieu de prélèvement : 29 °C environ — *june-july period (habitat temperature ≃ 29 °C).*
(1) : *d'après* SKUBICH (communication personnelle) — *after* SKUBICH *(personal communication).*
(2) : 1 mois de jeûne à la température de 23 °C — *one month fasting at 23 °C.*
(3) : dont 1 *Marcusenius cyprinoïdes* — *one* M. cyprinoïdes *among them.*
(4) : 2 mois et demi de jeûne à la température de 23 °C — *two months a half fasting at 23 °C.*

possibilité de respiration aérienne ou une adaptation leur permettant d'utiliser la pellicule d'eau de surface, sont ainsi privés de ces facultés-là. Ainsi, pour les espèces qui habitent un milieu hypoxique, une faible résistance expérimentale est l'indice qu'elles disposent d'une respiration aérienne annexe.

L'oxygène du bac diminue progressivement, remplacé par du gaz carbonique issu de la respiration des poissons. La concentration d'oxygène initiale était comprise entre 5,9 et 7,3 mg O_2/l. Le pH variait entre 7 et 8, l'augmentation de la teneur en CO_2 entraînant sa diminution qui atteignait, entre le début et la fin de l'expérience, au maximum 0,5 unité, soit une variation ne dépassant pas le seuil susceptible d'accélérer le métabolisme respiratoire des poissons (BRETT 1962, *in* BICAL 1979).

Nous noterons qu'avec cet appareillage, les mesures de consommation effectuées en début d'expérience sont souvent aberrantes pour deux raisons : l'activité excessive des poissons quelquefois perturbés par la mise en route de l'expérience et la présence de quelques petites bulles d'air restées collées aux parois du bac après l'arrêt de l'aérateur.

5.3.2. Définition d'un critère de comparaison interspécifique

Les courbes de consommation d'oxygène en fonction de la concentration de ce gaz dans l'eau fournissent des repères caractéristiques des espèces : les concentrations seuil et limite (DOLININ, 1974; cf. § 2), indépendantes de la température et de l'activité. Ces repères peuvent être obtenus à l'aide du dispositif expérimental simple que nous venons de présenter (cf. § 3.1.). La concentration seuil impose l'enregistrement de la ventilation des branchies ; la concentration limite est simplement fournie par la courbe de consommation lorsqu'elle atteint 0 (fig. 2). En fait, la mort du poisson — établie d'après l'arrêt des mouvements operculaires — peut survenir entre ces deux concentrations.

Ces données sont obtenues par des observations sur un seul poisson à la fois. Afin de réduire le nombre de manipulations, chaque expérience a été conduite sur un lot de poissons en suivant la distribution des mortalités. Nous avons choisi pour critère de comparaison interspécifique la concentration pour laquelle on constate 50 % de mortalité. Notons que ce critère n'est pas équivalent à la DL 50 qui est la concentration maintenue constante pour laquelle on observe 50 % de mortalité en un temps donné — généralement 24 h —, indice utilisé notamment par KRAÏEM et PATTEE (1980).

La concentration en oxygène léthale pour 50 % des individus est un indice de comparaison utilisé assez fréquemment dans les expériences en vase clos (d'après DOUDOROFF et SHUMWAY, 1970). Nous avons appelé cet indice « concentration léthale » et considéré qu'il prenait une valeur intermédiaire entre les concentrations seuil et limite définies par DOLININ. De ce fait nous avons admis qu'il présentait vis-à-vis de l'activité et de la température une indépendance analogue.

5.3.3. Discussion

Une certaine variabilité est inhérente à nos conditions expérimentales (cf. § 3.1.). Pour valider le critère de comparaison interspécifique choisi il convenait de vérifier son indépendance par rapport aux facteurs susceptibles de varier, notamment la taille, la densité et l'état physiologique du poisson. Nous nous sommes appuyés pour cela sur des éléments bibliographiques complétés par quelques expériences (cf. tableau I).

Opérant à concentration en oxygène constante avec *Salvelinus fontinalis*, SHEPARD (1955) note qu'à un niveau léthal donné les gros poissons ont tendance à vivre plus longtemps que les petits. Dans le cas de notre expérience en vase clos, la consommation d'oxygène pendant le temps de résistance devrait entraîner une sous-estimation de la concentration pour 50 % de mortalité, d'autant plus élevée que les poissons sont plus gros. Cependant, chez *Dicentrarchus labrax*, BICAL (1979) remarque l'indépendance de la concentration léthale par rapport à la taille dans des expériences conduites en vase clos. Dans nos conditions expérimentales, deux lots de *Marcusenius cyprinoïdes* de poids individuels moyens respectifs de 22 et 73 g ont présenté des concentrations léthales (0,18 et 0,12 mg O_2/l) ne différant pas significativement vu la sensibilité de l'appareil.

Chez *Sarotherodon niloticus* les concentration léthales ne sont pas influencées par une variation de densité de 1 à 3 (0,11 et 0,07 mg O_2/l pour les densités extrêmes).

L'influence du jeûne a été testée à l'aide de trois lots de *Brienomyrus niger*. Le jeûne plus ou moins prolongé (trois jours à deux mois et demi) n'a pas d'influence sur la concentration léthale. Nous avons ainsi plus de latitude pour obtenir un nombre de poissons suffisant pour les espèces rares dont les captures s'échelonnent dans le temps et qui se nourrissent peu ou pas en captivité.

Deux expériences ont été conduites dans les mêmes conditions, sur deux lots d'*Alestes nurse* de caractéristiques semblables (tabl. I), capturés dans le Chari à N'Djaména, l'un fin janvier, l'autre fin juin, c'est-à-dire aux extrêmes de l'amplitude thermique du fleuve (21 °C en janvier; 30 °C en juin).

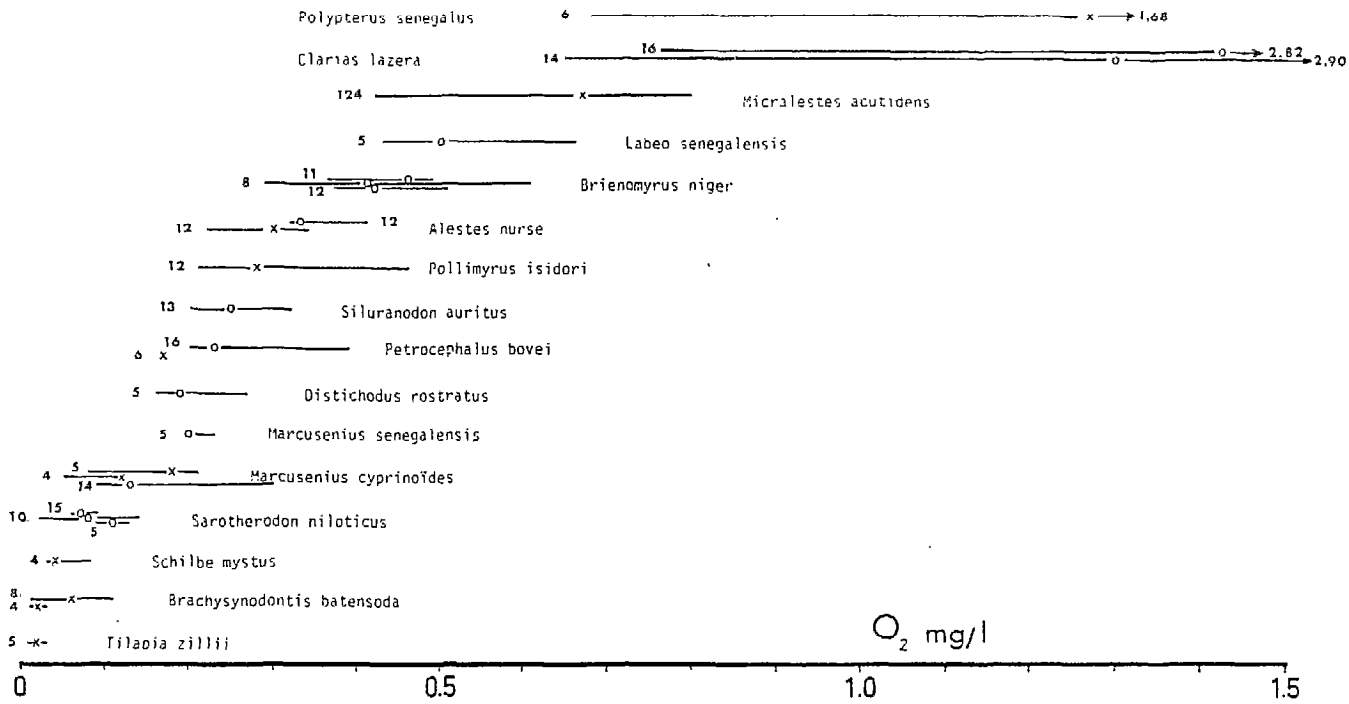


FIG. 4. — Situation des zones de mortalités de diverses espèces de poissons du Tchad dans l'échelle de concentration en oxygène de l'eau, à 26 °C en bac d'expérience — *Mortality bands along water oxygen concentration scale in some fish species from Chad. Water temperature in experimental tank: 26 °C.*

n - - - - - - - - - - - x - - - - - - - - - - -
- - - - - - - - - - - o - - - - - - - - - - -
a b c

a : concentration en oxygène au dernier mort — *oxygen concentration at the last fish death* ; b : concentration, en oxygène à 50 % de mortalité — *oxygen concentration at 50 % of mortality* ; c : concentration en oxygène au premier mort — *oxygen concentration at the first fish death* ; n : nombre de poissons dans chaque expérience — *number of fishes in each experiment* ; x : observations effectuées en juin-juillet 1977 — *observations in june-july* ; o : observations effectuées en janvier-février 1978 — *observations in january-february.*

Ces dates de captures correspondent d'une part à des acclimatations thermiques différentes, d'autre part à de possibles différences de maturité sexuelle d'après nos connaissances sur la biologie de cette espèce. Les courbes de consommation se rejoignent dans la zone de dépendance et la concentration léthale est la même pour les deux lots.

Notre but n'est pas d'expliquer les phénomènes observés mais d'en tenir compte dans la mise au point de notre protocole expérimental afin d'obtenir des valeurs de concentration léthale fiables, permettant la comparaison interspécifique. Les expériences précédentes tendent toutes à montrer l'indépendance de la concentration en oxygène léthale pour 50 % des poissons, critère de comparaison qui s'avère donc utilisable malgré les variations expérimentales difficilement, voire non réductibles (taille, densité, saison de capture, état de jeûne). Cependant, ne pouvant tester toutes les espèces, par mesure de prudence nous avons essayé de standardiser nos conditions d'expérience, dans la mesure du possible.

Cette standardisation, aussi imparfaite soit-elle, nous permet par ailleurs de comparer grossièrement les courbes de consommation et de situer approximativement la concentration critique, donnée spécifique elle aussi. Nous avons finalement fixé notre protocole expérimental en lui ajoutant quelques contraintes supplémentaires :

— une température constante de 26 °C — proche de la moyenne annuelle du milieu naturel — ceci pour tenir compte des résultats de BICAL (1979) qui, contrairement aux conclusions de DOLININ (1974), observe chez *Dicentrarchus labrax* une élévation de

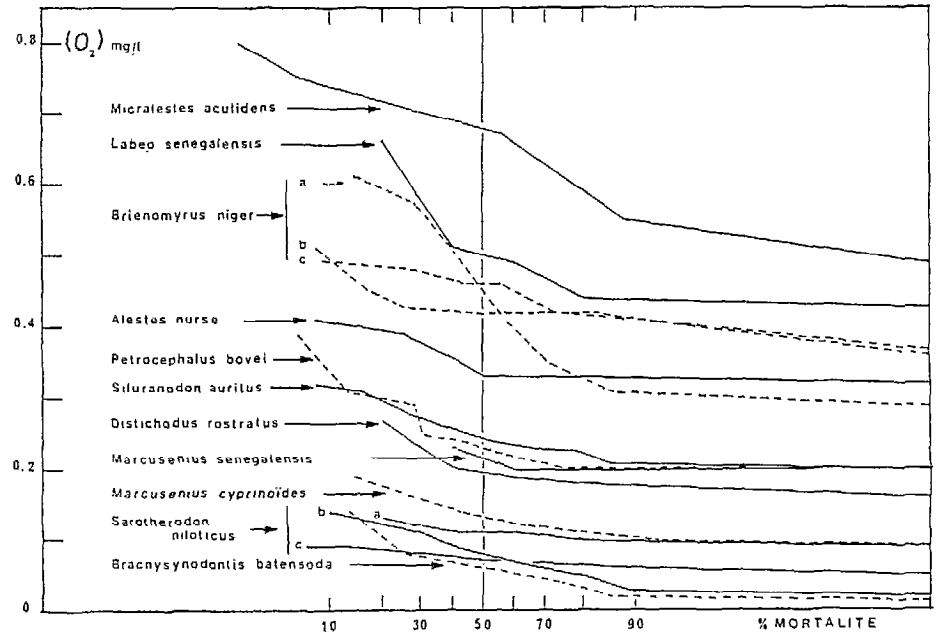


FIG. 5. — Développement sur papier gaussien des courbes de fréquences cumulées des mortalités en fonction de la concentration en oxygène — *Development on gaussian paper of cumulative mortalities in relation to oxygen concentration.*

la concentration léthale avec l'augmentation de température. Nous avons aussi constaté la même chose chez *Micralestes acutidens* : la concentration léthale passe de 0,67 mg O_2/l à 26 °C à 1,01 mg O_2/l à 32 °C,

— une acclimatation à 26 °C pendant 12 heures, sans alimentation, à l'intérieur même du bac expérimental fortement aéré. Les poissons étaient donc à jeun au minimum depuis 12 heures. Notons que ce temps est insuffisant pour une parfaite acclimatation thermique puisqu'une période d'un mois est recommandée (FRY & HART 1948, JOB 1955), toutefois, la différence entre la température du milieu d'origine et celle du bac expérimental n'a pas dépassé 5 °C.

— nous avons veillé, dans la mesure du possible, à réduire l'hétérogénéité des expériences quant à la densité des poissons. Procédant ainsi, on voulait aussi aboutir à l'anoxie dans des intervalles de temps similaires. Ces précisions sont fournies dans le tableau I.

Une particularité de cette expérimentation en vase clos est la diminution de la concentration en oxygène simultanément à une augmentation de la concentration en gaz carbonique. Ce dernier, réduisant le pourcentage de l'utilisation de l'oxygène (SAUNDERS, 1962), pourrait élever la concentration léthale en oxygène. Cela n'influe pas sur la valeur comparative des résultats mais il convient de le préciser pour une éventuelle comparaison avec des résultats obtenus dans d'autres conditions.

Nous n'avons pas tenu compte non plus de la formation possible et de l'accumulation de NH_3 toxique dans le bac. Ce phénomène est certainement limité du fait d'un nombre réduit de poissons dans chaque expérience.

5.4. COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE

5.4.1. Concentrations léthales

La figure 4 permet la comparaison graphique des concentrations léthales des espèces testées (cf. tableau I).

Les espèces à respiration mixte *(Polyplerus senegalus, Clarias lazera)* se distinguent nettement des autres par des concentrations léthales élevées de l'ordre de 1,3 mg O_2/l. A l'opposé on trouve les espèces à respiration strictement aquatique très résistantes à l'anoxie : *Tilapia zilii, Sarotherodon niloticus, Brachysynodontis batensoda* et *Schilbe mystus* dont la concentration léthale se situe dans la zone inférieure ou égale à 0,1 mg O_2/l. Viennent ensuite trois espèces dont les premiers morts sont observés à des concentrations plus élevées que pour les précédentes : *Marcusenius cyprinoïdes, M. sene-*

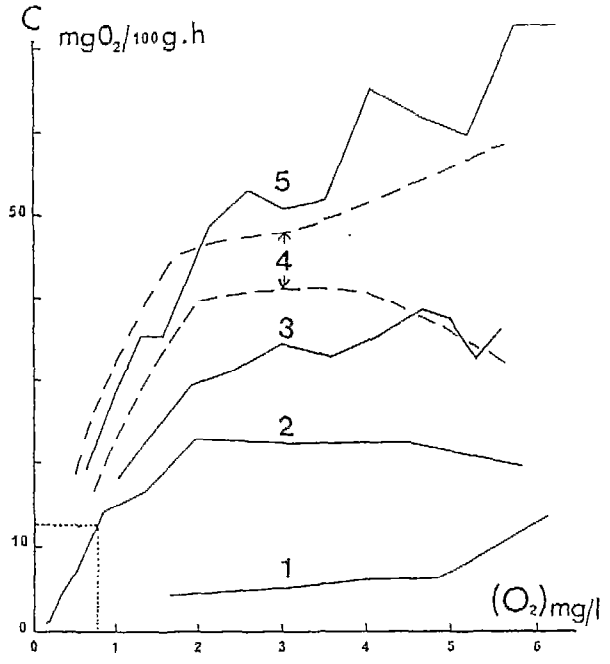


FIG. 6. — *Consommation d'oxygène (C) en fonction de la concentration en oxygène du milieu. Expériences réalisées à 26 °C en janvier-février — Oxygen consumption (C) in relation to water oxygen concentration. Experiments at 26 °C in january-february.* 1 : *Polypterus senegalus* ; 2 : *Sarotherodon niloticus* ; 3 : *Labeo senegalensis* ; 4 : Enveloppe des courbes de *Alestes nurse, Petrocephalus bovei, Siluranodon auritus, Distichodus rostratus* et *Marcusenius senegalensis — Sheathing of the curves of* Alestes nurse Petrocephalus bovei, Siluranodon auritus, Distichodus rostratus, *and* Marcusenius senegalensis; 5 : *Brienomyrus niger* ; ... Consommation standard de *Sarotherodon niloticus* calculée *d'après* les données de FARMER et BEAMISH (1969, cf. texte) et concentration en O_2 correspondante — *Standard consumption of* Sarotherodon niloticus *computed after* FARMER & BEAMISH'S *data (1969, cf. text) and corresponding oxygen concentration.*

galensis et *Distichodus rostratus* (concentration léthale inférieure à 0,2 mg O_2/l). Le dernier survivant de *Petrocephalus bovei*, *Siluranodon auritus* et *Pollimyrus isidori* succombe à 0,2 mg O_2/l et la concentration léthale se situe entre 0,2 et 0,3 mg O_2/l. Entre 0,3 et 0,35 mg O_2/l, on trouve *Alestes nurse*, puis on arrive aux espèces très sensibles à l'hypoxie : *Brienomyrus niger*, *Labeo senegalensis* et surtout *Micralestes aculidens*.

5.4.2. Distribution de mortalités

Les espèces à respiration aérienne présentent ici encore une particularité : leur zone de mortalité est très étalée (de 1 à 2 mg O_2/l) par rapport à celle des autres espèces (fig. 4).

La figure 4 ne fournit pas la meilleure représentation de la distribution des mortalités. Malgré le petit nombre d'individus, la distribution des fréquences cumulées des mortalités en fonction de la concentration en oxygène est intéressante à considérer sur papier gaussien (fig. 5). La comparaison des espèces et les regroupements en fonction de la résistance à l'hypoxie paraissent plus aisés sur la figure 5 que sur la figure 4; l'information statistique est également plus complète.

En général, 80 % environ des mortalités surviennent dans une plage étroite de concentration en oxygène (0,1 mg O_2/l). Cependant, les mortalités s'étalent plus chez les espèces sensibles à l'anoxie (*Micralestes acutidens* et *Labeo senegalensis)* ou ayant été soumises à un jeûne prolongé *(Brienomyrus niger)*.

5.4.3. Courbes de consommation (fig. 6)

La comparaison des courbes de consommation ne peut être que grossière (cf. § 2). Elle a été tentée pour révéler les traits d'ensemble et les particularités spécifiques qui pourraient s'en dégager. Nous limiterons cette présentation aux expériences effectuées à la même saison en janvier-février; en effet les variations de consommation peuvent passer du simple au double pour des saisons opposées (cf. *Alestes nurse*, tabl. I).

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, les consommations calculées en début d'expérience sont peu fiables, eu égard à l'agitation des poissons provoquée par la mise en route de l'expérience et au mauvais contrôle de l'oxygène présent dans le bac. Ensuite, la consommation se stabilise et le palier atteint se prolonge jusqu'à la concentration critique qui marque le début de la dépendance respiratoire. D'une façon générale celle-ci est nette à partir de 2 mg O_2/l.

On constate un regroupement d'espèces dans la zone de dépendance respiratoire : *Siluranodon auritus*, *Petrocephalus bovei*, *Marcusenius senegalensis*, *Distichodus rostratus*, *Alestes nurse* et *Brienomyrus niger*. Ce regroupement se poursuit dans la zone d'indépendance, la consommation variant entre 40 et 50 mg O_2/100 g.h, sauf pour *B. niger* qui se détache du groupe avec une consommation plus élevée et un palier moins marqué que chez les autres espèces. *Sarotherodon niloticus* se distingue par les consommations les plus basses dans les deux zones (palier à 23 mg O_2/100 g.h). *Labeo senegalensis* a une situation intermédiaire entre ces deux niveaux mais sa concentration critique semble supérieure à 2 mg O_2 par litre, indice d'une sensibilité plus grande à la raréfaction de l'oxygène.

La comparaison graphique de la partie terminale

des courbes de consommation montre qu'elles sont assimilables à des droites de même pente. Les consommations de toutes les espèces décroissent de la même façon au-delà de la concentration seuil.

Nous avons également représenté sur la figure 6 la courbe de consommation de *Polypterus senegalus* établie en juin-juillet. Cette espèce à respiration mixte présente en effet un comportement respiratoire particulier. Elle prélève dans l'eau une faible quantité d'oxygène: sa consommation demeure à peu près constante quelle que soit la concentration avec cependant une légère tendance à la baisse lorsque la concentration diminue.

A titre indicatif nous donnons dans le tableau I les consommations d'oxygène moyennes des espèces entre 2 et 5 mg O_2/l (intervalle qui correspond à peu près au plateau de la zone d'indépendance), et les consommations avant l'apparition des premières mortalités. La première valeur est une « consommation de routine »; la seconde une estimation de la consommation minimale permettant la survie des poissons. Pour les espèces très résistantes, cette seconde valeur varie entre 0,6 et 2 mg O_2/100 g.h avec une exception pour *Schilbe mystus* (4,3 mg O_2/100 g.h); elle varie autour de 10 mg O_2/100 g.h pour *Marcusenius cyprinoïdes*, *M. senegalensis* et *Distichodus rostratus*, se trouvant donc multipliée de 5 à 16 fois et elle double encore pour les espèces très sensibles à l'hypoxie (en prenant 20 mg O_2/100 g.h comme valeur moyenne du groupe).

5.5. DISCUSSION ET CONCLUSION

Cette étude débouche sur deux types de discussion. Le premier concerne la confrontation de nos résultats à ceux de la bibliographie et se limite essentiellement à *Sarotherodon niloticus*; le second correspond à notre but initial : comparer la résistance à l'hypoxie des espèces du Tchad aux variations de leur abondance au cours d'une évolution du milieu vers des conditions marécageuses.

En fonction de données bibliographiques et du matériel dont nous disposions, nous avons essayé de définir un critère de comparaison interspécifique fiable : la concentration en oxygène léthale pour 50 % des individus. Nous avons pris soin d'insister sur le protocole utilisé, conscients de la dépendance de certaines données (courbes de consommation) vis-à-vis des conditions expérimentales.

Les données bibliographiques relatives à la résistance au déficit en oxygène pour les espèces à respiration aquatique étudiées ici, ne concernent que *Sarotherodon niloticus*.

Une étude comparative en nage forcée conduit WHITWORTH (1964) à reconnaître à *S. niloticus* une résistance particulièrement bonne aux conditions hypoxiques; dans ces conditions d'expérience, *S. niloticus* survit à des taux inférieurs à 1 ppm alors que la majorité des espèces succombe au-dessous de 2 ppm. RUHLAND (1968) observe la même résistance chez d'autres Cichlidés et en conclut que cette famille présente des particularités dans les échanges respiratoires qui semblent liés à des caractères écologiques et physiologiques.

En soumettant pendant 24 heures des *Sarotherodon niloticus* à des concentrations en oxygène constantes, à la température de 23-26 °C, MAHDI (1973) a observé 0 % de mortalité à 2,5 mg O_2/l, 50 % à 1 mg O_2/l et 100 % à 0,4 mg O_2/l. D'après la droite de régression établie entre le logarithme de la mortalité et la concentration, il situe la limite de tolérance moyenne de l'espèce (50 % de mortalité en 24 heures) à 1,41 mg O_2/l.

FARMER et BEAMISH (1962) se sont livrés à l'étude de la consommation d'oxygène de *Sarotherodon niloticus* à diverses salinités et vitesses de nage. Nous avons utilisé les équations qu'ils ont établies pour calculer la valeur théorique de la consommation standard de nos poissons. Ces auteurs donnent des relations entre la consommation d'oxygène et le poids établies pour une salinité de 0 ‰, une température de 25 °C et quatre vitesses de nage. Les poids individuels des poissons couvrent l'intervalle 47-137 g. Ces conditions d'expérience sont proches des nôtres mais nos poissons sont plus petits (poids moyen 36,6 g). Nous avons toutefois utilisé ces relations pour calculer la consommation d'un poisson de 36,6 g à quatre vitesses de nage. Avec les quatre couples de données obtenus, suivant la méthode de BRETT (1965), nous avons établi une relation du type $\log y = ax + b$ avec y : consommation d'O_2 et x : vitesse de nage. En extrapolant la relation à une activité nulle on obtient la consommation standard. Dans notre cas : 4,58 mg O_2/h soit 12,53 mg O_2/100 g.h. En reportant cette valeur sur la courbe de consommation de *Sarotherodon niloticus* (fig. 6), on constate qu'elle correspond à une concentration en oxygène comprise entre 0,7 et 0,8 mg O_2/l et qu'elle coïncide presque avec un changement de pente bien marqué. On retrouve ici les caractéristiques de la concentration seuil (cf. fig. 2) définies par DOLINIS (1974). C'est à partir de ce seuil que les poissons entrent dans la phase de résistance (cf. fig. 1) et que des mortalités peuvent survenir.

Dans ce cas précis, il est intéressant de comparer les résultats obtenus par différentes méthodes et de constater l'étalement important des valeurs de concentration en oxygène qu'elles fournissent :

Concentration léthale.....	0,07 à 0,11 $_{mg\,O_2/l}$
Concentration seuil ou I (cf. fig. 1 et 2)...	0,7 à 0,8 $_{mg\,O_2/l}$
Limite de tolérance moyenne (Mahdi, 1973).....	1,41 $_{mg\,O_2/l}$

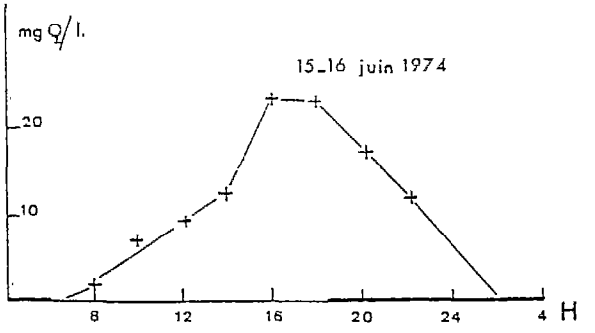


FIG. 7. — Exemple de variation nycthémérale de l'oxygène de l'eau de surface dans la cuvette nord du lac Tchad. *D'après* BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE (1976) — *An example of diel oxygen concentration in surface waters in the northern basin of lake Chad. After* BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE *(1976).*

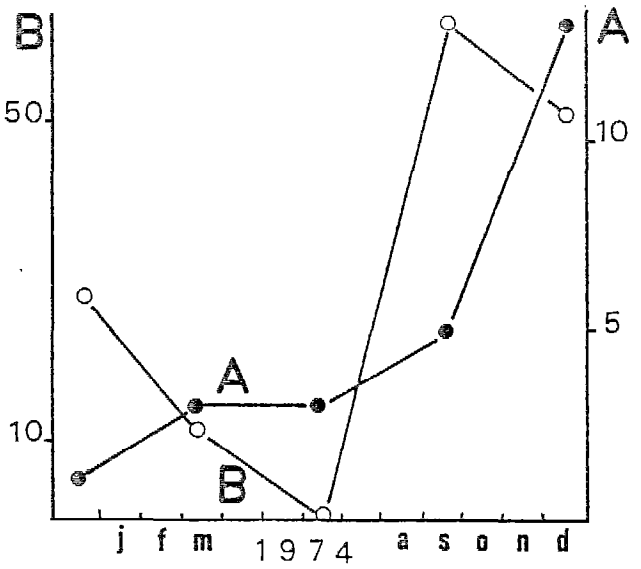


FIG. 8. — A : Pourcentages en nombre des *Sarotherodon niloticus* par rapport à l'ensemble des poissons capturés dans une même pêche — *Percent ratio of* Sarotherodon niloticus *to total number of fishes caught in the same catch.* B : Pourcentages de jeunes dans les captures de *Sarotherodon niloticus Percentage of juveniles among* Sarotherodon *spp catches.* Pêches effectuées dans la cuvette nord du lac Tchad. *D'après* BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE 1976 — *From experimental gill-net fishing in the northern basin of lake Chad. After* BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE *(1976).*

Pour tester le potentiel de récupération des *Sarotherodon niloticus*, nous avons arrêté une expérience d'anoxie à la concentration de 0,13 mg O_2/l, juste avant l'apparition des premières mortalités prévisibles. Les poissons ayant séjourné deux heures à une concentration inférieure à 0,5 mg O_2/l, couchés sur le flanc au fond du bac expérimental, paraissaient moribonds et avaient des battements operculaires lents et irréguliers; leur consommation d'oxygène était de l'ordre de 2 mg O_2/100 g.h. Après réoxygénation de l'eau, tous ont recouvré très rapidement un comportement normal et nous n'avons pas enregistré de mortalités les jours suivants.

Dans des conditions hypoxiques très dures, la résistance des *S. niloticus* se présente comme un maintien en « léthargie » grâce à leur faculté de capter de très faibles quantités d'oxygène qui, dans la nature, doit toujours se trouver dans la pellicule d'eau de surface. Cette résistance est temporaire car elle place le poisson dans des conditions de vie anormales; elle est particulièrement adaptée aux alternances anoxiques nycthémérales telles qu'elles ont été observées dans la cuvette nord du lac Tchad (fig. 7).

La résistance à l'anoxie résulte certainement de propriétés hématologiques qui se traduisent dans les valeurs des concentrations léthales que nous avons déterminées. Mais celles-ci ne reflètent pas la capacité d'adaptation dans le milieu naturel due à l'acclimatation aux basses tensions d'oxygène d'une part et d'autre part à la sélection naturelle des individus les plus résistants.

Les espèces à respiration aquatique étudiées ici présentent toutes des courbes de consommation du même type avec une dépendance respiratoire qui se manifeste vers 2 mg O_2/l (fig. 6). Des concentrations en oxygène inférieures doivent provoquer un processus de sélection basé sur la résistance à l'hypoxie. Ces conditions de milieu étaient atteintes quotidiennement dans la cuvette nord du lac Tchad en 1974. La prolongation de l'anoxie nocturne (fig. 7) par des conditions météorologiques défavorables à la photo-synthèse devait entraîner les fortes mortalités de *Sarotherodon spp* que nous avons observées (BENECH *et al.*, 1976). La sélection a permis à ces espèces d'adapter leurs populations et de proliférer dans ce milieu laissé vacant par les autres espèces. Ce processus de mortalité et d'expansion se traduit dans le rajeunissement des populations de *Sarotherodon* (fig. 8).

Ces diverses réflexions apportent une explication au paradoxe apparent des fortes mortalités et de la prolifération des *Sarotherodon* observées dans la cuvette nord du lac Tchad soumise à des hypoxies régulières (nycthémérales) ou fréquentes (orages), au cours de son assèchement.

En comparant les aptitudes des poissons du lac Tchad à survivre dans un milieu pauvre en oxygène, nous avons tenté d'apporter une part d'explication à l'évolution de la composition des peuplements ichtyologiques, notamment dans l'Archipel sud-est

TABLEAU II

Présence-absence de certaines espèces dans l'Archipel sud-est du lac Tchad au cours de sa transformation en un milieu marécageux (espèces testées dans cette étude uniquement — *Presence of certain species in the south-eastern archipelago of lake Chad in the course of its transformation in a swamp. (species under study only)*

ESPÈCES	1972								1973								1974								1975				1976				1977			
	J	F	M	A	M	A'	S	O	F	M	A	J	J'	O	N	D	J	M	A	M	J	S	O	D	F	Mi	A'	D	M	A	A'	O	J	F	Mi	
Marcusenius cyprinoïdes	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•			•	•	•	•	•	•														
Pollimyrus isidori	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•		•	•	•	•																
Labeo senegalensis	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•					•	•	•	•		•														
Alestes dentex	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•							•		•					•	•		•	•	•		•		•	
Brachysynodontis batensoda	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•			•	•	•	•							
Schilbe uranoscopus	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•			•	•			•	•						
Schilbe mystus												•	•	•		•		•	•	•	•	•				•	•			•	•			•	•	
Alestes nurse-dageti	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•		•	•	•		•	•	•	
Distichodus rostratus			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•			•	•	•		•	•	•			•	•	
Siluranodon auritus																•		•	•	•							•			•	•			•	•	
Sarotherodon miloticus												•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•		•	•	•		•		•	
Tilapia zillii										•	•	•	•		•	•	•		•	•							•		•	•	•			•	•	
Polypterus senegalus (1)			•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•		•	•	•		•	•	•	
Brienomyrus niger (1)															•	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•		•	•	•		•	•	•	
Clarias spp (1)														•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•		•		•		•	•	•	
Phénomènes hypoxiques				ϟ								ϟ	ϟ							ϟ	ϟ		o	o				o				o				
Mois				A'								J	J'							M	J		O	D				D				O				

ϟ : orages — *storms.*
o : eaux de crue hypoxiques — *hypoxic flood waters.*
(1) : espèces à respiration aérienne — *air-breathing species.*

(tabl. II). Nos expériences, assez sommaires dans une optique physiologique, se sont avérées suffisantes pour le but écologique que nous nous étions fixé.

Les observations de terrain sont en accord avec les caractéristiques respiratoires déterminées ici. Les espèces qui présentent les concentrations léthales les plus basses (*Sarotherodon nilolicus*, *Tilapia zillii*. *Schilbe mystus* et *Brachysynodontis batensoda)* sont celles qui ont subsisté dans les milieux lacustres en voie d'assèchement, non sans subir de fortes mortalités (*Tilapia* et *Sarotherodon* en particulier; cf. BENECH *et al.*, 1976). Nous n'avons pas de données concernant les caractéristiques respiratoires de *Schilbe uranoscopus*, mais l'excellente résistance de *Schilbe mystus* aux basses concentrations en oxygène pourrait expliquer qu'il ait remplacé la première espèce au cours de l'assèchement du lac (cf. tabl. II), ces deux espèces ayant par ailleurs les mêmes caractéristiques biologiques (MOK, 1975).

Les biotopes où vivent des espèces sensibles telles que *Micralestes* sont bien oxygénés : milieu fluvial et eaux libres du lac (LEK et LEK, 1977). Nous n'avons testé qu'un seul *Alestes dentex*, mais sa concentration léthale élevée (tabl. I) reflète bien la vulnérabilité de cette espèce au déficit en oxygène. Tous ces poissons très vifs et grégaires vivent en pleine eau. Les *Labeo senegalensis* sont benthiques mais souvent capturés sur les fonds sableux où le renouvellement de l'eau est assuré grâce au courant. *A. dentex* et *L. senegalensis* font partie des premières espèces du peuplement de hautes eaux qui disparaissent de l'Archipel sud-est du lac Tchad au début des effets de la baisse du niveau d'eau en 1973 (tabl. II).

Il y a des espèces dont les concentrations léthales s'échelonnent entre les valeurs des deux groupes extrêmes ci-dessus. Dans l'ordre d'une résistance croissante à l'hypoxie, il s'agit de : *Alestes nurse. Pollimyrus isidori*, *Siluranodon auritus*, *Petrocephalus bovei*, *Distichodus rostratus*, *Marcusenius senegalensis* et *M. cyprinoïdes.*

Pour certaines d'entre elles, ce caractère intermédiaire s'illustre dans la diversité des habitats fréquentés. Au Tchad, *Pollimyrus isidori* parait plutôt se comporter comme une espèce d'eau libre (LEK et LEK, 1978) mais DAGET (1954) la présente comme typique des mares. *Petrocephalus bovei* est abondant dans le réseau fluvial mais l'espèce se rencontre aussi dans les mares résiduelles en saison sèche (LEK et LEK, 1978).

On a observé l'apparition de *Siluranodon auritus*

dans l'Archipel sud-est du lac Tchad en 1974 (tabl. II) lors de la période des très bas niveaux au cours de laquelle les coups de vent provoquaient des hypoxies fréquentes, cause supposée de la disparition de certaines espèces sensibles au déficit en oxygène (BENECH *et al.*, 1976). Dans ce même milieu, les *Distichodus rostratus* se sont bien maintenus; ceci s'accorde avec la valeur de leur concentration léthale en oxygène qui est l'une des plus basses du groupe. Quant aux *Alestes « nurse-dageti »* qui sont devenus très abondants dans l'Archipel, il s'agit d'une espèce au statut systématique non clairement défini dont les caractéristiques phénotypiques se situent entre celles de *A. nurse* et *A. dageti*; nous avons vu que les conditions hypoxiques pouvaient expliquer ses fortes variations d'abondance.

Des facteurs autres que la résistance à l'hypoxie — notamment l'alimentation interviennent pour expliquer la persistance où la disparition d'une espèce dans l'Archipel sud-est. En effet, malgré des résistances comparables, *Marcusenius cyprinoïdes* et *Distichodus rostratus* ont des destinées différentes. *M. cyprinoïdes* disparaît définitivement de l'Archipel en septembre 1974 tandis que *D. rostratus* devient une espèce pérenne du nouveau milieu (tabl. II).

Les études en cours sur l'évolution des peuplements du lac Tchad au cours de la sécheresse permettront d'être plus précis sur les relations entre les potentialités de résistance à l'hypoxie définies par notre expérimentation et les variations d'abondance de ces espèces moyennement résistantes au déficit en oxygène.

En revanche, pour *Brienomyrus niger*, nous avons noté d'emblée l'anomalie qui existe entre ses besoins élevés en oxygène dissous en bac expérimental et son appartenance au groupe d'espèces qui ont proliféré dans les habitats marécageux de l'Archipel sud-est évoqués ci-dessus. Ce groupe comprend des *Clarias*, *Polyplerus*, *Tilapia*, *Sarotherodon* et *Alestes « nurse-dageti »* (tabl. II). En octobre 1974 l'arrivée de la crue a provoqué des conditions anoxiques et seules les espèces à respiration aérienne connue et *B. niger* n'ont pas subi de mortalités (fig. 9). On doit en conclure que *B. niger* qui résiste très mal à l'anoxie dans nos conditions expérimentales, n'a pu survivre dans l'Archipel sud-est qu'en ayant recours à une respiration aérienne annexe.

Nous avons été témoins de la respiration aérienne de *B. niger* mis en aquarium et DAGET *(Comm. pers.)* l'a observé dans la nature. Placés dans un nouvel aquarium, les *B. niger* montent périodiquement à la surface prendre l'air; ils peuvent en relâcher une partie en retournant au fond. Ce comportement se réalise dans un mouvement d'ensemble presque parfait. Les poissons remontent en surface après avoir relâché par les ouies la bulle d'air captée précédemment. Ce comportement est bien marqué lorsqu'on change les poissons de récipient; nous l'avons observé toutes les 25-30 secondes, par la suite

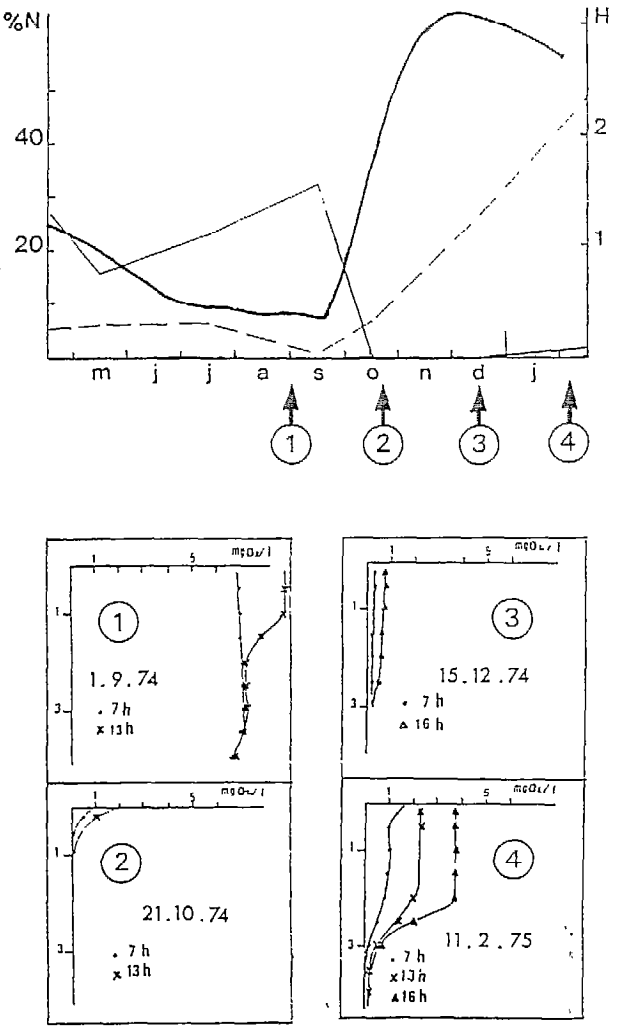


FIG. 9. — Variations des prises par unité d'effort pour quelques espèces dans l'Archipel sud-est du lac Tchad (N est la somme des prises, pour chaque genre, au cours de la période décrite). En bas, profils d'oxygène à la station de pêche, en pleine eau. *D'après* BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE (1976) — *Variations in catch per unit effort for some species in the south-eastern archipelago of lake Chad. N is the sum of the catches for each genus, during the period under study. Down, oxygen profiles at the fishing place in open waters area. After* BENECH, LEMOALLE, QUENSIÈRE *(1976).*

— : Niveau d'eau (m) — *Water level (in meters).*
— : *Synodontis* spp.
- - : *Brienomyrus niger.*

il disparaît. Le synchronisme des respirations aériennes chez les poissons est étudié par KRAMER & GRAHAM (1976) qui supposent qu'il s'agit d'un comportement social anti-prédateur, ces auteurs notent que le synchronisme apparaît plus prononcé chez les poissons rendus nerveux par leur transfert dans un nouvel aquarium.

Nous avons testé des espèces à respiration aérienne bien connue *(Clarias* et *Polypterus)* pour les utiliser comme référence. Aucun individu ne survit à une concentration inférieure à 0,6 mg O_2/l et la concentration léthale se situe vers 1,3 mg O_2/l; les mortalités s'échelonnent sur une zone de concentration étendue. La concentration léthale bien inférieure de *Brienomyrus niger* (0,4 mg O_2/l) et l'étroitesse de son intervalle de mortalité (fig. 4) donnent à penser que la respiration aérienne ne représente pas chez cette espèce le caractère obligatoire qu'elle revêt chez *Clarias* et *Polypterus*.

Dans nos expériences, les jeunes *Clarias* présentent des courbes de consommation semblables à celle des autres espèces; par contre, la survie des grands individus est liée à l'accès au milieu aérien et nous avons noté une très faible consommation d'O_2 dissous chez les grands *Polypterus senegalus* et *Clarias lazera* quelle que soit la concentration. Ceci montre que la proportion d'oxygène puisé dans l'air croît avec l'âge. Les travaux de BABIKER (1979) confirment et précisent ces résultats : les jeunes *Clarias* dépendent pour plus de 85 % de l'oxygène dissous; la respiration aérienne de l'adulte représente 50 à 60 % de la respiration totale.

Nous n'avons pas abordé expérimentalement l'effet de l'influence du gaz carbonique qui a pu jouer un rôle important dans l'Archipel sud-est du lac. D'après les données bibliographiques, il s'agit d'un facteur limitant la capacité d'utilisation de l'oxygène dissous : sa présence doit donc amplifier les conditions hypoxiques défavorables et, dans le cas de fortes concentrations, seules les espèces à respiration aérienne peuvent se maintenir dans le milieu. Ce fut le cas lors de l'arrivée des eaux de crue anoxiques chargées en CO_2 dans l'Archipel sud-est du lac Tchad en octobre 1974; seuls les *Clarias*, *Polypterus*, *Brienomyrus*, *Gymnarchus* et *Heterotis* ont pu survivre dans cette partie du lac (tabl. II). Pour éviter toute mauvaise interprétation à partir du tableau II, nous préciserons que la présence de *Brachysynodontis batensoda* et *Sarotherodon niloticus* en octobre 1974* résulte de la capture de quelques individus seulement. Ces deux espèces représentaient des composantes majeures des captures du mois précédent. La figure 9 illustre pour *B. batensoda* — la plus grande part des « *Synodontis* » — l'importance des mortalités subies par ces espèces lors de l'arrivée de la crue en octobre 1974.

Le critère de comparaison retenu pour comparer les espèces ne rend pas compte des aptitudes de résistance complémentaires liées à la morphologie et à l'éthologie du poisson dans les conditions naturelles.

KRAMER *et al.* (1978) remarquent le nombre important d'espèces qui utilisent les couches superficielles oxygénées comme source de respiration branchiale dans les habitats hypoxiques amazoniens. Nous avons déjà fait allusion à cette utilisation fréquemment observée chez *Sarotherodon*.

LEWIS (1970) montre l'importance des adaptations morphologiques pour l'utilisation de la pellicule d'eau de surface. Parmi les espèces du Tchad, la bouche infère et la position de nage inversée qui caractérisent *Brachysynodontis batensoda* permettent à ce poisson d'exploiter au mieux le film d'eau superficiel. Cette adaptation fut avec sa forte résistance à l'hypoxie un atout supplémentaire pour expliquer la survie de cette espèce face aux mauvaises conditions d'oxygénation qui sévirent dans certains biotopes du lac Tchad.

Dans le lac Tchad, du point de vue écologique, l'hypoxie devient un nouveau trait du milieu à la suite de l'abaissement du niveau d'eau. Nous retrouvons chez certaines espèces étudiées ici les remèdes à l'hypoxie déjà observés dans d'autres milieux marécageux tropicaux; résistantes ou adaptées, ces espèces subsistent dans le milieu mais l'intervention de caractéristiques de l'habitat autres que la raréfaction en oxygène dissous favorisent la prolifération de certaines d'entre elles seulement.

Manuscrit reçu au Service des Editions de l'O.R.S.T.O.M. le 3 février 1981.

* et d'Alestes nurse en décembre 1974

CHAPITRE 6 - REPRODUCTION ET MIGRATIONS FLUVIO-LACUSTRES DES ADULTES

Après avoir décrit la transformation des peuplements (cf chap. 4) et recherché les causes de mortalité qui provoquent la raréfaction de certains stocks lacustres (Bénech et al., 1976 ; et ici chap. 5) nous nous proposons de décrire, à partir des données recueillies entre 1966 et 1971, les modalités de reproduction, en période de "Tchad Normal", d'une trentaine d'espèces parmi les plus abondantes (§ 6.1). Pour quelques espèces faiblement échantillonnées et ne présentant pas d'évolution apparente pendant la période de "Petit Tchad", nous avons regroupé l'ensemble des informations disponibles de 1966 à 1978. Les changements de stratégie survenus chez d'autres espèces en période de "Petit Tchad" feront l'objet du paragraphe 6.2.

6.1 - LA REPRODUCTION EN PERIODE DE TCHAD NORMAL

6.1.1 - STATIONS D'OBSERVATION ET DONNEES DISPONIBLES.

Les données présentées ici ont été recueillies à l'occasion de campagnes d'échantillonnage entreprises entre 1966 et 1971. Le détail des stations et des périodes d'échantillonnage est indiqué sur la figure 2-1.

Les échelles de maturation utilisées sont celles définies par Durand et Loubens (1970b). Elles sont basées sur l'aspect macroscopique des gonades et adaptées à la différenciation des stades de maturation de la plupart des espèces du bassin.

La croissance des testicules ne s'accompagne pas de transformations aussi facilement perceptibles que celle des ovaires. Le nombre de stades identifiables à l'oeil nu en est donc fortement réduit. Comme par ailleurs la période de maturation des mâles recouvre toujours assez largement celle des femelles et n'apporte de ce fait aucune précision complémentaire, nous nous limiterons à l'étude des ovaires.

Pour simplifier la lecture des résultats, les 8 stades de maturation des femelles ont été regroupés en 4 classes :

Classe A	:	immatures, repos sexuel ou tout début de croissance des gonades (stades 0, 1, 2)
Classe B	:	femelles en ovogénèse (stades 3, 4)
Classe C	:	femelles mûres (stade 5)
Classe D	:	femelles épuisées ou en début de seconde maturation (stades 6, 7)

6.1.2 - PERIODES ET ZONES DE PONTE.

Nous présentons ici la répartition saisonnière puis géographique de la maturation et des pontes d'une trentaine d'espèces. Nous utiliserons les pourcentages mensuels de femelles en ovogénèse (classes B, C et D) parmi celles échantillonnées le même mois de taille supérieure ou égale à la taille minimale de maturité sexuelle. Les calculs ont été effectués région par région pour déterminer la répartition géographique des maturations (tabl. 6-1), et toutes régions confondues pour définir la période d'activité sexuelle maximale (fig. 6-1).

Il convient de distinguer deux ensembles d'espèces :

- Le premier comprend des espèces rarement observées en cours d'ovogénèse : Labeo senegalensis, Alestes dentex, Hemisynodontis membranaceus, Citharinus citharus et Hydrocynus brevis. Sur ces espèces, peu de choses pourront être dites, sinon qu'on n'observe pas ou peu de croissance des ovaires dans les milieux échantillonnés (cf tabl. 6-1).

- Le second ensemble, comprenant les espèces observées en gamétogénèse se subdivise à son tour en deux groupes selon que la durée de la période de maturation se limite à une saison ou s'étend sur la majorité du cycle annuel (tabl. 6-1 et fig. 6-1).

6.1.2.1 - Espèces à courte période d'activité sexuelle

A/ **Saisons de reproduction.**

Un grand nombre d'espèces du Bassin Tchadien se caractérisent par une période d'activité sexuelle (ovogénèse et ponte) très saisonnière - généralement située entre les mois de mai et d'octobre -, suivie d'une longue période de repos sexuel (fig. 6-1).

Selon les espèces, les taux mensuels maxima de femelles en cours d'ovogénèse sont plus ou moins précoces : juin/juillet pour Schilbe uranoscopus, Hyperopisus bebe, Marcusenius cyprinoïdes, ..., août pour Schilbe mystus, Pollimyrus isidori, septembre pour Siluranodon auritus. Pour cette dernière espèce, plus tardive, les femelles mûres sont observées en septembre/octobre alors que c'est généralement vers le mois d'août/septembre que les femelles prêtes à pondre des autres espèces sont capturées. Synodontis schall poursuit également sa reproduction en octobre.

La période d'activité sexuelle est plus ou moins étalée selon les espèces mais dépasse rarement 4 à 5 mois pour l'ensemble du bassin. Polypterus bichir et Polypterus endlicheri, observés en gamétogénèse pendant neuf mois, constituent un type intermédiaire entre ce groupe et celui des espèces à très large période d'activité sexuelle.

B/ **Zone de reproduction**

Pour la période de Tchad Normal, et à l'exception d'Hyperopisus bebe et Polypterus bichir, toutes les espèces à courte période d'activité sexuelle présentent des taux de femelles en cours d'ovogénèse croissant de l'Archipel vers le réseau fluvial (tabl. 6-1 et fig. 6-2). Des valeurs intermédiaires, mais souvent déjà élevées sont observées dans la région deltaïque où les taux de femelles des classes C et D sont très généralement inférieurs à ceux observés plus en amont dans le réseau fluvial.

Certaines espèces ne présentent pas de maturation avancée dans l'Archipel (Schilbe uranoscopus, Synodontis schall, Eutropius nilloticus, Synodontis clarias, Brachysynodontis batensoda, etc...) alors que d'autres y effectuent une reproduction au moins partielle comme le montre la présence de femelles mûres (Alestes baremoze, Marcusenius cyprinoides, Petrocephalus bane, Hyperopisus bebe) (fig. 6-2 et tabl. 6-1).

6.1.2.2 - Espèces à longue période d'activité sexuelle

A/ **Saisons de reproduction**

Les espèces de ce second groupe se différencient des précédentes par la réduction, voire l'absence de période de repos sexuel au cours du cycle annuel (fig. 6-1).

Trois espèces présentent une distribution bimodale des taux mensuels de femelles en ovogénèse : Bagrus bayad, Lates niloticus et Hydrocynus forskalii (fig. 6-1 & 6-2). On ne dispose que de peu d'informations sur B. bayad qui est rarement abondant ; par contre, des études approfondies ont été menées sur la biologie des deux autres espèces.

Blache (1964), Hopson (1972), et Loubens (1974) s'accordent pour confirmer l'existence de femelles de Lates en ovogénèse toute l'année, avec cependant d'assez fortes variations saisonnières. On dispose d'assez peu d'informations sur les stades terminaux de maturation et la ponte qui s'effectue de façon dispersée. Des recherches systématiques d'oeufs et de larves indiquent une abondance maximale de ceux-ci pendant les mois de mai et juin dans la Cuvette Nord du lac (Hopson, 1972).

Les travaux de Srinn (1976) sur H. forskalii montrent qu'il existe deux périodes de reproduction dans le Bassin Tchadien : la première en mars-avril, la seconde en juillet-août. Les deux périodes sont d'importances inégales, le nombre de femelles en cours d'ovogénèse étant toujours plus important en début d'année.

D'après Albaret (1979), la distribution plurimodale (généralement bimodale) des ovocytes de H. forskalii indiquerait une possibilité de pontes successives. Sans faire état d'aucune distribution de fréquence, Hopson décrit pour Lates un ovaire unimodal, contenant des ovocytes qui se développent de façon synchrone, tout en considérant qu'une même femelle puisse pondre plusieurs fois dans l'année.

Les autres espèces du groupe (Polypterus senegalus, Brienomyrus niger, Synodontis frontosus, Sarotherodon galilaeus, Oreochromis niloticus, Chrysichthys auratus, Gymnarchus niloticus et Heterotis niloticus) présentent des taux élevés de femelles en cours d'ovogénèse avancée entre mai et septembre. Le reste de l'année, les taux observés sont souvent plus faibles mais rarement nuls (fig. 6-1).

P. senegalus et C. auratus ont fait l'objet d'études sur la fécondité (Albaret, 1979 et 1982). Elles présentent toutes deux une distribution unimodale du lot d'ovocytes en cours de développement. La première présente parfois un second groupe d'ovocytes juste issus du stock d'ovogonies de réserve. Il constitue l'indice d'une aptitude à des pontes successives, tout comme la structure polymodale des ovaires

de "Tilapia" (Albaret, 1979) et de Brienomyrus (Ang-Lek, 1979).

La durée et le rythme de la gamétogénèse ont été très étudiés chez les "Tilapia" (cf. Legendre et Jalabert (1984) pour revue). Les femelles sont susceptibles de fournir plusieurs pontes à quelques semaines d'intervalle. Blache (1964) cite l'exemple d'une femelle S. galilaeus observée avec des alevins en bouche et des ovaires déjà en cours de maturation. Chez les mâles, la spermiogénèse est généralement continue (Moreau, 1979).

B/ - **Zones de reproduction**

Pendant la période Tchad Normal, très peu de Bagrus dans le fleuve et très peu de Lates dans le Delta ont été observés. Ces deux espèces présentent des taux de femelles en cours d'ovogénèse plus élevés dans l'Archipel que dans les autres stations échantillonnées (tabl. 6-1). Hydrocynus forskalii est, au contraire, plus fréquent en maturation dans le Delta que dans l'Archipel ou le réseau fluvial.

Il semble que la période d'activité sexuelle maximale de Lates varie dans d'importantes proportions selon les régions . Ainsi, dans le nord du lac, les taux les plus élevés sont observés en février et avril (Hopson, 1972) ; dans la cuvette sud, les mêmes taux se situent entre avril et juin (Loubens, 1974). Enfin, dans le réseau fluvial, Blache (1964) estime que la reproduction se situe essentiellement entre juin et août. Il est donc probable que certains facteurs environnementaux saisonniers locaux jouent un rôle inducteur sur la reproduction et que, dans une région donnée, l'activité reproductrice de Lates soit réduite à une période plus limitée qu'à l'échelle de tout le Bassin.

Heterotis niloticus, Gymnarchus niloticus ... pondent dans des herbiers aquatiques de bordure et/ou dans les zones inondées par les crues. La variabilité saisonnière des taux de femelles en cours d'ovogénèse semble étroitement corrélée avec la variabilité saisonnière d'abondance des sites favorables à la ponte. Cette dernière, très forte en milieu fluvial, est beaucoup plus estompée en milieu lacustre où des zones favorables persistent toute l'année (fig. 6-4).

En période de Tchad Normal, Tilapia, Sarotherodon et Oreochromis abondent dans les zones abritées du lac. Ils peuvent s'y reproduire toute l'année dans les endroits peu profonds, S. galilaeus préférentiellement en zone sableuse, O. niloticus et T. zillii indifféremment en zone vaseuse, sablo-vaseuse ou sableuse.

Dans les milieux fluviaux, la reproduction de ces espèces n'est que saisonnière (fig. 6-4). Elle se déroule préférentiellement dans les zones inondées. Des pontes sont également observées dans le lit des fleuves, sur les rives sableuses pour S. galilaeus, dans les collaté-

raux pour les autres espèces.

B. niger affectionne également les collatéraux et mares à fond vaseux et ne se rencontre jamais dans le lit des rivières sur fonds sableux. L'espèce abonde dans les zones inondées où elle se maintient dans les mares résiduelles entre deux crues. En milieu lacustre, on rencontre B. niger dans les fonds de baies et autres zones protégées et eutrophes (Carmouze et al., 1972). La reproduction peut s'y effectuer de façon continue alors qu'elle n'est que saisonnière dans le fleuve (fig. 6-4).

Comme Bagrus, Chrysichthys auratus et Synodontis frontosus sont deux silures essentiellement lacustres, on les rencontre également en maturation dans le Delta. On connait mal leurs comportements de reproduction au Tchad, mais on sait qu'ailleurs, certains Chrysichthys pratiquent l'incubation buccale et protègent leurs alevins.

6.1.2.3 - Rythmes de reproduction et facteurs inducteurs

La reproduction chez les téléostéens est un phénomène cyclique contrôlé à la fois par des facteurs endogènes et par des facteurs exogènes. La nature et le rôle des facteurs endogènes (endocrines et neuro-endocrines) commencent à être connus, tout au moins pour certains groupes - Salmonidae, Cyprinidae,...- (Legendre et Jalabert, 1984 ; Stacey, 1984), l'endocrinologie des téléostéens ayant fait l'objet de nombreuses recherches au cours des dernières années. Par contre, la nature, le rôle et les mécanismes d'action des facteurs exogènes, proportionnellement moins étudiés, restent encore assez mystérieux.

Des observations en milieu naturel (Moreau et Moreau, 1982), et en aquarium (Stacey et al., 1979) ont montré que les facteurs impliqués dans l'initiation de la gamétogénèse ne sont pas de même nature que ceux qui induisent l'ovulation et la ponte.

A/ Induction de la gamétogénèse

Dans le milieu naturel et pour une espèce donnée, le frai intervient généralement dans des conditions favorables à la survie ultérieure des jeunes. Selon la stratégie de reproduction de l'espèce (taille et nombre des oeufs, existence d'un comportement parental protecteur,...), la gamétogénèse, qui exige une certaine durée, est initiée plus ou moins en avance par des facteurs environnementaux dont la nature dépend à la fois de la spécificité de fonctionnement de l'écosystème considéré et de la perception qu'en ont les poissons.

La plupart des études effectuées en milieu tempéré montrent une liaison étroite entre les cycles de reproduction et les variations de

température et de photopériode (Bye, 1984). Ce sont là, en effet, deux variables environnementales particulièrement représentatives du rythme saisonnier des écosystèmes tempérés.

Dans le Bassin Tchadien, un grand nombre d'espèces débutent leur ovogénèse vers le mois d'avril. Cette période correspond à la remontée du front intertropical (F.I.T) au nord de la zone d'étude (fig. 6-3A). Des changements climatiques majeurs en résultent tels que :

- l'accroissement de la nébulosité moyenne et la diminution concomitante de l'énergie incidente (fig. 6-3B & C),
- la modification du régime des vents et l'accroissement de la variabilité barométrique,
- l'apparition des pluies (fig. 6-3D) qui seront cause de la crue des fleuves, elle-même responsable de la mise en eau des zones inondables et de la montée de niveau du lac (fig. 6-3E).

Toutes ces variables environnementales, présentent de bonnes corrélations avec le déclenchement de la croissance des gonades des espèces saisonnières. Par contre, certaines autres variables semblent moins liées à la reprise d'activité sexuelle qu'elles ne le sont dans d'autres bassins. C'est le cas de la température de l'eau qui suit avec un certain retard les variations du rayonnement global (fig. 6-3F) et continue d'augmenter jusqu'à la fin juin. La concentration ionique des eaux ne peut pas non plus être invoquée puisque ce facteur varie dans d'importantes proportions selon les régions lacustres (Carmouze, 1976) et ne peut donc constituer un facteur de synchronisation. Enfin, la variabilité de la photopériode est faible sous ces latitudes (10° à 14° Nord). En outre, elle n'est pas liée à la variabilité saisonnière signifiante qui, pour le poisson, demeure l'inondation des zones de frai. Il est improbable que la photopériode joue ici, dans l'induction de la maturation, un rôle aussi déterminant qu'en région tempérée (Kirschbaum, 1984).

B/ **Induction de la ponte**

On a identifié deux modes distincts d'initiation de la phase finale de maturation et ponte (Stacey, 1984):

- Dans le premier, qui est celui des Salmonidae, l'ovulation est la conséquence du complet développement des ovaires. Cependant, la ponte peut être avancée ou retardée par divers stimuli externes telle la photopériode qui influe sur la vitesse de maturation (Combs et al., 1959 ; Eriksson et Lundqvist, 1980 & 1982 ; Bromage et al., 1984 ;...).
- Dans le second, l'ovulation se produit rapidement en réponse à des facteurs exogènes en rapport avec le succès de la reproduction.

Certaines observations permettent de rapprocher Alestes baremoze de l'exemple des Salmonidae. Cette espèce peut se reproduire en dehors

de ses frayères habituelles ; la ponte ne semble donc pas être induite par l'arrivée des géniteurs sur un site favorable. Ainsi, dans la Cuvette Nord, un pool d'individus migrent vers la Yobé pour s'y reproduire ; ils se regroupent à l'étiage autour du débouché de la rivière, et poursuivent leur maturation, que la crue se produise ou non. Dans ce dernier cas, la Yobé étant une rivière intermittente, les poissons ne peuvent y pénétrer et se reproduisent à proximité de son embouchure (Hopson in Durand, 1978).

Les mêmes observations n'ont pu être faites dans le Chari ou le Logone qui sont des fleuves permanents. En revanche, on y constate des variations annuelles de la date de ponte. En 1966, l'ovogénèse a été précoce et les pontes ont commencé fin juillet ; au contraire, en 1967, année de faible crue, elles se sont produites seulement vers la mi-août (Durand et Loubens, 1970b). De même, en Côte d'Ivoire, sur le N'Zi, la reproduction d'Alestes baremoze est retardée les années où la crue est plus tardive (Paugy, comm. pers.). L'importance de la crue, ou de tout autre facteur qui lui serait étroitement lié, pourrait donc jouer le rôle de la photopériode chez le saumon, et permettre le recalage de la ponte, en accélérant ou en retardant la gamétogénèse.

L'induction de la ponte par un facteur externe semble être le cas le plus général. Cependant, à l'intérieur d'un même bassin, chaque espèce réagit aux facteurs environnementaux selon ses besoins écologiques, sa stratégie de reproduction et, au sein de celle-ci, selon les différentes tactiques qu'elle est susceptible de développer.

Ainsi, pour les Cichlidae, pour Heterotis, Gymnarchus, Brienomyrus,... les différences de durée de la période d'activité sexuelle, observées entre milieu lacustre et milieu fluvial (fig. 6-4), dépendent étroitement de la durée de mise en eau des sites de ponte.

Dans le Yaéré du Nord-Cameroun Brienomyrus niger, Oreochromis niloticus, Siluranodon auritus,... présentent plusieurs cohortes correspondant à plusieurs pontes successives les années de forte crue, alors que les années de faible crue pour lesquelles l'inondation est de courte durée, la reproduction se limite à une seule cohorte (Bénech et Quensière, 1983b)(fig. 6-5).

6.1.3 - MIGRATIONS EN RELATION AVEC LA REPRODUCTION

Bon nombre d'espèces ne se reproduisent pas là où elles grandissent ; elles effectuent périodiquement des déplacements pour gagner leur zone de frai. En période de Tchad Normal, on distingue trois groupes d'espèces selon que la distance de migration est faible (voire nulle), moyenne ou grande.

6.1.3.1 - Migrations de faible amplitude

Les espèces de ce groupe sont parfois qualifiées de sédentaires car, dans le milieu lacustre, elles se reproduisent fréquemment là où elles vivent. En milieu fluvial, elles effectuent des migrations latérales qui, lors de crue, les conduisent du lit mineur vers les zones inondées. Certaines s'y maintiennent dans des mares résiduelles pendant la saison sèche (Clarias lazera, Brienomyrus niger, Petrocephalus boveI, Siluranodon auritus,...), les autres regagnent des milieux permanents, généralement en fin de décrue (Tilapia zillii, Sarotherodon spp., Ichthyborus besse, Barbus spp., Oreochromis spp.,...). Ces dernières peuvent être rencontrées dans les mares du Yaéré où elles se sont laissées surprendre par la baisse des eaux. Elles y survivent moins bien que les autres qui présentent des adaptations anatomiques, physiologiques ou éthologiques à l'assèchement et/ou à l'anoxie. Protopterus annectens et Nothobranchius spp. constituent des exemples extrêmes de ces adaptations et de la sédentarité dans les milieux temporaires.

Dans le lac comme dans le réseau fluvial, ces espèces se répartissent le plus souvent dans des milieux abrités, avec des herbiers et des fonds vaseux ou sablo-vaseux (B. niger, Clarias spp., Tilapia spp., Gymnarchus niloticus, Heterotis niloticus,...), plus rarement sur fonds sableux comme S. galilaeus.

Les espèces de ce groupe présentent fréquemment des périodes de maturation très étalées avec possibilités de pontes fractionnées ou multiples et un ensemble de comportements liés à la protection des oeufs et des alevins.

6.1.3.2 - Migrations de moyenne amplitude

Nous regroupons ici toutes les espèces qui sont incontestablement migratrices dans le Bassin Tchadien et qui le sont également dans d'autres bassins. Cependant, elles ne couvrent pas de grandes distances, ou cela n'a pas été prouvé au Tchad.

A/ **Hydrocynus forskalii**

Cette espèce est abondante dans les différents milieux fluviaux et lacustres en période de Tchad Normal. Ubiquiste, elle est plus fréquente dans l'archipel que dans les eaux libres.

Dans le réseau fluvial, l'espèce est fréquente à toutes saisons. La reproduction s'effectue dans le lit mineur des fleuves : aucun indi-

vidu, même juvénile, n'a jamais été observé dans le Yaéré du Nord-Cameroun.

Dans la région deltaïque on observe, de janvier à mars, une forte abondance de H. forskalii en phase de gamétogénèse ou de ponte. Après une diminution très nette des captures en avril-mai, une seconde période d'abondance des adultes en maturation apparaît en juillet-août. Ces deux périodes de ponte, centrées respectivement sur le premier mars et le premier août, correspondent à un écart moyen de température de l'ordre de 10 °C qui peut avoir une influence sur la détermination de certains caractères méristiques (Orska, 1956). Srinn (1976) a montré cette influence sur le nombre moyen de vertèbres : la période chaude correspond à un groupe de poissons de faible moyenne vertébrale, alors que la période froide correspond à un second groupe de moyenne vertébrale plus élevée.

Dans l'Archipel Sud-Est nous avons distingué trois groupes de tailles (50-100mm, 100-150mm, 150-400mm) (fig. 6-7) correspondant respectivement aux formes juvéniles, prématures et adultes. Le premier groupe, qui correspond à une écophase inféodée aux zones de bordure et d'herbier est, à la différence des deux autres groupes, assez mal échantillonnée par les filets maillants que l'on utilise en pleine eau.

L'évolution des captures mensuelles de prématures est inversement proportionnelle à la hauteur d'eau, ou encore au volume d'eau de l'Archipel. L'abondance moyenne de cette classe est donc à peu près constante tout au long de l'année. En revanche, l'évolution saisonnière des captures d'adultes, abondants de mars à juillet et rares de septembre à janvier, ne peut s'expliquer par des variations de volume d'eau. Il est probable qu'une grande partie de ces individus quitte l'Archipel au cours du second semestre. Comme par ailleurs Srinn (1976) a démontré que ces poissons présentaient la même moyenne vertébrale que les géniteurs observés au Delta entre novembre et mars, il semble probable qu'il s'agisse des mêmes poissons venant du lac pour se reproduire dans les biefs deltaïques du Chari, après une migration d'une soixantaine de kilomètres.

L'intérêt, pour la survie des alevins, d'une reproduction en cours de décrue n'est pas évidente - elle est cependant possible (cf. chap. 9) -. Pour les géniteurs, par contre, la période est très avantageuse, c'est celle de la dévalaison des jeunes poissons nés pendant la crue précédente dans les zones inondées. Lauzanne (1975) note d'ailleurs un accroissement important de la consommation de jeunes poissons par H. forskalii au Delta, entre septembre et décembre. Peut-il s'agir d'une migration initialement trophique qui, du fait de l'abondance des

proies et de l'accroissement de la densité des adultes réunis dans la région deltaïque, favoriserait une fin de maturation et une reproduction sur place ?

La seconde période de reproduction au Delta serait, d'après Srinn (1976), le fait de migrateurs provenant du réseau fluvial. Bien que située à une saison plus proche de celle des autres espèces, cette reproduction serait liée à une migration catadrome. Le paradoxe n'est peut-être pas si grand si l'on se souvient qu'en août le niveau du Chari au Delta est très proche de celui de mars (fig. 6-3E) et que les conditions environnementales doivent y être de ce fait assez comparables. Par ailleurs, c'est également une période d'abondance des proies du fait des migrations de géniteurs et de la recolonisation des marais deltaïques. Tout comme la précédente, cette seconde période de reproduction pourrait être initiée par une migration trophique (cf chap. 9).

B/ **Autres espèces**

D'autres espèces sont observées en abondance dans la région deltaïque à certaines périodes de l'année. C'est le cas de deux autres ichtyophages : Bagrus bayad et Hydrocynus brevis.

B. bayad est surtout observéeen mai-juin dans le Delta. Ce qui pourrait correspondre à une grande migration, mais l'espèce n'est pas connue pour en faire. En outre, elle est plutôt rare dans les zones inondées. Il peut donc s'agir d'une migration de moyenne amplitude du lac vers le Delta du Chari.

L'abondance maximale de H. brevis se situe entre septembre et décembre, ce qui ne peut correspondre à une migration génésique puisque l'espèce se reproduit en juin dans le réseau fluvial. Il s'agit plus probablement d'une migration trophique visant les dévalaisons de jeunes des autres espèces.

On sait, par ailleurs, que les jeunes H. brevis effectuent leur première croissance dans les zones inondées et il semble probable que les géniteurs effectuent de petites migrations longitudinales dans le réseau fluvial pour venir pondre dans le lit mineur, à proximité des zones inondées.

Citharinus citharus n'a pas la morphologie d'un grand nageur. Il ne paraît pas susceptible d'accomplir des migrations de grande amplitude et son abondance dans la zone deltaïque, entre août et décembre, doit plutôt être attribuée aux conditions trophiques favorables des zones inondées avoisinantes. Les jeunes Citharinus, rencontrés dans les zones inondées en amont du confluent, constituent sans doute la descendance de géniteurs fluviaux qui effectuent probablement de petites migrations longitudinales, tout comme H. brevis.

Dans ce groupe d'espèces, nous plaçons également des poissons qui pondent préférentiellement ou strictement dans les régions d'inondation, sans toutefois rester à leur voisinage immédiat le reste de l'année, comme par exemple Distichodus brevipinnis, Mormyrus rume, Polypterus senegalus, Chrysichthys auratus, Petrocephalus bane, etc... Il n'est pas exclu qu'une partie au moins des géniteurs de certaines de ces espèces puisse effectuer des migrations de grande amplitude pour se reproduire, bien qu'il ne soit pas possible d'en décider au vu des données disponibles.

6.1.3.3 - Migrations de grande amplitude

Les connaissances biologiques déjà acquises, les évolutions saisonnières d'abondance, de condition, de stade sexuel et de RGS dans les différents milieux fluvio-lacustres ne laissent aucun doute sur l'appartenance d'au moins sept espèces du Bassin à ce groupe de grands migrateurs.

A/ Alestes dentex

C'est une espèce abondante dans la cuvette lacustre où elle est rarement rencontrée à de très grandes tailles.

Dans le Delta du Chari, on observe des migrations toute l'année avec un maximum très marqué en septembre. Il s'agit d'individus en bonne condition, de tailles comparables à celles rencontrées dans le lac (230 à 280 mm de longueur moyenne) et qui se reproduiraient au moins 250 à 300 km en amont l'année suivante (Loubens, 1973). C'est donc une espèce migratrice, à reproduction strictement fluviale : moins de 1 % des individus échantillonnés dans le lac et dans les biefs inférieurs du Logone et du Chari ont été observés en début de gamétogénèse (tabl. 6-1).

En fin d'année, on observe des juvéniles en dévalaison dans l'El-Beïd, vers le maximum de la crue de cet exutoire du Grand Yaéré (Durand, 1970a; 1971). Ils pourraient provenir de pontes effectuées dans la région du Guerléou (fig. 2-1).

Labeo senegalensis et Hemisynodontis membranaceus ont probablement des comportements reproducteurs très proches de ceux de A. dentex. Hemisynodontis membranaceus migre du lac vers le Delta entre septembre et novembre soit juste après sa période de reproduction. Il pourrait s'agir d'une migration trophique bien que le régime zooplanctophage de l'espèce dans le lac en fasse douter. Blache (1964) et Daget (1954) décrivent H. membranaceus comme se reproduisant préférentiellement dans les zones inondées, or il est assez rarement capturé dans l'El Beïd en Tchad Normal. Il pourrait donc s'agir d'une migration génésique de

grande amplitude, comparable à celle de A. dentex, qui conduirait l'espèce vers des zones de frai très en amont.

Cette migration de grande amplitude d'A. dentex se traduit dans les proportions relatives des adultes de A. dentex et A. baremoze dans le Bassin Tchadien. En 1963, Gras (non publié) indiquait une forte dominance d'A. baremoze dans le bas réseau fluvial (93 %), alors qu'en amont, dans la grande pêche traditionnelle de Logone Gana (cf. chap. 11) et dans le Logone Occidental, à Nama, la proportion de A. dentex dépassait 80 %.

B/ **Alestes baremoze**

Depuis les travaux de Durand (1978) on distingue, dans la cuvette lacustre, trois sous-populations ("A", "B" et "C") identifiables par des combinaisons différentes de leur nombre moyen de rayons branchus à l'anale (r) et de leur distance moyenne au premier annulus (D1), (cf. fig. 6-6). Dans le delta du Chari, les migrations les plus importantes s'observent entre mai et octobre. Il s'agit alors d'adultes en cours de gamétogénèse provenant tout d'abord de la sous-population "A" résidant dans l'Archipel Sud-Est, puis de la sous-population "B" originaire de la Cuvette Nord tout comme la sous-population "C" qui, elle, ne migre pas (fig. 6-6).

A mesure que l'on progresse dans la saison, l'état de maturité des individus observés au Delta est de plus en plus avancé si bien qu'à partir de la fin août des pontes ont probablement lieu dans cette région (fig. 6-2).

Dans le réseau fluvial, des observations faites à N'Djaména en 1970 et en amont entre 1966 et 1968 montrent que vers la mi-juillet toutes les femelles adultes sont en cours d'ovogénèse (Durand, 1978).

Lors d'une crue moyenne, les pontes qui débutent en juillet se déroulent essentiellement en août et septembre. Elles se produisent le soir entre 16 h 30 et 18 h, à proximité des zones inondées, mais pas à l'intérieur de celles-ci. Les femelles, agées en moyenne de trois ans, pondent la totalité de leurs oeufs en une seule fois. La ponte est toujours dispersée et ne correspond pas à un regroupement massif des géniteurs en un endroit précis.

Cependant, ce schéma migratoire souffre des exceptions. Dans le milieu lacustre, tous les adultes de l'Archipel ne migrent pas et, parmi ceux qui restent en place, 30% à 70% n'entrent pas en maturation (cf chap. 9). Pour les autres, la ponte se produit à la même période que dans le réseau fluvial, alors que dans la Cuvette Nord, elle a lieu un mois plus tôt (Hopson, 1972).

C/ Brachysynodontis batensoda

Moins de 1% des observations effectuées entre 1966 et 1971 dans la région de l'Archipel Sud-Est pendant la période de reproduction, correspondent à des poissons en gamétogénèse (tabl. 6-1). D'autres observations, effectuées dans d'autres régions lacustres au cours de la même période, montrent également que Brachysynodontis batensoda se reproduit peu en milieu lacustre (fig. 6-2). Ce n'est pourtant pas faute d'y être présent puisque l'espèce est considérée comme caractéristique de l'Archipel en Tchad Normal (cf chap. 3).

Dans la région deltaïque, on observe une recrudescence très nette des captures entre mai et août avec un maximum en juin. Il s'agit de poissons provenant de la région lacustre, dont la taille moyenne se situe aux environs de 180 mm. Certains, en maturation avancée (14 % en classe D), pourraient se reproduire dans le bas réseau fluvial, tandis que les autres (plus de 30 % de classe B), en cours de gamétogénèse, continuent leur maturation pendant leur remontée et se reproduisent au voisinage immédiat des zones inondées où les juvéniles effectuent leur première croissance. On retrouve ainsi de nombreux jeunes B. batensoda dans l'El Beïd, vers le mois de novembre, lorsqu'ils quittent le Yaéré pour rejoindre le Lac (Durand, 1970a; Bénech & Quensière, 1982).

La dévalaison des juvéniles ayant grandi dans d'autres régions fluviales est observée à partir de septembre au Delta, soit près d'un mois avant leur apparition dans l'Archipel. Ils ne se maintiennent pas dans la région fluviale et disparaissent des captures dès le mois de décembre.

D/ Schilbe uranoscopus, S. mystus et Eutropius niloticus

Ces trois espèces migratrices possèdent de nombreux points communs. Leurs régimes alimentaires sont composés de petits poissons, d'insectes terrestres et secondairement de crevettes. On les observe en abondance au Delta entre mai et juillet, en provenance de la cuvette lacustre (Loubens, 1973 ; Mok, 1974). Elles sont alors au début de leur cycle de reproduction qui s'achève pendant la crue, essentiellement en juillet-août, dans les plaines d'inondation pour Schilbe mystus et dans le lit des fleuves pour S. uranoscopus et Eutropius. Aucun jeune de cette dernière espèce n'a jamais été rencontré dans le Yaéré du Nord-Cameroun alors que les Schilbe y sont présents en abondance. A l'étiage, ces espèces sont rares dans le réseau fluvial.

E/ Synodontis schall et Hyperopisus bebe

Peu abondantes dans le réseau fluvial au cours du premier semestre de l'année, ces espèces migrent de mai à septembre du lac vers les zones inondées du fleuve où elles se reproduisent. Blache (1964), en décrivant le cycle migratoire de H. bebe, fait débuter la remontée vers

les premiers mois de l'année, soit près de 3 à 4 mois avant les dates observées vers la fin des années 60. Cet important décalage est peut-être dû à une évolution concomitante du stock et du lac qui, à la moitié des années 50, au moment des observations de Blache, revêtait un faciès de Grand Tchad.

F/ **Autres espèces**

Polypterus bichir, Distichodus rostratus, Pollimyrus isidori et Marcusenius cyprinoïdes présentent également des caractéristiques de grands migrateurs, mais trop peu échantillonnées en amont du Delta en période de Tchad Normal, elles ne peuvent avec certitude être considérées comme migratrices de grande amplitude au vu des données dont nous disposons. Cependant, P.isidori a été identifiée comme telle en période de Petit Tchad (Ang-Lek, 1979).

CONCLUSION

Le peuplement ichtyologique de Tchad Normal est caractérisé par une assez grande richesse spécifique du fait de l'existence d'une grande diversité spatio-temporelle des biotopes lacustres et fluviaux qui satisfont des exigences écologiques très variées et tout particulièrement l'expression de comportements reproducteurs hautement diversifiés.

Parmi toutes les espèces présentes dans le milieu lacustre durant la période de Tchad Normal (1966-1971), la plus grande réussite, attestée par la plus grande abondance revient aux zooplanctophages migrateurs (Alestes dentex, Alestes baremoze, Brachysynodontis batensoda, Hemisynodontis membranaceus,...) dont la stratégie de reproduction permet d'exploiter alternativement les ressources lacustres et fluviales.

Malgré la relative stabilité du lac pendant plus de vingt ans, l'influence du rythme hydrologique fluvial reste déterminante dans la périodicité des pontes de nombreuses espèces y compris de certaines dont la gamétogénèse est quasi continue. En revanche, des différenciations apparaissent dans le comportement migrateur de certaines espèces et aboutissent assez rapidement à l'individualisation de sous-populations distinctes (cf chap. 9 et 10).

6.2 - MODIFICATIONS DES COMPORTEMENTS DE REPRODUCTION AU COURS DE L'EVOLUTION LACUSTRE

Après avoir inventorié et discuté les comportements reproducteurs des principales espèces du Bassin en période de Tchad Normal (avant 1972 ; § 6.1), nous nous proposons de montrer ici quelques exemples de leurs modifications pendant l'évolution de l'environnement fluvio-lacustre vers un faciès de Petit Tchad et cela notamment pour les modalités suivantes :

- saison de reproduction,
- zone de reproduction,
- évolution des tailles de la population totale, de la population féconde et de première maturation.

Bien qu'ayant fait l'objet d'un effort d'échantillonnage important entre 1972 et 1977, les diverses espèces présentes dans le peuplement n'ont pas été observées de façon équivalente avant et après l'installation de la sécheresse sur le Bassin Tchadien. Parmi les espèces pour lesquelles nous disposons de suffisamment d'information à la fois pendant la période de Tchad Normal et pendant les périodes d'assèchement et de Petit Tchad, nous choisirons donc quelques exemples présentant en période de Tchad Normal des stratégies de reproduction distinctes, à savoir :

- Trois migrateurs effectuant des déplacements de grande amplitude, dont Brachysynodontis batensoda, micro-zooplanctophage à reproduction strictement fluviale, Alestes baremoze, macro-zooplanctophage présentant en période de Tchad Normal des stratégies alternatives de reproduction et des sous-populations distinctes (cf chap. 9 et 10), et enfin, Synodontis schall benthophage à reproduction fluviale.
- Un migrateur de faible amplitude, Hydrocynus forskalii, ichtyophage présentant la particularité de deux périodes de reproduction en Tchad Normal.
- Quatre sédentaires dont Chrysichthys auratus, Polypterus senegalus, et Sarotherodon galilaeus présentant divers comportements parentaux (construction de nid, incubation buccale, territorialisme,...) ainsi que des périodes d'activité sexuelle très étalées en milieu lacustre et des pontes fractionnées ou répétées.

6.2.1 - SAISONS DE REPRODUCTION

En période de Petit Tchad, après quelques perturbations observées pendant la phase d'assèchement, les migrateurs retrouvent le rythme de maturation qui était le leur en Tchad Normal. Pour beaucoup d'espèces, la saison d'activité sexuelle est cependant plus courte que précédemment :

- Au Delta, la saison de reproduction de Brachysynodontis batensoda débute plus tard, en juin, et s'arrête également plus tôt (fig. 6-8). La forte diminution des taux de femelles en gamétogénèse en août et septembre est à rapprocher de l'absence de stades de maturité avancée dans la région deltaïque en Petit Tchad. Les mêmes phénomènes sont observables au bord du lac et traduisent l'absence de reproduction dans ces régions où le frai se produisait pendant les périodes de Tchad Normal et d'assèchement.
- Au Delta, en période de Petit Tchad, la saison d'activité sexuelle des Alestes baremoze reste centrée sur le mois d'août pour lequel les taux de femelles en maturation ovocytaire restent inchangés. En septembre le pourcentage de femelles en maturation est moins élevé, mais les différences les plus remarquables avec la période de Tchad Normal sont l'absence d'adultes en activité sexuelle entre mars et mai, ainsi que la faiblesse des taux de femelles en gamétogénèse au mois de juin. Ce retard peut correspondre à la disparition de la sous-population "A" (cf § 6.1.3.3 et Durand, 1978), précédemment inféodée à la région de l'Archipel Sud-Est et qui, en période de Tchad Normal, migrait précocement (mai à juillet).

Tous les migrateurs ne réduisent pas leur période de maturation. Synodontis schall conserve sa période d'activité sexuelle, entre mai et octobre (fig. 6-8), tout comme en Tchad Normal.

Au Delta, en période de Tchad Normal, on rencontrait pratiquement toute l'année des H. forskalii en activité sexuelle mais les stades terminaux d'ovogénèse et les pontes s'observaient préférentiellement en février-mars et juillet-août. En période de Petit Tchad, la saison de reproduction de l'espèce se trouve considérablement réduite ; on n'observe d'individus en activité sexuelle qu'entre février et août (fig. 6-8). Les taux les plus élevés de femelles en gamétogénèse se situent alors entre juin et août. La disparition, en Petit Tchad, de la population d'Archipel responsable de la recrudescence d'activité sexuelle observée précédemment en février-mars, est l'une des causes de réduction de la période d'activité sexuelle d'Hydrocynus forskalii.

En Petit Tchad, les espèces plus sédentaires telles que Chrysichthys auratus, Polypterus senegalus, et Sarotherodon galilaeus conservent des saisons d'activité sexuelle très élalées comme en période

de Tchad Normal (fig. 6-8). Pour C. auratus cependant, on observe, dans la région deltaïque, davantage de maturation au cours des derniers mois de l'année qu'au cours de la précédente période lacustre.

6.2.2 - LIEUX DE REPRODUCTION

6.2.2.1 - Migrateurs en phase d'assèchement (1972-1974)

Pendant la phase d'assèchement du lac, le rythme saisonnier de migration d'un grand nombre d'espèces se trouve altéré. En 1973, l'abondance des poissons est très faible dans la région deltaïque au cours de la période habituelle de passage des migrateurs (avril-septembre) . En revanche, pour certaines espèces, des migrations massives se produisent à des périodes inhabituelles. Une forte abondance d'A. baremoze fut observée en janvier 73 alors que l'espèce devint très rare à partir d'avril, à l'époque où s'effectue normalement le passage des géniteurs. De même, les captures les plus importantes de B. batensoda furent effectuées en octobre après la période habituelle de reproduction dans les zones inondées (juillet à septembre). Ces passages correspondent probablement à une fuite de certains stocks lacustres vers le milieu fluvial qui sert alors de zone de refuge (Quensière, 1976). Des comportements comparables ont été décrits dans d'autres lacs tropicaux sujets à des crises d'assèchement : lac Chilwa (Kalk et al., 1979), lac Baringo (Ssentongo, 1974),...

Au cours de la phase d'assèchement, l'évolution brutale des conditions environnementales fluvio-lacustres a également des conséquences sur la répartition géographique des maturations et des pontes. Alors qu'avant 1972 la reproduction de B. batensoda est essentiellement fluviale, on observe, pendant la phase d'assèchement, des femelles en phase de ponte ou de post-ponte dans les différents milieux lacustres échantillonnés, en juillet dans l'Archipel sud-est, août-septembre dans le Nord du lac, septembre dans la région sud du lac (cf fig. 6-9). Dans la cuvette nord et l'Archipel qui sont rapidement isolés du réseau fluvial et s'assèchent progressivement, la reproduction s'effectue alors dans des conditions environnementales difficiles et le recrutement est quasiment nul. Aucune cohorte de juvéniles susceptibles d'être nés en 1972 ou 1973 n'apparaitra ultérieurement dans les captures (Bénech, 1975b).

La répartition géographique des pontes d'Alestes baremoze varie également en fonction de l'évolution lacustre. Dès le début de l'assèchement, il y a une nette diminution des taux de maturation dans l'Archipel Sud-Est, encore qu'il ne s'agisse alors que de début de gamétogénèse ; on n'observe aucun stade de ponte ou de post-ponte. En 1973,

les conditions environnementales qui prévalaient dans cette région du lac ont provoqué la raréfaction des A. baremoze ; une partie du stock a fui l'Archipel avant son isolement (cf chap. 4), l'autre partie a succombé aux crises anoxiques qui accompagnaient la baisse de niveau des eaux. L'espèce sera complètement absente des captures tout au long du second semestre 1974, ainsi qu'au début de l'année suivante (cf tabl. 4-1, 4-2 et Bénech et al., 1976).

6.2.2.2 - Migrateurs en période de Petit Tchad (1975-1977)

En période de Petit Tchad, les migrations anadromes de reproduction se rétablissent et l'accroissement progressif du nombre de juvéniles, échantillonnés à la sortie du Yaéré, montre la reconstitution progressive des stocks (Bénech & Quensière, 1983b et ici § 7.3) ; mais la répartition géographique des femelles en gamétogénèse conserve les tendances observées au cours de l'assèchement.

Les A. baremoze entreprennent des migrations de durée plus courte, et sans reproduction partielle dans la région deltaïque comme en Tchad Normal, car aucune femelle mûre ou épuisée n'a été observée dans cette région à partir de 1975.

Les A. baremoze se réinstallent dans l'Archipel dans le courant du premier semestre 1975, mais sans effectuer de reproduction in situ, caractéristique comportementale propre à la période de Tchad Normal. Cependant, la ponte en milieu lacustre ne disparaît peut-être pas totalement puisqu'il existe des indices de maturation le long de la rive sud du lac en période de Petit Tchad.

Au Delta, les passages des B. batensoda migrateurs sont plus courts qu'en Tchad Normal. En outre, on y constate la disparition de la reproduction locale, de même que dans la bordure lacustre où elle avait été observée pendant la phase d'assèchement. En revanche, les signes d'une reproduction lacustre sont encore observés dans la région de l'Archipel (fig. 6-10), mais aucune cohorte de jeunes B. batensoda, issue de cette reproduction, ne sera échantillonnée. Donc, si les adultes tentent une reproduction in situ après 1975, cette dernière n'aboutit pas à un renouvellement des effectifs de l'Archipel (fig. 6-11).

En période de Tchad Normal, la reproduction de Synodontis schall était, tout comme celle de B. batensoda, essentiellement fluviale ; très peu d'individus étaient observés en maturation dans le lac et tout particulièrement dans l'Archipel. A partir de la phase d'assèchement, une activité sexuelle importante se développe dans cette dernière

région ; près de 60% des adultes sont observés en maturation en juillet-août, des stades de ponte et de post-ponte montrent que la reproduction in situ est effective. Ce phénomène se maintiendra ensuite, lors de l'installation du faciès Petit Tchad, malgré la reprise des migrations anadromes de reproduction, mais seuls quelques jeunes seront échantillonnés dans l'Archipel en 1974.

Au Delta, la proportion plus importante de stades de fin de maturation en octobre indique une reproduction régionale au moment de la crue, comme en Tchad Normal (fig. 6-12) ; cependant, le taux de maturation n'excède pas 30%.

6.2.2.3 - Autres espèces

En Tchad Normal, une partie du stock d'H. forskalii situé dans l'Archipel migrait pour se reproduire dans la région deltaïque en février-mars (cf § 6.1). L'isolement puis l'anéantissement de ce stock lacustre pendant la phase d'assèchement (cf chap. 4) conduit à la disparition de cette migration et de la période de ponte de début d'année (fig. 6-8).

Pendant la phase d'assèchement, en 1973, on observe un début de maturation dans l'Archipel, mais l'évolution écologique de cette région conduit à la disparition de l'espèce en mars 1974. En Petit Tchad, contrairement à A. baremoze, H. forskalii ne se réimplante pas dans l'Archipel qui ne constitue plus, de ce fait, une aire de reproduction. Cette dernière se réduit alors au réseau fluvial et au voisinage lacustre immédiat du Delta.

Dans l'Archipel, les taux de maturation de C. auratus sont plus importants qu'en période de Tchad Normal (47% contre 30%). L'espèce devient également abondante dans la bordure lacustre et la région deltaïque où elle présente des taux de maturation élevés.

En période de Petit Tchad, S. galilaeus et P. senegalus se maintiennent dans tous les milieux lacustres où elles continuent de se reproduire. Les taux de maturation observés sont moins élevés qu'avant 1972, ce qui n'empêche pas le développement de leurs populations dans l'Archipel, tout particulièrement pour P. senegalus.

6.2.3 - EVOLUTION DES TAILLES

6.2.3.1 - Brachysynodontis batensoda

Dès le début de l'assèchement on observe des changements importants dans la distribution de taille des populations de Brachysynodontis batensoda. Dans l'Archipel, la péjoration des conditions environnementales en regard des preferundums écologiques de l'espèce conduit à l'émigration de la majorité des grands adultes ($155 < LS < 250$ mm) au début de 1972 - quelques individus de grande taille persisteront cependant jusqu'à l'arrivée de la crue de 1973 (fig. 6-11) - ainsi qu'à la disparition des juvéniles ($80 < LS < 110$ mm) en juin 1972 (Bénech, 1975b). A partir de la mi-72, la population de Brachysynodontis batensoda de l'Archipel est représentée pour l'essentiel par une seule cohorte qui parvient à se maintenir en diversifiant son régime alimentaire pour compenser la forte diminution de la fraction zooplanctonique utilisable par l'espèce (Gras et al., 1981).

Parallèlement, on observe une diminution importante de la taille des femelles pubères (toutes les classes de tailles présentes dans le milieu participent à l'effort de reproduction) et un accroissement du taux d'activité sexuelle qui passe de 0.9 % en Tchad Normal à 7.2 % en 1973-74 (fig. 6-10).

Au cours du premier semestre 1974, quelques juvéniles qui pourraient provenir de la reproduction in situ observée en 1973 apparaissent de façon fugace dans les captures (fig. 6-11), mais l'ébauche d'une cohorte à laquelle ils pourraient appartenir n'apparaît pas avant la fin de l'année et l'arrivée brutale des eaux anoxiques de la crue de 1974 provoque la disparition de l'ensemble des B. batensoda qui s'étaient maintenus jusque-là dans l'Archipel.

En 1975 et 1976, l'introduction de grands individus provenant des Eaux Libres du Sud-Est conduit à une élévation de la taille des femelles pubères (fig. 6-11 & 6-14). Comme en période d'assèchement, toutes les classes de taille présentes participent à l'effort de reproduction (fig.6-10) et les juvéniles sont toujours absents des relevés.

Dans la région deltaïque, on observe une évolution inverse. Alors qu'en Tchad Normal on n'échantillonne que des adultes de tailles supérieures ou égales à 150 mm avec un taux élevé de maturation (48 %), en Petit Tchad les individus sont de plus petite taille (à partir de 110 mm) et les taux de maturation plus faibles (18 %) (cf. § 4.4.2.2). La distribution des tailles des femelles en cours d'ovogénèse est comparable à celle de l'Archipel à la même époque, bien que légèrement plus étalée (fig. 6-11 et 6-14).

La taille de première maturité (L_{50}) située vers 155 mm en Tchad Normal, se stabilise vers 140 mm après être passée par un minimum de

135 mm dans l'Archipel pendant l'assèchement (fig. 6-13). Le plateau de la courbe (L_{100}) est atteint très rapidement en Petit Tchad (145 mm) alors qu'il s'établissait beaucoup plus progressivement en Tchad Normal (200 mm).

6.2.3.2 - Alestes baremoze

Pour l'ensemble de la population d'Alestes baremoze échantillonnée de 1966 à 1972 dans le réseau fluvial, la distribution des tailles observées était stable et la taille moyenne élevée. La distribution des tailles des femelles fécondes se superpose à celle des individus échantillonnés (fig. 6-16) ; il s'agissait, comme nous l'avons montré précédemment (cf. § 6.1), de géniteurs en migration.

Pendant la phase d'assèchement on observe (fig. 6-16) : 1) une diminution importante de taille des individus capturés, 2) une diminution importante du taux de femelles en maturation (17 % contre 80 % avant 1969), 3) une proportion importante de petits individus immatures. En Petit Tchad, les tailles observées dans le réseau fluvial diminuent encore ainsi que le taux d'individus en cours de maturation (15 %). Parallèlement, on observe des femelles pubères à partir de 120 mm. La L_{50} se situe vers 140 mm, alors qu'en Tchad Normal les plus petites femelles en activité sexuelle mesuraient 175 mm. La L_{50} se situait alors vers 185 mm (fig. 6-17).

Les tailles observées dans l'Archipel Sud-Est évoluent différemment. Jusqu'en 1968, la population d'A. baremoze présente des tailles comprises entre 140 mm et 290 mm, la population féconde se limite aux individus de taille supérieure à 200 mm (fig. 6-16) ; la taille moyenne des femelles en cours de gamétogénèse (F+) se situe aux environs de 250 mm, soit du même ordre que dans le réseau fluvial (fig. 6-15). De 1969 à 1972 on observe d'une part une diminution très nette du nombre de grands adultes (LS $\geq$ 250 mm), et d'autre part un abaissement de la taille de maturité jusqu'aux environs de 150 mm (fig. 6-16). Il en résulte un abaissement important de la taille moyenne des F+ qui se stabilise vers 225 mm (fig. 6-15). Cette première altération de la structure démographique de la population d'Archipel et ce premier abaissement de la taille de maturité précèdent la phase de sécheresse ; ils correspondent à l'émigration des grands adultes vers la Cuvette Nord (Durand, 1978).

Durant la phase d'assèchement jusqu'à l'anéantissement du stock, les tailles observées dans l'Archipel ne dépassent pas 220 mm et peu de poissons sont observés en maturation (fig. 6-16).

A partir de 1975, les Alestes baremoze réapparaissent périodiquement dans les captures. Ces individus qui proviennent des eaux libres ne montrent aucun signe d'activité sexuelle au cours de leur séjour

dans l'Archipel.

6.2.3.3 - Synodontis schall

Au Delta, en période de Tchad Normal, les individus de taille inférieure à 150 mm étaient rares. La taille de première maturation de l'espèce se situait alors aux environs de 200 mm. Pendant les périodes d'assèchement et de Petit Tchad il y a diminution générale des tailles. Les femelles de taille supérieure à 230 mm, qui constituaient les 2/3 des géniteurs échantillonnés en Tchad Normal, disparaissent. Parallèlement, la maturité apparaît à des tailles beaucoup plus faibles, dès 130 mm.

En période de Tchad Normal, les tailles des Synodontis schall observés dans l'Archipel s'échelonnaient entre 70 et 300 mm. Très peu d'individus étaient alors observés en début de vitellogénèse.

A partir de 1972-73, l'essentiel de la population présente se situe entre 110 et 160 mm (fig. 6-18). Les juvéniles qui représentaient une part importante de la population avant le début de l'assèchement disparaîssent des captures ainsi que les grands adultes. Aux variations d'échantillonnage près, la distribution de taille de la population semble stable jusqu'à l'arrivée de la crue de 1974-75. On observe alors la reprise d'une croissance qui semblait bloquée depuis le début de l'assèchement. Parallèlement, le nombre de captures décroît. En décembre 1975, puis de septembre à décembre 1976, l'espèce disparaît complètement des relevés. Probablement du fait d'un déplacement de la population au sein de l'Archipel pendant la période des hautes eaux. Il est possible qu'à partir de 1974, des émigrations ou encore des immigrations se produisent au moment des crues. Cependant, compte tenu de l'homogénéité de l'ensemble des profils démographiques observés de 1973 à 1977, il est probable que ces phénomènes n'aient eu qu'une importance secondaire et que ce soit le même groupe d'individus qui ait été échantillonné pendant toute cette période. En revanche, il semble bien qu'il s'agisse davantage d'une survie que d'une adaptation réelle aux nouvelles conditions écologiques qui prévalent dans l'Archipel. Deux indices démographiques vont dans ce sens :

- la croissance tout d'abord, qui, malgré une reprise en 1975, reste très faible, puisqu'entre 1973 et 1977 les tailles modales passent de 130 mm à 185 mm.
- la reproduction ensuite. En 1973, à partir de l'isolement de l'Archipel, il existe, on l'a vu, des signes évidents d'une activité sexuelle. La gamétogénèse des S. schall arrive à son terme et le frai a très certainement lieu ; cependant, on n'observe que quelques juvéniles en mars 1974. A supposer qu'ils proviennent du frai de 1973, et non pas d'une immigration des Eaux Libres au moment de la crue, ces quelques

poissons ne sont en aucun cas l'indice d'un renouvellement du stock, car aucune nouvelle cohorte n'apparaîtra dans les captures jusqu'à l'arrêt de nos observations en 1977.

6.2.3.4 - Autres espèces

La gamme de tailles des S. galilaeus capturés dans l'Archipel pendant l'assèchement reste comparable à celle de Tchad Normal ; la taille de première maturation se maintient également vers 200 mm, mais le taux d'activité sexuelle des femelles pubères s'accroît (91% au lieu de 60% en Tchad Normal, fig. 6-19). En période de Petit Tchad, l'espèce semble plus rare, les tailles maximales observées décroissent, ainsi que la taille moyenne de maturité (tabl. 6-2). P. senegalus montre la même évolution pendant l'assèchement mais la taille moyenne des femelles matures demeure stable en Petit Tchad (tabl. 6-2).

Dans l'Archipel Sud-Est, en période de Tchad Normal, les Hydrocynus forskalii atteignent de grandes tailles, tout particulièrement avant 1968. On rencontre alors des individus de plus de 500 mm et la taille moyenne des femelles pubères se situe entre 300 et 310 mm (fig. 6-20 et 6-21). A partir de 1968 les très grands individus se font rares et les tailles maximales observées dépassent rarement 350 mm. L'émigration des plus grands poissons, comparable à celle d'A. baremoze, résulte probablement d'une modification régionale de l'habitat pélagique liée à la baisse lente de niveau du lac. Le phénomène s'accompagne d'une faible diminution des tailles minimales de maturité (155 mm au lieu de 170mm), un accroissement du taux de femelles en activité sexuelle (F+) de taille inférieure à 200 mm, et une diminution brutale de la taille moyenne des F+ (fig. 6-20).

L'émigration des grands adultes n'est cependant pas totale entre 1968 et 1973 et, si on en capture moins qu'avant 1968, les femelles de taille supérieure à 350 mm représentent encore 6 % de l'ensemble des femelles en activité sexuelle. Jusqu'en 1967, elles représentaient plus de 20 % du même ensemble.

Pendant la phase d'assèchement, la vulnérabilité de l'espèce aux engins de pêche s'accroît tout particulièrement pour les grands individus, plus mobiles, dont on capture à nouveau une proportion notable (fig. 6-21). La taille moyenne des F+ reste cependant comparable à celle d'avant 1973, du fait d'une nouvelle diminution des tailles minimales de première maturité (130 mm). Le taux observé de femelles en maturation est, par contre, fortement accru puisqu'il passe de 19 % à près de 50 % au cours de l'année 1973.

Dans la région deltaïque, la taille moyenne des F+ est relativement constante, quelle que soit la période lacustre, excepté au moment de l'assèchement où l'on observe très peu d'individus dans le fleuve et

des moyennes notablement plus basses (fig. 6-20). Si, après 1973, les tailles moyennes de F+ sont très comparables à celles d'avant 1972, la période de Petit Tchad se différencie pourtant de la période de Tchad Normal par deux aspects (fig. 6-21) :
- une taille minimale de première maturation plus élevée (après 1974 on n'observe plus au Delta, ni dans la région deltaïque lacustre de femelle pubère de taille inférieure à 250 mm
- et le caractère plus lacustre de la reproduction (les taux de femelles en maturation qui variaient entre 40% et 50% selon les années de Tchad Normal au Delta, chutent à 10% en Petit Tchad).

6.2.4 - BILAN DES EFFETS DE LA SECHERESSE SUR LES MODALITES DE REPRODUCTION

Entre 1972 et 1977, l'importance des bouleversements écologiques que subissent l'ensemble des milieux aquatiques tchadiens influe sur l'expression des modalités de reproduction d'un grand nombre d'espèces. Cette évolution dépend de l'espèce considérée et du milieu dans lequel on l'observe.

6.2.4.1 - Espèces migratrices

Deux aspects peuvent être distingués dans l'action de la sécheresse sur les populations lacustres d'espèces migratrices : la perturbation des mouvements migratoires par l'installation d'obstacles physiques et, sur le plus long terme, le rôle de la modification des caractéristiques environnementales sur la démographie des populations.

En période de Tchad Normal les stocks lacustres de migrateurs sont surtout localisés dans l'Archipel Sud-Est et La Cuvette Nord. Dès le début de la phase d'assèchement, l'insignifiance de la crue de 1972 et l'absence d'inondation des frayères fluviales semblent contrarier les migrations alors même qu'elles sont encore possibles. Les raisons exactes de cette absence de déplacement, observée tout spécialement au Delta (Durand, 1978 ; Quensière, 1976), demeurent inconnues et illustrent, a contrario, la méconnaissance que nous avons des facteurs initiateurs des migrations chez les espèces tchadiennes.

A partir de 1973, l'isolement du réseau fluvial, de l'Archipel Sud-Est d'une part, de la Cuvette Nord d'autre part, rend impossible tout déplacement vers les frayères. Deux types de comportements sont alors observables chez les migrateurs ainsi isolés : une vitellogénèse in situ ou encore pas de vitellogénèse. Ce dernier cas s'observe chez les espèces qui disparaissent rapidement des milieux isolés (C. citha-

rinus, L. coubie, etc...), et chez les espèces dont les taux de femelles en cours de vitellogénèse, observés dans la cuvette lacustre, étaient faibles en Tchad Normal (A. dentex par exemple). Plus rares sont les espèces telles que B. batensoda et S. schall qui entrent en gamétogénèse malgré l'impossibilité où elles sont de migrer. Cependant, si des stades de ponte et de post-ponte apparaissent chez ces deux espèces dans la Cuvette Nord et dans l'Archipel Sud-Est, on n'observe seulement que quelques jeunes pouvant être issus de ces reproductions lacustres.

En Tchad Normal, une sous-population d'Alestes baremoze effectue une reproduction lacustre (cf. § 6.1 et chap. 9). Il est probable que ce sont ces mêmes individus qui sont observés en début de vitellogénèse dans l'Archipel et la Cuvette Nord après leur isolement. Cependant, cette maturation ne semble pas aboutir et aucun individu en activité sexuelle ne sera plus observé dans ces mêmes régions par la suite.

La disparition de la reproduction lacustre de A. baremoze peut donc s'expliquer par l'installation de conditions de milieu défavorables à la reproduction (facteurs proximaux) ou encore par l'anéantissement du stock de reproducteurs lacustres pendant l'assèchement (facteurs ultimes d'origine génétique). En revanche, on imagine mal les raisons pour lesquelles B. batensoda et S. schall ne présentent pas de reproduction lacustre en Tchad Normal alors que, de toute évidence, ils étaient aptes à l'entreprendre puisqu'on l'observe à partir de 1973. La forte variation de hauteur d'eau du Petit Tchad en est peut-être en partie responsable. Les migrations de ces espèces, observées au Delta en juin-juillet, doivent être entreprises à l'étiage du lac ; elles sont alors rendues difficiles par l'amincissement de la couche d'eau et la densité de la végétation macrophytique au niveau des hauts-fonds qui séparent l'Archipel des Eaux-Libres du Sud-Est. Dans l'impossibilité physique de sortir au bon moment de l'Archipel, les géniteurs pourraient poursuivre leur gamétogénèse et se reproduire in situ. Si le frai semble effectivement se produire sur place, on ne peut parler d'une réelle adaptation à de nouvelles conditions écologiques puisque la reproduction n'aboutit pas à un renouvellement des stocks, probablement du fait de la fragilité des oeufs, des alevins et des juvéniles. L'analyse des captures montre d'ailleurs que ce sont les mêmes cohortes que l'on échantillonne entre 1972 et 1977 pour S. schall (fig. 6-18), et de 1972 à 1975 pour B. batensoda (fig. 6-11) et qui, compte tenu de la longévité et de l'adaptabilité respectives des espèces aux conditions qui prévalent dans l'Archipel, s'éteignent progressivement.

Dans les milieux lacustres restant en communication avec le réseau fluvial au moment de l'assèchement, les stocks de migrateurs sont bien moindres. Cependant, la péjoration des conditions environnementales provoque des réactions observables comme la fuite des milieux

lacustres et le reflux de certains stocks (A. baremoze, B. batensoda) vers le milieu fluvial en 1973. Les perturbations des comportements reproducteurs se traduisent également par des maturations dans des milieux lacustres précédemment non utilisés à cette fin : bord du lac et Delta pour B. batensoda et C. auratus. On note aussi une modification du profil démographique des populations en place dans les limites de la souplesse adaptative de chaque espèce. Pendant la phase d'assèchement, il y a accroissement de la mortalité naturelle et diminution de la biomasse féconde, quel que soit le milieu lacustre considéré. Tous les migrateurs réagissent à cette diminution de leur espérance de vie par un abaissement de la taille de première maturation et, pour certains d'entre-eux, par une réduction de la période et un accroissement du taux d'activité sexuelle.

En Petit Tchad, le milieu lacustre se stabilise dans un nouveau faciès, les crues reprennent et la reproduction dans les zones inondées est de nouveau possible. Le rythme saisonnier reprend et le système perd l'imprévisibilité qu'il avait pendant l'assèchement. On observe alors une reprise des migrations ; S. schall et B. batensoda maintiennent une reproduction lacustre parallèlement à la reproduction fluviale, alors que A. baremoze devient plus strictement fluvial, bien qu'il recolonise l'Archipel à partir de 1975. Il y a inversion apparente des tactiques de Tchad Normal, la reproduction de B. batensoda et S. schall étant alors strictement fluviale et celle de A. baremoze étant à la fois lacustre et fluviale. H. forskalii qui, en Tchad Normal, n'effectuait que des migrations de faible amplitude et présentait également une reproduction à la fois lacustre et fluviale, perd en Petit Tchad son aptitude à migrer et devient sédentaire.

6.2.4.2 - Espèces sédentaires

A partir de 1973, l'étendue des milieux favorables à B. niger, P. senegalus, Clarias spp., Tilapia sp., Sarotherodon spp...., s'accroît. Au cours de l'évolution, ces espèces sédentaires se sont progressivement acclimatées à ces habitats végétaux de type plus ou moins marécageux. Les adaptations respiratoires sont sans nul doute les caractéristiques évolutives les plus évidentes pour un grand nombre d'entre elles, mais ne constituent cependant qu'un des aspects de leur adaptation. L'existence de comportements parentaux tels que la garde des pontes, l'aération des oeufs, l'incubation buccale ou la construction de nids flottants contribue également à leur succès en assurant une meilleure survie des oeufs et des alevins dans des milieux fréquemment soumis à des déficits en oxygène. Pour la plupart, l'aptitude à des pontes multiples ou fractionnées leur permet d'assurer le renouvelle-

ment, voire l'extension rapide, de leur population, malgré l'imprévisibilité du milieu lacustre. Il est également probable que la simplification du peuplement et l'abaissement de la compétition inter-spécifique qui en résulte, doive jouer un rôle non négligeable dans les milieux remaniés par la sécheresse, tout comme dans les zones inondées où l'on observe, en 1974, une pullulation de Cichlidae qui ne s'explique que par l'anéantissement des stocks pérennes à la suite de l'assèchement complet de ces régions pendant les deux années 1972/73 et 1973/74 (Bénech & Quensière, 1983b).

Parfaitement armées pour faire face aux conditions écologiques palustres, ces espèces sédentaires n'ont pas à modifier leur stratégie de reproduction en période de Petit Tchad. Elles maintiennent quasiment ininterrompue leur activité sexuelle - généralement déjà très étalée en période de Tchad Normal - et conservent leurs tailles de première maturation. Les modifications occasionnelles de leurs taux apparents de maturation sont davantage à imputer à des contraintes de densité de population qu'à une réaction de défense vis-à-vis des nouvelles conditions de milieu.

D'autres sédentaires doivent au contraire s'adapter aux nouvelles conditions mésologiques en modifiant certaines modalités de leur stratégie de reproduction. En fonction des données dont nous disposons, on constate qu'il peut s'agir d'adaptations de nature progressive - sorte de glissement le long d'un continuum - comme l'abaissement de la taille de première maturation de Sarotherodon galilaeus à partir de 1972, ou au contraire d'adaptations de nature discrète, sorte de bouleversement parfois important de la stratégie de l'espèce tel que la sédentarisation d'Hydrocynus forskalii. Ces différents aspects des stratégies de reproduction seront discutés au chapitre 9, consacré aux adaptations spécifiques considérées d'un point de vue évolutif.

CONCLUSION

En conclusion du chapitre 3, on constatait qu'en période de Tchad Normal, les communautés ichtyologiques du bassin étaient dominées par les migrateurs. Tout particulièrement les migrateurs zooplanctophages dont la dominance résulte de leur adaptation à exploiter la répartition spatio-temporelle des milieux fluviaux et lacustres, respectivement favorables au frai, à la survie des oeufs et des alevins d'une part, au grossissement et à l'accumulation de réserves pour d'importantes populations d'autre part.

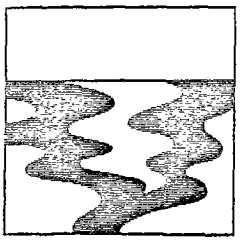
A l'inverse, en période de Petit Tchad, on constate une prépondérance des formes sédentaires. Les migrateurs qui ont le plus souffert de l'assèchement voient alors disparaître ou s'amenuiser les ressources et les biotopes qui leurs étaient favorables : disparition de la moitié nord du lac, instauration de conditions écologiques éloignées de leurs preferundums dans l'Archipel, réduction des surfaces d'eaux libres par le développement d'une ceinture dense de végétation macrophytique, disparition pendant deux ans des principales frayères fluviales. Cette conjonction de phénomènes conduit à une diminution du potentiel biotique lacustre pour les migrateurs dont les stocks, moins importants et moins diversifiés, sont soumis à une mortalité accrue qui se traduit dans nos observations par une espérance de vie plus faible.

L'importance croissante des espèces sédentaires se traduit, au niveau de l'effort de reproduction de l'ensemble des peuplements, par un changement net de ses caractéristiques spatio-temporelles entre les deux périodes de Tchad Normal et de Petit Tchad (fig. 6-22). Comme nous discuterons largement cet aspect coenotique de la reproduction dans les chapitres suivants, nous nous bornerons à constater ici qu'en période de Tchad Normal, ainsi que pendant la phase d'assèchement, la variation des taux mensuels de femelles en activité sexuelle, tant dans l'Archipel qu'au Delta, présente un aspect saisonnier résultant de la dominance des espèces migratrices. En Petit Tchad, si ce schéma persiste au Delta, son amplitude est moindre. Dans l'Archipel, par contre, l'activité sexuelle est permanente, les taux de F+ étant toujours supérieurs à 50 % et la variabilité saisonnière fortement atténuée.

La régression lacustre conduit donc, très schématiquement, au remplacement d'un peuplement exploitant la diversité et la "prévisibilité" saisonnière du complexe fluvio-lacustre, par un autre peuplement dont la stratégie consiste à optimiser les possibilités de survie dans un milieu beaucoup moins stable et diversifié. Chacun de ces peuplements comporte des espèces que leurs caractéristiques évolutives ont rendu plus particulièrement aptes à prospérer en exploitant l'un ou l'autre faciès lacustre. Entre ces deux extrêmes existe tout un ensemble d'espèces, douées d'une grande souplesse adaptative qui leur permet

de répondre à leur environnement contemporain et de maintenir des populations lacustres, aussi bien en Tchad Normal qu'en Petit Tchad.

L'accroissement des taux de mortalité et la diminution de l'espérance de vie qui résulte de la régression du lac est un phénomène observable chez la majorité des populations lacustres à partir de 1973. A cette évolution démographique correspond un accroissement de l'effort de reproduction, phénomène adaptatif qui se traduit selon les espèces par un abaissement de la taille de maturité accompagné ou non par une élévation des taux apparents d'activité sexuelle chez les femelles pubères. Ce phénomène est le plus souvent progressif et la réponse adaptative proportionnelle à l'accroissement de la perturbation démographique subie, de telle sorte que la population maximise son rendement reproductif, c'est-à-dire sa capacité de produire le plus grand nombre de descendants pubères. L'abaissement de la taille de maturité, en réponse à un accroissement du taux de mortalité, est bien connu dans le cas des stocks exploités. Ainsi, par exemple, le stock de Sarotherodon niloticus du lac George est resté inexploité de 1920 jusqu'à 1952 et la taille minimale de maturité sexuelle était alors d'environ 280 mm. Avec l'accroissement de l'effort de pêche entre 1952 et 1972, la mortalité totale s'est trouvée accrue et la taille de première maturation progressivement réduite à environ 180 mm. Dans le Bassin Tchadien, au cours de la régression lacustre, cette adaptation progressive de la taille de maturité, pour importante qu'elle soit, demeure cependant limitée et ne conduit pas au nanisme. Ce dernier, par contre, s'exprime au sein de certaines sous-populations lacustres en période de Tchad Normal et semble disparaître avec l'avènement du faciès de Petit Tchad. Toujours contemporain et sympatrique avec les formes normales, le nanisme de A. nurse et E. niloticus, que nous développerons au chapitre 9, constitue un exemple de polymorphisme démographique qui illustre la complexité et la puissance des possibilités adaptatives de la faune ichtyologique tchadienne.



Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun

7.1 — *Méthodologie d'échantillonnage et résultats généraux*

Vincent BÉNECH (1) et Jacques QUENSIÈRE (1)

RÉSUMÉ

Sur la rive gauche du Logone, en aval de Bongor, les eaux de crue inondent la plaine Nord-Camerounaise appelée « Grand Yaéré » (fig. 1). Pendant l'inondation, cette vaste superficie, encombrée d'une végétation herbacée dense, procure abri et nourriture aux jeunes poissons qui, entraînés par le flot de crue y effectuent leur première croissance dans des conditions très favorables. A la décrue, une part importante des eaux d'inondation regagne directement le lac Tchad par l'intermédiaire d'un drain naturel: l'El Beïd, et avec elle, les poissons qui dévalent vers le Tchad et participent ainsi au renouvellement des stocks lacustres.

A la demande de la Commission du Bassin du Lac Tchad (CBLT), une étude ichtyologique de longue durée (de 1974 à 1978) a été entreprise dans le but de préciser les modalités de ces dévalaisons de poissons afin de mieux cerner le rôle du Yaéré dans le renouvellement des stocks. Ce sujet est d'autant plus important pour la connaissance ichtyologique et halieutique du bassin, qu'après la période de sécheresse de 1971-1973 une part importante des réserves ichtyologiques du lac ont été détruites alors que s'installait un nouveau faciès lacustre: le « Petit Tchad » (TILHO, *1928*).

La présente note expose le détail de la méthodologie d'échantillonnage adoptée ainsi que les techniques de pêche traditionnelle en usage sur l'El Beïd sur lesquelles elle s'appuie. La pertinence des choix d'échantillonnage en regard des buts poursuivis est discutée. Les limites et biais de la méthodologie adoptée sont inventoriés, ainsi que leurs répercussions sur les traitements.

Une étude globale des données recueillies au cours de quatre saisons de pêche (1974 à 1978) est effectuée par la méthode d'Analyse des Correspondances (BENZÉCRI, *1973*). *Les choix de présentation et de codage des données y sont discutés. Le traitement permet de mettre en évidence deux structures majeures des peuplements de dévalaison, à savoir une évolution saisonnière qui se répète d'année en année, et une évolution interannuelle. L'une et l'autre de ces structures semblent être sous la dépendance directe des conditions hydrologiques présentes sur le Yaéré.*

MOTS-CLÉS : Échantillonnage — Migrations — Poissons — Plaine inondée — Nord-Cameroun — Tchad — Afrique.

ABSTRACT

FISH MIGRATIONS TOWARDS LAKE CHAD DURING THE FALL OF THE NORTHERN CAMEROONS FLOODPLAIN. I — SAMPLING METHODOLOGY AND GENERAL RESULTS

A considerable part of the waters flooding in the Northern Cameroons plain drains to Lake Chad through the El Beïd (fig. 1). This stream is followed by young fishes during their descent to the lake.

(1) *Chargés de recherche à l'O.R.S.T.O.M., 24 rue Bayard, 75008 Paris.*

Rev. Hydrobiol. trop. 15 (3): 253-270 (1982).

The sampling methodology of these fishes and the underlying traditional fishing technique are presented (fig. 2). The relevance of the sampling selection is discussed in relation to the ecological ends served; the limits and the bias of the methodology used are listed as well as their impact on data processing.

A global study is made of the data from four fishing periods (from 1974 to 1978; table II and fig. 9-10) through correspondence analysis (fig. 8 and 11) where selections for the data presentation and coding are discussed. Annual populations of the floodplain descending towards the El Beïd are revealed as having two major structures: these are a seasonal variation which recurs each year and a variation between years.

These two structures seem to depend on the interaction between the annual hydrological conditions of the floodplain and the biological characteristics of the species. Despite the confusion caused by the 1972-73 Sahelian drought in the fish populations of lake Chad, a general structure of the migrations in the El Beïd similar to that prevailing in 1968/69 is observed from 1975 onwards.

KEY WORDS : Sampling — Migrations — Fishes — Flooded plain — Northern Cameroons — Chad — Africa.

Dans une première note (BÉNECH *et al.*, 1982), nous avons présenté un bilan des connaissances hydrologiques et physico-chimiques sur le Yaéré du Nord-Cameroun (fig. 1) ; nous aborderons ici l'étude des peuplements ichtyologiques (1) de cette plaine d'inondation par le biais des dévalaisons de juvéniles qu'il est possible d'observer dans l'El Beïd, son exutoire.

L'observation des dévalaisons a été menée à partir d'un échantillonnage basé sur les techniques de pêche traditionnelles en usage sur cette rivière. Après avoir justifié le choix de cette approche et précisé les caractéristiques essentielles de la pêche, nous discutons de la validité des données recueillies en regard des résultats escomptés et présentons avec les résultats généraux la stratégie de traitement adoptée.

7.1.1. OBJECTIFS

L'affaiblissement considérable des stocks de migrateurs du lac pendant la phase d'assèchement consécutive aux crues exceptionnellement faibles de 1971-72 et 1972-73 conduisait à s'interroger, lors de la reprise des inondations (1974-75), sur la perpétuation du rôle de frayère du Yaéré, du moins sous la forme qu'il revêtait précédemment.

L'échantillonnage des juvéniles directement dans la plaine d'inondation est difficilement réalisable. Les résultats de plusieurs campagnes de prospection nous ont montré que la faible hauteur d'eau moyenne, la très grande superficie du Yaéré, l'absence de voies de pénétration ainsi qu'une certaine ignorance de la répartition des poissons dans la plaine pendant les différentes périodes de l'inondation rendaient cette entreprise hasardeuse, même avec des moyens d'investigation importants. La majeure partie des

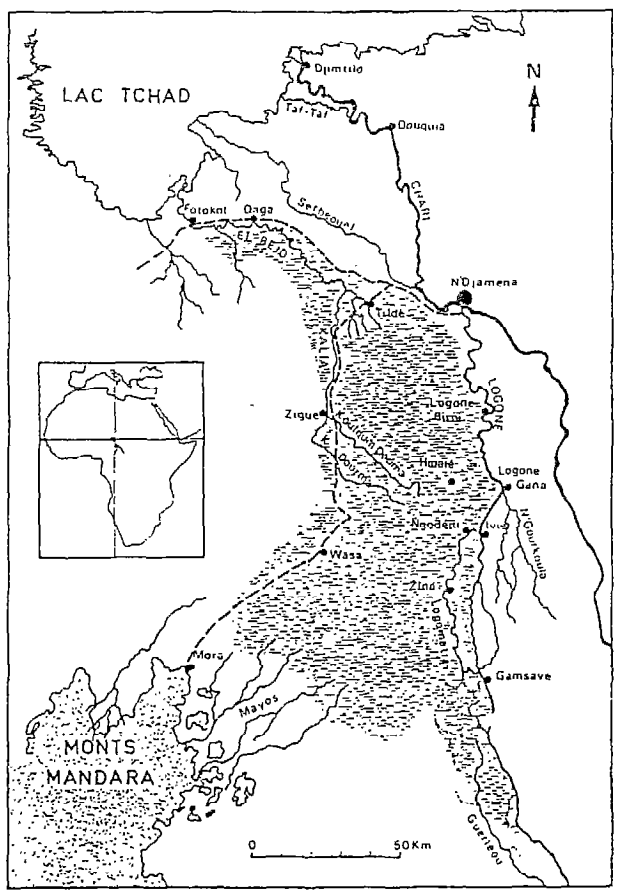


FIG. 1. — Carte de situation du Yaéré et de l'El Beïd
Map of the Yaéré and the El Beïd

(1) Par « peuplement » nous entendons ici un ensemble plurispécifique de captures, image de l'ichtyocoenose donnée par l'échantillonnage.

eaux du Yaéré étant assez rapidement isolée du réseau fluvial après l'inondation de la plaine, les poissons qu'elle accueille doivent obligatoirement emprunter l'El Beïd pour rejoindre un milieu permanent.

Une première description des dévalaisons de juvéniles par l'El Beïd a été réalisée en 1968-69 pendant la période « Tchad normal » (1) (DURAND, 1970, 1971). La confrontation des observations effectuées avant et après la période d'assèchement du lac pouvait permettre de mieux percevoir les conséquences de cet événement hydrologique sur les peuplements. Comme les dévalaisons de l'El Beïd apportent une information précieuse sur le recrutement des stocks lacustres, leur surveillance était susceptible de fournir des indices sur le mode d'établissement d'un peuplement de « petit Tchad ». En outre, du fait de la situation très particulière du Yaéré et de l'El Beïd dans le système fluvio-lacustre tchadien, il était très important de préciser les causes des dévalaisons, de leur organisation générale ainsi que des variabilités qu'elles peuvent subir en dehors des effets directs de la sécheresse. Objectifs d'autant plus importants que des projets de mise en valeur du bassin du Logone prévoient d'en modifier profondément les caractéristiques hydrologiques.

7.1.2. ÉCHANTILLONNAGE

Comme nous venons de le voir, les buts de l'étude sont de deux ordres. Il s'agit d'une part de préciser de quelle façon la sécheresse peut avoir influencé les mécanismes de recrutement observés par Durand en 1968-69 et par là de préciser le mode d'évolution des peuplements lacustres après 1974. Il s'agit, d'autre part, de préciser autant que faire se peut la dynamique des dévalaisons de juvéniles ayant effectués leur première croissance dans le Yaéré du Nord-Cameroun, tant dans leurs rythmes saisonniers que dans leur variabilité inter-annuelle.

Pour pouvoir atteindre ces objectifs il était nécessaire de mettre en œuvre un échantillonnage le plus répétitif possible — contrainte qui pose de prime abord le problème du choix de l'engin d'échantillonnage, puis celui du plan d'échantillonnage.

7.1.2.1. Choix de l'engin d'échantillonnage

L'El Beïd constitue un milieu très particulier qu'il est difficile d'échantillonner correctement par les méthodes ichtyologiques classiques en raison essentiellement de l'hétérogénéité spatiale et de l'instabilité temporelle de la rivière.

Des divers essais d'échantillonnages effectués par DURAND (1970) aucun n'a donné entière satisfaction, soit du fait de résultats très médiocres (senne à bâtonnets, nasses, pièges Kotoko, filets maillants dérivants et dormants), soit à cause d'une sélectivité très prononcée (lignes à hameçons multiples non appâtés, filets maillants locaux dormants, poches, pièges, senne à bâtonnets), soit à cause d'une mise en œuvre délicate (senne à bâtonnets, filets maillants dérivants, pièges), soit à cause du milieu trop particulier prospecté (zones inondées marginales avec les filets maillants dormants, les lignes et le poison ; lit mineur avec les filets dérivants et les éperviers ; rives dégagées avec les sennes à bâtonnets).

Pour notre part, nous avons testé sans plus de succès d'autres méthodes d'échantillonnage basées sur l'usage de l'électricité :

- - L'épuisette électrifiée ne permet pas de relevés quantitatifs, son emploi étant très lié à l'attention et à l'adresse du manipulateur. En outre elle ne peut être utile que sur des fonds de moins d'un mètre et lorsque la turbidité n'est pas trop forte.

— Le barrage électrifié est délicat à mettre en œuvre. Il nécessite la présence quasi permanente d'un personnel qualifié, ce qui ne pouvait être envisagé pour de longues périodes.

— Le chalut électrifié nécessite des fonds réguliers et propres qui sont rares dans l'El Beïd et ne peut être utile qu'à la prospection du lit mineur.

La méthode traditionnelle en usage sur l'El Beïd s'est avérée finalement préférable à toute autre technique : elle permet d'échantillonner sans moyens exceptionnels, les rendements sont élevés, et surtout l'effort de pêche exercé est bien défini ce qui est indispensable à la comparaison entre elles des données recueillies.

7.1.2.2. La pêche traditionnelle de l'El Beïd

A/ TECHNIQUE DE PÊCHE

L'originalité et probablement l'efficacité de la pêcherie de l'El Beïd réside dans l'utilisation d'un engin de capture actif, le « boulou » — terme bornouan que nous conserverons dans la suite du texte —, près d'un barrage de pêche (fig. 2).

Le barrage comporte une partie droite assez large

(1) Les appellations de « Tchad normal » et de « petit Tchad » ont été introduites par TILHO (1928) pour qualifier deux état du lac correspondant respectivement à une superficie du plan d'eau de l'ordre de 20 000 km² et 10 000 km².

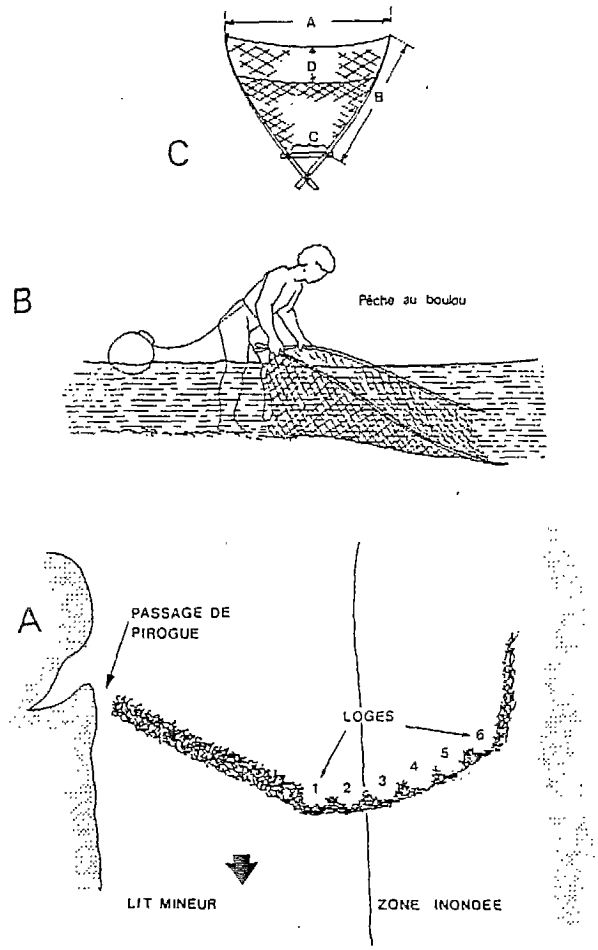


FIG. 2. — A : Plan du barrage de Daga — B : maniement du boulou — C : Plan d'un boulou (cf. tabl. I)

A : *Plan of the Daga dam* — B : *Handling of the « boulou »* — C : *Plan of the « boulou » (cf. table I)*

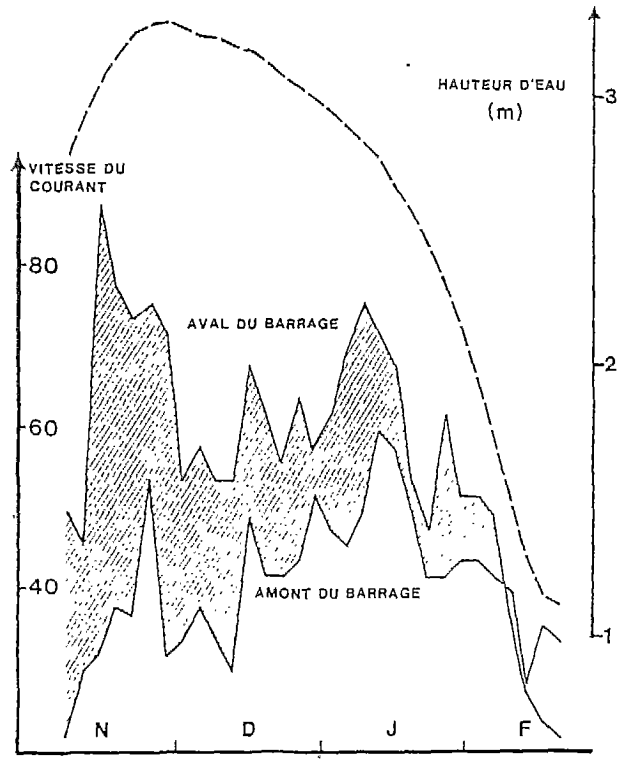


FIG. 3. — Mesure des vitesses de courant en amont et en aval du barrage de Daga au cours de la crue de 1976-77. Les vitesses indiquées correspondent à la moyenne des mesures effectuées en surface et à — 50 cm exprimées en tour de moulinet hydrologique par minute

Measurement of the flow velocities upstream and downstream from the Daga dam during the 1976-77 flood. The velocities mentioned correspond to the mean of the measurements made on the surface and at a depth of — 50 cm and expressed in revolutions per minute of the current meter. Water level (broken line)

placée perpendiculairement au cours de la rivière, dans le lit mineur. Selon la conformation des berges, une ou deux ailes prolongent la construction dans le lit majeur (DURAND 1970). L'ouvrage est constitué d'un entrelac de branchages maintenu en place par une rangée de piquets solidement plantés. Il n'est étanche ni à l'eau ni aux poissons, mais présente une résistance au passage du flot de crue. Il se comporte comme une grille dont la capacité de filtration est limitée. Le barrage provoque ainsi une diminution du courant dans le bief amont qui est mis en charge par rapport au bief aval (fig. 3). En ralentissant le courant il crée une zone de calme qui peut servir d'abri aux poissons, et ce, tout particulièrement à proximité du fond où l'épaisseur de l'ouvrage est plus grande, ainsi que le long de chacune des ailes qui s'étendent dans le lit majeur où le courant est plus faible que dans le lit mineur.

Le barrage présente un obstacle à la dévalaison des poissons ; ceux-ci doivent le prospecter pour y découvrir des passages. La densité de poissons sera donc plus grande à proximité de l'ouvrage et cela d'autant plus qu'il retient aussi le *drift* animal et végétal et offre un support au développement de la végétation fixée ; ces sources de nourriture contribuent à retenir les poissons et à en ralentir la dévalaison.

Toutes ces caractéristiques du barrage expliquent qu'il constitue une sorte de « concentrateur » à poissons. Son rôle est lié à l'éthologie de chaque espèce : certaines d'entr'elles pourront trouver dans le micromilieu engendré des conditions satisfaisantes pour tenter de s'y maintenir ; d'autres ne seront que retardées par l'obstacle présenté à leur migration.

La capture des poissons s'effectue à l'aide du boulou, filet triangulaire supporté et maintenu ouvert par deux perches. Il est mis en œuvre par un pêcheur à pied qui le plonge dans l'eau et le relève à intervalles de temps réguliers. Les poissons capturés glissent dans le centre du filet qui forme une vaste poche où ils sont récupérés à l'aide d'une calebasse. L'action de pêche s'effectue dans une loge du barrage où le pêcheur est environné par les branchages. Le choix de la loge dépend de la profondeur d'eau. La pêche s'effectue sur des fonds d'environ un mètre car en dessous le rendement est médiocre et au-dessus le maniement du boulou devient difficile. Le nombre maximal de pêcheurs en activité simultanément est contingenté par le nombre de loges répondant à ce critère, donc tout à la fois par la conception du barrage (certains ont une dizaine de loges, voire plus, d'autres n'en possèdent que quatre ou cinq) et par la période de crue. Les dimensions de l'engin sont assez constantes d'un pêcheur à l'autre ; elles n'ont pas évolué de façon significative depuis 1968, date des premières observations (tabl. I).

TABLEAU I

Mensurations du boulou (en mètres) : moyennes et écart-types (N = 9 ; A, B, C, D : cf. fig. 2)

Dimensions of the « boulou » (in metres) : means and standard deviations (N=9; A, B, C, D : cf. fig. 2)

	$\bar{m}$	s
A.....	5.00	0.35
B.....	3.10	0.45
C.....	1.22	0.10
D.....	0.74	0.19

Le montage du filet ainsi que les tailles de mailles choisies pour sa confection ont par contre changé. La description faite par DURAND (1970) indiquait une bande de filet de grande maille occupant tout le pourtour de la surface pêchante. Dans la confection actuelle, la nappe de grande maille est réduite à une simple bande située à l'ouverture de l'engin. Les tailles de mailles utilisées actuellement sont plus petites que précédemment : on utilise désormais des filets de 10 mm pour les grandes mailles et de 8 ou 6 et parfois même 4 mm pour la construction de la poche au lieu des mailles de 14, et 6 ou 10 mm utilisées précédemment. Ces changements, qui résultent de la tendance générale des pêcheries du bassin à utiliser des mailles plus petites depuis la baisse du lac, est sans conséquences sur la sélectivité des engins qui était déjà faible en 1968 (DURAND, 1970).

B/ APERÇU DES EFFORTS DE PÊCHE ET DES RENDEMENTS

(a) *Effort de pêche*

L'effort de pêche peut être quantifié par le simple dénombrement du personnel présent dans le campement de pêche. Les villages étant très proches des barrages, seuls restent sur place ceux qui ont un rôle dans l'activité de pêche, la réparation des engins, la préparation et le conditionnement du poisson. Les figures 4-A et 4-B montrent pour deux années de crue dissemblables une synchronisation des périodes d'activité soutenue avec l'hydrologie de l'El Beïd.

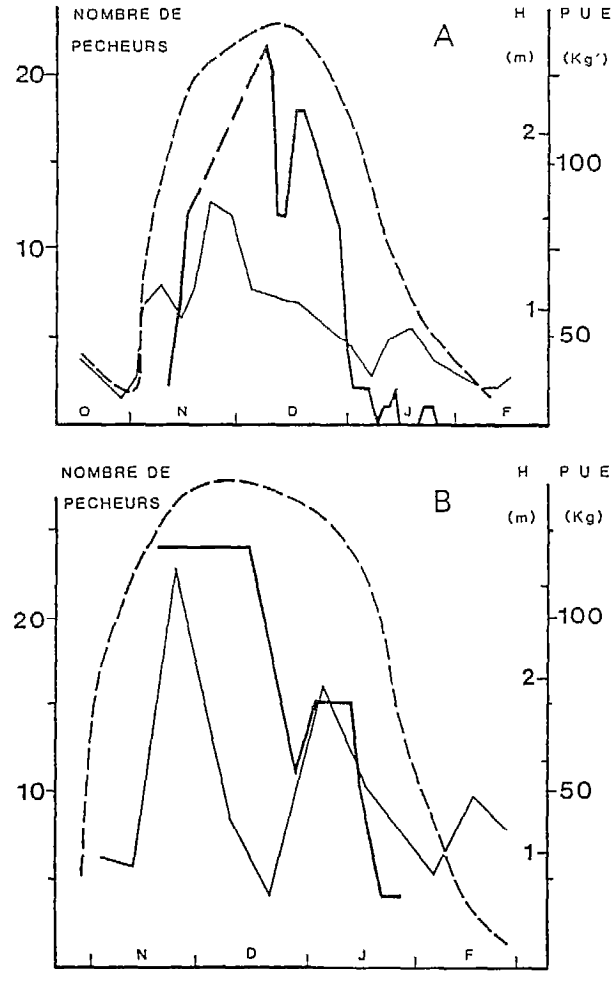


FIG. 4. — Variation du nombre de pêcheurs (trait épais) et de la prise par unité d'effort (trait fin) en fonction de l'hydrologie (tireté pour une crue faible (A) et une crue moyenne (B)

Variation in the number of fishermen (thick line) and the catch per unit effort (thin line) in relation to hydrology (broken line) for a low flood (A) and a mean flood (B)

L'activité de pêche démarre dans le courant du mois de novembre alors que la crue est déjà bien amorcée. L'effort de pêche est maximal dans la première moitié de décembre, lors de l'étale de hautes eaux. Il décroît ensuite pour s'intensifier à nouveau en début de décrue. L'effort de pêche décroît ensuite brusquement lorsque l'El Beïd regagne son lit : l'usage des loges situées dans le lit majeur devenant alors impossible. Quelques pêcheurs poursuivent cependant leurs activités dans le lit mineur jusqu'à l'étiage, indifféremment en amont ou en aval du barrage alors que pendant la crue on ne pêche qu'en amont.

Outre la variabilité saisonnière on observe également une variabilité nycthémérale des efforts de pêche. Plusieurs séries d'observations ont été effectuées sur les variations de l'effort de pêche sur 24 heures. Nous retiendrons deux exemples particulièrement significatifs de l'ajustement de l'activité de pêche aux rythmes d'activité des poissons pêchés, rythmes qui seront plus particulièrement développés dans la prochaine note.

— Les observations effectuées à Daga (fig. 6) se situent vers la fin des migrations de *Mormyridae*. Les pêcheurs leur consacrent encore un effort important (1er et 3e pics) mais s'intéressent également à la capture des *Sarotherodon* dont l'abondance commence à croître : 53 % des captures pour la seule espèce *Sarotherodon niloticus* (2e pic).

— A Fima, barrage situé quinze kilomètres en aval de Daga, les *Mormyridae* sont encore présents en abondance (48 % des captures). Les espèces diurnes, par contre, sont rares. L'essentiel de l'effort de pêche est limité ici aux périodes de début et de fin de nuit. La figure 5 montre l'étroite correspondance entre les maxima d'activité halieutique et le profil d'activité des *Mormyridae* illustré par *Hyperopisus bebe*.

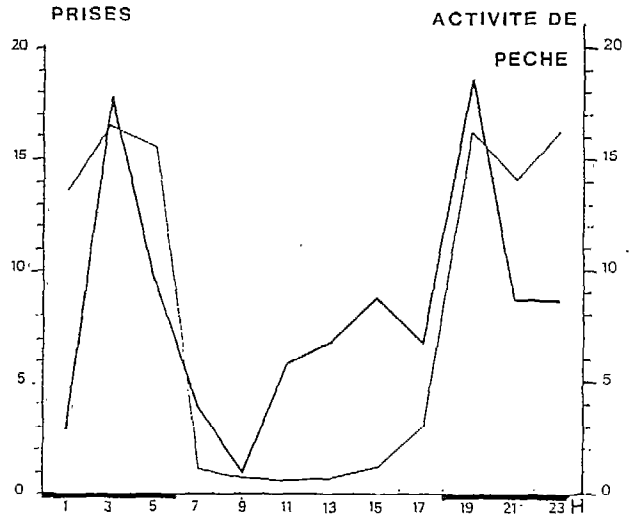


FIG. 5. — Correspondance entre l'effort de pêche (trait épais) et le rythme d'activité des *Hyperopisus bebe* (trait fin) à Fima

Correspondence between the fishing effort (thick line) and the rhythm of activity of Hyperopisus bebe *(thin line) at Fima*

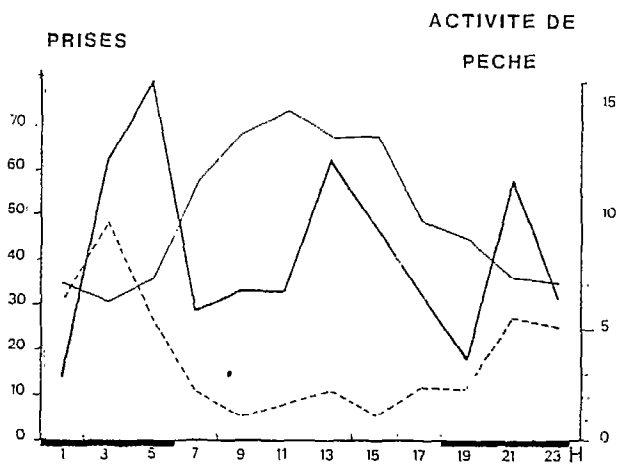


FIG. 6. — Correspondance entre l'effort de pêche (trait épais) et le rythme d'activité de *Sarotherodon nolilicus* (trait fin) et des Mormyridae (tireté) à Daga

Correspondence between the fishing effort (thick line) and the rhythm of activity of Sarotherodon niloticus *(thin line) and Mormyridae (broken line) at Daga*

(b) *Rendements*

Les prises par unité d'effort observées sont celles du barrage de Daga. Elles correspondent au poids total des captures effectuées pour 24 heures de pêche. Leur évolution saisonnière, schématisée sur la figure 4, correspond, pour une année de crue moyenne (fig. 4B) à la courbe bimodale observée par DURAND en 1968. Le premier pic, le plus important, se situe un peu avant le maximum de la crue, soit au début et parfois même un peu avant le début de la pêche. Ce premier pic est séparé du second par une période de rendements médiocres en fin d'étale de hautes eaux, qui correspond à la période de diminution de l'activité de pêche. Le second pic, moins élevé que le premier, se situe pendant le début de la décrue et correspond à la reprise de l'activité halieutique. En continuant les observations jusqu'à l'étiage il est possible de constater un troisième pic, moins lié à l'abondance des poissons qu'à une diminution du volume d'eau résiduel. Ce dernier pic correspond à la période des pêches d'épuisement et ne concerne qu'un petit nombre de pêcheurs pour l'El Beïd.

Pour les années de crue faible (fig. 4A) la bimodalité

est moins évidente et la reprise de la pêche plus éphémère. Cependant, pour l'ensemble des observations effectuées avant et après la sécheresse, l'évolution des rendements explique une grande part de la variabilité saisonnière de l'effort de pêche. Cette variabilité résulte tout à la fois des conditions hydrologiques et de l'évolution des prises par unité d'effort. D'un point de vue halieutique, ce bref aperçu des caractéristiques de la pêcherie indique un ajustement aussi bien saisonnier que nycthéméral de l'effort de pêche pour un profit maximum, et fait ressortir la qualité de pêcheur des Kotokos de l'El Beïd. Cependant, la seule observation des pêcheries ne peut convenir à l'étude des dévalaisons de juvéniles. En effet, certaines contingences comme les cours respectifs des différentes espèces sur les marchés locaux influent de façon notable sur la modulation de l'effort de pêche et aboutissent à des biais importants dans l'estimation des diverses abondances spécifiques et de leurs variations dans le temps. Il a donc été nécessaire de concevoir un protocole expérimental à partir de la technique de pêche traditionnelle.

7.1.3. BIAIS D'ÉCHANTILLONNAGE ET SIGNIFICATIVITÉ DES DONNÉES

En théorie, un échantillonnage doit permettre l'acquisition de données représentatives du peuplement observé et comparables entre elles. Cependant, certaines imperfections des engins, certaines contraintes matérielles lors de la réalisation de l'échantillonnage, viennent limiter la validité des données recueillies.

7.1.3.1. Biais liés à l'engin

Les mailles utilisées pour la confection des boulous sont petites et les possibilités d'échappement des poissons à travers le filet sont quasiment nulles pour les espèces de tailles supérieures à 50 mm (DURAND, 1970). La profondeur et la position de la poche de l'engin sont telles qu'elles contrarient efficacement les tentatives d'échappement par saut. L'échappement se produit donc essentiellement par fuite latérale au moment où le filet est sorti de l'eau, et la probabilité d'échappement doit être sensiblement proportionnelle à la taille du poisson, les plus gros pouvant s'échapper plus vite et plus vigoureusement que les petits. En fait cette sélectivité, déjà étudiée par Durand, n'est pas très gênante pour l'échantillonnage des migrateurs qui sont dans leur grande majorité de tailles très comparables.

7.1.3.2. Biais liés à la technique de pêche

L'effet du barrage évoqué plus haut, en permettant d'accroître les rendements du boulou, provoque une sélectivité inter-spécifique. En effet, il n'y a aucune raison de penser que toutes les espèces réagissent de la même façon à la présence du barrage : les comportements et les temps de séjour respectifs à proximité de l'ouvrage induiront une vulnérabilité différente au boulou : la proportion entre le nombre de captures et le nombre de dévalants présents à un instant donné variera selon l'espèce ce qui, dans la pratique, sous-entend que les notions de présence et d'absence n'ont pas la même signification pour toutes les espèces et, d'une façon plus générale, que les comparaisons directes d'abondance entre deux espèces n'ont pas de sens. En outre, l'interprétation des données concernant les espèces constamment rares devient très aléatoire. Nous sommes donc convenus de ne considérer que les espèces présentes dans plus de 16 % des prélèvements et dont le nombre d'individus capturés est supérieur à 50 (fig. 9). Ces bornes ont été définies empiriquement après étude des captures de chacune des espèces rares.

La pêche peut également être la source d'un autre type de biais lié au déplacement du lieu de pêche (loge) au cours des variations de niveau de l'El Beïd ; cependant, les différences que peuvent causer cette pratique sur l'homogénéité des résultats ne paraissent pas significatives (DURAND, 1970).

7.1.3.3. Biais liés aux pêcheurs

Pour des raisons pratiques évidentes nous avons dû engager des pêcheurs du barrage de Daga pour pouvoir les faire pêcher à notre convenance. Leurs ressources ne dépendent donc plus exclusivement de leurs talents et, bien qu'ils aient conservé le bénéfice de leur pêche, leur motivation risque de n'être plus aussi forte, ce qui peut se traduire par une attention moins soutenue pendant l'action de pêche, et ce, tout particulièrement lorsque celle-ci ne donne pas lieu à de bons rendements, ou encore permet pas la capture d'espèces commercialement intéressantes. A l'inverse, lors de migrations massives il se peut qu'entraînés par un souci de rendement, les pêcheurs aient pu intensifier leur effort. Ces réactions incontrôlables peuvent donc provoquer une accentuation des faibles et des forts rendements et accroître ainsi la variabilité des captures d'une même espèce.

Enfin, les statistiques effectuées sur l'ensemble des captures indiquent des différences d'efficacité d'un pêcheur à l'autre. Toujours pour des raisons pratiques, il s'est avéré préférable d'attribuer un horaire fixe à chaque pêcheur. Les différences d'efficacité n'affectent donc que la comparaison des données horaires ; nous reviendrons sur ce point

TABLEAU II

Échantillonnage au boulou au barrage de Daga de 1974 à 1978. Nombres d'occurrences (Oc) et d'individus (N) capturés au cours des quatre saisons de pêche successives

Indication des espèces éliminées ou regroupées dans les analyses de données

Samples collected through the « boulou » at the Daga dam from 1974 to 1978. Numbers of occurrences (Oc) and individuals (N) caught during the four successive fishing periods

Indication of the species removed or grouped into the data analyses

CODE	ESPECES SIGLE	NOM	Oc	N	Espèces Regroupées (→) ou Eliminées (X)
I	XNI	Xenomystus nigri	4	5	X
2	HET	Heterotis niloticus	27	62	
3	HYP	Hyperopisus bebe	I4I	20197	
4	MHA	Mormyrus hasselquisti	3	4	X
5	MRU	Mormyrus rume	I40	3014	
6	MDE	Mormyrops deliciosus	9	I2	X
9	BNI	Brienomyrus niger	I54	36069	
II	MCY	Marcusenius cyprinoides	I55	39480	
I2	PBO	Petrocephalus bovei	I00	32702	→ 86 PET
I3	PBA	Petrocephalus bane	34	2897	
I4	PIS	Pollimyrus isidori	I54	69677	
I5	GYM	Gymnarchus niloticus	2	2	X
I9	HBR	Hydrocynus brevis	48	579	
2I	ADE	Alestes dentex	I02	I463	
22	ABA	Alestes baremoze	98	4082	
23	AMA	Alestes macrolepidotus	20	42	X
25	ANU	Alestes nurse	I35	I6513	
26	MAC	Micralestes acutidens	23	80	X
28	ICH	Ichthyborus besse	I9	2I	X
29	CIC	Citharinus citharus	38	90	
33	DRO	Distichodus rostratus	I25	2031	
34	DBR	Distichodus brevipinnis	47	274	
37	LSE	Labeo senegalensis	I45	I3488	
38	LCO	Labeo coubie	6	7	X
39	BAR	Barilius niloticus	II	22	X
4I	BBA	Bagrus bayad	9	I0	X
42	CAU	Chrysichthys auratus	I	I	X
44	ABI	Auchenoglanis biscutatus	59	I75	
45	AOC	Auchenoglanis occidentalis	25	30	→ 44 AUC
46	CAN	Clarias anguillaris	I08	4507	
47	CLA	Clarias lazera	II0	8I0I	→ 85 CSP
48	CAL	Clarias albipunctatus	32	I56	
49		Heterobranchus spp	2	2	X
50	SCH	Schilbe uranoscopus	57	I0I7	
5I	SMY	Schilbe mystus	I39	3751	
52	ENI	Eutropius niloticus	2	2	X
53	SIL	Siluranodon auritus	I49	II409	
55	SBA	Brachysynodontis batensoda	I48	I6775	
56	SME	Hemisynodontis membranaceus	39	I49	
57	SCL	Synodontis clarias	63	257	
60	SNI	Synodontis nigrita	9I	3623	
66	SSG	Synodontis schall-gambiensis	II2	875	
67	MAL	Malapterurus electricus	2I	30	X
68	LAT	Lates niloticus	33	58	
70	TNI	Sarotherodon niloticus	I56	44336	
7I	TAU	Sarotherodon aureus	I24	3598	
72	TGA	Sarotherodon galilaeus	I32	3822	
73	TZI	Tilapia zillii	I38	3145	
(75	CMU	Ctenopoma muriei	35	208	
(76	CPE	Ctenopoma petherici	I2	I6	→ 75 CTE
79	PSE	Polypterus senegalus	64	II4	
80	PBI	Polypterus bichir	3I	74	
82	PAN	Protopterus annectens	9	9	X
83	AND	Alestes nurse-dageti	I	24	→ 25 ANU
84	TSP	Tilapia et Sarotherodon spp	32	I39I	
85	CSP	Clarias spp	I3I	I0516	
86	PET	Petrocephalus spp	39	7646	
92	BAB	Barbus spp	I20	I426	
93	MOC	Mochocus brevis	I0	I2	X
94	EPI	Epiplatys spp	I	3	X
96	-	Mochocus niloticus	8	I0	X
97	-	Aplocheilichtys spp	4	29	X
98	-	Aplocheilichtys gambiensis	5	23	X
99	-	Hydrocynus spp	I	I	X

Regroupements

25	ANU	Alestes nurse	I35	I6537
44	AUC	Auchenoglanis spp	72	2I4
75	CTE	Ctenopoma spp	44	I25
86	PET	Petrocephalus spp	I56	43245
85	CSP	Clarias spp	43I	23280

lors du traitement des données (BÉNECH, QUENSIÈRE ; à paraître).

7.1.4. PROTOCOLE D'ÉCHANTILLONNAGE ET DE SAISIE

Le principe de l'utilisation des techniques de pêche traditionnelles ayant été retenu et la simple observation des captures des pêcheries rejetée pour les raisons évoquées plus haut, le protocole d'échantillonnage adopté a consisté en une série de pêches de deux heures réparties de façon à couvrir en trois jours un cycle de vingt-quatre heures, soit quatre pêches de 0 à 8 heures le premier jour, de 8 à 16 heures le second jour et de 16 à 24 heures le troisième jour. L'échantillonnage des différentes périodes du nycthémère est imposé par la différence de composition spécifique des captures diurnes et nocturnes, comme permet de le constater la comparaison des captures horaires par un coefficient d'affinité (fig. 7). Le protocole adopté permet donc

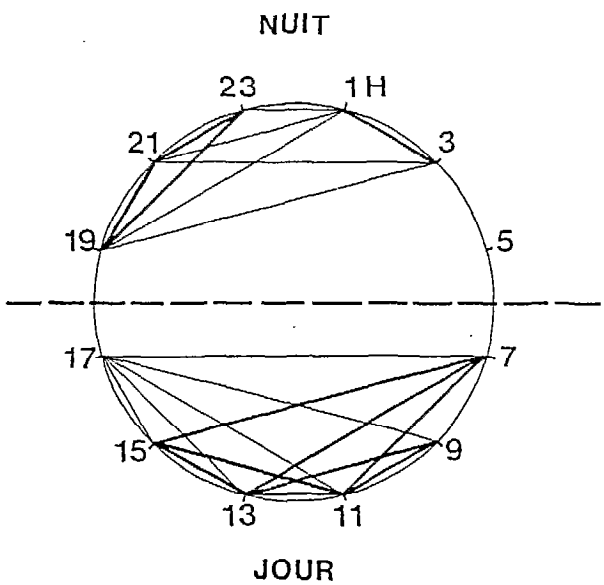


FIG. 7. — Affinités entre les captures horaires d'après le coefficient de Bravais-Pearson —— $0.7 > r \geqslant 0.5$; —— $r \geqslant 0.7$

Similarities between the hourly catches according to the Bravais-Pearson coefficient —— $0.7 > r \geqslant 0.5$; —— $r \geqslant 0.7$

de disposer d'échantillons journaliers comparables, mais également d'informations sur les variations nycthémérales des captures. Il conduit pratiquement à l'installation d'une équipe de pêche permanente dans une station fixe d'observation : Daga.

Les pêcheurs rémunérés se relaient à chaque opération de pêche de deux heures de façon à minimiser les biais dus à la fatigue ; chaque homme ne pêche que quatre heures par jour.

Tous les relevés effectués entre 1974 et 1978 ont été réalisés par les mêmes pêcheurs dans la même station de Daga afin d'éviter, dans la mesure du possible, l'introduction de biais dans la variation interannuelle des résultats.

Les observations ont débuté, chaque année, dès que les contraintes matérielles et la disponibilité des pêcheurs l'ont permis c'est-à-dire dès le début de la pêche traditionnelle les trois premières années, et ensuite dès la fin de la précrue de l'El Beïd.

A la suite de chaque pêche de deux heures, les captures sont triées puis pesées et dénombrées espèce par espèce. En outre les longueurs standard sont mesurées de façon à obtenir à la fin de chaque cycle une distribution de fréquences par classe de taille pour toutes les espèces capturées. Ces distributions sont établies sur la totalité des captures ou sur un sous-échantillon de cinquante individus lorsque les prises par espèce sont trop importantes.

Lors du dépouillement des captures un certain nombre d'espèces présentent des formes juvéniles difficiles à différencier. Pour écarter les doutes possibles sur certaines déterminations nous avons procédé à quelques regroupements tels que *Petrocephalus bovei* et *P. bane; Clenopoma muriei* et *C. petherici; Auchenoglanis occidentalis* et *A. biscutatus; Clarias lazera; C. albopunctatus et C. anguillaris* (tabl. II).

Les données, reportées sur bordereaux de dactylocodage ont été stockées sur trois types de fichiers informatiques en vue de leurs traitements. Les deux premiers fichiers regroupent pour chaque cycle les captures horaires spécifiques respectivement en poids et en nombres. Sur le troisième fichier ont été stockées les distributions spécifiques de fréquences par classe de taille pour chaque cycle d'observations.

La saisie informatique des données comprend un certain nombre d'étapes où des erreurs diverses peuvent se produire. Pour les dépister, chaque fichier a été contrôlé par des programmes spécifiques. Ce type de contrôle automatique permet la correction de la majorité des erreurs classiques de copie et/ou de codage : erreur d'alphabet de codage, décalage de zone, omissions, doublons, etc. Les erreurs non repérables par les contrôles automatiques ont ensuite été minimisées par l'édition de graphiques et de tableaux qui permettent des contrôles visuels rapides et très efficaces.

7.1.5. RÉSULTATS GÉNÉRAUX

7.1.5.1. Les espèces rencontrées

Au cours des quatre années d'observations 370 145 poissons appartenant à 66 espèces ont été capturés, soit en moyenne 20 à 25 espèces par échantillon de 24 heures. Parmi ces 66 espèces les plus abondantes sont sensiblement les mêmes que celles échantillonnées en 1968-69. Cependant leurs classements par ordre d'abondance sont sensiblement différents (tabl. III). Les espèces dont les abondances relatives à l'ensemble des captures varient le plus sont *Pollimyrus isidori* qui représente 3,6 % des captures avant la baisse du lac et 18,8 % après, *Petrocephalus spp.* qui passe de 1,7 % à 11,7 % et *Brachysynodontis batensoda* de 0,9 à 4,5 % (+3,6 %) durant la même période. A l'inverse, *Marcusenius cyprinoïdes* mais surtout *Brienomyrus niger*, *Alestes nurse*, *Siluranodon auritus* et *Schilbe mystus* sont notablement moins abondants en valeur relative après 1974. Le cas le plus typique de décroissance étant donné par *Ichthyborus besse* qui de 1,5 % en 1968-69 décroît à 0,006 % des captures après la baisse du lac.

Parmi les espèces moins abondantes il convient de citer *Schilbe uranoscopus* qui ne figure pas dans la liste des captures de DURAND et qui représente 0,27 % des prises effectuées entre 1974 et 1978 avec 1017 individus pêchés.

TABLEAU III

Liste des espèces échantillonnées à Daga avant et après la période de sécheresse. r : rang de l'espèce d'après son effectif dans les captures

List of the species collected at Daga before and after the drought. r: species rank according to its number in the catches

PÉRIODE 1974-1978					PÉRIODE 1968-1969		
r	ESPÈCES	Nbre	%	% cumulé	r	Nbre	%
1	*Pollimyrus isidori*	69677	18.82	18.82	12	2488	3.55
2	*Sarotherodon niloticus*	44336	11.98	30.80	7	4591	6.55
3	*Petrocephalus spp*	43245	11.68	43.48	14	1202	1.71
4	*Marcusenius cyprinoïdes*	39480	10.67	53.15	3	6667	9.50
5	*Brienomyrus niger*	36069	9.74	62.89	1	8901	12.69
6	*Clarias spp*	23280	6.29	69.18	10	3079	4.39
7	*Hyperopisus bebe*	20197	5.46	74.64	5	5845	8.33
8	*Brachysynodontis batensoda*	16775	4.53	79.17	19	635	0.91
9	*Alestes nurse*	16537	4.47	83.64	4	6294	8.97
10	*Labeo senegalensis*	13468	3.64	87.28	17	900	1.28
11	*Siluranodon auritus*	11409	3.08	90.36	6	5249	7.48
12	*Alestes baremoze*	4082	1.10	91.46	11	2683	3.83
13	*Sarotherodon galilaeus*	3822	1.03	92.49	8	3856	5.50
14	*Schilbe mystus*	3751	1.01	93.51	2	7789	11.11
15	*Synodontis nigrita*	3623	0.98	94.49	23	172	0.25
16	*Sarotherodon aureus*	3598	0.97	95.46	9	3536	5.04
17	*Tilapia zillii*	3145	0.85	96.31	22	183	0.26
18	*Mormyrus rume*	3014	0.81	97.12	21	301	0.43
19	*Distichodus rostratus*	2031	0.55	97.67	18	772	1.10
20	*Alestes dentex*	1463	0.40	98.07	13	1959	2.79
21	*Barbus spp*	1426	0.39	98.45	25	129	0.18
22	*Schilbe uranoscopus*	1017	0.27	98.72	—	—	—
23	*Synodontis schall et gambiensis*	874	0.24	98.96	16	996	1.42
24	*Hydrocynus brevis*	574	0.16	99.12	33	19	0.03
25	*Distichodus brevipinnis*	274	0.07	99.19	27	89	0.13
26	*Synodontis clarias*	257	0.07	99.26	29	36	0.05
27	*Clenopoma spp*	224	0.06	99.32	40	2	0.00
28	*Auchenoglanis spp*	214	0.06	99.38	32	26	0.04
29	*Hemisynodontis membranaceus*	149	0.04	99.42	30	32	0.05
30	*Citharinus citharus*	90	0.02	99.44	20	306	0.44
31	*Heterotis niloticus*	84	0.02	99.46	34	12	0.02
32	*Polypterus bichir*	74	0.02	99.48	24	129	0.18
	AUTRES ESPÈCES	3322	0.09	100.00		1258	1.79

En ce qui concerne les espèces rares il convient d'être plus circonspect dans les comparaisons car leur présence dans les captures peut résulter de circonstances fortuites entraînant dans le Yaéré quelques individus de ces espèces. Ainsi la présence de *Bagrus bayad*, *Chrysichthys auratus* et *Heterobranchus bidorsalis* doit être considérée comme accidentelle, tout comme celle d'*Eutropius nilolicus* et *Hydrocynus forskalii* dont l'absence dans le Yaéré avait déjà été signalée par DURAND (1971).

Par ailleurs, les espèces de petite taille comme *Mochocus*, *Epiplatys*, *Aplocheilichlys*, *Barilius* sont connues pour être mal échantillonnées par le boulou (longueur inférieure à 50 mm) et leurs captures ne sont pas significatives de leur abondance réelle. Cependant, il importe de noter la réapparition de *Xenomystus nigri* qui, décrit comme très abondant par BLACHE vers les années cinquante, avait disparu des captures de l'El Beïd en 1968-69 avant la baisse du lac.

7.1.5.2. Les tendances évolutives des peuplements de dévalaison

Vu les réserves précédemment faites quant aux espèces rares, nous ne nous intéresserons qu'aux 32 espèces ou groupes d'espèces les plus abondants soit plus de 99 % des captures totales en nombre.

Si dans un premier temps, on néglige la variabilité nycthémérale en intégrant les captures horaires de chaque espèce par cycle de 24 heures d'observations, l'ensemble des abondances spécifiques considérées se résume à un tableau de 156 colonnes (cycles ou relevés) sur 32 lignes (espèces ou variables) contenant toute l'information acquise au cours de l'échantillonnage (exception faite de la variabilité nycthémérale). Nous avons traité cette information de façon globale par l'analyse factorielle des correspondances (AFC) afin de mettre en évidence les principaux types d'organisation (structures) qui la sous-tendent. Le choix de la méthode résulte de la nature multivariée du tableau et du type d'évolution progressive et continue que l'on s'attend. *a priori* à y trouver décrit.

L'analyse factorielle des correspondances a été largement décrite (BENZÉCRI, 1973) et utilisée en écologie depuis une dizaine d'années, aussi nous limiterons-nous à quelques indications sur les modalités pratiques d'interprétation des projections obtenues par cette méthode afin de clarifier l'exposé des résultats.

En AFC l'ensemble des espèces et celui des relevés jouent des rôles symétriques — contrairement au traitement par l'analyse en composantes principales —, on visualise naturellement ces deux ensembles sur une même projection.

On estime la qualité de représentation d'un élément (espèce ou relevé) sur un axe ou un plan factoriel d'après l'indice de « corrélation » (COR) de cet élément pour l'axe ou le plan considéré. La qualité de représentation est d'autant meilleure que COR est proche de 1000.

L'inertie traduite par un axe factoriel correspond à une part de l'inertie des différents éléments de chacun des deux ensembles ; cette « contribution » (CTR) d'un élément à l'inertie de l'axe est ici exprimée en pourcentage.

Il est fondamental de tenir compte de ces indices pour interpréter les projections d'une AFC. la seule lecture du graphique des projections ne suffit pas.

Dans notre étude, le premier plan de projection défini par les axes 1 et 2 d'une AFC sur les données brutes, rend compte de 35,6 % de l'inertie totale du nuage (fig. 8). Sur ce plan la projection de l'ensemble des espèces montre une organisation triangulaire dont les sommets correspondent à

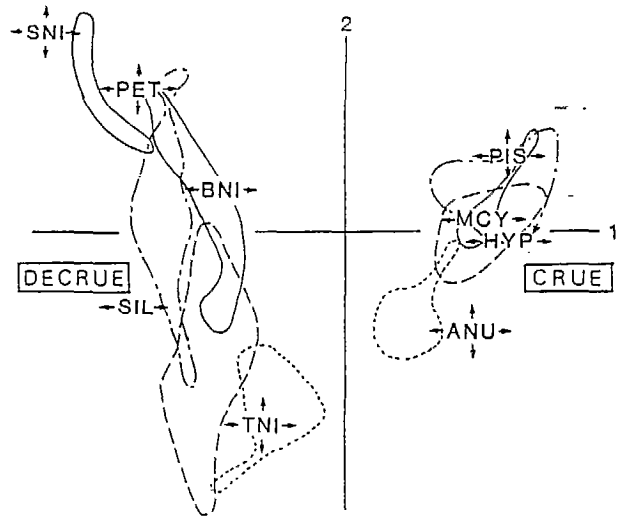


FIG. 8. — Analyse des correspondances sur les données brutes. Projection sur le premier plan factoriel des points espèce (cf. tabl. VI) contribuant à la définition des axes et des enveloppes et des points relevés les mieux corrélés avec les axes

← →	contribution à l'axe 1	 1974-75
↑ ↓	contribution à l'axe 2	- - - - 1975-76
Axe 1 : λ = 0,467 ; σ = 18,1 %		—.—.- 1976-77
Axe 2 : λ = 0,392 ; σ = 15.2 %		——— 1977-78

Correspondence analysis on the raw data. Projection on the first factorial plane of the species points (cf. table VI) contributing to the definition of factorial axes and the envelopes of samples points which are the best correlated with the axes

← → *contribution to axis 1 (λ = 0.467; σ = 18.1 %)*

↑ ↓ *contribution to axis 2 (λ = 0.392; σ = 15.2 %)*

TABLEAU IV

A : Contributions (en %) des espèces les mieux représentées par l'analyse factorielle des correspondances effectuée sur les fréquences observées (données brutes). B : Contributions (en %) des espèces les mieux représentées par l'analyse factorielle des correspondances sur les données codées en classes d'abondance

A : Contributions (in %) of the species which are the best represented by the correspondence analysis made on the frequencies observed (raw data). B : Contributions (in %) of the species which are the best represented by the correspondence analysis made on the data coded into classes of abundance

	ESPÈCES	AXE 1	AXE 2	
A	*Petrocephalus spp.*	*23.9*	*24.9*	
	Pollimyrus isidori	*23.5*	*12.0*	
	Marcusenius cyprinoïdes	*9.6*	0.1	
	Brienomyrus niger	*8.1*	1.6	
	Siluranodon auritus	*7.0*	1.8	
	Hyperopisus bebe	*5.9*	—	
	Synodontis nigrita	*5.0*	*4.0*	
	Sarotherodon niloticus	*5.0*	*44.6*	
	Alestes nurse	*3.1*	*4.5*	
	TOTAL	91.1	93.5	

	ESPÈCES	AXE 1	AXE 2	AXE 3
B	*Hyperopisus bebe*	*5.5*	0.3	1.1
	Brienomyrus niger	*3.3*	0.3	*17.3*
	Marcusenius cyprinoïdes	*4.4*	—	*3.8*
	Pollimyrus isidori	2.2	—	*8.3*
	Hydrocynus brevis	*7.0*	—	—
	Alestes dentex	*4.7*	—	0.1
	Alestes baremoze	*4.7*	0.5	0.4
	Distichodus brevipinnis	*4.1*	2.7	0.9
	Labeo senegalensis	2.0	*5.6*	0.8
	Auchenoglanis spp.	—	*3.1*	1.4
	Schilbe mystus	*6.9*	0.1	0.4
	Siluranodon auritus	*6.0*	*3.6*	0.2
	Brachysynodontis batensoda	0.5	1.4	*3.7*
	Synodontis clarias	0.6	*19.4*	0.6
	Synodontis nigrita	*7.8*	*14.6*	0.8
	Synodontis schall	*3.3*	*18.9*	0.8
	Sarotherodon niloticus	1.5	0.6	*19.1*
	Sarotherodon aureus	0.6	*3.5*	*3.6*
	Sarotherodon galilaeus	0.5	*4.4*	*9.1*
	Tilapia zillii	1.6	0.4	*10.5*
	Ctenopoma spp.	2.0	*14.2*	—
	Petrocephalus spp.	*4.1*	0.8	*8.3*
	Barbus spp.	*11.3*	1.3	—
	TOTAL	84.6	95.7	91.2

P. isidori, *Petrocephalus spp.* et *Sarotherodon niloticus*. En dehors de ces espèces dont la contribution est déterminante dans la définition des axes (tabl. IV) on note la présence d'espèces satellites de contributions encore importantes et bien corrélées avec les deux premiers axes : *Marcusenius cyprinoïdes*, *Brienomyrus niger*, *Siluranodon auritus*. *Hyperopisus bebe*, *Synodontis nigrita* et *Alestes nurse*.

La projection de l'ensemble des observations s'organise également en triangle. Les prélèvements de crue et d'étale de hautes eaux se projettent au voisinage de *Pollimyrus isidori*. Ils sont centrés sur les points espèce *M. cyprinoïdes* et *H. bebe* qui semblent caractéristiques de cette période hydrologique. Sur le côté *Petrocephalus spp.* — *Sarotherodon niloticus* du triangle s'étendent les enveloppes des prélèvements de décrue.

En conclusion, cette analyse oppose nettement sur le premier axe les relevés de hautes eaux à ceux de fin de décrue et d'étiage. L'hétérogénéité intra et inter-annuelle des prélèvements de basses eaux semble plus importante que celle des prélèvements de hautes eaux. L'allongement des enveloppes de basses eaux le long de l'axe 2 semble indiquer une évolution inter-annuelle mais la contribution excessive de *Sarotherodon niloticus* (tabl. IV) à ce second axe fait douter de sa signification générale.

D'un point de vue synécologique les résultats de cette première analyse sont assez peu éclairants car un très petit nombre d'espèces participent effectivement à la définition des axes d'inertie. Les structures obtenues paraissent difficilement extrapolables à l'ensemble du peuplement comme nous espérions pouvoir le faire. L'analyse ainsi menée ne fait que rendre compte d'une connaissance assez immédiate des résultats de l'échantillonnage et que l'on pourrait qualifier d'impression de terrain.

D'un point de vue halieutique, par contre, elle résume les traits essentiels de la pêcherie, à savoir : la répartition des principales espèces capturées au cours de la période de pêche et l'évolution de leurs dominances respectives au cours des quatre années d'observations. Elle permet également de constater que les captures de crue se distinguent nettement de celles des autres périodes hydrologiques de l'El Beïd et sont globalement plus constantes dans leur composition.

Les raisons de l'orientation halieutique des résultats de l'analyse sont évidemment à rechercher dans les caractéristiques du tableau soumis au traitement et de la nature de l'information qu'il contient. L'unité d'information considérée, somme de toutes les captures des individus d'une même espèce pendant un cycle de 24 heures, correspond à une estimation du rendement spécifique de l'engin utilisé pour une espèce et à un moment précis. L'ensemble du tableau regroupe donc un inventaire des variations de rendement pour les 32 espèces les plus abondantes, au cours de quatre années d'échantillonnage. Il est

donc logique que l'AFC en extraie une image des tendances potentielles de la pêcherie (potentielles parce que calculées à partir d'un effort de pêche constant). L'analyse des tendances vraies devrait se faire à partir des productions spécifiques.

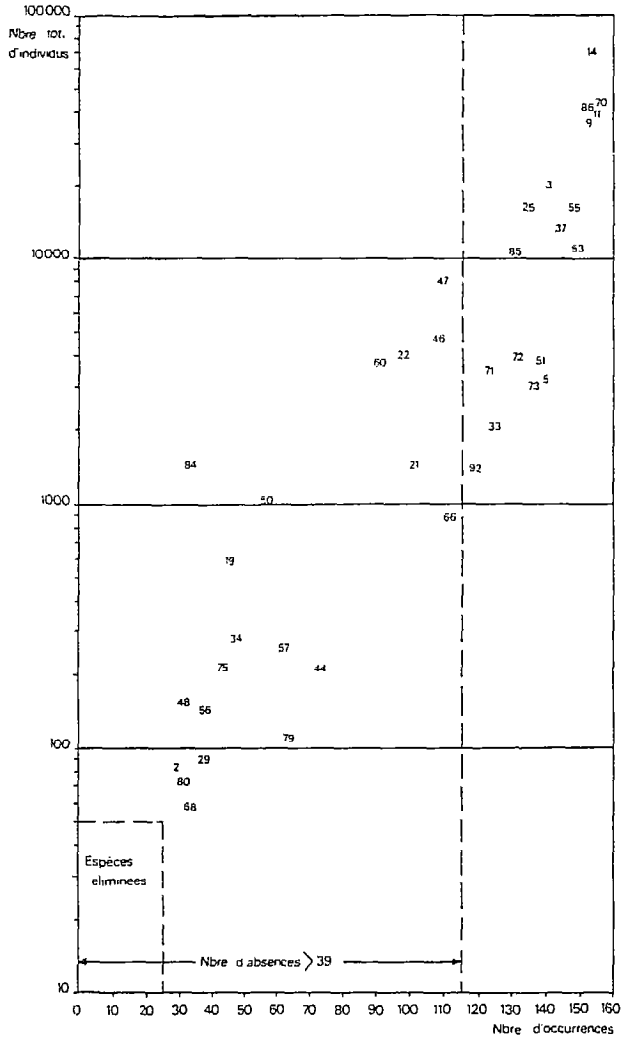


FIG. 9. — Situation des espèces (définies par leur code ; cf. tabl. VI) en fonction du nombre d'individus capturés et du nombre d'occurrences qu'elles présentent dans les captures effectuées au barrage de Daga entre 1974 et 1978

Situation of the species (defined by their code, cf. table VI) in relation to the number of individuals caught and the number of occurrences in the catches collected at the Daga dam between 1974 and 1978

L'étude du tableau de données brutes montre une forte disparité interspécifique qui peut être mise en évidence par la figure 9 où chaque espèce est située en fonction de son abondance (N = nombre d'individus capturés) et de ses occurrences (oc = nombre d'échantillons contenant l'espèce).

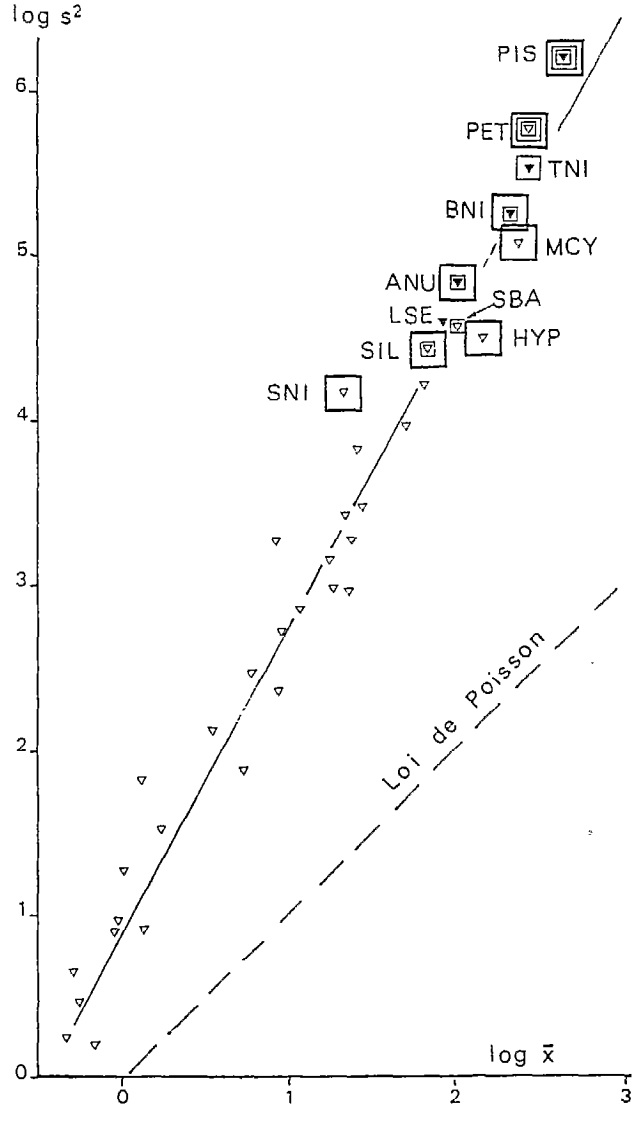


FIG. 10. — Relation entre la moyenne $\bar{x}$ et la variance s^2 des captures spécifiques par cycle de 24 heures effectuées au barrage de Daga de 1974 à 1978. Des carrés encadrent les espèces (cf. tabl. VI) constituant 80 % de la variance expliquée par l'un des axes factoriels définis par l'AFC sur les données brutes :

□ 1er axe *first axis* □ 2e axe *2nd axis* □ 3e axe *3rd axis* ▼ 4e axe *4th axis*

Relation between the mean $\bar{x}$ and the standard deviation s^2 related to the specific catches collected every 24 hours at the Daga-dam from 1974 to 1978. Each species is defined by its code. Squares frame species (cf. table VI) representing 80 % of the variance accounted for by one of the factorial axes defined by the AFC as far as raw dare are concerned

Par ailleurs, on constate que les moyennes (μ) et les variances (σ^2) spécifiques ne sont pas indépendantes. Il existe entre elles une relation du type : $\sigma^2 = a\,\mu^b$, conforme à la loi de Taylor (1961), b varie de 0 pour une distribution régulière à l'infini pour une distribution de type très contagieux (Elliot, 1971). Les captures spécifiques se distribuent comme les échantillons d'une population à distribution très contagieuse ; la relation des 32 espèces considérées étant la suivante : $\sigma^2 = 7{,}55\ \mu^{1{,}86}$.

En coordonnées logarithmiques (fig. 10) la droite de régression a un coefficient de corrélation $r = 0{,}986$. La comparaison de cette droite avec celle de la loi de Poisson ($\sigma = \mu$) montre qu'il y a toujours surdispersion. L'hypothèse de la distribution au hasard, testée par le coefficient de Fisher (1954) s^2/m, est toujours rejetée même dans le cas des abondances les plus faibles. Cette surdispersion des fréquences selon l'axe des temps indique une tendance des juvéniles en dévalaison à se regrouper.

Les espèces les mieux représentées dans les captures ont aussi les variances les plus élevées et ce sont elles qui définissent les premiers axes lorsqu'on utilise l'AFC sur les données brutes (fig. 10).

Ce phénomène est assez fréquent en écologie. Il est au demeurant assez gênant car, malgré une certaine pondération, l'AFC ne corrige pas l'hétérogénéité des variances et de ce fait les vecteurs espèce conservent des contributions très différentes. L'explication de l'inertie restituée par les premiers axes est fournie à 80 % par les espèces dont la variance est supérieure à 10^4 (fig. 10). Comme nous souhaitons obtenir une image globale de l'évolution des peuplements et non pas des quelques espèces les mieux capturées il convient donc d'accroître l'homogénéité des variances ce qui peut être obtenu par différents recodages dont l'un des plus courant est certainement la transformation : $x' = [Log(x+1)]^a$ (FRONTIER, 1973).

L'intérêt de cette transformation, outre le fait qu'elle est d'un usage facile, est de maintenir la hiérarchie des espèces selon leurs abondances tout en atténuant la disparité des variances et des fréquences marginales. Cette atténuation est d'autant plus forte que la constante a est plus petite. En contrepartie elle présente l'inconvénient de favoriser indistinctement les faibles variations aux dépens des variations de forte amplitude. Elle crée ainsi une distorsion dans les distributions spécifiques dont les transformées ne sont pas homothétiques. Distorsions d'autant plus fortes que la distribution observée présente une forte variabilité et que la transformation est plus écrasante (a plus petit). Ceci conduit à des biais dans le calcul des distances entre espèces par le χ^2. Il convient donc de savoir si l'intérêt de la transformation vaut les inconvénients qu'elle apporte.

Dans le cas présent nous avons vu qu'il existe une sélectivité différente de l'ensemble de pêche « bouloubarrage » selon les espèces : ce fait nous a déjà conduit à ne pas prendre en compte les espèces capturées en trop petit nombre et ne permet pas de comparer entre eux les rendements d'espèces différentes. L'information fournie par les différences de rendements spécifiques à un instant donné ne pouvant pas être exploitée dans un sens ichtyologique, sa perte ne constitue pas un gros sacrifice. La transformation logarithmique précédemment décrite apparaît comme une demi-mesure. Puisque nous n'accordons aucun crédit ichtyologique à la hiérarchie des abondances spécifiques il est préférable de choisir une transformation qui donne à toutes les espèces la même importance comme par exemple une transformation en pourcentage des captures spécifiques totales ou encore un recodage en classes d'abondances équiprobables. Très utilisé en écologie, ce dernier consiste à remplacer les abondances observées par une succession de classes dont les seuils sont définis pour chaque espèce de façon à ce que chaque classe contienne sensiblement le même nombre d'occurences. Le nombre de classes est défini en fonction du niveau de détail que l'on souhaite conserver mais également en fonction du nombre moyen de fréquences nulles observées. Dans le cas présent le compromis le plus acceptable comprend 4 classes.

L'analyse des données recodées (fig. 11) montre une meilleure répartition des contributions et la participation d'un plus grand nombre d'espèces à la définition des premiers axes ; 13 espèces pour le premier axe et 9 pour les deux suivants ont des contributions supérieures à la moyenne (tabl. IV).

On retrouve sur le premier axe une opposition marquée entre les périodes de crue et celles de décrue. La répartition des espèces entre la crue et l'étiage est sensiblement la même que pour l'analyse précédente mais la répartition des espèces dans chacun des deux groupes est différente, les distances entre espèces résultant ici de la seule dissemblance des profils d'abondance.

L'axe 2 permet une meilleure séparation des différentes périodes de décrue et d'étiage ; l'axe 3, au contraire, discrimine davantage les différentes périodes de hautes eaux. Les dissemblances interannuelles suggérées par l'analyse semblent correspondre davantage à l'importance des crues qu'à une succession chronologique après la sécheresse. Les prélèvements des années de crue moyenne 1975-76 et 1976-77 se regroupant tout comme le font entre eux les prélèvements des années de crue faibles 1974-75 et 1977-78 respectivement sur l'axe 2 pour les périodes de décrue et d'étiage et sur l'axe 3 pour les périodes de hautes eaux.

En outre, il convient de remarquer que l'année

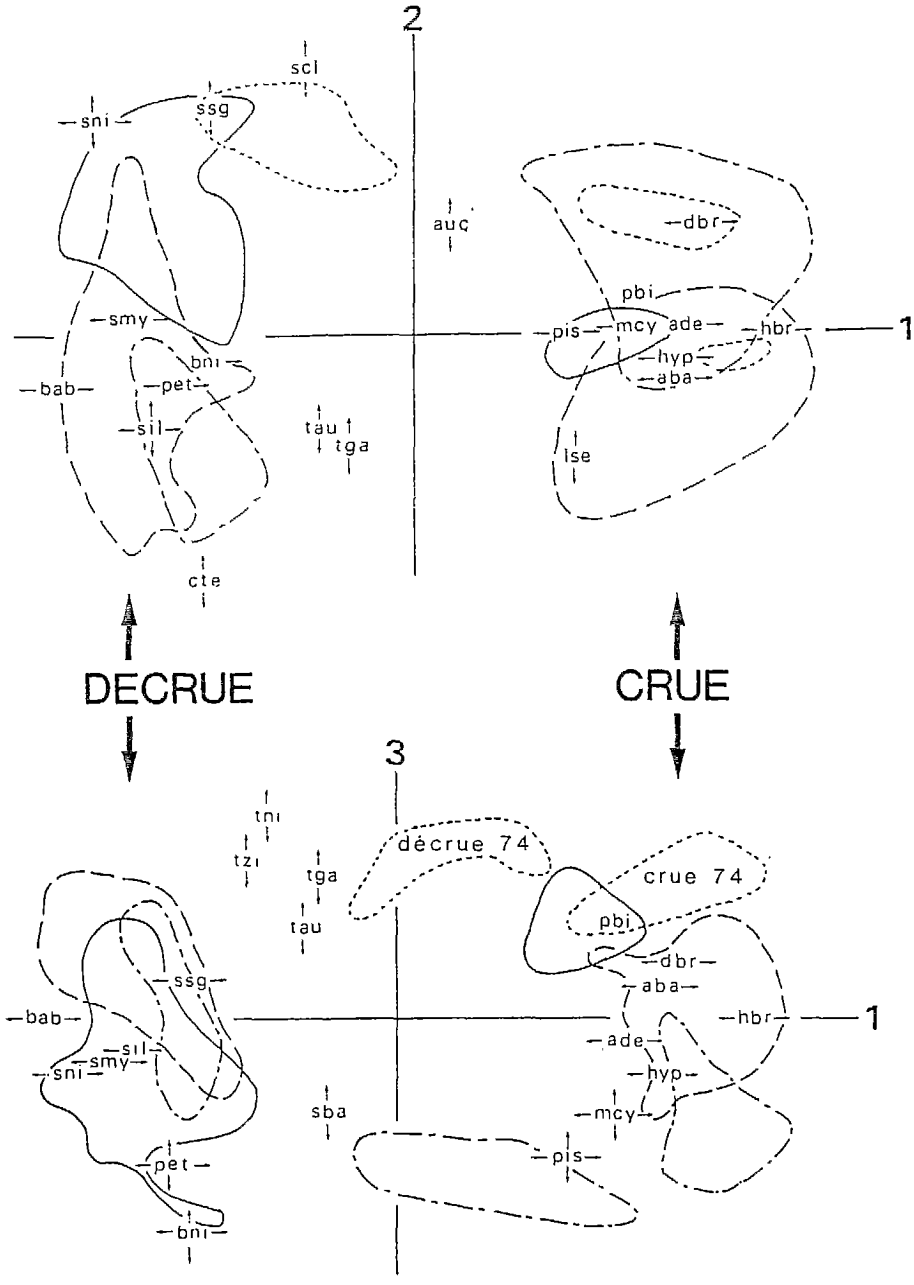


FIG. 11. — Analyse factorielle des correspondances des données codées en 4 classes équiprobables d'abondance. Projection des points espèce contribuant à la définition des axes et des enveloppes des points relevés les mieux corrélés avec les axes. (Mêmes conventions que fig. 8). Axe 1 ($\lambda = 0{,}054$; $\sigma = 24{,}5$ %) ; Axe 2 ($\lambda = 0{,}022$; $\sigma = 10{,}0$ %) ; Axe 3 ($\lambda = 0{,}019$; $\sigma = 8{,}8$ %)

Correspondence analysis made on the data coded into 4 equiprobable classes of abundance. Projection of the species points contributing to the definition of the factorial axes and the envelopes of samples points which are the best correlated with the axes (standards similar to Fig. 8). Axis 1 ($\lambda = 0{,}054$; $\sigma = 24.5$ %); Axis 2 ($\lambda = 0{,}022$; $\sigma = 10.0$ %); Axis 3 ($\lambda = 0.019$; $\sigma = 8.8$ %)

1974-75 se distingue par une différence peu marquée entre période de hautes eaux et période de basses eaux (fig. 11, plan 1-3).

CONCLUSION. DISCUSSION

Les pêches traditionnelles de l'El Beïd, par leur conception ainsi que par leur réalisation, témoignent d'une bonne connaissance de l'éthologie des poissons en dévalaison. La pêche au boulou, telle qu'elle est pratiquée, constitue le procédé le plus répétitif, le moins sélectif et le plus économe en hommes et en matériel que l'on sache utiliser actuellement pour échantillonner les passages de migrateurs dans le milieu particulier que constitue l'El Beïd.

Cependant, malgré ses nombreux avantages, l'échantillonnage au boulou présente quelques imperfections qui limitent la représentativité des observations. Pour l'essentiel, il faut retenir que la vulnérabilité des poissons dépend de l'espèce à laquelle ils appartiennent. Si donc on peut considérer que les variations d'abondance des captures d'une même espèce sont comparables aux variations d'abondance réelle de l'espèce considérée, on ne peut admettre pour bonne l'image globale d'un groupement plurispécifique obtenue par l'échantillonnage, du moins dans une optique synécologique. Il est évident que du point de vue halieutique, l'ensemble des captures obtenues à la suite d'une opération de pêche garde toute sa signification. Ainsi donc, à partir de l'ensemble de l'information apportée par les données brutes, une analyse d'inertie comme l'AFC permettra de mettre en évidence les principales tendances saisonnières et interannuelles de la pêcherie proprement dite.

Les tendances évolutives des peuplements de juvéniles en dévalaison échantillonnés à Daga nécessitent, pour pouvoir apparaître de la même façon, une transformation préalable des données. En effet le traitement des données brutes introduit des différences interspécifiques liées aux différences d'abondance et de variance entre espèces. Comme celles-ci, du fait de la sélectivité de la pêche, n'ont pas de signification propre, un recodage en classes d'abondance équiprobables visant à faire disparaître les différences interspécifiques d'abondance ne provoque pas de perte d'information utile. Si ce type de recodage permet en outre d'homogénéiser les variances, le procédé accroît le nombre d'espèces participant à la définition des axes d'inertie : les espèces contribuant le plus à la définition de ces axes sont toujours celles qui présentent la variabilité la plus grande, mais cette dernière ne traduit que la variation d'abondance liée à l'abondance moyenne dans l'échantillonnage.

L'intérêt du recodage se situe moins dans la modification des résultats de l'analyse, qui ne sont pas fondamentalement différents de ceux effectués sur les données brutes, que dans la possibilité d'interprétation de ces résultats qui après un recodage peuvent être mieux compris et plus facilement généralisés à l'ensemble du peuplement considéré.

Les structures ainsi mises en évidence se rattachent essentiellement à l'hydrologie de l'El Beïd :

— A l'échelle intra-annuelle, la dissemblance entre peuplement de hautes eaux et peuplement de basses eaux observée en 1968-69 avant la période de sécheresse se retrouve nettement marquée dès la crue de 1975-76. L'année 1974-75, qui marque la reprise des inondations du Yaéré, présente des différences plus atténuées entre ces deux périodes.

Les listes d'espèces composant chacun de deux groupes, déduite ici de l'ordination des points espèces sur le premier axe (tabl. V), sont comparables à celles établies par DURAND (1971), à l'exception près de *Sarotherodon aureus* qui semblait précédemment plus caractéristique des hautes eaux que de la décrue et des basses eaux. Il semble donc qu'une organisation générale des dévalaisons existe et ait persisté après les bouleversements causés, tout à la fois sur les populations ichtyologiques et les conditions mésologiques de l'ensemble fluvio-lacustre, par les crues exceptionnellement faibles de 1972-73 et 1973-74.

TABLEAU V

Ordination des espèces selon l'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances des données codées en quatre classes équiprobables

Ordering of the species according to factorial axis 1 of the correspondence analysis made on the data coded into four equiprobable classes

BASSES EAUX				HAUTES EAUX			
BAB	— 413	TZI	— 157	AUC	31	SME	220
SNI	— 367	CSP	— 156	ANU	167	HET	224
SMY	— 321	TNI	— 150	MRU	152	PBI	240
SIL	— 300	SCL	— 110	LSE	173	MGY	257
PET	— 248	TAU	— 992	DRO	181	ADE	279
SSG	— 229	SBA	— 87	PIS	182	ABA	282
BNI	— 223	TGA	— 87	CIC	121	HYP	290
CTE	— 219			SCH	216	DBR	312
						HBR	404

— A l'échelle inter-annuelle, il semble que l'importance de la crue, plus que les séquelles de la

sécheresse, soit responsable de la composition des peuplements de dévalaison.

Les modalités de ces deux types d'évolution inter- et intra-annuelle suggérées par cette première approche seront détaillées ultérieurement dans deux notes distinctes.

TABLEAU VI

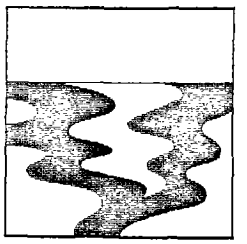
Liste des noms d'espèces avec leurs codes et abréviations utilisés dans les figures
List of the names of the species with their codes and abbreviations used in the figures

CODE	SIGLE	NOM D'ESPÈCES
1	XNI	*Xenomystus nigri*
2	HET	*Heterotis niloticus*
3	HYP	*Hyperopisus bebe*
4	MHA	*Mormyrus hassel quisti*
5	MRU	*Mormyrus rume*
6	MDE	*Mormyrops deliciosus*
9	BNI	*Brienomyrus niger*
11	MCY	*Marcusenius cyprinoides*
12	PBO	*Petrocephalus bovei*
13	PBA	*Petrocephalus bane*
14	PIS	*Pollimyrus isidori*
15	GYM	*Gymnarchus niloticus*
19	HBR	*Hydrocynus brevis*
21	ADE	*Alestes dentex*
22	ABA	*Alestes baremoze*
23	AMA	*Alestes macrolepidotus*
25	ANU	*Alestes nurse*
26	MAC	*Micralestes acutidens*
28	ICH	*Ichthyborus besse*
29	CIC	*Citharinus citharus*
33	DRO	*Distichodus rostratus*
34	DBR	*Distichodus brevipinnis*
37	LSE	*Labeo senegalensis*
38	LCO	*Labeo coubie*
39	BAR	*Barilius niloticus*
41	BBA	*Bagrus bayad*
42	CAU	*Chrysichthys auratus*
44	ABI	*Auchenoglanis biscutatus*
45	AOC	*Auchenoglanis occidentalis*
46	CAN	*Clarias anguillaris*
47	CLA	*Clarias lazera*
48	CAL	*Clarias albipunctatus*
49		*Heterobranchus* spp
50	SCH	*Schilbe uranoscopus*
51	SMY	*Schilbe mystus*
52	ENI	*Eutropius niloticus*
53	SIL	*Siluranodon auritus*
55	SBA	*Brachysydodontis batensoda*
56	SME	*Hemisynodontis membranaceus*
57	SCL	*Synodontis clarias*
60	SNI	*Synodontis nigrita*
66	SSG	*Synodontis schall-gambiensis*
67	MAL	*Malapterurus electricus*
68	LAT	*Lates niloticus*
70	TNI	*Sarotherodon niloticus*
71	TAU	*Sarotherodon aureus*
72	TGA	*Sarotherodon galilaeus*
73	TZI	*Tilapia zillii*
75	CMU	*Clenopoma muriei*
76	CPE	*Clenopoma petherici*
79	PSE	*Polypterus senegalus*
80	PBI	*Polypterus bichir*
82	PAN	*Protopterus annectens*
83	AND	*Alestes nurse-dageti*
84	TSP	*Tilapia et Sarotherodon* spp
85	CSP	*Clarias* spp
86	PET	*Petrocephalus* spp
92	BAB	*Barbus* spp
93	MOC	*Mochocus brevis*
94	EPI	*Epiplatys* spp
96	—	*Mochocus niloticus*
97	—	*Aplocheilichtys* spp
98	—	*Aplocheilichtys gambiensis*
99	—	*Hydrocynus* spp

Regroupements

25	ANU	*Alestes nurse*
44	AUC	*Auchenoglanis* spp
75	CTE	*Clenopoma* spp
86	PET	*Petrocephalus* spp
85	CSP	*Clarias* spp

Manuscril reçu au service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M. le 14 mai 1982



Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun

7.2 - *Comportement et rythmes d'activité des principales espèces*

Vincent Bénech (1) et Jacques Quensière (1)

Résumé

L'El Beïd draine vers le lac Tchad une partie importante des eaux du Grand Yaéré, plaine d'inondation du Logone dans le Nord Cameroun (fig. 1). Les jeunes poissons qui ont effectué leur première croissance dans la plaine empruntent l'El Beïd pour gagner un milieu permanent.

Ces dévalaisons de poissons ont été régulièrement échantillonnées entre 1974 et 1979 selon un protocole déjà exposé (Bénech, Quensière, 1982). L'échantillonnage permet de mettre en évidence trois types d'organisation du peuplement de dévalaison correspondant à trois échelles de temps: saisonnière, lunaire et nycthémérale.

*L'organisation saisonnière se résume en une série de migrations spécifiques plus ou moins chevauchantes, regroupées en deux vagues distinctes. La seconde vague pouvant se confondre partiellement avec la première lorsque les crues du Logone sont de faible importance (fig. 3). La structure saisonnière de dévalaison est rapprochée des mécanismes de l'inondation exposés dans l'étude hydrologique du Yaéré (*Bénech, Quensière, Vidy, *1982).*

Les organisations nycthémérale et lunaire sont étudiées tant au niveau du peuplement global qu'au niveau spécifique. L'influence lunaire est plus facilement perçue au niveau global (fig. 7 et 8) qu'au niveau spécifique (fig. 9 et 10). L'influence nycthémérale apparaît clairement aux deux niveaux (fig. 11 et 13). On distingue quatre groupes d'espèces en fonction de leurs rythmes d'activité nycthémérale: les espèces diurnes, nocturnes, crépusculaires, crépusculaires et nocturnes. Il semble que, contrairement aux deux autres échelles de temps, la lunaison n'affecte pas toutes les espèces.

Les interactions entre les différentes structures temporelles sont également étudiées. On note des changements du rythme nycthéméral et du rythme lunaire selon la phase hydrologique considérée (fig. 14). Le rythme nycthéméral semble modifié en fonction des phases lunaires (fig. 16) ; cet effet n'est pas évident comme celui résultant de l'hydrologie.

Mots-clés : Afrique — Bassin tchadien — Poissons — Plaines inondées — Migrations — Rythme d'activité — Influences lunaires — Rythme nycthéméral.

Abstract

Fish migrations towards Lake Chad during the fall of the northern Cameroons food plain. II — Behaviour and rhythms of activity in the main species

The El Beid river drains towards Lake Chad an important part of water from the "Yaéré" which is the floodplain of the Logone river in the Northern Cameroons (fig. 1). The young fishes which have achieved their first growth in the plain use El Beid to join a permanent water area.

*These downstream fish migrations were subject to regular samplings from 1974 to 1979 according to a method already presented (*Bénech, Quensière, *1982). This sampling makes it possible to reveal three types of organization concerning the downstream fish community, they correspond to three time scales: seasonal, lunar and diurnal.*

---

(1) *Chargé de recherche à l'O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.*

Rev. Hydrobiol. trop. 16 (1) : 79-101 (1983).

*The seasonal organization amounts to a series of more or less overlapping specific migrations which are grouped into two different waves. The second wave can be partially assimilated with the first one when the Logone floods are low (fig. 3). This downstream seasonal organization can be related to the flooding mechanisms which are presented in the hydrological study about the Yaéré (*BÉNECH, QUENSIÈRE, VIDY, *1982).*

The diel and lunar organizations are studied both at the level of the whole fish community and at the specific level. The lunar influence is more easily observed at the global level (fig. 7 and 8) than at the specific level (fig. 9 and 10). The diel influence appears clearly at both levels (fig. 11 and 13). Four groups of species can be distinguished according to their rhythms of diel activity: the diurnal species, the nocturnal species, the crepuscular species, both crepuscular and nocturnal species. It seems that unlike the other time scales, lunar influence does not affect all the species.

The interactions between the different temporal structures are also studied. Changes in the diel rythm and in the lunar rythm are observed in relation to hydrological period under consideration (fig. 14). The diel rythm seems to be modified in relation to moon phases (fig. 16); this effect is not obvious like that owing to hydrology.

KEY WORDS : Africa — Lake Chad basin — Fish — Flood plains — Migrations — Activity patterns — Moon phases — Circadian rythms.

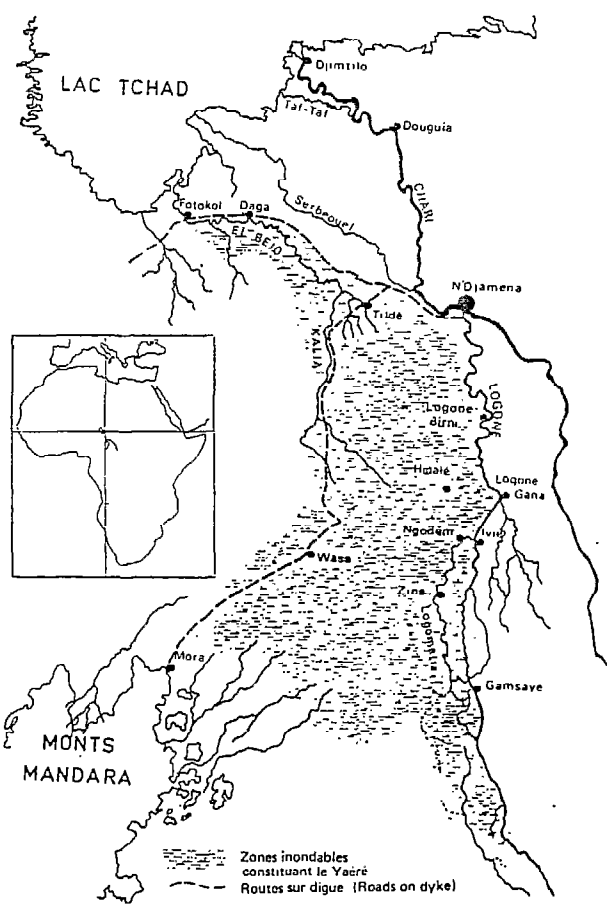


FIG. 1. — Carte de situation du Yaéré et de l'El Beïd.
Situation of the Yaéré and the El Beid. Floodplain or "Yaéré" is hachured.

INTRODUCTION

Après avoir présenté, dans deux précédentes notes, la description du milieu et son hydrologie (BÉNECH, QUENSIÈRE, VIDY, 1982), la méthodologie d'échantillonnage et les résultats généraux auxquels elle permet d'accéder (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982), nous abordons ici l'étude de la structure temporelle intra-annuelle des migrations de poissons dans l'El Beïd. Nous nous appuierons sur les observations de DURAND (1970, 1971) qui montrent ou suggèrent l'influence de la saison, de la lunaison et du nycthémère sur la structuration de ces dévalaisons. Pour décrire ces structures, nous utiliserons les propriétés de répétitivité et de continuité du protocole d'échantillonnage demeuré constant pendant toute la durée de l'étude. Nous évoquerons ensuite les interactions entre ces diverses influences.

7.2.1. VARIATION D'ABONDANCE ET TENDANCE SAISONNIÈRE

L'étude des courbes de capture suggère que la plupart des dévalaisons spécifiques se produisent de façon groupée. Les *Hyperopisus bebe*, par exemple, sont principalement capturés lors du maximum de crue. Cependant, la mise en évidence et la comparaison des déplacements spécifiques saisonniers sont malaisées à partir des données brutes car la variabilité des captures, liée aux aléas de l'échantillonnage et à d'autres modalités du comportement du poisson, constitue un bruit de fond qui se superpose au phénomène saisonnier. Nous avons utilisé les propriétés de régularité et de répétitivité de l'échantillonnage pour effectuer un lissage par la méthode des moyennes

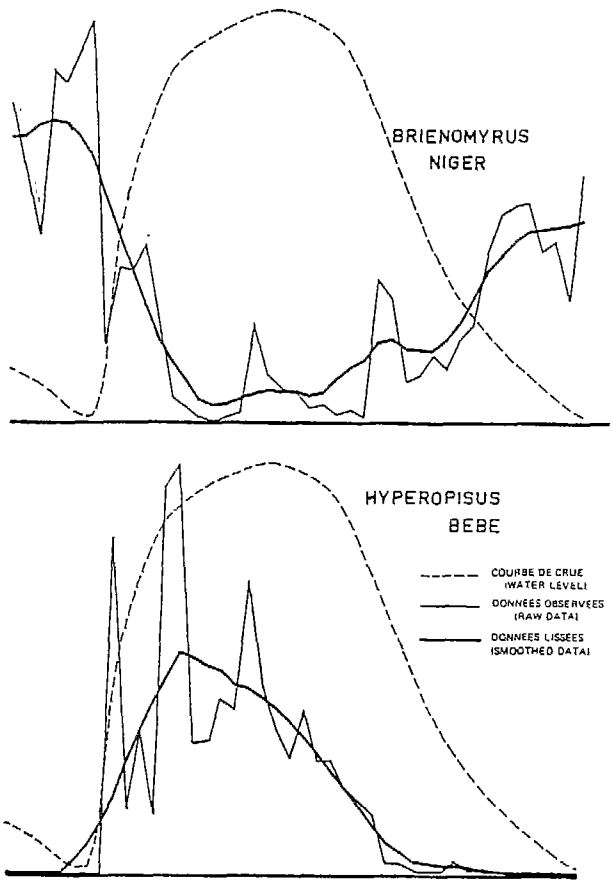


Fig. 2. — Profils saisonniers types (voir explications § 1 dans le texte).

Typical seasonal profiles (see explanations § 1).

mobiles ; on schématise ainsi la variation saisonnière d'abondance de chaque espèce au cours du cycle hydrologique (fig. 2).

7.2.1.1. Les tendances saisonnières

Les courbes de capture spécifiques ainsi lissées se répartissent en deux types de profils (fig. 3) :

— Le premier, caractérisé par des modes précoces et bien marqués, regroupe les courbes spécifiques à tendance unimodale *(Alestes baremoze, Hyperopisus bebe)* avec, certaines années, un second mode rapproché *(Alestes dentex, Distichodus rostratus, Alestes nurse)*.

En dehors de ces pics d'abondance, les espèces sont rares, voire absentes des relevés. *Mormyrus rume* fait exception avec un second mode plus ou moins accentué selon les années, lors de l'étiage.

— Le second groupe comprend des courbes spécifiques à tendance unimodale moins marquée. On observe généralement un mode principal lors de la période de décrue, souvent accompagné de modes secondaires soit au tout début des observations, à la montée des eaux (*Petrocephalus* spp.), soit à l'étiage *(Brachysynodontis batensoda)*. En dehors de ces périodes d'abondance maximale les espèces de ce second groupe sont rarement absentes des relevés.

Qu'elles soient de l'un ou l'autre type, les courbes de tendance saisonnière montrent le regroupement des individus d'une même espèce en une ou plusieurs vagues successives de dévalaisons. Nous avons tenté de préciser la stabilité et le déterminisme de ces déplacements en masse — que l'on a coutume d'appeler « migration » — en étudiant d'une part les affinités entre profils spécifiques saisonniers et, d'autre part, les relations probables entre ces profils et les descripteurs environnementaux dont la description détaillée figure dans une précédente note (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

7.2.1.2. Affinités inter-spécifiques d'après les profils saisonniers

La recherche des affinités entre profils spécifiques (tendances saisonnières) a été réalisée par une classification hiérarchique indicée calculée de façon ascendante à partir de la distance du χ^2 et du critère de maximisation du moment centré d'ordre deux (Jambu et Lebeaux, 1978). Ce traitement a été effectué sur le tableau des données recueillies entre 1975 et 1978, lissées année par année, et exprimées en pourcentages afin d'éliminer un éventuel effet de taille. Les données recueillies au cours de la campagne 1974-75 n'ont pas été prises en considération parce que la proximité de la période de sécheresse pouvait altérer cette année-là le comportement habituel des espèces (Bénech, Quensière, 1982). La hiérarchie ainsi obtenue met en évidence deux ensembles fortement disjoints correspondant aux deux types de courbes précédemment décrits (fig. 4) :

— Le premier ensemble (nœud 37) comprend les espèces abondantes de l'étiage de l'El Beïd à l'étale de hautes eaux : *Alestes baremoze, Alestes dentex, A. nurse, Marcusenius cyprinoïdes, Mormyrus rume, Pollimyrus isidori, Distichodus rostratus, Labeo senegalensis.*

— Le second ensemble (nœud 38) regroupe les espèces abondantes de la décrue à l'étiage : *Schilbe mystus, Barbus* spp. *Sarotherodon niloticus, S. galilaeus, S. aureus, Tilapia zillii, Siluranodon auritus, Brachysynodontis batensoda, Brienomyrus niger, Petrocephalus* spp., *Clarias* spp.

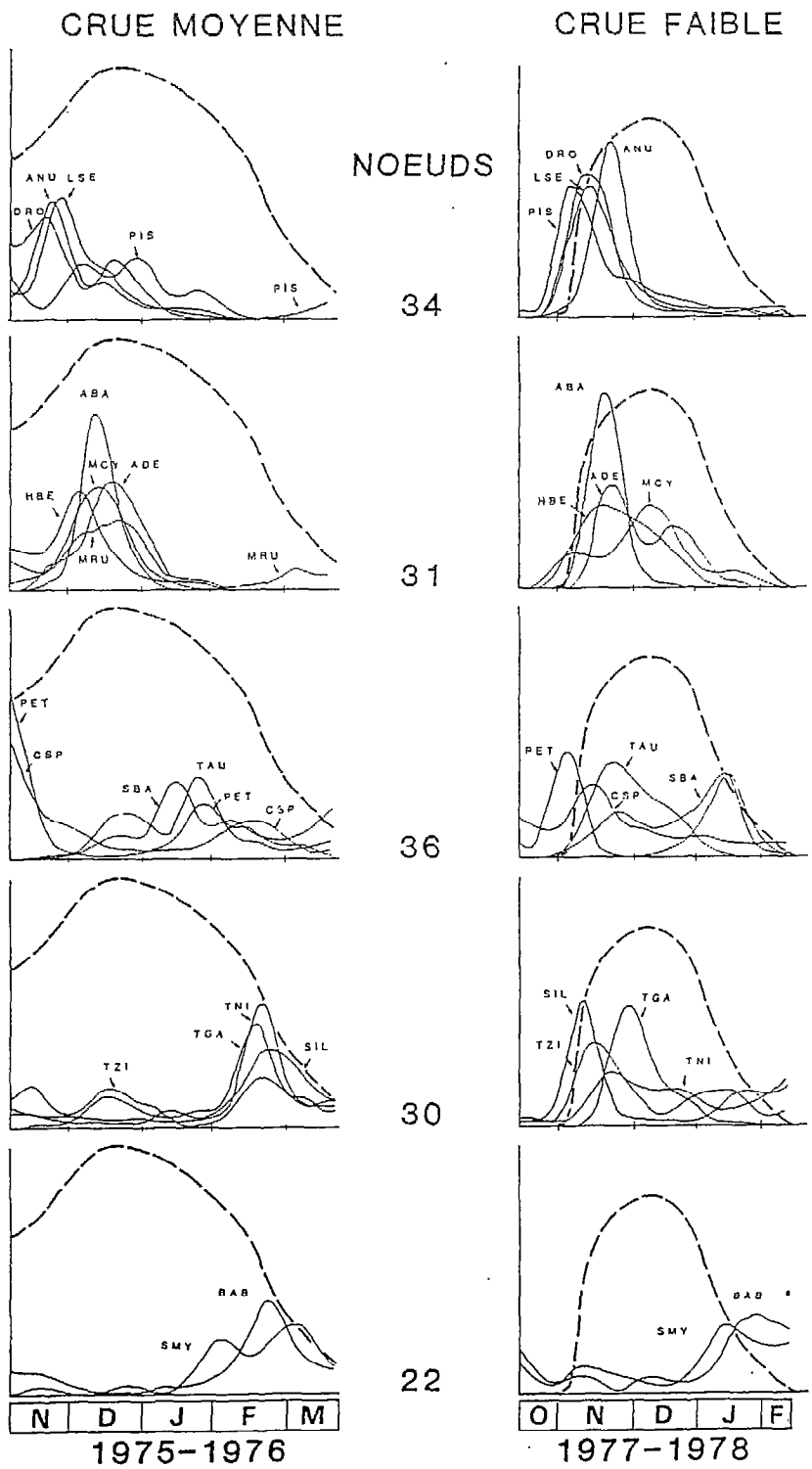


FIG. 3. — Profils saisonniers lissés regroupés en fonction des résultats de la classification hiérarchique (cf. fig. 4) pour deux crues dissemblables.

Smoothed seasonal profiles concerning two different floods, grouped according to the results of the hierarchical ascending classification (fig. 4).

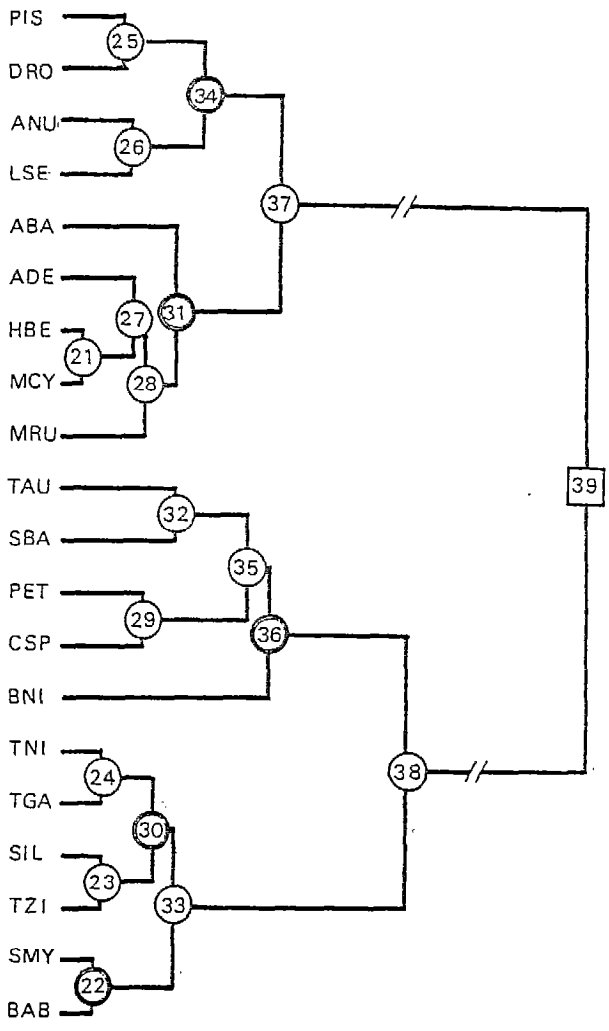


FIG. 4. — Classification hiérarchique ascendante des espèces en fonction de leurs profils saisonniers (cf. fig. 3). Abréviations, tabl. VII.

Hierarchical ascending classification of the species in relation to their seasonal profiles (Fig. 3). Abbreviations, tabl. VII.

Chacun de ces ensembles se décompose à son tour en deux sous-ensembles, respectivement les nœuds 31 et 34 et les nœuds 33 et 36, avec une plus grande homogénéité des profils spécifiques du premier ensemble (nœud 37) que du second (nœud 38), comme l'indiquent les indices respectifs (ou diamètres) des nœuds.

7.2.1.3. Relations entre migrations et caractéristiques environnementales

Pour faire apparaître les liaisons pouvant exister entre les tendances spécifiques saisonnières et l'évolution des caractéristiques environnementales, nous avons réalisé un tableau de contingence croisant les modalités des descripteurs physico-chimiques et hydrologiques observés avec les abondances spécifiques. Pour ce faire, chaque descripteur du milieu (hauteur d'eau à Daga, conductivité, transparence, débit, température moyenne et écart journalier de température) a été décomposé pour chaque année en cinq classes ou modalités équiprobables. Les fréquences spécifiques lissées ont été fragmentées en trois classes équiprobables ; la première correspond à l'absence ou à une faible présence, la seconde à une abondance moyenne et la troisième à une forte abondance pour l'espèce et l'année considérées.

Les résultats de cette analyse indiquent qu'un très important pourcentage d'inertie est restitué par les deux premiers axes ($\lambda 1 = 0{,}23317$; 58,83 % d'inertie et $\lambda 2 = 0{,}08119$; 20,48 % d'inertie) fortement structurés par les descripteurs hydrologiques. La conductivité et la température ont des contributions négligeables à ces axes (la température n'intervient pas du tout dans la définition du premier axe). Ce ne sont pas des variables structurantes des groupements décrits par l'analyse.

Le premier axe oppose les forts débits et les fortes hauteurs d'eau (coordonnées positives), aux faibles débits et aux faibles hauteurs d'eau (coordonnées négatives), et suffit à décrire les affinités des espèces vis-à-vis des conditions hydrologiques. Les espèces les plus fortement corrélées à cet axe sont celles du nœud 37 de la classification hiérarchique (tabl. I et fig. 4), ainsi que trois espèces qui appartiennent au nœud 38. Toutes ces espèces sont corrélées par leurs classes 1 (absence ou rareté) et par leurs classes 3 (fortes abondances). Les autres espèces, soit la totalité du nœud 36 et trois espèces du nœud 33 sont beaucoup plus faiblement corrélées à l'axe 1.

Cette analyse suggère donc 1) une forte dépendance des migrations des espèces du nœud 37 avec le pic de crue de l'El Beïd, 2) une forte dépendance des *Barbus* spp., *Schilbe mystus* et *Siluranodon auritus* vis-à-vis des basses eaux, ainsi que 3) une certaine indifférence des autres espèces vis-à-vis de l'évolution des facteurs hydrologiques, du moins tels qu'ils sont décrits dans l'analyse.

7.2.1.4. Discussion

En ce qui concerne les espèces du nœud 37 les conclusions de cette analyse sont parfaitement confirmées par un retour aux données et la comparaison des tendances spécifiques saisonnières avec la courbe de crue de l'El Beïd (fig. 3). On observe, quelle que soit l'année, une concordance entre la

TABLEAU I

Analyse factorielle des correspondances du tableau de contingence croisant les classes d'abondance spécifique avec les caractéristiques mésologiques de l'El Beïd.

Coordonnées (Coord) sur le premier axe pour les classes d'abondance (modalités) les mieux corrélées à cet axe (Correl).

Correspondence analysis on the contingency table relating specific classes of abundance with the hydrology and physical water characteristics of the El Beid river.

Coordinates (Coord) on the axis 1 of classes of abundance (modalities) the best correlated with this axis (Correl).

		Modalité 1 (absence ou rareté de l'espèce)		Modalité 3 (abondance de l'espèce)	
	Espèce	Correl	Coord	Correl	Coord
Nœud 37 (cf. fig. 4)	HBE	862	— 853	819	755
	MRU	761	— 558	681	593
	MCY	836	— 844	868	754
	PIS	883	— 839	792	709
	ADE	932	— 680	895	788
	ABA	818	— 519	827	878
	ANU	704	— 481	826	784
	DRO	942	— 651	699	603
	LSE	752	— 677	572	420
Nœud 38	SIL	817	621	711	— 667
	SCH	777	510	883	— 774
	BAB	861	673	852	— 826

période des hautes eaux et les migrations des espèces des nœuds 31 et 34. Les espèces du nœud 34 ayant tendance à migrer vers la fin de la période de crue et celles du nœud 31 lors de l'étale des hautes eaux et le début de la décrue. Ces espèces évoluent donc dans le Yaéré à la même vitesse que le flot de débordement. Elles suivent le réseau de drains par où il s'écoule, ou du moins s'en écartent peu. Ces espèces qui affectionnent les eaux relativement claires, faiblement conductrices et bien oxygénées qui s'écoulent par les drains, sont caractéristiques des peuplements de grand lac Tchad.

En ce qui concerne les espèces des nœuds 33 et 36, on observe (fig. 3) les années de crue moyenne, des migrations nettement plus tardives. Les modes d'abondance des espèces du nœud 36 correspondent à la phase de décrue et celles du nœud 33 à la fin de la décrue et au début de l'étiage. Cependant, étant donné la correspondance entre l'accroissement des fréquences de capture des espèces du nœud 36 et surtout de celles du nœud 33 avec les basses eaux et l'étiage, on peut s'interroger sur la réalité des migrations de ces espèces. De telles courbes pourraient également résulter d'un accroissement de la vulnérabilité d'un peuplement résiduel dans un milieu en cours d'assèchement. Les observations effectuées lors de crues faibles permettent de lever cette ambiguité. On constate ces années-là un déplacement de la majorité des modes de capture des espèces du nœud 38 ; elles apparaissent en même temps que les espèces du nœud 37, lors du maximum de la crue. Il ne peut donc s'agir de captures effectuées au dépens d'un peuplement résiduel. Il faut noter cependant la différence de comportement apparent de quatre espèces du nœud 38 en 1977-78 : *S. myslus*, *Barbus* spp., *B. balensoda* et *Petrocephalus* spp.

Schilbe myslus et *Barbus* spp. présentent un seul pic d'abondance, mais à l'étiage. Il pourrait donc s'agir d'espèces réellement non migratrices. Il est possible que l'abondance de *Barbus* spp. soit en partie dûe à un biais d'échantillonnage car ces espèces ne sont capturées au boulou que dans le lit mineur de l'El Beïd. Une ambiguïté subsiste donc sur la réalité des migrations des espèces de ce genre, encore assez mal connues parce que mal définies d'un point de vue systématique. WHITEHEAD (1959) considère *Schilbe myslus* comme une espèce migratrice. De nombreuses observations effectuées en différents points de l'ensemble fluvio-lacustre tchadien permettent de penser

qu'elle y est également migratrice, bien qu'elle ne se déplace dans l'El Beïd qu'en début de crue et/ou lors de l'installation de l'étiage, comme DURAND (1971) l'avait déjà remarqué.

La présence tardive de *Schilbe mystus* et *Barbus* spp. explicite les positions de leurs projections sur l'axe 1 (tabl. I). Ce sont les seules espèces dont l'abondance est toujours en relation avec l'étiage.

Brachysynodontis batensoda et *Petrocephalus* spp. présentent en 1977-78 un second pic à l'étiage qui peut s'expliquer par un étalement de leur migration, lié à leur abondance cette année-là : 16 438 individus capturés pour *Petrocephalus* spp. et 10 678 pour *B. batensoda*, soit quatre à cinq fois plus que les années précédentes.

Des pêches au poison effectuées en juin 1976 en amont de la Kalia et dans des mares du Yaéré indiquent un peuplement résiduel à base essentiellement de *B. niger* et *Clarias* spp., secondairement de *T. zillii* et *S. auritus* (fig. 5-B). Par ailleurs, les années où les observations ont démarré en tout début de crue (1975-76 et 1977-78), on note une certaine abondance des espèces du nœud 36 (*Clarias* spp., *Petrocephalus* spp.), mais surtout du nœud 33 (*S. auritus*, *T. zillii*, *Barbus* spp.). Ce sont donc les espèces du nœud 38 qui constituent l'essentiel du peuplement résiduel du Yaéré à la saison sèche.

Dans d'autres stations d'observation du bassin tchadien, les espèces constituant le nœud 36 sont habituellement rencontrées dans des milieux palustres. Les espèces du nœud 33, bien que moins rustiques que les précédentes, peuvent prospérer dans des milieux comparables, sans toutefois se maintenir si les conditions d'oxygénation ou de

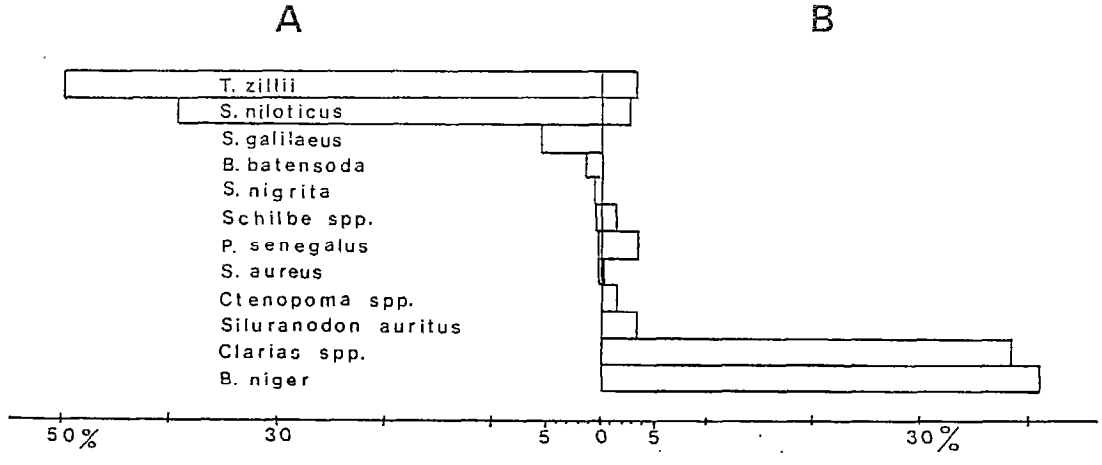


FIG. 5. — Abondance des espèces constituant le peuplement résiduel : A — dans les mares du lit mineur de l'El Beïd ; B — dans les mares résiduelles du Yaéré.

Abundance of the species representing the residual population : A — of the ponds in the low flow channel of the El Beid ; B — of the residual ponds of the Yaéré.

turbidité deviennent particulièrement mauvaises. On trouve généralement peu d'espèces de ce groupe dans les mares du Yaéré ; on les rencontre dans les mares résiduelles de l'El Beïd où elles se laissent piéger par la décrue (fig. 5-A).

En conclusion les espèces du nœud 38 effectuent, pour une part de leur population au moins, des migrations catadromes comparables à celles du nœud 37, bien qu'une partie de ces populations soit susceptible de se maintenir sur place.

Pour les crues moyennes, le décalage dans le temps des deux groupes ne s'explique simplement que par une différence de comportement. Les espèces du nœud 38 colonisant les plaines latérales qui ne se vident que lorsque le flot de crue s'est écoulé par les drains ; le groupe 37, au contraire, traversant plus ou moins directement le Yaéré en empruntant le réseau de drainage.

Les années de crue faible les plaines latérales ne sont pas inondées et les espèces du nœud 38 sont contraintes de dévaler avec celles du nœud 37.

7.2.2. RYTHMES LUNAIRES

Les tendances saisonnières spécifiques étant définies, il est possible d'analyser les résidus ou différences entre valeurs lissées et valeurs observées afin de définir s'ils comportent une composante systématique ou si, au contraire, ils ne reflètent que les hasards de l'échantillonnage. L'analyse de la variabilité systématique des résidus est habituellement menée à l'aide de méthodes statistiques adaptées : corrélogrammes, périodogrammes, etc. L'application de telles méthodes nécessite de longues séries dont nous ne disposons pas ici du fait de la brièveté de la durée de mise en eau de l'El Beïd. Brièveté encore accrue par les phénomènes migratoires puisque seule la période de migration de chaque espèce permet la mise en évidence d'une éventuelle variabilité systématique. Faute de pouvoir mener une étude statistique rigoureuse, nous chercherons des éléments de discussion sur les rythmes lunaires.

Une périodicité d'abondance des captures associée au mois lunaire a déjà été observée chez des poissons en migration (DAGET, 1957 ; BLACHE et GOOSEN, 1954) et DURAND (1971) a pressenti le même phénomène au cours de ses premières études des pêcheries de l'El Beïd. Une activité accrue semble favoriser la capture des poissons par les engins de pêche passifs utilisés. Elle peut correspondre à un rythme biologique qui module de façon très générale la vitalité du poisson. La succession des couches otolithiques révèle en effet une périodicité métabolique cyclique du même type (PANELLA, 1973).

7.2.2.1. Le peuplement de dévalaison et le rythme lunaire

Après extraction de la tendance saisonnière, les résidus — recalés et positifs — sont débarrassés du bruit de fond par un filtrage des hautes fréquences. On optimise ainsi, en valeur relative, la mise en évidence des variations de périodicité lunaire comme le montre le spectre des périodes filtrées (fig. 6). Chaque série de données annuelles ainsi transformées est traitée par l'AFC.

TABLEAU II

Analyse factorielle sur les résidus lissés. Inertie expliquée par les axes 1 et 2 (en %).

Correspondence analysis made on the smoothed residues. Inertia explained by axes 1 and 2 (in terms of %).

	AXE 1	AXE 2	TOTAL
1974-75.....	46.97	27.58	74.55
1975-76.....	37.49	23.99	61.48
1976-77.....	39.52	24.96	64.48
1977-78.....	52.40	22.40	74.80

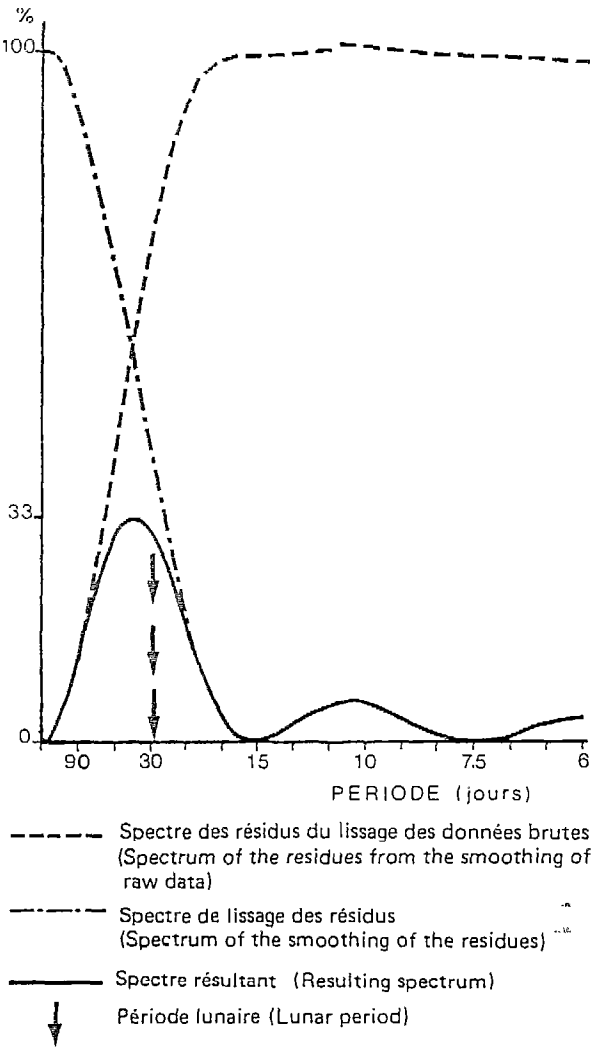


FIG. 6. — *Spectres des périodes filtrées.*
Spectrum of filtered periods.

Pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage, une opposition entre phases lunaires se traduit sur les deux premiers axes qui, selon les années, rendent compte de 61 % à 75 % de l'inertie totale.

Sur les plans de projection (fig. 7 a et 8 a), on observe une opposition entre les prélèvements de pleine lune et ceux de nouvelle lune, mais la réponse globale du peuplement aux phases lunaires apparaît plus clairement sur les graphiques retraçant l'évolution dans le temps des coordonnées factorielles des points observation (fig. 7 b et 8 b). Le premier axe restitue toujours l'opposition entre phases lunaires au cours de la montée des eaux. C'est pour cette phase hydrologique que le phénomène est le plus marqué.

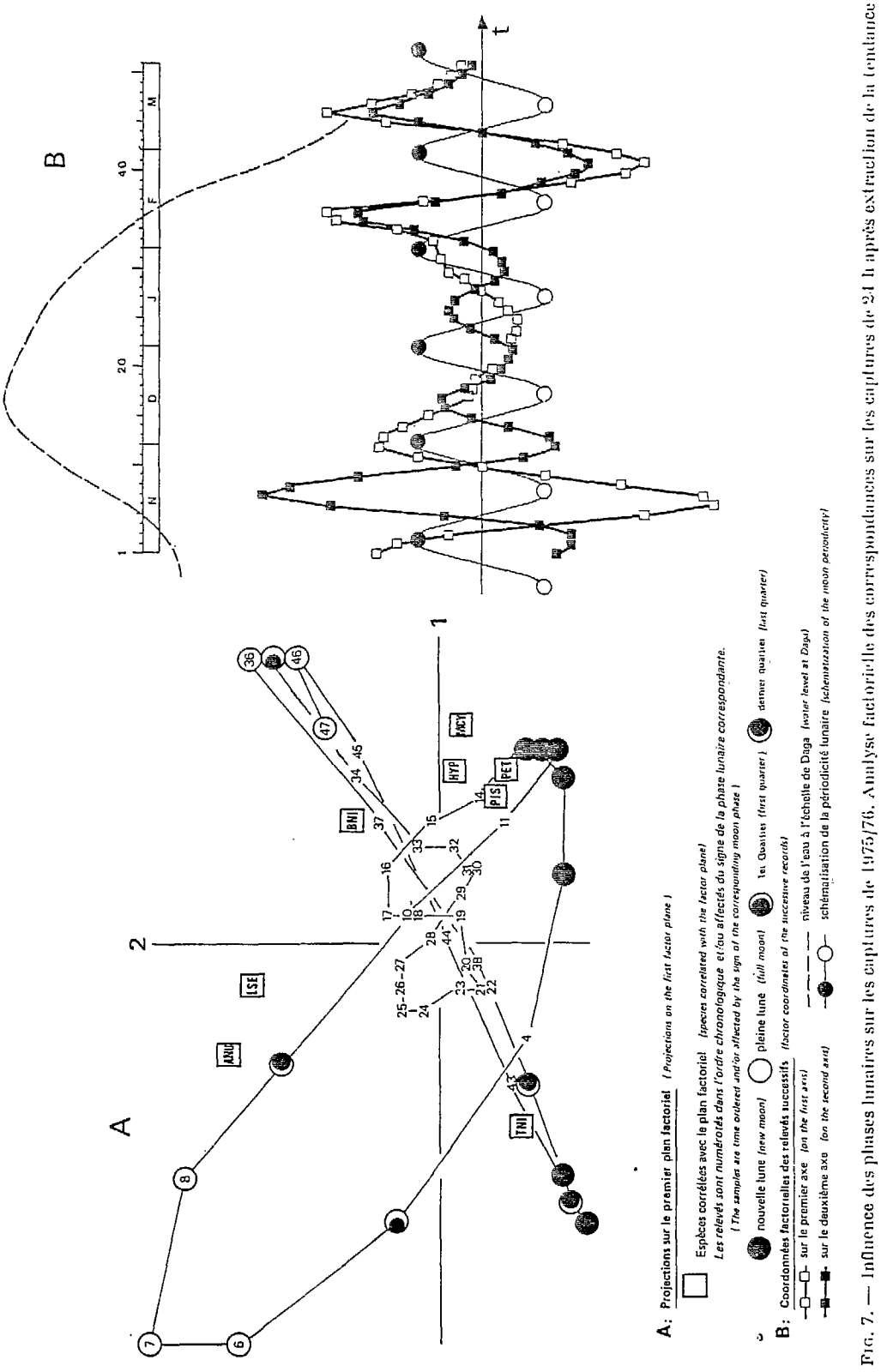


FIG. 7. — Influence des phases lunaires sur les captures de 1975/76. Analyse factorielle des correspondances sur les captures de 24 h après extraction de la tendance saisonnière (cf. § 21).

Moon influence on the catches of the 1975-76 period. Correspondence analysis on the diel catches after extraction of the seasonal trend (cf. § 21).

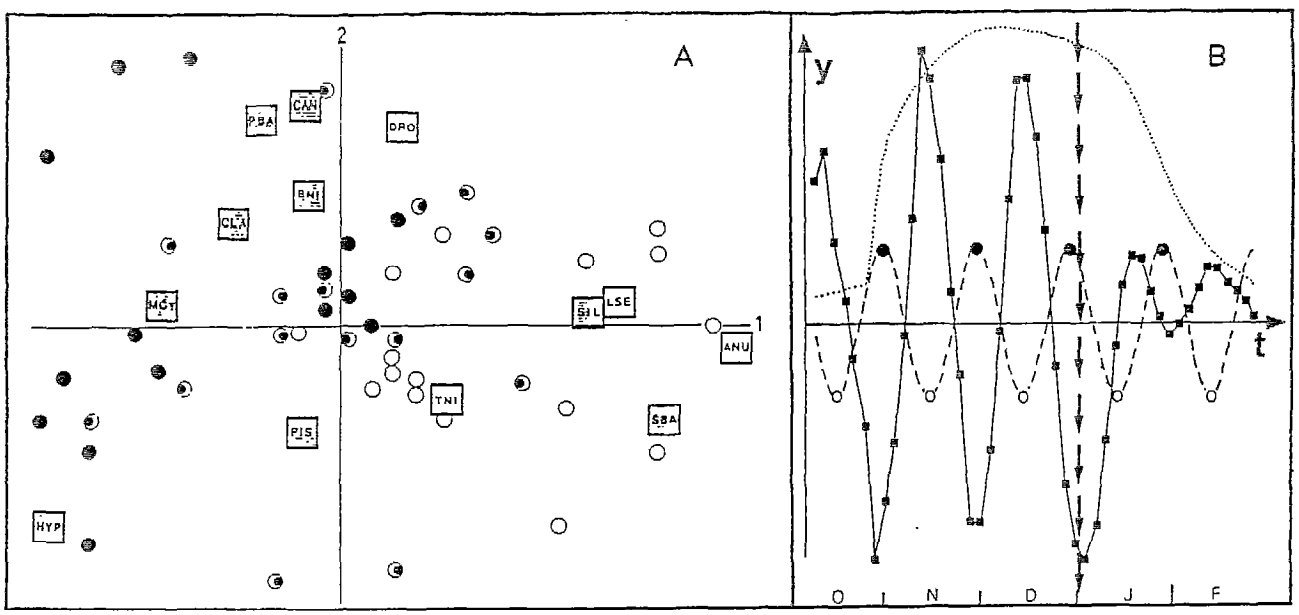


FIG. 8. — Influence des phases lunaires sur les captures de 1978/79. Analyse factorielle des correspondances sur les captures de 24 h après extraction de la tendance saisonnière (cf. § 21) : A — Projections sur le premier plan factoriel. Chaque point prélèvement est représenté par le signe de la phase lunaire correspondante (● *nouvelle lune* ; ○ *pleine lune*. Seules les *espèces contribuant le plus* à l'un des axes sont indiquées (cf. abréviations des noms d'espèces, tabl. VII). Les carrés hachurés indiquent les espèces nocturnes, les carrés semi-hachurés les espèces crépusculaires, les carrés blancs les espèces diurnes. B — Coordonnées des prélèvements successifs sur l'axe 1 (■) et comparaison avec l'alternance des phases lunaires (●- - - ○ - - - ●) et les phases hydrologiques (.....). Les flèches indiquent la date de perturbation du rythme nycthéméral.

Moon influence on the catches of the 1978/79 period. Correspondence analysis on the diel catches after extraction of the seasonal trend (cf. § 21) : A — Projection on the first factor plane. Each sample is mentioned by the closest moon phase (cf. fig. 7). Only the species bringing the greatest contribution to one of the axes are mentioned. Abbreviations, tabl. VII. The shaded squares show the nocturnal species, the half-shaded squares the crepuscular species and the white squares the diurnal species. B — Coordinates of the successive samples on axis 1 (■) and comparison with lunar periodicity (○ - - ● - - - ●) and water level. Arrows indicate the date of the disturbance of diurnal activity.

Au moment de la décrue, le synchronisme entre phases lunaires et coordonnées factorielles sur le premier axe est perturbé. Nous reviendrons ultérieurement sur ces changements dans l'étude des interactions entre cycles d'activité (§ 4-2). Le synchronisme entre les coordonnées factorielles et le cycle lunaire est très régulier sur l'axe 2 (fig. 7 b).

7.2.2.2. Abondances spécifiques et rythme lunaire

Nous pouvons faire une première vérification de ces tendances lunaires en revenant aux données de base (fig. 9). La comparaison de l'évolution chronologique des captures de *P. isidori* et de *A. nurse* montre effectivement une alternance des pics d'abondance de ces deux espèces en relation avec les phases lunaires, essentiellement pendant la crue et l'étale, au moment de l'abondance maximale de ces espèces. Une analyse de variance confirme l'influence des phases lunaires sur les captures par une valeur de F hautement significative bien que, dans le cadre de séries temporelles, il soit très délicat d'appliquer les statistiques usuelles qui supposent l'indépendance des observations.

	F observé	F au seuil de 1 %
Pollimyrus isidori.....	4.17	3.91
Alestes nurse.....	7.30	4.20

La comparaison des résultats des différentes analyses (fig. 7, 8 ; cf. § 2.1) montre certaines affinités spécifiques constantes pour une phase lunaire déterminée. C'est le cas de *A. nurse* pour la pleine lune et de *P. isidori* pour la nouvelle lune et le dernier quartier. Ces deux espèces présentent de fortes contributions aux axes. On rencontre également des espèces de contribution moindre, constamment liées à la même phase lunaire : *M. cyprinoïdes* pour la nouvelle lune, *B. batensoda* et *A. baremoze* pour la pleine lune. Les autres espèces présentent suivant les années des réactions contradictoires.

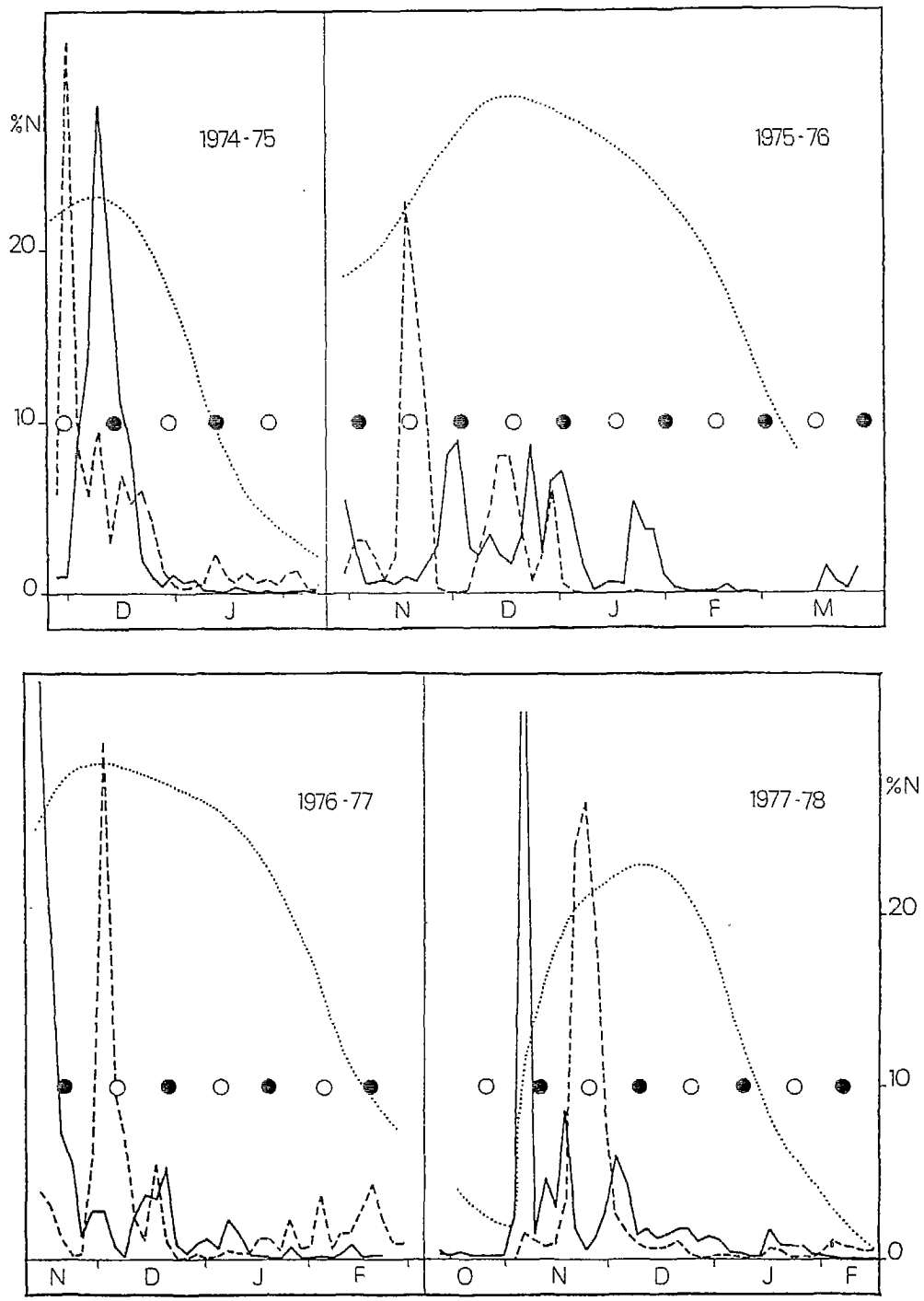


FIG. 9. — Répartition dans le temps des captures de *Pollimyrus isidori* (——) et *Alestes nurse* (— — — —). Les captures spécifiques sont exprimées, pour chaque année, en % du nombre total des captures de l'espèce.
..... niveau d'eau à l'échelle de Daga.
● nouvelle lune.
○ pleine lune.

Time distribution of the catches of Pollimyrus isidori (——) *and* Alestes nurse (— — — —). *The specific catches are expressed in terms of % of the whole catches of the species per year.*
..... *water level.*
● *new moon.*
○ *full moon.*

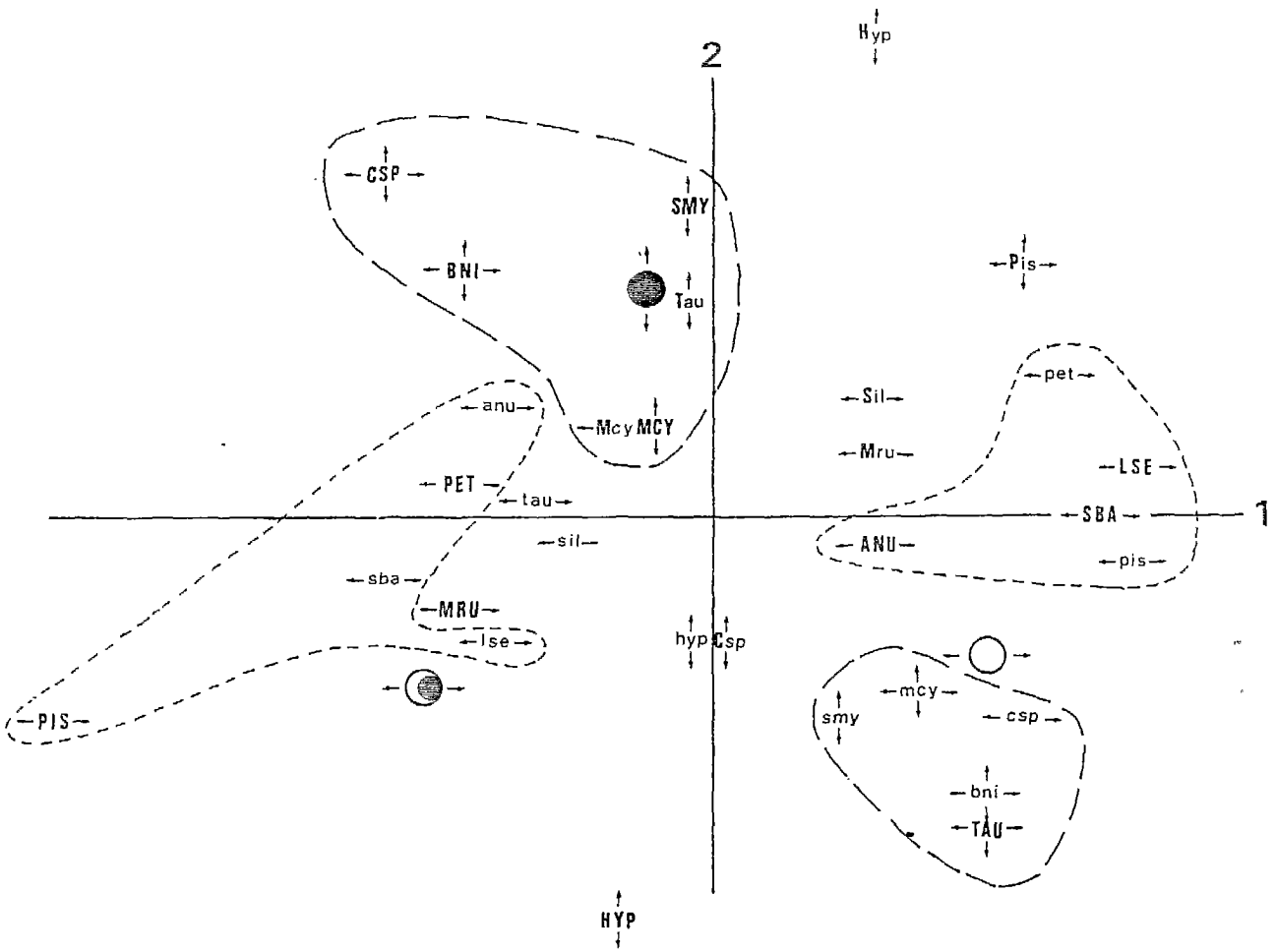


FIG. 10. — Analyse factorielle des correspondances d'un tableau de contingence croisant les résidus spécifiques recodés en trois classes et les phases lunaires (cf. § 22).
pis : classe 1 (minimums des captures).
PIS : classe 3 (pics des captures).
Abréviations des noms d'espèces, tabl. VII.
↑ ↓ : contribution importante à l'axe vertical.
←→ : contribution importante à l'axe horizontal.

Correspondence analysis of the contingency table which relates the moon phases with the residues coded into 3 classes (cf. § 22).
pis minimum of the catches.
PIS maximum of the catches.
←→ important contribution to the definition of axis 1.
↑ ↓ important contribution to the definition of axis 2.

Toutefois, il semblerait que *Labeo senegalensis* soit lié à la pleine lune et *Clarias* spp. à la nouvelle lune.

Afin de préciser l'influence lunaire au niveau spécifique, nous compléterons ces recherches par une analyse factorielle d'un tableau de contingence croisant les classes des résidus de chaque espèce avec les quatre phases lunaires. Pour chaque campagne, après extraction de la tendance saisonnière, les résidus subissent une translation pour être tous positifs, puis ils sont recodés en trois classes équiprobables. Les classes 1 correspondent aux minimums et les classes 3 aux pics des captures — l'absence de

lissage des résidus évite ici la discussion quant à l'amplification artificielle des corrélations entre données successives —.

La signification de chaque axe d'inertie est déterminée par les plus fortes contributions des phases lunaires (tabl. III) ; les points espèce sont considérés en fonction de leurs corrélations avec ces axes. Nous avons retenu ceux dont la corrélation est supérieure à la corrélation moyenne (fig. 10). Le premier axe (47 % d'inertie) oppose la pleine lune au dernier quartier. Le deuxième axe (31 % d'inertie) oppose la nouvelle lune aux deux phases qui caractérisent le premier axe.

La répartition des maxima et des minima des différentes espèces sur le plan factoriel permet de distinguer deux groupes :

— Le premier groupe comprend d'une part *Petrocephalus* spp. et *Pollimyrus isidori* dont les abondances maximales, proches du dernier quartier, s'opposent aux abondances minimales proches du premier quartier et de la pleine lune ; d'autre part, *Labeo senegalensis*, *Alestes nurse* et *Brachysynodontis batensoda* dont les abondances maximales et minimales sont réparties de façon inverse.

— Le deuxième groupe comprend *Clarias* spp., *Schilbe mystus*, *Brienomyrus niger*, et *Marcusenius cyprinoïdes*. Leurs abondances maximales jouxtent la nouvelle lune et leurs abondances minimales sont proches de la pleine lune. Ce deuxième groupe comprend également *Sarotherodon aureus* qui, à l'inverse, présente des abondances maximales pendant la pleine lune et est rare pendant la nouvelle lune et le dernier quartier.

Le comportement des autres espèces vis-à-vis des phases lunaires est beaucoup moins net ce qui se traduit dans l'analyse par une ségrégation peu tranchée des classes d'abondance sur le plan factoriel ou encore par une très mauvaise corrélation avec l'un ou l'autre des axes, voire des deux.

TABLEAU III

Contributions et corrélations des phases lunaires aux axes définis par l'analyse factorielle des correspondances (cf. fig. 10 du tableau de contingence décrit au § 22.

Contributions and correlations of the moon phases to the axes defined by the correspondence analysis made on the contingency table described in § 22 (cf. fig. 10).

PHASE LUNAIRE	1er AXE COR	1er AXE CTR	2e AXE COR	2e AXE CTR	3e AXE COR	3e AXE CTR
Pleine lune.....	623	360	232	200	145	177
Dernier quartier.	727	475	255	250	18	25
Nouvelle lune....	116	55	584	482	200	200
Premier quartier.	252	110	103	67	644	598

7.2.3. RYTHMES NYCTHÉMÉRAUX

7.2.3.1. Caractérisation des rythmes spécifiques

Une différence dans la composition des captures entre le jour et la nuit apparaît d'emblée sur le terrain. Les pêcheurs savent tirer parti de ces différences nycthémérales en concentrant leur effort de pêche quotidiennement aux heures les plus favorables à la capture des espèces qu'ils apprécient (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982). La mise en évidence des différents rythmes spécifiques peut être effectuée par regroupement des captures de chacune des douze périodes de deux heures de pêche qui composent un cycle d'observation. Pour chaque espèce la distribution des fréquences ainsi calculée a ensuite été transformée en distribution de pourcentage des captures totales pour l'espèce. On obtient alors un ensemble de profils spécifiques relatant la répartition moyenne des captures au cours du nycthémère pour les quatre années d'observation. L'ordination de ces profils par l'analyse factorielle des correspondances fait apparaître sur le premier plan (88 % de l'inertie du nuage) quatre groupes d'espèces selon leurs périodes d'activité au cours du nycthémère.

Le premier groupe, situé sur la figure 11 à l'extrémité gauche du premier axe, est constitué d'espèces diurnes. *Labeo senegalensis* en est l'exemple type ; son profil de capture se caractérise par :

— une grande rareté pendant la nuit ;

— une croissance rapide du pourcentage des captures dès la fin de la nuit. L'abondance est maximale dès le lever du jour ;

— une grande abondance relative tout le jour suivie d'une raréfaction brusque au crépuscule.

Les espèces du second groupe sont également diurnes mais à dominance crépusculaire comme le montre le profil des captures de *Polypterus senegalus*.

Le troisième groupe est constitué d'espèces surtout crépusculaires et nocturnes, rares en fin de nuit et dans la journée. Le type en est *Schilbe mystus*.

Le quatrième groupe comprend les espèces nocturnes. Le profil d'abondance de *Brienomyrus niger* illustre ce type de rythme d'activité partagé par la plupart des *Mormyridae*.

La démarche adoptée pour mettre en évidence les rythmes nycthéméraux des différentes espèces n'est pas licite d'un point de vue statistique. En effet, comme nous l'avions relevé dans la discussion du protocole d'échantillonnage (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982), la variabilité des captures d'une heure à l'autre peut être influencée par l'alternance des deux mêmes pêcheurs. Une analyse de variance effectuée sur la totalité des captures regroupées par tranche horaire montre que l'effet pêcheur est très probable

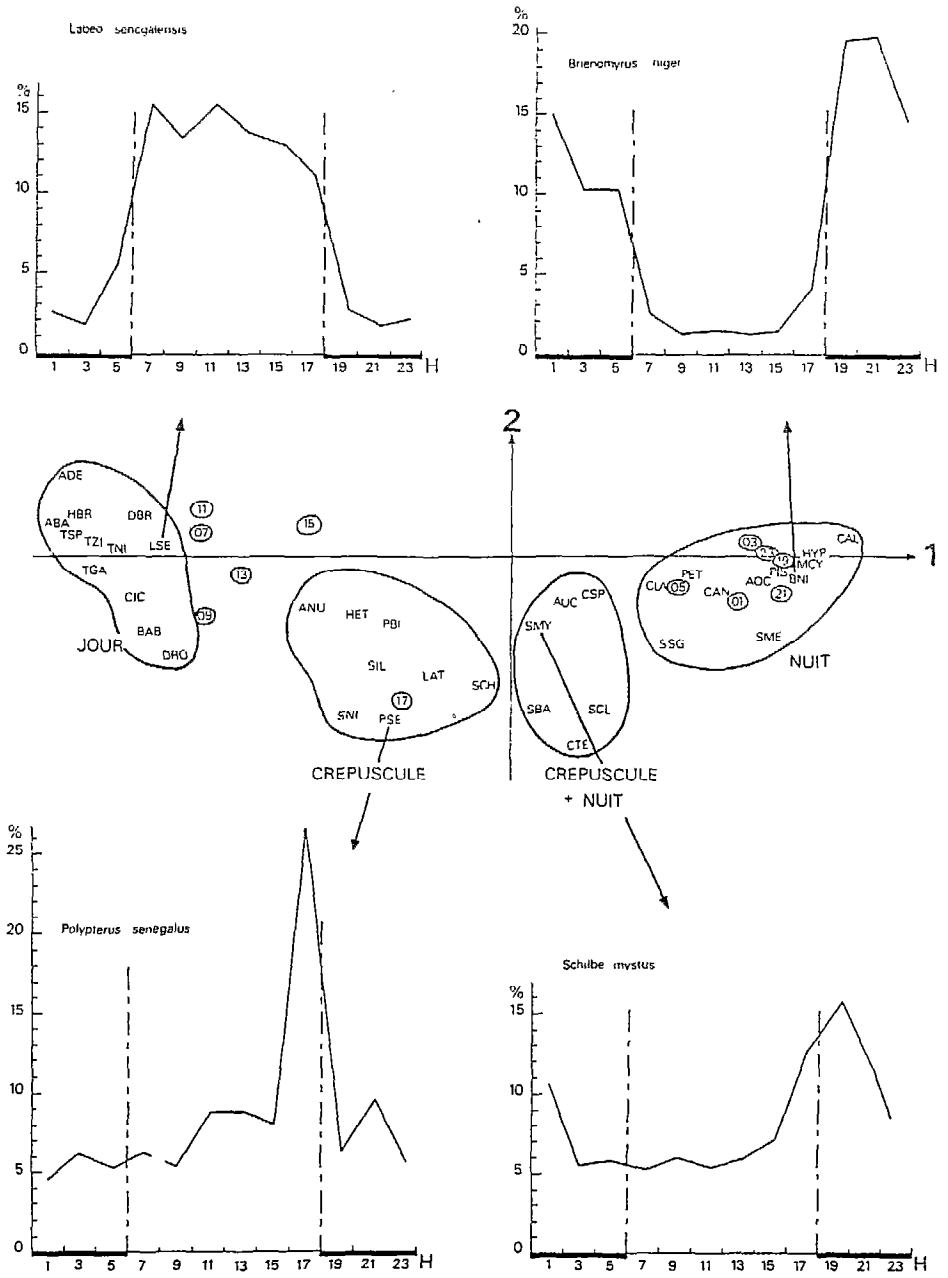


FIG. 11. — Au centre : distinction des périodes d'activité des espèces capturées sur l'El Beïd d'après le premier plan de projection d'une analyse factorielle des correspondances sur les captures horaires. Les points espèce sont représentés par des abréviations de 3 lettres (cf. tabl. VII), les périodes horaires sont encerclées. Quatre schémas illustrent l'activité type de chacun des groupes d'espèces distinguées par l'analyse.

In the centre, distinction of the periods of activity of the species caught in the El Beid according to the first projection plane of a correspondence analysis made on the hourly catches. The species are represented by abbreviations of three letters (Table VII) and the hourly periods are encircled. Four diagrams represent the typical activity of each group of species revealed by the analysis.

(tabl. IV). Nous avons donc repris l'analyse précédente après avoir regroupé deux par deux les pourcentages horaires de deux tranches horaires successives. Les résultats, tout à fait identiques aux précédents, indiquent que la variance liée à l'effet pêcheur est globalement très inférieure à celle liée à l'effet nycthéméral.

7.2.3.2. Rythme nycthéméral et activité alimentaire

Nous avons comparé les rythmes d'activité des jeunes poissons de l'El Beïd aux rythmes d'activité alimentaire des adultes de trois espèces étudiées par LAUZANNE (1969) dans l'Archipel Sud-Est du lac Tchad : *S. galilaeus*, *B. batensoda* et *A. baremoze* (les rythmes alimentaires ont été déduits des données concernant le pourcentage de réplétion et la vitesse de transit stomacal).

Bien que ces données aient été obtenues dans des milieux très dissemblables, et à partir d'observations effectuées sur des individus d'âges différents, on constate une bonne concordance entre les deux rythmes (fig. 12). On remarque que, grâce à des rythmes nycthéméraux différents, deux espèces zooplanctophages du lac Tchad (*A. baremoze* et *B. batensoda*) peuvent se côtoyer dans ce milieu sans pour autant entrer directement en compétition.

Ces observations vont dans le sens des remarques de MÜLLER (1978) pour qui, toutes les parties d'un écosystème seraient structurées aussi bien en fonction de la dimension temporelle qu'en fonction de la dimension spatiale. MANTEIFEL *et al.* (1978) précisent que le profil nycthéméral d'activité des poissons est une adaptation comportementale à l'environnement ; les périodes plus ou moins favorables à la découverte et la capture de la nourriture déterminant les rythmes journaliers.

TABLEAU IV

Comparaison de l'efficacité des pêcheurs

Comparison made on the efficiency of the fishermen.

Sources de variation	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	F
Entre pêcheurs.....	1	8 165	8 165	29.3
Entre observations.....	14 914	4 159 272	278.9	
Totaux.....	14 915	4 167 437		

$F_{0.01} = 6.7$

7.2.4. INTERACTIONS ENTRE RYTHMES D'ACTIVITÉ

Après avoir considéré chacun des rythmes saisonnier, lunaire et nycthéméral isolément, nous terminerons l'étude de l'organisation intra-annuelle des dévalaisons de juvéniles par l'El Beïd en étudiant les diverses interactions que peuvent exercer ces rythmes entre eux.

7.2.4.1. Influence des phases hydrologiques sur le rythme circadien

Le rythme d'activité nycthéméral des espèces présente des variations saisonnières. Pour les mettre en évidence, nous considérerons les résultats d'une analyse factorielle appliquée aux données de 1978-79, année d'hydrologie moyenne pour laquelle toutes les phases hydrologiques ont été échantillonnées. Le traitement a été effectué à partir des captures spécifiques par période de deux heures des 53 espèces les plus abondantes. La figure 13 montre l'évolution des captures totales (NT) et des coordonnées factorielles des 564 relevés successifs sur les deux premiers axes d'inertie.

Le premier axe traduit l'opposition entre captures nocturnes (principalement les *Mormyridae*) et diurnes (*Tilapia* — *Sarotherodon* et *Labeo* : tabl. V). Sur l'axe 1, l'alternance nycthémérale des différents relevés se manifeste avec régularité à partir de l'arrivée de la crue et jusqu'à l'amorce de la décrue. Elle s'atténue alors et dérive vers le pôle des espèces diurnes (en dessous de l'axe des temps). La prédominance des espèces diurnes en décrue est confirmée par l'évolution chronologique des captures totales (fig. 13) ; les maximas des captures plutôt nocturnes

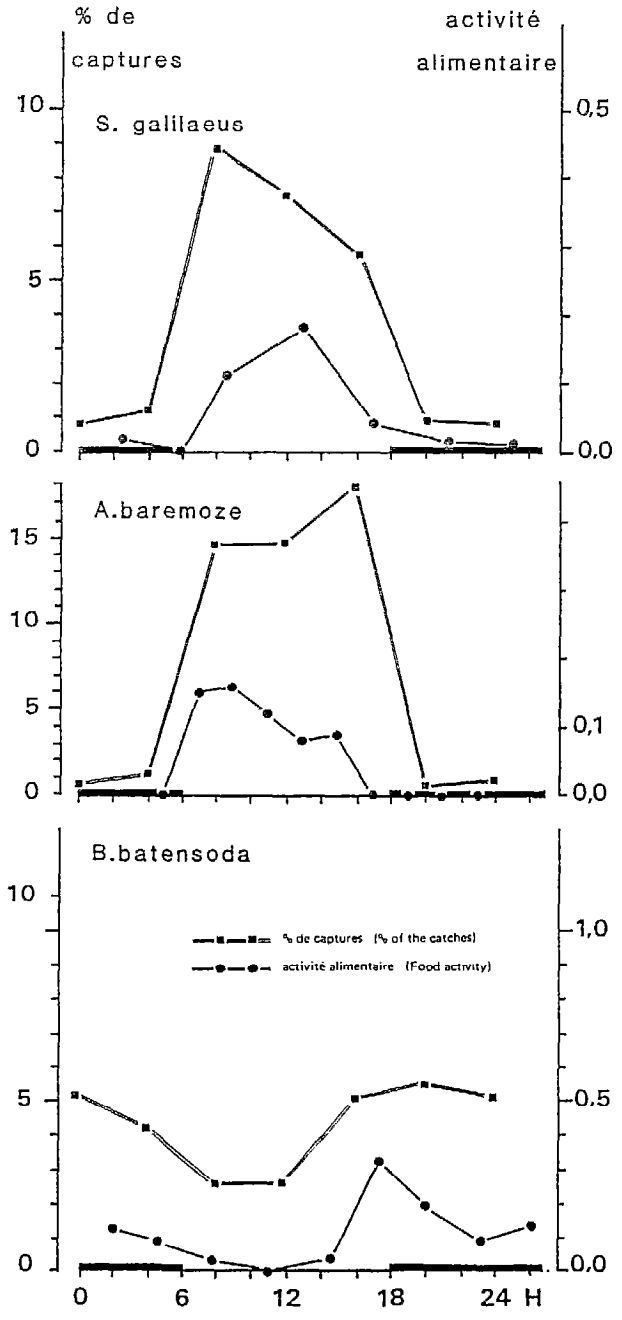


FIG. 12. — Correspondance entre les rythmes d'activité alimentaire calculés d'après les données de Lauzanne (1969) et les rythmes d'activité observés sur l'El Beïd au cours du nycthémère.

Correspondence between the rhythms of food activity calculated according to Lauzanne's data (1969) and the rhythms of activity observed in the El Beid during the diel cycle.

aux hautes eaux s'observent principalement de jour au cours de la décrue.

Les arythmies constatées avant la crue et en début de décrue (fig. 13) dépendent pour la première du confinement du milieu limité au lit mineur, pour la seconde de la seule variation de l'éthologie des espèces aux premiers signes de la décrue au cours de la pêche dans le lit majeur. Nous détaillerons ce phénomène par l'exemple d'*Hyperopisus bebe*.

Cette espèce présente globalement le schéma d'activité nocturne typique des *Mormyridae* (fig. 11). On retrouve ce schéma pendant la crue et la période d'étale où l'abondance de l'espèce est maximale : cependant, avant l'arrivée de la crue et à l'amorce de la décrue *Hyperopisus bebe* présente un autre type de profil nycthéméral complètement arythmique (fig. 14).

Avant l'arrivée de la crue la pêche s'effectue dans le lit mineur. La masse d'eau disponible au voisinage du barrage est faible et les possibilités de déplacement nycthéméral sont limitées. La variation d'activité ne peut se traduire par une variation de densité. La pêche ne permet donc pas de montrer une quelconque rythmicité quand bien même elle existerait.

En début de décrue les mêmes arguments ne peuvent être invoqués. En effet, le changement de rythme est très brutal ; il se produit du jour au lendemain. La variation du niveau d'eau n'est pas suffisante pour induire des modifications de la pêche. Il s'agit donc bien d'une modification du comportement du poisson que l'on peut interpréter comme une fuite vers le lac aux premiers signes de la décrue. Ce mouvement de fuite est confirmé par la quasi disparition de l'espèce après cette période (fig. 14). Ce changement de rythme nycthéméral apparaît toujours en début de décrue (fig. 15), plus régulièrement cependant pour les crues moyennes que pour les crues faibles.

L'arythmie de décrue affecte tous les *Mormyridae* ainsi que *Brachysynodontis batensoda* ,*Clarias lazera*, *Schilbe mystus*, *Siluranodon auritus*... Cette liste comprend aussi bien des espèces de basses eaux que des espèces de hautes eaux, aussi bien des migrateurs que des sédentaires. Toutefois les premières espèces à réagir sont surtout les migrateurs.

Les variations du rythme nycthéméral permettent de repérer précisément la succession de deux peuplements différents que le deuxième axe de l'analyse met en opposition :

L. senegalensis, *M. cyprinoïdes*, *H. bebe*, *B. batensoda*, *A. nurse*, *A. baremoze* d'une part et *S. auritus*, *B. niger*, *S. mystus*, *P. bovei*, *S. nilolicus*, *Clarias anguillaris* d'autre part (tabl. VI et fig. 13).

TABLEAU V

Contributions et coordonnées des espèces contribuant le plus à la définition de l'axe 1 défini par l'AFC realisée sur le tableau des captures horaires de 1978-79.

Contributions and coordinates of the species which bring the greatest contribution to the definition of axis 1 through the correspondence analysis made on the table of hourly catches in 1978/79.

	ESPÈCE	CONTRIBUTIONS en ‰	COORDONNÉES
NOCTURNES	*Marcusenius cyprinoïdes*	132	831
	Hyperopisus bebe	78	777
	Pollimyrus isidori	56	700
DIURNES	*Sarotherodon niloticus*	395	— 1245
	Labeo senegalensis	85	— 1206
	Tilapia zillii	40	— 1167
	Sarotherodon aureus	34	— 1038

TABLEAU VI

Contributions et coordonnées des espèces contribuant le plus à la définition de l'axe 2 extrait par l'AFC sur les données horaires des pêches de l'El Beid.

Contributions and coordinates of the species which bring the greatest contribution to the definition of axis 2 through the correspondence analysis made on the hourly data of the catches from the El Beid in 1978-79.

ESPÈCE	CONTRIBUTION A L'AXE 2 (en ‰)	COORDONNÉE SUR L'AXE 2	ESPÈCE	CONTRIBUTION A L'AXE 2 en ‰	COORDONNÉE SUR L'AXE 2
LSE	184	1517	SIL	76	— 862
MGY	100	617	BNI	52	— 748
HYP	83	683	SMY	49	— 883
SBA	56	837	PBO	45	— 679
ANU	49	1233	TNI	42	— 346
ABA	37	1807	CAN	40	— 737

Il s'agit des peuplements de hautes eaux et de basses eaux dont les limites chronologiques de présence correspondent exactement aux repères découverts sur le premier axe. L'opposition est naturellement plus accentuée pour les espèces diurnes spécifiques de la période de hautes eaux (cf. *Labeo senegalensis*, tableau VI et les prélèvements de jour, fig. 13, axe 2) puisque, comme on l'a vu, les captures de décrue sont principalement diurnes.

7.2.4.2. Influence des phases hydrologiques sur les rythmes lunaires

Comme nous l'avons montré au paragraphe 2.1., les analyses factorielles permettent de mettre en évidence l'influence des phases lunaires sur le peuplement de dévalaison. Influence traduite essentiellement par le synchronisme entre la périodicité lunaire et les coordonnées factorielles des points observation sur le 2e axe de l'analyse. Sur le premier axe, le synchronisme existe également dès la montée des eaux, mais il disparaît à partir de la décrue lente marquant une désorganisation et/ou une restructuration de la composition du peuplement (fig. 7 b et 8 b). Les années de crue moyenne, vers la fin des observations on observe la réapparition de ce synchronisme, mais en opposition de phase. Ce changement de réponse du peuplement dans son ensemble aux phases lunaires apparaît de façon plus démonstrative sur les projections factorielles (fig. 7 a). Les prélèvements étant reliés entre eux dans l'ordre chronologique, on met ainsi en évidence deux périodes successives d'opposition entre phases lunaires. La première période correspond à la montée des eaux jusqu'à l'étale. Les prélèvements de cette période s'organisent suivant une ellipse. Pendant la phase de décrue lente les coordonnées factorielles des prélèvements se désorganisent ; ils réforment

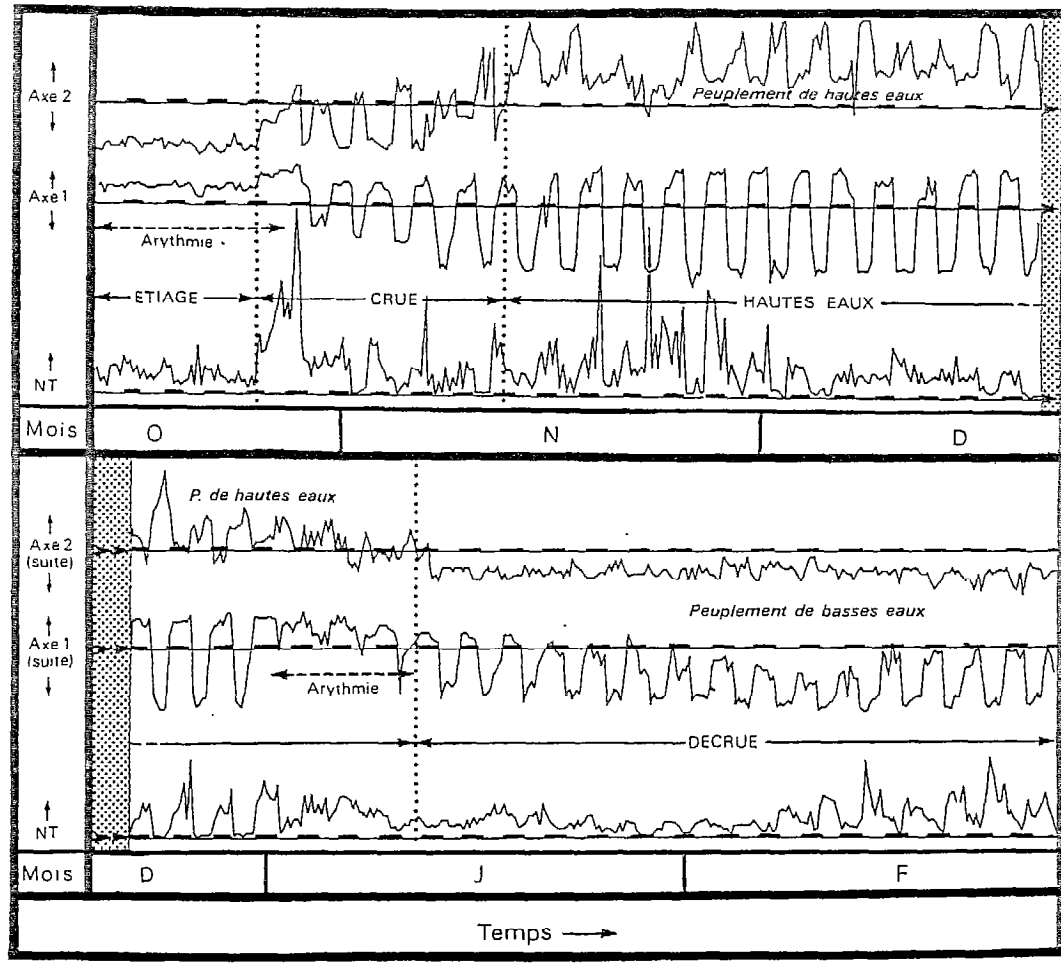


FIG. 13. — Évolution chronologique des captures totales (NT) dans les pêches de deux heures et des coordonnées de ces prélèvements multispécifiques sur les deux premiers axes extraits par une analyse factorielle des correspondances sur les données brutes de 1978/79. Les phases hydrologiques sont indiquées. Les périodes nocturnes sont signalées par un épaississement de l'axe des temps.

Chronological evolution of the total catches (NT) in the two hour fishing periods and of the coordinates of these multispecific samples on the first two axes from a correspondence analysis in the raw data 1978/79. The hydrological phases are mentioned. The sampled nocturnal periods are mentioned by a thickening of the time axis.

ensuite une ellipse dont le grand axe est sensiblement perpendiculaire au précédent. La restructuration du peuplement est en cause car ces deux périodes sont caractérisées par des espèces différentes et nous savons déjà par ailleurs que le changement qualitatif des captures avec les phases hydrologiques est le phénomène le plus important de la pêcherie (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982).

7.2.5. DISCUSSION

Le principe de la pêche au « boulou » (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982) consiste à attendre que les poissons viennent se placer d'eux-mêmes dans l'engin sans chercher à les attirer par un appât, un leurre ou de la lumière. La variabilité des captures fournit donc une bonne information sur les rythmes d'activité des espèces capturées.

Les variations d'abondance des captures effectuées sur l'El Beïd peuvent être interprétées à trois échelles de temps et permettent de montrer trois types d'organisation des dévalaisons de juvéniles.

7.2.5.1. L'influence lunaire sur l'activité des poissons

L'hypothèse de l'influence de la lunaison sur l'activité des poissons à déjà été émise. Dans le delta central du Niger, DAGET (1952) décrit une migration

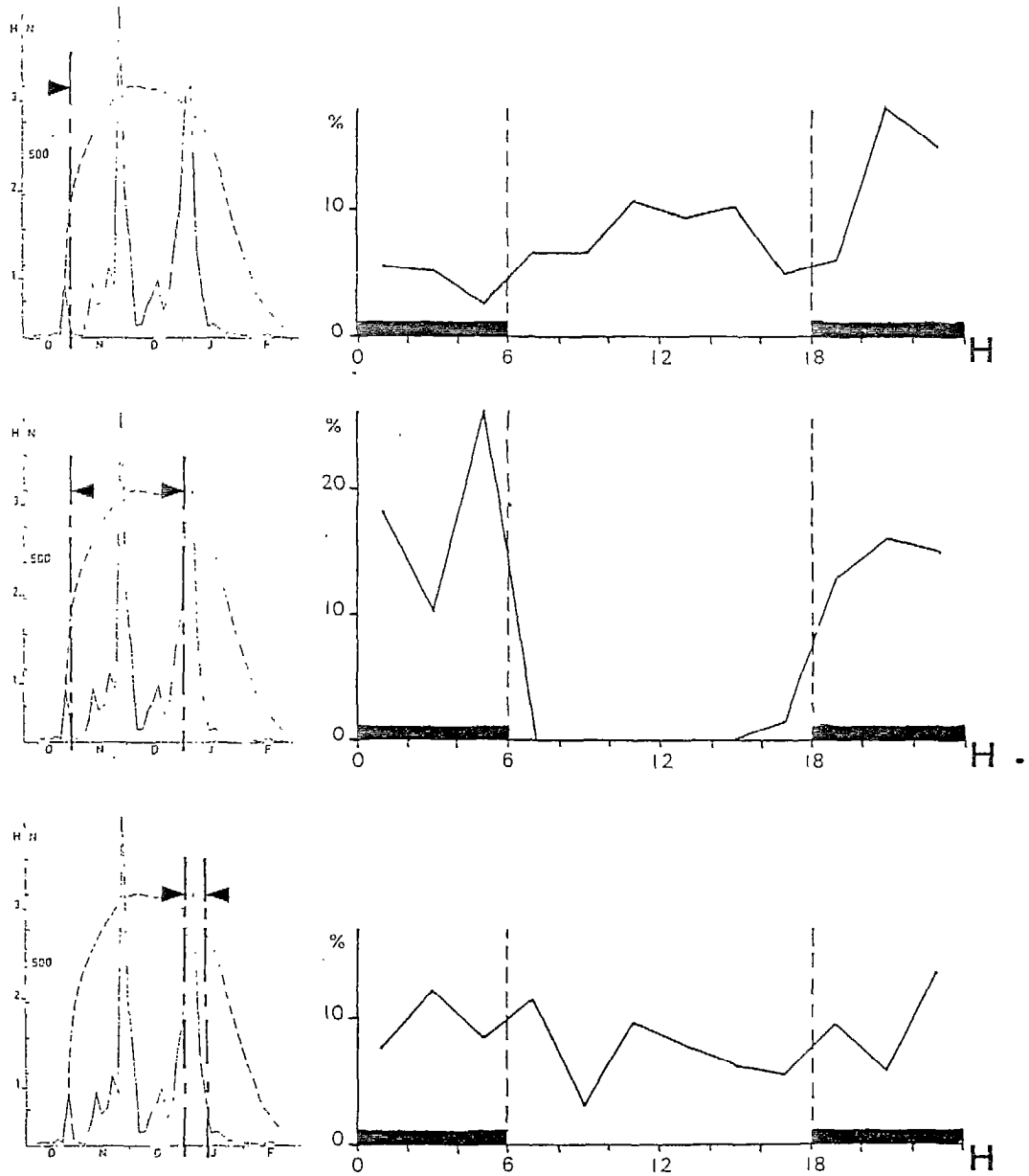


FIG. 14. — Variation du cycle nycthéméral des captures d'*Hyperopisus bebe* en fonction des phases hydrologiques de l'El Beïd. Les figures de gauche décrivent les variations du niveau d'eau (H ; tireté) et de l'abondance des captures (N ; trait plein) ; les traits verticaux délimitent la période correspondant au schéma nycthéméral adjacent.

Variation in the diel cycle of the catches of Hyperopisus bebe *in relation to the hydrological phases of the El Beid. The left figures describe the variations in the water level H (broken line) and in the abundance of the catches N (continuous line). The vertical lines define the period corresponding to the adjacent diel diagram.*

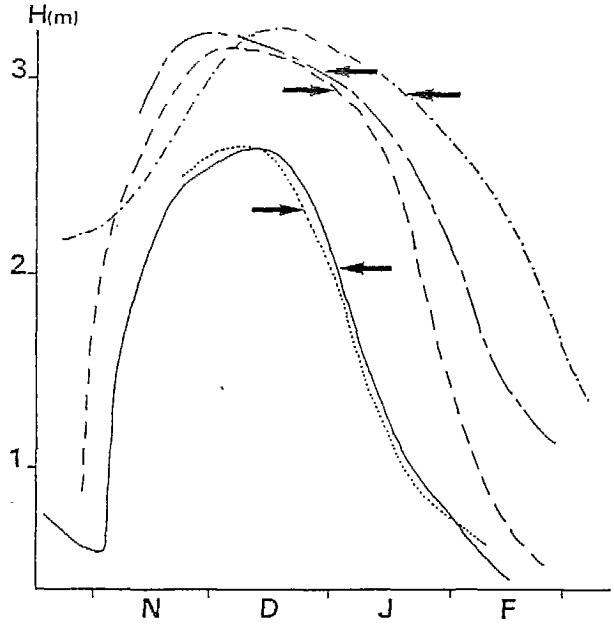


FIG. 15. — Localisation des perturbations du rythme nycthéméral par rapport au niveau d'eau.
..... 1974/75 ; — · — · 1975/76 ; — - — - 1976/77 ;
——— 1977/78 ; ——— — 1978/79.

Localization of the changes in the diel rhythm in relation to water level.
..... *1974-75 period ;* — · — · — *1975-76 period ;*
— - — - *1976-77 period ;* ——— *1977-78 period ;*
——— — *1978-79 period.*

d'*Alestes leuciscus* dont les bancs se dissocient vers les derniers jours du mois lunaire pour se reformer au début de la lunaison suivante. Les pêches de décrue du Tonle Sap au Cambodge sont également décrites comme étant en étroite dépendance avec le rythme lunaire (BLACHE et GOOSEN, 1954 ; D'AUBENTON, 1965). En Europe, les anguilles argentées sont capturées en plus grande abondance pendant le dernier quartier de la lune (TESCH, 1977 ; DEELDER, 1970). Cependant, l'absence d'influence lunaire a également été décrite. Ainsi, au Kenya, VANSOMEREN (1962) signale une autre espèce d'anguille dont les dévalaisons ne sont pas modulées par les lunaisons. De telles discordances dans les observations apparaissent également sur l'El Beïd ; les différentes espèces échantillonnées présentent des réactions diverses aux phases lunaires (voire pas de réactions du tout). La réalité même de l'influence lunaire sur les poissons n'est pas générale et elle est controversée.

BLAXTER et HOLLIDAY (1963) considèrent que l'influence lunaire sur les captures peut aussi bien refléter le comportement des pêcheurs que celui des poissons, l'éclairement lunaire pouvant jouer un rôle non négligeable sur l'efficacité des pêcheurs travaillant de nuit. Si cette constatation nous paraît tout à fait justifiée, nous ne la retiendrons cependant pas pour les pêches de l'El Beïd car la turbidité des eaux ne permet jamais au pêcheur de savoir si des poissons sont venus se placer dans le filet, ni en quelle abondance ils s'y trouvent. Reste donc à tenter d'expliquer les mécanismes par lesquels la lune peut influencer l'activité des poissons. Dans la même publication, BLAXTER et HOLLIDAY tentent d'expliquer celle-ci en évoquant les effets possibles de la lumière sur les clupéïdés qu'ils étudient. Bien que d'autres travaux aient montré que l'effet direct de l'éclairement n'était pas à retenir (DEELDER, 1954 ; TESCH, 1977 ; DEELDER, 1970) nous avons tenté de distinguer une éventuelle influence de la lune sur les rythmes nycthéméraux de certaines espèces apparemment plus sensibles aux lunaisons.

On note une certaine correspondance entre le rythme nycthéméral et le rythme lunaire (fig. 8 a). Les espèces diurnes ou crépusculaires sont sensibles aux phases de pleine lune. Les espèces nocturnes, au contraire, sont sensibles à la nouvelle lune. On peut donc penser que la lune influe sur la durée d'activité des espèces pendant le nycthémère. Nous prendrons deux exemples :

— *Labeo senegalensis* (fig. 16) est une espèce diurne typique. Les captures nocturnes — toujours peu nombreuses — sont, sauf celles de fin de nuit, relativement plus importantes en période de pleine lune où la luminosité nocturne est plus grande.

— *Marcusenius cyprinoïdes* et *Hyperopisus bebe* sont deux espèces nocturnes dont la période d'activité se situe respectivement en fin et en début de nuit. *M. cyprinoïdes* présente un cycle nycthéméral invariant quelle que soit la phase lunaire, en revanche *H. bebe* présente un maximum des captures au cours de la première partie de la nuit à la nouvelle lune et dans la seconde partie de la nuit à la pleine lune.

Si la lumière lunaire joue un rôle dans le comportement des poissons, on peut penser qu'en prolongeant le crépuscule elle inhibe l'activité de *H. bebe* en début de nuit et provoque ainsi le déplacement de l'activité maximale vers la deuxième partie de la nuit.

7.2.5.2. L'influence nycthémérale sur l'activité des poissons.

Les variations nycthémérales de l'activité des migrateurs ont été plus fréquemment observées. Ainsi, au Cambodge, BLACHE et GOOSEN (1954) distinguent le groupe diurne de *Cyprinidae* migrateurs du groupe nocturne des *Siluridae*. En Guyane, LOWE-MC CONNELL (1964) constate que les espèces se déplacent à des périodes différentes du nycthémère.

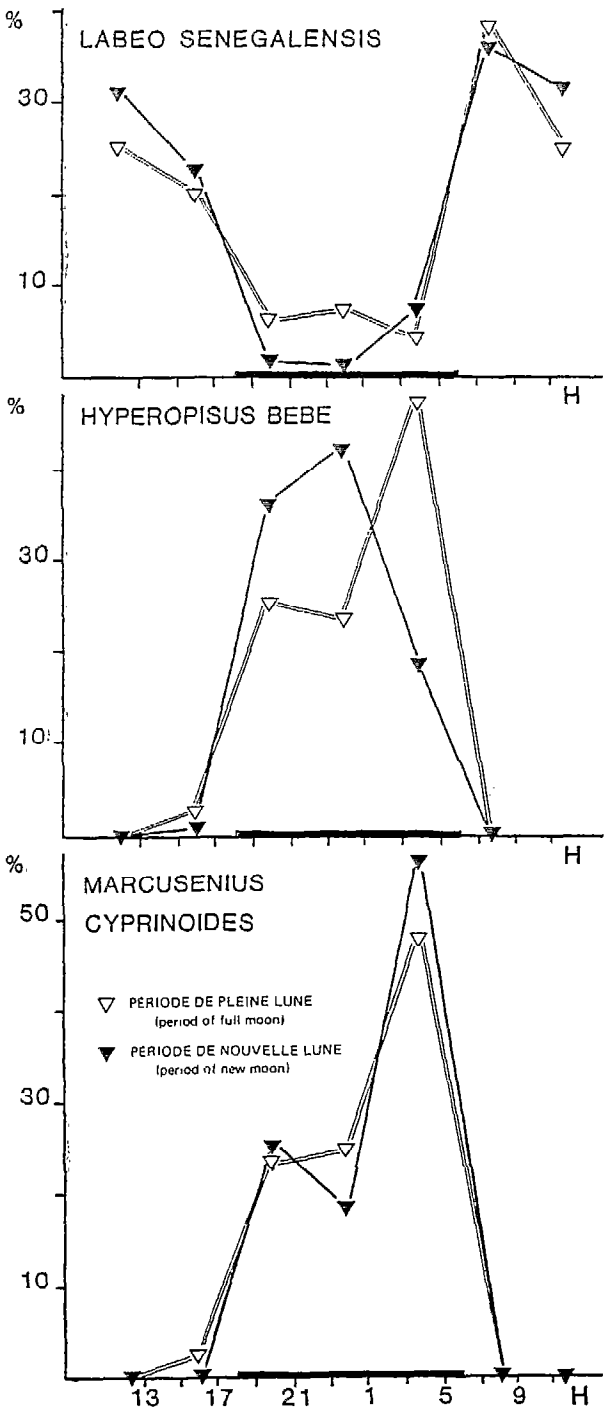


FIG. 16. — Influence lunaire sur les rythmes d'activité nycthémérale de trois espèces.

Moon influence on the rhythm of the diel activity of three species.

MÜLLER (1978) décrit des bancs de corégones qui se forment le jour et se défont la nuit, etc.

Le rythme nycthéméral semble également beaucoup mieux partagé parmi les différentes espèces de poissons. Ainsi, toutes les espèces observées sur l'El Beïd présentent des différences d'activité au cours du nycthémère. Certaines, comme *B. bafensoda*, semblent moins marquées par l'alternance jour-nuit que d'autres, comme *Labeo senegalensis* ; mais toutes présentent des fluctuations significatives.

Le rythme d'activité nycthéméral peut être mis en relation avec le rythme d'activité alimentaire (cf. §3.2), mais cette concordance n'explique pas pour autant le déterminisme de ces rythmes dont la persistance dans des conditions de laboratoire constantes semble indiquer la présence d'un contrôle endogène, sorte d'horloge interne qui s'ajusterait sur l'alternance jour/nuit. En étudiant les rythmes d'activité à différentes latitudes MÜLLER (1978) constate que la force des facteurs d'initialisation de l'activité (« zeitgeber ») dépend de la durée du crépuscule. En zone tropicale cette durée étant particulièrement courte, on peut en déduire que la force d'initialisation est maximale.

Nos observations, sans être en contradiction avec ces théories, montrent que le mécanisme d'activité nycthémérale ne s'exprime pas systématiquement et peut disparaître très brutalement (fig. 14). Sa présence serait alors l'indice d'une certaine stabilité des conditions environnementales permettant une structuration des activités de la population. Il convient de rappeler également que les rythmes nycthéméraux pourraient, dans certaines conditions, être altérés par le rythme lunaire et les modifications d'éclairement qu'il induit.

7.2.5.3. Rythmes saisonniers et migrations

Les migrations catadromes de très jeunes poissons ont été décrites comme des migrations passives ou dérives (drift des Anglo-Saxons) : BELYY (1972) pour *Lucioperca lucioperca* dans le Dniepr inférieur, CLIFFORD (1972) pour *Catostomus commersoni* en Alberta, ELOUARD et LÉVÊQUE (1977) en Côte d'Ivoire. Cette passivité a même été mentionnée pour des migrations catadromes d'adultes d'*Anguilla nebulosa* et de *Labeo cylindricus* dans une rivière du Kenya (VANSOMEREN, 1962).

Cependant cette seule explication ne semble pas satisfaisante. Les auteurs de travaux plus récents (GOULDING, 1980 ; HARROW et SCHLESMYER, 1980) considèrent qu'il y a un comportement actif dans le mouvement des juvéniles. Les observations effectuées sur l'El Beïd vont également dans ce sens. La stabi-

TABLEAU VII

Liste des noms d'espèces avec leurs codes et abréviations utilisés dans les figures.

Abbreviations and codes used for the different species.

CODE	SIGLE	NOM
1	XNI	*Xenomystus nigri*
2	HET	*Heterotis niloticus*
3	HYP	*Hyperopisus bebe*
4	MHA	*Mormyrus hasselquisti*
5	MRU	*Mormyrus rume*
6	MDE	*Mormyrops deliciosus*
9	BNI	*Brienomyrus niger*
11	MCY	*Marcusenius cyprinoïdes*
12	PBO	*Petrocephalus bovei*
13	PBA	*Petrocephalus bane*
14	PIS	*Pollimyrus isidori*
15	GYM	*Gymnarchus niloticus*
19	HBR	*Hydrocynus brevis*
21	ADE	*Alestes dentex*
22	ABA	*Alestes baremoze*
23	AMA	*Alestes macrolepidotus*
25	ANU	*Alestes nurse*
26	MAC	*Micralestes acutidens*
28	ICH	*Ichthyborus besse*
29	CIC	*Citharinus citharus*
33	DRO	*Distichodus rostratus*
34	DBR	*Distichodus brevipinnis*
37	LSE	*Labeo senegalensis*
38	LCO	*Labeo coubie*
39	BAR	*Barilius niloticus*
41	BBA	*Bagrus bayad*
42	CAU	*Chrysichthys auratus*
44	ABI	*Auchenoglanis bisculatus*
45	AOC	*Auchenoglanis occidentalis*
46	CAN	*Clarias anguillaris*
47	CLA	*Clarias lazera*
48	CAL	*Clarias albipunctatus*
49		*Heterobranchus* spp.
50	SCH	*Schilbe uranoscopus*
51	SMY	*Schilbe mystus*
52	ENI	*Eutropius niloticus*
53	SIL	*Siluranodon auritus*
55	SBA	*Brachysynodontis batensoda*
56	SME	*Hemisynodontis membranaceus*
57	SCL	*Synodontis clarias*
60	SNI	*Synodontis nigrita*
66	SSG	*Synodontis schall-gambiensis*
67	MAL	*Malapterurus electricus*
68	LAT	*Lates niloticus*
70	TNI	*Sarotherodon niloticus*
71	TAU	*Sarotherodon aureus*
72	TGA	*Sarotherodon galilaeus*
73	TZI	*Tilapia zillii*
75	CMU	*Clenopoma muriei*
76	CPE	*Clenopoma petherici*
79	PSE	*Polypterus senegalus*
80	PBI	*Polypterus bichir*
82	PAN	*Protopterus annectens*
83	AND	*Alestes nurse-dageti*
84	TSP	*Tilapia et Sarotherodon* spp.
85	CSP	*Clarias* spp.
86	PET	*Petrocephalus* spp.
92	BAB	*Barbus* spp.
93	MOC	*Mochocus brevis*
94	EPI	*Epiplatys* spp.
96	—	*Mochocus niloticus*
97	—	*Aplocheilichlys* spp.
98	—	*Aplocheilichlys gambiensis*
99	—	*Hydrocynus* spp.

Regroupements

25	ANU	*Alestes nurse*
44	AUC	*Auchenoglanis* spp.
75	CTE	*Clenopoma* spp.
86	PET	*Petrocephalus* spp.
85	CSP	*Clarias* spp.

lité interannuelle des successions d'espèces pour des conditions environnementales comparables, le déplacement des migrations de certaines espèces en fonction de l'importance de la crue (fig. 3) sont les indices d'une sensibilité des poissons aux conditions mésologiques. L'existence d'une structuration des migrations catadromes à l'échelle de la lunaison et à l'échelle du nycthémère montre également qu'il s'agit d'un phénomène organisé et non passif.

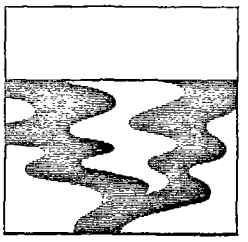
CONCLUSION

Cette étude permet de préciser, faute de pouvoir entièrement les expliquer, les diverses structures temporelles du peuplement de poissons du Yaéré en dévalaison dans l'El Beïd. D'après les analyses factorielles, le nycthémère induit un rythme d'activité qui détermine la part la plus importante de la variance de notre échantillonnage. On constate l'influence nycthémérale chez toutes les espèces étudiées ; elle caractérise une certaine stabilité des conditions environnementales et se trouve temporairement perturbée par l'hydrologie. La variation hydrologique ou « saisonnière » s'impose comme le deuxième facteur de variation et structure très nettement la succession des dévalaisons. La lunaison module l'influence de l'hydrologie en induisant une activité accrue à certaines phases lunaires ; il s'agit

d'une influence secondaire qui n'affecte que quelques espèces de façon stable et répétée au niveau pluri-annuel.

L'étude des structures temporelles des migrations dans l'El Beïd complète notre connaissance des niches écologiques occupées par les principales espèces tchadiennes ; elle permet ainsi de mieux comprendre l'organisation des autres peuplements ichtyologiques du bassin.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M. le 25 octobre 1982



Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun

7.3 . *Variations annuelles en fonction de l'hydrologie*

Vincent Bénech (1) et Jacques Quensière (1)

Résumé

*De nombreuses espèces de poissons du bassin tchadien effectuent des migrations longitudinales et/ou latérales. La plaine d'inondation du Logone, dans le Nord-Cameroun, est un milieu-nourricerie pour beaucoup d'entre elles et, à la décrue, une partie des jeunes poissons quitte ce « Yaéré » par l'El Beid, dévalant ainsi vers le lac Tchad (fig. 1). Ces dévalaisons concernent à la fois des migrateurs fluvio-lacustres et des « sédentaires », suivant des modalités déjà précisées (*Bénech, Quensière *1982). La sécheresse sahélienne 1972/73 supprima l'inondation du Yaéré deux années de suite, provoquant l'assèchement des mares résiduelles ; par ailleurs, en abaissant le niveau du lac, elle est aussi à l'origine d'une régression lacustre de « Tchad Normal » en « Petit Tchad » — marécages prédominants — et d'une restructuration de la composition spécifique des stocks.*

Nous estimons que les migrations de l'El Beid permettent d'appréhender en partie l'influence de la sécheresse et de l'intensité de la crue du Logone sur les caractéristiques de la production du Yaéré et des échanges fluvio-lacustres. Nous étudions dans ce but les variations qualitatives et quantitatives entre les résultats de six campagnes d'échantillonnage (1968 ; 1974 à 1978).

Les variations d'abondance des espèces sédentaires conduisent à penser que l'occupation du Yaéré par les stocks autochtones pourrait freiner la colonisation annuelle par les espèces fluviales. La disproportion entre les deux stocks est maximale après l'assec 1972/73 mais toutes les situations intermédiaires sont possibles en fonction de l'état d'assèchement du Yaéré entre deux crues.

Après la sécheresse, le remaniement de l'importance relative des migrateurs fluvio-lacustres s'effectue au profit de certains Mormyridae et de Brachysynodontis batensoda *(fig. 6). Ces espèces se répartissaient essentiellement dans la cuvette sud du Tchad Normal, elles présentent un régime insectivore et une bonne résistance à l'hypoxie qui favorisent leur adaptation aux conditions de Petit Tchad.*

L'influence de la crue annuelle se manifeste à un niveau global dans une corrélation positive entre la production halieutique et le volume de crue (fig. 11) ; elle s'applique essentiellement aux migrateurs fluvio-lacustres. Les Tilapia-Sarotherodon *sont à l'origine d'une distorsion de cette relation. A la suite de l'assec 1972/73, ils fournissent un supplément à la production attendue pour la faible crue 1974 (fig. 11).*

Au niveau spécifique, les fortes crues favorisent la croissance individuelle (fig. 12). Elles autorisent sans doute un allongement de la période de reproduction qui se traduit chez certaines espèces par l'individualisation d'une deuxième cohorte de jeunes (fig. 14 et 15). Les crues faibles entraînent une réduction des effectifs et, chez les espèces autochtones du Yaéré, cette influence se répercute sur le recrutement de l'année suivante.

Les variations interannuelles des migrations dans l'El Beid montrent la complémentarité des milieux fluvio-lacustres pour les peuplements du bassin tchadien et quelques mécanismes induits par l'hydrologie qui sont à la base de la dynamique des peuplements de la région.

Mots-clés : Afrique — Bassin tchadien — Poissons — Plaines inondées — Migrations — Juvéniles — Sécheresse sahélienne — Influence de la crue — Variations annuelles — Pêche.

(1) *Hydrobiologistes de l'O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.*

Rev. Hydrobiol. trop. 16 (3) : 287-316 (1983).

ABSTRACT

FISH MIGRATIONS TOWARDS LAKE CHAD DURING THE FALL OF THE NORTHERN CAMEROONS FLOODPLAIN. III. ANNUAL VARIATIONS IN RELATION TO HYDROLOGY

Most fish species in the Lake Chad Basin undertake longitudinal and/or lateral migrations. The Logone River floodplain in northern Cameroon serves as a nursey for many of the species and, at the subsidence of the flood, many of the juveniles leave the « Yaéré » through the El Beid River in a downstream migration toward Lake Chad (Fig. 1). These migrations which involve both fluvio-lacustrine and non-migrant species have already been described by BÉNECH *and* QUENSIÈRE *(1982). The Sahelian drought (1972/73) suppressed the flooding of the Yaéré for two consecutive years, drying up the residual ponds. Moreover, in lowering the lake level, the drought induced a lacustrine regression from the « Tchad Normal » to the « Petit Tchad » (marsh predominating) state and a corresponding adjustment in composition of the stocks.*

We think that the fish migrations in the El Beid River make it possible to understand at least in part the effects of the drought and the influence of the flood on the characteristics of fish production in the Yaéré and on the fluvio-lacustrine exchanges. To this end, we study the qualitative and quantitative variations between the data from six sampling seasons (1968; 1974/78).

The variations in abundance of sedentary species lead to the conclusion that the autochthonous stocks of the Yaéré could restrict the annual colonization from the fluvial stocks. The disproportion between the two stocks was maximal after the drying up of the plain in 1972/73 but all the intermediary situations are possible following the degree of the drying of the Yaéré between two floods.

After the drought, the restructuring of the species composition of the fluvio-lacustrine migrants favoured some Mormyridae species and Brachysynodontis batensoda *(Fig. 6). These species were distributed mostly in the southern basin of the « Tchad Normal ». They have an insectivorous diet and good resistance to hypoxia which facilitated their adaptation to the conditions of the « Petit Tchad ».*

The influence of the annual flood appears as a positive correlation between fisheries production and the flood volume (Fig. 11). This relationship fits best with the fluvio-lacustrine migrants. The Tilapia-Sarotherodon *species create a distortion in this relationship. After the 1972/73 desiccation they supplement the estimated low production resulting from the small flood of 1974 (Fig. 11).*

At a specific level strong floods promote individual growth (Fig. 12), they also permit a longer spawning period which results in the production of a second cohort of juveniles by some species (Fig. 14 and 15). Small floods restrict the numbers of broodfish and in the autochthonous species thereby affect the next year's recruitment.

The variations in migrations between years in the El Beid show the complementarity of the fluvio-lacustrine biotopes for fish communities in the Chad Basin. They also demonstrate some hydrological mechanisms which form the basis for the fish community dynamics in this region.

KEY WORDS : Africa — Lake Chad Basin — Fish — Floodplains — Migrations — Juveniles — Sahelian drought — Flood influence — Between year variations — Fisheries.

INTRODUCTION

La situation du Bassin du lac Tchad implique une grande variabilité annuelle de la pluviométrie et par conséquent du volume des crues. Les étendues d'eaux peu profondes telles que le lac Tchad et la plaine d'inondation nord-camerounaise (« Yaéré » ; fig. 1) sont particulièrement sensibles à la variation des crues ; selon son amplitude, elle module ou bouleverse la composition des peuplements ichtyologiques de ces milieux.

Le Yaéré est un milieu-nourricerie pour la plupart des espèces de poissons du bassin ; nous avons présenté ses caractéristiques dans une précédente note (BÉNECH *et al.*, 1982). A la décrue du Logone, une partie des jeunes poissons quitte la plaine inondée en passant par l'El Beïd et fait l'objet d'une pêche traditionnelle au cours de sa dévalaison vers le lac Tchad (fig. 1). La première description de la dévalaison du peuplement ichtyologique du Yaéré a été réalisée par DURAND (1970, 1971) d'après les captures de la pêcherie du barrage de Daga au cours de la saison de pêche 1968/1969. Cet auteur mettait l'accent sur l'utilisation des relevés des captures dans l'El Beïd pour appréhender un aspect des échanges ichtyologiques fluvio-lacustres dont l'importance constituait alors une originalité du bassin tchadien.

La sécheresse exceptionnelle de 1972 et 1973 limita l'inondation du Yaéré aux abords du Logone ; elle interdit deux années de suite l'accès de la plus grande partie de la plaine aux juvéniles et supprima leurs migrations de décrue par l'El Beïd ; elle entraîna aussi l'assèchement et la destruction des

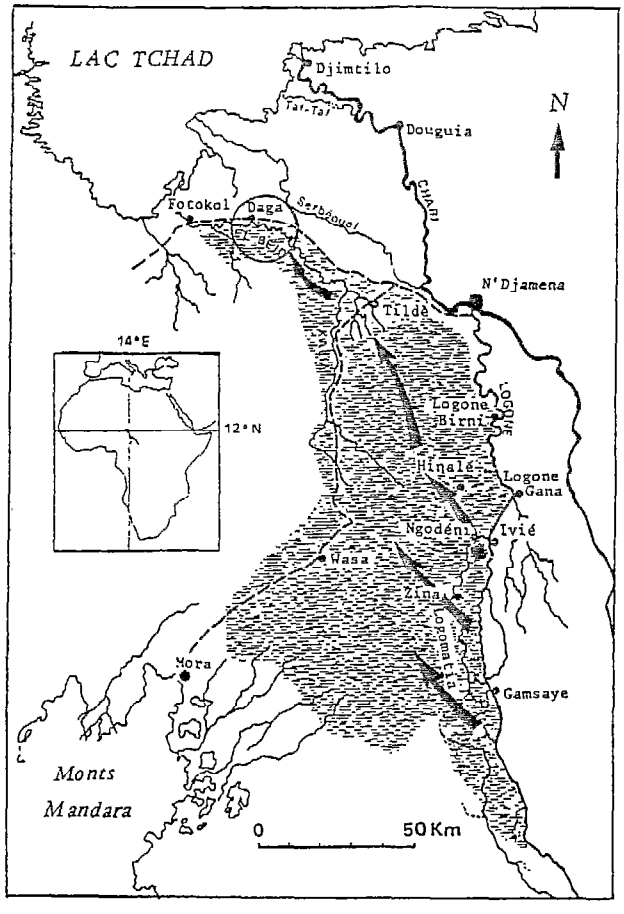


FIG. 1. — Carte de situation. Le lieu d'échantillonnage est encerclé. Les migrations des jeunes poissons vers l'El Beïd sont indiquées par des flèches. Le réseau routier est en tireté

Location map. The sampling site is encircled. Migrations of young fishes towards the El Beid are represented by arrows and the road network is represented by broken lines

stocks des mares résiduelles éloignées du fleuve. Ces crues faibles, accélérant la baisse de niveau du lac, précipitèrent l'évolution du « Tchad Normal » vers le stade « Petit Tchad » (TILHO, 1928). On assiste à l'isolement de la cuvette nord et de l'archipel sud-est et au développement de vastes régions marécageuses au détriment des zones d'eaux libres et d'archipels (CARMOUZE et LEMOALLE, 1983). Ces modifications ont bouleversé la structure des peuplements lacustres en décimant notamment les stocks d'espèces non adaptées aux conditions hypoxiques (BÉNECH *et al.*, 1976).

Nous référant aux travaux de DURAND (1970, 1971), nous avons repris l'étude des migrations de l'El Beïd de 1974 à 1978, à partir d'une station d'échantillonnage installée au barrage de Daga (fig. 1 ; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1982). Cette collecte de données pluriannuelles avait pour but d'apprécier l'influence des variations hydrologiques sur les migrations de juvéniles et partant sur les échanges fluviolacustres. D'après la distribution statistique des crues de l'El Beïd fournie par TOUCHEBŒUF (1969), la période qui nous intéresse représente un bon échantillonnage des « possibilités » hydrologiques de cette rivière et par extension de l'ensemble du Yaéré. 1969 et 1970 se situent parmi les fortes crues. A l'opposé, 1974 et 1977 constituent des crues faibles. 1975, 1976 et 1978 sont proches de la médiane, enfin 1972 et 1973 sont exceptionnellement faibles et ne donnent lieu à aucun écoulement.

La composition spécifique des migrations de l'El Beïd dépend étroitement des phases hydrologiques (DURAND, 1971 ; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1982, 1983). De 1974 à 1978, cette structure saisonnière présente des variations annuelles en liaison avec la sécheresse d'une part et l'intensité de la crue du Logone d'autre part (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1982). Nous précisons ici ces deux modalités des variations annuelles en les replaçant dans le contexte des échanges fluvio-lacustres et en considérant leur incidence halieutique.

7.3.1. INFLUENCE DE LA SÉCHERESSE 1972/1973

A partir de 1974, les captures de l'El Beïd traduisent les conséquences d'un double impact de la sécheresse, à savoir :

— la destruction de certains stocks de poissons,

— et la transformation du milieu lacustre en Petit Tchad.

Le premier aspect est une phase d'évolution brutale, le second, l'instauration d'une phase de stabilisation dans de nouvelles conditions de milieu.

La destruction des stocks résulte à la fois des mauvaises conditions de recrutement et de l'accroissement des taux de mortalités. En 1972 et 1973, l'inondation marginale du Yaéré conduit d'une part à l'assèchement des mares de l'intérieur du Yaéré et à la destruction des stocks autochtones, d'autre part à de mauvaises conditions de reproduction auxquelles s'ajoute la diminution des migrations anadromes des géniteurs retenus dans la cuvette nord isolée du reste du lac (QUENSIÈRE, 1976). L'abaissement du niveau lacustre entraîne par ailleurs une dégradation du milieu provoquant des mortalités massives, principalement de 1972 à 1974 (BÉNECH *et al.*, 1976).

A partir de 1975 les caractéristiques du Petit Tchad sont fixées. La cuvette nord isolée est en cours d'assèchement ; les échanges fluvio-lacustres se limitent à la cuvette sud. Par rapport au Tchad Normal, l'importance des macrophytes crée

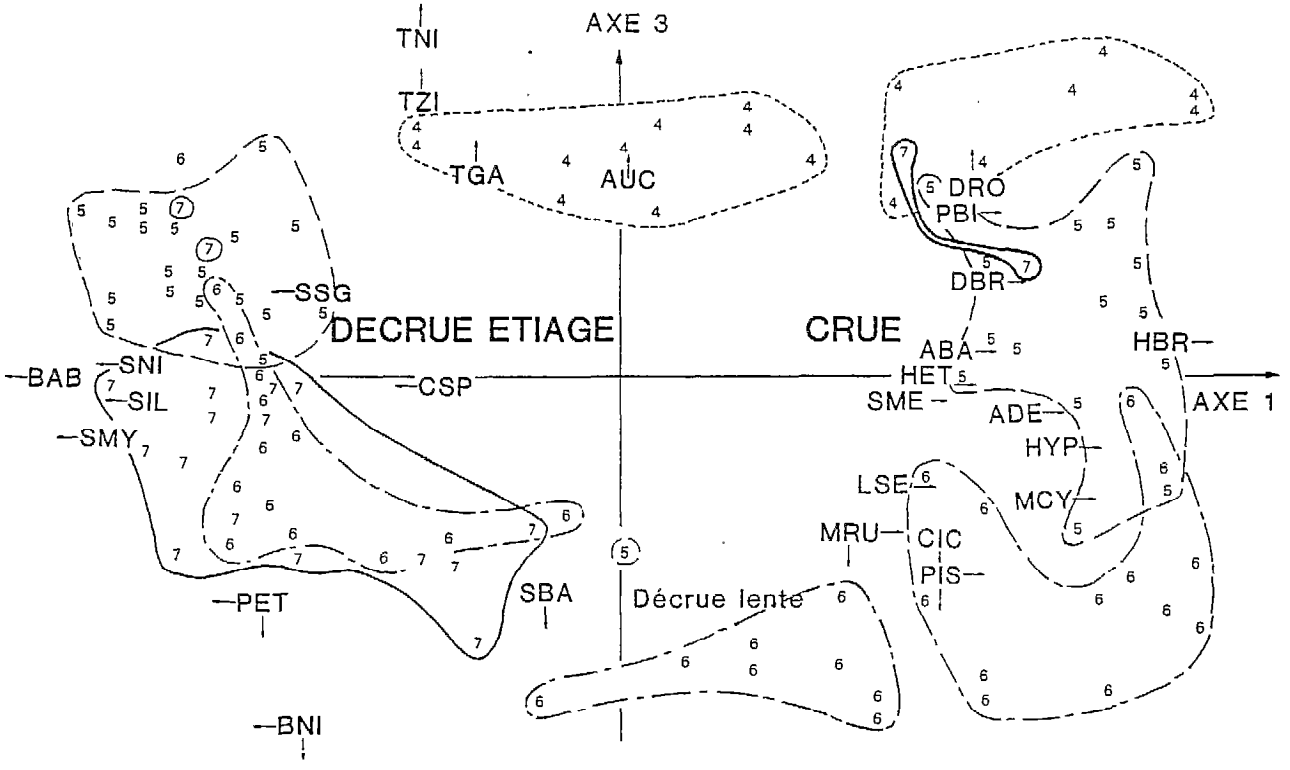


FIG. 2. — Analyse factorielle des correspondances sur les données brutes des pêches de l'El Beïd de 1974 à 1977 recodées en classes d'abondance spécifiques équiprobables. Plan de projection des axes 1-3. Seuls figurent les prélèvements ayant une contribution à l'un des axes supérieure à la contribution moyenne. Les espèces mentionnées (cf. liste des abréviations tabl IX) présentent une corrélation à l'un des axes supérieure à la corrélation moyenne. Les enveloppes réunissent les prélèvements d'une même année en tenant compte des phases hydrologiques. 4 : 1974 ; 5 : 1975 ; 6 : 1976 ; 7 : 1977

Correspondence analysis made on the raw data concerning catches in the El Beid from 1974 to 1977 which are coded into specific equiprobable classes of abundance. Projection plane of axes 1-3. Only the samples whose contribution to one of the axes is higher than the mean contribution are mentioned. The species mentioned (cf. list of abbreviations in Table IX) show a correlation to one of the axes which is higher than the mean correlation. The envelopes gather the samples taken in the same year in relation to the hydrological periods. 4: 1974; 5: 1975; 6: 1976; 7: 1977

de nouvelles conditions physiques et biotiques (LEMOALLE, 1979) : isolement des zones d'eaux libres, hypoxie, ressources alimentaires différentes... Ce milieu stabilisé autorise la restauration des stocks décimés dans les limites de ce potentiel lacustre diminué.

7.3.1.1. Conséquences de la destruction des stocks

Dans l'El Beïd, les captures de crue et de décrue constituent deux ensembles d'espèces bien distincts que nous aborderons successivement. Les migrateurs fluvio-lacustres sont surtout capturés à la crue alors qu'à la décrue on observe plutôt des espèces moins mobiles et souvent aptes à une vie palustre (DURAND 1971 ; BÉNECH et QUENSIÈRE 1983).

A / LES ESPÈCES DE DÉCRUE

L'opposition saisonnière crue-décrue est très peu marquée en 1974. Ce fait est illustré par la figure 2 qui résulte d'une analyse factorielle des correspondances détaillée dans une précédente note (BÉNECH et QUENSIÈRE, 1982). Les prélèvements de décrue de 1974 se distinguent nettement de leurs homologues des années suivantes, ils ne contribuent pas à la définition du premier axe factoriel qui oppose les espèces de crue à celles de décrue. En effet, certaines espèces de décrue comme *Brienomyrus niger*, *Siluranodon auritus* et *Clenopoma spp.* sont rares voire absentes des captures de 1974 (fig. 3). Ces espèces subsistent habituellement dans les mares résiduelles du Yaéré pendant la saison sèche. Leur rareté en 1974 est très probablement liée à l'assèche-

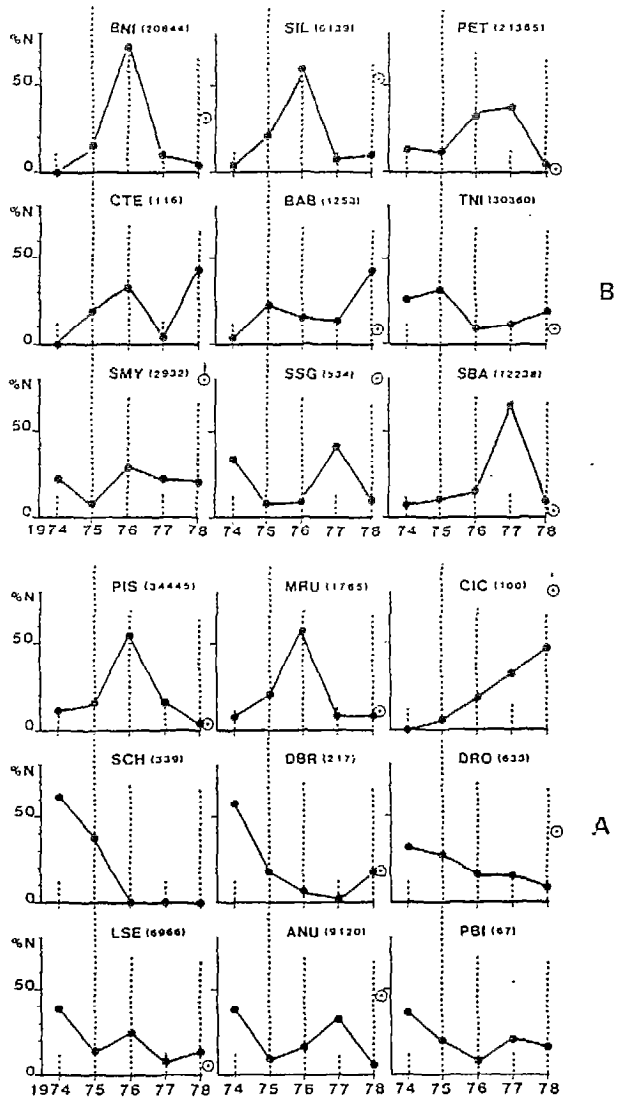


FIG. 3. — Évolution de l'abondance des captures de quelques espèces dans l'El Beid de 1974 à 1978. A : espèces de crue ; B : espèces de décrue. N : total des captures d'une espèce de 1974 à 78 (effort de pêche annuel constant). La croix encerclée situe l'importance relative des captures de 1968 (crue comparable à 1978). L'importance des crues est indiquée par le tireté

Evolution of the catches (individuals) of a few species in the El Beid from 1974 to 1978. A : flood species ; B : subsidence species. N : total number of catches of one species from 1974 to 1978 (constant annual fishing effort). The encircled cross shows the relative importance of the catches made in 1968 (flood similar to that of 1978). Broken lines indicate the importance of floods

ment des mares résultant de l'inondation marginale du Yaéré en 1972 et 1973.

L'analyse factorielle montre également une évolution annuelle des pêches de décrue et d'étiage. Les prélèvements annuels s'ordonnent chronologiquement sur l'axe 3 de 1974 à 1976 et suggèrent une transformation progressive de la composition des captures pendant cette période. Les prélèvements de décrue-étiage de 1977 recouvrent ceux de 1976 indiquant alors une stabilisation de la structure du peuplement (fig. 2). Les espèces concernées par l'opposition entre 1974/75 et 1976/77 sont essentiellement les *Tilapia-Sarotherodon* d'une part, *Petrocephalus* spp. *Brienomyrus niger* et *Brachysynodontis batensoda* d'autre part. Les *Tilapia-Sarotherodon* importants en 1974/75 régressent à partir de 1976 alors que c'est l'inverse pour *Petrocephalus spp.* ; *B. niger* et *B. batensoda* sont respectivement abondants en 1976 et 1977 (fig. 3).

L'importance des *Tilapia-Sarotherodon* en 1974 et 1975 traduit un effet à court terme de l'assèchement du Yaéré. Ces espèces paraissent profiter de la recolonisation incomplète du milieu par les sédentaires déjà cités. A partir de 1976, les *Petrocephalus spp.* et *Brienomyrus niger* caractérisent les pêches de décrue. On retrouve en outre, une structure saisonnière comparable à celle observée par Durand en 1968

B/ Les espèces de crue

Pour les prélèvements de crue, l'évolution chronologique de 1974 à 1976 (fig. 2) repose essentiellement sur l'abondance de *Pollimyrus isidori*, *Mormyrus rume* et *Citharinus citharus* qui croît de 1974 à 1976 (fig. 3), tandis que celle de *Schilbe uranoscopus*, *Distichodus brevipinnis* et *Distichodus rostratus* décroît pendant la même période. On peut interpréter cette évolution comme une influence décroissante de la sécheresse qui, en remaniant les stocks lacustres, provoqua des changements dans les migrations anadromes des géniteurs et les migrations catadromes de leur descendance.

L'abondance régulièrement croissante de *Citharinus citharus* peut correspondre à la reconstitution progressive de ses stocks décimés par la sécheresse. La rareté des effectifs en 1974 et 75 correspond à la reproduction des classes creuses alors âgées de 2 à 3 ans.

Une évolution inverse comme celle de *Schilbe uranoscopus*, *Distichodus brevipinnis* et *D. rostratus* s'expliquerait par une meilleure résistance aux effets de la sécheresse et une maturation plus tardive (3 à 4 ans) qui déplacerait l'influence des classes creuses sur 1976 et 77. Cependant, pour *S. uranoscopus*, l'absence de recrutement se poursuit en 1978 laissant supposer que les jeunes de 1974 et 1975 ne se sont pas adaptés aux conditions de Petit Tchad.

Les profils de *Pollimyrus isidori* et *Mormyrus rume* sont plus complexes et ne répondent pas à une influence simple de la sécheresse qui ne paraît pas

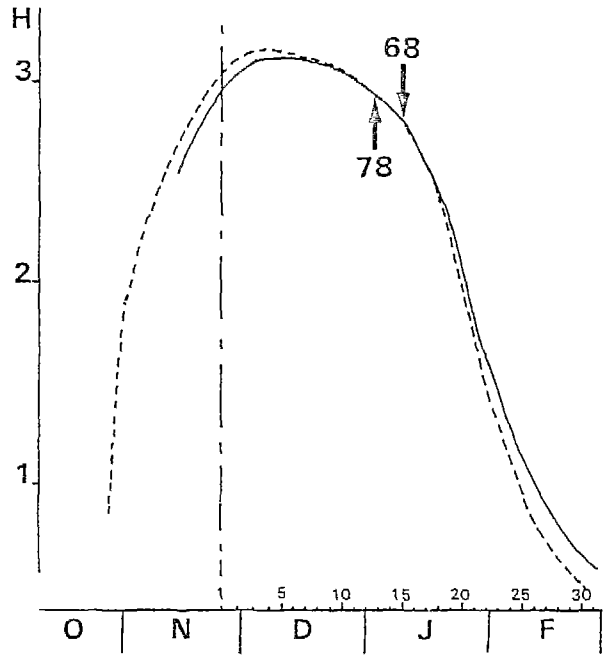


FIG. 4. — Comparaison des variations du niveau d'eau de l'El Beid à Daga en 1968 (trait continu) et 1978 (tireté). Indication des dates de changement de rythme nycthéméral (flèches) et de la période de comparaison des captures des deux années (prélèvements numérotés de 1 à 31 ; cf. § 1.2.)

Comparison between the variations in the water level of the El Beid at Daga in 1968 (continuous line) and in 1978 (broken line). The variation in the diel rhythm is represented by arrows and the period of comparison between the catches made in the two years is indicated by samples which are numbered from 1 to 31 (cf. § 1.2.)

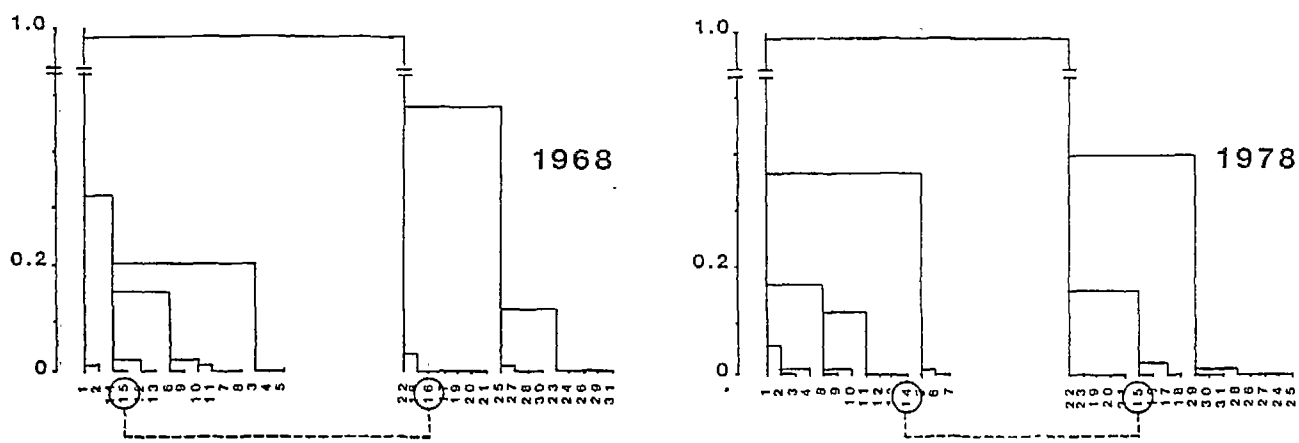


FIG. 5. — Classifications ascendantes hiérarchiques des prélèvements respectifs de 1968 et 1978. Les prélèvements de chaque saison de pêche sont numérotés dans l'ordre chronologique (cf. fig. 4). Le clivage de la saison de pêche en deux périodes distinctes se situe entre les prélèvements 14 et 15 en 1978 ; 15 et 16 en 1968

Hierarchical ascending classifications of the respective samples taken in 1968 and 1978. Samples taken in each fishing season are numbered chronologically (cf. fig. 4). The fishing season is divided into two distinct periods corresponding to samples 1-14 and 15-31 in 1978 and to samples 1-15 and 16-31 in 1968

TABLEAU I

Captures au boulou à Daga de fin novembre à fin février en 1968/1969 et en 1978/1979. L'effectif n'est pas indiqué pour les espèces rares (+ : présence). Les pourcentages sont calculés sur la somme des effectifs indiqués

Catches made through the « boulou » from late November to late February in 1968/1969 and 1978/1979. The number of rare species is not mentioned (+ = presence). Percentages are calculated on the sum of fish numbers of this table

Espèces	1968			1978		
	Rang	NT	%	Rang	NT	%
Brienomyrus niger	1	6692	13,99	9	1060	2,70
Schilbe mystus	2	6896	11,10	12	883	2,25
Marcusenius cyprinoïdes	3	5942	9,56	4	4588	11,84
Alestes nurse	4	5929	9,54	14	683	1,74
Hyperopisus bebe	5	4790	7,71	3	4795	12,22
Siluranodon auritus	6	4707	7,57	13	861	2,19
Sarotherodon niloticus	7	4411	7,10	1	9791	24,95
Sarotherodon galilaeus	8	3779	6,08	16	360	0,92
Clarias spp	9	3063	4,93	2	5046	12,86
Sarotherodon aureus	10	2851	4,59	9	1177	3,00
Alestes baremoze	11	1873	3,01	17	258	0,66
Pollimyrus isidori	12	1802	2,90	5	2197	5,60
Alestes dentex	13	1793	2,89	26	52	0,13
Ichthyborus besse	14	1013	1,63	29	0	0
Synodontis schall	15	915	1,47	20	101	0,26
Petrocephalus spp	16	744	1,20	8	1599	4,07
Labeo senegalensis	17	742	1,19	7	1638	4,17
Brachysynodontis batensoda	18	547	0,88	6	1717	4,37
Distichodus rostratus	19	444	0,71	21	94	0,24
Citharinus citharus	20	306	0,49	25	65	0,17
Mormyrus rume	21	263	0,42	18	209	0,53
Tilapia zillii	22	154	0,25	10	1113	2,84
Synodontis nigrita	23	134	0,22	29	+	-
Barbus spp	24	132	0,21	15	665	1,69
Distichodus brevipinnis	25	73	0,12	24	68	0,17
Polypterus bichir	26	50	0,08	29	+	-
Polypterus senegalus	27	46	0,08	29	+	-
Lates niloticus	28	47	0,08	29	+	-
Hydrocynus brevis	30	+	-	19	104	0,26
Hemisynodontis membranaceus	30	+	-	22	74	0,19
Ctenopoma spp	30	+	-	23	69	0,18
Heterotis niloticus		+			+	
Micralestes acutidens		0			+	
Malapterurus electricus		+			+	
Alestes macrolepidotus		+			+	
Xenomystus nigri		0			+	
Auchenoglanis spp		+			+	
Schilbe uranoscopus		+			+	
Mormyrus hasselquisti		+			+	
Marcusenius senegalensis		+			+	
Tetraodon fahaka		+			+	
Labeo coubie		+			0	

avoir beaucoup affecté ces stocks comme on le verra au § 1.2.

7.3.1.2. Conséquences de la transformation du lac Tchad

Pour préciser les différences de recrutement entre le Petit Tchad qui se développe à partir de 1973 et le Tchad Normal qui prend fin en 1971, nous comparerons les deux saisons d'échantillonnage les plus écartées de la période de sécheresse (1968 et 1978) ; elles constituent de ce fait, les exemples les plus typés des systèmes de Tchad Normal et de Petit Tchad.

Le protocole d'échantillonnage étant le même en 1968 qu'en 1978, la comparaison est parfaitement licite dans la mesure où les crues du Logone diffèrent peu ; l'indice de crue atteint 1,02 en 1968 et 1,31 en 1978 (cf. BÉNECH *et al.*, 1982). Les courbes de crue de l'El Beïd, très comparables (fig. 4), indiquent des inondations similaires du Yaéré. Cependant, pour tenir compte de la modification saisonnière des captures, nous avons été amenés à recaler les données 1978 sur celles de 1968 d'après les dates de clivage entre peuplements de crue et de décrue (cf. classification ascendante hiérarchique fig. 5), confirmés par les dates du bouleversement du rythme nycthé-

méral contemporain de ce clivage (fig. 4 et BÉNECH, QUENSIÈRE, 1983).

A/DIFFÉRENCES GLOBALES ENTRE 1968 ET 1978

En ne tenant pas compte des espèces rares — moins d'une cinquantaine de poissons dans toute la saison de pêche —, la comparaison concerne les espèces qui constituent 99,6 % des captures totales dans l'une ou l'autre des deux saisons (tabl. I et II). On dénombre deux espèces de plus en 1968 ; la diversité spécifique exprimée par l'indice de Shannon diminue de 1968 à 1978, notamment pour la période de décrue.

TABLEAU II

Comparaison globale des captures de 1968 et 1978 pour la période de fin novembre à fin février (statistiques sur 99,6 % des captures ; (cf. texte)

Global comparison between the catches made from late November to late February in 1968 and 1978 (statistics are concerned with 99,6 % of the catches; cf. § 1.2.1.)

	1968			1978		
	Total	Crue	Décrue	Total	Crue	Décrue
Nbre d'individus	62140	27902	34238	39249	21014	18235
Poids (kg)	1411	797	614	1451	777	674
Poids moyen (g)	22,7	28,6	17,9	37,0	37,0	37,0
Indice de Shannon	3,962	3,571	3,466	3,598	3,478	3,058
Nbre d'espèces	28	28	28	26	26	26
Equitabilité	0,824	0,743	0,721	0,765	0,740	0,651

TABLEAU III

Coefficients de corrélation de rang de Spearman entre 1968 et 1978 pour un nombre d'espèces constituant 95 %, 99 % et la totalité des captures (NT). ** : significatif au seuil de 1 %. * : significatif au seuil de 5 %

*Spearman rank correlation coefficients between 1968 and 1978 determined for a number of species representing 95 % of the catches, 99 % of them and all of them (NT). **: significant at the 1 % level. *: significant at the 5 % level*

	NT	99%NT	95%NT
Saison entière	0,631**	0,362	0,015
Crue	0,667**	0,453*	0,209
Décrue	0,667**	0,400*	0,311

Le rendement pondéral de la pêche est le même pour les deux années. En revanche, on observe une baisse de l'abondance de 37 % entre 1968 et 1978 (25 % pour la période de crue ; 47 % pour la décrue). Le poids individuel moyen est donc nettement plus élevé en 1978 et notamment pour la décrue (tabl. II).

Nous allons voir ce que ces différences globales recouvrent au niveau spécifique d'après l'analyse de la composition des captures et d'après leur distribution dans le temps.

B/COMPOSITION SPÉCIFIQUE

D'une année à l'autre, on retrouve toutes les espèces sauf quatre : *Ichthyborus besse* et *Labeo coubie* absentes en 1978 ; *Micralestes acutidens* et *Xenomystus nigri* absentes en 1968. Hormis *I. besse* (1.68 % de l'effectif de 1968), il s'agit d'espèces rares dont la capture peut résulter de circonstances fortuites.

Quantitativement, la composition spécifique n'est pas du tout la même avant et après la sécheresse. Beaucoup d'espèces bien représentées numériquement se retrouvent dans des proportions différentes. Lorsqu'on limite la comparaison aux 23 espèces les plus abondantes (99 % des captures), le coefficient de corrélation de Spearman (Rs ; tabl. III) se situe au-dessous du seuil de signification et il avoisine zéro lorsqu'il est calculé sur 17 espèces (95 % des captures). On aboutit à un résultat similaire lorsqu'on considère séparément les captures de crue et de décrue. La distribution des effectifs spécifiques est donc profondément remaniée après la sécheresse.

Nous avons examiné les variations d'abondance des espèces représentant chacune au moins 0.5 % de l'effectif l'une ou l'autre année (tabl. I et IV). Il nous a paru intéressant de procéder de même pour trois groupes éthologiques : les migrateurs fluvio-lacustres, les sédentaires et les prédateurs.

D'une façon générale, les espèces en régression sont plus nombreuses et cela s'accorde avec la baisse de diversité spécifique mise en évidence par l'indice de Shannon (tabl. II).

L'effectif des prédateurs (tabl. V) varie peu (rapport 1978/1968 = 1,23). En 1968 cette catégorie trophique rassemble 6 espèces (ou groupe d'espèces) : *Clarias* spp., *Ichthyborus besse*, *Lates niloticus*, *Polypterus bichir*, *P. senegalus* et *Hydrocynus brevis*. On retrouve les mêmes composantes en 1978, sans *Ichthyborus*. Malgré les faibles effectifs, on notera l'augmentation d'*Hydrocynus brevis*. La baisse de diversité spécifique rencontrée chez les prédateurs (Indice de Shannon : 1,082 pour 1968 contre 0,223 pour 1978) résulte de la dominance des *Clarias* (97 %) et de l'absence des *Ichthyborus* en 1978.

Pour le groupe des migrateurs fluvio-lacustres, le rapport des captures (1,58) est à l'avantage de 1968. L'indice de Shannon varie peu, le stock de migrateurs s'est restructuré en restant diversifié.

TABLEAU IV

Comparaison des captures de prédateurs, migrateurs et autres espèces « sédentaires » dans l'El Beïd en 1968 et 1978. N : nombre de poissons. % : pourcentage par rapport à l'ensemble des captures de la saison de pêche. I : indice de Shannon. Nesp : nombre d'espèces

Comparison between the catches of predatory, migratory and other « sedentary » species made in the El Beid in 1968 and 1978. N: number of fishes. %: percentage as related to the whole catches made during the fishing season. I: Shannon index. Nesp: number of species

Groupes d'espèces		N	%	I	Nesp	Equitabilité
Prédateurs	1968	4236	6,8	1,082	6	0,418
	1978	5196	13,1	0,223	5	0,096
Migrateurs	1968	26386	42,4	2,940	14	0,772
	1978	16719	42,6	2,685	14	0,705
Autres espèces ("sédentaires")	1968	31553	50,7	2,664	10	0,808
	1978	17378	44,3	2,272	10	0,684

TABLEAU V

Poissons prédateurs capturés en 1968 et en 1976 dans l'El Beïd

Predatory fishes caught in the El Beid in 1968 and 1978

Espèces	1968		1978	
	N	%	N	%
Clarias spp	3063	72,31	5048	97,15
Ichthyborus besse	1013	23,91	0	0
Polypterus bichir	50	1,18	22	0,42
Polypterus senegalus	48	1,13	3	0,06
Lates niloticus	47	1,11	19	0,37
Hydrocynus brevis	15	0,35	104	2,00
Total	4236	100	5196	100

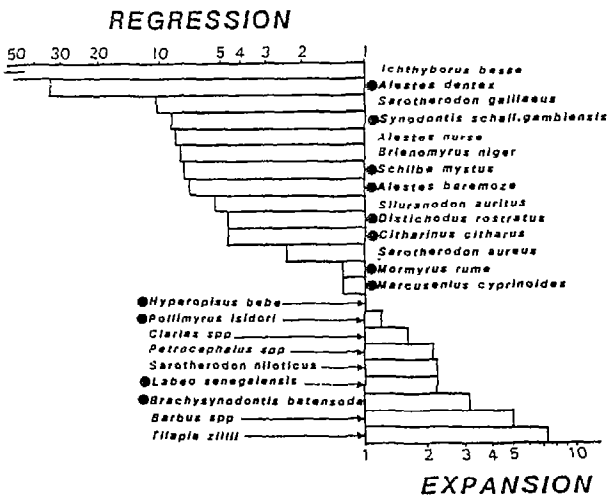


FIG. 6. — Évolution des captures dans l'El Beïd entre 1968 et 1978 d'après la valeur — supérieure à 1 et portée en abscisse — du rapport des effectifs spécifiques pêchés ces deux années (cf. tabl. I). ● : migrateurs fluvio-lacustres

Evolution of catches in the El Beid from 1968 to 1978 according to the ratio of the specific number of fishes caught in these two years which is higher than 1 and whose abscissa is plotted (cf. table I). ●: fluvio-lacustrine migratory species

Parmi les espèces bien représentées (fig. 6) :

— 6 sont en forte régression : *Alestes dentex*, *Synodontis schall-gambiensis*, *Schilbe mystus*, *Alestes baremoze*, *Distichodus rostratus* et *Citharinus citharus* ;

— 4 sont stationnaires : *Mormyrus rume*, *Marcusenius cyprinoïdes*, *Hyperopisus bebe* et *Pollimyrus isidori* ;

— 2 sont en expansion : *Labeo senegalensis* et *Brachysynodontis batensoda.*

Dans le groupe des sédentaires non prédateurs :

— *Sarotherodon galilaeus*, *Alestes nurse*, *Brienomyrus niger*, *Siluranodon auritus* et *Sarotherodon aureus* sont en régression ;

— *Petrocephalus* spp., *Sarotherodon niloticus* et surtout *Barbus spp.* et *Tilapia zillii* sont en augmentation.

L'appauvrissement de la diversité spécifique en décrue résulte de l'importance de *S. niloticus* et de la diminution de *B. niger* et *S. auritus* en 1978.

L'examen de la figure 3 complète la comparaison entre Tchad Normal et Petit Tchad. L'abondance de nombreuses espèces ne suit pas une évolution

régulière, c'est le cas de *Brienomyrus niger* et *Siluranodon auritus* qui avaient dès 1976 retrouvé leur importance d'avant la sécheresse. Le rapport des captures 1976/1968 atteignait respectivement 2.53 et 1.27. Les captures de ces deux espèces sont dépendantes de l'intensité de la crue (cf. § 2.3.2. et 2.3.3.) et de l'importance des stocks du Yaéré. La faible crue de 1977 est responsable des faibles effectifs de l'année et de la suivante.

Les principales espèces qui ont en 1978 des effectifs équivalents ou supérieurs à ceux de 1968 sont, d'une façon générale, mieux représentées qu'en Tchad Normal pendant toute la période d'échantillonnage de Petit Tchad : *Petrocephalus* spp., *Sarotherodon niloticus* et *Brachysynodontis batensoda* pour les espèces de décrue, *Pollimyrus isidori*, *Mormyrus rume* et *Labeo senegalensis* pour les espèces de crue. Inversement, les espèces moins bien représentées en 1978 (*Schilbe mystus* et *Synodontis schall-gambiensis* pour la décrue ; *Citharinus citharus*, *Distichodus rostratus* et *Alestes nurse* pour la crue) le sont pour toute la période du Petit Tchad.

L'augmentation des *Barbus* spp. en Petit Tchad correspond en fait à un biais d'échantillonnage. Les modifications intervenues dans les caractéristiques de l'engin de pêche (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982) sont responsables de l'importance des captures de ces espèces en 1978. La réduction de la taille de maille et la suppression de la bande de nappe à grandes mailles du pourtour de l'engin sont des éléments favorables pour retenir dans le filet ces poissons de très petite taille.

C/ DISTRIBUTION TEMPORELLE DES CAPTURES

Évolution saisonnière du rendement et de la diversité spécifique (fig. 7)

En 1968 la pêche dans l'El Beïd présente deux périodes de rendements élevés qui correspondent respectivement aux captures du peuplement de crue et du peuplement de décrue ; les rendements les plus faibles apparaissent au cours de la transition entre ces deux peuplements. En 1978 l'évolution du rendement de la pêche est plus complexe, on observe une fluctuation irrégulière des captures totales. La baisse de rendement bien marquée, observée en 1968, n'est pas nette en 1978, pas plus qu'au cours des autres saisons de pêche postérieures à la sécheresse (fig. 7 et 10). La porportion différente des espèces paraît se répercuter sur la distribution des rendements dans le temps.

De même, l'évolution de la diversité spécifique de 1968 diffère de celle de 1978 où l'on observe deux minima, le premier au moment de la transition entre crue et décrue, le second en fin de décrue.

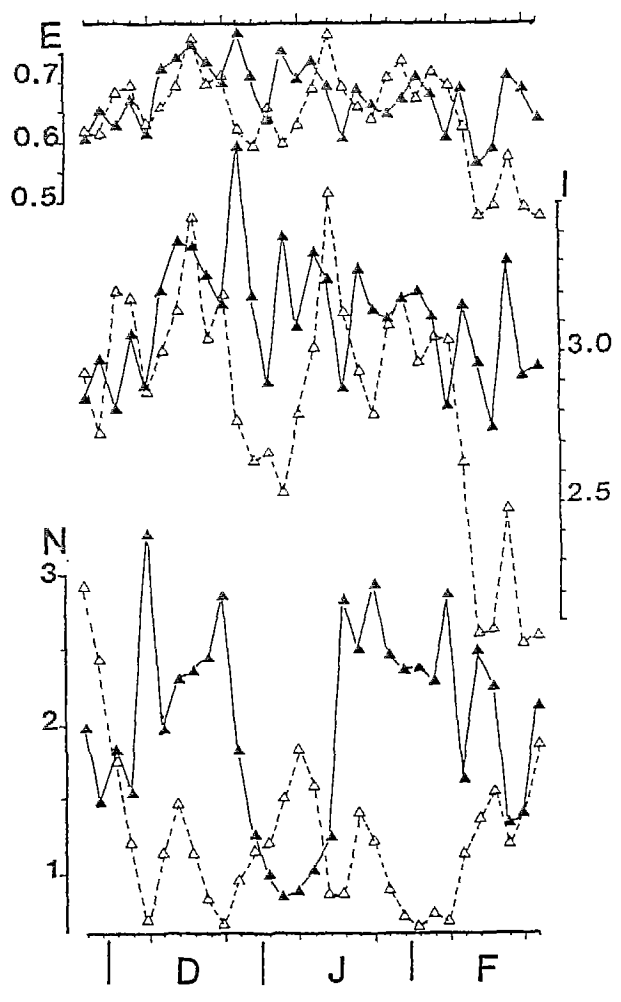


FIG. 7. — Variation saisonnière des captures totales (N en 10^3 individus), de l'indice de Shannon (I) et de l'équitabilité (E) en 1968 (trait plein) et 1978 (tireté). 1978 est recalé sur 1968 (cf. § 1.2.)

Seasonal variation of the whole catches (N expressed in 10^3 individuals), of the Shannon index (I) and equitability (E) in 1968 (continuous line) and 1978 (broken line). 1978 is adjusted according to 1968 (cf. § 1.2.)

Structure spécifique des captures

On procède à une analyse factorielle des correspondances sur une matrice de (26 « espèces 1968 » + 26 « espèces 1978 ») × 31 prélèvements — les prélèvements de 1978 sont recalés sur ceux de 1968 comme cela est expliqué précédemment § 1.2 —. Seules sont considérées les espèces communes aux captures des deux années.

Le plan de projection des axes 1-2 (fig. 8) restitue 53 % de l'inertie totale. On distingue trois phases

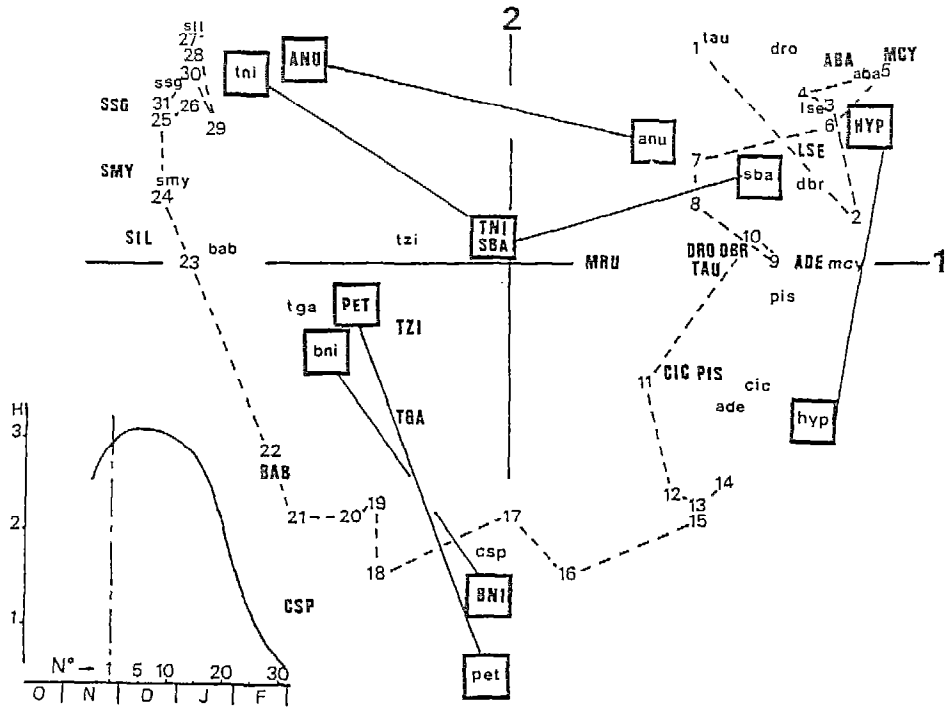


FIG. 8. — Plan de projection des axes 1-2 d'une analyse factorielle des correspondances sur les captures des 26 espèces communes à 1968 et 1978 de fin novembre à fin février. Les prélèvements sont numérotés selon l'ordre chronologique et reliés par un tireté. La situation hydrologique en encart est valable pour les deux années. Les abréviations des noms d'espèces (cf. liste des abréviations tabl. IX) sont indiquées en capitales pour 1968, en minuscules pour 1978. Les espèces remarquables sont encadrées.

Projection plane of axes 1-2 of a correspondence analysis made on 26 species caught from late November to late February both in 1968 and 1978. Samples are numbered chronologically and linked with a broken line. The hydrological situation mentioned can be applied to the two years. Abbreviations of species (cf. list of abbreviations in table IX) are mentioned with capital letters for the year 1968 and with small letters for the year 1978. Remarkable species are represented by squares

successives dont les deux extrêmes s'opposent sur l'axe 1, il s'agit de la crue (prélèvements 1 à 15) et de la décrue (prélèvements 18 à 31). La phase médiane s'oppose aux deux précédentes sur l'axe 2 ; elle correspond à une transition : l'amorce et la première partie de la décrue.

Certaines espèces paraissent se comporter de façon semblable quant à la répartition de leurs captures par rapport aux phases hydrologiques car on retrouve à proximité les projections des deux années :

— pour la crue : *Alestes baremoze*, *Labeo senegalensis*, *Distichodus rostratus*, *D. brevipinnis*, *Sarotherodon aureus*, *Marcusenius cyprinoides*, *Citharinus citharus*, *Pollimyrus isidori* et *Alestes dentex* ;

— pour la phase intermédiaire : *Clarias* spp. ;

— pour la décrue : *Siluranodon auritus*, *Synodontis schall-gambiensis* et *Schilbe mystus*.

Sarotherodon niloticus et *Brachysynodontis batensoda* ne contribuent pas à l'axe 1 pour 1968 (proximité de l'origine ; fig. 8) ; cette année-là ces deux espèces présentent effectivement un profil de captures étalé tout au long de la saison, sans prépondérance pour une phase hydrologique comme c'est le cas en 1978 (fig. 9). Le changement est encore plus radical pour *Alestes nurse* qui se situe plutôt dans la phase de crue en 1978 alors qu'elle est caractéristique de la décrue en 1968.

Des différences du même type, mais secondaires, apparaissent sur l'axe 2. *Petrocephalus* spp. et *Brienomyrus niger* caractérisent la phase intermédiaire pour l'une des deux années (respectivement en 1978 et 1968) et tendent à se situer plutôt en décrue au cours de l'autre année. Un glissement analogue apparaît pour les *Hyperopisus bebe*, espèce proche de la phase intermédiaire en 1978 et située au maximum des hautes eaux en 1968. Ce glissement correspond à une vague de migration prononcée à l'amorce de la décrue 1978 (fig. 9) ; il s'agit d'une

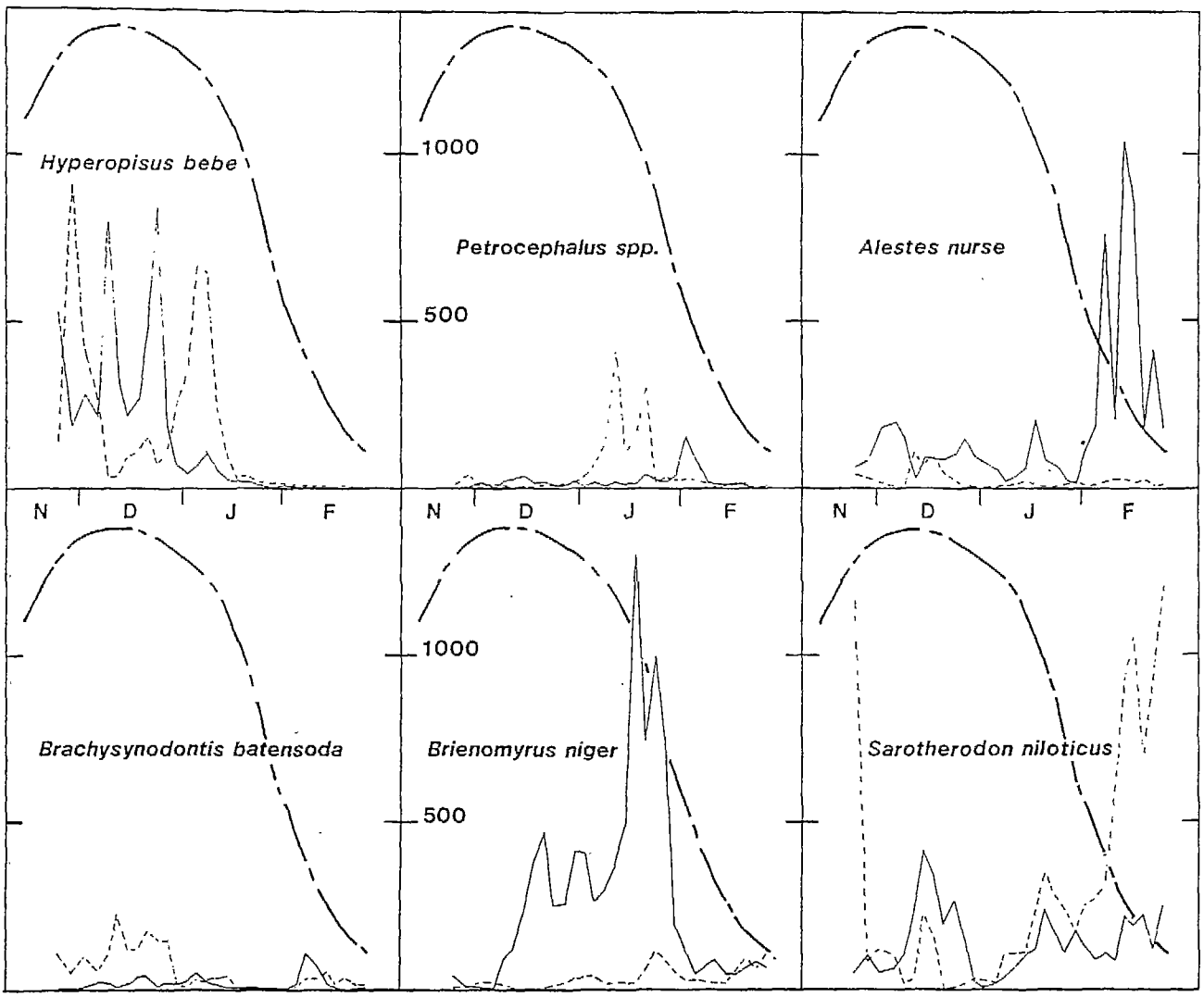


FIG. 9. — Profils des captures en nombre des espèces qui ont des comportements migratoires différents en 1968 (trait plein) et 1978 (tireté). La courbe de crue est valable pour les deux années

Profiles of the catches (individuals) of species which get different migratory behaviours in 1968 (continuous line) and in 1978 (broken line). The flood curve can be applied to the two years

retraite caractérisée par un changement de rythme nycthéméral (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1983).

Petrocephalus spp. et *Brienomyrus niger* présentent alternativement une abondance maximale au cours de la période intermédiaire, l'année où ils sont le plus abondants. Il pourrait y avoir alternance de la dominance de ces espèces. Le même phénomène d'alternance pourrait se produire avec *Sarotherodon niloticus* et *Alestes nurse* pour la période de décrue (fig. 9). Ces quatre espèces « sédentaires » sont caractérisées par la présence de plusieurs cohortes dans les captures de l'El Beïd (cf. § 2.3.). Les particularités annuelles du milieu pouvant privilégier une cohorte, il ne s'agirait pas à proprement parler d'un déplacement de leur période de migration dans le calendrier hydrologique, mais de la prépondérance locale d'une cohorte.

7.3.1.3. Discussion

Les différences qualitatives entre les captures de l'El Beïd de 1968 et 1978 (espèces présentes, répartition saisonnière) sont minimes devant la redistribution des effectifs. Celle-ci se traduit globalement

par une baisse de la diversité spécifique en 1978, tendance qui s'accorde avec la jeunesse du peuplement fluvio-lacustre du système de Petit Tchad.

L'élaboration de ce peuplement résulte de la sécheresse selon les deux modalités que nous avons distinguées. Les mécanismes diffèrent selon qu'il s'agit de migrateurs fluvio-lacustres ou d'espèces sédentaires.

A/ Les sédentaires

Dans l'El Beïd, les variations de la composition spécifique des sédentaires correspondent d'une part à l'importance des stocks autochtones du Yaéré et, d'autre part, à l'influence des conditions de Petit Tchad.

— Influence de l'importance des stocks autochtones :

Pour une surface inondée donnée, l'importance de la colonisation du Yaéré par les stocks fluviaux d'espèces sédentaires est sans doute fonction du taux d'occupation de la plaine par les stocks autochtones. Ceux-ci ayant été décimés en 1972 et 73, la crue « normale » de 1974 ouvre un champ libre à la colonisation. La reconstitution des stocks autochtones s'effectue en 1974 et 75 jusqu'à un « équilibre » autour duquel les fluctuations des années suivantes dépendent du volume des crues.

Différentes études de la composition des stocks des milieux isolés (Loubens, 1971 ; Lek et Lek, 1978 ; Bénech et Quensière, 1983) ont montré l'affinité particulière de *Brienomyrus niger* et *Siluranodon auritus* pour les mares résiduelles. Les *Tilapia-Sarotherodon* paraissent préférer retourner au fleuve à la décrue et les *Petrocephalus* spp. sont ambivalents. La répartition géographique des espèces aux basses eaux et l'antagonisme supposé entre stocks fluviaux et stocks résiduels au moment de l'inondation du Yaéré explique certaine fluctuations d'abondance observées dans l'El Beïd :

— Les variations annuelles d'abondances opposées (fig. 3) des *Tilapia Sarotherodon* essentiellement fluviatiles et des *B. niger*, *S. auritus* et *Petrocephalus* spp. qui demeurent plus facilement dans les mares résiduelles. L'importance des *Tilapia-Sarotherodon* en 1974 et 75, résulte de leur aptitude à coloniser plus rapidement un milieu libre.

— La persistance de captures élevées de *Petrocephalus* pour la faible crue 1977 alors que celles de *B. niger* et *S. auritus* décroissent cette année-là. Comme nous le verrons aux paragraphes 2.3.2. et 2.3.3., l'abondance de *B. niger* et de *S. auritus* dans l'El Beïd correspond à des jeunes de l'année dont le nombre est fonction de l'importance de la crue. Le recrutement des *Petrocephalus* est soumis à des conditions différentes du fait de ses stocks fluviaux qui sont également à l'origine de leur bonne représentation dès 1974 dans les captures de l'El Beïd.

— Influence des conditions de Petit Tchad :

La comparaison 1968/1978 met en évidence une composition spécifique différente au sein du groupe *Tilapia-Sarotherodon* (tabl. 1) dont l'effectif demeure constant (rapport des effectifs 1978/1968 = 1,11). En petit Tchad on observe dans l'El Beïd une prédominance de *S. niloticus* (plus de 80 % des *Tilapia-Sarotherodon*) alors qu'en 1968, *S. niloticus*, *S. galilaeus* et *S. aureus* présentaient des effectifs voisins.

Dans les pêches du Logomatia (cf. fig. 1), les *S. galilaeus* sont plus nombreux que les *S. niloticus* en 1977 et 1978 (Vidy, Comm. pers.). Ces deux espèces ne traversent donc pas le Yaéré dans les mêmes proportions ou, si cela est, la forte proportion de *S. niloticus* dans l'El Beïd en Petit Tchad résulte d'une colonisation du Yaéré à partir des stocks lacustres de *Tilapia-Sarotherodon*.

Cette dernière possibilité est confortée par d'autres observations. Ces espèces ont des caractéristiques écologiques différentes. *S. niloticus* et *T. zilii* sont très résistantes aux conditions hypoxiques, plus que *S. galilaeus* (Johnson, 1974 ; Bénech et Lek, 1981). Avec l'instauration du Petit Tchad, il s'ensuit une prépondérance croissante des espèces les plus résistantes comme nous l'avons déjà noté pour la cuvette nord (Bénech *et al.*, 1976). La régression de *S. galilaeus* dans l'El Beïd correspondrait donc à la diminution de sa colonisation à partir du lac et inversement pour l'augmentation de *S. niloticus* et *T. zillii*. Nous pensons que la régression d'*Alestes nurse* peut s'expliquer de façon équivalente ; nous avons déjà évoqué son « remplacement » possible par *S. niloticus*.

Les évolutions inverses de *Clarias* et *Ichthyborus* peuvent mieux s'expliquer en termes de remplacement de l'un par l'autre en tant que prédateurs du peuplement.

La régression de captures d'*Ichthyborus besse* dans l'El Beïd reçoit une explication cohérente quant à l'effet des conditions de Petit Tchad. *I. besse* présentait en 1968 des effectifs non négligeables dans les captures de l'El Beïd. Son absence en 1978 correspond bien à une réalité postérieure à la sécheresse puisqu'à l'exception de quelques rares individus, cette espèce n'a pas été pêchée à Daga de 1974 à 1978. D'après Durand (*in* Carmouze *et al.*, 1972), en Tchad Normal cette espèce n'est pêchée que devant l'embouchure de l'El Beïd et nulle part ailleurs dans le lac. En Petit Tchad, Lek et Lek (1978) la trouvent bien représentée dans le delta du Chari et le Logomatia (bordure orientale

du Yaéré, fig. 1). On peut en déduire que la présence de cette espèce à Daga en 1968 correspondait plutôt à une migration anadrome à partir du lac qu'à une dévalaison en provenance du Yaéré. En effet, en 1978 comme en 1968, rien ne s'oppose à la traversée du Yaéré par les *Ichthyborus* du Logomatia. En revanche, la migration anadrome paraît difficile car les formations végétales qui entourent l'embouchure de l'El Beïd ont chassé de cette région les *Ichthyborus* qui fréquentent surtout les drains dépourvus de végétation. En Petit Tchad, la population lacustre de ce petit consommateur d'alevins sévit dans le delta du Chari.

B/ Les migrateurs fluvio-lacustres

Le recrutement dépend du stock de géniteurs sans être forcément proportionnel à son importance. On peut considérer qu'au-dessus d'un certain seuil le potentiel de reproduction représenté par le stock est supérieur à la capacité d'accueil du milieu et que ce sont les facteurs de l'environnement qui modulent la réussite du recrutement (volume et déroulement de la crue, compétition au niveau des frayères, prédation, etc.). En Petit Tchad, la supériorité de certains recrutements spécifiques — par rapport au Tchad Normal — pourrait s'expliquer de cette façon. Malgré la réduction des migrations anadromes, le potentiel de reproduction de ces espèces se situerait au-dessus du seuil défini ci-dessus.

En considérant les données de l'El Beïd comme une mesure représentative du recrutement, pour en comprendre l'évolution il importe de prendre en compte les variations des stocks de géniteurs lacustres mais également les répercussions des variations de composition spécifique des migrations anadromes dans la compétition interspécifique au niveau des zones de reproduction fluviales. La disparition massive des *Alestes baremoze*, *A. dentex* et *Schilbe uranoscopus* qui constituaient l'essentiel des stocks de géniteurs anadromes (Loubens, 1971, Quensière, 1976) diminue grandement la compétition et doit favoriser le recrutement des espèces concurrentes. Ne disposant que de peu d'éléments sur ce point, nous discuterons des variations du recrutement de quelques espèces essentiellement à partir des variations de leurs stocks lacustres de géniteurs et de leurs caractéristiques biologiques.

Les stocks de Tchad Normal répartis dans les différentes régions lacustres suivant une zonation écologique particulière (Bénech, Durand, Quensière, 1983) ont une destinée fonction de leur situation géographique et de leurs caractéristiques biologiques. Un des premiers effets de l'abaissement du niveau d'eau est d'isoler la cuvette nord et l'archipel sud-est, les migrateurs ne pouvant plus en sortir au stade adulte ni y pénétrer au stade jeune. Ensuite, ces régions isolées s'assèchent ou se transforment complètement, seules les eaux libres de la cuvette sud conservent leurs caractéristiques d'avant la sécheresse :

— En Tchad Normal, les *Alestes baremoze* sont rares dans les eaux libres, les stocks de cette espèce se trouvent principalement dans la cuvette nord et l'archipel sud-est. Durand (1978) envisage même vers la fin de cette période une émigration des stocks de l'archipel vers la cuvette nord. L'isolement de cette dernière élimine l'essentiel du potentiel reproducteur de l'espèce et détruit ses principaux biotopes lacustres. En Petit Tchad, le recrutement d'*A. baremoze* plus de sept fois inférieur à celui de Tchad Normal, constitue un exemple des répercussions de la réduction des stocks de géniteurs par la sécheresse et de l'impossibilité de leur restauration dans les conditions de Petit Tchad non favorables à cette espèce.

— Contrairement à *A. baremoze*, la cuvette sud constituait le biotope préférentiel de *Citharinus citharus* en Tchad Normal. Le stock lacustre de cette espèce sensible à l'hypoxie a été sévèrement touché par la sécheresse, mais en Petit Tchad la disponibilité de son biotope lui offre une possibilité de se reconstituer. On assiste dans l'El Beïd à un accroissement régulier du recrutement de *C. citharus*, indice probable de cette reconstitution des stocks lacustres.

— Les stocks lacustres de certaines espèces plus rustiques comme *Schilbe mystus* et *Synodontis schall-gambiensis* ont certainement moins souffert de la sécheresse et devraient se maintenir dans la cuvette sud du Petit Tchad. Leur recrutement est cependant très réduit et ne présente pas de tendance évolutive. Il s'agit de deux espèces considérées comme des migrateurs anadromes de reproduction mais, dans l'El Beïd, le profil des captures des jeunes, (maximum à l'étiage, cf. fig. 8) ne s'apparente pas à ceux de la catégorie des migrateurs fluvio-lacustres typiques (Bénech et Quensière, 1983). De 1974 à 78, on observe les plus faibles captures de *S. mystus* pour la plus forte crue (1975, fig. 3) : l'abondance à peu près égale des quatre autres années est presque huit fois inférieure à celle de 1968. L'abondance de *S. schall-gambiensis* et l'intensité de la crue varient de façon inverse (fig. 3) et en 1978 les captures sont neuf fois moins élevées qu'en 1968. Le système fluvio-lacustre de Petit Tchad est sans aucun doute moins favorable au recrutement de ces espèces, mais l'incertitude sur leur comportement migratoire ne nous permet pas de proposer une explication.

— Le remaniement de l'importance relative des captures de l'El Beïd en migrateurs fluvio-lacustres s'effectue au profit de plusieurs espèces appartenant à la famille des Mormyridés : *Pollimyrus isidori*,

Hyperopisus bebe, *Marcusenius cyprinoïdes* et *Mormyrus rume*. Ces espèces benthiques insectivores ont une bonne résistance à l'hypoxie ; elles sont présentes dans la cuvette sud du Tchad Normal et s'y maintiennent en Petit Tchad, notamment *P. isidori* qui paraît plus abondante qu'avant dans les eaux libres de la cuvette sud (LEK et LEK, 1978).

— *Brachysynodontis batensoda* est un migrateur fluvio-lacustre qui possède les mêmes qualités que les Mormyridés déjà cités. Comme eux, en période de Petit Tchad, son recrutement augmente. On remarquera l'adéquation au milieu tchadien de la polyvalence de cette espèce qui, de par son régime alimentaire à la fois zooplanctophage et insectivore, sa bonne résistance à l'hypoxie présente une double adaptation potentielle aux phases de Tchad Normal et de Petit Tchad.

— *Labeo senegalensis* et *Distichodus rostratus* sont en Tchad Normal deux espèces ubiquistes de la cuvette sud du lac. La première est sensible à l'hypoxie tandis que la seconde y est plus résistante. *L. senegalensis* disparaît de l'archipel sud-est en 1974 tandis que *D. rostratus* s'y maintient (BÉNECH et LEK, 1981). Dans le système de Petit Tchad, on s'attendrait à une augmentation du recrutement de *D. rostratus* et à une diminution de celui de *L. senegalensis*. On observe l'inverse. Les observations dans l'archipel et le régime phytophage de *D. rostratus* rendent probable l'existence de stocks lacustres de Petit Tchad au moins aussi importants que ceux de *L. senegalensis*. Les différences de recrutement dans l'El Beïd pourraient alors s'expliquer par la diminution des migrations anadromes de *D. rostratus* qui trouverait dans le Petit Tchad des conditions favorables à toutes les phases de son cycle biologique.

Parmi les espèces qui présentent les caractéristiques typiques des migrateurs anadromes de reproduction, on observe en Petit Tchad un recrutement plus important qu'en Tchad Normal (ou plus faible mais nettement croissant pour *Gilharinus gilharus*) lorsqu'il s'agit d'espèces benthiques — ou susceptibles de s'adapter à ce comportement *(B. batensoda)* — dont le biotope préférentiel était la cuvette sud du Tchad Normal. Au contraire, le recrutement des *A. baremoze* pélagiques et dont les stocks étaient essentiellement cantonnés dans la cuvette nord, est plus faible en Petit Tchad et ne montre pas de tendance à la hausse.

Malgré l'amputation de la cuvette nord, les mouvements fluvio-lacustres se perpétuent dans le système avec des espèces dont les recrutements autrefois moins élevés, présentent successivement des pics d'abondance (Mormyridae en 1976 ; *B. batensoda* en 1977 fig. 3).

7.3.2. INFLUENCE DU VOLUME DE LA CRUE

L'inondation du Yaéré varie en fonction du volume de crue du Logone (BÉNECH *et al.*, 1982). En forte crue, les débordements du fleuve s'intensifient en amont du Logomatia (fig. 1) ; l'inondation du Yaéré est plus étendue et se prolonge plus longtemps en dehors des drains. Au moment de la vidange du Yaéré, l'El Beïd se comporte comme un goulot d'étranglement et, de ce fait, on observe à Daga un allongement de la période de décrue qui s'effectue lentement les années de forte hydraulicité.

Ces particularités hydrauliques agissent sur les migrations des poissons (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1983). En crue faible, certaines espèces caractéristiques de la décrue ont une dévalaison plus précoce ; l'étalement réduit de la nappe d'eau en dehors des drains les conduit à se comporter comme les espèces de crue.

Cette variation du comportement n'est certainement qu'un des aspects des contraintes et des limites imposées par le volume d'eau annuel de la crue. Nous analysons ici les conséquences de cette action au niveau des composantes du peuplement et de la production de la pêche ; nous en abordons ensuite le mécanisme, au niveau spécifique, par l'analyse des histogrammes des tailles.

7.3.2.1. Composantes du peuplement

De 1974 à 1976, les captures de crue suivent une évolution décrite par l'axe 3 de la figure 2 qui oppose en particulier *Distichodus rostratus* et *Polypterus bichir* à *Mormyrus rume* et *Pollimyrus isidori*. En 1977, on retrouve une certaine analogie avec 1974. Ces deux crues faibles sont hydrologiquement comparables. La figure 3 montre bien une décroissance de l'effectif de *M. rume* et de *P. isidori* avec la faible crue de 1977 mais pas d'évolution inverse nette pour *D. rostratus* et *P. bichir* ; par contre, les deux pics d'abondance d'*Alestes nurse* correspondent aux deux crues faibles.

Des variations d'abondance en relation avec l'intensité de la crue apparaissent également en décrue, mais cette fois pour des espèces sédentaires. L'importance prise par les captures de *Brienomyrus niger*, *Siluranodon auritus* et *Clenopoma* spp. de 1974 à 1976, fléchit considérablement en 1977 (fig. 3). L'effectif des *Clenopoma* remonte en 1978 (crue moyenne) mais ceux des deux autres espèces demeurent au niveau de 1977, traduisant une influence de la crue faible sur le recrutement de l'année suivante. L'abondance des migrateurs de décrue paraît indifférente *(Schilbe mystus, Brachysynodontis batensoda)*, voire inversement proportionnelle *(Synodontis schall-gambiensis)* à l'importance de la crue (fig. 3).

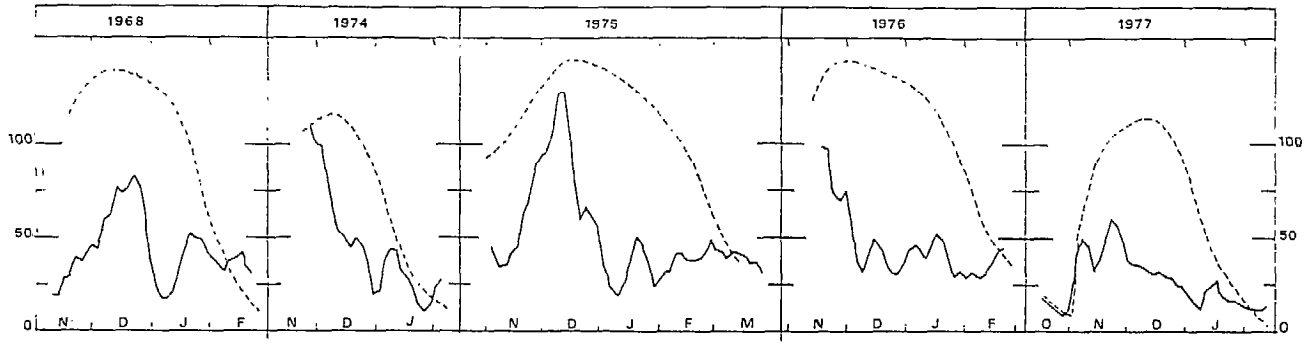


FIG. 10. — Comparaison des rendements de pêche au barrage de Daga sur l'El Beïd. ——— P.U.E. exprimée en kg de poissons capturés au cours d'un cycle de 24 h de pêche. Courbes lissées (moyennes mobiles calculées sur trois valeurs). Données de 1968 d'après DURAND (1970). — — — — Esquisse de la variation du niveau d'eau

Comparison between the fishing yields obtained at the Daga dam on the El Beid. ——— P.U.E. expressed in terms of kg of fishes caught in a 24 hours fishing cycle. Smoothed curves (moving averages calculated on the basis of three values). 1968 data according to DURAND *(1970). — — — — Outline of the variation in the water level*

TABLEAU VI

Caractéristiques annuelles globales concernant la pêche au barrage de Daga (du 27/11 au 10/2), la crue du Logone et la pluviosité annuelle à N'Djaména. P.U.E. max : d'après la figure 10. I : Indice de crue du Logone (cf. BÉNECH, QUENSIÈRE, VIDY 1982)

Global annual characteristics about fishing at the Daga dam (from November 27th to February 10th), the Logone flood and annual rainfall at N'Djamena. max P.U.E.: according to figure 10. I: Flood index concerning the Logone (cf. BÉNECH, QUENSIÈRE, VIDY 1982)

Année	(1) Captures totales (Kg)	(2) Tilapia sop (Kg)	(1) - (2) (Kg)	PUE max (Kg)	I (10^6 m^3)	Pluviosité (mm)
1968/69	1223	419	804	83	1023	561
1974/75	1230	699	531	109	240	423
1975/76	1566	345	1221	128	1939	746
1976/77	1095	153	942	99	1377	651
1977/78	657	202	455	61	261	539
1978/79	1119	90	1029	90	1311	616

7.3.2.2. Production halieutique

Une saison de pêche antérieure à la sécheresse (1968) et cinq années postérieures (1974 à 1978) ont été regroupées pour étudier les fluctuations de la production de la pêche en fonction du volume de la crue.

Les particularités annuelles du peuplement du Yaéré se traduisent globalement dans l'importance des captures. La prise pondérale par unité d'effort de pêche est un bon indice de la production en poissons du Yaéré (production halieutique potentielle) dans la mesure où elle en est une fonction linéaire. D'après l'analyse des mouvements migratoires et des conditions d'échantillonnage, nous considérons que c'est le cas (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982 et 1983). La période étudiée est exempte de crue exceptionnelle susceptible de modifier les conditions de pêche et, par ailleurs, nous n'avons pas constaté de phénomène de saturation qui ferait tendre la PUE vers une limite.

Le rendement de la pêche dépend de la phase hydrologique et présente généralement un maximum avant l'étale (fig. 10). Nous avons caractérisé l'abondance du peuplement annuel de hautes eaux par la valeur lissée de ce maximum (tabl. VI). Il existe une corrélation positive élevée entre les valeurs des maxima annuels et les indices de crue (estimation de l'importance de la crue du Logone ; cf. BÉNECH *et al.*, 1982) lorsque l'année 1974 ne participe pas au calcul du coefficient de corrélation ($r = 0.974$; $r_{0,05} = 0.88$) (fig. 11). La particularité de 1974 — année qui suit la sécheresse (cf. § 1.) — justifie sa mise à l'écart.

TABLEAU VII

Captures en nombre au barrage de Daga du 27/11 au 10/2
Catches (individuals) at the Daga dam from November 27th to February 10th

	1968/69	1974/75	1975/76	1976/77	1977/78	1978/79
Nombre total	52723	35103	52468	75791	51050	30322
Tilapia spp	9734	10567	5169	2302	6115	6710
Nbre total - Tilapia	42989	24536	47299	73489	44935	23612

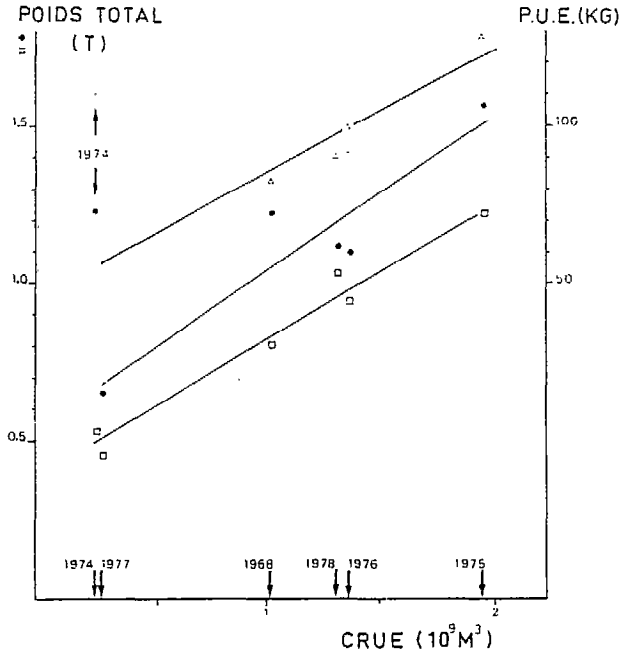


FIG. 11. — Relation entre le rendement de la pêche au barrage de Daga et l'importance de la crue du Logone. ● : Poids total des captures du 27/11 au 10/2 (en tonnes). □ : Poids total des captures du 27/11 au 10-2 (en tonnes), *Tilapia-Sarotherodon* exclus. △ : Prise maximale par unité d'effort de pêche (d'après fig. 10)

Relation between the fishing yield at the Daga dam and the importance of the Logone flood. ● : Total weight of the catches collected from November 27th to February 10th (expressed in tons). □ : Total weight of the catches collected from November 27th to February 10th excluding Tilapia-Sarotherodon. *△ : Maximum catch per unit effort (according to fig. 10)*

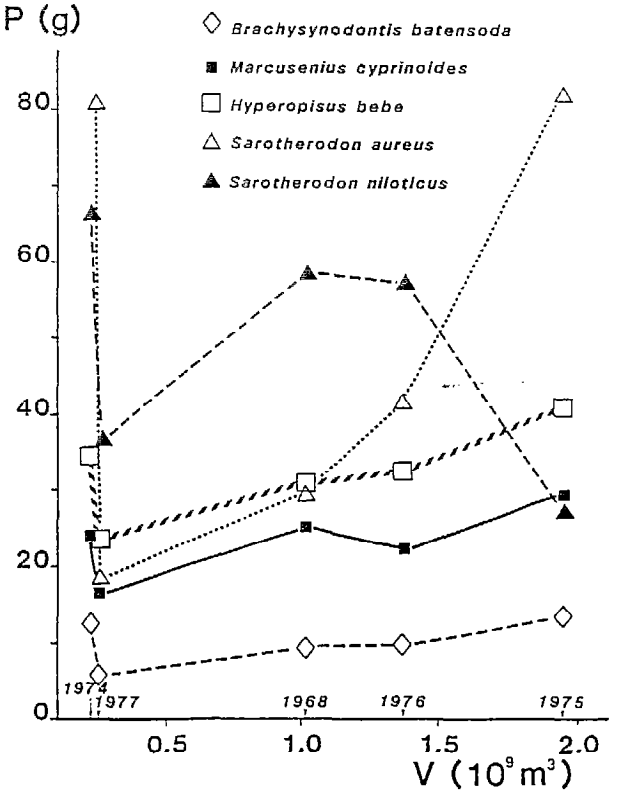


FIG. 12. — Relation entre le poids individuel moyen spécifique (P) des captures au barrage de Daga et l'importance de la crue du Logone (V)

Relation between the mean specific individual weight (P) of catches collected at the Daga dam and the importance of the Logone flood (V)

Un autre calcul a été effectué en utilisant les captures obtenues chaque année du 27/11 au 10/2 avec un même effort de pêche. En éliminant 1974, on obtient encore une corrélation significative ($r = 0{,}931$) entre les captures et l'indice de crue.

L'originalité de 1974 provient de l'abondance des *Tilapia-Sarotherodon* (cf. § 1.). Ceci nous a conduits à reprendre les calculs précédents sans ce groupe d'espèces. Dans ces conditions, 1974 s'intègre parfaitement au nuage des points défini par les autres années (fig. 11) et la corrélation est hautement significative.

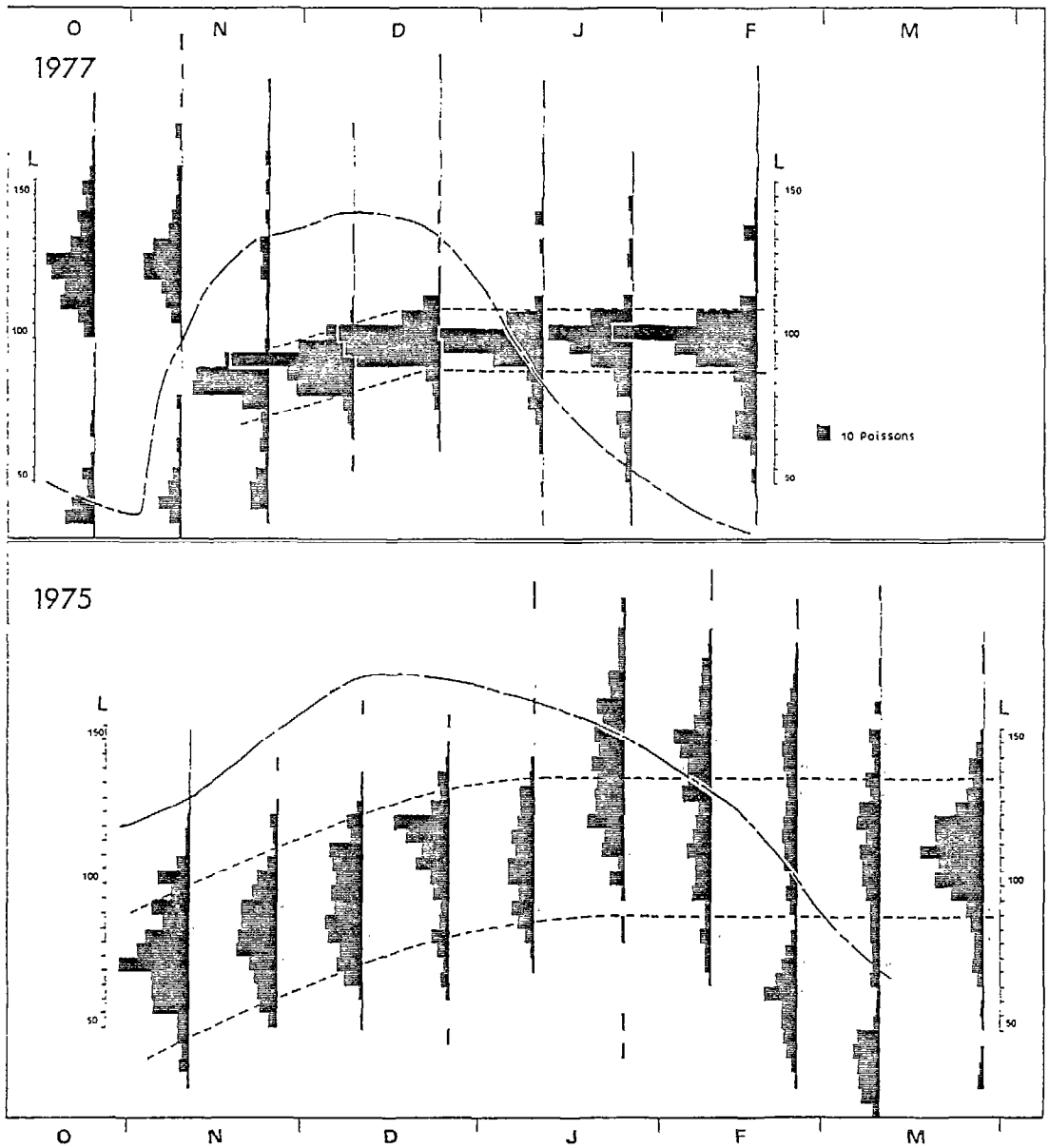


FIG. 13. — Histogrammes des fréquences des tailles de *Sarotherodon niloticus* d'après les pêches de l'El Beid (1975 et 1977). Les tirets encadrent la cohorte de jeunes venus avec la crue. — · — courbe de crue

Size frequency histograms of Sarotherodon niloticus according to the catches collected in the El Beid (1975 and 1977). Broken lines represent the cohort of juveniles brought by the flood. — · — flood curve

La prise pondérale par unité d'effort dépend du nombre de poissons capturables et de leur poids individuel ; en d'autres termes du nombre de poissons hébergés dans le Yaéré et de leur croissance. Le nombre total de poissons capturés à Daga ne présente pas de corrélation avec l'intensité de la crue, même lorsqu'on exclut les *Tilapia-Sarotherodon* (tabl. VII ; $r = 0{,}362$ et $r_{0,05} = 0{,}81$). En revanche, si on écarte les valeurs observées en 1974, on constate que, chez certaines espèces, le poids individuel moyen croît avec l'importance de la crue (fig. 12). La relation poids moyen-crue est en général linéaire, mis à part les tendances particulières chez *Sarotherodon aureus* et *S. niloticus*.

TABLEAU VIII

Relation entre la taille moyenne (ou classe modale) en mm des cohortes de différentes espèces en fin de première croissance et l'indice de crue du Logone

Relation between the mean size (or modal class) expressed in mm of the cohorts of different species at the end of the first growth and the flood index of the Logone

Année	Siluranodon auritus (1)	Brienomyrus niger (1)	Brienomyrus niger (2)	Sarotherodon niloticus (1)	Indice de crue
1974	90	85,0	-	120	230
1975	90	89,5	70	110	1939
1976	85	76,5	58,5	105-110	1377
1977	70-75	66,5	50	100	261

(1) Cohorte de crue.
(2) Cohorte de décrue.

(1) Flood cohort.
(2) Subsidence cohort.

En première analyse, il semble qu'une corrélation positive entre poids individuel moyen et crue n'existe que chez les migrateurs fluvio-lacustres dont les captures correspondent à une cohorte prépondérante. Chez les sédentaires il existe généralement différentes cohortes qui, selon les années, sont plus ou moins bien représentées dans les captures. Dans ce cas, la valeur du poids moyen n'est pas un critère satisfaisant pour apprécier la croissance annuelle ; on doit pour cela observer les structures des tailles qui permettent d'individualiser les cohortes. Aussi, pour préciser l'influence de la croissance sur la relation crue-recrutement, avons-nous abordé l'étude des histogrammes des fréquences de taille.

7.3.2.3. La taille des poissons capturés

Au cours de chaque échantillonnage et tout au long de la saison de pêche, la longueur standard des poissons capturés a été mesurée jusqu'à concurrence de 50 poissons par espèce et par échantillon. Pour chaque espèce nous disposons d'une séquence d'histogrammes des fréquences des tailles pour chaque saison de pêche. Nous analysons ici les histogrammes de quelques espèces typiques :

— un sédentaire non résident dans le Yaéré : *Sarotherodon niloticus* ;

— deux sédentaires résidents dans le Yaéré : *Siluranodon auritus* et *Brienomyrus niger* ;

— un migrateur fluvio-lacustre éventuellement présent dans les mares du Yaéré : *Pollimyrus isidori* ;

— un migrateur fluvio-lacustre non résident dans le Yaéré : *Hyperopisus bebe.*

A / SAROTHERODON NILOTICUS (fig. 13)

Cette espèce, rare dans les mares du Yaéré mais abondante dans celles de l'El Beïd, quitte la zone inondée avec les dernières eaux de décrue. Elle peut se reproduire pendant toute la période d'inondation, aussi est-elle susceptible de présenter plusieurs cohortes dans les pêches de l'El Beïd : il est facile de les distinguer d'après les histogrammes de 1977 :

— avant l'arrivée de la crue on observe des adultes résidents (mode : 120-125 mm) et leur descendance (mode : 35-40 mm). Ces deux cohortes disparaissent quasiment pendant la crue :

— dans la deuxième quinzaine de novembre, une cohorte apportée par les eaux de crue (mode 80-85 mm) s'intercale entre les deux précédentes et reste ensuite bien individualisée. Elle croît jusqu'à fin décembre puis sa taille (95-100 mm) demeure constante (arrêt de croissance hivernal) ;

— à partir de fin décembre, la présence simultanée de poissons de grande taille (130-150 mm) et de très petite taille, est l'indice d'une nouvelle reproduction *in situ*.

La succession intra-annuelle des cohortes, assez facile à suivre en 1977, est beaucoup plus floue les autres années. Toutefois, il semble que le processus demeure le même et qu'il n'y ait pas de variation inter-annuelle quant au nombre de cohortes.

La valeur modale de la cohorte de crue montre une certaine corrélation avec l'intensité de la crue (tabl. VIII).

Les fortes crues de 1975 et 1976 semblent favoriser l'introduction dans le Yaéré d'un nombre d'adultes (taille $\geqslant$ 150 mm) plus élevé ; de ce fait, la cohorte

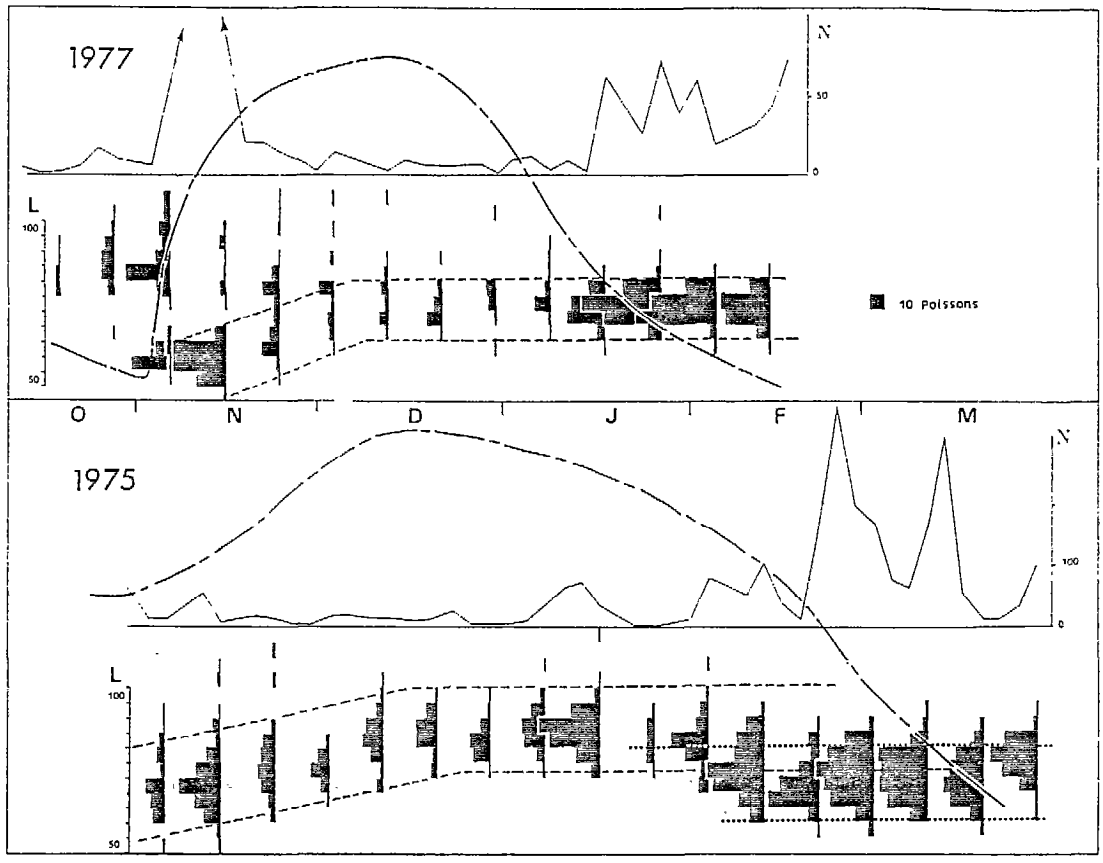


FIG. 14. — Histogrammes des fréquences des tailles de *Siluranodon auritus* d'après les captures de l'El Beïd de 1975 et 1977. Les différentes cohortes de jeunes (cf. § 2.3.2.) sont encadrées par des tiretés ou des pointillés. L'abondance de l'espèce (N) et la courbe de crue (— - —) sont indiquées

Size frequency histograms of Siluranodon auritus *according to catches collected in the El Beid in 1975 and 1977. The different cohorts of juveniles (cf. § 2.3.2.) are represented by broken lines or dotted lines. The abundance of the species (N) and the flood curve (— - —) are mentionned*

de décrue qui en est issue (30-80 mm), est elle aussi plus importante. Ces grands poissons sont à distinguer des résidents présents dans les captures avant l'arrivée de la crue car on les observe aussi en 1974 — les résidents n'existaient pas dans l'El Beïd cette année-là.

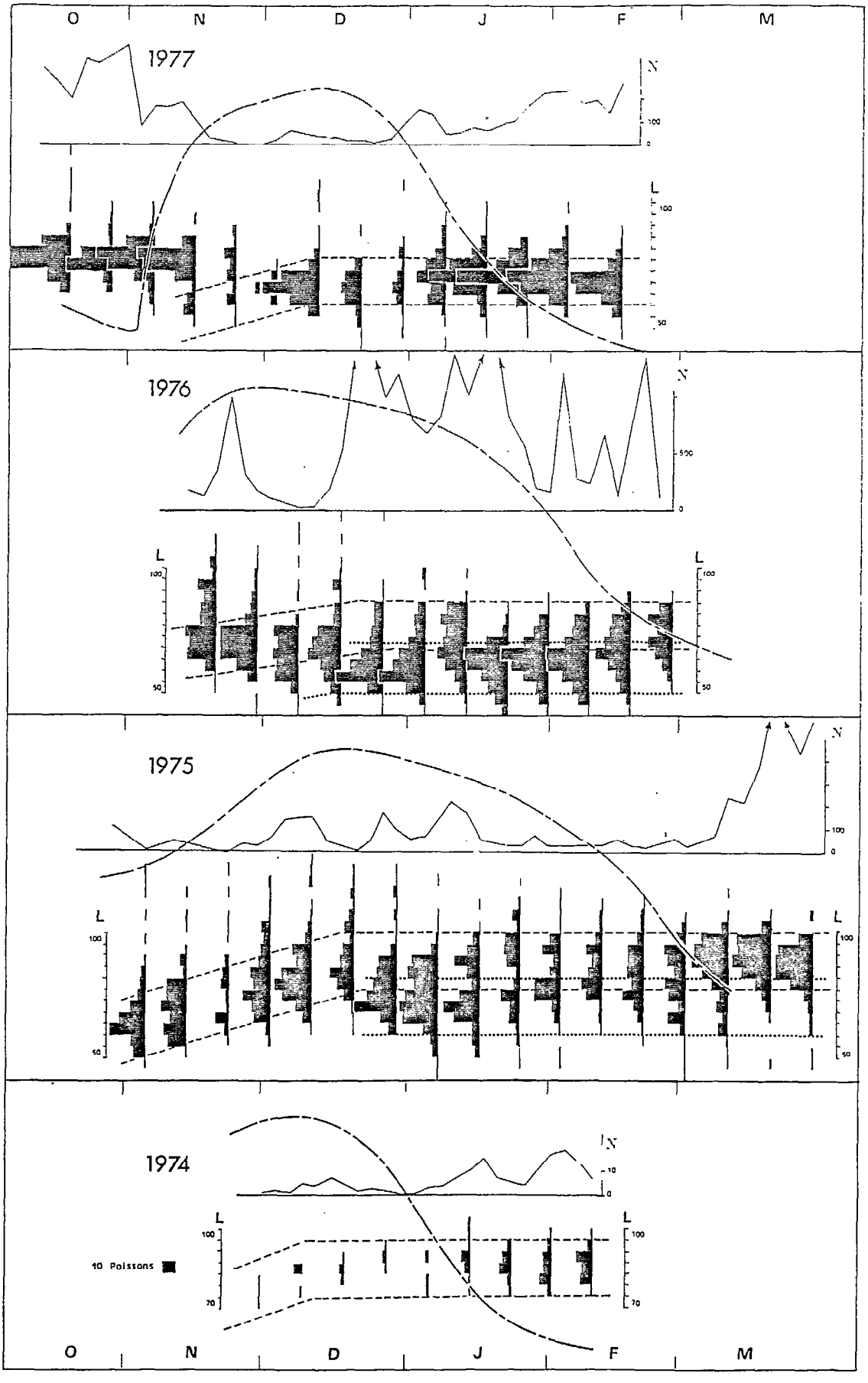
B/ SILURANODON AURITUS (fig. 14)

Cette espèce présente un certain sédentarisme mis en évidence par la capture d'adultes dans les mares du Yaéré et les eaux résiduelles des drains. Le 12/10/76, avant l'arrivée de la crue, nous avons pêché des mâles et des femelles matures dans la Kalia (fig. 1). Les femelles présentaient une taille plus élevée que les mâles, dimorphisme qui entraîne une bimodalité ou un étalement des histogrammes des tailles (mode des mâles : 90 mm ; mode des femelles : 105 mm). Des poissons de taille comparable ont été pêchés dans l'El Beïd avant la crue de 1977 (fig. 14) ; dès la montée des eaux ils sont remplacés par une importante cohorte de jeunes qui ne constitue pas leur descendance mais celle de leurs homologues atteints plus tôt par la crue du Logone. La comparaison avec l'enchaînement des cohortes chez *Sarotherodon niloticus* conduit à cette interprétation car,

→

FIG. 15. — Histogrammes des fréquences des tailles de *Brienomyrus niger* d'après les captures de l'El Beïd (1974 à 1977). Cf. fig. 14

Size frequency histograms of Brienomyrus niger *according to the catches collected in the El Beid (from 1974 to 1977). Cf. figure 14*


O
N
D
J
F
M
1977
N
L
1976
N
L
L
1975
N
L
L
1974
N
L
L
10 Poissons
O
N
D
J
F
M

chez cette espèce, les jeunes sont présents avant l'arrivée de la crue.

En 1975 et 1977 on peut suivre la croissance en longueur de cette cohorte de jeunes apportée par la crue. Son arrêt de croissance hivernal apparaît mi-décembre. En 1974 et 1976, le début tardif de l'échantillonnage ne permet pas d'observer la croissance. Les valeurs modales de la taille en fin de croissance (tabl. VIII) augmentent dans le même sens que l'importance de la crue — l'année 1974 étant toujours considérée comme exceptionnelle.

La plus grosse part des captures de cette cohorte de jeunes s'achève avec la décrue lente. Une autre cohorte d'individus de taille plus petite apparaît au cours de la décrue de 1975 et 1976 et constitue la majorité des captures de l'espèce pour ces deux saisons de pêche. Cette deuxième cohorte n'existe pas pour les faibles crues 1974 et 1977. En 1977 la première cohorte forme un pic d'abondance en décrue car l'inondation trop réduite n'a pas fourni un volume d'eaux résiduelles suffisant pour héberger la descendance d'une population qui avait reconstitué des stocks importants au cours des deux crues précédentes.

L'existence de deux cohortes peut être expliquée par des phases de mise en eau successives auxquelles correspondent les reproductions de deux stocks distincts — le stock de reproducteurs colonisateurs du Yaéré (le seul en 1974) et le stock de reproducteurs résidents — ou deux périodes de reproduction successives d'un même stock lorsque les conditions favorables se prolongent. La capture d'adultes matures mi-octobre 1976 permet de supposer que la deuxième cohorte de 1976 atteint 55-60 mm en deux mois de séjour dans le Yaéré.

C/ Brienomyrus niger (fig. 15)

Les populations de *B. niger* qui résident dans les mares du Yaéré ont péri au moment de leur assèchement en 1972/73. Dans l'El Beïd, en 1974, les *B. niger* ne sont capturés en quantités importantes qu'à partir de la décrue ; on observe une seule cohorte de jeunes de grande taille, descendance d'adultes du Logone ou des mares de bordure du fleuve. Les années suivantes, l'espèce ayant recolonisé le Yaéré, les captures de l'El Beïd comprennent des adultes et un mélange de jeunes de différentes origines. D'après Lek (1979), la taille de maturité sexuelle des *B. niger* dans le Yaéré est de 75 mm pour les deux sexes.

L'individualisation des cohortes de jeunes s'avère difficile par la méthode de Petersen à cause de la faiblesse des effectifs dans chaque prélèvement. A partir de l'arrêt de croissance en longueur (mi-décembre), le cumul de plusieurs prélèvements successifs étoffe les effectifs sans mélanger les cohortes ; elles ont alors été individualisées par la méthode De Cassie. En crue faible, une seule cohorte est prépondérante (95 % des captures en 1977). En revanche, pour les deux fortes crues 1975 et 1976, on distingue deux cohortes dont les proportions sont variables d'une année à l'autre mais qui présentent une différence de taille moyenne du même ordre de grandeur (18 et 19,5 mm ; tabl. VIII). La cohorte des petits individus apparaît brusquement fin décembre dans la phase de décrue lente (fig. 15) : celle des grands individus est plus précoce et, en 1975, on suit facilement sa croissance.

Pour chaque cohorte on obtient une relation linéaire taille de fin de croissance-intensité de crue. En 1974, l'unique cohorte fille des adultes du Logone présente une taille moyenne élevée : le particularisme de cette crue a déjà été évoqué.

Les hypothèses formulées pour *Siluranodon auritus* restent envisageables pour *B. niger*. Cette espèce prolonge sa période de reproduction dans le Yaéré tant que les conditions restent favorables (Blache, 1964). La constance d'une même différence de taille entre les deux cohortes annuelles peut résulter de deux périodes de reproduction reliées à des phénomènes hydrologiques séparés chaque année par des intervalles de temps identiques (mise en eau et début d'étale par exemple).

D/ Pollimyrus isidori (fig. 16)

Ce petit migrateur fluvio-lacustre (Lek et Lek, 1978) peut se maintenir dans les mares du Yaéré (Blache, 1964). Sa petite taille, sa croissance rapide et son sédentarisme éventuel rendent difficile la distinction des jeunes et des adultes dans les captures de l'El Beïd.

Les individus capturés dans l'El Beïd avant la crue en octobre 1976 et octobre 1977 sont des poissons d'un an qui ont séjourné dans le Yaéré pendant la saison sèche. Apparemment il n'y a pas eu de croissance en longueur au cours des sept mois de survie dans les mares résiduelles (à la décrue précédente les captures ont la même taille).

Après l'évacuation de ces poissons résidents avec les premières eaux de crue, les jeunes apparaissent et la taille moyenne diminue en novembre 1977 (fig. 16). Ces jeunes croissent puis leur taille moyenne se stabilise et décroît au cours de la deuxième partie de la décrue. Cet abaissement final de la taille et la dissymétrie des histogrammes des fréquences des longueurs indiquent qu'il ne s'agit pas d'une seule cohorte de jeunes.

Les pêches effectuées dans le Logomatia, à N'Godeni en septembre 1976, confirment cette hypothèse. On récolte ensemble des jeunes et des

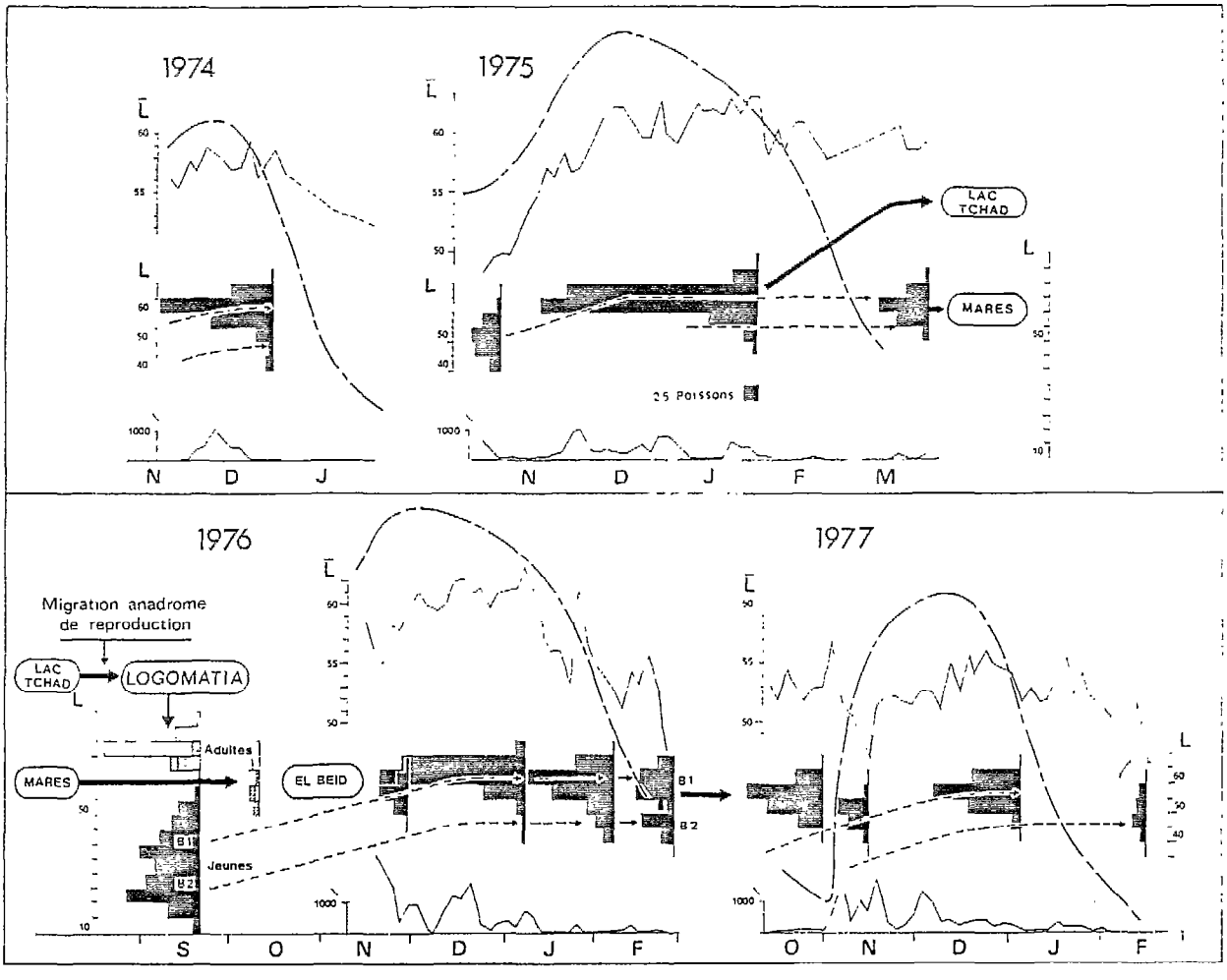


FIG. 16. — Évolution de la taille moyenne ($\bar{L}$) et de la distribution des fréquences des tailles (L) de *Pollimyrus isidori* au cours de 4 saisons de pêche dans l'El Beïd (1974 à 1977). La croissance des cohortes (B1 et B2) est matérialisée par des flèches en tireté. L'enchaînement entre les générations de 1975 et 1976 (flèches continues et cf. § 2.3.4.) est rendu possible par les captures du Logomatia (septembre 1976). Les histogrammes correspondant à des adultes sont en pointillé (♀) ou hachurés (♂). L'abondance de l'espèce (N) et la courbe de crue (— · —) sont indiquées

Evolution of the mean size ($\bar{L}$) and the distribution of size frequencies (L) of Pollimyrus isidori *during the four fishing seasons in the El Beid (from 1974 to 1977). The growth of cohorts (B1 and B2) is represented by broken arrows. The 1975 and 1976 generations can be linked (continuous arrows and cf. § 2.3.4.) by the catches collected in the Logomatia (September 1976). Histograms corresponding to adults are represented by dotted lines (♀) or hatching (♂). The abundance of the species (N) and the flood curve (— · —) are mentioned*

adultes et la cohorte des jeunes est bimodale (B1 et B2 ; fig. 16). Dans l'El Beïd, les jeunes les plus grands sont capturés juste après le maximum des hautes eaux ; les petits n'apparaissent qu'à la décrue. Aux basses eaux de 1976 les deux groupes sont distinguables ; à ce moment-là leurs effectifs s'équilibrent presque dans les captures.

Les éléments ci-dessus conduisent à l'hypothèse d'un étalement de la reproduction pouvant comprendre deux périodes de ponte plus intense avant mi-septembre, en bordure de la zone d'inondation du Logone. L'existence des « deux » cohortes — plus ou moins différenciées — qui en résulte paraît assurée chaque année même pour une faible inondation, avec ou sans résidents dans le Yaéré (1974). L'étalement de la reproduction de *Pollimyrus isidori* s'accorde avec les observations de KIRSCHBAUM (1982) sur cette espèce qui, en captivité, présente une ponte fractionnée avec des intervalles de 6 à 8 jours.

La première cohorte de *P. isidori* est nettement

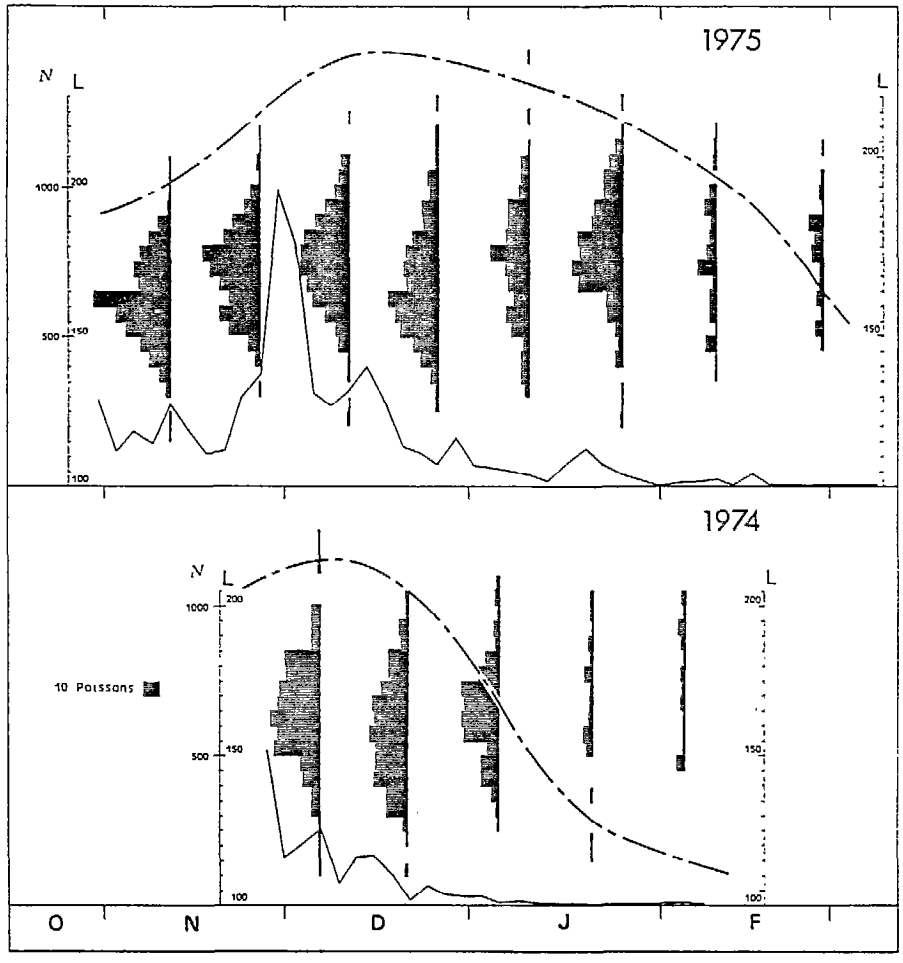


FIG. 17. — Histogrammes des fréquences des tailles (L) des *Hyperopisus bebe* capturés dans l'El Beïd en 1974 et 1975. L'abondance de l'espèce (N) est indiquée par un trait plein, la courbe de crue par un trait discontinu

Size frequency histograms (L) of Hyperopisus bebe *caught in the El Beid in 1974 and 1975. The abundance of the species (N) is represented by a continuous line and the flood curve by a discontinuous line*

dominante dans l'El Beïd. Le mode de la taille est 60 mm en 1974, 1975 et 1976, et de 55 mm en 1977. En tenant compte des remarques déjà formulées, on retrouve ici encore l'influence du volume de crue sur la taille.

E/ HYPEROPISUS BEBE (fig. 17).

C'est un migrateur fluvio-lacustre typique dont l'existence dans les mares résiduelles du Yaéré n'a jamais été mentionnée. Les variations de taille qui peuvent être décelées d'après l'étude des histogrammes des fréquences de taille ne peuvent être attribuées qu'à des populations d'origine fluviale et lacustre.

Comme chez la majorité des migrateurs fluvio-lacustres, on observe une corrélation positive entre la taille moyenne des individus d'une année et l'intensité de la crue (fig. 12). En 1975 (fig. 19), la taille moyenne augmente régulièrement jusqu'à l'étale. Après un court palier de stabilisation, elle décroît brutalement puis remonte et se caractérise alors par une grande variabilité. En 1975 et 1976, la baisse de la taille moyenne à partir de l'étale ou du début de la décrue, correspond à l'arrivée d'un contingent de taille plus petite mais difficilement individualisable d'après l'histogramme des fréquences de taille. Par la suite, la variabilité de la taille moyenne provient à la fois d'une réduction de l'abondance de l'espèce et du mélange de ces deux groupes d'individus.

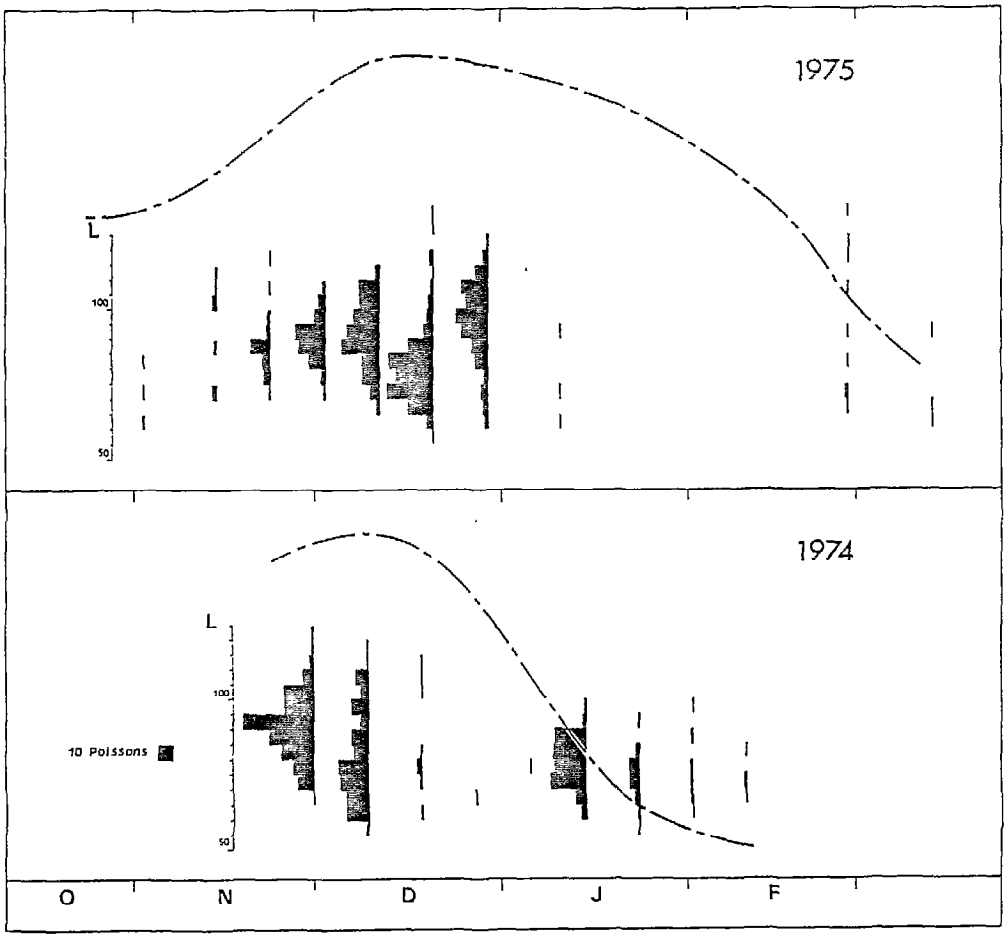


FIG. 18. — Histogrammes des fréquences des tailles (L) des *Alestes baremoze* capturés dans l'El Beïd en 1974 et 1975. La courbe de crue est indiquée par un trait discontinu

Size frequency histograms (L) of Alestes baremoze *caught in the El Beid in 1974 and 1975. The flood curve is represented by a discontinuous line*

Ces observations montrent que l'El Beïd est, pour cette espèce, le lieu de convergence des jeunes de l'année ayant des lieux ou des dates de naissance différents.

F/ ALESTES BAREMOZE (fig. 18)

Ce migrateur fluvio-lacustre typique, moins bien représenté que le précédent, montre néanmoins une individualisation marquée de cohortes. Elle intervient également en crue faible (1974), comme pour *P. isidori*.

7.3.2.4. Discussion

Les captures de l'El Beïd — obtenues par un effort d'échantillonnage annuel constant — sont utilisées ici pour estimer l'influence du volume de la crue du Logone sur le peuplement ichtyologique du Yaéré. Nous avons envisagé une influence globale en considérant la production de la pêche et une influence spécifique en observant les variations de composition du peuplement et des structures des tailles.

Influence globale

Le Yaéré est colonisé chaque année par un contingent d'alevins qui présente une composition spécifique variable, fonction de différents paramètres du milieu agissant aussi bien au niveau fluvio-lacustre sur la mortalité ou les migrations des stocks de reproducteurs, qu'au niveau du Yaéré en déterminant les conditions de reproduction et d'incubation. Malgré la variabilité intrinsèque du stock d'alevins,

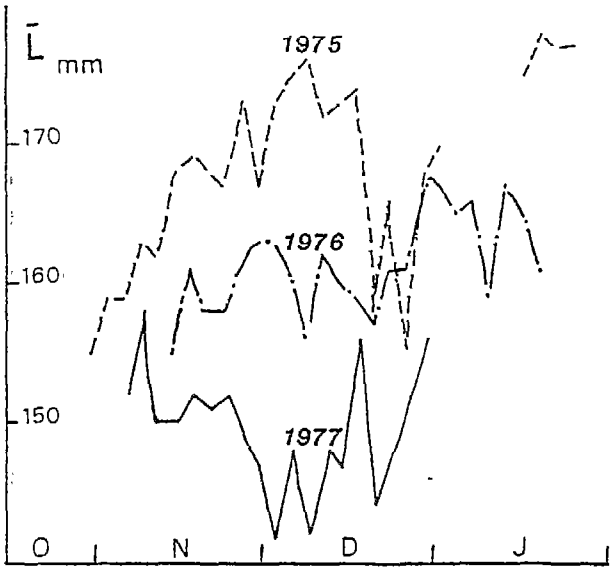


FIG. 19. — Tailles moyennes des *Hyperopisus bebe* capturés pendant trois saisons de pêche à Daga (1975 à 1977)

Mean sizes of Hyperopisus bebe *caught during three fishing seasons at Daga from 1975 to 1977*

il existe une relation entre la production ichtyologique du Yaéré et l'intensité de la crue du Logone (cf. § 2.2.).

Dans le cadre d'une succession régulière des inondations annuelles, la relation production-crue paraît indépendante de la composition spécifique du peuplement et du système fluvio-lacustre. La production de 1968 — période de Tchad Normal — s'intègre bien à la relation définie essentiellement par des années de Petit Tchad (1975 à 1978).

Par contre, une inondation partielle du Yaéré, conduisant à l'absence d'écoulement dans l'El Beïd, est génératrice l'année suivante d'une production qui ne s'intègre pas à la relation précédente. La production de 1974 est exceptionnelle pour cette crue faible (fig. 11).

La relation production-crue s'applique essentiellement aux migrateurs fluvio-lacustres. L'« excédent » de la production 1974 correspond à une quantité relativement plus importante de *Tilapia-Sarotherodon* (fig. 11), espèces représentant la plus grosse part pondérale des captures de « sédentaires ».

Le recrutement du lac en migrateurs fluvio-lacustre étant lié à l'importance de l'inondation du Yaéré, la réduction de la superficie inondée entraîne une diminution des échanges fluvio-lacustres. Or, ceux-ci paraissent caractéristiques du peuplement ichtyologique tchadien, quel que soit l'état du lac. Les réduire correspond à une sous-exploitation des potentialités de production de l'ensemble fluvio-lacustre.

Influence spécifique

Nous avons essayé d'expliquer l'influence globale de la crue sur le peuplement en analysant son action au niveau spécifique. L'étude des histogrammes des fréquences des tailles a permis une meilleure compréhension des réactions des populations aux caractéristiques de l'inondation du Yaéré, tant du point de vue de la croissance individuelle que de celle des effectifs.

Les fortes crues favorisent la croissance individuelle comme le montre l'élévation du poids individuel moyen. La corrélation positive crue-poids individuel qui ne paraissait pas valable pour certaines espèces (fig. 12) se vérifie lorsqu'on tient compte de la présence de plusieurs cohortes (tabl. VIII). L'amélioration de la croissance affecte l'ensemble des populations de juvéniles.

Nous n'avons pas constaté de relation générale entre les effectifs spécifiques et la crue ; on observe même des tendances inverses : quelques espèces paraissent plus nombreuses en crue faible (*Alestes nurse* et *Synodontis schall gambiensis*), d'autres en crue forte (*Clenopoma*) (fig. 3). Les histogrammes des tailles montrent que l'effectif d'une espèce peut comprendre des composantes qualitativement différentes : adultes et plusieurs groupes de jeunes. La proportion de ces composantes dépend des caractéristiques de l'espèce.

Les migrateurs anadromes de reproduction se reproduisent aux abords des zones inondées après la remontée du fleuve, sans s'engager dans la plaine — on peut cependant en douter pour les *Pollimyrus isidori* dont la taille des grands individus de l'El Beïd correspond à celle des géniteurs rencontrés dans le Logomatia. Les sédentaires se déplacent avec la crue dans la zone inondée ou sont déjà présents dans les mares résiduelles de la plaine. De cette répartition géographique des adultes résulte autant de lieux de reproduction potentiels. En déterminant la répartition et la persistance des zones favorables à la reproduction, la crue module l'expression de ce potentiel. La zone de contact entre fleuve et Yaéré s'étend avec l'intensité de la crue et l'inondation de la plaine se prolonge. L'extension et la prolongation de l'inondation permettent un étalement de la reproduction à l'origine de l'individualisation des cohortes que nous avons observées.

L'individualisation de plusieurs cohortes de juvéniles paraît être une potentialité générale quelles que soient les caractéristiques migratoires des espèces.

Chez les migrateurs (*Pollimyrus isidori* et *Hyperopisus bebe*), l'étalement des histogrammes, leur dissymétrie et l'absence de mode bien marqué — caractéristique d'un groupe de jeunes poissons du même âge — n'autorise pas à conclure à l'existence d'une seule cohorte. L'El Beïd apparaît comme le

TABLEAU IX

Liste des noms d'espèces avec leurs codes et abréviations utilisés dans les figures

List of species along with their codes and abbreviations used in the figures

CODE	SIGLE	NOM	CODE	SIGLE	NOM
1	XNI	Xenomystus nigri	50	SCH	Schilbe uranoscopus
2	HET	Heterotis niloticus	51	SMY	Schilbe mystus
3	HYP	Hyperopisus bebe	52	ENI	Eutropius niloticus
4	MHA	Mormyrus hasselquisti	53	SIL	Siluranodon auritus
5	MRU	Mormyrus rume	55	SBA	Brachysynodontis batensoda
6	MDE	Mormyrops deliciosus	56	SME	Hemisynodontis membranaceus
9	BNI	Brienomyrus niger	57	SCL	Synodontis clarias
11	MCY	Marcusenius cyprinoïdes	60	SNI	Synodontis nigrita
14	PIS	Pollimyrus isidori	66	SSG	Synodontis schall-gambiensis
19	HBR	Hydrocynus brevis	67	MAL	Malapterurus electricus
21	ADE	Alestes dentex	68	LAT	Lates niloticus
22	AEA	Alestes baremoze	70	TNI	Sarotherodon niloticus
25	ANU	Alestes nurse	71	TAU	Sarotherodon aureus
28	ICH	Ichthyborus besse	72	TGA	Sarotherodon galilaeus
29	CIC	Citharinus citharus	73	TZI	Tilapia zillii
33	DRO	Distichodus rostratus	75	CTE	Ctenopoma sop
34	DBR	Distochodus brevipinnis	79	PSE	Polypterus senegalus
37	LSE	Labeo senegalensis	80	PBI	Polypterus bichir
38	LCO	Labeo coubie	84	TSP	Tilapia et Sarotherodon spp
41	BBA	Bagrus bayad	85	CSP	Clarias spp
42	CAU	Chrysichthys auratus	86	PET	Petrocephalus spp
44	AUC	Auchenoglanis spp	92	BAB	Barbus spp

lieu de convergence des jeunes d'une même espèce issus de lieux divers et ayant des dates de naissance différentes.

Guidés par le schéma assez net observé chez *Pollimyrus isidori* en 1976, il est possible de distinguer au moins deux cohortes successives dans les histogrammes de tailles des autres espèces. La première cohorte — selon l'ordre d'apparition chronologique — est présente dans l'El Beïd dès la montée des eaux et jusqu'à la fin de la présence de cette espèce on peut suivre la fin de sa croissance en longueur. La seconde cohorte de taille inférieure, apparaît seulement au moment des hautes eaux, sa croissance terminée ; son importance relative s'accroît en allant vers la décrue. Ce mélange de cohortes se traduit globalement par un abaissement de la taille moyenne puis par sa grande variabilité lorsque l'abondance de l'espèce diminue.

Brienomyrus niger et *Siluranodon aurilus*, deux espèces autochtones des mares du Yaéré, fournissent toujours une cohorte qu'on peut suivre dans l'El Beïd jusqu'à la fin de la décrue. Une deuxième cohorte, peu abondante ou absente en crue faible, apparaît des hautes eaux jusqu'à la décrue pour *B. niger* et seulement à la décrue pour *S. aurilus*. L'importance du recrutement dépend ici de la crue actuelle mais aussi de la précédente qui détermine le volume des mares, c'est-à-dire la capacité d'hébergement des reproducteurs de l'année.

Sarotherodon nilolicus effectue des migrations latérales pendant l'inondation. Quelle que soit l'année, on retrouve dans l'El Beïd le même schéma de succession des cohortes. Aux cohortes mère et fille d'étiage se substitue une cohorte principale apparue avec la crue ; on la suit jusqu'à la fin de la décrue. Au cours de la décrue, elle est encadrée par de grands individus et leur descendance. L'abondance de ces deux dernières cohortes est fonction de l'importance de la crue.

Les variations annuelles de crue provoquent donc des variations d'effectifs spécifiques. La réduction que nous avons observée à l'occasion de la faible crue de 1977 en est un exemple, aussi bien pour les espèces de crue que de décrue et, chez ces dernières, on observe en plus une incidence sur les captures de l'année suivante (cf. § 1.2.2.).

L'individualisation fréquente de deux cohortes principales peut correspondre à deux phases dans le processus de reproduction : un premier lot d'alevins nés dans le lit majeur envahit la plaine avec les premières eaux de débordement, c'est la première cohorte observée au niveau de l'El Beïd ; la naissance d'un second lot d'alevins paraît se situer au moment de l'étale de l'inondation. il donne la deuxième cohorte qui apparaît dans l'El Beïd au cours des hautes eaux. La première cohorte peut être qualifiée de cohorte d'invasion, la seconde de cohorte d'installation dans un milieu bien inondé.

Les différences de taille modale entre cohortes sont minimes et la bimodalité disparaît avec le temps. Si elle peut être négligeable et disparaître par la suite en ce qui concerne la taille, cette différenciation affecte peut-être d'autres caractères (méristiques) qui expliqueraient la formation des sous-populations observées chez certaines espèces.

CONCLUSION

De 1974 à 1977, les variations annuelles des captures dans l'El Beïd montrent une évolution qui correspond aux répercussions des effets de la sécheresse sur les milieux et les stocks de reproducteurs. Cette évolution est modulée par le volume de la crue annuelle du Logone avec des modalités spécifiques.

Influence de la sécheresse

La sécheresse 1972/73 a réduit considérablement les échanges entre le lac et le réseau fluvial (QUENSIÈRE, 1976). Les productions de ces milieux sont devenues temporairement plus indépendantes.

En 1974 et 1975, le peuplement du Yaéré est caractérisé par des espèces qui, pour leur majorité, n'appartiennent pas à la catégorie des migrateurs fluvio-lacustres ; certaines d'entre elles comme les « Tilapia » présentent les qualités pionnières pour exploiter un milieu adjacent occasionnellement disponible.

Dès 1976, les stocks du lac (migrateurs) et des mares résiduelles du Yaéré (sédentaires), décimés par la sécheresse, se sont reconstitués. Leur potentiel de reproduction influe principalement sur les captures de crue de l'El Beïd pour les premiers et sur les captures de décrue pour les seconds.

La réapparition des migrateurs fluvio-lacustres dans les captures de l'El Beïd indique une reprise de l'exploitation conjuguée des trois milieux du bassin : lac, fleuves, Yaéré, par des espèces migratrices adaptées au faciès lacustre du Petit Tchad. Ce mode d'exploitation, adopté par le peuplement ichtyologique quel que soit l'état du lac, est donc une caractéristique constante du système tchadien.

LAUZANNE (1976) distingue deux types de chaînes trophiques dans le bassin tchadien : les chaînes détritique et végétale. Le comportement benthique et insectivore des Mormyridae et de *Brachysynodontis batensoda* — qui tendent à devenir prépondérant dans le groupe des migrateurs — permet d'inclure ces espèces dans la chaîne détritique. Les potentialités lacustres du Petit Tchad favorisent donc celle-ci au détriment de la chaîne végétale dont le maillon consommateurs secondaires correspond à des migrateurs zooplanctophages typiques du Tchad Normal.

La comparaison des captures de l'El Beïd en période de Tchad Normal et de Petit Tchad (1968/1978) montre qu'une régression d'abondance spécifique est le cas le plus fréquemment observé (fig. 6). Ceci traduit sans doute une diminution ou une disparition de certains habitats des migrateurs fluvio-lacustres ; ces habitats correspondaient à des paysages qui n'existent plus en période de Petit Tchad (zones d'archipels). En outre, la réduction de la surface lacustre limite le potentiel de ressources que le Petit Tchad offre aux espèces susceptibles de l'exploiter ; ces dernières présentent un facteur de développement généralement inférieur — en valeur absolue — au facteur de régression des autres espèces. Chez les sédentaires, la transformation du milieu lacustre doit être à l'origine de modifications très nettes des captures telles que la disparition des *Ichthyborus* et la restructuration de la composition spécifique des *Tilapia-Sarotherodon* ; pour ces espèces, cela est l'indice d'une colonisation du Yaéré à partir des stocks lacustres.

Influence de la crue annuelle

L'influence du volume de la crue apparaît clairement lors de la faible crue 1977. Cette année-là le rendement de la pêche décroît (fig. 11), la croissance individuelle est réduite (fig. 12) et, autant en crue qu'en décrue, on constate une chute de l'abondance des espèces qui constituent la nouvelle tendance du recrutement en période de Petit Tchad (fig. 3). Chez certaines espèces, la diminution du nombre de cohortes (fig. 14 et 15) indique une réduction de la période de reproduction.

L'existence d'une relation entre l'intensité de la crue et la production des pêcheries a été remarquée depuis les premières études sur les rivières à plaines inondées. Dans une synthèse sur ce sujet, WELCOMME (1979) cite ANTIPA (1910) qui observait déjà une telle relation pour le Danube.

L'étude des plaines inondées s'est ensuite étendue à la zone tropicale et, pour l'Afrique, les travaux de DAGET décrivent les caractéristiques biologiques des espèces dans le delta central du Niger. L'influence de la crue sur la première croissance y est notée pour les *Distichodus* (DAGET, 1959) ; elle est confirmée par DANSOKO *et al.* (1976) dans une étude comparative de *Hydrocynus brevis* et *H. forskalii*. ces auteurs utilisent les variations hydrologiques de la période de sécheresse sahélienne pour mettre en évidence l'influence différentielle de la crue sur ces deux espèces dont une seule pénètre dans les zones inondées.

La pression économique pour l'aménagement des plaines inondées jugée potentiellement très productive a donné lieu à d'autres études dont celle des Kafue Flats. Dans ce système, DUDLEY (1974) et KAPETSKY (1974) ont trouvé une relation entre divers indicateurs de l'intensité de la crue, l'importance de la décrue et la croissance de première et deuxième année pour différents Cichlidés. La croissance est liée positivement à l'intensité de la crue et une décrue accentuée provoque une croissance médiocre (*in* WELCOMME, 1975).

En ce qui concerne l'influence de la crue sur les effectifs, DUDLEY (1972) a observé que les classes d'âge correspondant à des crues particulièrement intenses étaient mieux représentées. Dans le système

tchadien, nous avons aussi remarqué un recrutement important pour deux migrateurs fluvio-lacustres, *Citharinus citharus* et *Brachysynodontis batensoda* (BÉNECH, 1974, 1975) en 1970, année classée parmi les fortes crues de l'El Beïd. En corollaire, la déficience de la crue peut aboutir à l'absence de recrutement, c'est le cas pour *Citharinus citharus* en 1968 dans le fleuve Sénégal (REIZER, 1974). Ces effets marqués se traduisent dans certains peuplements par des espèces représentées par une seule classe d'âge comme le remarque HOLDEN (1963) dans la rivière Sokoto. Le succès du recrutement qui résulte de celui de la reproduction et de la survie des alevins, n'est pas général pour toutes les espèces ; HOLDEN (1963) note des variations dans l'abondance relative des espèces, en particulier entre sédentaires et migrateurs.

WELCOMME (1979) met l'accent sur les similitudes des systèmes de plaines inondées et les généralisations possibles dans cet ensemble. Cet auteur adopte en particulier une distinction pratique entre « whitefish » et « blackfish », classification écologique sommaire qui recouvre en partie celle de « migrateurs » et « sédentaires ». Les whitefish évitent les conditions sévères de la plaine en saison sèche tandis que les blackfish y restent fréquemment. Ces caractéristiques écologiques différentes ont d'importantes implications pour la gestion de l'écosystème et des stocks de poissons. Les blackfish se limitent à l'exploitation de la zone inondée tandis que les whitefish sont susceptibles d'exploiter d'autres milieux éloignés et cette fonction est particulièrement intéressante pour l'exploitation du lac Tchad.

L'exploitation interdépendante des trois milieux — lac, fleuves, zones inondées — par les migrateurs est une constante du bassin tchadien ; mais, en Petit Tchad, le milieu lacustre ne présente pas toutes les potentialités trophiques offertes par le Tchad Normal et le rendement est peu élevé comme on peut en juger par les différences quantitatives de migrations anadromes. En Petit Tchad il paraît donc inutile de se soucier de l'entretien des stocks de migrateurs en favorisant un recrutement régulier et important. L'année 1974 fournit un exemple d'exploitation particulière du Yaéré. La production exceptionnelle de cette crue faible résulte des deux années d'assec précédentes. L'assec favorise la production suivant le principe de la jachère et/ou en supprimant les stocks autochtones, donc la concurrence pour les *Tilapia-Sarotherodon* responsables de la production élevée de 1974 (fig. 11). Une exploitation du Yaéré favorisant les *Tilapia-Sarotherodon* par une succession d'années d'assec — eau utilisée à des fins agricoles — et de mise en eau pourrait être une solution intéressante dans le cadre du système de Petit Tchad.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M. le 30 juin 1983

QUATRIEME PARTIE

SYNTHESE ECOLOGIQUE ET EXPLOITATION DU MILIEU

Le milieu et les peuplements de poissons viennent d'être abordés sous l'aspect descriptif (1ère et 2ème parties) puis explicatif (3ème partie). Dans la quatrième partie, nous essaierons de comprendre la formation et l'organisation de l'ensemble ichtyologique tchadien d'un point de vue adaptatif et évolutif, les propriétés qui en résultent et leurs conséquences pour l'exploitation. Schématisant les descriptions précédentes, nous nous attacherons aux interactions entre les principaux intervenants que nous venons de présenter et ferons largement appel aux données bibliographiques.

Après une présentation de différents lacs plats africains et une synthèse de leurs caractéristiques communes, nous essaierons de dégager l'originalité du lac Tchad pour comprendre les adaptations au niveau des espèces et des communautés des poissons.

Au niveau de l'espèce, nous aborderons deux aspects de la biologie des poissons (respiration et reproduction) pour montrer l'intégration des espèces au milieu par des compromis forgés par la sélection naturelle ou stratégies adaptatives.

A un niveau d'organisation supérieur dans l'écosystème, on peut considérer que le peuplement ichtyologique s'est constitué en entité structurée et qu'il correspond à une stratégie coenotique adaptée à l'exploitation d'un biotope particulier. Nous verrons si cette conception est applicable au lac Tchad.

La pêche traditionnelle est aussi une adaptation de l'Homme au milieu et aux peuplements ichtyologiques. Cette adaptation apparaît dans les différentes techniques utilisées et les changements de mode de vie avec l'évolution du milieu. Mais actuellement, l'adéquation entre le milieu et le peuplement ichtyologique est "remise en question" par l'amplification et les modifications des activités humaines ; celles-ci comprennent l'intensification de l'effort de pêche mais aussi des aménagements d'envergure qui affectent les poissons par le biais de la transformation du milieu. Cet aspect de l'intervention de l'Homme sera abordé dans le dernier chapitre.

CHAPITRE 8 - CARACTERISTIQUES ENVIRONNEMENTALES DES LACS PLATS ET ORIGINALITE DU LAC TCHAD

De par sa morphologie, le lac Tchad appartient à l'ensemble des lacs plats. Le concept de lac plat ("shallow lake") correspond davantage à une perception intuitive qu'à une caractérisation universellement admise. Aussi, est-il nécessaire de préciser que nous utiliserons ce terme dans son acception la plus générale qui définit les lacs plats comme l'ensemble des lacs ne dépassant pas dix mètres de profondeur moyenne.

Existe-t-il des caractéristiques environnementales communes à ces lacs ? Le Tchad présente-t-il une spécificité particulière par rapport aux autres lacs plats ? Quelle est cette spécificité ? Autant de questions que nous allons aborder dans les pages qui suivent (§ 8.2 et 8.3).

Pour mieux en comparer les caractéristiques écologiques, nous rappellerons tout d'abord, pour quelques-uns d'entre eux, les résultats des études dont ils ont fait l'objet (§ 8.1).

Le souci de comparer les lacs entre eux a conduit les limnologistes à s'interroger sur les liens pouvant exister entre certaines caractéristiques abiotiques (profondeurs, taille des bassins versants, etc...) et la productivité lacustre. Ces aspects seront abordés dans une dernière partie (§ 8.4).

8.1 - **ETUDES DE CAS** (cf carte fig. 8.1)

Parmi les lacs plats certains sont situés dans des 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,...) ainsi qu'au nord de l'Afrique du sud (pans). L'assèchement saisonnier y est la caractéristique essentielle et conditionne la nature des peuplements. Seules quelques rares espèces comme les Protopterus et les Nothobranchius présentent les adaptations biologiques nécessaires à leur maintien. Ces milieux présentent des caractéristiques environnementales trop éloignées de celles du Lac Tchad pour permettre des comparaisons profitables. Seuls seront pris en compte ici, les lacs pérennes appartenant à la région inter-tropicale africaine ayant fait l'objet d'études approfondies. Pour chaque lac cité, nous rappellerons, outre leurs caractéristiques environnementales, quelques aspects coenotiques qui seront utilisés à des fins de comparaison dans les chapitres suivants.

8.1.1 - LE LAC DE GUIERS

Le lac de Guiers (170 km^2 ; profondeur moyenne : 2.0 m) se trouve dans l'ancienne vallée du Ferlo dont le fond est par endroit à 2.5 m sous le niveau de la mer. Il est entièrement tributaire du fleuve Sénégal auquel il est relié par la Tawey.

Auparavant, les eaux du fleuve remplissaient le lac lors de la crue puis refluaient à la décrue. A l'étiage, il y avait remontée et pénétration d'eau salée dans le bassin. Pour permettre la mise en place de casiers rizicoles, un barrage a été construit en 1948 à Richard-Toll. Les vannes sont ouvertes dès que les eaux du Sénégal ont une cote supérieure à celle du lac et refermées à l'amorce de la décrue.

Afin que l'eau ne remonte pas trop loin dans l'ancienne vallée du Ferlo, une digue a été construite en 1956 à une soixantaine de kilomètres de Richard-Toll, limitant ainsi l'extension du lac. Ces aménagements ont profondément modifié les conditions lacustres et ont permis l'installation d'un plan d'eau constant.

En crue moyenne, le volume d'eau entrant dans le lac est d'environ 315 millions de mètres cubes et, chaque année, plus de la moitié des eaux du lac sont renouvelées. Les pertes en eau, essentiellement dues à l'évaporation, correspondent à 250 millions de mètres cubes pour la période sèche, de décembre à juin (Maheut, 1961). Le lac subit de ce

fait des variations saisonnières de volume et de surface, la cote du plan d'eau variant en moyenne de 1.5 m par an. Il en résulte que, chaque année, plusieurs milliers d'hectares de prairie sont inondés.

Les rives du lac sont également bordées de végétation aquatique dont la zonation a été détaillée par Reizer (1974).

Aux hautes eaux, les Typha qui composent une part importante de la végétation de bordure sont partiellement déracinés et entrainés par le vent. Il se forme alors de grands îlots-bancs qui rendent la pêche difficile.

Les eaux du lac sont fortement chargées en matières humiques et présentent une teinte brunâtre prononcée limitant fortement la transparence.

Le nombre d'espèces répertorié est assez faible et ne dépasse pas 30, réparties en 16 familles (Maheut, 1961). Les régimes alimentaires sont diversifiés, avec la présence d'herbivores (Distichodus rostratus), de microphages (Heterotis niloticus, Labeo senegalensis), de pelophages (Citharinus citharus, Brachysynodontis batensoda), d'ichtyophages (Gymnarchus niloticus, Hydrocynus somonorum, H. brevis, Bagrus bayad macropterus), etc ...

Il existe des migrations latérales, du centre vers le littoral, au cours des crues et du littoral vers le centre au cours des décrues. Ainsi, la plus grande partie des Tilapia gagne les prairies inondées au moment de la crue (Maheut, 1961). Des migrations longitudinales assez complexes existent également entre le fleuve Sénégal et le lac, via la Tawey. Pendant la période de fermeture du barrage, les migrations vers la Tawey elle-même sont possibles, mais assez rares. Au début de la période d'ouverture, une partie des adultes du lac remontent la Tawey jusqu'au fleuve. L'espèce la plus caractéristique de cette migration est Citharinus citharus. A partir de la mi-septembre, le débit devient trop fort et les migrations s'interrompent. Par contre, on observe dans le sens fleuve-lac, le passage de jeunes alevins de 1 à 2 mois qui contribuent à enrichir la faune lacustre. L'appauvrissement de la faune fluviale qui en résulte reste bénéfique pour la pêche car les conditions lacustres permettent une meilleure croissance (Reizer, 1974).

8.1.2 - LES LACS DE LA " RIFT VALLEY "

En Afrique de l'Est, dans la portion nord du Rift, il existe toute une série de lacs présentant une très grande diversité de conditions écologiques : lacs marécageux ou plus ou moins profonds, lacs salés, lacs de barrage volcanique, lacs de cratère, etc ...

8.1.2.1 - Lacs d'Ethiopie

En Ethiopie, dans la portion nord du Rift, trois lacs seulement peuvent être assimilés à des lacs plats : le lac Zway, le lac Awasa et le lac Tana. Les autres lacs éthiopiens sont plus profonds (lacs Langano, Abyata Schala) à l'exception du lac de barrage de Kotra.

Ces trois lacs plats ont un peuplement ichtyologique relativement pauvre, constitué, pour les lacs Tana et Awasa, par Sarotherodon niloticus, Clarias mossambicus et quelques espèces de Barbus et Garra. La pauvreté faunistique du lac Zway est encore plus grande puisqu'on n'y trouve pas de Clarias ; elle s'oppose à la relative richesse des lacs Abaya et Shamo situés plus au sud, abritant une vingtaine d'espèces (Riedel, 1962), et qui présentent des peuplements plus diversifiés ; 50% de leur ichtyofaune est constituée de prédateurs (Lates niloticus, Bagrus docmac, Hydrocynus forskalii, Clarias gariepinus).

Les lacs Zway et Awasa, très comparables du fait d'une végétation immergée abondante et de fonds vaseux, sont actuellement les deux lacs les plus productifs d'Ethiopie. Le lac Tana, par contre, pauvre en végétation aquatique, est réputé posséder une ichtyomasse faible (Bini, 1940 ; Brunelli, 1940).

8.1.2.2 - La vallée est du Rift (lacs du Kenya)

A/ **Lac Baringo**

Le lac Baringo est de type endoréïque. Il est alimenté principalement par la Molo et l'Olarabe, deux petites rivières débouchant vers son extrémité sud. Les eaux du lac sont limoneuses, légèrement basiques (pH 8.7 à 8.9 ; Worthington, 1932) et douces (416 umhos/cm, Talling et Talling, 1965), malgré des apports substantiels en substances dissoutes. Les Cyanophycées sont abondantes. Les berges sont diversifiées depuis les rives sablonneuses jusqu'aux falaises rocheuses. La partie sud du lac est bordée de marécages. Les fonds sont vaseux et riches en larves de chironomides.

La faune ichtyologique du lac Baringo est simple, assez proche de celle des lacs éthiopiens, avec un Cichlidae (Sarotherodon niloticus), un Claridae (Clarias mossambicus) et deux Cyprinidae (Labeo cylindricus et Barbus gregori) (Worthington et Ricardo, 1936). Les adultes de Barbus et les Clarias sont prédateurs mais demeurent plus ou moins omnivores. Les jeunes Barbus et Sarotherodon sont planctophages et consomment principalement le phytoplancton très dense à Cyanophycées (Microcystis). Labeo est bentophage. De manière générale, les régimes sont donc assez peu spécialisés.

Il semble que les conditions lacustres ne soient pas particulièrement favorables aux espèces en place. Ainsi les Clarias sont en

mauvaise condition et la croissance des Sarotherodon niloticus est moins bonne que dans les autres lacs d'Afrique de l'Est où ils sont présents (Ssentongo, 1974).

B/ **Lac Naivasha**

C'est également un lac endoréïque possédant une régulation saline. D'origine volcanique, le lac Naivasha est de taille comparable au précédent (158 km^2). Sa profondeur n'est grande que dans le cratère volcanique de Crescent qui borde sa rive sud-est (18 mètres). Le principal tributaire du lac est la rivière Malewa (90% des apports) sur la rive nord ; elle se perd dans une large zone marécageuse au peuplement végétal très diversifié (108 espèces dénombrées par Gaudet, 1977). Les pertes se produisent essentiellement par évaporation (80%), mais également par infiltration et pompage pour l'irrigation. Les apports maximums de la Malewa se situent généralement vers les mois de septembre-octobre, mais le régime de la rivière ne semble pas suffisamment marqué pour créer des variations saisonnières régulières du niveau du lac. Ce dernier peut également présenter des variations interannuelles importantes, en relation avec les tendances sèches ou humides du climat local (Gaudet, 1978).

La faune actuelle du Naivasha est exclusivement constituée d'espèces introduites : Sarotherodon leucostictus introduit en 1956, Tilapia zillii introduit la même année. Micropterus salmoïdes introduit en 1925 pour la pêche sportive. L'espèce endémique du lac, Aplocheilichthys antinorii (Worthington, 1932), encore signalée en 1962 (Elder et al., 1971) a disparu depuis, probablement en raison de la prédation exercée par Micropterus. Poecilia spp. et Gambusia spp. introduits pour lutter contre les moustiques ont également disparu pour des causes identiques (Siddiqui, 1979). Introduite en 1925, Sarotherodon spirulus niger s'était bien établie et dominait en abondance entre 1950 et 1960, mais elle n'est plus signalée depuis 1971. Des hybrides de S. leucostictus et de S. 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 S. leucostictus par back-crossing (Siddiqui, 1979).

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

La disparition de S.s niger pourrait être imputée à la remontée brutale des eaux du lac qui, à partir de 1964 a détruit les zones de fraie. En effet, l'espèce se reproduit 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 S. leucostictus qui se nourrit préférentiellement de chironomides (Siddiqui, 1979).

Les trois espèces de poissons rencontrées actuellement sur le lac vivent dans les herbiers et les zones de bordure. S. leucostictus a une préférence pour les herbiers à Papyrus, alors que T. zillii est plus fréquemment rencontré dans les herbiers à Nymphea. Micropterus salmoides vit dans les herbiers à Papyrus mais peut également se rencontrer dans les eaux libres qui demeurent malgré tout peu fréquentées. Il y a donc peu de compétition pour l'espace, ainsi que pour l'alimentation puisque S. leucosticus se nourrit essentiellement d'algues planctoniques sédimentées et de larves de chironomides lorsqu'elles sont abondantes, T. zillii de macrophytes et M. salmoides strictement insectivore quand il est jeune, consomme, lorsqu'il est adulte, aussi bien des oeufs (qui peuvent d'ailleurs être les siens) que des écrevisses à pied rouge (Procambarus clarkii) qu'il semble préférer aux Cichlidae (Litterick et al., 1979).

C/ **Lac Nakuru**

C'est un lac salé dont la conductivité oscille entre 1200 et 162000 umhos/cm (Vareschi, 1979). Deux espèces de poissons sont susceptibles de se maintenir dans de telles conditions de salinité : Tilapia alcalina endémique du lac Natron et Tilapia grahami originaire du lac Nakuru ; cette dernière espèce consomme essentiellement des algues bleues (Spirulina platensis) très abondantes dans le lac.

L'écologie de T. grahami a été étudiée dans le lac Nakuru par Vareschi (1979) qui a montré l'existence d'un gradient de distribution vers le large. Les poissons les plus jeunes se concentrent près du bord alors que les plus gros se situent vers 250 m du rivage. Vareschi a également montré que les poissons avaient une distribution en agrégat près du bord alors que, vers le centre du lac, la répartition est plus aléatoire. Les poissons effectuent des migrations journalières en se rapprochant des berges le jour et en s'éloignant la nuit. Ce comportement, qui pourrait être dû à une préférence pour les températures élevées, a également été observé pour cette espèce dans le lac Magadi (Coe, 1966). Ce comportement que ne justifie pas un besoin en oxygène - T. grahami est très résistant à l'hypoxie -, facilite une forte prédation par les oiseaux. La biomasse estimée par Vareschi est de 9 +/- 1.3 g/m^2 (poids frais).

D/ **Le lac Turkana**

Le lac Turkana (ex lac Rudolph ; S = 7500 km^2) s'étend dans la

partie la plus basse de la branche est du Rift, à une altitude d'environ 375 m. Il occupe deux cuvettes séparées par un haut fond. La partie sud, plus profonde atteint 120 m alors que la partie nord, plus vaste, ne dépasse pas 80 m de profondeur. Il ne s'agit donc pas à proprement parler d'un lac plat. Cependant, situé à l'extrême nord ouest du Kénya dans une région particulièrement chaude et aride, entouré de vastes étendues semi désertiques, il présente de nombreuses similitudes environnementales et faunistiques avec le lac Tchad (cf. chapitre 10) et, à ce titre, mérite d'être présenté dans cette brève revue. Le fleuve Omo*, son seul tributaire permanent, contribue à son alimentation pour 98 %. Deux autres tributaires temporaires, le Kairo et le Turkwel, présentent dans leurs cours inférieurs des régimes comparables aux rivières sahariennes, avec des crues subites, aussi violentes qu'éphémères. L'alimentation du lac est donc sous la dépendance du climat tropical prédominant dans le sud-ouest éthiopien (bassin de l'Omo). Les fluctuations saisonnières du niveau d'eau sont de l'ordre de 0.5 m à 1 m. Les variations inter-annuelles sont, à ce jour, les plus importantes observées dans un lac naturel : plus de 20 m entre 1895 et 1960. Ces changements de niveau sont à l'origine de variations importantes de superficie. En période d'extension, le lac couvre de vastes plaines situées le long de ses rives nord et nord-ouest. L'étude des fossiles, découverts en abondance dans ces régions, a complété les données stratigraphiques et permis de reconstituer les grandes lignes de l'histoire lacustre depuis le Miocène (cf. chapitre 10). Après plusieurs phases de transgression, le lac Turkana est maintenant dépourvu de tout exutoire de surface depuis au moins 6 000 ans. Cet endoréïsme le distingue de tous les autres grands lacs africains, à l'exception du lac Tchad. Une autre caractéristique majeure -d'ailleurs liée à la précédente- réside dans la forte salinité des eaux. Celle-ci est cependant plus faible que celle estimée à partir de la seule prise en compte de l'évaporation (Beadle, 1932) ; des infiltrations sont possibles mais des néo-formations argileuses, du type de celles décrites au Tchad, sont également invoquées. La dernière caractéristique environnementale majeure est l'existence de vents suffisamment fréquents et puissants pour assurer le brassage de la masse d'eau sur toute sa hauteur. Il en résulte des teneurs en oxygène toujours supérieures à 70 % de saturation au fond du lac et une bonne remise en circulation des substances nutritives. Les variations saisonnières de la production primaire s'observent cependant sous l'effet des apports de crue de l'Omo (Harbott, 1978). Sous son faciès actuel, les zones d'herbiers sont peu abondantes et relativement circonscrites à quelques régions côtières comme le Golfe de Fergusson et la région péri-deltaïque. La rareté des zones abritées peu profondes serait également responsable de la relative pauvreté spécifique de la flore macrophytique (Beadle, 1981).

* fig. 10-3

La faune ichtyologique actuelle comprend 47 espèces de poissons dont dix sont endémiques et 30 communes à l'ensemble de la région soudanienne. Hopson et Hopson (1982) distinguent quatre grands types de communautés :

- **les peuplements littoraux** comprenant entre autres espèces Sarotherodon niloticus, Clarias lazera, Sarotherodon galilaeus, Micralestes acutidens, Alestes nurse, etc
- **Les peuplements benthiques côtiers** colonisant les fonds de 4 m à 15 m : Labeo horie, Citharinus citharus, Distichodus niloticus, (fonds meubles), et Bagrus docmac (fonds rocheux).
- **Les peuplements benthiques** occcupant les zones les plus profondes du lac : Bagrus bayad, Haplochromis macconeli, Barbus turkanae.
- **Les peuplements pélagiques** de surface avec les deux espèces de crevettes rencontrées dans le bassin (Macrobrachium niloticus et Caridina nilotica), ainsi que Alestes baremoze, Hydrocynus forskalii, etc... Les peuplements pélagiques profonds comprennent pour les profondeurs intermédiaires Alestes minutus, A. ferox, Lates longispinis, etc., et pour les grandes profondeurs Engraulicypris stellae ainsi que les adultes de crevettes.

Alors que les espèces soudaniennes sont plutôt caractéristiques des habitats riverains et pélagiques de surface, les espèces endémiques sont inféodées pour leur majorité aux habitats de profondeur qu'ils soient pélagiques ou benthiques.

Comme dans le système tchadien, de nombreuses espèces séjournant dans le lac effectuent des migrations de reproduction en réseau fluvial, soit dans la proche région deltaïque comme Alestes nurse et Synodontis schall, soit plus en amont comme Alestes baremoze et A. dentex. Certaines espèces soudaniennes, ainsi que toutes les espèces endémiques, se reproduisent dans la cuvette lacustre, éventuellement à la suite de migrations latérales vers les régions littorales.

8.1.2.3 - La vallée ouest du Rift : le lac George

La chaîne des lacs situés dans la vallée ouest du Rift débute au nord par le lac Albert, lac profond, généralement considéré comme très proche du lac Turkana (ex Rudolph), tant par ses caractéristiques abiotiques que biotiques.

Plus au sud, et séparé du précédent par les monts Ruwenzori, se trouvent les lacs Edward et George qui, dans un passé relativement récent (4000 ans), constituaient un seul plan d'eau (Vimer et Smith, 1973). Actuellement, les deux lacs sont distincts mais demeurent réunis par le canal de Kazinga. Alors que le lac Edward est profond (112m), le lac George est typiquement un lac plat de 250 km^2 (Lock, 1973) et de

faible profondeur (2.5m). Situé sous l'équateur, il bénéficie des conditions climatiques particulièrement stables tout au long de l'année. La proximité des monts Ruwenzori lui assure une alimentation quasiment constante en eau de pluie et les apports annuels correspondent à 2.8 fois le volume lacustre. L'excédent est évacué vers le lac Edward par le canal de Kazinga et les eaux du lac George restent très douces (200 umhos/cm) mais assez peu transparentes (26 à 46 cm) du fait d'une très forte concentration en Cyanophycées.

Les fonds sont plats, recouverts d'une épaisse couche de vase molle, facilement remise en suspension par les coups de vent. A proximité des herbiers, la vase fait place à des sédiments détritiques.

Les herbiers sont fréquents et variés : herbiers immergés dans les zones d'eau claire au débouché des tributaires, îlots-bancs dans les eaux libres, groupements végétaux semi-flottants situés sur fonds vaseux peu profonds. Enfin, il faut noter l'existence d'une stratification thermique pendant le jour (25° C au fond, 35° C en surface) ; elle disparait la nuit sous les actions des vents dont le régime est très régulier. La variabilité nycthémérale des conditions écologiques est donc plus importante que la variabilité saisonnière qui demeure toujours très faible.

Le lac George héberge 32 espèces de poissons avec une forte dominance des Cichlidae dont deux espèces de Sarotherodon et 16 espèces endémiques d'Haplochromis. Ces derniers, de taille généralement inférieure à 12 cm, représentent 52% de l'ichtyomasse. Les poissons sont généralement plus abondants près des berges qu'au large mais il y a des différences de répartition selon les espèces : 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. augustifrons, H. nigripinnis et H. papenheimi semblent avoir une densité maximale vers 100 mètres du bord (Gwahaba, 1975). A de très rares exceptions près (S. niloticus, Bagrus docmac, Clarias gariepinus), les espèces de bordure restent confinées dans ces zones. Par contre, tous les Haplochromis, quelle que soit leur aire de répartition, viennent se reproduire dans les zones de bordure.

Les régimes alimentaires représentés dans le lac sont très diversifiés ; on note la présence d'ichtyophages, de zooplanctophages, d'insectivores, de benthophages, etc... La plupart des espèces présentent cependant des régimes de remplacement ainsi que des changements de régime au cours de leur croissance (écophases) (Greenwood, 1976).

Effectifs et biomasses sont largement dominés par les Cichlidés (Gwahaba, 1975). La biomasse moyenne, estimée à partir des échantillons réalisés avec des sennes tournantes, est de 290 kg/ha, soit environ 50 000 poissons par hectare. Les valeurs les plus basses (63 kg/ha) ont

été observées au milieu du lac, les plus fortes (905 kg/ha) près des berges.

8.1.3 - LE LAC TUMBA

Situé dans la région centrale du bassin du Congo, le lac Tumba présente une superficie d'environ 765 km^2 (Matthes, 1964). Il reçoit plusieurs affluents importants, surtout au sud (Lolo, Bituka, Lolambo), et à l'ouest (Nganga). Il est en liaison constante avec le fleuve Congo par le chenal d'Irebu, au nord. De faible profondeur moyenne (2.5m), le lac Tumba présente des rives très découpées et diversifiées.

Les variations saisonnières de niveau correspondent au régime bimodal comprenant une crue principale de la fin août au début décembre et une décrue principale de décembre à mars. Viennent ensuite une petite crue entre avril et juin suivie d'une petite décrue de juin à août. Ce régime est synchrone avec celui du fleuve, dont la montée des eaux contrarie l'écoulement des eaux du lac et crée même un courant à contre-sens qui remonte le chenal d'Irébu. L'inversion du courant favorise le passage de nombreux poissons du fleuve vers le lac et la forêt inondée. L'importance et la périodicité des crues et décrues ne sont pas constantes d'une année à l'autre. L'amplitude saisonnière des variations de niveau est en moyenne de 2.4m, mais peut atteindre jusqu'à 4.75m comme en 1961, lors d'une crue exceptionnelle.

Les eaux du lac, fortement colorées par des composés organiques, demeurent assez pauvres en substances dissoutes comme le prouve leur faible conductivité (24 à 32 umho/cm, (Dubois, in Matthes, 1964). Les transparences sont de l'ordre de 1m dans le lac, mais peuvent atteindre 4m dans les régions de bordure et dans les tributaires. Ces eaux plus transparentes sont également plus colorées par les composés organiques (eaux noires).

A l'exception de quelques espèces qui se reproduisent toute l'année, pratiquement tous les poissons de la cuvette congolaise fraient au début des hautes eaux, vers le mois de septembre-octobre. Les pontes peuvent continuer jusqu'en décembre. Certaines espèces se reproduisent également lors des hautes eaux d'avril-juin.

Les poissons susceptibles de se reproduire toute l'année sont essentiellement des Cichlidae (Hemichromis, Tilapia, Nannochromis, ...)

A part quelques espèces pélagiques (Clupeidae, certains petits Cyprinidae et Schilbeidae) et quelques grosses espèces benthiques (Bagridae, Mochocidae), toutes les espèces effectuent dès le début de la crue, des migrations anadromes dans les tributaires, puis latérales dans les zones inondées en forêt où elles vont chercher une zone de fraie ainsi qu'une nourriture abondante et variée.

Les frayères répertoriées par Matthes se situent dans les fonds de baie abrités et bordés de forêt inondée et de prairies flottantes, dans les criques et surtout les bras morts de rivière envahis de végétation, dans les mares permanentes en communication avec les rivières aux eaux calmes et chaudes, et enfin dans certaines zones particulièrement favorables en forêt inondée (les marais saisonniers riches en végétation par exemple).

A la décrue, les juvéniles quittent ces milieux temporaires en même temps que leurs géniteurs pour regagner le lit mineur des rivières, mais on en trouve également un grand nombre dans les mares résiduelles, soit parce qu'ils y sont adaptés, soit parce qu'ils s'y sont laissés surprendre par le retrait des eaux. Les habitants typiques de ces milieux sont : Protopterus dolloi, Polypterus spp., Xenomystus, Stomatorhinus, et de nombreux Claridae et Anabantidae. Parmi ces espèces, la grande majorité possède des organes respiratoires annexes permettant une respiration aérienne.

Dans le lac proprement dit, Matthes distingue trois autres types de communautés ichtyologiques, respectivement dans les eaux libres, les zones de bordure, et au-dessus des fonds rocheux. La diversité des milieux et des ressources offertes par le lac Tumba explique la richesse spécifique de la faune ichtyologique qui s'y maintient. La diversité des niches sur une étendue relativement faible permet la coexistence d'espèces aux exigences écologiques très proches comme certains Mormyres (Petrocephalus christyi et P. grandoculis), certains Characins et Citharinidae (Distichodus noboli et D. affinis), certains Silures, etc...

La gamme des régimes alimentaires représentés dans le lac Tumba est très diversifiée. On compte des pélophages, comme Citharinus, des détritiphages (Petrocephalus, Chrysichthys,...), des polyphages, etc... Matthes distingue une dizaine de grands types de régimes qui demeurent cependant assez souples ; en effet, "l'instabilité inhérente du milieu explique l'absence de formes hautement spécialisées telles qu'on en trouve par exemple dans le lac Tanganyika ou dans les océans" (Matthes, 1964).

L'eurythermie est encore une caractéristique importante de la faune ichtyologique congolaise relevée par Matthes. La plupart des espèces supportent très bien des changements de température, parfois brusques, de l'ordre de 5 à 10° C.

8.1.4 - LAC CHILWA

A l'opposé du lac George, le lac Chilwa présente des conditions beaucoup plus instables. Situé à 620 mètres d'altitude, au sud-est du lac Malawi (ex Nyassa) avec lequel il n'a probablement jamais communiqué, le lac Chilwa a été par le passé en communication avec le lac Chuita. Une formation de sable dunaire a séparé les deux bassins il y a quelques 10 000 ans, transformant le lac Chilwa en lac endoreïque.

Les tributaires du lac ont une crue annuelle de novembre à avril. En raison des pertes dues à l'évaporation, le niveau du lac baisse en moyenne d'un mètre entre deux crues, entrainant un accroissement sensible de la concentation en sels dissous des eaux (Morgan et Kalk, 1970). La conductivité varie ainsi selon les lieux et les saisons de 500 umhos/cm à 2500 umhos/cm (Bourn, 1973). A ces variations saisonnières importantes, se surajoutent des variations interannuelles qui peuvent aller jusqu'à l'assèchement, comme ce fut le cas en 1967-68. A l'inverse, le bassin peut se remplir rapidement à l'issue d'une forte saison des pluies, comme ce fut le cas en 1969 où il retrouva une profondeur de plus de deux mètres.

Pour un niveau moyen, le lac Chilwa se compose d'une surface d'eaux libres d'environ 7000 km^2, entourée d'une surface équivalente de zones moins profondes encombrées de végétation (Bourn, 1973). Les eaux libres sont turbides (transparence mesurée au disque de Secchi : DS = 13.5 cm) alors que les eaux des marais périphériques sont plus transparentes (DS >22 cm) et colorées en brun par les acides humiques.

La faune ichtyologique du lac Chilwa se compose de 13 espèces (Kirk, 1967) dont trois seulement vivent dans les eaux libres : Barbus paludinosus, Clarias mossambica et Sarotherodon shiranus chilwae qui est endémique du lac. 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,...

Cette répartion est moins tranchée en saison des pluies, mais les espèces palustres et fluviatiles se maintiennent à la périphérie du lac, ne faisant des incursions dans les eaux libres qu'avec les eaux de crue. En fin de saison sèche les eaux libres deviennent particulièrement inhospitalières ; les Barbus et les Clarias migrent alors vers les marécages pour se reproduire.

La faune d'eaux libres apparaît comme une faune relicte d'une faune antérieure plus riche qui se partageait entre le Chilwa et le Chuita avant leur séparation (Kirk, 1967). La trentaine d'espèces

8.2 - CONSEQUENCES DE QUELQUES TRAITS ENVIRONNEMENTAUX COMMUNS AUX LACS PLATS

La comparaison des caractéristiques mésologiques des quelques exemples précédents fait apparaître la fréquence, dans les écosystèmes lacustres peu profonds, de certains traits environnementaux tels que l'importance des herbiers, l'absence de stratification permanente des eaux (polymictiques), la variabilité hydrologique saisonnière et annuelle.

8.2.1 POLYMICTISME

Dans les lacs plats, la circulation verticale des eaux est favorisée par la faible épaisseur de la couche d'eau, ainsi que par l'action du vent et l'absence de stratification thermique permanente. Selon les milieux, ces phénomènes de stratification s'observent accidentellement et localement (lac Tchad), ou encore régulièrement pendant la journée, comme dans le cas du lac George ou des petits lacs de la vallée du Nyawarondo étudiés par Damas (1954). Ils peuvent également ne pas s'observer du tout au lac Tumba (Matthes, 1964) ou au lac Upemba (Van Meel, 1953). Lorsqu'elle existe, la stratification thermique est ordinairement de courte durée. Il semble donc que le polymictisme soit général à tous les lacs plats tropicaux.

La circulation verticale des eaux favorise la pénétration de l'oxygène en profondeur et la remontée des éléments minéraux vers la zone euphotique où ils sont utilisés, deux phénomènes essentiels au métabolisme lacustre.

L'oxygénation de toute la colonne d'eau permet le développement d'une flore et d'une faune benthique aérophile assurant une décomposition plus rapide et plus efficace de la matière organique sédimentée. Bien que Wetzel (1979) estime que l'utilisation des détritus organiques par la faune benthique ait un rôle limité sur l'ensemble du métabolisme lacustre, la possibilité d'une colonisation de l'ensemble des fonds par le zoobenthon constitue une amélioration trophique pour les lacs plats par rapport au lacs profonds où l'absence de faune benthique dans les eaux anoxiques de l'hypolimnion limite les possibilités trophiques aux seules chaînes planctoniques. Lorsqu'elles sont estimées, les biomasses de zoobenthontes s'avèrent d'ailleurs loin d'être négligeables. Ainsi, Monakov (1969) a enregistré des valeurs comprises entre 0.98 g/m^2 et 4.7 g/m^2 dans quatre lacs du Sudd, au Soudan (in Welcomme, 1979). Dans le lac Tchad, des estimations effectuées en période de Tchad Normal

communes dans les deux systèmes actuels est généralement cantonnée dans les marais et rivières du Chilwa alors qu'elle vit dans les eaux libres du Chuita. Ce dernier (400 umhos/cm) plus profond, plus clair et plus froid que le lac Chilwa, possède une flore immergée occupant une bonne partie des fonds (Ceratophyllum et Nymphea). Les marais du Chilwa sont plus salés mais ces plantes se rencontrent dans les chenaux et lagunes quand les eaux sont moins turbides et plus fraîches que celles de la partie découverte du lac. Furse (1979 et al) en déduit que les marais du Chilwa offrent de meilleures conditions qui permettent à la faune d'origine de persister.

Le régime alimentaire des trois espèces d'eaux libres a été étudié de façon détaillée par Bourn (1973). D'après cet auteur, les régimes peuvent être qualifiés de non spécialisés à tendance opportuniste. Ils sont également variables avec la saison et avec les baisses périodiques de niveau qui affectent la flore et la faune du lac. Par comparaison, les autres espèces du bassin ont des régimes beaucoup plus spécialisés.

indiquent, pour l'ensemble du lac, une biomasse de plus de 71000 tonnes (en poids frais) correspondant à des biomasses moyennes de 33 kg/ha pour les mollusques (poids sec), 2.9 kg/ha pour les vers et 1.2 kg/ha pour les insectes.

Les substances nutritives nécessaires à la production primaire sont issues, pour l'essentiel, du recyclage de la matière organique dont la décomposition s'effectue principalement dans les couches sédimentaires du fond. Leur utilisation par les algues dans la zone euphotique nécessite donc un brassage des eaux. Alors que, dans les régions tempérées, ce brassage s'effectue chaque hiver lors du refroidissement des eaux de surface, les conditions thermiques sont défavorables à ces mouvements dans les lacs tropicaux profonds. Les échanges entre hypolimnion et épilimnion ne sont que partiels et encore assez mal compris. Dans le lac Kiwu par exemple, la stratification des eaux est permanente. La majeure partie des substances nutritives, sédimentées dans la partie profonde du lac est perdue pour la biocénose. Dans de tels lacs, la productivité est faible, sauf dans les régions les moins profondes comme les extrêmités nord et sud du lac Tanganyika dont les fonds situés dans l'épilimnion permettent le recyclage des produits de décomposition de la matière organique.

Dans les lacs plats, le polymictisme contribue à accroître la production. Ainsi, dans le lac George dont les eaux sont quotidiennement brassées par les vents du soir, la production primaire se maintient à un taux très élevé (5.4 g. C/m^2.jour) (Ganf, 1975). Cependant, si l'action des vagues favorise le recyclage des substances nutritives dans la zone euphotique, elle peut également diminuer la profondeur de pénétration de la lumière en accroîssant la turbidité des eaux. Dans le cas du lac Tchad, Lemoalle (1979) considère que les éléments nutritifs n'imposent pas de contraintes à l'activité photosynthétique optimale. En revanche, la forte turbidité minérale contribue à limiter de façon notable la production. Les cellules planctoniques elles-mêmes contribuent à l'atténuation de la lumière. Dans le lac George, la faible transparence des eaux (0.6 à 0.7 m) est essentiellement due à la forte biomasse algale. Avec des concentrations maximales de chlorophylle a de 280 mg/m^2 les eaux du lac sont proches de la limite physique de 200-300mg/m^2 au-dessus de laquelle la lumière constitue un facteur limitant (Steeman Nielsen, 1962). Des phénomènes comparables ont été observés dans les lacs hypersalés alcalins du Rift et à certaines périodes de l'évolution lacustre du Tchad.

8.2.2 - LE ROLE DES ZONES D'HERBIERS

Les macrophytes colonisent les zones littorales depuis les sols saturés en eau jusqu'à des profondeurs de l'ordre de 10 mètres. Au-delà, et pour des raisons encore mal élucidées, mais probablement liées à l'influence de la pression sur la diffusion intracellulaire des gaz, on n'observe jamais d'angiospermes en eaux douces (Wetzel, 1979). Les macrophytes sont donc susceptibles de coloniser la totalité ou la quasi totalité de la superficie benthique des lacs plats. Ils en occupent généralement une part importante : 20% pour le lac Naivasha (Watson et Parker, non publié), 50 à 60% pour le lac Chilwa (Bourn, 1973 ; Morgan, 1971), 12 à 15% pour le Tchad Normal (Carmouze et al., 1972) par exemple. Les herbiers se rencontrent le plus souvent le long des côtes, au niveau des embouchures des rivières, dans les baies protégées des vagues et du vent. Cependant, il faut que les sédiments permettent aux plantes de s'enraciner, et la trop grande fluidité des boues du lac George expliquerait l'absence d'herbiers immergés (Lock, 1973). La trop forte salure des eaux limite également les herbiers aquatiques dans certains lacs d'Afrique de l'Est.

La profondeur, la variation saisonnière de niveau, l'exposition au vent et aux vagues, l'importance des courants influent sur la répartition des espèces végétales dont on peut distinguer quatre à cinq grands types :

- Les plantes émergées telles que Cyperus, Phragmites, Vossia dont la charpente de tissus lignifiés permet de résister aux vents et aux vagues et dont certaines peuvent former des radeaux flottant librement lorsque les hautes eaux provoquent le déchaussement des racines dans les fonds meubles.
- Les plantes flottantes telles que Lemna, Pistia, Echhornia qui n' abondent que dans les zones abritées et sont beaucoup plus sensibles à la richesse des eaux en substances nutritives que les espèces enracinées.
- Les plantes submergées à feuilles flottantes (Nymphea,...), sensibles aux courants, ne se rencontrent que dans les eaux calmes de profondeur inférieure à 3 m.
- Les plantes submergées telles que Potamogeton, Ceratophyllum, etc.. adaptées à des éclairements faibles par une forte abondance de chloroplastes, un amincissement des feuilles et une simplification de la structure tissulaire, peuvent atteindre des profondeurs de 10 mètres lorsque la transparence des eaux le leur permet.

L'importance des macrophytes en milieu aquatique tropical est surtout connue à travers les descriptions qualitatives qui en ont été faites. On s'accorde cependant à reconnaitre que leur production est loin d'être négligeable ; ainsi, dans le lac Turkana, des prairies de

Potamogeton produisent entre 0.93 g.C/m^2.jour et 4.6 g.C/m^2.jour (Harbott, 1978). Welcomme (1979) indique des productions annuelles de 11 à 33 t/ha pour des herbiers flottants à Echhornia crassipes et cite des estimations de 10 à 20 t/ha.an pour des radeaux flottants de Papyrus. La végétation émergente, installée dans les zones vaseuses peu profondes des zones inondées et des rives lacustres (Typha, Scirpus, Phragmites, etc...) est considérée par Westlake (1963) comme l'une des associations végétales les plus productives avec des taux annuels supérieurs à 75 t/ha.

Les macrophytes agissent enfin de façon directe ou indirecte sur la production primaire algale en fournissant notamment un support à une flore épiphyte dont la production photosynthétique peut parfois dépasser celles des macrophytes (Wetzel, 1975). Mais elles peuvent également ralentir la production phytoplanctonique en filtrant les cellules planctoniques de l'eau qui les traverse (Lemoalle, 1979) ou en contrariant la pénétration de la lumière dans la masse d'eau (Schepherd, 1976).

L'importance écologique des herbiers en milieu lacustre a été plusieurs fois soulignée. La variété des formes végétales et de leurs exigences écologiques contribue à structurer le milieu aquatique en sous-ensembles diversifiés. Par ailleurs, des études récentes ont également mis en évidence leur influence sur les caractéristiques physico-chimiques des eaux (Wetzel, 1979) en retenant les substances nutritives (Ca, K, N combiné,...) par assimilation directe ou encore par absorption sur des composés inorganiques tels que $CaCO_3$ produits par l'activité photosynthétique. Ils favorisent la sédimentation des argiles et modifient l'action des vents, des vagues et des courants sur les masses d'eau. Les végétaux flottants en tapis denses contribuent à diminuer le taux d'oxygène dissous et à accroître la température des masses d'eau qu'ils surplombent. Bonetto et al. (1969) rapportent des températures supérieures à 40° C des eaux situées sous un couvert de Salvinia. L'élévation de température est due à une conjonction de phénomènes induits par le feutrage végétal (accroissement de l'absorption d'énergie solaire, réduction de l'évaporation, diminution du brassage des eaux sous l'effet des vagues et du vent,...)

8.2.3 - VARIABILITE SAISONNIERE ET INSTABILITE INTERANNUELLE

En raison de leur faible profondeur, les lacs plats sont très sensibles aux variations hydrologiques et notamment aux volumes des eaux amenées par leurs tributaires. C'est le cas, en particulier, pour tous les bassins endoréïques dont les pertes par évaporation sont très importantes et peuvent représenter 80% des pertes totales dans le cas du lac Naivasha (Litterick et al., 1979) ou 90 à 95% dans le cas du lac Tchad (Carmouze, 1976).

Le cas du lac George est assez exceptionnel. Situé sous l'équateur, les apports en eau sont continus et les excédents sont évacués vers le lac Edouard par le canal de Kazinga. Il en résulte que le niveau du lac demeure remarquablement stable (+/- 0.1m) (Greenwood, 1976).

Plus généralement, il y a modulation des apports et des pertes en fonction de l'alternance des saisons sèches et humides, ce qui entraîne des variations saisonnières de la hauteur du plan d'eau.

- 0.5m pour la lac Naivasha (Litterick et al, 1979) ;
- plus d'un mètre pour le lac Chilwa (Morgan, 1971), le lac Mweru (De Kimpe, 1964) et le lac Tchad (Carmouze et al., 1972) ;
- plus de 1.5m pour le lac Alaotra (Moreau, 1979) et le lac de Guiers (Maheut, 1961).

Des variations de plus de 2 mètres ont été observées dans le lac Tchad pendant la période aride de 1971-73.

Ces variations de niveau ont des conséquences marquées sur l'aspect du milieu lacustre. Lors de la crue, il y a inondation de marais ou de prairies côtières, favorable au développement des alevins (lacs de Guiers, Alaotra, Mweru ainsi que dans les complexes lacs/marais du Bangwelu, du delta central du Niger, de la vallée de l'Ahagera). A l'étiage, on peut voir apparaître des conditions palustres : fortes augmentations de la température, phénomènes d'anoxie, augmentation de la turbidité par remise en suspension du sédiment sous l'action des vagues (lac Chilwa).

A ces fluctuations saisonnières se surajoutent fréquemment des variations de niveau dont la périodicité pluriannuelle résulte de lents changements climatiques qui peuvent conduire temporairement à l'assèchement partiel ou total d'un lac. La pauvreté faunistique actuelle du lac Naivasha serait dûe à de tels phénomènes dont le plus récent daterait de 1894 (Barton in Litterick et al., 1979).

Sans conduire forcément à l'assèchement, les récessions lacustres ont des conséquences marquées sur les caractéristiques physico-chimiques des eaux : augmentation de l'amplitude thermique journalière et annuelle, accroissement de la conductivité par concentration des eaux.

Ainsi, les eaux du lac Chilwa, dont les conductivités se situaient aux environs de 4 000 umho/cm en juin 1966, atteignirent des valeurs proches de 17 000 umho/cm en 1977-78 au plus fort de la dernière période d'assèchement. Des températures de 40° C ont été observées alors dans les eaux résiduelles du lac.

Les lacs plats sont donc en général des milieux de forte instabilité hydrologique, ce qui n'est pas sans conséquences sur les biocénoses qu'ils abritent comme nous le verrons au chapitre 10.

8.3 - LES PARTICULARITES ENVIRONNEMENTALES DU SYSTEME TCHADIEN

Le lac Tchad partage avec les autres lacs plats un certain nombre de caractéristiques environnementales liées à la faible profondeur des eaux : polymictisme, variabilité saisonnière, instabilité interannuelle, etc. Cependant, ces différents traits ne décrivent pas complètement l'environnement lacustre tchadien qui présente, outre sa grande dimension, deux particularités : l'exten-sion de sa ligne de rivage et la présence, à proximité immédiate, de vastes superficies inondables.

8.3.1 - EXTENSION DES ZONES DE RIVAGE

L'alimentation des lacs en nutriments ne s'effectue pas uniquement par l'intermédiaire du réseau fluvial. Les apports en matière particulaire et dissoute s'effectuent également par ruissellement et ravinement des eaux de pluie sur les berges. Par ailleurs, dans les lacs profonds, le recyclage des substances nutritives s'effectue dans les zones littorales à l'interface eau/sédiment (Fee, 1979). Dans les lacs plats où les variations de niveau sont importantes, l'inondation de superficies riveraines plus ou moins vastes conduit à un enrichissement des eaux par mobilisation des sels nutritifs issus du recyclage de la matière organique en milieu aérobie, des déjections animales, etc...

Pour ces raisons, l'extension des zones littorales ou encore le développement de la ligne de rivage(*), une fois rapportés au volume lacustre, sont considérés comme des grandeurs étroitement liées à la productivité des lacs (Ryder, 1982).

Très généralement, le rapport du périmètre à la surface lacustre décroît lorsque la surface augmente et les grands lacs ont relativement moins de zone de rivage que les petits. Cependant, la longueur de rivage dépend du relief de la cuvette lacustre ainsi que du pourcentage de surface occupé par des îles (A_i = insulosity)(Hutchinson, 1957).

Sous son faciès de Tchad Normal, le lac présente la particularité

(*) La longueur du rivage dépendant de l'échelle d'observation, il convient d'effectuer des comparaisons à la même échelle. Dans l'absolu, il conviendrait mieux de considérer la dimension fractale qui seule peut en décrire la sinuosité. Les fractales constituent cependant un développement mathématique trop récent (Mandelbrot, 1982) pour avoir pu être pris en compte par les auteurs cités ici.

de posséder tout à la fois une très grande longueur de rive et un fort pourcentage de sa superficie en archipel. Le relief dunaire de la cuvette lacustre confère aux rives nord et est un tracé très indenté qui accroît de façon considérable les zones de rivages. Par ailleurs, le relief dunaire occupe 63 % de la superficie lacustre avec 28 % d'archipel vrai et 32 % d'archipel immergé (îlots-bancs) pour la cote 281.5 m (Carmouze et al., 1983). Les eaux libres n'occupant que 37 % de la surface lacustre, le Tchad aurait mérité de figurer dans l'inventaire que fit Hutchinson (1957) des rares lacs pour lesquels l'indice A_i dépasse 30 %. Cette particularité se traduit au plan de la production primaire par la très forte biomasse macrophytique des régions d'archipel et une biomasse phytoplanctonique notablement plus importante dans la partie est du lac que dans les eaux libres (tabl. 1-3).

8.3.2 - ROLE DES ZONES INONDEES

En Afrique, seul le Nil présente davantage de plaines inondées associées à son cours que le réseau fluvial tchadien (tabl. 8-1). L'ensemble du Bassin Tchadien compte près de 63 000 km^2 de plaines inondables par les crues dont 35 000 dans le bas réseau fluvial, à proximité du Lac. Il y a 6 000 ans, ces régions composées du Yaéré, de la plaine inter-fluviale et de la dépression de Massénya étaient submergées par le Paléo-Tchad. Il est très probable qu'une partie des matériaux argileux qui les tapissent actuellement soient d'origine lacustre. Si ces plaines sont désormais distinctes du Lac Tchad, elles ne continuent pas moins à influer de façon notable sur l'hydrologie et l'hydrogéologie lacustre. Le Lac Tchad est en effet le seul grand lac d'Afrique associé à de si vastes étendues inondables qui, par ailleurs, ne sont pas mises en eau par les débordements du lac comme c'est généralement le cas (marais riverains des lacs de Guiers, Alaotra, Chilwa, Tumba, Mweru,...) mais directement par le réseau fluvial.

En année moyenne, 16 % des eaux du Logone et du Chari submergent les 3 plaines où les pertes par évaporation sont sévères puisqu'elles correspondent à l'équivalent en eau des apports météoriques augmenté de 60 % (4.05×10^9 m^3) des eaux fluviales déversées.

Près de 50 % (1.68×10^6 tonnes) des matériaux détritiques hérités de l'érosion des hauts bassins sont détournés vers les plaines d'inondations qui n'en restituent que 0.6×10^6 tonnes. Ces pertes concernent tout particulièrement les matériaux fins et, si la sédimentation actuelle dans ces régions est principalement d'origine mécanique il existe également des processus de transformation chimique aboutissant à

des formations de calcite et de montmorillonite (Gac, 1979).

Par ailleurs, près de 15 % (0.40×10^6 tonnes) des apports en sels dissous du Logone et du Chari gagnent ces zones déprimées. Dans le Yaéré, la plus grande des trois zones mais également la mieux étudiée, des travaux hydrogéologiques montrent que l'El Beïd ne restitue que 82 % des substances dissoutes apportées au Yaéré par les crues soit des pertes de 38 % de silice, de 14 % de magnésium, de 11 % de calcium, etc (Gac, 1979). En revanche, le potassium présente un accroîssement de 6 % dans l'El Beïd et caractérise un enrichissement des eaux en substances nutritives acquises au cours de leur traversée de la plaine. Cet enrichissement provient du lessivage des cendres, des déchets organiques d'origine animale et de l'accumulation de substances humiques dans les dépressions de la plaine entre deux crues (Roche, 1973).

Les zones inondées, dont le rôle majeur sur l'ichtyocoenose a été évoqué dans les chapitres précédents, ont également une influence de premier ordre sur l'hydrologie et l'hydrogéologie lacustre en régularisant les apports en eau et en matières en suspension lors des fortes crues, mais également en redistribuant vers le lac moins de substances minérales dissoutes mais davantage de substances organiques qu'elles en reçoivent par les eaux de crue.

8.4 - LE ROLE DES FACTEURS ABIOTIQUES SUR LA PRODUCTION LACUSTRE

Les lacs plats se partagent un ensemble de traits environnementaux communs qui résultent de la faible hauteur d'eau et influent à divers degrés sur la productivité lacustre. Cependant, à l'instar du lac Tchad, chacun présente également des particularités qui lui sont propres (altitude, climat, nature géologique de la cuvette,...) et qui viennent compliquer la compréhension des mécanismes responsables de la plus ou moins grande richesse biologique des eaux.

L'importance des facteurs abiotiques sur la productivité lacustre a depuis longtemps attiré l'attention des limnologistes mais la hiérarchisation de leur rôles respectifs, voire même leur prééminence sur les facteurs biotiques, posent encore problème.

8.4.1 - LES GRANDS TYPES DE FACTEURS ABIOTIQUES IDENTIFIES POUR LEUR ACTION SUR LA PRODUCTIVITE LACUSTRE

La profondeur moyenne est l'un des premiers facteurs abiotiques dont le rôle sur la production lacustre ait été pressenti (Thieneman, 1927). Il apparaît assez vite que la simple morphologie ne suffit pas à rendre compte de la variabilité de production observée d'un lac à l'autre (Northcote et Larkin , 1956). Ainsi, l'ensemble des lacs plats africains est loin de présenter une gamme de productivité aussi étroite que la similitude de leurs formes pourrait le laisser prévoir. De nombreux autres facteurs abiotiques, nous l'avons vu, peuvent intervenir. Depuis Rawson (1939, 1942), on distingue deux grandes familles de facteurs abiotiques influant sur la productivité lacustre : les facteurs liés à la morphologie et à la géochimie du bassin versant et les facteurs climatiques.

Ainsi, la nature alcaline et la forte salinité de certains lacs kényans résultent de la nature volcanique de leurs bassins. Le lac Nakuru, par exemple, présente une salinité de 122 mg/l et une productivité de 2.0 à 3.2 g C/m^2.jour. Des productivités du même ordre ont été observées dans le lac Elmenteita de caractéristiques géologiques comparables. De même, les eaux oligotrophes du lac Tana s'expliquent par la faiblesse des apports allochtones que lui procurent ses tributaires, rivières torrentueuses dont les eaux dévalent des régions montagneuses - entre 3000 et 1500 m - pauvres en sols, en végétation et en vie animale. De même, la très grande pauvreté en algues planctoniques et la quasi absence de végétaux supérieurs du lac Tumba résultent de la forte acidité et de la faible conductivité (entre 24 et 32 umho/cm, (Matthes, 1964)) des eaux. Ces caractéristiques, partagées par toutes les masses d'eau des grandes forêts tropicales humides, proviennent de la pauvreté des sols lessivés, podzoliques, et de la surabondance d'acides

humiques issus d'une décomposition incomplète de la matière organique.

L'influence du climat qui conditionne l'ensoleillement, le régime des vents, l'importance et la répartition saisonnière des pluies et des crues, etc... apparaît également dans les exemples cités. La productivité forte et constante du lac George s'explique en grande partie par sa situation équatoriale et la régularité du climat qu'il subit. A l'inverse, le climat tropical induit des variations saisonnières d'hydrologie, de température, d'apports solides et dissous, etc.. qui sont d'une grande influence sur le métabolisme du lac Tchad (chap. 1).

Ces différentes observations sont cohérentes avec la théorie thermodynamique des écosystèmes. Comme tout système biologique, une biocénose lacustre est maintenue par les flux d'énergie et de matière qui la traversent en empruntant la structure trophique : assemblage d'espèces interconnectées en un ou plusieurs réseaux par des liens de consommation. Les flux incidents pénètrent la structure trophique au niveau de la production primaire où ils sont stockés sous forme de composés organiques utilisables par les niveaux d'ordres supérieurs. La biomasse lacustre et sa productivité dépendent donc, en premier lieu, des apports en énergie lumineuse et en substances allochtones, en second lieu de la structure environnementale qui régit la capacité du système à optimiser plus ou moins l'utilisation de ces flux. Cet ensemble théorique devrait conduire à l'établissement d'un modèle permettant la comparaison des lacs entre eux. Cependant, la diversité des facteurs impliqués, la complexité de leurs interrelations et la difficulté où l'on se trouve encore de les échantillonner correctement font qu'il n'existe pas de modèle analytique de portée générale. C'est encore à des approches empiriques telle que l'indice morpho-édaphique que l'on doit ces comparaisons.

8.4.2 - L'INDICE MORPHO-EDAPHIQUE

L'indice morpho-édaphique (Ryder, 1961, 1965) est l'un des modèles les plus largement utilisés pour comparer les lacs entre eux. Initialement élaboré pour permettre l'estimation rapide de la production halieutique potentielle d'un ensemble de lacs Nord-Américains non exploités, l'IME repose sur l'usage de deux descripteurs limnologiques à la fois simples à acquérir et très synthétiques, résumant respectivement les caractéristiques édaphiques du bassin et la morphométrie du lac : le total des solides dissous et la profondeur moyenne. L'indice étant initialement destiné à être utilisé dans une même région, les variables climatiques, considérées comme homogènes ne sont pas prises en compte.

Bien qu'il puisse être corrélé avec des indices de production ou

de biomasse de n'importe quel niveau trophique, l'IME a surtout été utilisé pour étudier ou pour prévoir la production halieutique des lacs pour des raisons économiques évidentes, mais également parce que la mobilité des poissons, leur durée de vie et leur diversité font de l'ichtyomasse un estimateur plus stable que les biomasses ou les productions primaires et secondaires du plancton ou du benthos. Lorsqu'elle est équilibrée et calculée sur de longues périodes, la production halieutique peut être utilisée comme estimateur à la place de l'ichtyomasse. Ainsi, Rawson (1952) utilisa 50 ans de statistiques de pêches pour mettre en évidence le rôle de la profondeur moyenne sur la productivité des lacs des Laurentides tous exploités de façon comparable.

La situation des pêches africaines est très différente. Le taux et les modalités d'exploitation très différents d'un lac à l'autre sont davantage gouvernés par le contexte socio-économique local que par les ressources disponibles. Ainsi l'estimation de 20 000 t/an utilisée par Henderson et Welcomme (1974) (fig. 8-2 ; tabl. 8-2) pour le Tchad correspond à une période où le lac était très faiblement exploité et ne rend absolument pas compte du potentiel halieutique de Tchad Normal plus proche de 80 kg/ha.an que des 14 kg/ha.an retenus par ces auteurs. Par ailleurs, les estimations fiables de la production halieutique sont souvent difficiles à obtenir dans ces régions et ne constituent que rarement de longues séries. Enfin, on peut se demander si la prise en compte dans une même régression, de lacs soumis à des climats aussi différents que le lac George et le lac Tchad par exemple correspond bien aux principes d'homogénéité énoncés par Ryder.

Pour imprécises qu'elles soient, les corrélations établies entre l'IME et un descripteur de la production lacustre ont permis de hiérarchiser quantitativement l'influence des facteurs abiotiques (Henderson et al., 1973). Le facteur essentiel est évidemment le climat qui régit les apports en énergie lumineuse et calorifique. Les courbes prédictives de six ensembles de lacs naturels situés dans six régions climatiques distinctes montrent (fig. 8-3) qu'en milieu polaire et subarctique la production lacustre est dix fois moindre qu'en milieu tempéré et cent fois moindre qu'en milieu tropical. Après les variables climatiques viennent les variables édaphiques. Enfin, la morphologie lacustre, et tout particulièrement sa profondeur moyenne, agissent sur l'efficience du système à utiliser les ressources en énergie et en matière.

Les relations établies pour les lacs africains (Henderson et Welcomme, 1974 ; Henderson et al., 1973) permettent de constater que la productivité des lacs plats oligotrophes forestiers comme le lac Tumba ou le lac Bangwelu serait du même ordre que celle des lacs profonds d'Afrique de l'Est eux-mêmes environ dix fois moins productifs que le groupe des lacs plats eutrophes où vient se placer le lac Tchad une fois sa production halieutique corrigée (fig. 8-2 ; tabl. 8-2).

CONCLUSION

L'étude comparative d'une dizaine de lacs plats tropicaux parmi les mieux étudiés en Afrique fait apparaître un ensemble de traits environnementaux communs tels que l'absence de stratification thermique et chimique, l'extension des zones d'herbiers, la variabilité hydrologique saisonnière et annuelle,... Chacun de ces traits environnementaux résulte de la faible profondeur des systèmes limniques considérés. Tous contribuent à un accroîssement de la productivité lacustre. Cependant, leurs influences sont modulées, dans chaque système lacustre, par d'autres caractéristiques environnementales spécifiques. Ainsi, le Lac Tchad présente, outre ces traits environnementaux communs aux lacs plats, des particularités telles que la grande étendue des zones d'Archipel et des zones inondables associées aux biefs inférieurs des tributaires, qui en font un système original et rendent difficile toute comparaison directe avec d'autres systèmes limniques.

Depuis le début du siècle, l'une des principales préoccupations de la limnologie est de définir des lois générales reliant certaines caractéristiques abiotiques à un indice de productivité lacustre. Parmi tous les descripteurs environnementaux identifiés comme influant sur la productivité, des approches empiriques ont permis d'en isoler deux, la profondeur moyenne et le total des solides dissous qui, associés sous le nom d'indice morpho-édaphique (Ryder, 1964), rendent compte de l'essentiel de la variabilité observée d'un lac à l'autre dans une même région climatique, ou encore pour un même lac au cours de son évolution. Ainsi, des corrélations entre la biomasse algale et l'indice morpho-édaphique (IME) ont été faites pour différentes régions du lac Tchad entre 1968 et 1974 (Lemoalle, 1979). Moyennant certaines précautions consistant notamment à éviter d'intégrer des périodes ou des régions lacustres pour lesquelles le développement des macrophytes influe sur la dynamique planctonique, Lemoalle obtient, par l'évolution de l'IME, une bonne description de l'évolution de la biomasse algale.

Outre son intérêt pratique pour comparer les lacs entre eux, voire prédire la productivité d'un lac non étudié, l'IME suggère que la capacité biotique d'un lac - exprimée en biomasse ou en productivité - est pour le moins peu dépendante des facteurs biotiques . Ainsi, dans l'exemple précédent, l'évolution de la biomasse algale est expliquée par l'évolution des conditions abiotiques indépendamment de la composition spécifique et de la structure des peuplements algaux qui ont été pourtant profondément perturbés pendant la période de changement du faciès lacustre tchadien (Compère et Iltis, 1983). Nous reviendrons sur cette importante remarque dans les conclusions générales.

CHAPITRE 9 - LES STRATEGIES ADAPTATIVES DES ESPECES

L'étude des peuplements ichtyologiques du bassin fluvio-lacustre tchadien (chap. 3 et 4) montre qu'il y a cohabitation constante de deux ensembles d'espèces : schématiquement, l'un adapté aux milieux de faible profondeur, l'autre aux espaces de pleine eau. Ces deux groupes possèdent des caractéristiques biologiques différentes mises en évidence pour la respiration (chap. 5) et la reproduction (chap. 6 et 7). Dans ces deux domaines, nous reconsidèrerons les caractères spécifiques dans une optique évolutive et adaptative. Mais il ne s'agira que d'une individualisation artificielle de problèmes biologiques fondamentaux qui, en fait, se trouvent imbriqués dans la stratégie globale d'un cycle biologique. Dans le système fluvio-lacustre tchadien, cette stratégie globale doit exploiter les diverses formes de la variabilité du milieu, dans un compromis qui prend en compte toutes les contraintes d'une niche écologique.

Chaque espèce développe ainsi une "stratégie adaptative" en réponse aux diverses pressions de son habitat (fig 9-1). Il s'agit d'un produit génétique résultant des processus évolutifs sous l'influence de facteurs "ultimes" du milieu ("ultimate factors"). L'expression phénotypique de ce génome, plus ou moins diversifiée (différentes "tactiques"), confère aux individus un potentiel d'adaptation plus ou moins grand aux variations du milieu, c'est-à-dire aux facteurs "immédiats" de l'environnement ("proximate factors").

Au-delà de l'originalité de chaque stratégie qui correspond à la relation unique entre une espèce et sa niche écologique, nous essaierons de dégager les traits communs aux stratégies d'espèces d'un même milieu et éventuellement une caractéristique commune à l'ensemble de l'ichtyofaune du Bassin Tchadien.

9.1 - LES STRATEGIES DE RESPIRATION

De nombreux biotopes du Bassin Tchadien présentent un risque hypoxique. La communauté ichtyologique comprend à la fois des espèces qui n'assument pas du tout ce risque, et d'autres qui l'assument complètement ou partiellement (cf chap. 5).

Dans le premier cas, la respiration est strictement dépendante de l'oxygène dissous dans la masse d'eau. La stratégie adoptée consiste simplement à fréquenter les milieux les moins sujets aux crises hypoxiques et, le cas échéant, à se déplacer vers des milieux mieux oxygénés.

Cette réaction d'évitement dénote la capacité de s'orienter dans un gradient de concentration lorsque les teneurs en oxygène du milieu s'abaissent en dessous d'un certain seuil propre à chaque espèce. Des expériences récentes (Beitinger et Pettit, 1984) montrent que, pour une majorité d'espèces, aucune réaction d'évitement n'est induite jusqu'à des concentrations de 2 à 3 mg/l.

Pour ces espèces à respiration aquatique stricte, la disponibilité en oxygène des eaux constitue un facteur de répartition de première importance. Welcomme (1964) en fournit un très bel exemple avec la distribution de 5 espèces de Tilapia (Sarotherodon et Oreochromis) dans le lac Victoria et une petite plaine adjacente (fig. 9-2). De même, l'évolution de la répartition des espèces dans le lac Tchad est très largement dépendante de l'évolution régionale des concentrations en oxygène dissous et de leur variabilité (cf chap. 4 et 5)

Chez les espèces qui assument le risque hypoxique, des adaptations anatomiques, comportementales ou physiologiques permettent de pallier la pénurie d'oxygène. Nous évoquerons ces différents aspects adaptatifs pour en souligner la diversité.

9.1.1 - LES ADAPTATIONS RESPIRATOIRES

Les espèces se montrant particulièrement résistantes à l'hypoxie possèdent des organes respiratoires accessoires permettant une respiration aérienne plus ou moins efficace. Cependant, certaines espèces ne présentent pas de dispositifs anatomiques particuliers pour une respiration aérienne et sont pourtant capables d'une remarquable résistance à l'hypoxie grâce à des qualités physiologiques particulières et/ou des adaptations morphologiques et comportementales leur permettant d'utiliser la couche d'eau superficielle.

Il est habituel de distinguer deux grands types de respiration : la respiration unimodale basée sur la stricte utilisation de l'oxygène dissous et la respiration bimodale basée sur la double utilisation de l'oxygène de l'air et de l'eau (fig. 9-3). Cette distinction plus anatomique qu'écologique est de peu d'intérêt dans une étude comparée des adaptations à l'hypoxie. En effet, parmi les espèces à respiration unimodale, il en est qui fuient les conditions hypoxiques (Characidae) et d'autres qui s'y adaptent (Cichlidae). Il existe une plus grande diversité des comportements chez les espèces à respiration unimodale. Quelque soit leur type d'adaptation, lorsqu'elles sont confrontées à la raréfaction de l'oxygène dissous, les espèces n'ont d'autre alternative que d'aller respirer en surface (*).

Dans le cas de la respiration bimodale, l'alternative sera bien sûr l'utilisation de l'oxygène de l'air ; dans celui de la respiration unimodale, ce sera l'utilisation de l'oxygène dissous dans la pellicule d'eau de surface : c'est la respiration aquatique de surface (RAS) (fig. 9-3). Certaines espèces ne se limitent pas à l'écrémage de la pellicule d'eau de surface mais captent aussi des bulles d'air qu'elles maintiennent dans leur bouche ("air gulping") ; ce comportement constitue un intermédiaire entre l'utilisation directe des deux formes de l'oxygène, gazeuse et dissoute.

On dénombre des adaptations anatomiques, morphologiques, physiologiques, comportementales et sociales propres aux deux milieux d'approvisionnement complémentaire en oxygène en période hypoxique (oxygène dissous dans la couche superficielle et oxygène gazeux de l'air ;

(*) L'originalité des Protoptères enkystés et des oeufs de durée des Nothobranchius qui subsistent dans les milieux asséchés sont des cas extrêmes. Certains poissons présentent aussi la capacité de survivre quelques heures en anoxie en produisant de l'énergie de façon anaérobie (Dickson et Graham, 1986).

fig. 9-3). Les adaptations anatomiques sont plus particulièrement représentées dans le cadre de la respiration aérienne, les adaptations morphologiques et comportementales dans celui de la respiration aquatique de surface. Se prêtant facilement à l'expérimentation, les adaptations physiologiques (objet de nombreux travaux approfondis) contribuent à faciliter l'accomplissement de l'approvisionnement en oxygène ; elles s'adressent soit à l'oxygène dissous, soit à l'oxygène gazeux ; ainsi, les poissons à respiration bimodale présentent-ils des adaptations physiologiques soit identiques, soit opposées à celles des poissons à respiration aquatique stricte.

9.1.1.1 - La respiration aérienne

L'air ayant une teneur en oxygène plus élevée que celle de l'eau, une densité et une viscosité plus faibles, le coût énergétique de la ventilation est moindre pour les poissons qui utilisent la respiration aérienne. Cet avantage, amplifié en eau hypoxique, montre l'intérêt énergétique de l'utilisation de l'air en tant que ressource complémentaire d'approvisionnement en oxygène.

Les organes destinés à cette fonction ont été largement décrits (Bertin, 1958 ; d'Aubenton, 1956). Nous rappelerons simplement qu'ils sont d'origines variées et que ce mode de respiration doit donc être considéré comme un phénomène de convergence et non pas comme une tendance évolutive unique. En effet, les Clariidae possèdent un organe respiratoire dérivé des branchies ; chez les Dipneustes et les Polypteridae il s'agit d'un organe oesophagien comparable à un véritable poumon ; enfin, chez plusieurs familles de physostomes, c'est la vessie gazeuse modifiée qui joue ce rôle (cas des Heterotis, des Gymnarchus et de certains Mormyridae).

La fréquence d'utilisation de la respiration aérienne conduit Graham et Baird (1982) à effectuer une distinction entre les espèces qui utilisent la respiration aérienne de façon facultative lorsque les conditions deviennent hypoxiques et d'autres qui l'utilisent régulièrement et qui s'adaptent à l'hypoxie en augmentant leur taux de respiration aérienne. Parmi les espèces présentes au Tchad, les Protopterus appartiennent à la catégorie qui nécessite une respiration aérienne quelle que soit la concentration en oxygène du milieu (Babiker, 1979). En revanche, chez les espèces qui n'ont pas d'organes de respiration aérienne très élaborés (Heterotis, Gymnarchus, certains Mormyridae), la respiration aérienne apparaît comme une solution de secours.

Tous les stades du cycle biologique ne sont pas pourvus des mêmes

possibilités respiratoires. Ainsi, Babiker (1984) a mis en évidence une utilisation croissante de la respiration aérienne au cours du développement chez P. senegalus, Clarias et Protopterus (fig. 9-4). Les jeunes n'ont pas les mêmes capacités respiratoires que les adultes et ces derniers doivent choisir des zones de reproduction plus oxygénées ou mettre en oeuvre des comportements particuliers pour oxygéner leurs oeufs et leurs jeunes. Les Polypterus adultes mâles gardent et ventilent les oeufs (Balon, 1975) et les jeunes de plusieurs espèces (Gymnarchus, Heterotis, Polypterus et Protopterus) disposent de branchies externes très développées.

9.1.1.2 - La respiration aquatique de surface

La respiration aquatique de surface (RAS) est une solution spécifique à l'hypoxie et non une réponse générale de fuite ou d'orientation caractéristique de tous les poissons. Kramer et McClure (1982) insistent sur le fait que la RAS n'est pas un prélude à la suffocation, mais qu'elle est, pour beaucoup d'espèces, une composante d'une stratégie bien intégrée pour le maintien en vie et en activité au cours de périodes d'hypoxies sévères. D'après leurs expérimentations, la RAS est initiée pour un seuil de concentration en oxygène précis et croît ensuite rapidement pour occuper plus de 75% et habituellement 90% du temps (fig. 9-5). Cette alternative à la respiration subaquatique est donc couteûse en temps et en énergie.

L'utilisation de la RAS s'intègre particulièrement bien aux caractéristiques des eaux tropicales car, si la concentration en oxygène de la colonne d'eau est plus réduite à température élevée, le film de surface bénéficie d'un taux de diffusion de l'oxygène de l'air accru. Parmi les facteurs du milieu susceptibles d'intervenir, le vent doit s'avérer néfaste à la RAS en limitant les capacités des poissons à se maintenir dans une position efficace à la RAS. Dans cette optique, une perturbation minimale de la surface de l'eau des zones hypoxiques doit être recherchée. C'est sans doute une des raisons qui explique, en période de Petit Tchad, la présence de très nombreux jeunes Tilapia pratiquant la RAS en bordure des îles de l'Archipel Sud-Est, dans une zone peu profonde bien protégée du vent par le cordon littoral de végétation (zone C de la figure 1-35).

Lewis (1970) remarque l'importance de la morphologie pour l'utilisation efficace de la couche d'eau superficielle oxygénée et son intérêt adaptatif pour les espèces d'habitats hypoxiques. Pour les poissons du Tchad, c'est le cas des espèces de petite taille du genre Epiplatys.

9.1.1.3 - Adaptations physiologiques

L'hémoglobine étant le médiateur des échanges d'oxygène entre l'organisme et le milieu, on doit s'attendre à ce qu'une adaptation à l'hypoxie concerne la richesse du sang en hémoglobine et/ou l'affinité de celle-ci pour l'oxygène. Cette hypothèse a été vérifiée en comparant des espèces voisines - ou, au sein d'une même espèce, des groupes d'individus - d'habitats différents par la concentration en oxygène.

A/ **Richesse en hémoglobine**

Les résultats de Green (1977) montrent que la concentration d'hémoglobine et l'hématocrite varient considérablement au sein d'une même espèce, notamment lorsque les populations comparées sont bien séparées comme c'est le cas pour Synodontis schall, espèce très ubiquiste dans la zone soudano-sahélienne. La concentration en hémoglobine des individus du Nil Blanc était seulement les 2/3 de celle des individus capturés au barrage de Kainji (Nigéria) (fig. 9-6) dont certaines localités sont caractérisées par de fortes fluctuations de la concentration en oxygène tandis que les eaux de la station du Nil sont bien aérées. La valeur trouvée au Tchad (1.6×10^6 cell./mm^3) est comparable à celles du Nil ce qui s'accorde bien avec l'habitat fluvial (Chari) des poissons que nous avons utilisés pour cette numération.

Les différences observées chez Synodontis schall peuvent être déterminées par l'environnement. L'induction d'une plus grande synthèse d'hémoglobine par la réduction d'oxygène est un phénomène communément observé dans différents groupes d'animaux. Une hypoxie de quelques heures suffit à provoquer des changements assez importants dans la concentration en hémoglobine. Ainsi, chez les Oreochromis niloticus soumis expérimentalement à des conditions hypoxiques, la concentration en hémoglobine passe de 6.2 g à 9.4 g de Hb/100 ml de sang en 72 h (D'Suze, à paraître ; fig. 9-8).

Green (1977) a également constaté des différences hématologiques entre espèces de Synodontis de la même localité. Il propose deux explications non exclusives :

- les espèces présentent des différences génétiques d'où résultent des capacités différentes pour la synthèse de l'hémoglobine.
- les espèces occupent dans la même localité des habitats qui diffèrent par la concentration en oxygène.

Cette dernière explication est parfaitement illustrée par trois espèces (fig. 9-7). Les caractéristiques hématologiques de Hemisynodontis membranaceus pélagique et zooplanctophage s'opposent à celles S. nigrita et S. schall benthiques. Sur le graphique 9-7, Brachysynodontis batensoda occupe une position intermédiaire qui correspond bien à son

comportement partagé entre une activité benthique et pélagique suivant les potentialités trophiques du milieu.

La mise en oeuvre de l'adaptation physiologique à l'hypoxie peut être très rapide comme nous venons de le voir dans l'exemple d'Oreochromis niloticus (D'Suze, à paraître). Par ailleurs, les situations hypoxiques étant souvent périodiques, l'adaptation physiologique peut en suivre la périodicité. Dans son étude sur les Synodontis, Green (1977) avait observé des variations de la concentration en hémoglobine dans la même station en fonction de la date de capture (fig. 9-6) et il avait émis l'hypothèse de variations saisonnières chez Synodontis schall. Les études de Saint-Paul (1984) sur Colossoma macroponum mettent très clairement en évidence ce type de variations saisonnières : l'hémoglobine et le nombre d'érythrocytes du sang augmentent pendant les périodes de l'année où ce poisson amazonien est soumis à de basses concentrations en oxygène (<0.5 mg/l).

Les hypoxies saisonnières influencent également les caractéristiques hématologiques de certains poissons à respiration aérienne, mais toutes les espèces ne réagissent pas avec une uniformité comparable à celle des espèces à respiration aquatique (Graham, 1985). Cela dépend des risques de perte de l'oxygène au niveau de leurs branchies, notamment lorsque l'usage de celles-ci demeure nécessaire pour l'élimination du gaz carbonique.

B/ **L'affinité hémoglobine-oxygène ($Hb-O_2$)**

Généralement, l'affinité $Hb-O_2$ dépend de la température et du pH (effet Bohr). Elle est habituellement évaluée par la P_{50}, pression partielle d'oxygène pour laquelle on atteint expérimentalement 50% de saturation de l'hémoglobine (fig. 9-9).

L'affinité intrinsèque $Hb-O_2$ résulte de la configuration de la molécule d'hémoglobine déterminée génétiquement. Pour Powers (1980), ce niveau d'adaptation est une stratégie "évolutionnelle" (evolutional strategy) qui optimise les propriétés intrinsèques de l'hémoglobine avec l'oxygène disponible dans l'environnement.

Johansen et Lenfant (1972) considèrent que le développement évolutif a favorisé une diminution de la sensibilité à la température de l'affinité $Hb-O_2$ chez les espèces qui supportent de grandes variations thermiques. Powers (1980) consteste cette conclusion, prétendant qu'une théorie générale concernant l'hémoglobine, l'habitat et la stabilité thermique n'apparaît pas justifiée. Effectivement, les Cichlidae paraissent se singulariser par une stratégie différente concernant la réaction à l'effet Bohr et à la température.

D'après Wilhem et Weber (1983), les qualités spécifiques des hémoglobines des Cichlidae sont une affinité intrinsèque élevée pour

l'oxygène et une dépendance thermique et de pH également élevée (fig. 9-9). D'après ces auteurs, les propriétés d'oxygénation des systèmes d'Hb des Cichlidae représentent une double adaptation. Les affinités élevées pour l'oxygène aux basses températures favorisent le chargement de l'oxygène pendant la nuit et à l'aube quand la tension de l'oxygène dans l'eau est basse, conséquence des processus respiratoires et de décomposition. Les Cichlidae sont habituellement inactifs à ce moment-là et dans un état de torpeur qui réduit la demande en oxygène lorqu'il est moins disponible. Pendant le jour, lorsque les Cichlidae sont actifs, les concentrations d'oxygène s'élèvent à cause de la photosynthèse et l'hyperoxie est fréquemment rencontrée en bordure des mares et des rivères ; par ailleurs, l'élévation de température entraîne une demande accrue d'oxygène. Dans ce cas, la sensibilité thermique élevée inhérentes aux hémoglobines des Cichlidae facilite la libération de l'oxygène dans les tissus au moment où la demande en oxygène augmente, cependant la prise en charge de l'oxygène dans les branchies ne sera pas compromise du fait de la concentration élevée d'oxygène dissous.

Parmi les espèces de Cichlidae que nous avons rencontrées dans le Bassin Tchadien, seule Oreochromis niloticus a fait l'objet d'études physiologiques approfondies. Les propriétés de l'hémoglobine de cette espèce sont très semblables à celles rencontrées chez d'autres Cichlidae d'Afrique et d'Amérique du Sud (Verheyen et al., 1985). L'hémoglobine montre des affinités extrêmement élevées pour l'oxygène (P50= 1,08 mm Hg à pH 8,2 et à 20°C), un large effet Bohr au-dessous de pH 7,5 (fig. 9-9). La sensibilité thermique de l'hémoglobine de O. niloticus est élevée comparativement à celle des autres hémoglobines de poissons, mais en accord avec les résultats publiés sur les Cichlidae. Ces auteurs rejoignent l'hypothèse de Wilhem et Weber (1983) exposée précédemment montrant une adaptation moléculaire assurant l'oxygénation des tissus dans des conditions de variations drastiques jour/nuit de la disponibilité de l'oxygène, de la température et des niveaux d'activité des Cichlidae. Ces performances physiologiques des Oreochromis niloticus expliquent le maintien de cette espèce dans le lac Tchad au cours de la période d'assèchement et notamment dans la cuvette nord où, dans la couche d'eau résiduelle, régnait une hypoxie nocturne et une hyperoxie diurne, ainsi qu'une très grande amplitude thermique nycthémérale.

9.1.2 - CONCLUSION

Face aux risques d'hypoxie, les stratégies respiratoires des espèces tchadiennes se répartissent selon deux options opposées. La première est de se maintenir sur le site quitte à se doter de moyens de pallier les déficits en oxgène dissous lorsqu'ils se produisent. La seconde est de se maintenir dans des eaux suffisamment oxygénées pour que la respiration branchiale permette de satisfaire aux besoins du métabolisme. Les types de ces deux tendances pourraient être Protopterus annectens et Alestes dentex ou Micralestes acutidens (cf chap. 5). Entre les deux, on observe une tolérance, une adaptabilité plus ou moins grande des caractéristiques physiologiques de l'espèce complétées ou non par des adaptations comportementales, morphologiques ou anatomiques.

Les espèces dotées de ces adaptations ne présentent pas de convergence particulière vers une solution - qui pourrait apparaître optimale - comme la respiration aérienne qui offre un avantage énergétique important, l'air étant bien supérieur à l'eau en tant que milieu respiratoire. On constate au contraire la disparition fréquente de la respiration aérienne au cours de l'évolution (Smith, 1931), sa variabilité chez des espèces proches (Graham et al., 1978) et l'absence de respiration aérienne importante chez les organismes possédant les deux modes respiratoires. Enfin, les stades jeunes ont tous une respiration aquatique prépondérante. Il doit donc exister des avantages à la respiration aquatique ou des désavantages à la respiration aérienne.

La respiration aérienne entraîne une vulnérabilité plus grande aux prédateurs aériens. Kramer et Graham (1976) considèrent que l'augmentation du risque de prédation aérienne constitue une pression sélective responsable de certaines adaptations comportementales et sociales telles que le synchronisme de la prise d'air pour les poissons d'une même localité et l'espacement de temps variable de ces prises d'air. La respiration synchrone semble capable de produire un effet de confusion chez les prédateurs ; elle est présentée comme un groupement dans le temps aux fonctions analogues à celles des bancs de poissons. Chez les espèces africaines, ce comportement a été signalé par Svensson (1933) pour Polypterus senegalus et nous l'avons observé chez Brienomyrus niger en aquarium. La variabilité de l'espacement des prises d'air, démontrée expérimentalement chez Clarias lazera (Abdel-Magid, 1971), peut être considérée comme un comportement de protection car le prédateur devient incapable de prédire la prochaine apparition de sa proie.

La respiration aérienne exige par ailleurs un déplacement vers la surface qui demande d'autant plus de temps et d'énergie que l'espèce exploite un habitat de profondeur.

Ces différents inconvénients valent également pour la RAS qui,

comme nous l'avons vu, est encore beaucoup plus consommatrice de temps. Ainsi, pour une espèce, le coût de la respiration aquatique de surface (ou de la respiration aérienne) peut être exprimé en termes d'énergie dissipée, de temps perdu et de risque de prédation. Kramer (1983) qui développa ce raisonnement, en déduit que la distance à la surface est un facteur aussi important que l'hypoxie aquatique dans l'évolution de la respiration aérienne chez les poissons. Si l'on admet que l'adaptation est d'autant meilleure qu'elle réduit les coûts de la respiration, il est clair que l'optimisation de la fonction respiratoire ne peut s'établir sur la seule base de la disponibilité en oxygène. L'orientation stratégique imprimée par la sélection naturelle dépendra autant des caractéristiques de l'environnement physique et biotique que des autres fonctions vitales de l'espèce.

9.2 - STRATEGIES DE REPRODUCTION

La saison de ponte et sa durée, le comportement migrateur, que nous avons abordés dans cette étude (chap. 6) ne sont que quelques aspects de la reproduction des téléostéens. Ils suffisent cependant à mettre en évidence la grande diversité des réponses adaptatives rencontrées dans le Bassin Tchadien, comme d'ailleurs dans la majorité des systèmes fluvio-lacustres tropicaux dotés de zones inondables (Daget, 1954 ; Matthes, 1964 ; Lowe-McConnell, 1964 ; Whitehead, 1964 ; Lowe McConnell, 1975 ...).

Malgré cette diversité, on constate des similitudes entre espèces vivant dans un même type d'environnement. On distingue habituellement deux grands types de stratégies de reproduction, l'un basé sur l'aspect prévisible des conditions de milieu - variations régulières ou stabilité de l'environnement -, l'autre adapté aux irrégularités d'apparition et de durée des conditions favorables à la reproduction.

Dans le premier cas, l'espèce utilise des conditions favorables qui se réalisent, bon an mal an, dans le même lieu et à la même période de l'année. Les espèces qui adoptent cette stratégie sont souvent des migrateurs. Elles ont une reproduction saisonnière, une fécondité relative élevée et une seule ponte annuelle. Les oeufs, abandonnés dans le milieu naturel, sont habituellement pondus dans des eaux fortement oxygénées. Ils donnent naissance à des alevins entraînés vers des zones abritées aux ressources alimentaires abondantes. Ce type de stratégie correspond à des espèces telles que Alestes dentex et Brachysynodontis batensoda.

Le second type de stratégie est basé sur l'utilisation de processus qui confèrent aux espèces une plus grande tolérance vis-à-vis de l'environnement. Ces espèces ont généralement une période de ponte très étalée, des pontes fractionnées ou multiples avec relativement peu d'oeufs à chaque fois. Le plus souvent, elles possèdent un comportement territorial et prodiguent des soins à leur progéniture (construction d'un nid, aération des oeufs, incubation buccale, protection des jeunes). On en trouve de nombreux exemples chez les Cichlidae mais également chez les Mormyridae. Ainsi, Brienomyrus niger, sédentaire, se reproduit dans les Yaérés dès le début de l'inondation et aussi longtemps que leur mise en eau maintient des conditions favorables à sa reproduction.

Entre ces deux groupes, il existe un ensemble d'espèces difficiles à classer du fait que certaines de leurs modalités de reproduction les apparentent au premier type de stratégie alors que d'autres modalités sont caratéristiques du second. Ainsi, Lates présente une période de ponte étalée, une fécondité relative élevée mais ne pratique

pas de pontes fractionnées et ne s'occupe pas de ses oeufs qui sont pélagiques et de très petite taille (Hopson, 1969). Certains Mormyridae (Hyperopisus bebe, Marcusenius cyprinoïdes et Pollimyrus isidori) présentent des comportements parentaux plus ou moins élaborés et une reproduction induite par les facteurs physico-chimiques du lieu de ponte (Kirschbaum, 1984) ; cependant, ils effectuent des migrations de grande amplitude pour une reproduction fluviale prédominante.

Chaque espèce est susceptible de modifier une ou plusieurs de ses caractéristiques de reproduction en fonction du milieu dans lequel elle vit. Nous avons déjà longuement fait état de l'adaptabilité de la durée d'activité sexuelle de certaines espèces en fonction du milieu (chap. 6) ; de même, le nombre de pontes peut varier de façon importante sous l'influence de facteurs d'environnement. Nous avons indiqué que certains Mormyridae présentent, les années de faible crue, une seule ponte localisée en zones inondées et les années de fortes crues deux ou trois pontes successives. Les expériences effectuées en laboratoire par Kirschbaum (1975 ; 1984) montrent que, lorsque les conditions environnementales sont proches de l'optimum, ces mêmes espèces peuvent se reproduire de façon ininterrompue. La fécondité est également connue pour varier de façon importante selon l'âge mais également selon les facteurs biotiques (nourriture, densité de population, compétition,...) et/ou les facteurs abiotiques (espace vital, température, oxygène,...) que subissent les individus (Kartas et Quignard, 1984).

Cette souplesse adaptative des modalités de reproduction est cependant limitée génétiquement dans le cadre de la stratégie de l'espèce. L'expression de cette stratégie dans tel ou tel milieu correspond à autant de tactiques distinctes. Toutefois, il est rare d'observer plusieurs "tactiques" différentes simultanément et dans un même milieu. Ce polymorphisme, décrit pour d'autres phénomènes adaptatifs, a pris le nom de stratégies ou tactiques alternatives selon que sa notion est génotypique ou seulement phénotypique (Pott et Wootton, 1984). Nous en examinerons trois exemples identifiés dans le Bassin Tchadien. Les deux premiers concernent le comportement migrateur lié à la reproduction d'Alestes baremoze et d'Hydrocynus forskalii. Le troisième concerne le polymorphisme démographique d'Alestes nurse.

9.2.1 - POLYMORPHISME DE LA REPRODUCTION D'ALESTES BAREMOZE EN TCHAD NORMAL

Au Delta, les deux sous-populations "A" et "B" d' A. baremoze identifiées par Durand (1978) présentent des périodes de migration légèrement décalées. La troisième sous-population ("C") identifiée par Hopson (1972) est encore plus différente puisqu'elle ne migre pas (chap. 6). Cette variabilité n'est d'ailleurs pas limitée à l'échelle de la sous-population puisqu'à l'intérieur de l'une d'entre elles on observe, dans l'Archipel, trois comportements distincts :

- maturation et migration de reproduction,
- maturation et reproduction sans migration,
- pas de maturation ni de migration (Durand, 1978).

Si l'on met de côté ce dernier cas qui paraît assez fréquent chez les migrateurs (Welcomme, 1979), on constate qu'au sein d'un même stock coexistent deux ensembles de comportements reproducteurs, l'un basé sur la reproduction lacustre et l'autre sur la reproduction fluviale.

9.2.1.1 - **Avantages et inconvénients de la migration fluvio-lacustre**

Toutes les espèces tchadiennes sont fluviatiles, donc initialement adaptées - au sens évolutionniste du terme - à l'exploitation de la variabilité spatio-temporelle des ressources fluviales, notamment par la migration. Secondairement les stocks se sont développés dans le lac qui, du point de vue hydrologique, peut être considéré comme une extension du réseau fluvial (Daget, 1967). Sorte de vaste zone inondée permanente, le lac offre dans certaines de ses portions, des conditions environnementales comparables aux nurseries fluviales constituées par les zones inondées. L'existence de tels sites lacustres peut donc avoir favorisé l'émergence d'un nouveau comportement de reproduction excluant la migration fluviale qui comporte de nombreux inconvénients :

- elle provoque une dépense énergétique accrue,
- elle écarte pour une longue période, sinon définitivement, les géniteurs d'un milieu favorable à leur survie et à leur croissance,
- elle favorise le regroupement des adultes et, par là, accroît la vulnérabilité du stock aux prédateurs, à commencer par l'Homme.

En toute logique, l'expression du comportement migrateur devrait être progressivement éliminée des stocks lacustres au bénéfice d'une reproduction in situ, beaucoup plus économique pour les adultes et pour les jeunes qui sont également l'objet d'une prédation importante lors

de leur dévalaison vers le Lac.

Comme cette logique est loin de correspondre aux observations, on doit supposer que les inconvénients de la migration sont compensés par des avantages encore plus grands.

- D'une façon générale, la dissociation des zones de nurserie et de grossissement (feeding grounds) constitue pour une espèce une adaptation favorable à l'abondance du stock, dans la mesure où les caractéristiques de chaque milieu répondent à un besoin particulier du poisson qu'il est difficile de trouver réunies dans un même endroit. C'est l'explication fournie par Nikolsky (1963) pour le saumon.

-Dans le Bassin Tchadien, fleuves et lac sont des milieux complémentaires en ce sens que la survie des oeufs démersaux d'Alestes baremoze est mieux assurée dans le courant en bordure des zones d'inondation fluviales qu'au fond des eaux lacustres où des désoxygénations passagères peuvent se produire en cours de journée (Lemoalle, 1979). Inversement, les ressources alimentaires nécessaires au développement d'un stock important sont mieux représentées dans le lac que dans le réseau fluvial.

La migration accroît donc notablement, pour les géniteurs, dépense énergétique et risque de prédation, mais elle favorise le succès de la ponte et la croissance des jeunes. Par contre, la sédentarité expose davantage le frai à une mortalité importante en cas de crise anoxique.

La simultanéité des deux comportements de reproduction est durable. Elle a été observée de 1966 à 1971 dans l'Archipel Sud-est (Durand, 1978). Il n'est cependant pas possible de décider, à partir des données disponibles, si le développement d'un second comportement reproducteur correspond à une différence génotypique (deux stratégies) ou seulement phénotypique (deux tactiques d'une même stratégie qu'un individu pourrait éventuellement utiliser successivement au cours de son existence). Tout juste peut-on constater qu'une telle diversification des comportements reproducteurs correspond pour une espèce à un accroissement de la zone utile pour le frai ainsi qu'à un étalement des risques.

Cette dualité de comportement migrateur que nous venons de décrire chez Alestes baremoze, se retrouve chez plusieurs migrateurs qui se reproduisent aussi partiellement dans l'Archipel (tabl. 6-1). Des exemples comparables de stratégies ou tactiques alternatives ont été décrits dans d'autres milieux. Gross (1984) en a fait l'étude théorique d'après les exemples de comportement de frai des mâles chez le saumon du Pacifique et la perche-soleil. Chez le saumon atlantique, les comportements migratoires alternatifs qui compenseraient la variabilité interannuelle des conditions de recrutement (Billard, comm. pers.), présentent une signification adaptative comparable à celle d'Alestes baremoze.

9.2.1.2 - Aspects énergétiques

D'un point de vue bio-énergétique, la stratégie adaptative d'une espèce est la résultante d'un partage de l'énergie assimilée entre les différents besoins de l'organisme : maintenance, croissance et reproduction (Barbault & Blandin, 1980). On constate ainsi une adaptation des caractéristiques de la reproduction en fonction de la disponibilité des ressources : la fécondité, l'âge de première maturation, le nombre des pontes peuvent être modifiés de façon importante selon l'abondance de la nourriture disponible (Mann et al, 1984 ; Kirschbaum, 1984 ; Kartas et Quignard, 1984).

Une migration de reproduction nécessite des disponibilités énergétiques suffisantes et une espèce ne peut débuter une migration sans avoir, au préalable, accumulé les réserves nécessaires pour couvrir les dépenses occasionnées par son déplacement et sa ponte. Nikolsky (1963) montre que les teneurs moyennes en lipides des aloses de la Caspienne sont en corrélation étroite avec la longueur de la migration anadrome qu'effectue chaque espèce dans la Volga (tabl. 9-1). Les différents comportements migratoires d'Alestes baremoze mettent-ils en oeuvre une adaptation similaire ?

Pour établir l'importance respective des investissements de chaque sous-population d'A. baremoze en matériel génétique d'une part et en réserves d'autre part, nous avons calculé un indice gonado-somatique et un coefficient de condition somatique pour les femelles d'un même stade de maturation ovarienne. Les résultats de ces calculs (tabl. 9-2) montrent :

1/ que le coefficient de condition est toujours plus faible en amont qu'au Delta. Les géniteurs qui ne se nourrissent pas pendant la migration anadrome (Lauzanne, 1976), vivent aux dépens de leurs réserves.

2/ qu'au Delta comme en amont dans le fleuve, la sous- population "A" présente des coefficients de condition nettement supérieurs à ceux de la sous-population "B" mais, par contre, des indices gonado-somatiques plus faibles.

La sous-population "A" investit davantage dans les réserves nécessaires à une longue migration, alors que la sous-population "B" consacre davantage de ressources à l'élaboration de son matériel génétique. Les femelles non migratrices de l'Archipel Sud-Est montrent des coefficients de condition en moyenne plus faibles que ceux des femelles "B" capturées au Delta et très inférieurs à ceux des femelles "A".

Il existe donc pour les Alestes baremoze du Bassin Tchadien, tout comme pour les aloses de la Caspienne, une relation proportionnelle entre la longueur de la migration et la quantité de réserves accumulée

pendant la période de repos sexuel. Ces différences peuvent résulter de génotypes différents, mais pourraient également correspondre à des étapes de la vie de chaque femelle. On observe en effet que les femelles "A" non migratrices sont, tout comme les femelles de la sous-population "B", de taille inférieure aux femelles migratrices de la sous- population "A". On observe par ailleurs que les tailles moyennes des femelles mûres sont plus élevées en amont qu'en aval dans le réseau fluvial. Au sein de chaque sous-population, il n'est donc pas impossible qu'au cours de leur vie sexuelle, les femelles d'Alestes baremoze accroissent progressivement la quantité de leurs réserves adipeuses et, par là, la longueur de leur migration anadrome.

9.2.2 - POLYMORPHISME DE LA REPRODUCTION D'HYDROCYNUS FORSKALII

Dans la cuvette sud et le bas réseau fluvial, il existe, en période de Tchad Normal, deux régions où l'abondance des poissons est particulièrement grande : la zone d'Archipel et d'îlot-bancs et surtout la zone deltaïque au moment des migrations. Il n'est donc pas surprenant de constater qu'à la même période, Hydrocynus forskalii, prédateur ichtyophage pélagique, soit plus particulièrement implanté dans ces deux régions où les proies abondent. Il s'y reproduit (cf fig. 6-2), cependant les taux de femelles mûres ou en maturation sont plus faibles dans l'Archipel qu'au Delta. Dans le Delta, on observe deux périodes de recrudescence de l'activité sexuelle d'Hydrocynus forskalii, l'une fait suite à la migration des géniteurs des espèces proies et l'autre à la dévalaison de leurs juvéniles. La plus importante de ces deux périodes de reproduction correspond pour l'essentiel à une migration d'adultes provenant de l'Archipel ; située entre février et avril, elle paraît surprenante car elle se trouve complètement décalée par rapport aux périodes de reproduction de la majorité des autres espèces.

Cette originalité dans la période de reproduction a été également observée chez d'autres ichtyophages et interprêtée comme une adaptation propre aux espèces de cette catégorie trophique (Keast, 1985). Keast discute et reconnaît la nature adaptative de la reproduction précoce de deux espèces ichtyophages du Canada (Esox et Micropterus)par rapport à celle de leur proie. Ces espèces qu'il qualifie d'ichtyophages "primaires" sont comparables à Hydrocynus forskalii en ce sens qu'elles deviennent piscivores dès les premiers mois de leur vie et qu'elles sont morphologiquement adaptés à la prédation. Les ichtyophages "secondaires" qui ne consomment pas de poissons la première année ont généralement une reproduction plus tardive.

Miller et Storck (1984) ont observé une croissance supérieure des jeunes Micropterus salmonoïdes nés en début de saison de reproduction. Ils associent cette différence à la possibilité qu'ont les jeunes plus

précoces d'effectuer la transition du régime d'invertébrés au régime ichtyophage. En outre, ces auteurs ont constaté que la variation annuelle de l'abondance des larves de poisson-proie détermine l'ampleur de la différence de croissance entre les prédateurs précoces et tardifs.

En période de Tchad Normal, la migration d'Hydrocynus forskalii vers le Delta et la reproduction précoce qui lui est associée peut-être interprêtée comme une adaptation de ces ichtyophages aux caractéristiques du système fluvio-lacustre de Tchad Normal, adaptation bénéfique à la fois aux adultes et aux juvéniles :
- La migration des géniteurs d'Hydrocynus forskalii débute en fin d'année, au moment où la dévalaison des jeunes des autres espèces fournit une abondance de proies pour ces ichtyophages stricts. Les contenus stomacaux confirment une augmentation de la prédation des jeunes poissons à cette saison (Lauzanne, 1975).
- Dans le fleuve, les jeunes H. forskalii passent du régime zooplancton/invertébrés au régime ichtyophage entre 30 et 45 mm. A partir de 50 mm ils sont strictement ichtyophages (Lauzanne , 1975). Ce changement de régime des jeunes H. forskalii nés en début d'année - ils atteignent 35 mm en juin - paraît synchronisé avec l'apparition des larves de la plupart des autres espèces.

En période de Petit Tchad, les îlots-bancs ayant disparu et les conditions environnementales de l'Archipel étant devenues défavorables à de nombreuses espèces à commencer par H. forskalii, celle-ci disparaît de cette région. En revanche, elle accroît ses effectifs dans la région des Eaux-Libres où se constitue, à partir de 1974-75, un peuplement lacustre comprenant une proportion plus grande d'espèces sédentaires ainsi que de fortes densités de Pollimyrus isidori, une des proies favorites d'H. forskalii (Lauzanne, 1975). On observe alors au Delta la disparition du pic de reproduction précoce (cf fig. 6-8). Non pas que cette dernière ait disparu complètement puisqu'on observe, en janvier, jusqu'à 60 % de femelles en fin de gamétogénèse dans les Eaux Libres du Sud-Est, mais bien parce qu'elle n'est plus liée à un comportement migrateur vers la zone fluviale deltaïque.

En période de Petit Tchad, la stratégie de reproduction d'H. forskalii se simplifie par perte de sa composante migratrice. En l'absence d'une connaissance génétique des populations d'H. forskalii, on ne peut pas plus attribuer ce changement à l'anéantissement du stock précédemment migrateur (facteur ultime) qu'à une modification de l'environnement biotique et abiotique de l'espèce (facteurs proximaux). Cependant, si en Tchad Normal la correspondance entre la répartition spatio-temporelle des pontes et celle des plus grandes abondances de proies n'est pas fortuite, on peut penser qu'elle se perpétue en Petit

Tchad et que la migration au Delta destinée à exploiter la forte concentration des proies qui s'y trouvent alors réunies ne présente plus, pour H. forskalii, un intérêt aussi grand en Petit Tchad. En effet, les stocks de migrateurs ayant fortement décru, l'importance des passages de géniteurs au Delta devient également plus faible (cf. supra, évolutions de A. baremoze, B. batensoda et S. schall), ainsi que l'abondance des juvéniles en dévalaison (Bénech & Quensière, 1984).

La migration anadrome de reproduction paraît s'intégrer à une stratégie d'exploitation visant à optimiser l'utilisation des ressources disponibles.

9.2.3 - POLYMORPHISME DEMOGRAPHIQUE CHEZ ALESTES NURSE

En 1960, Blache et Miton décrivaient Alestes dageti comme la première espèce endémique du lac. Découverte dans un faciès lacustre de Tchad Normal, Alestes dageti se différenciait d'Alestes nurse par son régime strictement zooplanctophage, une coloration légèrement différente et surtout par des tailles minimales de première maturation très faibles, aux environs de 45 mm, alors qu'Alestes nurse se reproduit à une taille au moins double.

A. dageti était rencontrée dans tous les milieux lacustres de Tchad Normal (cf. § 3.2) mais semblait plus abondante dans les îlots-bancs et les eaux libres où elle constituait l'une des principales proies des prédateurs - Lates tout particulièrement - (Lauzanne, 1977 ; Robinson & Robinson, 1969). A. nurse, en revanche, était plutôt caractéristique des milieux fluviaux mais se rencontrait également dans les régions lacustres pérideltaïques et dans les îlot-bancs.

A partir de la période d'assèchement (fin 1973), on ne rencontre plus A. dageti mais, dans l'Archipel Sud-Est, apparaît une forme intermédiaire entre les descriptions d'A. nurse et d'A. dageti : Alestes nurse-dageti. La distribution des tailles des femelles A. nurse-dageti pubères recouvre toutes la gamme de taille des femelles pubères des deux autres espèces (fig.9-10). En outre, la période d'activité sexuelle de A. nurse-dageti est beaucoup plus étalée que celle d'A. nurse et ne se limite pas à la saison des pluies. Pendant l'assèchement, la période d'activité sexuelle d'A. nurse observée au Delta reste de même amplitude qu'en Tchad Normal (4 à 5 mois) ; par contre, dans l'Archipel Sud-Est, la période d'activité sexuelle de A. nurse-dageti s'étend de février à septembre (fig. 9-10).

Après 1973, A. nurse-dageti se maintient dans l'Archipel Sud-Est ; cependant, à partir de l'établissement du Petit Tchad, la taille de puberté des femelles s'élève de façon significative et l'espèce n'aura présenté de maturité précoce que pendant la phase d'assèchement

(tabl. 9-3).

Ces faits tendent à montrer que A. nurse, A. dageti et A. nurse-dageti ne sont pas des espèces distinctes mais constituent des phénotypes (différenciation écologique) ou peut-être des sous-espèces (différenciation génétique) adaptés chacun à un environnement particulier. On se doit en effet de rapprocher ces observations d'un autre exemple de nanisme lacustre d'A. nurse. Dans le lac Turkana, une variété naine, A. nurse nana, a également été identifiée par Pellegrin (1935). Dans une révision du genre Alestes, Paugy (1986), en absence de tout critère systématique permettant une distinction spécifique de nurse et dageti, assimile dageti, tout comme nana, à des sous-espèces de Brycinus nurse (nouvelle dénomination d'Alestes nurse). D'après Birgi (comm. pers.) la présence sur dageti d'un parasite très commun de A. nurse (Annulotrema alestesnursi) semble appuyer la mise au point de Paugy. Sans précision génétique sur une éventuelle différenciation des formes, nous choisirons pour notre part de parler d'écophénotypes, tout comme Daget (1983) à qui cette "espèce" fut dédiée. Reste à tenter d'expliquer ce polymorphisme selon les critères écologiques dont nous disposons.

En période de Tchad Normal, A. nurse (lato sensu) trouve, dans le comportement pélagique et un régime zooplanctophage, l'opportunité de développer des populations importantes dans les régions d'îlot-bancs et d'eaux libres. Cependant, éloigné de la protection des herbiers qu'il affectionne en milieu fluvial (pauvre en ressources planctoniques) il est soumis à une prédation intense qui peut le conduire à développer une tactique de reproduction de type "r", la maturité précoce permettant de compenser la faible espérance de vie des individus en raccourcissant le temps de génération. En milieu fluvial, les ressources sont plus limitées et la compétition dans les herbiers plus forte. La prédation, en revanche, est plus facile à éviter ; les individus sont plus grands et moins abondants, le régime alimentaire plus diversifié.

Jusqu'en novembre 1973, les Alestes nurse (lato sensu) sont relativement rares dans les pêches de l'Archipel et la structure de la population en place est très comparable à celle observée en 1971, avant la sécheresse (fig. 9-11). C'est en décembre 1973, au maximum des hautes eaux, que la forme A. nurse-dageti apparaît en grande abondance. Les captures, très nombreuses jusqu'en avril, se raréfient avec l'arrivée de l'étiage et disparaissent avec la remontée des eaux en 1974. A. nurse ayant été défini expérimentalement comme très sensible à l'hypoxie (Bénech et Lek, 1981), cette extinction doit être imputée aux conditions anoxiques provoquées par l'arrivée de la crue de 1974. Début 1975, l'espèce réapparaît avec une nouvelle distribution de taille où les petits individus, qui représentaient l'essentiel des captures en 1974, sont absents. Cette nouvelle population semble se maintenir dans l'Archipel jusqu'à la fin des observations, en mai 1977, bien qu'en

septembre-octobre 1976, au moment de la crue, l'espèce disparaîsse temporairement des captures.

Les changements brutaux d'abondance au moment des crues et les solutions de continuité dans l'évolution des distributions de tailles, laissent à penser que les Alestes nurse capturés dans l'Archipel, à partir de décembre 1973, ne sont pas issus d'une population autochtone mais proviennent d'immigrations successives. Il semble d'ailleurs qu'à partir de 1973, l'Archipel ne constitue pas un milieu très favorable à l'espèce si on en juge par la faiblesse ou l'absence de croîssance apparente en 1974 et 1975, la raréfaction progressive des captures d'avril à octobre 1974, et finalement l'extinction des immigrants par la crue de 1974 (peut-être également par celles de 1975 et 1976).

Compte tenu de la répartition lacustre d'A. nurse (lato sensu) avant la période de sécheresse, il est probable que les différentes vagues d'immigrations observées dans l'Archipel proviennent de l'ancienne région des îlot-bancs. Là, en 1973, en bordure des Eaux Libres, à proximité des hauts fonds qui s'exondent et se couvrent d'une jeune végétation palustre, de vastes régions de faible profondeur doivent constituer, des biotopes favorables à l'espèce. Cette dernière bénéficie, pendant une brève période, d'un ensemble de facteurs favorisant une explosion démographique tels que : la vitesse de renouvellement que lui confère une maturité précoce alliée à une longue période d'activité sexuelle, la raréfaction des prédateurs de grand Lac et des ressources alimentaires encore abondantes en 1973 - remplacement des zooplanctontes d'eau libre par des espèces littorales (cf. § 1.3.5) également prisées par la forme "dageti" (Robinson & Robinson, 1969) -.

Par la suite, l'extension rapide de la couverture de macrophytes, l'évolution des associations végétales tout particulièrement à partir de la fin 74 (cf. § 1.3.3), l'instabilité plus grande du Petit Tchad après cette date (cf. § 1.3.5), la raréfaction notable des biomasses zooplanctoniques en 1974 et 1975, sont autant de facteurs défavorisant la forme naine dans la région des îlot-bancs. Pour se maintenir dans un milieu d'herbiers à forte variation saisonnière de hauteur d'eau il est probable que l'espèce ait dû reprendre la stratégie qui était la sienne en milieu fluvial. D'où la disparition des formes naines et l'augmentation de taille à la première maturation observée à partir de 1975 sur les immigrants, dans l'Archipel.

Le développement d'un couvert végétal dense dans la région des îlot-bancs contribue aussi de façon indirecte à la sélection de la forme normale (nurse) aux dépens de la forme naine (dageti) par le biais des fortes variations nycthémérales et saisonnières des teneurs en oxygène dissous qu'elle induit. Le métabolisme des petits individus, plus élevé que celui des grands entraîne en effet une demande accrue en oxygène. Ce phénomène très classique a été quantifié expérimentalement

chez les Cichlidae (Pullin, 1982): 1 kg de petits Tilapia de 10 g (poids individuel moyen) exige environ deux fois plus d'oxygène que 1 kg de gros Tilapia de 200 g. Dans les rivières de Côte d'Ivoire, les A. nurse fréquentent les eaux calmes et les herbiers alors que les jeunes - jusqu'à une taille d'environ 70 mm - se tiennent volontiers dans les eaux plus rapides et moins profondes des radiers (Paugy, comm. pers.)

9.2.4 - DISCUSSION

Le polymorphisme d'Alestes nurse n'est pas un exemple isolé dans le Bassin Tchadien. Eutropius niloticus en est un autre cas avec une population bimodale de femelles matures dans le lac et unimodale dans le fleuve (fig. 9-12). Là encore, l'existence d'une forme lacustre naine pourrait être rapprochée de la forte pression de prédation exercée sur cette espèce par Hydrocynus brevis et Lates niloticus en période de Tchad Normal (Lauzanne 1976).

Le nanisme est un phénomène commun, fréquemment décrit chez les Cichlidae dont il complique souvent l'élevage. Il est souvent interprété au niveau proximal en relation avec le concept de bifurcation (ou "switch" ; Gross, 1984 ; Pullin, 1982) entre la croissance somatique et la gamétogénèse conduisant à la première maturation. La capacité de bifurquer et le choix du moment de la vie du poisson où elle se réalise, constitue un fort potentiel adaptatif, tout particulièrement dans les lacs à assèchement périodique tels que les lacs Rukwa et Chilwa où les poissons migrent dans les tributaires quand se produit l'assèchement. Le nanisme qu'ils présentent alors leur confère un potentiel colonisateur qui leur permet de repeupler rapidement le lac lorsqu'il se remplit à nouveau (in Pullin, 1982). Les exemples connus de nanisme s'accordent aux principes fondamentaux de la dynamique des populations et de la sélection naturelle qui consistent, pour une espèce, à adapter son effort reproductif aux changements environnementaux - dans la mesure où ses facteurs génétiques le permettent -, de manière à assurer la survie de la population.

Le cas d'A. nurse est certes plus complexe que la majorité de ceux rencontrés dans la littérature dans la mesure où les deux formes - "naine" et "normale" - sont sympatriques dans le lac. La présence de formes naines ne peut donc s'expliquer par des contraintes environnementales menaçant la survie de l'espèce. Il ne s'agit pas, comme dans les exemples donnés par Pullin, d'une solution de repli dans l'attente de conditions meilleures, mais d'une adaptation à une nouvelle niche. Chaque tactique correspond à l'exploitation d'un biotope et de ressources différents, essentiellement d'herbier pour la forme

nurse, de rivage et d'eau libre pour la forme dageti.

Les autres types de polymorphisme présentés ici aboutissent à des résultats comparables. Le développement d'une forme sédentaire chez Alestes baremoze, le développement d'une forme migratrice chez Hydrocynus forskalii peuvent être interprétés comme une diversification des modes d'exploitation des ressources utilisables pour la reproduction. Stratégie nécessairement gagnante puisqu'en cas de succès la forme alternative permet l'accroissement de la population par diversification des ressources utilisées, alors qu'en cas d'échec la survie de l'espèce, toujours assurée par la forme initiale, n'est pas menacée.

Il convient de remarquer ici que ce type de polymorphisme ne se développe que pendant les périodes favorables. La reproduction in situ d'A. baremoze disparaît alors que les caractéristiques lacustres de Petit Tchad ne permettent ni l'entretien d'un stock important, ni la survie d'éventuelles pontes in situ (cf chap. 4 et 6). La migration d'H. forskalii disparaît également alors que les dévalaisons des juvéniles des espèces migratrices ne présentent plus pour l'espèce un potentiel trophique supérieur à celui du lac.

De ces quelques observations, on peut conclure avec Mayr (1974) que "le polymorphisme, ou toute autre sorte de diversité des formes sympatriques, accroît l'efficacité de l'exploitation des ressources de l'environnement par la matière vivante". Ceci explique sans doute la relative fréquence de ce genre d'adaptation au sein des espèces tchadiennes placées dans un environnement caractérisé par la variabilité interannuelle de ses potentialités.

CONCLUSION

L'adaptation des espèces à leur environnement peut être perçue à différents niveaux qu'on pourrait situer sur un arbre de parenté écologique regroupant les espèces en fonction de caractères communs de plus en plus généraux du niveau de la niche écologique (espèce) à celui de l'écosystème (ichtyocénose). Entre ces deux extrémités, on peut définir des groupements d'espèces qui correspondent à des types d'habitats. A chacun de ces trois niveaux, nous essaierons de dégager les particularités de l'adaptation pour les espèces du bassin fluvio-lacustre tchadien.

1er niveau : la niche écologique

Chaque espèce développe une stratégie adaptative en réponse aux diverses pressions de son habitat. L'ensemble des traits démographiques, écologiques, éthologiques et physiologiques qui composent l'histoire naturelle des populations n'ont pas d'existence indépendante mais sont coadaptés (Stearns 1976, 1980). La sélection naturelle n'agit pas sur la valeur adaptative de telle ou telle fonction d'un organisme mais sur celle de l'organisme tout entier, pour un habitat donné. Une population doit réaliser une solution viable au niveau de l'individu par des interrelations entre stratégies fonctionnelles adaptées aux ressources du milieu (fig. 9-13). Cette coordination est bien évidente pour la respiration et la reproduction, au niveau proximal et au niveau ultime.

- Au niveau proximal, Brungs (1971) a montré, par exemple, l'effet de l'hypoxie sur la reproduction ; elle se traduit, en particulier, par une réduction de la fécondité. Les théories de Williams (1966 a et b) et Pauly (1984) proposent un mécanisme explicatif. Pour Williams, chaque individu dispose d'une quantité limitée de ressources énergétiques qu'il se doit de répartir entre ses différents besoins vitaux (maintenance, croissance et reproduction). Pauly considère l'oxygène disponible par unité poids comme le régulateur de ce partage.

- Les coadaptations au niveau proximal correspondent à une coévolution des stratégies fonctionnelles au niveau ultime. On peut en voir un exemple dans les relations qui existent entre stratégies de respiration et stratégies de reproduction. Ainsi, les adultes choisissent des zones de reproduction bien oxygénées, ou mettent en oeuvre des comportements parentaux particuliers pour oxygéner le frai dépourvu de moyens de résistance à l'hypoxie. L'interpénétration des stratégies fonctionnelles pourrait être un obstacle à leur souplesse évolutive car elle provoque inévitablement une complexification croissante qui devrait

limiter les possibilités évolutives.

2ème niveau : le type d'habitat

La complexité des mécanismes adaptatifs ainsi que l'importance essentielle des caractéristiques de l'habitat sur ces mécanismes font qu'une espèce développe une stratégie adaptative distincte de toutes les autres. Cependant, certains facteurs de l'environnement affectent plus que d'autres la structure des populations et sont plus importants pour le potentiel évolutif de l'espèce. Ainsi donc, si le détail de l'adaptation est propre à chaque espèce, l'appartenance à tel ou tel type de milieu conduit à des tendances adaptatives communes qui permettent de regrouper les espèces en catégories. On distingue au Tchad deux grands groupes d'espèces qui correspondent aux "blackfishes" et aux "whitefishes" définis par Welcomme (1979). Le premier groupe est ici qualifié tantôt de "sédentaire" tantôt de "palustre" ou "d'eau peu profonde" (milieu instable) ; le second est qualifié de "migrateur" ou "de pleine eau" (milieu "stable"). Chacune des espèces de ces deux groupes sont adaptées aux caractéristiques de leur habitat, essentiellement l'imprévisibilité pour les sédentaires et la régularité pour les migrateurs. Il est probable que, dans ces deux catégories, l'adaptation se déroule suivant des critères et des processus différents.

- Les poissons vivant en milieu instable développent des adaptations fonctionnelles beaucoup plus complexes, d'un coût élevé pour l'économie de l'organisme, ce qui implique une optimisation plus parfaite, donc une relation plus étroite avec le biotope, c'est-à-dire une spécialisation plus grande que dans le cas des espèces migratrices. Ainsi, du fait de la complexité de leurs adaptations, les espèces sédentaires sont plus spécialisées et davantage liées à un type particulier d'habitat que ne le sont les espèces migratrices. L'efficience devrait donc être plus grande chez les premières que chez les secondes. On pourrait parler d'une exploitation des potentialités du milieu intensive pour les unes et extensive pour les autres.

- Le brassage génique doit être plus important chez les espèces de milieu stable, plus mobiles et souvent migratrices, que chez les espèces de milieu instable, le plus souvent sédentaires. Or, on sait que l'accroissement du brassage génique contribue à accroître la variabilité génétique procurant le maximum de plasticité écologique et de flexibilité évolutive. A l'inverse, un faible brassage génique évite la formation de génotypes inférieurs et favoriserait la spécialisation des sédentaires.

- Le processus d'adaptabilité diffère selon le type d'habitat des

espèces tchadiennes. L'adaptation aux milieux instables conduit à l'acquisition d'une large tolérance de chaque individu, de telle sorte qu'il puisse faire face aux conditions extrêmes de l'environnement à l'intérieur du domaine de l'espèce. L'adaptation aux milieux stables conduit, tout au contraire, à une diversification des phénotypes aboutissant fréquemment, au Tchad tout au moins, à des phénomènes de polymorphisme. Apparaissant pendant les périodes d'abondance, ce polymorphisme contribue à accroître le succès d'une espèce en lui permettant de diversifier les ressources qu'elle est susceptible d'exploiter.

3ème niveau : le type d'écosystème

Dans l'adaptation des espèces d'un même écosystème, on découvre des constantes liées aux caractéristiques mésologiques globales de cet écosystème. Qu'elles soient sédentaires ou migratrices, les espèces des milieux variables sont amenées à exploiter des ressources trophiques fluctuantes. La souplesse du régime alimentaire constatée dans la plupart des lacs plats (Lévêque et Quensière, 1987) est un trait assez général pour l'ichtyofaune tchadienne. Lauzanne (1977) insiste sur l'opportunisme des poissons du Bassin Tchadien qui tendent à consommer la nourriture la plus accessible.

- Ainsi, Brachysynodontis batensoda qui est détritivore et limnivore dans le réseau fluvial tchadien (Blache, 1964) tout comme dans le Nil (Sandon et Al Tayib, 1953) et le Niger (Daget, 1954), est exclusivement zooplanctophage dans le lac Tchad avant 1972 (Lauzanne, 1972 ; Tobor, 1972). B. batensoda est capable de changer son régime alimentaire et son comportement en fonction des disponibilités alimentaires du biotope où il vit, tout en restant microphage filtreur. Cette capacité d'adaptation a été démontrée par Bishai et Abu Gideiri (1965) sur des poissons maintenus en aquarium. Si la nourriture est composée de zooplancton et d'organismes flottants, B. batensoda adopte une nage sur le dos et filtre la nourriture en surface ; au contraire, si la nourriture est composée de vase et de débris benthiques, il reprend une nage normale et filtre le sédiment. En 1974, dans le lac Tchad, le zooplancton s'étant raréfié, les B. batensoda ont utilisé simultanément les deux modes de nutrition (Im, 1977).

- Un autre exemple d'éclectisme alimentaire est fourni par Alestes baremoze qui, dans les rivières de Côte d'Ivoire, consomme 53% d'invertébrés aquatiques, 32% d'ivertébrés terrestres et 15% de végétaux divers (Vidy, 1976). Dans le Niger, cette espèce se nourrit essentiellement de graines, d'insectes et, à un moindre degré, de végétaux pendant la période des hautes eaux ; à l'étiage, ces poissons s'alimentent de phytoplancton (Daget, 1952). Dans le réseau fluvial tchadien,

les A. baremoze en migration se nourrissent très peu pendant l'étiage et deviennent phytophages à la crue ; dans le lac, ils sont strictement zooplanctophages (Lauzanne, 1976). Cette nourriture essentiellement zooplanctonique a été également constatée dans le lac Albert (Verkebe, 1959) et dans le lac Turkana (Hopson, 1975). Cependant, on note aussi une quantité non négligeable d'insectes consommés lors de l'émergence : éphémères dans le lac Albert, chironomides dans le lac Turkana.

Lowe-McConnell (1975) souligne l'intérêt de l'euryphagie dans les possibilités adaptatives des espèces alors que les spécialisations alimentaires conduisent à l'extinction dans le cas de changements environnementaux. L'éclectisme alimentaire est d'autant plus fréquent que les biotopes considérés sont instables. Dans les Eaux libres du Chilwa, les régimes des trois espèces qui constituent le peuplement (Barbus paludinosus, Clarias gariepinus et Sarotherodon shiranus chilwae) sont qualifiées par Bourn (1973) de non spécialistes opportunistes et comprennent toute source de nourriture susceptible d'être ingérée. Ces espèces présentent des adaptations anatomiques (filtres branchiaux fins) et physiologiques (enzymes digestives) qui leur permettent de faire face à la variabilité des ressources alimentaires du milieu.

Il s'ensuit que la même espèce peut s'intégrer dans des guildes différentes suivant les moments ou les secteurs de l'écosystème. On peut concevoir que si la stratégie de l'espèce est optimale dans certaines situations, elle l'est beaucoup moins dans d'autres cas, mais elle permet néanmoins son maintien dans l'écosystème. Ainsi, dans l'exemple d'Alestes baremoze, le régime zooplanctophage lui permet une efficience bien supérieure au régime végétarien. Par contre, l'ichtyophage Hydrocynus forskalii change de proie sans faire varier son efficience. Ceci explique des réactions différentes au changement d'état lacustre pour des espèces présentant une stratégie comparable mais appartenant à des guildes différentes. D'une façon générale, après la régression lacustre, les ichtyophages ont conservé un coefficient de condition identique tandis que celui-ci a baissé chez les espèces spécialisées en Tchad Normal sur un régime zooplantophage ou benthophage.

Les espèces du bassin fluvio-lacustre tchadien sont dotées de stratégies qui leur permettent de répondre aux variations de l'environnement pour bénéficier des années favorables et survivre dans les années médiocres. Elles présentent ainsi une forte résilience ce qui rend ces communautés ichtyologiques très intéressantes pour les pêcheries.

CHAPITRE 10 - STRATEGIES ICHTYOCOENOTIQUES

La comparaison des caractéristiques environnementales des lacs plats permet de dégager des constantes propres à ce type particulier d'environnement (chap. 8). Au plan spécifique, ces constantes trans-paraissent dans les adaptations et/ou les comportements particuliers des poissons peuplant ces milieux.

Au plan coenotique, en revanche, la simple comparaison des communautés actuelles ne permet pas d'identifier des structures spécifiques aux lacs plats. En effet, la nature et l'organisation des ichtyocoenoses ne dépend pas seulement des caractéristiques actuelles des systèmes lacustres mais également de leur histoire passée, somme des évènements géologiques, climatiques et de l'évolution coenotique qu'ils ont subis.

Dans la première partie de ce chapitre nous accordons une large place à cette dimension historique pour tenter de mieux comprendre les causes de la richesse spécifique tchadienne en la comparant à celle du lac Turkana qui vient d'être l'objet d'études approfondies (Hopson, 1982). Le choix du lac Turkana à des fins de comparaison résulte de l'origine nilotique de sa faune, ainsi que de la relative similitude de son histoire hydrologique et climatique, passée et présente.

Dans la seconde partie, nous discuterons des structures coenotiques décrites aux chapitres 3 et 4 à la lumière des théories écologiques actuelles et des études trophiques réalisées par Lauzanne (1977).

10.1 - ORIGINES DES POISSONS DES LACS TCHAD ET TURKANA

10.1.1 - PALEO-BIOGEOGRAPHIE DE LA FAUNE ICHTYOLOGIQUE TCHADIENNE

L'histoire géologique de l'Afrique repose à l'heure actuelle sur plus d'hypothèses que de certitudes. On s'accorde cependant à penser qu'au Mio-Pliocène, après une longue période de stabilité tectonique, le continent africain, entièrement pénéplainé, était essentiellement drainé vers de grand lacs endoréïques (Howell et Bourlière, 1964)(fig. 10-1). Les fleuves se jettant dans la mer tels que le Nil et la Bénoué étaient alors de plus faible importance que maintenant. On suppose qu'à l'époque, la séparation des bassins était moins nette et que des connexions plus ou moins marécageuses permîrent de nombreux échanges faunistiques. Ce schéma d'irrigation aurait ensuite été remanié et, des grands lacs endoréïques du Miocène, seul le Tchad, situé dans une région de faible activité tectonique, subsisterait.

Au fur et à mesure qu'on se rapproche du présent les données deviennent plus nombreuses et plus fiables. Des travaux récents (Servant, 1973 ; Servant & Servant, 1983 ; Maley, 1981) ont permis de mieux connaître l'histoire géologique et climatique de la région tchadienne pendant le quaternaire. Au cours des quarante derniers millénaires, on distingue trois grands cycles climatiques :

* De 40 000 BP à 18 000 BP, le Bassin Tchadien est occupé par un ensemble de petits lacs dont beaucoup ont laissé des sédiments calcaires comportant ostracodes et diatomées. Ces dépôts sont souvent alternés avec des dépôts sableux d'origine éolienne ou des fissures de dessication indiquant des assèchements répétés.

* De 18 000 BP à 13 000 BP l'Afrique traverse une période sèche (interpluvial). La limite du Sahara est déplacée d'au moins 500 km vers le sud. Les lacs disparaissent complètement et le fond du Bassin Tchadien est remodelé par le vent. C'est à ce moment que se forme l'Erg du Kanem.

* De 13 000 BP à maintenant on observe des alternances de périodes humides et de périodes sèches. L'analyse comparée des différentes formes lacustres observées dans le Bassin permettent de préciser l'évolution hydrographique régionale. Par exemple, entre 8 000 BP et 6 000 BP une remontée des eaux est observée dans toutes les dépressions du bassin quelle que soit l'importance de leurs drainages. Il s'agit alors d'un accroissement de la pluviosité. Avant 7 000 BP la flore des lacs interdunaires est caractéristique de milieux oligotrophes très probablement alimentés par la nappe et les précipitations. Après 7 000 BP la flore change, les milieux deviennent eutrophes indiquant une alimentation fluviale. L'accroissement du niveau d'eau provoque la réunion des

différents lacs entre eux. Vers 6 000 BP le Tchad atteint la cote 320-325 m, son altitude résulte de la présence du seuil de Dana (324 m) au Mayo-Kebbi qui servait alors de déversoir vers la Bénoué. La constance du niveau favorise la formation du cordon littoral qui a permis de définir le contour et la superficie du Paléo-Tchad : 330 000 km^2 soit sensiblement la surface de l'actuelle mer Caspienne.

Après cette période de grande extension, le Tchad subit une première régression jusqu'à 4 000 BP. La dernière transgression lacustre importante se situe entre 3 500 et 3 000 BP avec un niveau maximum de 285-290 m.

En considérant la faune nilotique dans son ensemble et en se référant tout particulièrement à ses affinités au niveau spécifique avec la faune des provinces occidentales, Greenwood (1976) en vient à la conclusion qu'elle constitue l'un des segments persistants d'une ancienne faune ichtyologique qui aurait été très largement distribuée au nord de la latitude 10° S. En effet, sur les 115 espèces constituant la faune nilotique actuelle, 74 se retrouvent dans le bassin du Niger et 22 dans le bassin du Congo. La majorité des espèces communes au Nil et au Niger sont également rencontrées dans les autres bassins occidentaux (Volta, Sénégal, Gambie). Par ailleurs, les espèces endémiques de chaque fleuve (26 dans le Nil et 24 dans le Niger) ont des liens de parenté étroits avec les espèces de l'autre bassin indiquant ainsi l'existence très probable d'ancêtres communs.

Il y aurait donc initialement une faune soudanienne commune à l'ensemble de la province soudano-nilotique qui se serait ensuite différenciée indépendamment dans chaque bassin après leur isolement. La longue période de sécheresse du dernier interpluvial (18 000 BP à 13 000 BP) serait cause de l'extinction d'une faune endémique tchadienne alors que les faunes respectives du Nil et du Niger auraient en grande partie été préservées dans des refuges montagneux tels que le Nil Bleu et la Bénoué (Roberts, 1975).

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

L'actuelle faune tchadienne est composée en partie par cette faune relicte, et en partie par des émigrations postérieures à la différenciation des faunes nilotique et nigérienne, donc bien après l'isolement du Nil des régions occidentales. Ainsi, huit espèces initialement nilotiques ne dépassent pas le bassin du Tchad et au moins dix-sept espèces tchadiennes proviennent du Niger occidental. La majorité des espèces communes au Tchad et au Congo sont des espèces soudaniennes. Les quelques autres strictement communes aux deux bassins sont rhéophiles et ne concernent donc pas les biefs inférieurs des fleuves ni le lac (Blache, 1964).

Les déversements du Paléo-Tchad vers la Bénoué auraient pu constituer une voie d'échange entre les deux bassins. Encore à l'heure actuelle, lors de très fortes crues, les eaux du Logone débordent vers le Mayo-Kebbi et rejoignent la Bénoué après avoir franchi les chutes Gauthiot. Une autre connexion entre les deux bassins s'est probablement établie au sud du massif de Termit, dans la dépression suivant les lits actuels de la Yobé et du Goulbi Kaba (fig. 10-2).

Les liaisons entre le Tchad et le Nil sont moins évidentes dans la mesure où les deux systèmes sont actuellement séparés par près de 1 000 km de régions désertiques dont les remaniements éoliens ont très probablement estompé les traces d'une ancienne connexion. Il existe deux voies possibles de liaison entre les deux bassins :

- au nord de l'Ennedi par la dépression de Mourdi, ou encore au sud du même massif par l'Oued Hawa via les Pays-Bas du Tchad.
- entre le haut bassin du Chari et les Bahrs El-Ghazal et El-Arab de l'actuel Sudd.

Quoiqu'il en soit, ces liaisons se sont très certainement produites. Quelques genres et quelques espèces tels que Lates niloticus, Clarias spp., Heterobranchus sp., Chrysichthys furcatus, Clarotes laticeps, Arius gigas, Auchenoglanis occidentalis, Bagrus docmac, Synodontis schall, S. nebulosus, S. ocellifer, et des espèces de Tilapia et de Sarotherodon ont été largement distribués dans la province saharienne pendant le Pléïstocène récent. Même maintenant, on trouve dans l'Ennedi un petit Cyprinidae, Barbus apleurogramma (Daget, 1968) qui ne se retrouve que dans le bassin du Nil et en Tanzannie ainsi que huit espèces nilo-occidentales (Cyprinidae, Claridae, Cyprinodontidae et Cichlidae) (Daget, 1959).

10.1.2 - PALEO-BIOGEOGRAPHIE DE L'ICHTYOFAUNE DU LAC TURKANA

Par bien des aspects environnementaux et faunistiques le lac Turkana apparaît comme très proche du lac Tchad (cf. chap. 8). Situé lui aussi dans une région sub-désertique, son alimentation est assurée pour l'essentiel par un fleuve tropical : l'Omo. Bien que beaucoup plus profond que le lac Tchad, le lac Turkana est également polymictique. L'histoire récente des deux lacs est très comparable.

Le lac Turkana, plus récent que le Tchad, est contemporain de la formation du Rift. La morphologie actuelle du bassin se serait établie au Pléistocène entre 1 800 000 BP et 130 000 BP. Vers 130 000 BP le niveau du lac se situait à 60-70 m au-dessus du niveau de 1970 (+ 60 à + 70). Le delta de l'Omo était alors beaucoup plus au nord et des connexions avec le bassin du Nil existaient probablement.

Entre 35 000 BP et 9 500 BP, le lac traverse une période très aride qui aurait pu conduire à son assèchement ou tout au moins à une contraction telle que la salinité de ses eaux aurait conduit à l'extinction de la faune précédemment installée. Entre 9 500 BP et 7 500 BP le niveau remonte à une cote de + 60 à + 80. On pense qu'alors la hauteur d'eau était suffisante pour permettre l'inondation des marais de Alubilab et Lotagipi et communiquer avec le bassin du Nil via le système fluvial du Pibor-Sobat (Hopson, 1982 ; fig. 10-3). La superficie du lac, le "Méga-Turkana" est alors estimée à plus de 33 000 km^2. Cette transgression est suivie d'une récession qui conduit le lac vers son niveau actuel. Une nouvelle transgression avec un niveau maximum de + 65 à + 70 m est enregistrée entre 6 200 BP et 4 400 BP. Après une régression, le lac effectue sa dernière transgression (+ 70 m) vers 3 500 BP. On ignore encore si des liaisons avec le Nil se sont produites entre 6 200 et 3 500 BP, mais de toute évidence, la hauteur d'eau fut suffisante pour permettre des liaisons temporaires.

La faune ichtyologique actuelle du bassin est composée de 47 espèces dont 10 sont endémiques et 37 soudaniennes. Parmi ces dernières, 33 sont communes avec le Tchad et seulement 4 ont une distribution nilotique. Une seule Chelaethiops bibie n'a pour l'instant été décrite que dans le Nil et le bassin du Turkana.

10.1.3 - COMPARAISON QUALITATIVE DES ICHTYOFAUNES DES LACS TCHAD ET TURKANA

Comme nous venons de le voir, les lacs Tchad et Turkana qui ont eu leurs ichtyofaunes initiales décimées au cours du dernier interpluvial, ont pris l'un et l'autre une grande extension au début du pluvial récent entre 7 000 BP et 6 000 BP ; ils ont pu ainsi restaurer une faune lacustre par des contacts avec le système nilotique (et nigérien pour le Tchad). Au cours de leur récession subséquente, interrompue par une courte transgression vers 3 500 BP, ils sont devenus l'un et l'autre endoréïques. Les deux lacs présentent donc des histoires climatologiques récentes très semblables. Par ailleurs, leurs faunes ichtyologiques, de même origine soudanienne, montrent une grande similitude de composition et s'apparentent davantage aux peuplements fluviaux qu'à ceux des autres grands lacs africains (Beadle, 1981 ; fig. 10-4). Tous ces points communs qui permettent, dans une certaine mesure, la comparaison des deux ichtyocoenoses, font ressortir leurs dissemblances majeures. Nous en relèverons deux dont la discussion peut, à notre sens, permettre une réflexion sur l'originalité des peuplements ichtyologiques tchadiens : la richesse spécifique et le taux de spéciation.

10.1.3.1 - La richesse spécifique

La faune actuelle du lac Tchad comprend environ 80 espèces soit sensiblement le double de celle du lac Turkana (47 espèces). Une telle différence peut difficilement être imputée à la plus grande variété des apports faunistiques du bassin du Tchad. En effet, les apports du Congo ne concernent que les hauts bassins et seulement 7 espèces seraient initialement nigériennes, encore que, sur ce nombre, seulement 5 fréquentent le bas réseau fluvial et le lac Tchad et une seule (Ctenopoma murei) y est vraiment fréquente. Déduction faite de ces espèces, la différence de richesse entre les deux bassins reste importante.

A/ Richesse spécifique et liaison fluvio-lacustre

Il ne semble pas exclu que depuis son contact avec le Nil certaines espèces ayant colonisé le lac Turkana se soient éteintes. On sait par exemple qu'au moins cinq espèces de mollusques, dont les coquilles ont été retrouvées dans la plaine à quelques kilomètres de la côte ouest, et qui vivent actuellement dans le lac Albert, ont peuplé le lac Turkana lorsque son niveau était plusieurs mètres au-dessus de l'actuel. L'accroissement de salinité provoqué par la récession lacustre pourrait être cause de leur disparition. La faune ichtyologique étudiée récemment par l'équipe de l'O.D.A (Overseas Development Administration ; Hopson, 1982) comprend une espèce très rare dans le lac

(Malapterurus electricus) et 15 autres confinées dans les réseaux fluviaux et leurs abords immédiats. Parmi celles-ci Hydrocynus lineatus avait été observée dans le lac en 1931 (Worthington et Ricardo, 1936) ainsi que Synodontis frontosus et Auchenoglanis occidentalis en 1964 (Mann, 1964). Leur actuel confinement au réseau fluvial serait donc lié à une évolution récente de la salinité lacustre. Ce facteur a également été invoqué pour expliquer la relative rareté des Mormyridae. Il est certain que l'accroissement de la conductivité électrique doit avoir des effets importants sur les caractéristiques du champ électrique émis par ces poissons (Squire et Moller, 1982). En période de Tchad Normal, on n'observe pas de Mormyre dans les eaux de conductivité supérieure à 400 umho/cm. Cependant, il serait hâtif d'inférer de cette observation une limite de tolérance électrique ou physiologique. En effet, outre le fait que certains poissons électriques sont marins, les mêmes espèces de Mormyresont été observées dans des eaux beaucoup plus salées lors de la phase d'assèchement du lac Tchad. De toutes façons, une éventuelle sensibilité des Mormyres à un accroissement de salinité des eaux lacustres ne suffit pas à expliquer leur rareté dans le Turkana, dans la mesure où les récessions du Tchad n'ont pas eu de conséquences comparables sur la richesse de la famille. En période de Petit Tchad, les populations lacustres de Mormyres - mais cela est également vrai pour d'autres espèces - trouvent refuge dans le réseau fluvial ou, du moins, peuvent se reconstituer ultérieurement à partir de stocks fluviaux.

La faune soudanienne est composée d'espèces à préférundum lénétique. Adaptées à des milieux lotiques de courants faibles ou moyens, ces espèces sont susceptibles de coloniser facilement des milieux limniques ou, du moins, leurs bordures, mais conservent un comportement typiquement fluviatile qui s'exprime notamment par des migrations anadromes de reproduction. Ces migrations, qui ont fait l'objet d'une étude détaillée pour le Tchad (cf. chap. 6 & 9), sont également fréquentes dans le lac Turkana. Parmi les espèces commercialement importantes, Alestes baremoze, A. dentex, Citharinus citharus, Distichodus niloticus, Barbus bynni, Schilbe uranoscopus, Alestes nurse, Labeo horie, Clarias gariepinus, Synodontis schall, et une partie des Lates niloticus sont décrites par Hopson (1982) comme effectuant des migrations anadromes de reproduction dans le fleuve Omo. Le caractère lénétique - c'est-à-dire de milieu lotique à courant faible ou moyen - des espèces soudaniennes apparaît également par un comportement de fuite vers les milieux fluviaux lors de la péjoration des conditions lacustres. Dans le Tchad, plusieurs migrations de Mochocidae observées pendant la phase d'assèchement s'apparentent à ce comportement (Quensière, 1976).

Il semble donc que l'extinction ou le maintien des espèces ne puisse être considérés à partir d'une analyse des seules conditions environnementales lacustres. La présence dans un bassin de biefs péren-

nes présentant des caractéristiques lotiques semble déterminante dans le maintien des espèces, tout particulièrement dans le cas des lacs plats à forte instabilité hydrologique. Le phénomène de fuite vers le milieu fluvial, au demeurant assez fréquemment observé, n'est d'ailleurs pas spécifique de la faune soudanienne. Ainsi Sarotherodon chiranus chilwae et Barbus sp. se regroupent dans les marais de bordure et dans les tributaires du lac Chilwa lorsque les conditions lacustres deviennent mauvaises (Kalk et al., 1979). De même, certaines espèces telles que Labeo cylindricus, Barbus lincomaculatus et même Clarias mossambicus se réfugient dans les biefs inférieurs des tributaires du lac Baringo (Ssentongo, 1974). L'absence de refuges fluviaux pérennes est probablement en grande partie responsable de l'extinction de toute ichtyofaune du lac Nakuru qui s'est asséché trois fois depuis le début du siècle, ou encore du lac Naivasha dont l'assèchement le plus récent daterait de 1894 (Barton in Litterick et al., 1979), et qui ne possédait plus qu'une seule espèce endémique en 1925 lors des premières tentatives d'introduction d'espèces allochtones.

B/ **Richesse spécifique et superficie de l'écosystème.**

La comparaison des écosystèmes entre eux a conduit à la mise en évidence du rôle de certains facteurs globaux sur la richesse spécifique. On observe ainsi que, quelque soit le groupe taxinomique considéré, la richesse spécifique des écosystèmes s'accroît à mesure qu'on se rapproche de l'équateur (Blondel, 1979). Le lac Turkana, dont le bassin s'étend entre 2° et 9° de latitude nord devrait donc être légèrement plus riche que le bassin du Tchad situé entre 5 et 25° N. Cette règle générale ne semble donc pas pouvoir être invoquée pour expliquer les différences de richesses entre les deux bassins.

Un autre fait d'observation est que la richesse d'un territoire dépend tout à la fois de son isolement et de sa surface. Le rôle de l'isolement a été mis en évidence par la comparaison de peuplements insulaires plus simples à définir que ceux des biotopes continentaux moins nettement délimités dans l'espace. Les bassins fluviaux, a fortiori lorsqu'ils sont endoréïques comme ceux auxquels nous nous intéressons ici, constituent des "îles" et relèvent de la théorie générale développée par Mac Arthur et Wilson (1967) qui postule que toute communauté insulaire est ou tend vers un équilibre dynamique entre deux processus opposés : (1) l'immigration de propagules provenant de l'extérieur de l'écosystème et dont le taux est d'autant plus important que le système est en début de colonisation et/ou que son éloignement des sources de propagules est faible (rôle de l'isolement) et (2) l'extinction des populations qui relève de la dynamique interne de l'écosystème (productivité, stabilité, compétition, prédation, potentiel démographique de chaque espèce,...) et dont le taux est d'autant plus

élevé que le nombre d'espèces déjà présentes est grand.

Pour des "îles" d'isolement comparable, la richesse s'accroît avec la superficie. Plusieurs relations empiriques entre ces deux grandeurs ont été proposées (Gleason, 1922 ; Darlington, 1957). Le modèle de Mac Arthur et Wilson (1967) s'applique plus particulièrement aux communautés dont le nombre d'espèces est grand et qui répondent de ce fait au modèle Log-Normal de Preston (1962) :

$$N = k \cdot S^{a}$$

avec N = nombre d'espèces à l'équilibre
k = constante d'ajustement variant avec le groupe taxinomique considéré
S = surface de l'"île"
^{a} = pente de la droite de régression entre Log(N) et Log(S)

Le modèle de Mac Arthur et Wilson a été appliqué par Daget et Iltis (1965) aux fleuves côtiers d'Afrique de l'Ouest. Après ajustement empirique des constantes **k** et **a** sur un petit nombre de bassins considérés comme bien connus au plan systématique, la relation fut appliquée aux rivières de Côte d'Ivoire. Les richesses spécifiques ainsi prédites sont très proches de celles réellement observées, les plus grands écarts correspondant aux bassins les moins bien échantillonnés.

La nature soudanienne des fleuves ayant servi à définir les paramètres du modèle, la forte dépendance soulignée précédemment des faunes lacustres respectives des lacs Tchad et Turkana vis-à-vis de leurs principaux tributaires nous autorisent à utiliser la relation définie par Daget à des fins de comparaison de la richesse des deux systèmes. Qu'on se limite aux seules cuvettes lacustres ou à l'ensemble cuvette plus bassin des principaux tributaires, on constate (tabl. 10-2) une surabondance d'espèces au Tchad par rapport aux valeurs prédictives (respectivement 121% et 136%). A l'inverse, la faune actuelle du Turkana présente un déficit d'espèces par rapport aux prédictions du modèle. L'importance de l'écart entre le nombre d'espèces prédit (85-87) et le nombre d'espèces actuellement connues dans le bassin du lac Turkana (50) doit cependant être tempéré par l'ancienneté des inventaires ichtyologiques effectués sur le fleuve Omo (Pellegrin, 1935). Comme il est cependant peu probable que pratiquement la moitié des espèces soient passées inaperçues des systématiciens, il demeure donc que la différence de richesse entre les deux systèmes ne peut être expliquée par la seule différence de leurs superficies respectives.

La relative pauvreté du lac Turkana peut en grande partie s'expliquer par sa récession actuelle et l'augmentation concomitante de la

salure des eaux. Un tel accroissement de salinité peut-il être responsable de l'extinction d'espèces de poissons comme cela a été le cas pour les mollusques (cf. supra) ? Bien que cela n'ait pas été démontré depuis la dernière transgression lacustre, le phénomène est possible, sinon probable. Cependant, la comparaison des relevés faunistiques effectués au début du siècle avec ceux de Hopson (1982) indiquent plutôt une fuite temporaire de certaines espèces vers les biefs fluviaux. Dans ces conditions, et bien que la relation richesse/surface établie par Daget ne puisse, en toute rigueur, être appliquée à la seule étendue lacustre, le nombre d'espèces décrites récemment (31 lacustres + 15 réfugiées actuellement dans le réseau fluvial) correspondrait assez étroitement à l'ordre de grandeur de la richesse prédite (tabl. 10-2). La différence de richesse entre les lacs Turkana et Tchad proviendrait donc essentiellement d'une surabondance d'espèces dans ce dernier. Ce phénomène ne semble pas d'ailleurs être le seul fait de l'ichtyocoenose. Dumont (1982) relève également, dans une étude comparative, une richesse excessive des eaux du Tchad en crustacés planctoniques et suppose qu'une telle communauté doit, sur le long terme, évoluer vers une simplification. Dumont explique la surabondance actuelle par un effet de la prédation par les poissons. Cette dernière, qui - point important - s'effectue de façon opportuniste, prévient les compétitions inter-spécifiques en maintenant les diverses populations zooplanctoniques en deçà de leurs densités de saturation. Cette hypothèse, établie par Slobodkin (1964) et illustrée par Paine (1966), a également été utilisée dans le cas de certains groupes de poissons. Fryer (1959) explique ainsi la richesse en Cichlidae du lac Nyassa.

Si le rôle de la prédation est plausible dans le cas du zooplancton, il est peu probable qu'il agisse seul et demeure de toutes façons difficilement transposable à l'ensemble de l'ichtyocoenose tchadienne (cf. infra). Le fait que la surabondance planctonique soit également relevée dans le Delta central du Niger oriente logiquement la réflexion sur les caractéristiques environnementales communes de ces deux systèmes à savoir l'instabilité temporelle que nous aborderons ultérieurement et l'hétérogénéité spatiale .

C/ Richesse spécifique et hétérogénéité spatiale.

De nombreuses observations portant sur des groupes taxinomiques très différents tendent à montrer que la richesse et la diversité spécifique des peuplements croissent avec la complexité structurale du milieu (Barbault, 1981, pour revue). Comment cette complexité structurale peut-elle agir sur la richesse spécifique ? Smith (1972) montre, qu'à l'échelle d'un biotope, elle modifie les effets de la prédation et de la compétition inter-spécifique.

Dans le cas d'une relation entre un prédateur monophage et sa

proie, l'hétérogénéité spatiale contribue à diversifier la vulnérabilité individuelle des proies. Cette dernière n'est alors plus uniquement liée à la densité résiduelle des proies comme dans les modèles homogènes - par exemple celui de Lotka-Voltera (1925) - mais également à l'hétérogénéité des abris que les proies fréquentent pour se protéger de la prédation. Au fur et à mesure que la densité résiduelle des proies diminue sous l'effet de la prédation, les refuges sont de plus en plus sûrs et les proies de moins en moins vulnérables. En accroissant la difficulté d'accès à la ressource à mesure que la demande s'accroît, l'hétérogénéité spatiale contribue à stabiliser les relations prédateurs-proies.

Smith démontre également que l'hétérogénéité spatiale peut contribuer au maintien de deux (ou plusieurs) populations partageant la même ressource au même endroit et au même moment. Une telle situation, dans un modèle de système homogène, aboutit à des phénomènes de compétition et d'exclusion dès qu'on fait varier l'abondance de la ressource dans le temps. Si, dans un environnement hétérogène, deux espèces, dotées de stratégies alimentaires distinctes, partagent la même proie, chacune de ces espèces contribuera à réduire la disponibilité des proies davantage pour elle-même que pour l'autre espèce. Seules seront donc en compétition, non pas les espèces partageant les mêmes ressources mais celles partageant la même stratégie. Or, l'hétérogénéité spatiale contribue également à la diversification des stratégies et donc la cohabitation de plusieurs espèces partageant la même place dans le réseau trophique. En contribuant à accroître la compétition intra-spécifique plutôt que la compétition inter-spécifique l'hétérogénéité spatiale augmente, à l'échelle du biotope, la probabilité de cohabitation des espèces entre elles.

A l'échelle de l'écosystème tout entier, l'hétérogénéité spatio-temporelle se traduit par une diversification des biotopes. Cette dernière présente deux conséquences majeures :

- chaque espèce aura tendance à se répartir au sein de la mosaïque de biotopes et donc à constituer des sous-populations distinctes (Den Boer, 1968). Cette répartition des espèces conduit, au sein de chaque motif de la mosaïque, à l'établissement d'une organisation trophique plus ou moins indépendante des organisations voisines.
- par ailleurs, l'effet mosaïque permet la coexistence dans l'écosystème d'espèces potentiellement compétitrices. Chacune d'entre elles, pour éviter une compétition directe, pouvant soit modifier sa fonction au sein de la structure trophique où elle se trouve, soit se déplacer vers une autre structure trophique où ses compétiteurs sont peu ou pas représentés. Les hasards de la colonisation de chaque biotope peuvent jouer ici un rôle important. Par une sorte d'effet fondateur, les

premières espèces installées influenceront davantage la composition et la structure du peuplement que les espèces s'implantant tardivement (Levin, 1974). Blandin et al (1976) montrent qu'une telle structure en mosaïque accroît la résilience de l'écosystème.

Cette hétérogénéité, fréquemment rencontrée dans les lacs plats (cf chap. 8), est plus particulièrement caractéristique de l'écosystème tchadien. Le "Tchad Normal" est constitué de deux cuvettes au sein desquelles se répètent les mêmes grands types de biotopes (zones de rivage relativement pentues sur les côtes est, eaux libres, zones d'îlot-bancs, zones d'archipel,...) auxquels se surajoutent les régions pérideltaïques (cf. chap. 1). Au sein de chaque biotope, et selon sa nature, on trouve un second niveau d'hétérogénéîté : variété des fonds dans les eaux libres, imbrication d'îles et de chenaux, de zones profondes et peu profondes dans les régions d'archipel et d'îlot-bancs, ... Dans ces mêmes régions, à une échelle encore plus fine, on note la variété des herbiers (immergés, flottants, fixés) des associations qui les composent, etc...

A cette hétérogénéité lacustre renforcée par la présence de divers gradients de conductivité, d'exposition au vent , ... se surajoute l'hétérogénéité des biefs fluviaux inférieurs qui, d'un point de vue fonctionnel, font partie intégrante de l'écosystème. Là encore, on trouve de grands motifs plus ou moins imbriqués (eaux libres courantes, bras morts, végétation rivulaire, zones inondées, ...) présentant eux-mêmes un fort degré d'hétérogénéité. En outre, la grande variabilité saisonnière des conditions mésologiques (température, hydrologie, etc) contribue à modifier la répartition des divers éléments de ce patchwork en accroissant temporairement l'importance de certains biotopes, en modifiant la répartition de certains autres.

Si donc l'hétérogénéité environnementale joue un rôle dans l'accroissement de la richesse spécifique, le système fluvio-lacustre tchadien de "Tchad Normal" constitue sans nul doute l'un des cadres les plus propices à son expression. Son rôle dans la répartition des espèces et la constitution de sous-ensembles fonctionnels apparaît également très nettement et contribue effectivement, dans une certaine mesure, à éviter la cohabitation d'espèces ou d'écophases potentiellement compétitrices conformément au modèle de Blandin et al. (1976). Pour illustrer ce propos on peut rappeler que l'utilisation des zones temporairement inondées pour le grossissement des juvéniles évite une surcharge saisonnière de consommateurs phyto et zooplanctophages dans le lac.

Si, à l'échelle de l'écosystème, l'installation d'une faune diversifiée semble nécessiter la préexistence d'une hétérogénéité spatio-temporelle (Blandin et al. , 1976), cette dernière présente une dynami-

que propre qui tend à son accentuation. Smith (1972) souligne à ce sujet que l'hétérogénéîté est contagieuse puisque le maintien de la richesse spécifique à un niveau trophique accroît l'hétérogénéité subie par le niveau supérieur. L'un des éléments les plus importants de cette cascade est évidemment le niveau primaire ; l'hétérogénéité physique favorise la diversité végétale qui influe fortement sur la structuration des biotopes pour tous les niveaux trophiques de la zoocoenose.

Au niveau évolutif, on imagine assez facilement, compte tenu du relief du bassin, qu'une telle hétérogénéîté existait déjà, probablement sous une forme assez comparable, dans le Paléotchad et qu'elle se serait donc maintenue, malgré la baisse des eaux depuis 6500 ans. Par comparaison, la récession du lac Turkana a contribué à la perte, pour le milieu lacustre, de toutes les zones peu profondes qui s'étendaient sur les rives nord et ouest et qui, comme on le suppose, permettaient la liaison du Méga-Turkana au bassin du Nil (fig. 10-3). L'évolution de ce lac a conduit à un appauvrisement de sa diversité en biotopes et peut avoir contribué, indépendamment de la pression sélective que constitue l'accroissement de la salure des eaux, à un appauvrissement de la richesse spécifique. Dans son état actuel, les zones peu profondes ainsi que les herbiers sont peu abondants et géographiquement très limités (région deltaïque, golfe de Ferguson, ...).

D/ Hétérogénéité spatiale et diversité génétique

L'hétérogénéité spatiale contribue à maintenir la diversité génétique à l'échelle du peuplement en favorisant la richesse spécifique. De même, à l'échelle de la population, elle contribue au maintien, voire à l'accroissement, de la diversité génétique.

Dans un milieu homogène donné, la sélection naturelle provoque, au sein du pool génique d'une population, l'accroissement de la fréquence des allèles conférant la meilleure adaptation. Les autres formes géniques, contre sélectionnées, auront tendance à disparaître progressivement pour peu que le sens de la pression de sélection exercée par l'environnement soit constant. Ce processus qui confère une plus grande valeur adaptative "immédiate" à l'espèce est, à terme, défavorable à sa survie puisqu'elle contribue à appauvrir ses possibilités d'adaptation en cas de modification de l'environnement. En fait, le taux d'hétérozygotie reste élevé chez les poissons (7.8 % d'après Ayala, 1980) car il existe plusieurs mécanismes génétiques prémunissant les espèces d'une telle évolution (vigueur hybride, supériorité hétérozygotique, variants sélectivement neutres,...). Parmi ceux-ci, les conditions environnementales peuvent également jouer un rôle important.

On sait que chaque espèce, compte tenu de ses caractéristiques biologiques, a tendance à coloniser préférentiellement un certain type d'habitat. Dans un système hétérogène comme le système tchadien, une

même espèce aura tendance à se répartir selon la mosaïque de biotopes en sous-populations distinctes. Ainsi, lorsqu'une espèce occupe simultanément plusieurs milieux légèrement différents, la sélection naturelle agit en différenciant le pool de gènes de façon à ce que chaque sous-population soit mieux adaptée au micro-environnement où elle vit. Le rôle de la "sélection diversifiante" des milieux hétérogènes, évoquée par Den Boer (1968), a été justifiée mathématiquement par de nombreux auteurs tels que Levins (1962) et Gillespie (1974) avant d'être démontrée par des études chromatographiques (Ayala, 1980, pour revue).

10.1.3.2 - La spéciation en milieu lacustre.

Pour qu'un phénomène de spéciation puisse se réaliser dans un écosystème trois conditions semblent devoir être réunies :

- l'isolement génétique
- l'existence de ressources en quantités suffisantes
- la pérennité des facteurs sélectifs au moins pendant la durée du phénomène de spéciation.

A/ **L'isolement génétique**

La reproduction sexuée conduisant au brassage du pool génique de l'ensemble de chaque population, deux espèces ne pourront se former à partir d'une seule si un isolement génétique n'est pas assuré. Comment peut être assurée cette nécessaire ségrégation ? L'hypothèse la plus généralement invoquée est celle des barrières géographiques de grande ampleur. Une même population se trouve par les hasards de l'évolution hydrologique ou géologique séparée en deux populations qui, sous l'effet de conditions environnementales devenues différentes, seront susceptibles d'évoluer de façon divergente jusqu'à ne plus pouvoir se reproduire entre elles. Cette hypothèse a été développée par Myers (1960) puis par Roberts (1972) pour expliquer la richesse spécifique du Zaïre. Dans le passé le bassin aurait été divisé en de nombreux lacs où une diversification spécifique se serait produite. La faune actuelle résulterait de l'amalgame de ces différentes faunes lacustres (in Greenwood, 1976).

Cependant un tel schéma de spéciation allopatrique paraît difficilement applicable dans certains cas, tout particulièrement dans les lacs d'eau douce où l'on observe un fort taux d'endémisme. Au Cameroun par exemple, le petit lac de cratère de Barombi Mbo présente actuellement 17 espèces de poissons dont 12 sont endémiques bien qu'aucune barrière physique n'ait permis l'isolement de sous populations à l'intérieur de la cuvette lacustre, par ailleurs totalement isolée des

autres collections d'eau.

On a donc envisagé un mode de spéciation ne reposant pas sur un isolement physique d'une partie de la population, mais basé, au contraire, sur des mécanismes biologiques pouvant se développer entre différents sous-ensembles sympatriques d'une même population. L'hypothèse de ce type de spéciation a été émise pour la première fois par Wallace, biologiste contemporain de Darwin auquel il soumit cette idée (in Dunbar, 1972). Elle fut reprise par Pimentel et al (1967) sous la forme d'un modèle comportant deux étapes : (1) la formation de "races" au sein de sous-populations sympatriques et (2) leur évolution vers l'isolation reproductive.

La formation de variants se conçoit aisément dans le cas d'un écosystème hétérogène (cf. supra). Le problème que pose la spéciation sympatrique se résume donc à savoir comment un polymorphisme peut aboutir sous l'effet de la sélection naturelle à la rupture du panmictisme par isolement reproductif d'un sous-ensemble de la population.

Pour clarifier cette question Soans et al. (1974) ont effectué une expérimentation sur la mouche domestique (Musca domestica L.) afin de comparer le taux d'évolution de populations sympatriques et de populations allopatriques soumises au même type de sélection divergente (géotaxie positive et négative). Les résultats de l'expérience, poursuivie sur 38 générations, montrent que, dans les deux cas (sympatrie et allopatrie), les populations divergent rapidement. En outre, le marquage des individus de chaque population a montré que l'isolement reproductif apparaît de façon plus marquée dans les conditions de sympatrie et renforce ainsi l'idée de Dobzhansky (1970 in Soans et al., 1974) selon laquelle la sélection naturelle affaiblit les échanges génétiques entre deux sous-populations en cours de divergence par le biais de l'infériorité adaptative des hybrides (isolement post-zygotique).

Nul ne conteste qu'une sélection diversifiante puisse aboutir à l'établissement d'un polymorphisme au sein d'une population, ni même qu'un tel polymorphisme puisse préparer le terrain d'une évolution divergente de deux morphes en cas d'isolement ultérieur. Là où les avis divergent, c'est dans la possibilité de voir une telle sélection conduire deux sous-ensembles d'une même population à un isolement génétique suffisant pour permettre une spéciation sympatrique. Il n'entre pas dans le cadre de ce travail de soutenir une argumentation détaillée pour ou contre la spéciation sympatrique ; cependant, on ne peut s'empêcher de rapprocher certaines caractéristiques des espèces endémiques du lac Turkana des exemples de polymorphisme observés au Tchad.

Les espèces endémiques du lac Turkana ont toutes - sauf Aplocheilichthys jeanneli qu'on ne retrouve plus actuellement et qui semblait

fluviatile - une reproduction lacustre, alors que la majeure partie des espèces nilotiques de leurs genres respectifs se reproduisent dans les fleuves, plus particulièrement dans l'Omo, au terme de migrations. On peut imaginer que, dans le cadre d'un écosystème relativement stable, des polymorphismes reproductifs du type de celui d'Alestes baremoze puissent être à l'origine de l'isolement de deux fractions d'une population et conduire à des spéciations en milieu lacustre.

B/ **Ressources disponibles**

Une espèce, quelle qu'elle soit, doit, pour se maintenir dans un écosystème, répondre à certaines contraintes. Elle doit, entre autre, maintenir le nombre de reproducteurs au-delà d'un seuil en-dessous duquel la survie de sa population est compromise. Compte tenu de ses caractéristiques adaptatives et des conditions environnementales, le respect de ce nombre minimal de géniteurs nécessite, pour l'espèce, de disposer d'une certaine quantité minimale d'énergie au niveau trophique où elle se situe.

Deux situations peuvent alors être successivement envisagées. Dans la première, une nouvelle espèce se présente mais la disponibilité de ressource ne permet pas une augmentation de la richesse spécifique à son niveau trophique. Deux solutions sont possibles, (1) ou bien l'espèce est rejetée par la communauté déjà en place, (2) ou bien, mieux adaptée (ou plus adaptable) qu'une espèce présente avec qui elle se trouve en compétition, elle s'installe à ses dépens. Cette première situation correspond à un système à l'équilibre où les taux de colonisation et d'extinction se compensent. L'évolution de la communauté se fait par l'accroissement de l'adaptation des espèces présentes à leur environnement ou par le remplacement d'espèces moins "efficaces" par d'autres "plus efficaces" conformément aux théories de Mac Arthur (1972, in Blondel, 1979).

Si maintenant la disponibilité de ressources permet une augmentation de la richesse spécifique, une nouvelle espèce pourra s'implanter, quitte à provoquer un ajustement des niches des différentes espèces occupant le même niveau trophique par coadaptation. Seule cette dernière situation peut correspondre à un phénomène de spéciation.

Alors qu'il est difficile de parler de "niches vides" dans la mesure où c'est l'espèce qui définit la niche et non l'inverse, il est raisonnable d'envisager l'existence, dans un écosystème, de ressources peu ou pas utilisées. Ces dernières fournissent à de nouvelles espèces des possibilités d'insertion dans la structure coenotique. C'est ce qui semble être le cas dans le lac Turkana.

Les espèces nilotiques ayant colonisé le Méga-Turkana sont initialement peu adaptées à l'exploitation de masses d'eau profondes et de leurs ressources trophiques. A l'heure actuelle, seules quelques es-

pèces ont su évoluer vers l'utilisation de ces ressources: Bagrus bayad, espèce benthique fréquente à partir de 15 m et jusque dans les eaux les plus profondes, et Schilbe uranoscopus, espèce pélagique fréquentant les régions côtières ainsi que les eaux profondes. Il est donc tout à fait caractéristique de constater que la grande majorité des espèces endémiques du lac - dont la différenciation est postérieure à l'installation des précédentes - sont inféodées non pas aux zones de rivage mais aux portions plus profondes du lac. Alestes ferox et A. minutus sont des pélagiques occupant des profondeurs comprises entre 5 et 30 m selon l'éclairement, alors que A. dentex et A. nurse sont caractéristiques des zones de rivage abritées. Barbus turkanae est une espèce benthique comme B. bynni mais, alors que la répartition de cette dernière se limite aux eaux côtières, B. turkanae n'apparaît qu'à partir de 10 m pour devenir commune sur tous les fonds meubles en dessous de 15 m. Haplochromis macconneli, démersale, est ubiquiste en dessous de 20 m de profondeur et reste commune dans les parties les plus profondes du lac en dessous de 110 m. L'ajustement des niches entre espèce primitive et espèce endémique est particulièrement net chez les Lates. Les deux espèces du Turkana se répartissent dans tout le lac, mais alors que L. niloticus est surtout présent au-dessus de 10 m L. longipinnis fréquente préférentiellement les eaux profondes en-dessous de 10-15 m.

C/ **Durée des phénomènes conduisant à la spéciation**

La spéciation, au sens systématique du terme, est la constitution de deux populations identifiables par leur impossibilité de se croiser, mais également par des différences anatomiques et/ou physiologiques et/ou éthologiques, etc... Il convient de distinguer tout d'abord les deux étapes qui conduisent à cette spéciation.

La première étape a pour origine l'interruption des échanges de gènes entre deux populations d'une même espèce.

Dans le cas d'un isolement géographique (spéciation allopatrique), Ayala (1979) distingue deux stades vers la spéciation. D'abord, établissement des mécanismes d'isolement post-zygotiques (mortalité ou stérilité des hybrides) résultant de la divergence progressive des deux populations sous l'influence de conditions environnementales auxquelles elles doivent respectivement s'adapter. Ce phénomène est progressif et peut être réversible, tout au moins au début, lorsque l'aptitude des hybrides est encore forte. Elle se produit le plus souvent à l'occasion de profondes modifications du génome provoquées par la spéciation ; l'isolement post-zygotique en serait le plus souvent la conséquence fortuite sans signification évolutive ou adaptative dans le cas d'une spéciation allopatrique. Lorsque ces mécanismes sont installés, la

sélection naturelle s'emploie alors à établir des mécanismes d'isolement pré-zygotiques qui constituent une valeur sélective supérieure dans la mesure où ils épargnent une dépense d'énergie inutile et un gaspillage de gamètes pour des accouplements voués à l'échec.

Cette étape conduisant deux populations à ne plus avoir d'échanges génétiques ne les conduit pas obligatoirement à présenter des différences morphologiques qui permettent de les distinguer. Stebbin et Ayala (1985) citent à ce sujet l'exemple des nombreuses espèces de drosophiles du continent Nord-Américain qui sont morphologiquement semblables mais génétiquement isolées (espèces jumelles ; Mayr, 1954).

Chaîne (1985) considère qu'à ce stade, la spéciation n'est pas achevée mais se poursuit tout au long de la vie de l'espèce et des modifications adaptatives qu'elle développera pour assurer sa survie dans un environnement lui-même en changement. On sait, aujourd'hui, que la modification morphologique et l'installation de l'isolement génétique sont des phénomènes distincts pouvant se produire simultanément ou de façon séparée.

L'essentiel des travaux de systématique à partir desquels nous travaillons repose sur une approche typologique, à savoir l'identification et la description de morphes distinctes, le plus souvent à partir d'échantillons formolés. Or, de très nombreux exemples montrent qu'il n'y a pas d'équivalence entre la notion d'espèce typologique et la notion d'espèce biologique. En effet, deux espèces parfaitement isolées peuvent partager la même morphe (espèces jumelles). A l'inverse, une même espèce peut présenter des morphes très dissemblables, toutes interfécondes (cf Mayr, 1974).

Dans l'hypothèse optimiste (et probablement fausse) que chacune des morphes identifiée comme espèce est reproductivement isolée des autres, on doit donc admettre que, lorsque deux espèces sont distinguées, leur spéciation remonte suffisamment loin dans le temps pour qu'une différence ait eu le temps de s'installer.

On sait encore peu de choses de la vitesse de réalisation de ces différentes étapes. Les progrès récents de la génétique mitochondriale tendraient à confirmer que ces vitesses ne sont pas constantes d'un cas à l'autre. Quelle que soit sa durée, la spéciation doit bénéficier de conditions relativement stables : stabilité des ressources nécessaires au maintien des populations divergentes, stabilité de la pression de sélection divergente.

Le lac Nabugabo séparé du lac Victoria par la formation d'un cordon littoral depuis seulement 4 000 ans présente, avec ses cinq espèces endémiques d'Haplochromis, l'exemple de spéciation ichtyologique la plus brève que l'on connaisse. Si l'on admet cette période comme indicative de la durée minimale nécessaire à l'identification macroscopique d'un phénomène de spéciation, on peut admettre qu'une stabilité

relative des conditions environnementales et la coaction des différentes espèces au sein du peuplement ont dû se maintenir pendant une grande partie de ces 4 000 ans.

De ces quelques comparaisons, on peut tirer deux remarques concernant les peuplements ichtyologiques des lacs Tchad et Turkana :
- La première est que leurs 6 000 à 7 000 ans d'existence n'est peut-être pas une explication suffisante pour expliquer l'absence d'endémisme dans le premier et le faible taux d'endémisme du second.
- La seconde est que des conditions environnementales relativement stables doivent se maintenir pendant une durée suffisante (au moins 4 000 ans ?) pour que l'isolement puis la divergence génétique puissent s'exercer au point de permettre la distinction de nouvelles espèces.

Que peut-on dire de la stabilité des deux lacs ? A priori, qu'elle est aussi mauvaise dans l'un que dans l'autre. Le Turkana, par exemple, détient le record des lacs naturels avec une amplitude de variation de plus de 20 mètres en l'espace de 65 ans (de 1895 à 1960). A ces variations de niveau sont associées des variations de superficie : entre 1888 et 1895 la superficie lacustre s'est accrue de 200 km^2, mais a ensuite diminué de 800 km^2 entre 1898 et 1955 pour de nouveau s'accroître de 350 km^2 entre 1962 et 1965. Des variations importantes de salinité ont également dû se produire au cours de ces phases de contraction et d'extention. Cependant, malgré ces fortes variations, le lac Turkana est toujours resté en eau et, dans son état actuel, avec une conductivité supérieure à 4 000 umho/cm, il se présente sans doute sous un de ses jours les plus défavorables. En outre, si ses spectaculaires variations de niveau ont notablement affecté la diversité de ses biotopes d'eau peu profonde, elles ont probablement été d'une moindre influence sur les biotopes de profondeur où s'est effectuée la spéciation.

L'instabilité du lac Tchad est toute autre puisque les dernières observations effectuées en 1984 indiquaient sa quasi disparition avec une superficie en eau de moins de 2 000 km^2 de marécages à l'embouchure du Chari (Chouret, comm. pers.). Par ailleurs, si l'on remonte dans le temps, les reconstitutions de Servant (1983) montrent que dans l'état actuel de nos connaissances, le lac n'a jamais présenté de faciès stable plus de 1 000 à 2 000 ans (fig. 10-5). Ceci constitue sans doute une raison majeure à l'absence de spéciation observée dans ses eaux.

CONCLUSION

La différence de richesse entre les deux lacs ne résulte pas uniquement de la plus grande variété d'apports faunistiques dont le Tchad a pu bénéficier (apports nilotique, nigérien, congolais). La capacité de chaque système à maintenir une faune diversifiée joue ici un rôle essentiel. Dans le cas de milieux isolés et instables tels que les systèmes tchadiens et turkaniens, l'existence de zones refuge pérennes dans le bas réseau fluvial est nécessaire à la survie des espèces lors de récessions lacustres. Ainsi, une part importante des espèces du lac Turkana, peu aptes à supporter la forte charge saline de ses eaux, se sont actuellement réfugiées dans les biefs inférieurs de l'Omo.

Ces "sanctuaires" qui permettent la sauvegarde des espèces en période défavorable ont nécessairement un rôle transitoire dont l'efficience dépend de la capacité du milieu fluvial à maintenir, même à de faibles densités, les différentes espèces qui y cherchent refuge. Les caractéristiques respectives de l'Omo et du Chari (taille de bassin, débits, ...) laissent à supposer que la capacité d'accueil du premier est très inférieure à celle du second (Livingstone et al., 1982) et qu'à l'occasion de récessions lacustres importantes, certaines espèces turkaniennes auraient pu s'éteindre tout comme les nombreuses espèces de mollusques dont on a retrouvé les restes dans les plaines sédimentaires à l'ouest du lac.

En période favorable, l'hétérogénéité spatiale du système lacustre est très probablement l'un des facteurs essentiel, au maintien de la richesse spécifique. Là encore, le système tchadien est très supérieur à celui du lac Turkana, la plus vaste superficie lacustre et l'existence des archipels contribuant à accroître fortement cette hétérogénéité spatiale.

Dans les systèmes endoréïques, seule la spéciation peut compenser les phénomènes d'extinction pour maintenir la richesse spécifique. Pour se produire cette spéciation nécessite une disponibilité de ressources et une stabilité environnementale pendant une période suffisante pour que des phénomènes de divergence génétique puissent se réaliser au sein des populations. Comparativement, le lac Turkana réunit mieux ces conditions que le lac Tchad qui est soumis à des assèchements périodiques.

10.2 - STRUCTURE DES PEUPLEMENTS ET ENVIRONNEMENT

10.2.1 - TCHAD NORMAL

En période de "Tchad Normal", les faunes lacustre et fluviatiles ne sont pas totalement similaires. En effet, si toutes les espèces échantillonnées dans le lac sont présentes dans les milieux fluviaux, certaines espèces comme Ichthyborus besse ou Siluranodon auritus sont plus strictement fluviatiles, et quelques autres sont inféodées à des biotopes fluviaux particuliers tels Nothobranchius spp. (mares temporaires) ou Barilius (bancs de sable). Il s'agit d'espèces généralement peu abondantes mais il n'en demeure pas moins que la région fluviale abrite une ichtyofaune plus riche que la région lacustre. La même observation a été faite par Matthes (1964) au sujet de la faune du lac Tumba.

Toutes les espèces colonisant le lac ont une large répartition à l'intérieur du bassin. Cependant, très peu sont totalement ubiquistes (comme Alestes baremoze). La majorité d'entre elles se répartit préférentiellement dans certains biotopes ce qui permet de différencier un ensemble de peuplements distincts par leur localisation, leur structure et leur composition faunistique (cf chap. 3 et 4).

Cela revient-il à dire qu'il existe un lien étroit entre chacun de ces ensembles et l'environnement où on les observe ? Il n'en est pas toujours ainsi. Dans les biefs fluviaux considérés, il existe une grande variété de cas depuis les associations très structurées de certains habitats particuliers comme les bancs d'Aetheria jusqu'aux groupements conjoncturels sans relations avec l'environnement mais plus ou moins structurés par des évènements extérieurs aux biotopes où ils sont observés. C'est le cas des peuplements des biefs deltaïques, des biefs riverains des zones inondées ou encore de l'El Beïd. La présence d'espèces dans ces milieux n'est pas dépendante de ressources qui leur soient adaptées. D'ailleurs, les migrateurs, pour la plupart, ne se nourrissent pas ou peu pendant leurs déplacements.

En milieu lacustre, par contre, la répartition des espèces, plus stable, s'explique par un nombre réduit de descripteurs environnementaux tels que le "paysage", l'éloignement du réseau fluvial, ou encore le gradient de conductivité (cf. chap. 4). Pour mieux comprendre ce que sous-tendent ces variables au plan trophique Lauzanne (1983) a effectué l'étude des régimes alimentaires des espèces les plus abondantes du Lac ainsi qu'une étude comparative des caractéristiques trophiques respectives de deux régions lacustres adjacentes : l'Archipel et les Eaux-Libres du Sud-Est. Il a ainsi montré qu'à l'échelle annuelle, les consommateurs primaires présentent une faible part de l'ichtyomasse dans l'une et l'autre région mais que des différences marquées appa-

raissent aux autres niveaux : les consommateurs secondaires semblent dominer dans l'Archipel alors que dans les Eaux-Libres ce sont plutôt les consommateurs terminaux. En outre, quel que soit le niveau trophique considéré, la richesse des guildes de l'Archipel est très supérieure à celle des Eaux-Libres.

Comparé à la monotonie des Eaux-Libres, l'Archipel constitue un milieu hautement diversifié. Mieux protégée de l'action du vent et des vagues, sa mosaïque de biotopes héberge une plus grande abondance et une plus grande diversité d'organismes. Lauzanne y distingue neuf grandes sources de nourritures (poissons proies, crevettes, insectes aquatiques, insectes terrestres, benthontes, zooplanctontes, phytoplanctontes et macrophytes) auxquelles on peut ajouter le périphyton consommé, entre autres, par les petits poissons d'herbiers (Barbus, Haplochromis bloyeti, Synodontis nigrita).

Dans les Eaux-Libres, plusieurs de ces sources de nourriture sont indisponibles. On n'y trouve pas de macrophytes donc pas de périphyton, pas de crevettes et moins d'insectes aquatiques. Certaines espèces de poissons proies d'herbiers y sont également absentes. Enfin les phyto- et zooplanctontes ainsi que les débris de poissons utilisés par certains petits prédateurs (Schilbe, Eutropius, etc...) y sont plus rares.

A l'échelle saisonnière, la variabilité des ressources dans l'Archipel concerne davantage l'espace que la nourriture. Les variations de niveau du Lac (0.5 à 0.7 m en Tchad Normal) ont un effet plus sensible pour les espèces riveraines (modification périodique des habitats) que pour les espèces de pleine eau. Les variations saisonnières d'abondance des ressources vivantes sont par contre beaucoup plus accusées dans les Eaux-Libres qui subissent directement l'influence des crues du Chari (cf. chapitre 1.3) ; l'effet de la plus faible abondance et la plus faible diversité des ressources y est renforcée par une variabilité saisonnière accrue. Il en résulte des régimes alimentaires moins diversifiés au niveau des peuplements comme au niveau des espèces. En effet, d'une part la richesse spécifique des Eaux-Libres est plus faible et d'autre part la chaîne détritique y est nettement dominante alors que, dans l'Archipel, la chaîne planctonique est d'égale importance (fig. 10-6). En outre, le régime alimentaire des espèces présentes dans les Eaux-Libres est simplifié. Par exemple, trois espèces benthophages (Synodontis clarias, Synodontis schall et Hyperopisus bebe) étudiées par Lauzanne (1975b) se nourrissent d'ostracodes de larves d'insectes et de mollusques dans l'Archipel alors que, dans les eaux libres, leurs régimes tendent à devenir presque exclusivement malacophages.

Finalement, le réseau trophique des Eaux-Libres est notablement plus simple que celui de l'Archipel (fig. 10-7 et 10-8). Il fait également plus largement appel à des ressources allochtones : insectes terrestres consommés par les Eutropius, eux-mêmes soumis à une forte

prédation, mais également juvéniles de passage dans les Eaux-Libres au moment des migrations, consommés par les ichtyophages (Lauzanne, 1976).

Ce comparatif montre clairement que l'abondance et la richesse des peuplements ichtyologiques de Tchad Normal correspondent assez étroitement à l'abondance et à la diversité des ressources ainsi qu'à leur variabilité saisonnière.

L'organisation des peuplements fait actuellement l'objet de nombreuses publications où s'affrontent deux grands courants de pensée donnant respectivement la prééminence aux facteurs intrinsèques (principalement la compétition et la prédation) et aux facteurs extrinsèques (principalement l'imprévisibilité environnementale). A partir des données disponibles sur les peuplements de Tchad Normal, nous tenterons sinon de définir précisément le déterminisme des peuplements, du moins d'indiquer quelques-uns des facteurs les plus vraisemblablement impliqués dans leur organisation.

10.2.1.1. - Les facteurs intrinsèques

Depuis les expériences de Gause et les publications de MacArthur et de Hutchinson, l'une des principales approches de l'organisation des peuplements est basée sur la théorie du partage des ressources qui postule que deux espèces ne peuvent simultanément présenter au même endroit la même fonction de façon durable. Un affrontement doit nécessairement se produire qui conduira à l'élimination de l'un des deux compétiteurs, le moins bien adapté à la situation présente.

Dans le Lac Tchad, chacune des ressources trophiques identifiées par Lauzanne est exploitée par plusieurs espèces simultanément. Nous avons cité précédemment le cas de trois espèces malacophages des Eaux-Libres. Il existe de nombreux autres cas semblables du simple fait que plus de 80 espèces doivent se partager la dizaine de types de ressources trophiques existantes. Ainsi on rencontre au moins cinq espèces détritivores (Labeo senegalensis, L. coubie, Distichodus rostratus, Citharinus citharus, C. distichodoïdes) et quatre espèces zooplanctophages (Alestes baremoze, A. dentex, Hemisynodontis membranaceus et Brachysynodontis batensoda) abondantes dans l'Archipel de Tchad Normal.

Dans de telles conditions, une compétition intense devrait exister au sein des peuplements lacustres. Elle pourrait expliquer, par exemple, le développement des populations de Brachysynodontis batensoda dans l'Archipel Sud-Est à la suite du départ des Alestes baremoze en 1971. Les deux espèces étant zooplanctophages et donc potentiellement compétitrices, le départ de l'une aurait permis le développement de l'autre, ou encore, le développement de la seconde aurait provoqué la récession de la première.

Comme la coexistence durable de plusieurs espèces au sein d'une

même guilde n'est pas exceptionnelle, la théorie du partage des ressources l'admet dans la mesure où des différences suffisantes entre espèces existaient initialement ou encore sont apparues sous la forte pression de sélection qu'impose la compétition : c'est le principe de la ressemblance limite et de l'ajustement coévolutif des niches écologiques (MacArthur, 1972). Dans la pratique, le degré de recouvrement compatible avec la cohabitation demeure assez difficile à formaliser et encore plus à prévoir. Dans le cas évoqué précédemment les niches de A. baremoze et de B. batensoda présentent des différences notables : la première espèce est diurne, la seconde nocturne (cf. chapitre 7), en outre A. baremoze consomme principalement des crustacés planctoniques de grande taille (à partir de 0.8 mm pour des poissons de 230 à 250 mm de longueur standard) alors que B. batensoda est plutôt microzooplanctophage avec une consommation importante de rotifères et de nauplii (Lauzanne, 1977). Ces différences sont-elles suffisantes pour éviter une compétition ?

Pour qu'il y ait partage des ressources il faut que celles-ci soient limitantes. Ceci n'est pas forcément le cas : soit la quantité de ressources disponibles est supérieure aux besoins actuels des différentes populations (cas d'un écosystème en cours de colonisation), soit les populations concernées ne parviennent pas à se développer suffisamment pour atteindre les limites de la capacité d'accueil du milieu. Ceci peut résulter d'une forte prédation à la seule condition qu'elle soit opportuniste. Le rôle de la prédation évoquée précédemment au sujet des crustacés planctoniques (Dumont, 1982) a été considérée par certains (Connell, 1978) comme l'interaction majeure (cf § 10.1.3.1). Un schéma d'action combinant les effets de la prédation avec ceux de la compétition, tel celui développé par Hairston et al. (1960), semble cependant plus vraisemblable : la compétition prévaut chez les consommateurs terminaux alors que la prédation supportée par les guildes des niveaux trophiques inférieurs empêche les espèces d'atteindre les limites de la capacité d'accueil. La prédation prévient ainsi les phénomènes de compétition qui peuvent cependant réapparaître au niveau des producteurs primairesdans la mesure ou le broutage n'est plus suffisamment intense pour prévenir la confrontation des différentes espèces végétales.

Pour séduisant qu'il soit, ce schéma ne s'applique pas très bien à ce qu'on sait des peuplements d'Archipel et d'Eaux-Libres. D'une part, le régime alimentaire des ichtyophages le montre bien (tabl. 10-3), la prédation n'est pas aléatoire mais concerne plus particulièrement certaines espèces. Certains groupes tels que les consommateurs secondaires benthiques semblent, par contre, largement épargnés dans l'Archipel comme dans les Eaux-Libres (Lauzanne, 1983). D'autre part, la guilde des consommateurs terminaux n'est pas elle-même à l'abri de

la prédation. Les jeunes Hydrocynus forskalii sont consommés par les Lates niloticus. Tous les prédateurs non stricts (Bagrus bayad, Schilbe uranoscopus, Eutropius niloticus) subissent la prédation des Lates niloticus, H. forskalii et H. brevis. En outre, il existe des différences marquées quant au mode de chasse respectif des ichtyophages stricts qui influe sur la gamme de proies de chacun, de telle sorte que leur compétition n'est pas certaine. Ainsi, la stratégie de prédation du Lates diffère de celle des Hydrocynus tant dans son degré de spécialisation et son évolution au cours de la croissance que dans la taille des proies capturées et dans le mode de capture : préférence de la chasse solitaire à l'affût pour le premier et de la chasse devant soi seul ou en banc pour le second.

On remarquera enfin que ni la plus grande abondance des prédateurs, ni la plus grande spécialisation des régimes alimentaires observés dans les Eaux-Libres ne correspondent aux théories du partage des ressources ou de la prééminence de la prédation. En effet, la prédation devrait être plus intense dans l'Archipel où les proies sont plus abondantes et la plus faible disponibilité des ressources dans les Eaux-Libres devrait aboutir à un élargissement des niches.

L'importance majeure des facteurs intrinsèques, principalement démontrée dans des environnement stables ou au laboratoire, est probablement réduite ici du fait de la variabilité saisonnière des ressources, à l'échelle lacustre et surtout, à l'échelle du bassin. Variabilité mise à profit par une fraction importante de l'ichtyomasse de Tchad Normal par le biais des migrations (cf. chap. 6).

10.2.1.2 - **Facteurs extrinsèques**

Pour des raisons totalement indépendantes des peuplements (raisons climatiques, ...), l'environnement varie dans le temps et présente des successions de périodes d'abondance et de disette. Wiens (1977) après Andrewartha et Birch (1954) considère que ces facteurs extrinsèques sont d'une plus grande importance sur les peuplements que les facteurs intrinsèques tels que la compétition ou la prédation. Pendant les périodes d'abondance, les populations sont souvent bien en deçà de la capacité d'accueil du milieu. La compétition et l'ajustement sélectif, qui doivent en résulter sont alors peu marqués, voire totalement inexistants. Par contre, pendant les périodes de disette, une compétition intense peut se produire et une sélection sévère oriente l'évolution des espèces. Mais les effets génétiques de cette sélection, noyés dans le polymorphisme qui se réinstalle dès que les conditions redeviennent favorables, ont de fortes chances de passer totalement inaperçus (Wiens, 1977 ; Schoener, 1982).

En période de Tchad Normal, la variation saisonnière de ressour-

ces alimentaires n'est pas d'une amplitude suffisante pour créer des périodes de disette. La disponibilité de l'espace aux basses eaux peut, par contre, être source de compétition pour les espèces sédentaires dotées d'un comportement territorial. Ainsi, la plus grande abondance des pontes de Sarotherodon galilaeus observée par Lauzanne (1977), au début de la remontée des eaux, pourrait être liée à l'indisponibilité des sites de ponte pendant la période de basses eaux du cycle hydrologique 1971-72.

En période de Tchad Normal, les facteurs extrinsèques agissent cependant moins sur les peuplements par la pénurie, que par la surabondance saisonnière qu'offrent les zones inondables du réseau fluvial. Les migrations, caractéristiques adaptatives visant à exploiter les ressources temporaires fluviales soit à des fins trophiques, soit à des fins génésiques, induisent une variation saisonnière d'abondance d'un grand nombre d'espèces au sein des différents peuplements fluviaux et lacustres (cf chap. 3, 4 et 6).

10.2.2 - ASSECHEMENT ET PETIT TCHAD

Au cours de la période de sécheresse, l'évolution des peuplements lacustres est très nettement dominée par les modifications environnementales (cf. chapitre 4) tout particulièrement :

- **Les changements d'abondance des ressources trophiques.** A savoir : la forte augmentation de la biomasse algale dans toutes les régions lacustres à l'exception des Eaux-Libres du Sud-Est, la forte diminution des biomasses zooplanctoniques (divisées par 6 entre 1971 et 1976 dans l'Archipel) accompagnée d'un appauvrissement de la richesse, la réduction de l'aire de répartition et de l'abondance des mollusques dont la densité décroît considérablement sur substrat meuble et enfin la diminution notable de la diversité des insectes aquatiques.
- **La restructuration de l'espace lacustre** déjà amorcée avant 1972 (le volume lacustre de 1971 est deux fois plus faible que celui de 1965) mais fortement accentuée à partir de la fragmentation du lac. L'évolution hydrologique pendant la période d'assèchement induit un appauvrissement de la diversité environnementale, caractérisé par une réduction importante des surfaces d'eaux libres, l'extension des zones couvertes de végétation dense et peu diversifiée, la disparition des îlots-bancs et des extensions fluviales inondables.
- **L'accroissement de l'imprévisibilité lacustre.** La faiblesse des crues de 1972 et 1973 conduit à un remplacement de la variabilité saisonnière "prévisible" par une évolution chaotique causée par un abaissement rapide de niveau et des crises distrophiques auxquels se superposent un accroîssement de la variabilité nychthémérale des tempé-

ratures et des taux d'oxygène dissous.

Pendant la phase d'assèchement, l'évolution des peuplements lacustres résulte de la sensibilité respective des espèces aux nouvelles conditions écologiques. Les espèces défavorisées, qui sont des espèces de pleine eau (pélagiques et benthiques), réagissent en milieu ouvert par des déplacements vers des milieux plus favorables : déplacements des Alestes baremoze de l'Archipel vers la cuvette Nord en 1971, regroupement progressif des Alestes, Lates, Eutropius, Hydrocynus vers le centre de la cuvette nord à mesure que ses marges deviennent plus palustres, fuite des Mochocidae vers le réseau fluvial en 1972-73, etc...

Dans les milieux fermés d'où la fuite n'est plus possible, l'appauvrissement spécifique des peuplements résulte de l'extinction progressive des espèces, à commencer par les plus sensibles et les moins aptes à faire face à une compétition croissante dans des environnements où les ressources en espace, en oxygène et en nourriture se font de plus en plus rares (évolution finale de la station B en Cuvette Nord, évolution du peuplement d'Archipel jusqu'à la crue de 1974). Les espèces se maintenant le plus longtemps sont celles qui présentent la plus grande tolérance quant aux conditions d'oxygénation et quant à la diminution des ressources trophiques. C'est le cas, tout particulièrement, des Mochocidae (Synodontis schall, Brachysynodontis batensoda).

A la différence des précédentes, les espèces favorisées au moins temporairement par l'évolution lacustre sont celles qui présentent une affinité marquée pour les habitats d'herbiers. Parmi les milieux lacustres régulièrement échantillonnés, leur développement est surtout sensible dans l'Archipel Sud-Est où l'on peut distinguer deux groupes. Le premier est constitué d'espèces de petite taille, à cycle court, responsables des successions observées au cours de la phase d'assèchement. Ces populations (Pollimyrus isidori, Alestes nurse, Petrocephalus bane) se développent entre 1972 et 1974, en bordure d'eaux libres, et apparaîssent, soudainement, en grand nombre dans l'Archipel. Mal adaptées pour la plupart, aux conditions qui prévalent dans ce milieu, elles disparaîssent le plus souvent aussi vite qu'elles sont apparues ; leur succession correspond à divers états transitoires que traverse la région sud-est au cours de l'assèchement.

Le second groupe est celui des espèces de Petit Lac, au développement plus lent mais à l'installation plus durable Brienomyrus niger, Polypterus senegalus, Clarias spp., ...). Parmi ces espèces, celles appartenant aux Cichlidae réagissent certainement le plus rapidement aux changements environnementaux par un accroîssement de leur population. Bien que très abondantes dans l'Archipel, elles y sont moins vulnérables aux engins de pêche et, par là, moins bien échantillonnées que dans la Cuvette Nord en 1973-74, plus pauvre en végétation macro-

phytique.

En Petit Tchad, l'ichtyocoenose lacustre présente des caractéristiques très différentes pour ne pas dire opposées aux caractéristiques de Tchad Normal. L'amplitude de la gamme des tailles est fortement réduite par la disparition des individus de grande taille. Dans les milieux d'Archipel, la variété et l'abondance des juvéniles a fortement diminué, elle aussi. La variabilité intra et inter spécifique s'est fortement atténuée. Les tailles de première maturité décroissent pour pratiquement toutes les espèces, les polymorphismes démographiques et éthologiques ont disparus. La dominante migratrice des peuplements a fait place à une dominante sédentaire.

Tout comme pour l'évolution des peuplements pendant la phase d'assèchement, l'analyse des caractéristiques environnementales suffit à expliquer les grands traits des peuplements lacustres en période de Petit Tchad. L'évolution du faciès lacustre aboutit à une perte de diversité géographique. Seuls deux grands types de biotopes subsistent : les eaux libres et les régions d'herbiers, ces derniers présentant le faciès le plus favorable dans la région de Bol située dans l'Archipel. Dans chacun de ces milieux, l'abondance et la diversité des ressources trophiques ont fortement décru. Une partie importante des nutriments disponibles est monopolisée par les macrophytes dont l'essentiel de la biomasse est peu exploitable par les poissons. En outre, l'épaisseur et la densité du couvert végétal atténuent les effets du vent, des vagues et des courants et contribuent, ainsi, à diminuer le brassage des eaux favorisant la création d'horizons anoxiques en profondeur.

Le succès des espèces de pleine eau en Tchad Normal résulte de la conjonction de deux facteurs favorables. D'une part, inondation des basses plaines fluviales qui, par les ressources trophiques et les abris qu'elles offrent aux juvéniles, optimisent le taux de renouvellement des espèces migratrices. D'autre part, l'existence en milieu lacustre, de vastes régions où des ressources trophiques énergétiques sont présentes en abondance. En période de Petit Tchad, les zones inondées reprennent leurs fonctions à partir de 1974, mais le lac ne présente plus la même capacité d'accueil pour les migrateurs qui se maintiennent à faible densité. Seules quelques espèces telles que A. baremoze et A. dentex exploitent saisonnièrement les ressources de l'Archipel.

Le confinement des eaux de crue, dans la Cuvette Sud, accroît la variabilité saisonnière des ressources trophiques dans les Eaux-Libres, de l'espace et surtout des conditions anoxiques dans les régions envahies par la végétation.

Perte d'hétérogénéité spatiale et accroissement de la variabilité

saisonnière se conjuguent pour contribuer à une diminution de la richesse spécifique des peuplements lacustres (MacArthur et Wilson, 1967). Cette perte de richesse, alliée à une diminution des ressources, contribue théoriquement à un élargissement des niches et peut conduire à une compétition inter-spécifique plus forte. Mais nous n'avons malheureusement pas d'indices pouvant confirmer ces hypothèses, du fait des contraintes environnementales et de l'accroissement de la mortalité qu'elles suscitent chez la plupart des espèces.

CONCLUSION

En conclusion, on doit, pour évoquer les facteurs responsables de la structure observée des peuplements lacustres de Tchad Normal, dissocier le cas des espèces sédentaires de celui des espèces migratrices. Ce qui revient pratiquement à dissocier les critères d'organisation des peuplements riverains de ceux des peuplements de pleine eau. Pour les premiers, l'espace, plus que les ressources, doit jouer un rôle limitant, du moins au moment de la reproduction où bon nombre d'espèces développent un comportement territorial. D'une façon générale, la compétition territoriale est très certainement un puissant facteur de régulation des populations sédentaires en période de Tchad Normal. Le développement exceptionnel des populations de "Tilapia" dans le Yaéré lors de la crue de 1974 en constitue certainement une bonne illustration (cf. chapitre 7). Pour mémoire, les crues de 1972 et 1973 n'ayant pas permis la mise en eau des Yaérés, leur faune pérenne avait été totalement décimée lors de l'arrivée de la crue de 1974. Cette année-là, l'absence de compétition a permis une pullulation de Cichlidae, principalement Oreochromis niloticus et Sarotherodon aureus, qui a conduit à un doublement de la production halieutique des barrages de l'El Beïd par rapport à la production escomptée à partir de l'indice de crue.

La prédation doit également influer sur l'organisation des peuplements riverains ; Sarotherodon galilaeus constitue la principale proie des Lates niloticus de l'Archipel Sud-Est (Lauzanne, 1977). Cependant, il est probable que la prédation joue un rôle plus important dans la structure et la dynamique des peuplements de prairies immergées que dans ceux des peuplements d'herbiers émergés qui offrent une protection plus sûre aux espèces qui les colonisent.

Le problème des peuplements de pleine eau est beaucoup plus complexe. La nature de l'habitat et la plus grande mobilité des espèces leur confèrent une plus grande indépendance vis-à-vis des conditions de milieu. Le rôle de la prédation ne semble probable que chez quelques espèces comme Alestes nurse. On pense, en effet, que le nanisme de la forme pélagique zooplanctophage (dageti) est lié à une pression de prédation importante en bordure des Eaux-Libres.

Par ailleurs, la dynamique des populations de pleine eau n'est pas seulement régulée dans le Lac mais également, en bordure des zones inondées au moment de la fraie, dans les zones inondées au cours du développement des juvéniles, ainsi que dans les fleuves et à l'embouchure de l'El Beïd où la pression de prédation est certainement la plus forte pour les espèces migratrices. L'importance réelle des conditions lacustres sur l'abondance respective des espèces est donc difficile à estimer en période de Tchad Normal.

La convergence des espèces vers l'Archipel se rapporte à l'abondance des ressources trophiques. Elle s'accompagne, le plus souvent, d'un changement de régime alimentaire. Ainsi les Alestes baremoze abandonnent un régime granivore et insectivore pour devenir zooplanctophages stricts. Brachysynodontis batensoda tout comme Hemisynodontis membranaceus, est un microphage filtreur en milieu fluvial (Blache, 1964 ; Daget, 1954). En milieu lacustre, ils deviennent tous deux zooplanctophages. Hydrocynus forskalii, ichtyophage strict dans les Eaux-Libres, préfère consommer des crevettes et des insectes aquatiques dans l'Archipel, plutôt que de rechercher de petites proies lorsqu'aux basses eaux celles-ci sont moins abondantes. Pour chaque cas, les ressources alimentaires utilisées dans l'Archipel sont à la fois plus énergétiques, moins coûteuses en recherches, et plus abondantes. Il est donc probable que les phénomènes de compétition sont moins marqués au sein des guildes qui se forment dans le lac et tout particulièrement dans l'Archipel en période de Tchad Normal.

En Tchad Normal, les variables extrinsèques influent tout à la fois sur les caractéristiques physico-chimiques des biotopes lacustres et sur la nature, l'abondance et la diversité des ressources trophiques utilisables par les poissons. Le rôle de ces variables est donc déterminant dans la répartition lacustre des espèces et leur organisation en peuplements. L'importance majeure des variables extrinsèques apparaît encore plus clairement dans l'évolution des peuplements lacustres à partir de 1972. Les successions rapides qui sont alors observées dans les différentes portions de l'ichtyocoenose sont de nature allogènes. Elles aboutissent, après stabilisation du lac dans son faciès de Petit Tchad, en 1975, à l'émergence de peuplements notablement simplifiés tant au niveau de leur richesse spécifique qu'au niveau de leur richesse intra-spécifique (perte de diversité phénotypique). Une telle perte de richesse induite par la plus grande rigueur des facteurs physiques du milieu a déjà été mise en évidence à plusieurs reprises, tout particulièrement dans le cas de communautés intertidales sur substrat rocheux (Barbault, 1981). L'importance majeure des caractéristiques extrinsèques sur la richesse, sur l'organisation et l'évolution des peuplements lacustres constitue sans nul doute une particularité des ichtyocoenoses limniques. Nous reviendrons sur les conséquences d'une telle situation, au niveau proximal et au niveau ultime, dans la discussion qui suit.

DISCUSSION SUR LA SYNTHESE ECOLOGIQUE (chap. 8, 9 et 10)

Au cours de la quatrième partie, nous avons tenté de situer les principales caractéristiques du système tchadien par rapport à d'autres systèmes lacustres qui lui sont comparables. La comparaison des différents lacs plats africains fait apparaître certaines potentialités que confère la faible profondeur d'eau : forte productivité, diversité des biotopes, fréquence des zones inondables associées, instabilité à différentes échelles de temps. Cependant, il est rare que dans un même lac ces différents traits environnementaux s'expriment simultanément ; le lac George est parfaitement stable dans le temps, le lac Tana est oligotrophe,... Le lac Tchad, premier lac plat africain par son étendue, est le seul à associer l'ensemble de ces caractéristiques environnementales à une ichtyocoenose riche et abondante.

Nous résumerons ici les principaux traits adaptatifs de la faune ichtyologique lacustre en distinguant comme le conseille Dunbar (1977) le niveau spécifique du niveau coenotique et le niveau proximal du niveau ultime.

NIVEAU SPECIFIQUE

A/ **Au niveau proximal**, les réponses adaptatives des espèces aux caractéristiques de l'environnement, qu'elles soient physiologiques, comportementales ou, plus globalement, démographiques, dépendent des potentialités que chaque espèce a acquise au cours de son évolution. On retrouve, dans la faune tchadienne comme dans beaucoup d'autres faunes ichtyologiques (Welcomme, 1979 ; Kapetsky, 1974 a et b, 1977), deux grands types de stratégies adaptatives. La première est basée sur l'exploitation de la variabilité prévisible de l'environnement, c'est-à-dire la variabilité saisonnière. Cette stratégie est plus particulièrement adoptée par les migrateurs. Ces espèces sont assez peu tolérantes aux variations du milieu, leur fécondité est généralement forte. Le second type de stratégie est basé sur une exploitation opportuniste des ressources ; il se caractérise par une mobilité généralement réduite et un ensemble de caractéristiques comportementales et physiologiques conférant aux espèces une grande tolérance vis-à-vis du milieu, tout particulièrement au niveau des ressources en oxygène. Par opposition à la stratégie précédente, la fécondité est habituellement plus faible mais les pontes le plus souvent multiples ou fractionnées sont associées à des comportements territoriaux et de protection du frai vis-à-vis de l'environnement et de la prédation. Ce type de stratégie fait donc appel à des processus adaptatifs d'une plus grande complexité ;

il est également moins sujet à des variations phénotypiques.

Face à une variabilité environnementale de nature imprévisible, seules les populations partageant la seconde stratégie sont susceptibles de se maintenir de façon durable. Les autres sont contraintes soit à changer de milieu, soit à disparaître temporairement des milieux lacustres, bien qu'elles présentent une variabilité phénotypique plus grande.

B/ **Au niveau ultime,** l'environnement tchadien agit principalement sur l'évolution des espèces par son imprévisibilité. Les phases d'extension lacustre permettent aux espèces de coloniser de grandes étendues lacustres dont la structure en mosaïque favorise l'individualisation de sous-populations et accroît la variété phénotypique.

A l'inverse, les phases de récession induisent la contraction des populations. Ce phénomène, observé pour les migrateurs pendant la période 1971-77, s'exprime de deux façons distinctes. La première est l'extinction complète de certaines sous-populations qui s'étaient précédemment individualisées pendant la phase de Tchad Normal. La seconde conduit à un regroupement des individus dans des zones refuge, principalement fluviales ; elle s'accompagne également d'une mortalité accrue au moment de la fuite des biotopes devenus défavorables, et très certainement aussi, du fait d'une surpopulation transitoire des zones refuge dont la capacité biotique ne permet pas le maintien de tous les migrants.

Les phases de récession lacustre ont donc pour conséquence un brassage accru du pool génique des populations, éventuellement accompagné d'une perte de diversité génétique. Cette dernière est probable lorsque la récession lacustre est à la fois très forte et de longue durée comme ce fut le cas entre 1971 et maintenant. A surface égale la capacité biotique de la région fluviale étant notablement plus réduite que celle du lac, il est à craindre que certaines populations soient actuellement à un très bas niveau d'abondance et qu'elles puissent être le théâtre d'un effet fondateur lors de la prochaine extension lacustre.

Alors qu'en phase de Tchad Normal l'abondance des ressources lacustres autorise une diversification des comportements et des régimes, les périodes de récession imposent nécessairement une sélection sévère orientée vers l'exploitation optimale des ressources fluviales. L'instabilité lacustre conduit donc, par différentes voies complémentaires (extinction des variants phénotypiques, brassage accru du pool génique, sélection accrue), à l'entretien et au renforcement d'une adaptation, non pas aux biotopes lacustres, mais aux biotopes fluviaux. Cela explique des aspects, au premier abord surprenants, de la biologie des espèces tchadiennes. La migration anadrome des Alestes ne constitue

pas un "relict behaviour pattern of these pimarily riverine species" comme le suggère Welcomme (1979), mais bien un trait comportemental vivace et entretenu par la sélection naturelle au sein du génome de ces espèces. De même, cette sélection des adaptations fluviatiles explique l'opportunisme alimentaire des espèces (les spécialistes lacustres sont régulièrement contre-sélectionnés) et, plus généralement, l'absence de spéciation. Ces mécanismes ne concernent pas seulement les espèces migratrices mais l'ensemble des espèces colonisatrices du lac. En effet, la phase de Petit Tchad, observée de 1975 à 1977, et qui semble favoriser les sédentaires opportunistes n'étant ici qu'une étape provisoire d'une récession qui, fin 1984, avait conduit à la disparition quasi complète du lac (Chouret, comm. pers.).

NIVEAU COENOTIQUE

A/ **Niveau proximal**

On constate, dans le Bassin Tchadien, que seule une partie de la faune fluviale colonise les milieux lacustres, sans pour autant avoir pu définir précisément les critères rendant certaines espèces plus aptes que d'autres à coloniser ces milieux. Cependant, on ne retrouve pas dans le lac les espèces plus particulièrement adaptées à certains milieux fluviaux tels que les zones inondées (Protopterus, Ctenopoma), les mares temporaires (Nothobranchius), les bancs d'huîtres (Petrocephalus simus, Nannocharax fasciatus, Synodontis filamentosus), etc... Les espèces qui colonisent le lac sont toujours des espèces communes présentant une vaste aire de répartition en milieu fluvial. En outre, et sans qu'on puisse affirmer que ce soit là une caractéristique qui leur soit propre, ces espèces présentent toutes une grande adaptabilité de leurs stratégies démographiques qui leur confère un potentiel colonisateur important. Elles présentent également des régimes alimentaires diversifiés les rendant aptes à exploiter des ressources variées (Lauzanne, 1983).

L'organisation des peuplements lacustres ne correspond de façon satisfaisante à aucun des deux types (stochastique et déterministe) que la grande majorité des travaux d'écologie reconnaissent actuellement. Si on peut considérer qu'en période d'assèchement l'organisation des peuplements est de type stochastique, il n'en va pas de même pour les périodes que nous avons qualifiées de Tchad Normal et de Petit Tchad. Les différents peuplements ichtyologiques montrent alors une certaine stabilité saisonnière, du moins au niveau de leur composition spécifique, mais leur organisation n'est pas déterministe pour autant. Le terme déterministe, dans son acception générale sous-entend en effet

l'existence de processus coenotiques assurant la coexistence des espèces entre elles tels que :

- le partage actif des ressources (Schoener, 1974)
- l'existence d'une pression de prédation prévalant la compétition directe (Paine, 1966)
- l'instauration de réseaux non linéaires de compétition démontrée par Buss et Jackson (1979) pour la faune cryptique des récifs coraliens.

Les peuplements de pleine eau qui constituent l'essentiel de l'ichtyomasse lacustre en période de Tchad Normal, ne sont structurés ni par la compétition ni par la prédation lacustres - ce qui ne signifie pas pour autant que ni la compétition, ni la prédation soient absentes des peuplements de pleine eau.

Les modèles stochastiques et déterministes, tels qu'ils sont formulés actuellement, ne permettent pas de rendre compte de la complexité écologique tchadienne dont la dynamique se rapproche davantage du modèle de Wiens (1977) repris et complété par Schoener (1982) : dans un système soumis à des variations imprévisibles (à l'échelle d'un individu), la pression sélective ne s'exerce probablement pas de façon forte et constante comme le prétend la théorie du partage des ressources. Peu importante, voire inexistante pendant les périodes d'abondance, la sélection peut s'exercer avec force pendant les périodes de disette. En s'appuyant sur une liste de 30 cas empruntés à la littérature (tabl. 10-4), Schoener montre que le taux de recouvrement des niches spécifiques varie selon l'abondance des ressources - que celles-ci varient de façon prévisible ou non -. En période de disette, une sélection forte - liée à un accroissement des contraintes et de la compétition - conduit chaque espèce à exploiter les ressources qui lui sont le plus appropriées en évitant au maximum un recouvrement avec ses voisines. En période d'abondance, les différents types de ressources s'accroissent. Il peut alors être plus profitable, pour chaque espèce, de faire preuve d'opportunisme et d'utiliser d'autres ressources que celles pour lesquelles elle a précisément été sélectionnée.

On retrouve ici l'alternance des périodes d'extension lacustre où nombre d'espèces convergent vers des ressources lacustres plus accessibles et plus énergétiques que celles qu'elles exploitent en milieu fluvial, et des périodes de récession lacustre où, en dernier ressort, chaque espèce est conduite à reprendre, sous une forte pression de sélection, sa niche fluviale.

Un tel schéma conduit à deux remarques d'importance en ce qui concerne l'organisation des peuplements lacustres :

La première est que la convergence des espèces sur certaines ressources ne crée pas pour autant des guildes, dans ce sens qu'il n'y a pas de compétition pour le partage ; la pression de sélection s'exerce lors

des périodes de récession et conduit à un renforcement des adaptations et un ajustement des niches fluviales. De même qu'au niveau spécifique l'instabilité lacustre interdit la divergence génétique et la spéciation, au niveau coenotique elle inhibe la coévolution lacustre et, au cas où celle-ci se produirait en période d'extension , elle la contre sélectionne lors des récessions.

La seconde remarque concerne la régulation des populations migratrices. Si, en période d'extension lacustre, la convergence de ces populations vers des ressources lacustres indique une absence de compétition et si la pression de prédation n'est pas structurante, on doit admettre que d'autres processus maintiennent ces populations en deçà des limites d'accueil des biotopes lacustres.

L'étude des migrations catadromes de l'El Beïd (chapitre 7) montre que l'abondance des dévalaisons, estimées par les taux de capture annuels, est directement proportionnelle à la superficie inondée et à la durée de l'inondation. L'importance du recrutement dépend donc moins de l'importance du stock de reproducteurs que de l'abondance de la crue, facteur hydrologique qui, par d'autres processus, agit également sur la capacité biotique et le devenir des biotopes lacustres (le volume des eaux de la crue détermine l'organisation lacustre et son évolution jusqu'à la crue suivante).

Si le lac n'existait pas, on rencontrerait, au Tchad, une situation décrite aussi bien dans les systèmes fluviaux Africains que Sud-Américains (Lowe-McConnell, 1975) où les hautes eaux constituent le moment principal de l'alimentation et du grossissement de la majorité des espèces. Lorsque le niveau baisse, les ressources alimentaires de ces mêmes espèces diminuent rapidement dans un environnement en cours de contraction. La plupart des espèces fluviales pondant en début de crue, l'ichtyomasse est maximale à la fin des pluies. Surviennent alors d'énormes pertes résultant de la prédation, de la diminution des ressources et de la réduction de l'espace vital.

La présence du lac Tchad modifie radicalement ce processus en fournissant espace et ressources trophiques en abondance pendant l'étiage des fleuves. Il permet donc d'éviter une perte importante d'ichtyomasse dont le mode de renouvellement reste cependant soumis aux contraintes fluviales.

B/ **niveau ultime**

D'après Odum (1971), l'évolution à long terme d'un écosystème est définie à la fois par des forces allogéniques (externes) telles que les changements géologiques et climatiques, et par des processus autogéniques (internes) résultant de l'activité des composants vivants de l'écosystème. En effet, les écosystèmes sont supposés acquérir au cours de leur évolution des propriétés homéostatiques dont les plus

couramment admises sont : l'accumulation de matière organique, le recyclage de plus en plus effectif des éléments minéraux, l'augmentation de la production brute, l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale, etc... (Odum, 1971 ; Margalef, 1968). D'après Frontier (1977) "la stabilité d'un écosystème jeune est étroitement liée à celle des apports trophiques (...) remplacée, dans les écosystèmes mûrs par une stabilité homéostatique autorisant sinon une constance de la biomasse, du moins son adaptation sans à-coups aux fluctuations à long terme du milieu. Le contrôle "physique" est remplacé par le contrôle "biologique" (Boesch, 1974).

Les ichtyocénoses limniques présentent certaines caractéristiques qui leur confèrent une dynamique évolutive particulière. Nous en rappelerons ici quelques-unes concernant l'accroissement de la richesse spécifique et de la complexité ichtyocénotique d'une part et l'acquisition de processus homéostatiques d'autre part.

1/ l'accroissement de la richesse spécifique

Depuis les travaux de MacArthur et Wilson, on convient d'expliquer la diversité des organismes dans un milieu donné par un équilibre dynamique entre un taux d'immigration de "propagules" et un taux d'extinction des populations présentes.

Les ichtyocénoses limniques se distinguent de ce schéma général par certaines caractéristiques telles que la très forte irrégularité des taux d'immigration et d'extinction. Les milieux lacustres subissent en effet des périodes de colonisation massive séparées par de longues périodes d'isolement durant lesquelles l'immigration de nouvelles espèces de poissons est très faible, voire nulle. La variabilité de ces taux d'immigration ne dépend pas - ou tout à fait secondairement - des comportements spécifiques. Elle résulte de phénomènes physiques tels que la morphologie du bassin, les variations climatiques, etc... Ainsi les lacs Tchad et Turkana ont été envahis voilà 6000 à 7000 ans par un pool d'espèces provenant d'autres bassins soudaniens puis, le climat ayant changé, leurs faunes respectives n'ont plus subi d'apports allochtones jusqu'à présent.

Le moteur de la diversification des biocénoses limniques est donc principalement la spéciation, phénomène nécessitant une certaine stabilité environnementale sur de longues périodes. Ainsi, l'enrichissement et la complexification de l'ichtyofaune des grands lacs du Rift résulte d'un taux élevé de spéciation. Le lac Tanganyika par exemple, qu'on suppose isolé et relativement stable sur plus d'un million d'années après sa formation, recèle 176 espèces endémiques sur un total de 214 (Beadle, 1974). La stabilité des conditions environnementales des lacs plats étant généralement précaire, l'endémisme y est rare et l'ichtyocénose le plus souvent limitée aux espèces colonisatrices des périodes

hydroclimatiques favorables.

Les taux d'extinction présentent une irrégularité comparable à celle des taux d'immigration. Quasiment nul sur de longues périodes, le taux d'extinction des populations dans un environnement lacustre donné peut s'élever brutalement sous l'action d'une perturbation brutale ou d'une modification durable de l'environnement physique et conduire à une simplification, voire à la disparition complète de la zoocénose. Ainsi, les assèchements du lac Tchad et du lac Turkana au cours du dernier inter-pluvial, les assèchements répétés du lac Naivasha, ont causé l'extinction de la totalité de leurs faunes respectives. De même, l'accroissement de la salinité des lacs Nakuru et Turkana, dû à leurs récessions depuis plus de 3000 ans, est cause d'un appauvrissement de leurs zoocénoses.

Il apparaît ainsi que les taux d'immigration, de spéciation et d'extinction des populations lacustres dépendent en premier lieu des contraintes externes et que le taux de complexification et l'accroissement de la richesse spécifique ne résultent que secondairement d'une dynamique coenotique.

2/ Acquisition de processus homéostatiques

A l'échelle saisonnière, bien qu'en région tropicale les conditions de température et d'ensoleillement demeurent favorables sur la quasi totalité sinon sur la totalité du cycle annuel, il existe deux composantes climatiques influant de façon notable sur la production lacustre : le vent et les pluies. Ces dernières, par le biais des crues, apportent une part importante des ressources en nutriments et conduisent à un accroissement significatif et immédiat des taux de production. L'influence saisonnière des apports de crue, dépend davantage des dimensions du bassin d'alimentation et du rapport entre volume des crues et volume lacustre que de la structure coenotique présente. Particulièrement sensible dans les lacs plats dont le taux de renouvellement annuel est important, l'influence des apports de crue reste net dans les très grands lacs au voisinage du débouché des tributaires. Le ravinement des berges ou leur inondation temporaire peut dans certains cas (lac Victoria) jouer un rôle comparable dans l'accroissement de la productivité lacustre, de même que la mise en eau des zones inondées associées au système lacustre.

A une échelle de temps plus grande - pluriannuelle ou géologique -, il y a bien accumulation de matière organique dans les écosystèmes limniques, mais cela ne signifie pas pour autant qu'elle participe à une régulation des apports en nutriments. Dans les lacs profonds, la majeure part de la matière organique sédimentée dans l'hypolimnion est perdue pour la biocénose. Dans les lacs peu profonds, la réutilisation des substances nutritives dépend en grande partie du

régime des vents par le brassage de la masse d'eau et éventuellement de la surface du sédiment.

D'une façon générale, et la comparaison des lacs entre eux le montre bien (chap. 8), les facteurs clés de la productivité lacustre sont d'origine externe (forme de la cuvette, étendue des zones de rivage, profondeur moyenne, etc...) et sont indépendants - ou peu dépendants - de la structure et de la composition des communautés.

Ainsi, en milieu lacustre, les processus de régulation biologique des ressources nécessaires à la biocénose paraissent le plus souvent d'une importance trop faible pour contrebalancer efficacement l'instabilité des conditions externes lorsqu'elles se produisent. Doit-on pour autant considérer les systèmes limniques comme des écosystèmes jeunes ? Selon les critères énoncés précédemment, la maturité correspondrait alors, le plus souvent, à une phase évolutive proche de leur disparition, par comblement, ou encore à des cas exceptionnels comme le lac George. Parmi les écosystèmes lacustres étudiés dans le chapitre 8, c'est le seul qui corresponde précisément au schéma général des écosystèmes résumé précédemment : une forte endémicité, une forte production brute, mais également un fort taux de respiration et par là, une très faible production nette. L'accumulation de matière organique y est importante, et, comme ce lac est également peu profond, cette nécromasse participe à la régularisation des flux. Sa biocénose diversifiée comprend un grand nombre de niches distinctes. Bref, le lac George, lac plat atypique, est le seul à correspondre à la description habituellement faite des écosystèmes dans leur phase d'équilibre. C'est également le seul à bénéficier de conditions environnementales d'une parfaite stabilité.

Alors que l'étude de certains écosystèmes a permis de développer l'idée d'une prédominance croissante des facteurs autogéniques sur les facteurs allogéniques, conduisant même à l'idée d'une stratégie coenotique, il semble que les écosystèmes limniques tropicaux ne permettent pas de considérer ces concepts comme ayant une portée générale. Les facteurs allogéniques tels que les changements climatiques, géologiques, voire les changements d'origine anthropique - même lorsqu'ils sont passagers - présentent une importance déterminante dans la persistance d'une structure coenotique. Dans ces cas précis, le fonctionnement et le devenir de l'écosystème dépendent en premier lieu des fluctuations plus ou moins grandes des conditions externes. Dans la mesure où ces dernières leur laissent le temps nécessaire pour s'exprimer, des caractéristiques coenotiques peuvent s'affirmer.

CHAPITRE 11 - HISTOIRE, IMPORTANCE ET REPARTITION DES PECHERIES, LEUR INTEGRATION AUX PROJETS DE DEVELOPPEMENT

Il paraît difficile de clore l'étude des ichtyocoenoses sans évoquer l'un de leurs principaux prédateurs: l'Homme. Dans le Bassin Tchadien, la pêche constitue une activité fort ancienne possèdant une structure, un savoir-faire, une tradition propres aux nombreuses ethnies riveraines. Ainsi, les ressources ichtyologiques considérables du Bassin sont exploitées de longue date.

L'ancienneté des pratiques halieutiques transparait plus particulièrement dans les technologies développées. Très diversifiés et souvent fort élaborés, les engins de pêche qui furent ou qui sont encore utilisés dans les différentes parties du Bassin montrent le haut niveau de connaissance empirique des pêcheurs sur les caractéristiques écologiques et éthologiques des différentes espèces présentes.

L'introduction de technologies telles que le fil nylon, les moteurs hors-bord, ont permis à la pêche un développement important au cours des trente dernières années, aboutissant à des productions en protéïnes du même ordre que celles produites par l'élevage.

Nous présenterons ici les principaux traits de cette activité et de son évolution entre 1926 et 1977 en nous appuyant sur nos observations ainsi que sur les principaux travaux parus sur la pêche : Monod (1928), Blache et Miton (1962), Couty et Duran (1968), A.J. Hopson (1968), J. Hopson (1969 et 1972), Durand (1970 et 1970b, 1973b, et 1980), Loubens (1973), Quensière (1976), Vidy (1983).

Nous exposerons ensuite les estimations de la production et quelques exemples de l'influence de l'effort de pêche sur les stocks. En nous appuyant sur ces estimations de la production halieutique pour différentes situations hydrologiques observées au cours de la période d'étude, nous terminerons par quelques considérations sur la coexistence de la pêche et des aménagements hydro-agricoles dans le cadre des projets de développement de cette région.

11.1 - LES PECHEURS (fig. 11-1)

Les premières observations de Monod (1928) rapportent que la pêche est assez largement pratiquée par les populations riveraines.

En amont, les groupes Massa (Kirdis, Toubouris, Bananas, Mousgoums,...), traditionnellement tournés vers l'agriculture et/ou l'élevage, pratiquent une pêche de subsistance généralement plus active en période de hautes eaux lorsque les champs et les pâturages sont inondés par les crues des fleuves.

Plus au Nord, les tribus islamisées ont également pour la plupart une activité principale distincte de la pêche. Les Arabes Schoa, les Boudoumas, les Kouris sont essentiellement tournés vers l'élevage, alors que les Kanouris et les Bornouans sont surtout agriculteurs. Tous cependant pratiquent occasionnellement la pêche.

Les Boudoumas et les Kouris sont des insulaires du lac, les Kanouris et les Bornouans occupent la région nord-ouest du Cameroun mais sont surtout nombreux au Nigéria, les Schoas se rencontrent plus particulièrement dans le Sultanat de Goulfeï mais, peu sédentarisés, ils se déplacent sur des territoires beaucoup plus vastes. Sur les bords du Logone et du Chari, à la frontière septentrionale des Kirdis, les Kotokos occupent tout le Yaéré et, au nord de celui-ci, les territoires entre l'El Beïd et Logone - Chari où ils ont construit sur l'emplacement d'anciennes citées Sao, des villes souvent fort importantes fréquemment protégées par de hautes murailles d'argile (Logone-Gana, Zina,....).

Le groupe Kotoko constitue la seule ethnie comprenant traditionnellement de vrais professionnels. Monod décrit, en amont de Logone-Gana, des villages entiers constitués de pêcheurs de métier qui ne pratiquent pas d'autres activités et commercialisent les produits de leur art pour s'approvisionner en denrées agricoles. Bien que leurs activités deviennent progressivement plus diversifiées à mesure qu'on se rapproche du lac - et qu'on s'éloigne des grands marchés Foulbé - la pêche demeure une activité essentielle des Kotokos.

Par la suite, lors de l'intensification de l'effort de pêche industrielle, entre le début des années 60 et 1975, le professionnalisme ne sera plus l'exclusivité du groupe Kotoko. On observera une diversification ethnique importante des pêcheurs dans la région du Bas-Chari et sur le lac. Cette intensification d'une activité déjà pratiquée occasionnellement touchera surtout les Arabes, Bornouans, Haoussas et Boudoumas ainsi que certains groupes Massa. Inversement, lorsque les rendements deviendront médiocres dans le réseau fluvial on observera

des reconversions de pêcheurs professionnels vers d'autres activités. Les Kotokos notamment se tourneront vers le commerce. Là encore il s'agit d'une activité qui n'est pas entièrement nouvelle puisque Monod citait déjà leurs dispositions particulières pour le commerce et l'artisanat.

Malgré une structure traditionnelle bien établie, le domaine de la pêche montre donc une élasticité certaine des comportements et des activités des populations riveraines du Chari et du Lac. Les pêcheurs, tout comme les espèces qu'ils capturent, sont capables d'une certaine souplesse adaptative, modifiant leurs activités en fonction de l'environnement.

Pratiquée en tant qu'activité principale, ou en tant qu'activité de complément, la pêche présente deux finalités qu'il convient de dissocier: la pêche d'autoconsommation, destinée à l'approvisionnement de la famille et des proches et la pêche dite industrielle dont le produit est destiné à la commercialisation. Alors que la première est souvent pratiquée à proximité du lieu d'habitation et demeure difficilement quantifiable, la seconde justifie fréquemment des déplacements saisonniers vers des zones réputées plus productives. Ce fut le cas, par exemple, des migrations saisonnières de Bananas ou de Mousgoums vers la confluence Logone-Chari à la décrue, ou encore celui des Boudoumas qui jusqu'à la fin des années 60, s'installaient provisoirement dans le Delta pendant l'étiage. Génératrice d'une concentration parfois importante des efforts de pêche, la pêche industrielle est à l'origine d'un réseau de distribution et de commercialisation complexe dont les dimensions dépassent celles du bassin (cf. fig. 11-8).

Partout où la pêche s'exerce de longue date, la réglementation coutumière de ses activités reste très vivace. Basée sur une connaissance empirique des cycles biologiques et soucieuse de préserver une ressource considérée comme un patrimoine du village, la réglementation coutumière garantit une gestion raisonnable des ressources. Ainsi, la date de la Grande pêche de Logone-Gana (fig. 11-6) est établie par le Marabout et les sages du village. Avant son ouverture la pêche dans la Koulambou est interdite. Les dévalaisons de juvéniles sont ainsi épargnées et le profit à long terme préservé aux dépens du profit immédiat.

Dans le milieu lacustre, par contre, les activités halieutiques sont récentes et ne bénéficient donc pas de l'encadrement d'une organisation coutumière. La multiplication des ethnies impliquées dans la pêche, la pression économique exercée par les marchés nigérians font que l'exploitation s'y développe de façon sauvage. Les connaissances de tous ordres (bio-écologiques et socio-économiques) qu'exige une réglementation moderne étant encore pour beaucoup à acquérir, une réglemen-

tation commune aux différents pays riverains n'était pas établie. Les pêcheurs livrés à eux-mêmes sans aucun frein ont privilégié leur intérêt immédiat aux dépens de l'avenir. Si un tel comportement était souhaitable au moment de l'assèchement (1972-74), les stocks de Tchad Normal étant de toutes façons appelés à disparaître, il est à craindre qu'un développement anarchique de la pêche ait pu contrarier par la suite la restauration de nouveaux stocks.

11.2 - LES ENGINS

Initialement, chaque ethnie possède des techniques et des engins de pêche préférentiels adaptés tout à la fois à la capture des espèces cible et aux milieux traditionnellement exploités. Ces engins sont généralement très élaborés et dénotent un savoir-faire et une bonne connaissance de la répartition et du comportement des espèces. Cependant, parmi tous les groupes ethniques cités, ce sont les Kotokos qui utilisent les engins et les techniques de pêche les plus divers. Il n'est pas de notre propos de reprendre dans le détail leur inventaire qui figure de façon très complète dans les ouvrages de Monod et de Blache et Miton, d'autant que ces détails sont quelque peu dépassés, bon nombre d'engins étant progressivement tombés en désuétude. Nous nous limiterons à rappeler ici la forme et le maniement de quelques-uns d'entre eux parmi les plus caractéristiques et les plus fréquemment utilisés au cours de la période 1926-1978.

11.2.1 - LES FILETS

11.2.1.1 - Les filets triangulaires (fig. 11-2)

Un grand nombre de filets triangulaires a été décrit par Blache et Miton (1962). Seuls les "boulous" et les "sakamas" sont encore en usage. Le boulou est un filet triangulaire supporté par deux perches et mis en oeuvre par un pêcheur à pied, généralement devant un barrage (El Beïd). Le filet est plongé dans l'eau et relevé à intervalles réguliers. les poissons capturés glissent dans le fond du filet composé de mailles plus fines où ils sont récupérés avec une calebasse.

"Sakama" est un terme Kotoko désignant un boulou de grande taille utilisé à partir d'un bateau dirigé par un piroguier. L'extrémité de la poche est placée dans la pirogue et maintenue ouverte par deux pièces de bois. A chaque relève, les poissons glissent dans le fond du bateau. Les sakamas sont encore en usage sur le Logomatia et dans la région du Ba-Illi. Les "Sakamas à cornes" constituent une variante de grande taille utilisée par les Kims, Gambayes et Kabalaïs.

On trouve de larges descriptions des "zémy" dans les ouvrages de Monod (1928) et Blache et Miton (1962). Il s'agit d'un vaste filet triangulaire basculant supporté par deux longues antennes (10 à 11 m) et mis en oeuvre à partir d'une embarcation spécialement construite à cet effet. Ces engins, dont le coût est élevé, appartiennent à des patrons de pêche qui embauchent des équipes de pêcheurs qui travaillent pour eux. Très abondantes jusqu'à la fin des années 50, les zémys ont

complètement disparu après l'avènement du nylon.

11.2.1.2 - Les éperviers (fig. 11-3)

Ce sont des filets coniques de 4 à 6 m de diamètre pour 3 à 4 m de hauteur. Plombés sur le pourtour, ces engins sont lancés du bord ou à partir d'une pirogue. Introduits par les pêcheurs de la Bénoué, leur usage est resté assez confidentiel jusqu'à l'introduction du nylon. Ils sont désormais confectionnés soit par montage de nappes préfabriquées soit par filochage. Les tailles de mailles varient de 15 mm à 30 mm noeud à noeud. On les rencontre dans tous les milieux à l'exception des zones inondées. Certains engins de très grande taille - leur diamètre peut dépasser 10 m - sont utilisés dans les fleuves pour la captures des Lates, leur taille de maille peut alors atteindre 60 mm de côté.

11.2.1.3 - Les filets maillants

Les fibres synthétiques apparues au début des années 60 sont responsables du succès que connaît ce type d'engin auprès des pêcheurs du Bassin. Cette technique est cependant très ancienne puisqu'elle fut déjà citée par Monod pour le delta du Chari et probablement par Boyd Alexander (1907, in A.J. Hopson, 1968) pour l'embouchure de la Yobé. Elle demeurera cependant assez secondaire jusqu'à la fin des années 50, probablement du fait des piètres qualités mécaniques des fibres textiles utilisées jusque-là.

La nappe de filet est montée le plus souvent directement sur les ralingues (l'usage d'une sous-ralingue est rare) par le pêcheur lui-même. La hauteur du filet est adaptée à la hauteur d'eau dans laquelle la pêche s'effectue, elle est donc variable. La longueur dépend surtout du prix de revient et de mise en oeuvre. Les flotteurs le plus souvent confectionnés en "ambatch" (Aeschynomene elaphroxylon) sont fixés directement à la ralingue supérieure. Les poids en plomb de récupération ou plus souvent en terre cuite, sont ligaturés à la ralingue du bas lors du montage. Limités auparavant aux grandes mailles dans le delta (Monod, 1928) ou aux mailles moyennes vers Logone-Gana (Blache et Miton, 1962), les filets maillants, depuis l'avènement des nappes synthétiques, présentent une grande diversité de mailles depuis 18.5 mm jusqu'à 155 mm. Le taux de montage de ces filets est très généralement voisin de 50%, à l'exception des très grandes mailles qui sont destinées à capturer des poissons plats (Citharinus) et ont un taux de montage de 30%.

Quelque soit le type d'engin, deux méthodes de pêche sont également en usage :

- Pêche au filet dormant. Les filets sont disposés à poste fixe dans le lac ou le long des berges fluviales et sont visités une fois par jour, en général le matin. Cette méthode est peu pratiquée dans le fleuve et uniquement en période d'étiage.

- Pêche au filet dérivant. Le filet est déployé perpendiculairement au sens du courant. Le pêcheur laisse dériver son engin en veillant à ce qu'il demeure bien perpendiculaire aux berges. La durée de l'action de pêche (dérive) dépend de l'abondance des prises. Cette méthode est uniquement pratiquée dans les fleuves, surtout à l'époque des migrations.

Blache et Miton (1962) décrivent des pêches aux filets maillants pratiquées autrefois sur le Logone, mais qui ne le sont plus actuellement. Il s'agit de dérives effectuées à l'aide d'un filet dépourvu de ralingue inférieure et de plombage. Cette pratique s'observe encore dans des régions d'Afrique où l'on capture de très gros individus, par exemple dans la cuvette congolaise. Le "flou" du filet est maximum, son inertie très faible le rend moins repérable par le poisson (peu de vibrations) qui s'y emmêle plus qu'il ne s'y maille.

11.2.2 - LES SENNES (fig. 11-3)

11.2.2.1 - **Les sennes de rivage**

Les sennes de rivage, surtout utilisées sur le Logone par les Kotokos avant les années 60, sont réapparues vers la fin des années 70 dans les pêches d'étiage. Il s'agit alors d'engins de fortune pour la plupart. Les ailes sont confectionnées dans de vieilles nappes de filet (mailles de 20 à 25 mm). La poche centrale est taillée dans un filet plus robuste à petites mailles (14 mm). On pouvait également trouver des sennes taillées dans une seule nappe de petites mailles ou encore des engins pourvus d'une poche centrale formée de deux nappes superposées. La hauteur en pêche varie entre 1,8 m et 3 m, la longueur entre 100 et 120 m. La ralingue supérieure est pourvue de flotteurs, la ralingue inférieure est plombée. Les deux ralingues sont prolongées par des cordes de halage d'une longueur d'environ 20 m. Ces engins sont principalement utilisés pour épuiser les mares et les bras morts qui s'isolent lors de la décrue. Leur mise en oeuvre se fait donc plus souvent à pied qu'en pirogue. L'efficacité de ces engins s'est également accrue par l'adjonction fréquente devant la poche d'une nappe qui racle le fond, reliée à la ralingue inférieure et halée en même temps que les ailes. Les rendements observés, très variables d'une équipe à l'autre, semblent dépendre étroitement du savoir-faire des pêcheurs et de l'état

des filets.

11.2.2.2 - Les sennes à bâtonnets

L'engin est constitué d'éléments de filets tendus verticalement sur des bâtons fixés à leurs extrémités et régulièrement espacés. Il s'agit d'une pêche collective se pratiquant sur fond sableux. Les pêcheurs ramènent au rivage plusieurs nappes accolées en raclant le fond. Cette pratique, très courante à l'étiage avant les années 60 pour capturer les bancs d'Alestes en migration, est quelque peu tombée en désuétude. Elle est encore utilisée dans les environs de la confluence pour produire du poisson frais.

11.2.3 - LIGNES, PIEGES, NASSES ET CHAMBRES DE CAPTURE (fig. 11-4)

11.2.3.1 - Les lignes

Il s'agit de lignes de 100 à 200 m de long pourvues d'hameçons de 3 à 4 cm de long montés sur des avançons d'une dizaine de centimètres et distants les uns des autres d'une quinzaine de centimètres. Les lignes sont pourvues ou non de flotteurs et, selon les cas, sont tendues au fond ou entre-deux-eaux. Cette pratique de pêche d'origine Haoussa est très largement utilisée dans le lac et dans les fleuves. Fixés, à l'une ou aux deux extrémités, à un piquet fiché dans la berge, ces engins sont inspectés en général une fois par jour, sans être relevés.

11.2.3.2 - Abris-pièges

Un amas de branchage de trois à cinq mètres de diamètre est disposé dans une zone d'eau calme et peu profonde afin que les poissons (principalement les Cichlidae) viennent s'y abriter. Lorsqu'au bout de quelques jours la colonisation par les poissons semble suffisante, les branchages sont encerclés par des claies. L'espace ainsi isolé est ensuite débarrassé des branches qu'on y avait disposées. Les poissons sont récoltés à l'aide d'une épuisette.

11.2.3.3 - Nasses et paniers pièges

Ces engins sont fabriqués à l'aide de tiges de graminées ligaturées par des bandelettes d'écorce. Posés dans les déversoirs des bourrelets de berge, ils sont utilisés au moment du débordement de la crue pour capturer les poissons en migration latérale.

Ces nasses sont également utilisées entre Logone-Birni et Logone-Gana pour capturer les migrateurs qui remontent le fleuve en crue. Elles sont disposées près des rives, en surface dans la journée et à mi-profondeur pendant la nuit.

11.2.3.4 - Chambres de capture

Ces engins sont fabriqués à partir de claies assez hautes pour empêcher les échappements par saut. Ils sont utilisés en période de hautes eaux et de décrue, seuls ou associés à des barrages ou à des nasses comme pendant la pêche de Logone-Gana (fig. 11-5A et 11-6).

Les Moumans sont des chambres de capture de petite dimension associées à des barrages en claies pour capturer des poissons en dévalaison dans les chenaux de drainage creusés dans le Yaéré par les pêcheurs. Les moumans peuvent également être utilisés seuls et appâtés dans les plaines d'inondation pendant les hautes eaux.

11.2.4 - LES PECHES DE BARRAGE

Les pêches de barrage sont rencontrées dans les plaines d'inondation bordant le cours du Logone.

11.2.4.1 - La grande pêche traditionnelle de Logone-Gana (fig. 11-5A & 11-6)

En amont de Logone-Gana, l'exutoire principal des zones inondées de la rive droite du Logone, dénommé Koulambou ou N'Gourkoula selon les ethnies, draine les régions des Ba-Illi. A la décrue, vers la fin décembre, la rivière est entièrement barrée d'une série de claies et plusieurs techniques de pêche sont alors associées. Les poissons qui regagnent le Logone se heurtent au barrage. Certains tentent de rebrousser chemin vers l'amont, mais ils ont alors de fortes chances de pénétrer dans les grandes nasses Kotoko dont l'ouverture est dirigée vers l'aval et qui occupent tout le lit du fleuve. D'autres réussissent à sauter l'obstacle (Hydrocynus, Labeo,...) et retombent alors dans les pirogues placées en aval. Les poissons échappant à ces deux obstacles aboutissent dans les grandes chambres de capture Kim et Kabalaï disposées en aval du premier barrage et occupant, elles aussi, toute la largeur de la rivière. Pour compléter le tout, de nombreux filets maillants sont mis en oeuvre pendant la première semaine.

Cette pêche de décrue ne concerne que les poissons adultes dont une forte proportion d'Alestes et tout particulièrement d'Alestes dentex pendant les premiers jours de pêche.

Les nasses ne restent posées qu'environ une semaine ; en revan-

che, les chambres de capture persistent pendant un à deux mois. Les eaux résiduelles du bief sont encore exploitées par des filets maillants dormants et des lignes à hameçons multiples non appâtées. Les captures peuvent être très appréciables : 250 tonnes environ ont été capturées pendant les trois premiers jours de pêche, en 1969.

11.2.4.2 - Les pêcheries de l'El Beïd (fig. 11-5B & 11-7)

Nous n'évoquerons que succintement cette pêcherie dont le mode de fonctionnement est largement détaillé dans le chapitre 7. L'El Beïd est une rivière saisonnière qui draine une part importante des eaux du Yaéré directement vers le lac Tchad (cf. chap. 1). L'El Beïd revêt une grande importance pour les stocks de poissons lacustres : il assure un alevinage direct du lac à partir des frayères fluviales du Nord Cameroun où les jeunes naissent et grandissent à l'abri des prédateurs pendant la crue.

Les pêcheries de l'El Beïd sont basées sur l'usage de barrages de pêche associés à l'utilisation d'un filet triangulaire de type haveneau : le boulou. Lors des observations de Monod, les barrages étaient peu abondants et situés dans la partie aval de la rivière entre Fotokol et Wulgo, là où les berges sont franches et le lit nettement délimité. Ce type de barrage, construit en chevron, pointe orientée vers l'amont, a pour but de réduire la largeur du chenal emprunté par les poissons en dévalaison, à deux étroits goulets placés de part et d'autre, près des rives. Là viennent se placer les pêcheurs qui récoltent les poissons en dévalaison à l'aide de boulous.

Si ce type de barrage existe toujours il en existe un autre basé sur des principes légèrement différents. Comme les précédents ils sont constitués d'un entrelacs de branchages maintenu en place par une rangée de piquets solidement enfoncés dans le lit de la rivière. Assez large dans le lit mineur pour résister à la force des eaux de crue, ces barrages se poursuivent dans le lit majeur par une ou deux ailes selon la conformation des berges. Dans les ailes, des loges sont aménagées où viennent s'installer les pêcheurs. Environnés de branchages, ces derniers capturent au boulou les poissons qui viennent longer la construction pour y chercher, plus qu'un passage, nourriture et abri (cf chap. 7 pour plus de détails).

L'observation aérienne montre que ces barrages permanents (270 environ en janvier 1969 ; Durand, 1970b) sont répartis tout le long de la rivière, de Tildé au lac. En 1968-69, la pêche était active pour 167 barrages sur 200 susceptibles d'être utilisés normalement. La densité des seuls barrages actifs était de 1.2 au km, soit un barrage de pêche tous les 800 m environ. Leur répartition est en fait assez inégale, les deux tiers d'entre eux se trouvant dans la moitié inférieure du cours

de l'El Beïd. Leur densité maximale se rencontre à 100 km environ des zones inondées où 150 m seulement les séparent les uns des autres.

11.3 - REPARTITION SPATIO-TEMPORELLE DES EFFORTS DE PECHE

11.3.1 - SITUATION ANCIENNE (1926-1960)

Jusqu'au début des années 60, la pêche est rare en milieu lacustre. "Le lac reste très peu exploité et ne l'est que dans sa bordure sud-ouest et dans la région des îlots-bancs de la bordure nord-est", écrivent Blache et Miton (1962). Essentiellement pratiquée en milieu fluvial, la pêche est fortement influencée par le rythme des saisons hydrologiques. Dans le lit des fleuves, la pêche est surtout pratiquée en saison sèche et en début de crue. Pendant les hautes eaux, les débits deviennent trop importants pour la plupart des engins utilisés. Quelques techniques sont encore employées mais l'essentiel de l'effort de pêche est reporté vers les zones inondées. A la décrue, enfin, on exploite les migrations latérales des poissons cherchant à regagner des milieux permanents.

L'essentiel des captures s'effectue aux dépens des migrateurs : bancs de géniteurs en migration anadrome pendant l'étiage et le début de crue, bancs de juvéniles (et d'adultes dans certains cas) lors de la décrue. Ces migrations induisent une modulation saisonnière des efforts de pêche déployés. Ces derniers sont maximums à la période de hautes eaux et à la décrue ainsi qu'au plus fort de l'étiage du fait de la participation plus importante des pêcheurs occasionnels, mais aussi des rendements plus importants obtenus à ces moments.

La répartition géographique des efforts résulte, quant à elle, de l'interaction des conditions environnementales d'une part (régions plus ou moins faciles à exploiter, lieux de concentration et/ou de déplacement des poissons,...), et de la proximité des débouchés commerciaux d'autre part (la pêche industrielle étant naturellement plus développée là où les produits de la pêche sont plus faciles à écouler).

11.3.1.1 - Le Bas-Chari de la confluence au Delta

Ce bief est très exploité. Dépourvu d'extensions latérales et de zones inondables, il constitue un lieu de passage obligatoire pour les migrateurs venant du lac.

Le delta est largement colonisé par les campements des pêcheurs occasionnels venant du lac comme les Kouris, les Boudoumas, les Haoussas et les Bornouans. Les produits de la pêche sont commercialisés sur les marchés nigérians tout proches. Les engins les plus couramment utilisés sont les lignes à hameçons multiples non appâtés. On trouve également diverses sortes de filets (filets montés du type épuisette ou

haveneau ou encore filets maillants).

La diversité des engins est plus grande en amont, entre le delta et la confluence. Dans ce bief, l'essentiel de la pêche est assuré par les Kotokos. Les pêcheurs occasionnels sont les Arabes Schoa, les Bornouans et secondairement les Haoussas. On y trouve initialement très peu de pêcheurs d'origine Massa mais ces derniers s'implantent progressivement à partir des années 50.

Chaque ethnie important ses propres techniques, la diversité des engins utilisés est très grande mais l'un des plus spectaculaire demeure la "zémy" dont le nombre augmente notablement entre l'époque de Monod (1925) et celle de Blache(1955).

C'est aux alentours de la confluence que l'intensité des efforts de pêche est la plus grande du fait de la présence des marchés importants de la capitale tchadienne sur la rive droite du Chari et de la sous-préfecture camerounaise de Kousseri qui lui fait face. Les Kotokos partagent l'exploitation de cette région avec d'autres ethnies islamisées (Bornouans, Schoas,...) qui utilisent des palangres non appâtées et différentes sortes de filets et des pêcheurs du groupe Massa (Kims, Kabalaïs, Bananas, Mousgoums,...) qui pratiquent surtout des pêches d'étiage à la senne à bâtonnets et des pêches de décrue à l'aide de barrages associés à des pièges, nasses et chambres de capture dans les fractures des bourrelets de berge. Les zémys, et les sakamas sont également employées aux basses eaux.

Les méthodes de pêches utilisées alors par les différentes ethnies se complètent et font qu'en amont du delta jusqu'à la confluence la pêche est exercée toute l'année.

Le Serbewel et le Taf-Taf qui constituent les premiers bras du delta sont le théâtre d'une activité halieutique moins importante. Probablement parce que leur extrémité septentrionale se perdant dans la ceinture papyracée du lac, ces deux rivières sont beaucoup moins fréquentées par les migrateurs. D'après Blache et Miton leurs zones de déversement sont exploitées plus intensivement par les riverains (Schoas, Kotokos et Bornouans).

11.3.1.2 - Les fleuves en amont de la confluence

En amont de la confluence, le cours du Logone est exploité beaucoup plus intensivement que celui du Chari. Les raisons les plus importantes semblent d'une part l'étendue des zones inondées en bordure du Logone et d'autre part la rareté, voire l'absence, de pêcheurs professionnels Kotokos sur le cours du Chari en amont de N'Djaména.

Entre la confluence et le Logomatia, le Logone traverse les territoires Kotoko. La présence de Kousseri et N'Djaména en aval, la

proximité des grands axes commerciaux desservant le Nigéria, Bangui et Moundou en font une région favorable à la commercialisation des produits de la pêche. Les deux vastes zones inondables de part et d'autre du Logone lui confère un potentiel halieutique élevé.

La zone inondée de rive droite alimente la grande pêcherie de Logone-Gana basée sur la capture des adultes regagnant le Logone lorsque la décrue s'amorce. En rive gauche, dans le Yaéré, la pêche s'effectue surtout dans les drains (barrages et nasses, pièges appâtés). Dans la région du Logomatia qui draine la portion sud des eaux du Yaéré, des pièges faits de claies ferment les chenaux de drainage creusés à la main dans les rives de la rivière. Ces pêcheries capturent essentiellement des juvéniles.

Dans l'El Beïd, qui draine l'essentiel du Yaéré, on utilise des sakamas seules ou en association avec un barrage en chevron dans la partie terminale du cours, à partir de Fotokol, là où les rives sont nettes et élevées. Cette pêcherie prendra par la suite une extension beaucoup plus grande.

Dans les plaines inondées, la pêche est pérenne, diversifiée et intense. On y trouve toutes les techniques et tous les engins utilisés dans l'ensemble du bassin. Pêches permanentes à l'aide de palangres non appâtées, de grandes sakamas à cornes,... Pêches saisonnières telles que pêches d'étiage à l'aide de zémys et de sennes à bâtonnets, pêches de hautes eaux à l'aide de pièges appâtés dans les zones inondées. Pêches de décrue à l'aide de nasses, de pièges, de barrages. Pêches individuelles, mais aussi pêches collectives comme les pêches de barrage sur le fleuve à l'étiage, la grande pêche de Logone-Gana,...

En résumé, de 1926 jusqu'au début des années 60, la pêche dans le Bassin Tchadien présente trois caractéristiques majeures :

- elle constitue déjà une activité industrielle,
- elle est essentiellement fluviale,
- elle fait appel à une très grande diversité technologique.

Au cours de cette période, on note certaines tendances évolutives qui sont :

- l'accroissement progressif de l'effort de pêche dans les biefs fluviaux
- une participation accrue des pêcheurs du groupe Massa qui tendent à une spécialisation dans la pêche et qui recherchent les rendements les plus élevés en se rapprochant progressivement du delta et du lac d'où proviennent les stocks de géniteurs en migration.

11.3.2 - PERIODE 1960-1971

Le fil de nylon apparaît dans le bassin vers 1958 (A.J. Hopson, 1968) mais, en 1961, la plupart des filets utilisés sur le lac sont encore fabriqués localement par les pêcheurs (Mann, 1962). Ce n'est donc qu'à partir de 1962-63 que cette nouvelle fibre devient courante.

L'introduction du nylon va considérablement modifier les caractéristiques de la pêche. Auparavant, les filets étaient fabriqués localement à partir de fibres naturelles telles que le coton, l'Hibiscus, le Calotropis,... Le nylon en fils et surtout sous forme de nappes de filet fabriquées industriellement et commercialisées à bas prix va conduire au développement de la pêche au filet maillant. Cette technique connaîtra un essor considérable et sera en partie responsable de l'accroissement rapide des efforts de pêche pendant les années 70.

Le développement de la pêche au filet maillant s'accompagne d'une diversification des mailles utilisées ainsi que des techniques de pose.

Parallèlement au développement des filets maillants, on observe une diminution de la diversité des engins utilisés dans les milieux fluviaux. Les filets triangulaires perdent beaucoup de leur importance, tout particulièrement les zémys, probablement à cause de leur coût élevé de fabrication, d'entretien et du nombre de personnes nécessaires à leur maniement, au regard des rendements très moyens qu'elles permettent, relativement à d'autres engins plus simples.

Cependant, l'évolution de la pêche au cours de cette période ne résulte pas seulement de l'introduction du nylon. Deux autres phénomènes vont également influer de façon importante :

- La crue du lac. L'extension lacustre qui atteint son maximum en 1962-63 et la force des crues fluviales pendant cette période (la crue de 1962-63 est la plus forte enregistrée depuis le début des observations hydrologiques) sont favorables à l'accroissement des populations de migrateurs qui constituent l'essentiel des captures en milieu fluvial.

- L'extension du marché. Le développement progressif de la demande nigériane absorbe sans difficultés l'accroissement de production et incite les pêcheurs à intensifier leurs efforts.

Pendant les années 60, on observe donc tout à la fois une amélioration des outils, un accroissement des rendements et l'ouverture de nouveaux débouchés. Toutes les conditions sont réunies pour favoriser une intensification des activités de pêche dans le Bassin.

11.3.2.1 - Les fleuves

A/ **Du delta jusqu'à la confluence,** les quatre principales méthodes de pêche sont les filets dormants, les filets dérivants à grandes mailles ou à petites mailles et les palangres non appâtées. Contrairement à la pêche lacustre, l'essentiel des captures provient des filets à petites mailles.

Un recensement des pêcheurs effectué en décembre 1963 par Couty et Duran (1968) indique le maintien de la dominance Kotoko au Delta et dans les biefs inférieurs du Chari. Cependant, les Arabes sont en nette progression et pratiquent désormais la pêche comme activité principale et non plus comme un simple complément. En progression rapide également, les Haoussas et les Bornouans (Kanouris) venus du Nigéria. Ces derniers qui ne représentaient que 6% des pêcheurs en 1925 (Monod, 1928) et 10% en 1954 (Blache et Miton, 1962) doublent d'importance en moins de 10 ans et représentent 20% des pêcheurs actifs en 1963.

Tous les pêcheurs de la zone deltaïque et supra-deltaïque conditionnent leur poisson sous forme de "banda" (cf § 11.4.1) pour le commercialiser vers le Nigéria.

Les groupes Massas s'implantent entre le Delta et la confluence. Les sédentarisés sont toujours peu nombreux mais ils accueillent de nombreux migrants qui constituent le groupe dominant pendant l'étiage. Leur pêche est encore basée sur l'usage de la senne à bâtonnets et se limite vers le nord à l'entrée du Taf-Taf car, plus en aval, les bancs de sable ne sont pas suffisamment découverts pour permettre l'usage de cet engin.

La confluence reste un pôle important mais les activités de pêche glissent progressivement vers la région deltaïque. Deux raisons à cela, d'une part le développement de la demande Nigériane et, d'autre part, la préoccupation déclarée des pêcheurs d'accroître leurs rendements en s'approchant des lieux d'origine des migrateurs. Ce dernier argument est peu justifié sur le plan biologique ; les fuites latérales des migrateurs vers les zones inondées sont insignifiantes en aval de la confluence. Il s'agit davantage d'un problème de compétition entre pêcheurs, ceux situés en amont craignant de voir leur production amoindrie par l'activité de ceux situés en aval.

B/ **En amont de la confluence,** les techniques de pêche saisonnière restent plus diversifiées. Les filets maillants à grandes et petites mailles , les lignes à hameçons multiples y sont également rencontrés et viennent remplacer les zémys pendant les pêches d'étiage. On note également un développement de l'usage de l'épervier introduit par les pêcheurs de la Bénoué. Les pêches de hautes eaux dans les zones inondées conservent leurs caractéristiques.

Parmi les pêches de décrue il faut noter, pendant cette période, un développement important de la pêcherie de l'El Beïd. Comme dans la région deltaïque, l'extension de cette pêcherie est très certainement liée à l'augmentation des rendements pendant les années 60, ainsi qu'à la proximité des grands axes de commercialisation vers Fotokol et Wulgo d'une part, et vers Maroua via Tildé d'autre part (fig. 11-8).

11.3.2.2 - Le lac

A/ **Cuvette sud**

Jusqu'en 1972, la pêche reste peu importante dans la cuvette sud. Pratiquement nulle dans toute la partie tchadienne du lac, c'est seulement dans la bordure méridionale et dans la région de Baga-Kawa que les activités sont notables avec deux types d'engins : le filet maillant à grandes mailles et les lignes à hameçons multiples non appâtés simplement posées au fond ou tendues entre-deux-eaux.

Au cours de cette période, la répartition des efforts de pêche dans la cuvette sud n'est pas liée à la répartition des stocks lacustres. Au contraire, on s'accorde à trouver (Bouchardeau et Lefèvre, 1957 ; Blache et Miton, 1962 ; Couty et Duran, 1968) dans la région tchadienne du lac (Archipel et Ilots-bancs), une richesse et une biomasse plus grandes que sur les côtes camerounaises et nigérianes. La répartition des pêcheurs résulte de l'attraction des marchés nigérians et des tracasseries douanières du Tchad qui découragent les pêcheurs. Ces mêmes tracasseries expliquent la répartition des campements de pêche presque tous situés sur la rive camerounaise au Delta et le long du Chari.

L'accroissement des efforts de pêche dans la cuvette sud résulte d'un afflux de pêcheurs nigérians - Kanouris et Haoussas qui, pour les raisons invoquées plus haut, ne dépassent pas la zone deltaïque dans leur déploiement vers l'est -, mais également de la reconversion des Boudoumas de l'Archipel en pêcheurs. D'après Couty et Duran (1968), la crue du lac est probablement responsable de l'abandon de leur activité traditionnelle (élevage) et de certaines activités annexes comme le transport du natron vers le Bornou. L'intensification des activités halieutiques au Delta qu'ils fréquentent régulièrement a pu les inciter à se consacrer à la pêche qu'ils vont pratiquer le long des côtes bornouanes, près des circuits de distribution et loin de l'administration tchadienne.

B/ **Cuvette nord**

Bien que la pêche gagne de nouvelles ethnies dans la cuvette sud, les activités halieutiques sont plus importantes dans la cuvette nord, avec une prédominance très nette des filets à grandes mailles (60 mm à

130 mm , avec un mode pour les filets de 90 mm). D'abord limités aux zones d'îlots-bancs et de la côte occidentale avec les eaux libres du nord, les filets dormants à grandesmaillesse sont peu à peu répandus dans l'ensemble de la cuvette, ceci grâce à l'utilisation de plus en plus courante des moteurs hors-bord. Toutefois, l'archipel nord-est n'était pratiquement pas exploité, probablement du fait de la relative rareté des poissons de grande taille.

Les captures de poissons de taille moyenne étaient relativement modestes avant 1970. L'essentiel était fourni par les sennes de la rivière Yobé. Installées juste en amont de l'embouchure, ces pêches saisonnières s'effectuaient entre septembre et février et utilisaient des filets de 20 mm fabriqués localement (J. Hopson, 1972).

Des filets maillants étaient également utilisés le long de la côte occidentale, près de la Yobé. Comme pour les filets à grandes mailles, l'utilisation de nouvelles embarcations et de moteurs hors-bord a permis l'extension de ces pêcheries qui, en 1969, étaient installées dans les îlots-bancs du nord-est avec des mailles de 25 mm à 30 mm (J. Hopson, 1972) sans que la production totale soit notable.

En conclusion, la diversité des activités de pêche qui apparaît dans la description que nous venons de faire ne doit pas cacher que les filets maillants dominent et que ce sont les pêcheries correspondantes du lit mineur des fleuves, du delta et du lac Tchad qui fournissent la majeure partie de la production.

Cette situation est tout à fait nouvelle par rapport à celle décrite par Blache et Miton, les filets maillants n'apparaissaient alors que comme une technique parmi d'autres. L'augmentation de l'effort total de pêche à partir de la fin des années 60 correspond à l'introduction du nylon pour la fabrication des filets maillants. On peut rappeler ici, pour situer cette évolution que, selon les estimations de Durand (1973b), l'effort total de pêche dans la cuvette nord a été multiplié par 50 environ entre 1967 et 1971-72, alors que dans le même temps la production totale quintuplait (cf. § 11-5).

Cette intensification correspond, par ailleurs, à l'accroissement de la population de pêcheurs par reconversion, comme dans le cas des Boudoumas et des Arabes du Delta, ou encore par immigration : immigration Bornouane et Haoussa venant de l'ouest, immigration des groupes Massa descendant du sud vers les régions lacustres. L'accroissement du nombre d'engins, l'accroissement du nombre de pêcheurs, leur concentration progressive vers le lac, annoncent le développement explosif des activités halieutiques dans le bas réseau fluvial et dans le lac, développement qui caractérisera les années 70.

11.3.3 - EVOLUTION DE LA PECHE PENDANT LA SECHERESSE

11.3.3.1 - **L'invasion lacustre**

Alors que l'extension lacustre et l'importance des crues caractérisait le début des années 60, la fin de la décénnie et le début de la suivante voient se succèder les crues déficitaires qui conduisent à une récession lacustre et à des taux de migrations probablement moins importants. Jusqu'en 1971, le déplacement progressif des lieux de pêche vers les régions deltaïques s'est effectué indépendamment de la baisse du lac, puis les captures dans les fleuves diminuent notablement et les pêcheurs s'installent de plus en plus près du lac. Le phénomène culmine en 1972-73 avec deux crues particulièrement médiocres.

Dès 1972, la raréfaction des lignes à hameçons multiples dans la région deltaïque indique la défection des pêcheurs nigérians. Les autres professionnels s'installent au plus près du lac. Sur la rive tchadienne, le village de Djimtilo est abandonné au profit de celui de Hadidé à l'extrémité nord des terres exondées aux hautes eaux. De là, un nombre croissant de pêcheurs vont poser leurs filets directement dans le lac, à proximité du Delta.

En 1973, l'arrivée de la deuxième crue centennale sèche et la faiblesse des rendements conduisent à un arrêt complet de la pêche. Une partie des professionnels va s'installer dans la cuvette sud mais la majorité d'entre eux quittent le delta avec engins et pirogues pour se rendre en camion dans la cuvette nord qui vient de s'isoler (Quensière, 1976). Dans cette région se trouvent emprisonnés les plus importants stocks lacustres qui vont faire l'objet d'une pêche d'épuisement avant l'assèchement complet de la région en 1975. L'ensemble de la production est drainée par un réseau de collecteurs - pour la plupart d'origine Haoussa - qui approvisionnent également les équipes de pêche en produits de première nécessité. De véritables convois de pirogues chargées de sacs de poisson fumé sont ainsi acheminés vers le Nigéria en 1973-74. A la même époque, des phénomènes comparables, bien que de moindre ampleur, sont observés dans la cuvette sud. L'ensemble du lac est l'objet d'une exploitation intensive.

Après s'être déplacés massivement vers le nord, les pêcheurs refluent à nouveau vers la cuvette sud à partir de 1975. Depuis, c'est cette région qui fournit l'essentiel des captures bien que des prises non négligeables soient effectuées dans les zones marécageuses de la cuvette nord lors de sa remise en eau temporaire chaque année.

11.3.3.2 - Evolution des technologies

Il convient ici de mettre l'accent sur le rôle de la motorisation dans l'intensification de la pêche à partir des années 60. Tout d'abord la motorisation des moyens de transports qui permet à la fois l'écoulement de plus grandes quantités et la diminution des durées d'acheminement. D'où l'importance de marchés tels que Boulangoa, Fotokol ou Baga-Kawa (Tildé, dans une moindre mesure) situés sur des routes praticables en toutes saisons. Motorisation également des embarcations : les moteurs hors-bord utilisés d'abord dans la cuvette nord pour le transport du poisson le furent progressivement pourla pêche elle-même. Dans le delta, jusqu'en 1972 la motorisation n'était pas nécessaire, la pêche s'effectuant dans le fleuve à proximité des campements. Les moteurs hors-bord n'apparaîtront qu'à partir de 1976 et marqueront la réorientation de la pêche du fleuve vers le lac.

Les techniques de pêche n'ont pas connu de changements particuliers entre 1965 et 1977. Ce sont toujours les filets maillants qui fournissent la quasi totalité de l'effort de pêche dans la région du lac. Les mailles par contre, ont beaucoup évolué. Il y avait initialement deux types principaux de filets :

- les filets à grandes mailles (80 mm à 155 mm de côté) utilisés surtout en filets dormants dans les fleuves à l'étiage et dans la cuvette nord toute l'année. Ces filets capturaient la plupart des espèces de grande taille: Lates niloticus, les Labeo, les Citharinus, Hydrocynus brevis, Bagrus, Heterotis, Hemisynodontis membranaceus, etc
- les filets maillants à petites mailles (25 à 30 mm de côté) ou filets à salanga, le salanga désignant globalement les Alestes dentex et A. baremoze, espèces de tailles moyennes (25 à 30 cm) auxquelles viennent se mêler des Hydrocynus forskalii, Brachysynodontis batensoda, ainsi que divers Schilbeïdae, Mormyridae,...

La quasi absence de mailles inférieures à 25 mm d'une part, et de celles comprises entre 40 et 70 mm environ d'autre part, garantissait que, pour l'essentiel, les captures s'effectuaient aux dépens d'individus adultes.

Depuis 1971, la pêche des Alestes a pratiquement cessé avec la disparition du stock qui fournissait auparavant de huit à dix mille tonnes de poisson frais par an. Les grandes mailles, de leur côté, ont progressivement laissé place à des mailles de plus en plus petites : 70 mm puis 60 mm et 50 mm. Lors d'observations effectuées les 15 et 16 novembre 1977 dans le delta du Chari, nous avons pu constater que les mailles s'étageaient entre 40 mm et 75 mm de côté, avec une dominante vers 50 mm.

11.3.3.3 - Exploitation du système fluvio-lacustre en période de Petit Tchad

Dans le réseau fluvial, la pêche industrielle s'arrête complètement en 1972-73. Elle ne reprend que fin 1974, assez timidement, dans les biefs situés en amont de la confluence, lors de la reprise d'une hydrologie normale. Dans la région deltaïque on n'observe plus que des pêches occasionnelles de complément (Quensière, 1976).

Pendant l'assèchement, bon nombre de pêcheurs se sont reconvertis à d'autres activités. Les Kotokos du Yaéré, par exemple, sont partis nombreux, qui vers le Nigéria, qui vers l'intérieur du Cameroun pour se livrer au commerce. Si bien qu'en 1974-75, les pêches de l'El Beïd sont peu importantes et bon nombre de barrages ne sont pas restaurés. L'exploitation des zones inondées pendant les hautes eaux et la décrue ne reprendra un aspect sensiblement normal que vers 1976-77. Comme les pêches de l'El Beïd, la grande pêche de Logone-Gana est maintenue mais avec des rendements notablement plus faibles qu'avant 1972.

Dans les fleuves, à l'étiage, on n'observe pratiquement plus de sennes à bâtonnets. En revanche, après 1975, l'usage de la senne de plage et les abris-pièges se développe dans le Chari, au-dessus du confluent (Franc et Vidy, com. pers.). Au cours d'un recensement effectué en mai 1977, une cinquantaine de sennes de plage et plus de 1000 abris-pièges ont été dénombrés sur les 160 km séparant N'Djaména de Guélengdeng. La pêche à la senne est alors pratiquée par de petits groupes de pêcheurs Saras (Gambayes) comprenant 4 à 6 hommes et leurs familles établis en campements. Les engins de taille réduite (100 à 150 m) pour pouvoir être maniés par trois ou quatre pêcheurs, sont construits, tout ou partie, dans des nappes de 14 mm. Les captures sont composées essentiellement de poissons de petite taille.

Les abris-pièges sont également utilisés à l'étiage par des pêcheurs du même groupe ethnique pratiquant une pêche itinérante. Le succès de la méthode et le peu de soins qu'elle exige ayant rapidement intéressé les villageois riverains du Chari, le nombre d'abris-pièges triple entre 1975 et 1977. Malgré l'abaissement concomitant des rendements (de 18 kg à 4 kg par abri et par jour), cette pêche demeure une activité de complément pour les sédentaires. En 1977, à Morkou, quelques cinquante kilomètres en amont de N'Djaména, près de 50 abris étaient exploités au rythme des passages des taxi-brousse, le poisson étant destiné à être vendu frais au marché de la capitale.

11.4 - TRANSFORMATION ET COMMERCIALISATION DU POISSON

11.4.1 - TRANSFORMATION

La consommation de poisson frais est localisée aux environs immédiats du lac et des fleuves, ainsi que dans les deux grands centres urbains de N'Djaména et Maïduguri. Recherché par les consommateurs du sud, le poisson frais est de toutes façons assez peu appécié par les gens du nord qui lui préfèrent le poisson transformé par fumage ou séchage. Le séchage au soleil est utilisé pour les poissons de petite taille (pêcherie de l'El Beïd par exemple) et certains poissons de taille moyenne commercialisés sous le nom de "salanga". Cette catégorie correspond en fait presque uniquement aux Alestes baremoze et A. dentex qui sont toujours séchés soit entiers (rive nigériane du lac) soit éviscérés et mis à plat (Logone et Chari). Pour la plupart des poissons de grande taille, (Lates niloticus, Heterotis niloticus, Citharinus spp., Distichodus rostratus, etc...) la transformation la plus usitée est celle qui conduit au produit connu sous le nom de "banda" préparé pour les marchés du Sud-Nigéria. Les poissons sont écaillés, éviscérés et coupés en morceaux. Seules certaines pièces osseuses(tête pour certaines espèces, épines,...) sont rejetées. Après fumage ou même souvent brûlage superficiel, le poisson sèche encore une semaine, après quoi il est emballé et acheminé vers le Nigéria. Le fumage, qui n'existait pas lors du passage de Monod en 1926 - seul le séchage était alors pratiqué -, reste très étroitement lié au développement des exportations vers le Nigéria. Lorsque le produit ne correspond pas aux normes de commercialisation il est fréquemment fumé une seconde fois par l'intermédiaire (grossiste ou détaillant) avant d'être vendu.

Le problème majeur des opérations de transformation est la qualité du séchage. Un poisson très bien séché donne moins de prise aux attaques des insectes ichtyophages. Or, celles-ci sont considérables puisqu'il arrive que 50% à 70% du poids sec initial soit perdu en cours de transport entre les lieux de production et de vente (Durand, 1978). Le séchage insuffisant résulte d'un conditionnement trop hâtif ou de mauvaises conditions climatiques (humidité relative entre juin et octobre).

Pour pallier ce manque à gagner, diverses tentatives ont été faites pour améliorer les procédés de conservation. Ainsi, le Centre Technique Forestier Tropical a entrepris, dans le courant des années 60, de promouvoir le poisson salé-séché, mais sans grand succès, les consommateurs estimant peu ce produit qu'ils ne savaient pas bien préparer (dessalage insuffisant). Plus récemment, une autre tentative de vendre du poisson frais, sous glace ou congelé, a été parrainé par la FAO. La conservation par le froid présente l'inconvénient de néces-

siter une infrastructure lourde (circuits de collecte, usines à glace, distribution de containers adaptés,etc...) et d'être finalement peu adaptée aux conditions de pêche artisanale dispersée. La vente sous glace est pratiquée au Nigéria mais reste peu importante en regard des modes de préparations traditionnels. La préservation du poisson par trempage dans un bain d'insecticide non dangereux pour l'Homme commençait à devenir une pratique courante vers la fin des années 70 et demeurait alors l'amélioration la plus efficace apportée à la conservation du poisson.

Un autre inconvénient majeur du fumage, tel qu'il est encore pratiqué, est de consommer d'importantes quantités de bois dans des pays où les risques certains de désertification devraient conduire à une gestion plus économe des arbres. Les forêts-galerie qui bordaient encore les cours du Logone et du Chari au début des années 60 ont pratiquement disparu. Les arbres abattus pour la consommation domestique des riverains et la préparation du banda n'ont pas été remplacés par de nouvelles plantations. Dans ce contexte, la seule amélioration des fours de fumage ne constitue pas une solution suffisante. Des procédés de conservation différents du banda devront être rapidement envisagés pour épargner le bois devenu rare dans une région où les arbres poussent lentement et difficilement.

11.4.2 - COMMERCIALISATION

Banda et salanga empruntent des circuits de distribution assez différents depuis les lieux de production. La seule description approfondie qui en ait été faite se rapporte aux années 1963-64 (Couty et Duran, 1968).

La configuration de la cuvette lacustre et l'énorme demande de poisson du marché nigérian ont pour conséquence un schéma relativement simple du poisson fumé (banda) qui transite presque totalement par la ville de Maïduguri (fig. 11-8). Les camions chargés de sacs de banda arrivent à Maïduguri, soit par la route de N'Djaména qui draine la production du bas réseau fluvial du delta et de la cuvette sud, soit par la route de Baga-Kawa qui correspond aux captures de la cuvette nord. Ce trafic de banda correspond à l'essentiel de la pêche des filets à grandes mailles qui doit, elle-même, représenter 80% à 90% de la production lacustre totale.

Jusqu'à la fin des années 60, le salanga était pêché dans les fleuves, surtout dans le Logone en amont du confluent. La quasi totalité de la production gagnait directement le Nord-Cameroun ou le sud du Tchad. Avec le déplacement de la pêche vers l'aval, la route de N'Djaména à Maïduguri a pris de l'importance mais, en général, il ne s'agis-

sait pas de poissons ayant transité par N'Djaména car les débarquements de poissons au Cameroun, dans la région sud du lac, ou même directement au Nigéria via Wulgo, permettaient d'éviter les taxes tchadiennes.

A partir de 1967 environ, la cuvette nord du lac devient productrice de salanga qui transite par la route Baga-Kawa / Maïduguri. Le Cameroun reste la principale destination du poisson séché, soit directement par Maltam et Maroua, soit via le Nord-Nigéria (fig. 11-8). Aucune donnée ne permet d'avancer d'hypothèses en ce qui concerne d'éventuels circuits tchadiens. A partir de la mi 1975, le commerce de salanga cesse totalement avec l'épuisement du stock d'Alestes.

Au-delà de Maïduguri vers où convergent les deux principales routes du poisson, le banda est dirigé vers le Sud-Nigéria via Jos et Kaduna. Lagos, Enugu, Benin-City, Onitsha et Kano représentent suivant les années la destination de 60% à 80% du tonnage total (Stauch, 1977).

L'évolution du milieu lacustre à entrainé des modifications dans les voies d'acheminement en amont de Maïduguri:

- Depuis 1975, la route de Baga-Kawa ne correspond plus exclusivement à du poisson pêché dans la cuvette nord. La production de celle-ci diminue très nettement mais est relayée partiellement par la pêche pratiquée dans la région nigériane de la cuvette sud. Le banda rejoint la route de Baga-Kawa depuis le sud notamment via Mogonu.

- Le développement d'un peuplement très dense de macrophytes immergés dans la cuvette sud oblige les pêcheurs à se cantonner dans les eaux libres de celle-ci et le delta. Par ailleurs, la densité de la végétation est telle que les chenaux traditionnels de Wulgo et de la côte camerounaise ne peuvent être empruntés. C'est ce qui explique le développement du centre de Boulangoa (fig. 11-8) qui s'est établi depuis 1973 et par où passait, en 1977, l'essentiel du poisson pêché dans la cuvette sud.

11.5 - ESTIMATION DE LA PRODUCTION

La convergence vers Maïduguri des deux principales routes du poisson (fig. 11-8) conduit Stauch (1977) à y installer des postes de contrôle qui, de 1969 à 1977, permettent de suivre l'évolution du "salanga" et du "banda" (cf § 11.4.1), les deux principaux produits de la pêche de cette région.

Les circuits commerciaux (fig. 11-8) montrent que le poste de contrôle de la route de Baga Kawa permet d'estimer une production lacustre provenant essentiellement de la cuvette nord, et le poste de la route de N'Djaména une production fluvio-lacustre provenant à la fois de la cuvette sud et du delta du Chari. A partir de ces statistiques, Durand (1980) reconstitue la production en poids frais en utilisant des coefficients de conversion poids sec/poids frais et des corrections pour l'autoconsommation et les pertes (attaque des insectes etc...).

11.5.1 - LA PRODUCTION DE SALANGA

On observe une périodicité saisonnière marquée des arrivées de salanga par la route de N'Djaména (fig. 11-9). Le maximum se situe au troisième trimestre. En tenant compte du décalage dû au temps de transformation du produit, ce cycle de commercialisation correspond bien à une intensification de l'exploitation des migrations d'Alestes baremoze et A. dentex au niveau du delta du Chari en fin d'étiage et en début de crue. La périodicité disparaît à partir de 1973 lorsque l'évolution lacustre et les faibles crues empêchent le déroulement normal des migrations fluvio-lacustres.

Les pêcheries deltaïques disparaissent alors et tout l'effort de pêche se déplace sur le lac. On assiste au passage d'une exploitation partielle qui reposait presqu'exclusivement sur les migrateurs, à une exploitation massive de l'ensemble du stock justifiée par sa destruction probable consécutive à l'assèchement de la cuvette nord. Après cet évènement, à partir de 1975, la production de salanga devient pratiquement insignifiante.

Si les statistiques obtenues à Maïduguri montrent bien les tendances générales de l'évolution des productions de salanga, la part relative de chacune des deux origines semble biaisée. Cette appréciation de Durand (1980) s'appuie sur une estimation de la production de salanga dans le delta du Chari (Loubens, 1973). Durand (1980) en a déduit que les quantités contrôlées à Maïduguri sur la route de N'Djaména ne représentaient qu'un quart de la production réelle. Ces corrections faites, il aboutit à des estimations en poids frais pour trois

années consécutives : 9280 tonnes pour 1970 et 5000 t/an environ pour 1971 et 1972. Pour ces mêmes années, dans la cuvette nord, la production de salanga n'atteignait que 240, 610 et 800 tonnes (tabl. 11-1).

Nous retiendrons donc que la production de salanga disparaît en période de Petit Tchad et, qu'en période de Tchad Normal, c'est une production saisonnière, surtout deltaïque, ne pouvant excéder 10000 tonnes en poids frais, sachant que l'effort de pêche déployé est alors au maximum d'une progression réalisée au cours de la décennie prédédente, grâce à la vulgarisation des filets en nylon.

11.5.2 - LA PRODUCTION DE BANDA

Contrairement au salanga, la production de banda montre une prédominance lacustre (fig. 11-10). Les données n'indiquent pas de tendance saisonnière. En revanche, on note une augmentation constante de la production annuelle, surtout pour la cuvette nord où s'intensifient les pêches d'épuisement de 1970 à 1974. Leur arrêt explique la baisse brutale de la production en 1975. On observe alors une stabilisation du banda correspondant à plus de 100 000 tonnes de poisson frais pêché sur l'ensemble du lac.

Au cours de cette évolution, la composition du banda a complètement changé. Les Lates sont devenus très rares vers la fin 1973, les Tilapia ont pris de l'importance en 1974 et, en 1975, ils dominaient avec les Clarias et d'autres espèces plus ou moins adaptées aux conditions marécageuses.

Donc, après un état de transition durant lequel les pêches d'épuisement permettent d'atteindre un maximum de 200 000 tonnes en poids frais, la production de banda ne s'effondre pas en Petit Tchad, contrairement à ce que la destruction massive des peuplements de Tchad Normal aurait pu laisser présager. L'exploitation des espèces caractéristiques du Petit Tchad a pris le relais et la production s'est stabilisée autour de 100 000 tonnes, un niveau supérieur à celui de Tchad Normal (65 000 t en 1970).

11.5.3 - LA PRODUCTION DES PECHERIES FLUVIALES DES ZONES D'INONDATION

Les pêcheries fluviales des zones d'inondation ne fournissent qu'une faible proportion de la production totale de l'ensemble fluvio-lacustre tchadien. Cependant, cette ressource présentant un grand intérêt économique pour les populations de la zone inondée nord-camerounaise, nous avons tenté d'estimer la production de deux pêcheries

traditionnelles de juvéniles, parallèlement aux études biologiques que nous y menions.

La production annuelle des barrages de l'El Beïd, proportionnelle à l'importance de la crue du Logone, se situe autour de 1400 tonnes. Celle des pêcheries du Logomatia, évaluée par Vidy (1983) à quelques 300 tonnes en 1977 et en 1978, paraît être indépendante de l'hydrologie étant donné l'importance très différente de ces deux crues successives.

En conclusion, quelle que soit la phase lacustre considérée, la production halieutique du système fluvio-lacustre tchadien est basée sur le banda. Le salanga qui est pourtant un produit très recherché, représente au plus 13% de la production totale en période de Tchad Normal et disparaît en Petit Tchad. La production totale plus élevée en Petit Tchad pourrait s'expliquer par une meilleure répartition de l'effort de pêche, l'ensemble du lac devenant plus accessible (navigation en pirogue moins dangereuse). Enfin, les espèces dominantes dans le nouveau faciès lacustre sont peut-être plus productives d'un point de vue halieutique que celles du peuplement de Tchad Normal. Les Clarias et les Tilapia sont en effet des espèces à croissance rapide bien exploitées par la pêche.

11.6 - INFLUENCE DE LA PECHE SUR LES STOCKS

L'effort de pêche exercé sur ce bassin a subi d'importantes modifications résultant d'une part d'innovations techniques telles que l'introduction du fil nylon à partir des années 60 et, d'autre part, des migrations de pêcheurs depuis les zones fluviales vers le lac. Il s'ensuit une intensification de la pression halieutique sur les stocks lacustres pratiquement inexploités au début des années 60.

Nous examinerons les conséquences de ces modifications, d'abord sur les stocks lacustres de la Cuvette Nord, puis sur les juvéniles exploités par les pêcheries de l'El Beïd.

11.6.1 - LE CAS DES STOCKS DE LA CUVETTE NORD

Les statistiques de pêche recueillies au Nigéria, dans la cuvette nord, avant 1970, permettent d'identifier une influence de la pêche sur les stocks lacustres. Ces statistiques correspondent à la pêcherie des filets maillants à grandes mailles dont les captures fournissent le banda qui représentait, à cette époque-là, 90 à 95% de la production.

Durand (1973b) a comparé les premières statistiques recueillies par Mann (1962) et Hopson (1964) en 1961/63 à celles de Stauch (1977) recueillies de 1969 à 77. Il constate une baisse rapide de la P.U.E. de 1963 à 66 (18,3 à 4,6 kg), une relative stabilité entre 1967 et 69, puis une baisse significative en 1971 (0,7 kg) (tabl. 11-2). L'unité d'effort de ces engins correspond à une nuit de pêche pour un filet de 100 m^2.

Quelques espèces seulement constituent la quasi totalité des captures, ce sont : Lates niloticus, Heterotis niloticus, Citharinus citharus et C. distichodoïdes, Distichodus rostratus et Labeo coubie. On constate une baisse générale jusqu'en 1967, puis la composition des prises se simplifie avec une dominance progressive des Lates, une baisse continue des Citharinus et Heterotis et une disparition presque complète des Labeo coubie (tabl. 11-2).

Il y a deux types d'évolutions spécifiques bien marquées : d'une part celle des Labeo coubie qui passe d'une prépondérance dans les prises de 1963 à des PUE négligeables en 1967, d'autre part celle des Lates qui suit d'abord une évolution parallèle à Labeo puis se stabilise à partir de 1966 et se maintient ensuite vers 0,5 kg (fig. 11-11).

Entre 1963 et 67, le changement de superficie lacustre n'est pas sensible (23 500 à 22 000 km^2) alors que les PUE passent de 15 à 1,5 kg environ. C'est probablement l'augmentation de l'effort de pêche qui explique cette évolution, spectaculaire dans le cas des Labeo coubie

dont les stocks devaient être à peine exploités en 1963 : leur disparition dès 1967 ne peut s'expliquer que par la faible résilience de cette espèce qui n'a pas supporté une prédation humaine trop intense.

11.6.2 - LE CAS DES JEUNES POISSONS DE L'EL BEID

La production des barrages de l'El Beïd a été estimée à plus de 1200 tonnes pour la saison 1968/69 (Durand, 1970b). Nos observations pour les années suivantes (1974/79) nous ont conduits à une évaluation du même ordre de grandeur (1400 t) en année hydrologique moyenne..

Contrairement aux tendances des autres pêcheries du bassin, on observe ici une certaine stabilité de la production qu'on peut attribuer à la structure particulière de cette pêcherie traditionnelle. Le nombre de barrages de pêche est en effet définitivement fixé. L'effort de pêche présente ainsi une limite supérieure et ce sont les conditions hydrologiques qui influencent le plus la variabilité d'un effort de pêche relativement constant à l'échelle interannuelle. Le problème n'est donc pas ici de s'interroger sur les conséquences d'une intensification de l'effort de pêche, mais sur les répercussions d'une importante ponction de juvéniles pour la production des autres pêcheries exploitant le poisson à un âge plus avancé.

Dans le cas d'Alestes baremoze, les rapports des rendements pondéraux des pêcheries relatives au même nombre initial de poissons pêchés soit au stade jeune soit adulte, se situent entre 2 et 6. Dans la mesure où Alestes baremoze pourrait être assimilé à un cas moyen, l'augmentation des captures totales qui résulteraient de la non exploitation des juvéniles de l'El Beïd se situerait entre 5000 et 15000 tonnes (Durand, 1980), soit environ 5 à 15% de la production totale du lac. Ceci bien évidemment dans l'hypothèse où les fleuves et le lac pourraient accueillir ce nombre de recrues supplémentaires sans augmentation de la mortalité naturelle.

On peut aussi apprécier l'importance de cette ponction de juvéniles en la considérant par rapport au rendement halieutique des plaines inondées. Les prélèvements de l'El Beïd ne sont pas négligeables, mais ne paraissent pas considérables si on les rapporte à la superficie des yaérés (4kg/ha/an). En prenant en compte la production des autres pêcheries de ces zones inondées , on atteint seulement 14 kg/ha, ce qui est très inférieur aux chiffres fournis par Welcomme (1979) pour ce type de milieu (40 à 60 kg/ha).

Enfin, l'absence de différence entre les rendements des barrages de pêche situés en amont et en aval du cours de l'El Beïd, tend à confirmer que les prélèvements de ces pêcheries traditionnelles ne constituent pas une forte ponction sur ces stocks de juvéniles.

La vulgarisation des filets maillants en nylon a donc favorisé le développement de l'effort de pêche encouragé par l'accroissement de la demande de poissons, notamment par le Nigéria. Cette intensification de l'effort de pêche est restée contenue dans le cadre de pêcheries traditionnelles bien réglementées, comme celles de l'El Beïd, et ces stocks sont ainsi protégés d'une surexploitation (peut-être sous-exploités) ; en revanche, les stocks lacustres, soumis à un effort de pêche non contrôlé, sont exposés à une surexploitation susceptible d'abaisser la production ichtyologique de l'écosystème lacustre.

11.7 - AMENAGEMENTS HYDRO-AGRICOLES ET PECHERIES

La mise en valeur agricole de tous les milieux cultivables s'inscrit dans les différents plans de développement visant à assurer l'auto-suffisance alimentaire d'une population toujours croissante. Les surfaces inondables sont les premières visées et leur aménagement implique des tranformations hydrauliques qui doivent prendre en compte les impératifs des différents usages de l'eau souvent en opposition, en particulier avec ceux de la production halieutique.

Dans le Bassin Tchadien, des projets ambitieux de régulation des crues du Logone existent depuis plusieurs décennies. Des aménagements plus modestes tels que ceux du projet SEMRY fonctionnent déjà et constituent un bon support de réflexion sur l'intégration de la pêche dans les schémas d'aménagement hydro-agricoles.

11.7.1 - LA PECHE, POTENTIEL DE DEVELOPPEMENT

La production de la pêche du lac Tchad et des biefs inférieurs, estimée à 100 000 tonnes de poisson frais, représente 1% de la production mondiale des pêches intérieures (10 millions de tonnes en 1980 ; source FAO). Dans cette zone géographique déshéritée, c'est une ressource en protéines considérable dont il paraît aberrant de laisser perdre 30 à 50% à cause de mauvaises conditions de conservation. Cette ressource, pourtant intimement liée à la vie des sociétés autochtones, n'a été prise en compte qu'assez récemment par l'aide internationale dans un accord pour le développement de la pêche au Sahel (communiqué de presse de la FAO du 28/4/78).

Dans le Bassin Tchadien, la pêche est une réalité technologique et sociologique qui représente un potentiel de développement important, rendant inutiles et prétentieux bien des aspects de certains programmes de développement pour "l'amélioration technique de la pêche". Ce potentiel halieutique se traduit dans des aspects techniques et humains déjà évoqués :

- des engins de pêche très diversifiés adaptés à toutes les situations hydrologiques
- une mobilité des communautés de pêcheurs qui connaissent bien les mouvements migratoires de poissons
- une exploitation de nouvelles potentialités de pêche comme la montrent plusieurs exemples :
  - pêches d'épuisement de la cuvette nord du lac au cours de son assèchement
  - exploitation des mortalités de poissons massives à la suite des orages

- dans les fleuves, passage d'une exploitation des stocks de migrateurs à une exploitation plus intensive des stocks de sédentaires par le développement de la technique des "acadjas" (cf § 11.3.3.3).
- exploitation du lac de Maga nouvellement créé dans le Yaéré (projet SEMRY cf § 11.7.2).

- une assimilation rapide de nouvelles techniques lorsqu'elles s'intègrent au contexte socio-économique, (utilisation des filets de nylon, des moteurs hors-bord pour le transport du poisson ou des insecticides pour la conservation).

Dans tous les projets de développement qui comprennent l'aménagement d'un milieu aquatique de cette région, il paraît donc indispensable de prendre la pêche en considération, en tant que potentialité à la fois de protéines et de travail humain, comme nous allons le voir avec l'exemple du projet SEMRY.

11.7.2 - AMENAGEMENT DES YAERES : LE PROJET SEMRY

Depuis la sécheresse 1972/73, le Cameroun mène une politique pour une autosuffisance en riz qui fut à l'origine du projet SEMRY implanté dans les Yaérés pour promouvoir le développement de la région de Yagoua (fig. 11-12).

Les opérations se sont déroulées en deux temps. L'aménagement de SEMRY 1 terminé en 1978 comprend 5300 ha de rizières irriguées par pompage dans le Logone. Celui de Semry 2 a débuté en 1978 par la construction d'une digue de 27 km perpendiculaire au Logone en fin de cours du Guerléou, digue destinée à créer un plan d'eau de 35000 ha - le lac de Maga -, devant alimenter par gravité 7000 ha de rizières.

D'après Arditi et al. (1983), les populations Massas et Mousgoums des territoires concernés par ces aménagements, n'ont pas adhéré comme prévu à la riziculture intensive. A SEMRY 1, une partie des casiers n'a pu être mise en culture que par des fonctionnaires ou des commerçants de Yagoua utilisant des salariés agricoles. A SEMRY 2, seulement la moitié de la population estimée se retrouva dans les nouveaux villages et on dut avoir recours à l'immigration d'agriculteurs des régions voisines : les Toubouris.

Ce désintérêt des autochtones s'explique par les perturbations créées par les impératifs de la riziculture intensive. Avant l'introduction de la riziculture irriguée, les Massas et les Mousgoums pratiquaient en effet une combinaison d'activités équilibrées : production vivrière, élevage et pêche. Cette diversification constituait une bonne

adaptation à un milieu écologique caractérisé par des aléas climatiques et se traduisait par un système alimentaire équilibré lui aussi, basé sur la consommation de sorgho préparé en bouillie ou en pâte (la boule), accompagné d'une sauce de poisson frais ou séché et de temps en temps de viande.

Avec l'introduction de la riziculture irriguée à deux cycles annuels, l'équilibre entre les diverses activités est remis en question. La production de paddy exigeant 200 jours de travail annuel rend difficile la culture du sorgho et la poursuite des autres activités telles que la pêche et l'élevage. La participation irrégulière à la production rizicole s'explique par le choix fait par les unités familiales de répartir leur force de travail entre la production vivrière (mil et sorgho) et celle du paddy dans les aménagements.

L'intérêt des Mousgoums pour la riziculture est d'autant plus faible qu'ils ont trouvé, grâce à la création du lac de Maga, l'opportunité de développer leur activité halieutique qui rapporte en moyenne trois fois plus. Il s'est ainsi instauré une division "ethnique" des activités, les Mousgoums pratiquent la pêche alors que les Toubouris allochtones se consacrent à l'exploitation rizicole.

D'après de Kimpe (1981), le développement spontané de la pêche fut assez rapide. En novembre 1981, il note l'augmentation impressionnante du nombre de pirogues, passé en 2 ans de quelques dizaines à 250. A cette époque, il rapporte un rendement quotidien de 10 à 20 kg de poisson pour un pêcheur utilisant des filets maillants de 20 à 35 mm. Ces captures paraissaient assez diversifiées. Les espèces les plus fréquentes étaient Tilapia, Synodontis, Alestes, Labeo, Auchenoglanis, Marcusenius, Schilbe, Hydrocynus, Distichodus et Lates. Occasionnellement Tetraodon, Bagrus, Clarias et des Siluranodon parfois en grande quantité. Les zones de pêche les plus productives étaient situées en amont du barrage dans les zones de marnage herbeuses.

En janvier 1983 (de Kimpe, 1983), les Lates avaient pris une importance considérable par rapport à novembre 1981. Les nombreux individus de 10 à 20 kg indiquaient qu'il n'y avait pas surexploitation. Les Labeo (500 à 600 g) étaient abondants ainsi que les Oreochromis niloticus et les Sarotherodon galilaeus (350 g). Les Alestes constituaient l'essentiel des captures des filets maillants à petites mailles. Les Heterotis semblaient fréquents saisonnièrement. Les Hydrocynus et les Bagrus étaient communs et les Tetraodon plus abondants qu'en 1981. On recensait alors 300 pêcheurs en activité chaque jour, mais 3000 personnes s'intéressaient à la pêche, la plupart des rizicultеurs pêchant occasionnellement.

. A partir d'une estimation de production de 2800 tonnes/an - soit 80 kg/ha - pour une superficie maximale de 35000 ha ou 102 kg/ha pour une superficie annuelle moyenne de 27000 ha -, Arditi et al. estiment .

la "filière poisson" à 10% de la valeur des productions engendrées par le projet SEMRY (70% pour la filière riz, 13% pour la filière paddy et 7% pour la production vivrière et l'élevage). N'ayant pas vocation piscicole, la SEMRY a d'abord interdit aux riziculteurs de quitter leurs champs pour aller pêcher le matin. En octobre 1983, elle a essayé de récupérer cette activité par la mise en place d'un service de pêche et de pisciculture. D'après le rapport d'une société d'aménagement, le barrage de Maga peut ainsi devenir le premier exemple d'un aménagement piscicole réussi lié à un barrage d'irrigation. Il reste cependant évident qu'une intégration de l'activité piscicole dans la conception de départ aurait certainement permis des économies par rapport à ce qu'il va être maintenant nécessaire d'engager pour cette réalisation.

Le caractère spontané de l'exploitation du lac de Maga à la fois par les poissons et les pêcheurs - il n'y a eu ni alevinage ni directives de pêche -, fournit encore une preuve du potentiel ichtyologique et halieutique de cette région pour l'exploitation de tous ses milieux aquatiques. Le contexte socio-culturel et la rentabilité économique de cette production montrent la nécessité de sa prise en considération dans la conception des aménagements hydro-agricoles. Cela non seulement au niveau local - où des solutions pragmatiques spontanées peuvent parfois compenser un tel oubli -, mais également au niveau régional, car nous avons vu qu'une originalité ichtyologique du Bassin Tchadien réside pour beaucoup d'espèces dans l'exploitation conjuguée des trois milieux : fleuves - zones inondées - lac.

Une bonne gestion de l'eau doit permettre d'accroître la richesse globale d'une région et non pas le développemment d'un secteur d'activité aux dépens des autres. Nous tenterons de situer les principaux problèmes que pose la prise en compte de la productivité halieutique dans l'aménagement hydro-agricole de l'ensemble fluvio-lacustre tchadien.

11.7.3 - RECHERCHE D'UNE UTILISATION OPTIMALE DES RESSOURCES EN EAU

La régulation des crues du Logone envisagée dans les projets d'aménagements régionaux et la transformation des modalités de l'inondation qu'elle implique, paraissent à priori défavorables à la production halieutique car la biologie de nombreuses espèces est réglée sur l'hydrologie naturelle du bassin. Cependant, la maîtrise de l'eau, nécessaire à la mise en valeur agricole de ces régions, s'imposera sans doute dans les années à venir. Cette tendance est déjà engagée comme en témoignent le développement des périmètres irrigués tels que ceux du projet SEMRY décrit ci-dessus, ainsi que ceux du Nord Nigéria. Un problème essentiel est ici de déterminer des modalités d'aménagement permettant de développer l'agriculture irriguée sans compromettre le patrimoine halieutique, richesse déjà existante et parfaitement intégrée à la vie socio-économique de cette région.

Les variations hydrologiques exceptionnelles provoquées par la sécheresse sur l'état lacustre et sur les modalités habituelles du processus d'inondation du Yaéré, nous fournissent une expérimentation naturelle pour tester certaines conséquences possibles d'une maîtrise de la crue. Nous avons comparé la situation de Petit Tchad à celle de Tchad Normal en ce qui concerne les productions halieutiques et leur coût en eau, respectivement pour le lac et le Yaéré.

11.7.3.1 - Cas du lac Tchad

D'après Lemoalle (1979), un Tchad Normal de 18000 km^2 - cas du lac Tchad en 1970 - est stabilisé par un apport annuel de 37 km^3 d'eau. De 1964 à 1977 cet apport n'a été réalisé qu'une année sur trois (cf fig. 1-24).

Pour le cas d'un Petit Tchad de 9000 km^3 (superficie du lac en 1977/78), l'apport d'eau annuel nécessaire à l'équilibre est obtenu par la relation suivante (Lemoalle, 1979) :

$$A = 0.002\ (S+s)$$

A : apport d'eau par le Chari (en km^3)
S : superficie totale du lac (en km^2)
s : superficie de végétation semi-immergée (en km^2).

En considérant qu'il y a approximativement 50% de couverture végétale semi-immergée, un apport annuel de 27 km^3 permet de stabiliser le plan d'eau. Hormis les années exceptionnellement sèches de 1972 et 73 ($A < 20\ km^3$) cet apport est toujours réalisé et on dispose alors d'un surplus moyen annuel d'environ 5 km^3 d'eau (cf fig. 1-24).

Pour chaque système lacustre, nous avons calculé le rendement de la production halieutique par rapport à la surface du lac et par rapport au volume d'eau nécessaire (tableau ci-dessous) :

Système lacustre		Production en milliers de tonnes			Surface lacustre en km2	Apport d'eau nécessaire en km3	Rendement	
		Banda	Salanga	Total			Kg/ha	1000t/km3
Tchad Normal en 1970	a	65.5	9.5	75.0	18000	37	41.0	2.0
	b	131.0	9.5	140.5	18000	37	78.0	3.8
Petit Tchad en 1977		104.0	0	104.0	9000	27	115.5	3.9

(Estimations des productions fournies par Durand, 1979/80 ; cf § 11.5)

- Le rendement halieutique est plus important en Petit Tchad qu'en Tchad Normal (cas **a**), 2 fois plus pour l'eau consommée et près de trois fois plus pour le rendement à l'hectare.
- Pour prendre en compte une sous-exploitation possible du Tchad Normal, nous avons également considéré le cas où la production de banda pourrait être doublée (cas **b**). Sans présumer d'une éventuelle surexploitation, on atteint un rendement comparable à celui de Petit Tchad.

La diminution, voire la suppression, en Petit Tchad, de la production des pêcheries du bas réseau fluvial basées principalement sur les migrations anadromes (salanga), a été incluse dans ce bilan lacustre. Nous envisagerons maintenant les répercussions du maintien du système Petit Tchad sur les autres pêcheries fluviales, notamment celles qui se situent au niveau des plaines d'inondation du Yaéré nord-camerounais.

11.7.3.2 -Cas du Yaéré

L'étude des pêcheries du Yaéré nord-camerounais (El Beïd et Logomatia) a permis de mettre en évidence certaines relations entre leur production, l'hydrologie fluviale et le faciès lacustre.

La comparaison des résultats des pêches de l'El Beïd en période de Tchad Normal (1968/69) et en période de Petit Tchad (1974/78) semble montrer que leur production est quantitativement indépendante de l'état lacustre (§ 7.3). Ceci nous conduit à ne considérer la production de ces pêcheries qu'en fonction de l'environnement fluvial, et notamment des conséquences d'une réduction des déversements du Logone dans le Yaéré (eau stockée pour une utilisation agricole).

Les pêcheries du Logomatia ne paraissent pas sensibles aux variations des déversements puisque en 1977 et 78, la production fut pratiquement la même malgré un indice d'inondation beaucoup plus élevé en 1978 qu'en 77 (§ 11.5.3).

En revanche, la production des pêcheries de l'El Beïd est d'autant plus élevée que les déversements du Logone sont importants (§ 7.3.2.2). Toute réduction d'inondation serait donc préjudiciable à cette pêcherie, ce fait pouvant aller jusqu'à annuler la production en l'absence d'écoulement de l'El Beïd comme en 1972 et 73. Cependant, l'hydrologie très déficitaire de ces deux années qui s'est traduite par une inondation très limitée du Yaéré (cf § 1.2.3.2), a eu une conséquence halieutique inattendue. Nous avons constaté que la corrélation positive entre l'importance de l'inondation et le rendement de la pêche n'est pas vérifiée pour l'année 1974 qui fait suite à deux années d'assec du Yaéré. Le rendement de 1974 s'avère environ deux fois plus élevé que l'estimation fournie par la relation déjà citée (cf fig. 11 in § 7.3). Chez toutes les espèces, la croissance paraît particulièrement bonne et laisse supposer des conditions de milieu plus favorables qu'en régime de crues successives normales. Ces conditions sont bien utilisées par les Tilapia-Sarotherodon dont l'exploitation du Yaéré par une colonisation à partir du fleuve ne serait pas, comme en année normale, contrecarrée par l'exploitation centrifuge des sédentaires et des prédateurs qui subsistent dans les mares résiduelles du Yaéré. Ce phénomène comparable aux effets de l'évolage dans la gestion des étangs de la Dombes, mérite d'être retenu pour les opérations d'aménagements hydrauliques.

11.7.3.3 - **Discussion**

Les éléments qui précèdent sont partiels mais permettent d'apprécier grossièrement certains effets possibles d'une réduction artificielle des apports fluviaux au lac et des déversements du Logone dans le Yaéré.

Il ressort qu'en fixant un prélèvement d'eau qui n'entame pas l'apport annuel nécessaire au lac pour l'entretien de son état Petit Tchad, la production halieutique demeurerait relativement élevée du fait de la plus grande productivité de ce système lacustre et d'une exploitation plus facile. L'économie d'eau ainsi réalisée atteindrait en moyenne 5 km^3 par an. Outre les productions agricoles qui en résulteraient, les retenues de stockage du type de celle du lac de Maga pourraient fournir une production halieutique supplémentaire bien intégrée aux activités socio-économiques de cette région. L'extrapolation de la production du lac de Maga aux 5 km^3 d'eau stockée indique une

production halieutique potentielle équivalente à 50% de celle du Petit Tchad.

L'impact d'une réduction des surfaces du Yaéré inondées naturellement ne serait sensible qu'au niveau des pêcheries de l'El Beïd. L'alternance des années d'assec et d'inondation, en augmentant la productivité piscicole du Yaéré les années d'inondation, pourrait atténuer la perte des années d'assec. Mais cette perte serait largement compensée par la production piscicole régulière des retenues d'eau si l'on en juge par celle du lac de Maga (2800t/an ; § 11.7.2) nettement supérieure à celle de l'El Beïd (1400t/an ; § 11.5.3).

Doit-on en conclure que le maintien du lac dans son faciès de Petit Tchad permettrait de combiner harmonieusement exploitation halieutique et mise en valeur agricole ? Une telle transformation des milieux aquatiques tchadiens doit être envisagée avec la plus grande prudence car elle peut engendrer des effets néfastes sans forcément produire, de façon durable, les bénéfices escomptés.

Les nouvelles conditions hydrologiques moins favorables à l'évaporation tant au niveau des zones inondées qu'au niveau du lac, sont susceptibles d'avoir sur le climat régional une incidence dont on ignore l'amplitude et les conséquences.

La réduction des zones inondées diminuerait d'autant la fonction de filtre qu'elles jouent en favorisant la décantation des eaux fluviales (Gac, 1979). Il en résulterait un alluvionnement plus rapide du lac et la suppression d'une fertilisation des plaines avec des répercussions possibles sur la végétation et la faune des Yaérés qui constituent un patrimoine naturel à protéger pour son intérêt écologique et économique (Parc naturel de Waza).

Le maintien du Petit Tchad serait particulièrement néfaste aux migrateurs fluvio-lacustres du bassin dont la stratégie est basée sur l'exploitation conjuguée des trois milieux du système : lac, fleuves et zones inondées. On ne peut garantir actuellement que le maintien des stocks de migrateurs à un très bas niveau puisse être compensé de façon durable par une productivité accrue des autres espèces. Les 100 000 tonnes annuelles produites de 1975 à 77 correspondent-elles à un palier ou à un phénomène de surproduction momentané comparable à celui rencontré dans les nouveaux réservoirs artificiels ?

Nous n'avons pas de statistiques pour répondre à cette question bien que l'état de Petit Tchad persiste naturellement depuis une dizaine d'années. On peut cependant avancer quelques considérations sur la gestion de l'eau qui paraît la mieux adaptée à cette configuration fluvio-lacustre, du moins du point de vue halieutique.

On sait notamment que la production lacustre des migrateurs

anadromes (salanga en particulier) est négligeable car leur stratégie d'exploitation du système lac-fleuves-zones inondées n'est optimale que dans les conditions de Tchad Normal. Il n'est donc pas utile de favoriser le recrutement lacustre de ces espèces en privilégiant leur dévalaison par l'El Beïd grâce à une inondation régulière et suffisante du Yaéré. L'absence de recrutement par l'El Beïd en 1972 et 73 n'ayant pas eu de répercussion quantitative sur la production lacustre, soutient ce point de vue. De surcroît, l'évaporation proportionnelle à la surface inondée entraîne une perte d'eau importante (les deux tiers des déversements du Logone dans le Yaéré sont perdus par évaporation et évapotranspiration ; cf § 1.2.3.2).

La réduction de la superficie inondée est donc justifiée en Petit Tchad. A cette fin, l'utilisation de retenues du type de celle du lac de Maga paraît être un moyen d'optimiser l'usage de l'eau, autant du point de vue agricole qu'halieutique. Pour ce dernier point en effet, nous savons que la biomasse et la production de la pêche d'un système fleuve-zones inondées ne dépendent pas seulement de la surface inondée mais aussi de la quantité d'eau retenue dans le système pendant la saison sèche (Welcomme, 1979). Les retenues jouent ce rôle, comparable à petite échelle à celui du Tchad Normal car, d'après la composition et l'importance des captures du lac de Maga, cette retenue héberge en abondance des espèces caractéristiques des peuplements de Tchad Normal telles que Lates, Alestes, Hydrocynus, Schilbe... (cf § 11.7.2). Ainsi, une telle gestion de l'eau en période de Petit Tchad apparaît aussi comme une mesure de conservation de la diversité des stocks préservant la potentialité de reconstitution d'un système de Tchad Normal.

Le système des petites retenues dans le Yaéré recréent les conditions qui favorisent la productivité des systèmes fleuves-zones inondées, à la différence de l'option d'aménagement qui réaliserait le stockage de l'eau dans un barrage de grande capacité. Les spécialistes reconnaissent d'ailleurs que les grands barrages ne s'avèrent pas rentables à longue échéance. Arnold (1975, in Welcomme 1979) considère que l'aménagement qui conserve une plaine inondée sans structure de contrôle de crue est la seule méthode effective à long terme.

En conclusion, le système des petites retenues paraît être un bon compromis pour l'aménagement hydro-agricole des Yaérés car il s'intègre au mécanisme naturel de la productivité de ces milieux en compensant la réduction des surfaces inondées par une augmentation des réserves d'eau de saison sèche. En outre, il peut se concevoir en unités d'aménagement modulables qui, à la différence des opérations de grande envergure, ont l'avantage de ne pas exposer les milieux à des perturbations irréversibles.

CONCLUSION

La pêche, exercée de longue date dans le Bassin Tchadien, est une activité initialement fluviale. Le partage des biefs fluviaux et des zones inondables entre les différents villages riverains, font des poissons un revenu foncier géré par un ensemble de règles coutumières qui garantissent la sauvegarde de ce patrimoine.

La pêche est exercée à l'aide d'une grande diversité de techniques et d'engins correspondant à la variété des espèces visées, des milieux exploités, des saisons hydrologiques et des différentes ethnies.

Jusqu'au début des années 60, les stocks, gérés prudemment, sont probablement très sous-exploités, tout particulièrement dans la cuvette lacustre où les activités halieutiques demeurent embryonnaires. Surviennent alors deux événements qui vont concourir à accroître progressivement l'effort de pêche : l'introduction du nylon et des nappes manufacturées tout d'abord, puis l'accroissement de la demande liée à l'évolution démographique des pays riverains, tout particulièrement le Nigéria.

On assiste alors à une simplification progressive de la gamme des techniques utilisées. La pêche au filet maillant prend une importance de plus en plus prépondérante aux dépens des autres méthodes, plus particulièrement les pêches collectives. Parallèlement, l'effort de pêche s'intensifie et glisse progressivement vers le lac. L'évolution technologique des engins ne s'accompagne pas d'une évolution comparable des embarcations. Le lac reste dangereux à sillonner dans les pirogues monoxyle en usage sur le fleuve et le développement des activités halieutiques n'atteint pas encore la cuvette lacustre.

Vers le début des années 70, la sécheresse permet aux pêcheurs de franchir cette dernière étape et favorise leur concentration dans la Cuvette Nord du lac. En effet, l'une des premières conséquences de l'assèchement est de faire chuter les rendements halieutiques fluviaux en contrariant la migration des géniteurs, principale cible des pêcheurs. La baisse de niveau du lac conduit d'une part à l'isolement, puis à la concentration des très importants stocks de la Cuvette Nord, et, d'autre part, à l'exondation de nombreuses îles qui, en raccourcissant les trajets, facilitent les déplacements en pirogues dans cette même région. On constate alors une augmentation du nombre des pêcheurs. Ce phénomène, favorisé par la facilité d'utilisation et le faible coût des filets maillants, était déjà amorçé dans le courant des années 60. A partir de 1972, il s'accentue notablement du fait de la récession de l'agriculture et de l'élevage causée par la sécheresse et l'évolution concomitante des cours du poisson sur les marchés régionaux.

A partir de 1972, l'installation de fortes concentrations de pêcheurs sur le Lac, la multiplication des ethnies impliquées dans les

activités halieutiques lacustres, l'absence de tradition de pêche dans cette région du Bassin, le partage incertain des territoires lacustres entre communautés mais également entre états - les incidents causés par des contestations de frontières se multiplient avec l'apparition de nouvelles îles non cartographiées -, font que, privée d'un cadre administratif - les codes de pêche des différents états riverains ne sont pas appliqués - et d'un cadre traditionnel qui n'a jamais réellement existé sur le lac, l'exploitation halieutique se développe alors sans aucune retenue dans la Cuvette Nord, puis, à partir de son assèchement, en 1975, dans la Cuvette Sud. Dans un premier temps, cette intensification de l'effort de pêche n'est pas mauvaise, puisqu'elle permet l'épuisement de stocks appelés à être détruits par la sécheresse. Par la suite, à partir de l'instauration du faciès "Petit Tchad", elle présente un danger certain de surexploitation des stocks fluvio-lacustres.

Dans le Bassin Tchadien, l'industrie de la pêche passe donc, en l'espace d'une décennie, d'une exploitation prudente, fortement codifiée et structurée par la tradition et le partage foncier, à une exploitation probablement excessive - tout au moins, à partir de 1975 - se développant sans aucun cadre juridique, qu'il soit administratif ou coutumier, essentiellement régie par le souci d'un profit immédiat. Cette évolution rapide de l'exploitation ne s'accompagne pas d'un changement comparable dans le mode de préparation et de conservation du poisson. D'où un gaspillage certain des ressources dont une part encore trop importante (au moins 50 %) est encore perdue à la fin des années 70. Tous les biotopes et toutes les écophases sont désormais exploités de façon intensive : jeunes dans les zones inondées, adultes en grossissement dans le lac, géniteurs en migration dans les fleuves. La gestion traditionnelle qui ne repose pas sur une vision d'ensemble de la dynamique des échanges d'ichtyomasses entre les différents compartiments du Bassin, atteint ses limites et doit être complétée par une politique moderne de gestion des stocks multispécifiques exploités, basée sur une connaissance approfondie de la dynamique du bassin et de la bio-écologie des composantes majeures des peuplements. C'est dans ce cadre que s'inscrivent les travaux de l'ORSTOM au Tchad et plus particulièrement les développements du présent travail.

A partir de 1975, le développement de projets agricoles contribue à accentuer les effets naturels de la sécheresse sur les stocks ichtyologiques, en détournant une partie des eaux du Bassin à des fins d'irrigation : pompage et retenues d'eau sur le cours moyen du Logone, transformation de zones de fraie en casiers rizicoles, pompage des eaux du Lac vers les exploitations agricoles de la région de Baga-Kawa, etc... Ces divers aménagements et d'autres projets tels que la régula-

risation des crues du Logone par l'établissement de retenues dans le haut bassin posent le problème du partage des ressources en eau entre les différents secteurs d'activité humaine. Dans l'élaboration d'une politique de gestion des ressources en eau, tout à fait indispensable dans les pays sahéliens, la priorité est la plupart du temps accordée à l'agriculture, l'élevage et la production d'énergie. Le secteur halieutique, mal connu et sous-estimé, s'en trouve souvent sacrifié. Il constitue pourtant, en particulier dans cette région du globe, une richesse tant du point de vue des ressources alimentaires que de celui de l'économie : le Bassin Tchadien, avec une production annuelle de plus de 100 000 t/ an (en poids frais), produisait au cours des années 70 autant de protéïnes animales que l'élevage. Aménager les ressources en eau pour mieux les gérer nécessite fréquemment un choix entre des secteurs d'activité aux exigences parfois contradictoires. Pour maximiser l'accroissement global de richesse, l'importance respective des choix d'aménagement et leurs impacts sur les autres secteurs d'activité doivent pouvoir être quantifiés. Là encore, la connaissance des ressources naturelles, apportée par des études bio-écologiques précises, s'impose.

CONCLUSION GENERALE

Un milieu diversifié et instable

L'originalité du système fluvio-lacustre tchadien réside dans la diversité et l'instabilité des milieux aquatiques (cf chap. 1). Ces caractéristiques, déterminantes pour la dynamique des peuplements ichtyologiques, résultent de la morphologie du bassin (lac endoréïque plat) et de la situation géographique soudano-sahélienne.

Le climat soudano-sahélien est saisonnièrement très contrasté avec des variations annuelles importantes d'où résultent des périodes de sécheresse chroniques. Le déplacement latitudinal du Front Inter Tropical (F.I.T.) détermine l'alternance saison sèche/saison des pluies. La saison des pluies engendre une crue unique de précocité et d'amplitude décroissante du haut réseau fluvial vers le lac Tchad. Dans ce bassin au relief peu marqué, le flux saisonnier provoque l'inondation des plaines adjacentes favorables à la croissance des jeunes poissons. La surface inondée peut varier largement suivant le volume de la crue et donc l'importance des pluies qui dépend de la remontée du F.I.T. vers le nord, irrégulière d'une année à l'autre. Cette irrégularité interannuelle est un autre trait climatique régional déterminant la dynamique du faciès lacustre.

Lac endoréïque plat soumis à une forte évaporation, le lac Tchad est très dépendant des fluctuations des apports fluviaux. La crue du Chari lui fournit 93% de son alimentation soit environ 40 milliards de m3/an. Ces apports, déficitaires à partir de 1965, ont entraîné une baisse régulière du niveau du lac et les deux années exceptionnellement sèches 1972 et 1973 ont précipité la baisse permettant le passage rapide d'un faciès de Tchad Normal à celui de Petit Tchad.

En Tchad Normal, la cuvette nord plus stable se rapproche d'un état lacustre tandis que la cuvette sud, du moins ses eaux libres, très affectée par les variations saisonnières, est plutôt à considérer comme une expansion du milieu fluvial. Dans chacune des cuvettes, la présence de trois grands types de paysages (archipels, îlots-bancs, eaux libres), l'irrégularité de la nature des fonds et la présence d'un gradient de conductivité amplifient l'hétérogénéité spatiale faisant du milieu lacustre une mosaïque de biotopes. Mais chacun d'eux est susceptible de subir des modifications dans le temps, d'apparaître ou de disparaître suivant la période de crue ou de décrue, suivant une transgression ou une régression lacustre.

L'invasion du lac par les macrophytes est le phénomène le plus marquant du passage en Petit Tchad. Cette abondante végétation

engendre des conditions physico-chimiques tout à fait particulières, notamment dans l'Archipel Sud-Est soumis à des hypoxies de longue durée. On assiste à une simplification du milieu lacustre qui ne comprend plus que deux types de paysages (eaux libres et végétation semi-immergée). Seule la cuvette sud persiste avec une affinité fluviale encore plus accusée. Ainsi, en période de récession, la pérennité lacustre n'est assurée que par des conditions de type fluvial ; il s'agit là d'un point essentiel pour comprendre les caractéristiques de l'ichtyofaune tchadienne.

En bref, de par la diversité et l'instabilité de ses milieux, le lac Tchad peut accueillir une flore et une faune très diversifiées mais soumises à des fluctuations importantes. La dynamique des peuplements qui en résulte s'exprime de façon spectaculaire au moment du passage de Tchad Normal en Petit Tchad.

Le sujet d'étude

L'étude de la dynamique des peuplements ichtyologiques de la région du lac Tchad revêt un intérêt régional évident. Elle présente en outre un intérêt ichtyologique général en tant qu'étude d'un système fluvio-lacustre tropical, des stratégies adaptatives des espèces dans ces milieux instables, des comportements migratoires et enfin des problèmes d'échantillonnage.

Au cours de la transformation lacustre, la dynamique des peuplements ichtyologiques apparaissait comme un fait écologique qu'il était exceptionnel de pouvoir suivre. Nous avons essayé de le décrire au mieux puis de l'expliquer par l'étude des caractéristiques biologiques qui nous paraissaient les plus susceptibles d'influencer cette évolution.

Les travaux ichtyologiques antérieurs, notamment ceux de Blache, Daget, Durand et Loubens, avaient souligné la complémentarité des trois milieux principaux du système (lac, fleuves, zone d'inondation) pour le cycle biologique de nombreuses espèces de poissons : les adultes remontent dans le réseau fluvial pour s'y reproduire et les jeunes descendent vers le lac où ils grandissent. Ces migrations sont d'ailleurs exploitées par les pêcheries traditionnelles : au Delta du Chari pour les reproducteurs anadromes et au sortir des plaines d'inondation - notamment dans l'El Beïd - pour les juvéniles catadromes.

Du fait de l'utilisation complémentaire de ces milieux dans le cycle biologique des poissons, une étude de la dynamique des peuplements devait être envisagée à l'échelle du système fluvio-lacustre. Les stations d'échantillonnage ont donc été réparties dans le lac et le réseau fluvial. Cela devait nous permettre de voir comment évoluerait le schéma d'exploitation ichtyologique de Tchad

Normal avec la transformation du milieu.

Echantillonnage et comportement des poissons

Notre échantillonnage a été plus intensif dans deux régions, l'une lacustre : l'Archipel Sud-Est, l'autre fluviale : l'exutoire de la plaine d'inondation nord-camerounaise. Nous avons adopté un échantillonnage adapté à chaque milieu (cf chap. 2), respectivement les filets maillants et la pêche traditionnelle au "boulou".

Les filets maillants :

Pour suivre l'évolution des peuplements de poissons sur l'ensemble du lac Tchad en voie d'assèchement, l'échantillonnage aux filets maillants s'est avéré le plus judicieux pour disposer d'une série de prélèvements comparables. La reproductibilité des conditions de pêche est en effet mieux assurée par des engins passifs qui introduisent des biais systématiques toujours identiques (le choix de stations fixes allait dans le même sens). Le filet maillant constituant notre engin de pêche principal, les caractéristiques de ce type de pêche furent approfondies. Une telle étude se justifiait également en dehors de nos préoccupations, d'une part du point de vue appliqué car cet engin est très largement utilisé dans toutes les pêcheries continentales, d'autre part d'un point de vue fondamental car le filet maillant peut fournir de nombreuses données sur l'éthologie des poissons (situation dans la masse d'eau, période d'activité).

Les expérimentations faites avec ces engins de pêche ont révélé des points essentiels tels que des différences interspécifiques de vulnérabilité qui pourraient expliquer certains schémas d'évolution des prises par unité d'effort au cours de l'exploitation des stocks. Ainsi, la raréfaction habituellement rapide des prédateurs s'accorde avec leur vulnérabilité nettement plus élevée que celle des autres espèces.

Nous avons pourtant négligé certaines des potentialités informatives des filets maillants. Les données recueillies auraient pu soutenir une analyse plus poussée si elles avaient été accompagnées d'une information précise concernant le micro-milieu et les conditions de pêche (profondeur, nature du fond, courant, végétation, météo, situation par rapport à la rive, à l'orientation du vent...). Nous aurions pu alors approfondir l'analyse des captures comme nous l'avons fait pour celles du "boulou" dans l'El Beïd (cf ci-dessous). Il n'en demeure pas moins que les expérimentations faites sur les filets maillants ont peu d'équivalent dans le monde (cf § 2.3).

Nos études sur les conditions d'échantillonnage avaient pour but de juger de la représentativité des modifications observées dans les

captures. Ayant apprécié expérimentalement les biais d'échantillonnage des filets maillants, faute de pouvoir les réduire, nous nous sommes efforcés de maintenir ces biais constants en respectant un protocole d'utilisation bien défini et en employant toujours des filets de mêmes caractéristiques (longueur, hauteur en pêche, fil, coefficient de montage...). Dans ces conditions, les modifications observées dans les captures peuvent être considérées comme représentatives de celles du peuplement étudié. Toutefois, dans le cas des pêches lacustres, ces modifications se sont avérées si drastiques qu'il eut été peu probable qu'elles fussent le résultat d'un biais d'échantillonnage et il a suffi d'un tableau de présence-absence pour mettre en évidence les caractéristiques générales de la transformation du peuplement lacustre. Cependant, les données quantitatives ont permis de préciser l'évolution d'espèces majeures toujours présentes.

La pêche au "boulou" :

Dans le cas des pêcheries de l'El Beïd, les caractéristiques de l'échantillonnage au boulou furent encore plus approfondies (cf chap. 7). Elles permirent d'assurer des séries de prélèvements comparables et, en outre, fournirent matière à l'étude des rythmes d'activité des poissons en relation avec les facteurs du milieu, sujet rarement abordé dans les conditions naturelles, notamment à l'échelle plurispécifque.

Dépendantes de l'activité des poissons, les captures au boulou réparties sur 24 h fournissent une bonne information sur les rythmes d'activité nycthéméraux. Les espèces se répartissent suivant quatre types principaux d'activité nycthémérale (diurne, nocturne, crépusculaire, crépusculaire et nocturne) qui expliquent la plus grande part de la variabilité des captures. L'extension de ce protocole d'échantillonnage à toute la saison de pêche a permis d'apprécier l'influence de l'hydrologie et des lunaisons qui se superposent au rythme nycthéméral dans le cadre du phénomène migratoire de dévalaison dans l'El Beid.

Pour une saison d'échantillonnage, l'analyse factorielle des données brutes fait apparaître clairement d'une part l'opposition des prélèvements de jour et des prélèvements de nuit sur le premier axe et, d'autre part, l'opposition des prélèvements de crue et de décrue sur le second axe.

Les rythmes d'activité nycthéméraux sont bien connus des pêcheurs de l'El Beid qui savent concentrer leurs efforts quotidiennement aux périodes les plus favorables à la capture des espèces qu'ils apprécient. Ces rythmes correspondent aux rythmes d'alimentation mis en évidence par Lauzanne (1977).

L'organisation saisonnière est une caractéristique constante des

dévalaisons de l'El Beid. Quelle que soit l'importance de la crue on observe le passage des grands migrateurs lors des hautes eaux (Alestes baremoze, A. dentex, Hyperopisus bebe, Labeo senegalensis). Ces espèces traversent la plaine inondée avec le flot de crue en empruntant le réseau de drains. Le deuxième ensemble d'espèces colonise les zones latérales moins profondes et ne quitte la plaine qu'au moment de la décrue ; ces espèces n'appartiennent pas au groupe des grands migrateurs et certaines se maintiennent en partie dans les mares résiduelles entre deux crues.

Certaines espèces présentent une réponse très nette au rythme lunaire. Ainsi les pics d'abondance de Pollimyrus isidori correspondent toujours avec le dernier quartier, ceux d'Alestes nurse avec la pleine lune. Cependant, beaucoup d'autres espèces ne présentent pas un schéma aussi net. L'influence lunaire est donc beaucoup moins structurante que ne le sont les phases de crue et le nycthémère.

Evolution du milieu et dynamique des peuplements

En milieu lacustre :

En Tchad Normal (cf chap. 3), on observe une zonation ichtyologique lacustre facilement interprétable par deux facteurs de répartition très synthétiques : l'aspect général des paysages lacustres et la distance au réseau fluvial. On constate une opposition entre archipel et eaux libres d'une part, cuvette nord et sud d'autre part. L'importance relative des zones littorales dans les archipels du lac Tchad est très probablement cause de la plus grande richesse spécifique de ces régions par rapport aux zones d'eaux libres. La cuvette nord, plus stable et plus profonde, constitue en Tchad Normal un véritable milieu lacustre, tandis que la cuvette sud, directement soumise à l'influence du fleuve, peut être considérée comme une extension fluviale. Un autre aspect majeur des peuplements ichtyologiques de Tchad Normal concerne les migrations de reproduction par lesquelles les stocks lacustres dépendent des milieux fluviaux, notamment les pélagiques zooplanctophages.

La période de Tchad Normal est entrée dans sa phase finale au début de 1972, à partir du moment où la libre circulation des poissons fut compromise par l'abaissement du niveau d'eau. On assiste alors à une évolution en milieu clos qui ne dépend plus des échanges avec l'extérieur, mais seulement de phénomènes locaux - tels les mortalités en masse provoquées par les orages - qui se traduisent dans l'analyse qualitative (nombre d'espèces) et quantitative (structure du peuplement). La sélection qui s'effectue au sein des peuplements pendant la phase d'assèchement favorise le développement des espèces

"palustres" dotées des adaptations de régime alimentaire, de reproduction et de respiration qui leur permettent de survivre dans un milieu instable aux dépens des espèces "lacustres" aux preferendums plus stricts et généralement migratrices. Au cours de la phase d'installation du nouveau faciès lacustre de Petit Tchad, on observe à la fois le maintien du peuplement palustre et la reconstitution des stocks lacustres.

La transformation des peuplements lacustres (cf chap. 4) a été particulièrement bien suivie dans l'Archipel Sud-Est où nous avons pu la rattacher aux caractéristiques hydrobiologiques qui ont été décisives pour leur dynamique : les variations de l'oxygène dissous et le développement de la végétation.

En Tchad Normal, l'Archipel Sud-Est est un milieu riche, aux variations saisonnières atténuées. Il est caractérisé par un zooplancton diversifié et abondant (300 mg/m3 en poids sec). Les eaux libres soumises à l'action du vent sont polymictiques. A 7 h du matin on observe un profil homogène de l'oxygène dissous avec 80 à 100% de saturation. La végétation est limitée aux berges des îles et aux fonds des bras.

Le peuplement de poissons de Tchad Normal comprend une trentaine d'espèces. Des espèces ubiquistes, notamment des ichtyophages (Hydrocynus forskalii, Lates niloticus, Eutropius niloticus ...) ; des espèces caractéristiques des zones d'Archipel : des Cichlidae (Oreochromis niloticus, Sarotherodon galilaeus), des Mormyridae (Hyperopisus bebe, Marcusenius cyprinoïdes, Petrocephalus bane) et des zooplanctophages de différentes familles (Alestes baremoze, A. dentex, Brachysynodontis batensoda et Hemisynodontis membranaceus). La forte proportion de migrateurs fluvio-lacustres, notamment zooplanctophages, implique qu'en Tchad Normal une part importante de l'ichtyomasse lacustre dépend du succès de la reproduction et de la survie des alevins dans le réseau fluvial.

Le faciès de Tchad Normal persiste jusqu'en 1971/72, ensuite c'est la période d'assèchement de 1973. L'Archipel Sud-Est est isolé ce qui empêche les migrations. Les hypoxies sont fréquentes, notamment en saison des pluies car la faible hauteur d'eau favorise la remise en suspension par le vent des composés réducteurs contenus dans les sédiments. Des mortalités massives affectent le peuplement de poissons prisonniers. Mi-1973, on constate la disparition d'une douzaine d'espèces, notamment Lates et Hydrocynus, grands prédateurs très sensibles au déficit en oxygène.

A partir de 1974, ce type de mortalité disparaît à cause du développement de la végétation qui limite l'action du vent. La zone de bordure, peu profonde, est bien oxygénée (rapport surface/volume élevé);

c'est là que se tiennent les très jeunes Tilapia. On observe par contre des conditions hypoxiques dans les macrophytes semi-immergés et les zones profondes. L'absence d'oxygène en profondeur résulte d'une stratification thermique saisonnière qui s'installe en saison sèche dans les zones d'eaux libres de l'Archipel de Petit Tchad. De ce fait l'hypolimnion demeure hypoxique. Cette stratification est détruite par la crue et l'hypoxie se généralise alors dans toute la masse d'eau. Le phénomène apparaît pour la première fois fin 1974, il se renouvellera ensuite à chaque crue, imposant aux poissons une alternance de conditions écologiques très différentes. Ces hypoxies de crue éliminent une nouvelle douzaine d'espèces. Il s'agit certainement de mortalité mais on peut aussi admettre qu'il y a eu émigration car l'Archipel est à nouveau rattaché au reste de la cuvette sud. Le peuplement se réduit à 4 ou 5 espèces permanentes en période de crue. Les autres espèces proviennent d'une immigration des Eaux Libres de la cuvette sud.

Parmi les espèces qui ont disparu on dénombre la plupart des migrateurs fluvio-lacustres de Tchad Normal. Parmi celles qui demeurent ou qui apparaissent dans le peuplement - en dehors des Alestes - la résistance à l'hypoxie était déjà connue ou nous l'avons démontrée expérimentalement (cf chap. 5). L'influence prédominante de l'hypoxie est confirmée par la seule présence d'espèces à respiration aérienne au moment des crues de 1974, 1975 et 1976 (Gymnarchus, Clarias, Polypterus senegalus et Brienomyrus niger).

L'analyse quantitative a permis de compléter les explications précédentes en précisant les variations d'abondance d'espèces majeures quasiment toujours présentes : Synodontis schall, Alestes nurse et A. baremoze. L'abondance des Alestes diminue considérablement en période d'hypoxie, ce qui est en accord avec leur sensibilité au déficit en oxygène.

En résumé, le peuplement se simplifie, il passe d'une trentaine d'espèces en Tchad Normal à une dizaine en Petit Tchad, et d'une dominance d'espèces pélagiques souvent migratrices à un peuplement d'espèces plutôt sédentaires qui ont une affinité pour l'habitat végétal et sont résistantes à l'hypoxie. Ainsi, l'ichtyofaune lacustre périclite à chaque récession lacustre et se trouve soumise à des pressions sélectives de type fluvial, c'est la raison de l'absence d'espèces endémiques au lac Tchad. Cependant, l'étendue et la diversité du réseau fluvial permet la sauvegarde d'un nombre d'espèces important qui garantit le repeuplement futur du lac.

Milieu fluvial :

Pour appréhender l'influence de la sécheresse sur le milieu fluvial, nous avons suivi les pêcheries de juvéniles de l'El Beïd. Cette

étude présentait un intérêt tout particulier après l'assèchement du lac en fournissant un indice du potentiel de renouvellement des stocks décimés par la sécheresse. Par ailleurs, l'étude à long terme du recrutement dans un milieu à variabilité interannuelle aussi importante permettait d'évaluer l'incidence des facteurs du milieu sur le recrutement.

Avec des scénarios très divers de l'hydrologie du Yaéré, la période d'étude fournit un ensemble de données qui a permis d'apprécier la variabilité interannuelle. La comparaison de cinq campagnes de pêche postérieures à l'assèchement du Yaéré et une antérieure permet de distinguer l'influence de celui-ci de celle de chaque crue sur les dévalaisons de juvéniles (cf § 7.3).

- Influence de la sécheresse :

La sécheresse exceptionnelle de 1972/73 limita l'inondation du Yaéré aux abords du Logone ; elle interdit ces deux années de suite l'accès de la plus grande partie de la plaine aux juvéniles et supprima leurs migrations de décrue par l'El Beïd vers le lac Tchad ; elle entraîna aussi l'assèchement et la destruction des stocks des mares résiduelles éloignées du fleuve.

En 1974, lorsque les crues reprennent, les Tilapia-Sarotherodon présentent un développement exceptionnel, très probablement du fait de l'absence de compétition, en particulier de la part des espèces sédentaires décimées par l'assèchement. Ce phénomène s'atténue les années suivantes avec la restauration des peuplements pérennes des mares résiduelles. L'abondance des Tilapia-Sarotherodon décroît alors que la diversité des peuplements de décrue redevient plus grande.

Pour mettre en évidence l'effet du changement de faciès lacustre sur le recrutement des juvéniles, nous avons comparé les peuplements pour deux crues de même importance, l'une située avant la sécheresse (1968/69), l'autre en période de Petit Tchad (1978/79). La richesse spécifique est pratiquement identique : en milieu fluvial la période de sécheresse ne provoque donc pas de disparition d'espèces comme on l'observe dans le lac. Par contre, les diversités sont très différentes. La plus faible diversité du peuplement en 1978/79 s'explique par une plus grande rareté des grands migrateurs qui dévalent au moment des hautes eaux dans l'El Beid et une dominance très marquée des Tilapia-Sarotherodon parmi les espèces de décrue.

- Influence de la crue :

L'importance de la crue détermine la superficie et la durée de l'inondation du Yaéré. Plus la crue est importante, plus la surface inondée est grande et plus long est l'intervalle de temps entre

l'inondation et la vidange de la plaine. Il s'ensuit que les dévalaisons des espèces liées respectivement à ces deux phénomènes sont plus ou moins nettement séparées (cf § 7.2). Les années de faible crue les espèces qui colonisent les zones marginales du Yaéré n'ont pas la possibilité se d'éloigner des drains de la plaine et parviennent dans l'El Beid en même temps ou presque que les espèces de hautes eaux.

On note une bonne correspondance entre l'importance de la crue et la production annuelle en poids établie pour un même effort de pêche, à condition d'éliminer 1974 (cf § 7.3). Cette première année de reprise des inondations du Yaéré après la sécheresse présente un très fort développement des Tilapia-Sarotherodon . Lorsqu'on élimine ces espèces de la production totale, l'année 1974 peut être intégrée à la régression.

Dans le cadre d'une succession régulière des inondations annuelles, la relation production/crue paraît indépendante de la composition spécifique du peuplement et du faciès lacustre : la production de 1968 (période de Tchad Normal) s'intègre bien à la relation définie essentiellement par des années de Petit Tchad.

La production totale en poids dépend à la fois du nombre de poissons et du poids moyen de ceux-ci. On note effectivement une corrélation positive entre le poids moyen de certaines espèces et l'importance de la crue ainsi qu'entre cette dernière et la taille moyenne atteinte par les poissons en fin de première année. En revanche, il n'existe pas de relation entre le nombre de poissons d'une espèce et l'importance de la crue.

Une ichtyofaune adaptée à la variabilité du milieu

Le lac Tchad, premier lac plat africain par son étendue, est le seul à associer l'ensemble des caractéristiques environnementales liées à la faible profondeur d'eau (forte productivité, diversité des biotopes, zones inondables associées, instabilité à différentes échelles de temps) à une ichtyocénose riche et abondante (cf chap. 8).

Malgré la rapidité des changements spectaculaires du milieu entre 1972 et 1975, les peuplements s'adaptent à l'enchaînement des différents faciès lacustres et on assiste à une succession d'espèces dominantes. Cette succession est particulièrement évidente dans l'Archipel Sud-Est pour les espèces de petite taille qui réagissent rapidement aux modifications du milieu dont un aspect essentiel est la variation de la disponibilité de l'oxygène. Facteur sélectif provoquant des mortalités importantes, l'hypoxie simplifie le peuplement au bénéfice des espèces possédant des adaptations respiratoires. La crue joue un rôle majeur en réglant en Petit Tchad la périodicité de l'hypoxie mais aussi en favorisant l'immigration ou l'émigration des espèces.

D'une façon générale, l'hydrologie est déterminante en régissant les relations du peuplement de l'Archipel Sud-Est avec l'ensemble des stocks fluvio-lacustres qui trouvent dans cette région en particulier et dans le lac en général, une extension provisoire pour certaines populations à stratégie d'exploitation bien adaptée aux conditions écologiques du moment.

La dynamique du peuplement ichtyologique peut se ramener à une succession d'espèces qui exploitent le milieu lacustre selon deux stratégies que nous avons essayé de préciser d'après une étude de la reproduction.

On distingue aisément deux grands groupes d'espèces selon que la période de reproduction est saisonnière ou étalée (cf chap. 6). Le premier groupe utilise les conditions favorables qui se réalisent bon an mal an dans le même lieu et à la même période de l'année. Ces espèces souvent migratrices ont une fécondité élevée et ne prennent pas soin du frai. L'autre groupe est adapté aux irrégularités d'apparition et de durée des conditions favorables à la reproduction. Ces espèces prodiguent souvent des soins à leur progéniture.

Le premier type de stratégie basé sur une moyenne saisonnière des conditions favorables présente, en outre, en période de conditions favorables, des comportements ou des phénotypes lacustres particuliers, sympatriques des comportements ou des phénotypes habituels. On citera la reproduction lacustre sédentaire d'une sous-population d'Alestes baremoze, les formes naines apparues chez Alestes nurse et mises en évidence d'après la bimodalité de la taille des femelles en maturation. Cette diversification, ces polymorphismes appelés aussi "stratégies alternatives" paraissent favoriser l'exploitation des ressources lacustres du moment. La fréquence de ce polymorphisme dans le Bassin Tchadien (Hydrocynus forskalii, Eutropius niloticus ...) s'accorde avec la variabilité interannuelle de ses potentialités. L'eclectisme alimentaire qui caractérise également la plupart des espèces tchadiennes peut s'interpréter de la même façon. On retrouve dans ces stratégies une adaptation aux deux caractéristiques de la zone soudano-sahélienne : une saisonnalité marquée et une variabilité interannuelle des milieux (cf chap. 9).

Le second type de stratégie est basé sur une exploitation opportuniste des ressources ; il se caractérise par une mobilité généralement réduite et un ensemble de caractéristiques comportementales et physiologiques conférant aux espèces une grande tolérance vis-à-vis du milieu, tout particulièrement au niveau des ressources en oxygène. Par opposition à la stratégie précédente, la fécondité est habituellement plus faible mais les pontes le plus souvent multiples ou fractionnées sont associées à des comportements

territoriaux et de protection du frai vis-à-vis de l'environnement et de la prédation. Ce type de stratégie fait donc appel à des processus adaptatifs d'une plus grande complexité ; il est également moins sujet à des variations phénotypiques.

Face à une dégradation environnementale de nature imprévisible, seules les populations partageant la seconde stratégie sont susceptibles de se maintenir de façon durable. Les autres sont contraintes soit à changer de milieu, soit à disparaître temporairement des milieux lacustres bien qu'elles présentent une variabilité phénotypique plus grande.

L'étude de la sécheresse et de ses conséquences sur les peuplements lacustres fait apparaître une caractéristique majeure de cette ichtyofaune tchadienne : la cohabitation constante de deux ensembles d'espèces, l'un plus particulièrement adapté aux basses eaux, l'autre aux hautes eaux et le remplacement très rapide de la dominance d'un ensemble par l'autre en fonction des caractéristiques du milieu lacustre.

Du point de vue évolutif, l'environnement tchadien agit sur les espèces principalement par son instabilité.

Alors qu'en phase de Tchad Normal l'abondance des ressources lacustres autorise une diversification des comportements et des régimes, les périodes de récession imposent nécessairement une sélection sévère orientée vers l'exploitaion optimale des ressources fluviales. L'instabilité lacustre conduit donc, par différentes voies complémentaires (extinction des variants phénotypiques, brassage accru du pool génique, sélection accrue), à l'entretien et au renforcement d'une adaptation, non pas au biotope lacustre, mais aux biotopes fluviaux. Cette sélection des adaptations fluviatiles explique l'opportunisme alimentaire des espèces (les spécialistes lacustres sont régulièrement contre sélectionnés) et, plus généralement, l'absence de spéciation.

De même qu'au niveau spécifique l'instabilité lacustre interdit la divergence génétique et la spéciation, au niveau cénotique elle inhibe la coévolution lacustre et, au cas où celle-ci se produirait en période d'extension, elle la contre sélectionne lors des récessions. Contrairement aux théories écologiques, en phase d'extension lacustre, la convergence des espèces sur certaines ressources ne crée pas pour autant des guildes, dans ce sens qu'il n'y a pas de compétition pour le partage ; la pression de sélection s'exerce lors des périodes de récession et conduit à un renforcement des adaptations et un ajustement des niches fluviales (cf chap. 10).

Perspectives de recherche et liaison avec l'aménagement

Nous avons donc pu constater que les espèces disposent de solutions adaptatives pour la survie des individus ou pour l'expansion de leurs stocks suivant le devenir de leurs habitats respectifs. La juxtaposition de deux catégories d'espèces de stratégies différentes permet une dynamique des peuplements sans hiatus et une continuité dans l'exploitation des potentialités du milieu lacustre, ce que traduit l'absence d'effondrement de la production halieutique au cours du passage de Tchad Normal en Petit Tchad. Aucune espèce de la faune ichtyologique tchadienne n'étant lacustre, la reconstitution des stocks est toujours possible à partir des peuplements fluviatiles.

Bien que les migrations fluvio-lacustres se perpétuent, la sécheresse a réduit considérablement les échanges entre le lac et le réseau fluvial. Les productions de ces milieux sont devenues temporairement plus indépendantes avec l'effondrement des stocks des espèces migratrices dont la stratégie repose sur l'optimisation d'une exploitation conjuguée des trois milieux : lac, fleuves, zones inondées. Ce schéma d'exploitation du milieu, découvert et mis en exergue par les premiers travaux ichtyologiques en période de Tchad Normal, ne constitue donc qu'une des potentialités de la production naturelle du système tchadien, particulièrement bien adaptée à la période de hautes eaux.

Si le lac n'existait pas, on rencontrerait au Tchad une situation décrite aussi bien dans les systèmes fluviaux africains que sud-américains (Lowe-McConnell, 1975) où les hautes eaux constituent le moment principal de l'alimentation et du grossissement de la majorité des espèces. La présence du lac Tchad modifie radicalement ce processus en fournissant espace et ressources trophiques en abondance pendant l'étiage des fleuves. Il permet donc d'éviter une perte importante d'ichtyomasse dont le mode de renouvellement reste cependant soumis aux contraintes fluviales.

Nous avons constaté que le caractère migrateur ou sédentaire des adultes présentait une certaine souplesse chez une même espèce. Cette adaptabilité doit permettre aux poissons de s'accommoder de certaines modifications environnementales, mais les migrations demeurent un élément essentiel de la stratégie d'exploitation du milieu (alimentation, reproduction) pour de nombreuses espèces de poissons de la zone soudano-sahélienne. La prise en considération des impératifs des migrations ichtyologiques devrait donc devenir un préalable dans les opérations d'aménagement car ces déplacements optimisent la productivité de ces milieux hétérogènes dans l'espace et dans le temps.

Conscients de l'importance des migrations, et donc de l'intérêt

de ce thème de recherche, nous ne nous sommes cependant pas investis dans cette voie. D'une part parce qu'il est préférable d'aborder ce problème complexe au cours d'une période où ces phénomènes se déroulent sans perturbations - ce qui n'était pas le cas pendant l'assèchement du lac - et, d'autre part, parce que cela nécessite un plan d'échantillonnage particulier que nous n'avions ni les moyens ni le temps de mettre en oeuvre. Toutefois, dans l'avenir, on peut penser qu'un service de statistiques des pêches puisse fournir ces données.

Les observations biologiques que nous avons pratiquées peuvent paraître assez sommaires, mais une telle approche était la seule possible pour s'appliquer à la majorité des espèces. Notre stratégie fut d'analyser tout un ensemble pour en extraire les principales tendances. En ce qui concerne la reproduction, nous disposions aussi d'une masse de données dont l'utilisation ne pouvait se concevoir autrement car, hormis une ou deux espèces qui avaient fait l'objet d'une étude particulière (Alestes baremoze par exemple) on ne pouvait entreprendre une étude biologique fine à partir de chacune d'elles. Il s'ensuit que les stratégies adaptatives sont décrites assez succinctement et non pas illustrées par des données quantitatives précises, notamment sur la fécondité, la taille des oeufs, le R.G.S. ... Nous avons dû également proposer des hypothèses. On rappellera ici nos questions concernant la part des processus génétiques ou de la plasticité phénotypique responsable des différents comportements migratoires de reproduction chez Alestes baremoze ou encore le nanisme chez Alestes nurse .

L'approfondissement de ces questions nécessite une expérimentation et la collaboration de spécialistes, choses qui n'étaient pas possibles à l'époque de la phase de terrain. Nous envisageons de poursuivre maintenant ce genre de travail multidisciplinaire au sein des programmes dans lesquels nous sommes engagés au Mali.

Nous avons entrepris dans le bassin du Niger l'étude du nanisme de Chrysichthys auratus, nanisme sympatrique comparable à celui d'Alestes nurse dans le lac Tchad. L'étude du polymorphisme enzymatique devrait fournir des éléments pour éclaircir la nature du phénomène. Des élevages permettront de préciser le potentiel reproducteur des individus nains (fertilité des oeufs) par rapport à ceux qui se reproduisent à une taille plus grande. Une autre question à élucider concerne les relations entre la croissance et la maturité sexuelle. La réponse implique de déterminer l'âge des poissons avec une bonne précision, ce qui est actuellement envisageable d'après l'observation des accroissements journaliers des otolithes. Cette information permet, par ailleurs, d'étudier les variations de mortalité des alevins en fonction de leur date de naissance et de préciser ainsi l'influence des facteurs du milieu sur le recrutement.

Dans le cadre d'un approfondissement du déterminisme du recrutement qui constitue finalement le thème autour duquel gravitent tous ces projets, on remarque le peu de connaissances acquises sur les caractéristiques environnementales des frayères de la plupart des espèces. Cet environnement est pourtant un élément essentiel de la réussite du recrutement, et il est primordial de savoir quelles zones particulières et quelle superficie sont nécessaires (réserves naturelles) pour assurer de bonnes conditions de reproduction. Dans ce but, nous envisageons une étude des frayères des Mormyridae car les mâles de certaines espèces émettent des signaux électriques particuliers pendant la période de reproduction. La détection de ces signaux devrait faciliter la localisation des frayères pour en définir la géographie et les caractéristiques environnementales.

Ayant apprécié le potentiel d'adaptation de l'ichtyofaune tchadienne aux variations du milieu, on peut penser qu'elle constitue un ensemble assez robuste pour autoriser une large marge de manoeuvre dans les opérations d'aménagements susceptibles de transformer le milieu (cf chap. 11). La question qui se pose est de savoir dans quelle mesure la régulation artificielle qui serait introduite ne serait pas néfaste, à la longue, à une ichtyofaune adaptée à un milieu instable.

Nous avons dû arrêter nos observations au moment où le système de Petit Tchad se stabilisait et où l'aménagement des Yaérés semblait prendre de l'extension avec les projets du Nord-Cameroun. C'est donc avec des incertitudes que nous avons imaginé un scénario d'exploitation du système. Pour confirmer ou infirmer nos hypothèses il y aurait nécessité de reprendre l'échantillonnage de l'El Beid, les statistiques de production de l'ensemble lacustre pour contrôler s'il y a maintien ou non de la production à 100000 tonnes et quel a été le devenir de la pêcherie du lac de Maga. Enfin, dans les différents scénarios que nous avons imaginés, nous n'avons pas tenu compte de la valeur économique du poisson qui n'est pas forcément proportionnelle à la quantité produite puisqu'intervient le goût du consommateur. Toute mise en valeur doit en effet s'appuyer sur une étude socio-économique qui permet d'apprécier son opportunité et donc ses chances de réussite ou d'échec par une intégration plus ou moins bonne dans le milieu humain.

Dans tous les milieux fluviaux de la région sahélienne et leurs extensions temporaires (zones inondées) ou semi-permanentes (lacs), la pêche constitue un secteur d'activité de première importance tant pour la quantité de protéines animales produites que par le nombre de personnes qui, directement ou indirectement, vivent de cette ressource. Les études nécessaires à la gestion des pêcheries ne peuvent donc se résumer à la seule étude des stocks de poissons. La pêche est une

activité humaine et nécessite pour être appréhendée utilement, non seulement des études de biologie et d'écologie, mais également des études en sciences sociales (anthropologie, démographie, économie...).

C'est dans cette optique que nous travaillons actuellement à une meilleure connaissance de la pêche dans le Delta Central du Niger. Le programme de travail, mené dès sa conception de façon pluridisciplinaire, a pour objectif de comprendre les mécanismes majeurs de ce qu'il convient d'appeler "un système pêche" : mécanismes sociologiques, mécanismes économiques, mais aussi diversité des techniques de pêche, abondance et dynamique des stocks, rôle des facteurs environnementaux sur l'abondance de la ressource, ... On espère ainsi aboutir à une compréhension suffisante du secteur pêche pour éviter aux gestionnaires et aux aménagistes du développement des surprises dont l'usage halieutique imprévu du lac de Maga est une bonne illustration (cf § 11.7).

Pour terminer, il convient de replacer nos recherches dans le cadre d'une amélioration de la connaissance des milieux aquatiques tropicaux en vue d'une meilleure exploitation halieutique et, au-delà, d'un aménagement régional intégrant la pêche. Nos perspectives actuelles consistent d'une part à mieux cerner le type d'adaptation des espèces sahélo-soudaniennes à leur milieu par l'étude plus fine de leurs caractéristiques biologiques - tout particulièrement les modalités de la reproduction - et, d'autre part, à mieux répondre aux besoins du développement en abordant la pêche par une approche multi-disciplinaire prenant en compte aussi bien la ressource que ceux qui en vivent.

Ces perspectives se situent donc dans la continuité de la réflexion menée sur la dynamique des peuplements ichtyologiques de la région du lac Tchad.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABDEL-MAGID (A.M.), 1971. - The ability of Clarias lazera to survive without air-breathing. J. Zool. Lond., **163** : 63-72.

ABDEL-MAGID (A.M.) & BABIKER (M.M), 1975. - Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. Hydrobiologia, **46** (4) : 359-367.

ALBARET (J.-J.), 1979. - Revue des recherches entreprises sur la fécondité des poissons d'eau douce africains. In Réunion de travail sur la limnologie africaine, Nairobi, 16-23 décembre 1979, ORSTOM, Paris : 1-67.

ALBARET (J.-J.), 1982. - Reproduction et fécondité des poissons d'eau douce de Côte d'Ivoire. Rev. Hydrobiol. trop., **15** (4) : 347-371.

ANDREWARTHA (H.G.) & BIRCH (L.C.), 1954. - The distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press, Chicago.

ANG-LEK (S.), 1979. - Biologie des petits Mormyridae du Bassin Tchadien. Thèse doct. 3e cycle, Univ. P. Sabatier. Toulouse, 117 p.

ANTIPA (G.), 1910. - Regiunea inundabila a Dunarii. Starea ei actuala si mijloacele de a o pune in valoare. Bucarest, Rumania, 318 p.

ARDITI (C.), BARIS (P.) & BARNAUD (M.), 1983. - Evaluation socio-économique du projet SEMRY au Cameroun. In Evaluations, République Française, Ministère des Relations extérieures, Coopération & Développement : 1-122.

AUBENTON (F. d'), 1956. - Sur le rôle de la vessie aérienne d'Heterotis niloticus Ehrenberg (Téléostéen). Comptes-rendus des séances de l'Académie des Sciences, **242** : 2780-2781.

AUBENTON (F. d'), 1965. - Compte-rendu sommaire d'une mission ichtyologique au Cambodge (juin 1960-juillet 1964). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2e sér., **37** (1) : 128-138.

AUBREVILLE (A. d'), 1950. - Flore forestière soudano-guinéenne, AOF, Cameroun, AEF. Soc. Ed. Geogr. Mar. Colon., Paris, 523 p.

AYALA (F.J.), 1982. - Biologie moléculaire et évolution. Collection de Biologie évolutive n 7, Masson, Paris.

BABIKER (M.M), 1979. - Respiratory behaviour, oxygen consumption and relative dependance on aerial respiration in one african lungfish (Protopterus annectens) and an air-breathing teleost (Clarias lazera). Hydrobiologia, **65** (2) : 177-187.

BABIKER (M.M.), 1984. - Developpment of dependance on aerial respiration in Polypterus senegalus. Hydrobiologia, **110** : 351-363.

BADAWI (H.K.) & SAID (M.M.), 1971. - A comparative study of the blood of four Tilapia species. Mar. Biol., 8 : 202-204.

BALON (E.K.), 1975. - Reproductive Guilds of Fishes : A Proposal and Definition. J. Fish. Res. Bd. Canada, **32** (6) : 821-864.

BARANOV (F.I.), 1914. - The capture of fish by gillnets. Mater. Poznaniga Russ. Rybolov., **3** (6) : 56-99.

BARBAULT (R.), 1981. - Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits. Masson, Paris, 200 p.

BARBAULT (R.) & BLANDIN (P.) 1980. - La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives. Actes Colloque d'écologie théorique. BARBAULT, BLANDIN, MEYER eds. Maloine, Paris :300 p.

BARBOUR (C.D.) & BROWN (J.H.), 1974. - Fish species diversity in lakes. Amer. Nat., **108** : 473-489.

BASU (S.P.), 1959. - Active respiration of fish in relation to ambient concentration of O_2 and CO_2. J. Fish. Res. Bd. Can., **16** (2) : 175-212.

BEADLE (L.C.), 1932. - Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes 1930-31. 4. The waters of some East African Lakes in relation to their fauna and flora. J. Linn. Soc. (Zool.), 38 : 157-211.

BEADLE (L.C.), 1974. - cf BEADLE (L.C.), 1981.

BEADLE (L.C.), 1981. - The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology. Second edition. Longman, London and New York, 475 p.

BEAMISH (F.W.H.), 1964. - Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption of fishes. Can. J. Zool., **42** : 189-194.

BEAMISH (F.W.H.) & MOOKHERJII (P.S.), 1964. - Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption.
I. Influence of weight and temperature on respiration of Goldfish, Carassius auratus L. Can. J. Zool., **42** : 161-175.
III. Influence of oxygen. Can. J. Zool., **42** (3) : 355-366.
IV. Influence of carbon dioxide and oxygen. Can. J. Zool., 42 (5) : 847-856.

BEITINGER (T.L.) & PETTIT (M.J.), 1984. - Comparaison of low oxygen avoidance in a bimodal breather, Erpetoichthys calabaricus and an obligate water breather Percina caprodes. Env. Biol. Fish., **11** (3) : 235-240.

BELYY (N.D.), 1972. - Downstream migration of the Pike-Perch, Lucioperca lucioperca L. and its food in the early development stages in the lower reaches of the Dniepr. J. of Ichtyol., **12** (3) : 465-472.

BENECH (V.), 1974. - Données sur la croissance de Citharinus citharus (Poissons, Characiformes) dans le Bassin Tchadien. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **8** (1) : 23-33.

BENECH (V.), 1975a. - Effets de la sécheresse sur les peuplements de poissons dans le lac Tchad et le Delta du Chari. Centre ORSTOM, N'Djaména, 14 p.

BENECH (V.), 1975b. - Croissance, mortalité et production de Brachysynodontis batensoda (Pisces, Mochocidae) dans l'Archipel Sud-est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **9** (2) : 91-103.

BENECH (V.), 1977. - Recherches de solutions pour l'échantillonnage quantitatif en milieu tropical. Symposium sur la pêche dans les cours d'eau et les plaines d'inondation. 3e session. CIFA/77, FAO, 29 : 1-14.

BENECH (V.), DURAND (J.R.), QUENSIERE (J.), 1983. - Fish communities of lake Chad and associated rivers and floodplains. In Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, CARMOUZE, J.P. et al., eds. Junk, The Hague.

BENECH (V.), FRANC (J.), MATELET (P.), 1978. - Utilisation du chalut électrifié pour l'échantillonnage des poissons en milieu tropical (Tchad). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **12** (3/4) : 197-224.

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. - Mortalité 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.), 1983a. - Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. II. Comportement et rythme d'activité des principales espèces. Rev. Hydrobiol. trop., **16** (1) : 79-101.

BENECH (V.) & QUENSIERE (J.), 1983b. - Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. III -Variations annuelles en fonction de l'hydrologie. Rev. Hydrobiol. Trop., **16** (2) : 287-316.

BENECH (V.) & QUENSIERE (J.), 1985. - Stratégies de reproduction des poissons du Tchad en période de "Tchad Normal" (1966-1971). Rev. Hydrobiol. Trop., **18** (3) : 227-244.

BENECH (V.), QUENSIERE (J.), VIDY (G.), 1982. - Hydrologie et physico-chimie des eaux de la plaine d'inondation du Nord-Cameroun. Cah. ORSTOM, sér. Hydrol., **19** (1) : 15-35.

BENZECRI (J.P.), 1973. - L'analyse des données. II. Analyse des correspondances. Dunod, Paris, 619 p.

BERTALANFFY (L. von), 1973. - Théorie générale des systèmes. Dunod, Paris.

BERTIN (L.), 1958. -Organes de la respiration aérienne. In : Traité de Zoologie, GRASSE (P.P.), Masson, Paris, tome 13 : 1363-1398.

BEUKEMA (J.J.) & DEVOS (G.J.), 1974. - Experimental tests of a basic asumption of the capture-recapture method in pond populations of carp Cyprinus carpio L.. J. Fish Biol., 6 : 317-329.

BICAL (C.), 1979. - Contribution à l'étude de l'activité respiratoire du bar juvénile, Dicentrachus labrax (L.) : influence de la température, de la salinité et de la teneur en oxygène du milieu. Thèse doct. 3e cycle. Univ. Paris VI, 112 p.

BINI (G.), 1940. - Richerche chimiche nelle acque del Lago Tana. Missione di studio al Lago Tana, **3** (2) : 7-52.

BIRCH (L.C.), 1970. - The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. InProc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. : 109-128.

BISHAI (H.M.) & ABU GIDEIRI (Y.B.), 1965. - Studies on the biology of the genus Synodontis at Khartoum. I - Age and growth. Hydrobiologia, 26 (1-2) 85-97.

BLACHE (J.), 1962. - cf **BLACHE (J.) & MITON (F.), 1962.**

BLACHE (J.), 1964. - Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. Etude systématique et biologique. ORSTOM, Paris, 483 p.

BLACHE (J.) & GOOSENS (J.), 1954. - Monographie piscicole d'une zone de pêche au Cambodge. Cybium, **8** : 1-49.

BLACHE (J.) & MITON (F.), 1960. - Poissons nouveaux du Bassin du Tchad et du Bassin adjacent du Mayo-Kebbi. I. Characoidei. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, (2), **32**(1) : 100-107.

BLACHE (J.) & MITON (F.), 1962. - Première contribution à la connaissance de la pêche dans le bassin hydrographique Logone-Chari-Lac Tchad. ORSTOM, Paris, 143 p.

BLANDIN (P.), 1972. - Les problèmes conceptuels et méthodologiques en Ecologie biocénotique. Rev. des Questions scientifiques, **146** (3) : 353-373.

BLANDIN (P.), 1975. - Les problèmes conceptuels et méthodologiques en Ecologie biocénotique. Revue des Questions Scientifiques, **146** (3) : 353-373.

BLANDIN (P.), BARBAULT (R.), LECORDIER (C.), 1976. - Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. Bull. Ecol., 7 : 391-410.

BLAXTER (J.H.S.) & HOLLIDAY (F.G.T.), 1963. - The behaviour and physiology of Herring and other Clupeids. In Advances in Marine Biology. Vol. 1, Russel F.S. ed., Academic Press, London : 261-293.

BLONDEL (J.), 1979. - Biogéographie et Ecologie, Masson, Paris.

BOESCH ( ), 1974. - p. 10-37

BONETTO (A.A.) et al., 1969. - Limnological investigations on biotic communities in the Middle Parana River Valley. Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol., **17**, 1035-50. 45, 46, 49, 52, 55, 57, 58,72, 76, 131.

BOUCHARDEAU (A.) & LEFEVRE (R.), 1957. - Monographie du lac Tchad. ORSTOM, Paris, 112 p.

BOULENGER (G.A.), 1905. - A serie of fishes from lake Chad and the Shari River. Proc. Zool. Soc. London, 1 : 151.

BOULENGER (G.A.), 1918. - On some fishes from Shari River, with description of two new species. Ann. Mag. Nat. Hist. London, **2** (9) : 426.

BOURN (D.M.), 1973. - The feeding of three commercially important fish species in lake Chilwa, Malawi. Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish., 3 : 135-145.

BRETT (J.R.), 1962. - Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish particularly salmon. J. Fish. Res. Bd. Can., **19** : 1025-1038.

BRETT (J.R.), 1965. - The relation of size to rate oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (Onchorhynchus nerka). J. Fish. Res. Bd. Can., 22 (6) : 1491-1501.

BROMAGE (N.R.) et al., 1984. - The effects of constant photoperiod on the timing of spawning in the rainbow trout. Aquaculture, **43** : 225-233

BRUNELLI (G.), 1940. - Le mutazione del genere Barbus del Lago Tana,3 : 209-12.

BRUNGS (W.A.), 1971. - Chronic effects of low dissolved oxygen concentrations on the fathead minnow (Pimephales promelas). J. Fish. Res. Bd. Canada, 28 : 1119-1123.

BUSS (L.W.) & JACKSON (J.B.C.), 1979. - Competition networks : non transmissive competition relationship in cryptic coral reef environment. Amer. Nat., **113** : 223-234.

BUTZER (R.W.), 1971. - Recent History of an Ethiopian Delta. Univ. Chicago, Dept. of Geography, Res. Paper n 136, 184 p.

BYE (V.J.), 1984. - The role of environmental factors in the timing of reproduction cycles. In Fish Reproduction : Strategies and Tactics, Pott G.W. & Wotton R.J.,eds, Academic Press, London : 187-205.

CARLANDER (K.D.), 1953. - Use of gillnets in studying fish populations Clear Lake, Iowa. Proc. Iowa Acad. Sci., **60** : 621-5.

CARMOUZE (J.P.), 1976. - La régulation hydrogéochimique du lac Tchad. Travaux et Documents de l'ORSTOM 58. Paris, 418 p.

CARMOUZE (J.P.), DEJOUX (J.R.), DURAND (C.), GRAS (R.), ILTIS (A.), LAUZANNE (L.), LEMOALLE (J.), 1972. - Grandes zones écologiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **6** (2) : 103-169.

CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.), LEVEQUE (C.) Eds, 1983. - Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. Monographiae Biologicae 53. Dr. W. Junk Publishers, 575 p.

CARMOUZE (J.P.) , LEMOALLE (J.), 1983. - The lacustrine environment. In Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, Carmouze, Durand, Leveque, Junk Publishers, The Hague : 27-63.

CHALINE( ), 1985. - Une nouvelle conception de la formation des espèces et ses conséquences dans l'interprétation de l'évolution. Le Courrier du CNRS, **59** : 23-24.

CHOURET (A.), 1977. - La persistance des effets de la sécheresse sur le lac Tchad. Rapp. ORSTOM, multigr., N'Djaména, 10p.

CHOURET (A.) & DURAND (J.R.), 1972. - Note sur la crue exceptionellement faible du Chari à Fort-Lamy en 1972 et ses incidences sur le niveau du lac Tchad. ORSTOM N'Djaména, multigr., 33 p.

CHOURET (A.) & LEMOALLE (J.), 1974. - Evolution hydrologique du lac Tchad durant la sécheresse (1972-1974). ORSTOM N'Djaména, multigr., 12 p.

CLIFFORD (H.F.), 1972. - Downstream movements of the White sucker,

Castostomus commersoni fry in a brownwater stream of Alberta. J. Fish. Res. Bd of Canada, **29** (7) : 1091-1093.

COBLE (D.W.), FARABEE (G.B.), ANDERSON (R.O.), 1985. - Comparative learning ability of selected fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42 : 791-796.

COE (M.J.), 1966. - The biology of Tilapia grahami in Lake Magadi, Kenya. Acta tropica, **23** : 146-177.

COLLINS ( ), 1979. - fig. 2-3

COMBS (B.D.), BURROWS (R.E.) & BIGEJ (R.G.), 1959. - The effect of controlled light on the maturation of adult blueback salmon. Progve. Fish. Cult., **21** : 63-69.

COMPERE (P.) & ILTIS (A.), 1983. - The phytoplankton. In : Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. CARMOUZE, J.P., DURAND, J.R. & LEVEQUE, C. eds, Dr Junk Publishers, The Hague : 145-197.

CONNELL (J.H.), 1978. - Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, **199** : 1302-1310.

COUTY (P.) & DURAN (P.), 1968. - Le commerce du poisson au Tchad. Mém. ORSTOM, 23 : 252 p.

CURY (P.), 1983. - Etude des courbes de sélectivité des filets maillants dormants pour quelques espèces capturées dans l'archipel Sud-Est du lac Tchad. DEA Biomathématiques, Univ. Paris 7, 91 p.

DAGET (J.), 1952. - Biologie et croissance des espèces du genre Alestes. Bull. IFAN, **14** (1) : 191-225.

DAGET (J.), 1954. - Les poissons du Niger supérieur. Mém. IFAN, 36, 391 p.

DAGET (J.), 1957. - Données récentes sur la biologie des poissons dans le delta central du Niger. Hydrobiologia, 9 : 321-47.

DAGET (J.), 1959. - Note sur les Distichodus (Poissons Characiformes) de l'ouest africain. Bull. IFAN, sér. A, **21** (4) : 1275-1303.

DAGET (J.), 1959. - Note sur les poissons du Borkou-Ennedi-Tibesti. Trav. Inst. Rech. Saharienne Univ. Alger, **18** : 173-181.

DAGET (J.), 1967. - Introduction à l'étude hydrobiologique du lac Tchad. C.R. Soc. Biogéogr., **380** : 6-10.

DAGET (J.), 1968. - Contribution à l'étude des eaux douces de l'Ennedi. IV - Poissons (avec une note annexe de Th. Monod). Bull. IFAN, (A) **30** (4) : 1582-1589.

DAGET (J.), 1976. - Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.

DAGET (J.) & ILTIS (A.), 1965. - Poissons de Côte d'Ivoire (Eaux douces et saumâtres). Mémoire IFAN, 74, 385 p.

DAGET (J.) & DESOUTTER (M.), 1983. - Essai de classification cladistique des Polyptéridés (Pisces, Brachiopterygii). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., section A, **5** (2) : 661-674.

DAMAS (H.), 1954. - Etude limnologique de quelques lacs rwandais. I - Le cadre géographique. II - Etude thermique et chimique. III - Le plancton. Mém. Acad. roy. Sci. Colon. Belge, Sect. Sci. nat. et méd., 24 (2) : 1-116 ; N.S. **1** (3) : 1-66.

DANSOKO (F.D.), BREMAN (H.) & DAGET (J.), 1976. - Influence de la sécheresse sur les populations d'Hydrocymus dans le delta central du Niger. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **10** (2) : 71-6.

DARLINGTON (P.G.), 1957. - Zoogeography ; the Geographical Distribution of Animals. Wiley, New-York and London.

DARNELL (R.M.), 1970. - Evolution and the ecosystem. Amer. Zool., **10** (1) : 9-15.

DAVIS (J.C.), 1975. - Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species : a review. J. Fish. Res. Bd. Can, 32 : 2295-2332.

DEELDER (C.R.), 1954. - in **DEELDER (C.R.), 1970.**

DEELDER (C.R.), 1970. - Synopsis of biological data on the eel Anguilla anguilla (Linnaeus) 1758. F.A.O. Fisheries synopsis, **80.**

DEJOUX (C.), 1976. - Synécologie des Chironomides du lac Tchad (Diptères, Nématocères). Trav. Doc. ORSTOM n°56, 161 p.

DEJOUX (C.), 1983. - The fauna associated with the aquatic vegetation. In : Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, CARMOUZE (J.P.) et al., eds. Junk, The Hague : 273-292.

DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.), 1969. - Evolution quantitative et qualitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. **3** : 3-58.

DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.), 1971. - Nature des fonds et répartition des organismes benthiques dans la région de Bol (Archipel est du lac Tchad). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **5** (3) : 213-223.

DELCO (E.A.), BEYERS (R.J.), 1963. - Reduced metabolic rate of two cyprinid fishes. Copeia, : 176-178.

DEN BOER (P.J.), 1968. - Spreading of risk and stabilisation of animal numbers. Acta Bioth., **18** : 165-194.

DEN BOER (P.J.), 1970. - Stabilisation of animal numbers and the heterogeneity of environment : the problem of the persistence of sparce populations. In Proc. Adv. Study Inst. Dynamic Numbers Popul. : 77-97.

DICKSON (K.A.) & GRAHAM (J.B.), 1986. - Adaptation to hypoxic environments in the erythrinid fish Hoplias microlepis. Environ. Biol. Fish., **15** (4) : 301-308.

DESSIER (A.), 1979. - Ecologie dynamique des peuplements zooplanctoniques et plus particulièrement des Copépodes du sud du Golfe de Guinée (côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse Univ. Paris 6, 274 p.

DOBZHANSKY (T.), 1977. - Génétique des processus évolutifs. Flammarion, Paris.

DODSON (S.I.), EDWARDS (C.), WIMAN (F.) & NORMADIN (J.C.), 1976. - Zooplnkton : specific distribution and food abondance. Limnol. Oceanogr. **21** : 309-313.

DOLININ (V.A.), 1974. - Environmental dependance of the main parameters of the respiratory function in fishes differing in their activity and oxygen requirement. J. Ichtyol., **14** (1) : 122-132.

DOUDOROFF (P.), SHUMWAY (D.L.), 1970. - Dissolved oxygen requirements of freshwater fish. FAO, Fisheries Tech. Paper, 86., 291 p.

D'SUZE (G.), à paraître. - Physiological adaptations to hypoxia conditions of Oreochromis niloticus L.

DUDLEY (R.G.), 1972. - Biology of Tilapia of Kafue floodplain, Zambia : predicted effects of Kafue Gorge Dam. Ph. D. Dissertation. Univ. of Idaho, Moscow, USA, 50 p.

DUDLEY (R.G.), 1974. - Growth of Tilapia of the Kafue floodplain Zambia : predicted effects of the Kafue Gorge Dam. Trans. Am. Fish. Soc., **103** (2) : 281-91.

DUMONT (H.J.), 1982. - Complexity, short-term stability and exected long--term instability of the crustacean zooplankton communities in the lakes of the internal delta of the river Niger and in lake Chad. In : Proceedings of the international scientific workshop on ecosystem dynamics in freshwater wetlands and shallow water bodies, Moscow 1982, vol. 1 : 227-241.

DUNBAR (M.J.), 1972. - The ecosystem as unit of natural selection. Trans. Conn. Acad. Art Sci., **44** : 112-130.

DUNBAR (M.J.), 1977. - p. 10-32

DUPONT (B.), 1967. - Nature des fonds dans la zone est du lac Tchad. ORSTOM Fort-Lamy, 8 p., miméo.

DUPONT (B.), 1970. - Distribution et nature des fonds du lac Tchad (nouvelles données). Cah. ORSTOM, sér. Géol., **2** (1) : 9-42.

DURAND (J.R.), 1970a. - Les peuplements ichtyologiques de l'El Beïd. Première note : Présentation du milieu et résultats généraux. Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol., **4** (1) : 3-26.

DURAND (J.R.), 1970b. - Les peuplements ichtyologiques de l'El Beïd. 2e note : observations sur les rendements. ORSTOM, Fort-Lamy, 14 p.

DURAND (J.R.), 1971. - Les peuplements ichtyologiques de l'El Beïd. 2e note : Variations inter et intraspécifiques. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **5** (2) : 147-159.

DURAND (J.R.), 1973. - Application de l'analyse des correspondances à l'étude de certains peuplements ichtyologiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **7**, (1) : 55-62.

DURAND (J.R.), 1973b. - Note sur l'évolution des prises par unité d'effort dans le lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **7** (3/4) : 195-207.

DURAND (J.R.), 1978. - Biologie et dynamique des populations d'Alestes baremoze (Pisces, Characidae) du Bassin Tchadien. ORSTOM, 98, Travaux et documents, 332 p.

DURAND (J.R.), 1980. - Evolution des captures totales (1962-1977) et devenir des pêcheries de la région du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 13 (1) : 93-111.

DURAND (J.R.) & LOUBENS (G.), 1967. - Premières observations sur la biologie d'Alestes baremoze dans le bas Chari et la partie est du lac Tchad. ORSTOM, Fort-Lamy, 74 p.

DURAND (J.R.) & LOUBENS (G.), 1970. - Variations du coefficient de condition chez les Alestes baremoze (Pisc. Charac.) du bas Chari et du lac Tchad. Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol., **4** (1) : 27-44.

DURAND (J.R.) & LOUBENS (G.), 1970b. - Observations sur la sexualité et la reproduction des Alestes baremoze du bas Chari et du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 4 (2) : 61-81.

DUSART (J.), 1963. - Contribution à l'étude de l'adaptation du Tilapia (Pisces, Cichlidae) à la vie en milieu mal oxygéné. Hydrobiologia, 21 (3) : 328.

ELDER (H.Y.), GARROD (D.J.) & WHITEHEAD (P.J.P.), 1971. - Natural hybrids of the African cichlide fishes Tilapia spirulus nigra and T. leucosticta : a case of hybrid introgression. Biol. J. Linn. Soc., 3 : 103-146.

ELKAIM (B.), 1984. - Biocénose-Communauté-Peuplement. Bull. Ecol., **15** (4) : 266-268.

ELLIOT (J.M.), 1971. - Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Scient. Publ. 25, Freshwat. Biol. Assoc., 144 p.

ELOUARD (J.M.) & LEVEQUE (C.), 1977. - Rythme nycthéméral de dérive des insectes et des poissons dans les rivières de Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **11** (2) : 179-183.

ERIKSSON (G.V.) & LUNDQVIST (H.), 1980. - Photoperiod entrains ripening by its differencial effects in salmon. Naturwissenschaften, **67** : 02-203.

ERIKSSON (G.V.) & LUNDQVIST (H.), 1982. - Circannuel rhythms and photoperiod regulation of growth and smolting in Baltic salmon. Aquaculture, **28**: 13-121.

FARMER (G.F.) & BEAMISH (F.W.H.), 1962. - Oxygen consumption of Tilapia nilotica in relation to swimming speed and salinity. J. Fish. Res. Bd. Can., **26** : 2807-2821.

FEE ( ), 1979. - 8-20

FISH (G.R.), 1955. - Some aspects of the respiration of six species of fish from Uganda. J. Exp. biol., **33** (1) : 186-195.

FISHER (R.A.), 1954. - Statistical methods for research workers. Oliver and Boyd, London, 356 p.

FOTIUS (G.), 1974. - Problèmes posés par l'évolution de la végétation liée à la baisse du lac Tchad. Rapport de Mission. ORSTOM, N'Djaména, 30 p.

FOTIUS (G.) & LEMOALLE (J.), 1976. - Reconnaissance de l'évolution de la végétation du lac Tchad entre janvier 1974 et juin 1976. ORSTOM, N'Djaména, 15 p.

FRONTIER (S.), 1973. - Etude statistique de la dispersion du zooplancton. J. exp. mar. Biol. Ecol., **12** : 229-262.

FRONTIER (S.), 1977. - Réflexions pour une théorie des écosystèmes. Bull. Ecol., **8** (4) : 445-464.

FRONTIER (S.), 1983. - Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson, Paris, 494 p.

FRONTIER (S.), 1985. - Diversity and the structure in aquatic ecosystems. Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev. : 1-71.

FRY (F.E.J.), 1957. - The aquatic respiration of fish. In : The physiology of fishes (vol. 1). BROWN, M.E., Academic Press, New York : 1-63.

FRY (F.E.J.) & HART (J.S.), 1948. - The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. Biol. Bull., **94** : 66-77.

FRYER (G.), 1959. - The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of lake Nyasa and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. Proc. Zool. Soc. London, **132** : 153-281.

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 & HOWARD-WILLIAMS, L.C., eds. Dr W. Junk Bv Publishers.The Hague, Boston, London : 175-208.

GAC (J.Y.), 1979. - Géochimie du Bassin du lac Tchad. Bilan de l'altération, de l'érosion et de la sédimentation. Thèse doct. d'Etat, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg 1, 249 p.

GANF (G.G.), 1975. - Photosynthetic production and irradiance-photosynthesis relationships of the phytoplancton from a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). OEcologia, **18** : 165-183.

GAUDET (J.J.), 1977. - Uptake, accumulation and loss of nutrients by papyrus in tropical swamps. Ecology, **58** : 415-22.

GAUDET (J.J.), 1978. - p. 8-5

GILLESPIE (J.), 1973. - Polymorphism in random environments. Theor. Pop. Biol., 4 : 193-195.

GILLESPIE (J.), 1974. - Polymorphism in patchy enviromnents. Amer. Nat., **108** : 145-151.

GLEASON (H.A.), 1922. - On the relation between species and area. Ecology, **3** : 158-162.

GRAHAM (J.B.), 1985. - Seasonal and environmental effects on the blood hemoglobin concentrations of some Panamanian air-breathing fishes. Env. Biol. Fish., **12** (4) : 291-301.

GRAHAM (J.B.) & BAIRD (T.A.), 1982. - The transition to air breathing in fishes. I. Environmental effects on the facultative air breathing of Ancistrus chagresi and Hypostomus plecostomus (Loricariidae). J. exp. Biol., **96** : 53-67.

GRAHAM (J.B.), KRAMER (D.L.) & PINEDA (E.), 1978. - Comparative respiration of an air-breathing and a non-air-breathing characoid fish and the evolution of aerial respiration in characins. Physiol. Zool., **51** : 279-288.

GRAS (R.), 1963. - Compte-rendu de tournée à Logone-Gana du 27 décembre au 3 janvier 1963. Doc. dactylographié,, 4 p.

GRAS (R.), ILTIS (A.) & LEVEQUE-DUWAT (S.), 1967. - Le plancton du Bas-Chari et de la partie est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **1** : 25-100.

GRAS (R.), LAUZANNE (L.) & SAINT-JEAN (L.), 1981. - Régime alimentaire et sélection des proies chez Brachysynodonts batensoda (Pisces, Mochocidae). Rev. Hydrobiol. Trop., **14** : 223-231.

GREEN (J.), 1977. - Haematology and habits in catfish of the genus Synodontis. J. Zool., Lond., **182** : 39-50.

GREENWOOD (P.H.), 1974. - The Haplochromis species (Pisces, Cichlidae) of lake Rudolf, East Africa. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Zool., **27** : 139-165.

GREENWOOD (P.H.), 1974. - Review of coenozoic freshwater fish fauna in Africa. Ann. Geol. Surv. Egypt., 6 : 211-232.

GREENWOOD (P.H.), 1976. - Lake George, Uganda. Philos. Trans. R. Soc. London (B, Biol. Sci.), **274** : 375-391.

GREENWOOD (P.H.), 1983. - The zoogeography of African freshwater fishes : Bioaccountancy or Biogeography ? **In** : Evolution, Time and Space : The emergence of the Biosphere. Systematics Association Sp. Vol. 23 : 179-199. Academic Press, London and New-York.

GROSS (M.R.), 1984. - Sunfish, Salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In Fish reproduction : strategies and tactics, POTTS, G.W. & WOTTON, R.J, eds. Academic Press, London : 55-75.

GROSSMAN (G.D.), 1982. - Dynamics and organization of a rocky intertidal fish assemblage : the persistence and resilience of taxocene structure. Amer. Nat., **119** : 611-637.

GROSSMAN (G.D.), HARRIS (M.J.), HIGHTOWER (J.E.), 1985. - The relationship between tilefish Lopholatilus chamaeleonticeps abundance and sediment composition off Georgia. Fish. Bull., **83** (3) : 443-447.

GROSSMANN (G.D.), FREEMAN (M.C.), MOYLE (P.B.) & WHITAKER Jr. (J.O.), 1985. - Stochasticity and assemblage organization in an Indiana stream fish assemblage. Am. Nat., **126** : 275-285.

GROSSMAN (G.D.), MOYLE (P.B) & WHITAKER Jr. (J.O.), 1982. - Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage. Amer. Nat., **120** : 423-454.

GULLAND (J.A.), 1969. - Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. 1e partie : analyse des populations. FAO, 160 p.

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.

HAIRSTON (N.G.), SMITH (F.E.) & SLOBODKIN (L.B.), 1960. - Community structure, population control, and competition. Amer. Natur., **94** : 421-425.

HAMLEY (J.M.), 1975. - Review of gillnet selectivity. J. Fish. Res. Bd. Can., 32 (11) : 1943-69.

HAMLEY (J.M.), 1980. - Sampling with gillnets. 37-53. In Guidelines for sampling fish in inland waters. BACKIEL, T. & WELCOMME, R.L., eds. EIFAC Tech. Pap., **33** : 176 p.

HAMLEY (J.M.) & REGIER (H.A.), 1973. - Direct estimates of gillnet selectivity to walleye (Stizostedion vitreum vitreum). J. Fish. Res. Bd. Can., **30** (6) : 817-30.

HANSEN ( ), 1974. - fig. 2-3

HARBOTT (B.J.), 1978. - Studies on algal dynamics and primary productivity in Lake Turkana. In Lake Turkana, HOPSON, A.J. ed., 1982, University of Stirling, Scotland : 109-161.

HARDEN (J.), 1968. - Fish migration. Edward Arnold, London, 325 p.

HENDERSON (H.F.), RYDER (R.A.), KUDHONGANIA (A.W.), 1973. - Assessing Fishery Potentials of Lakes and Reservoirs. J. Fish. Res. Bd Can., **30** : 2000-2009.

HENDERSON (F.) & WELCOMME (R.L.), 1974. - Relation entre la production, l'indice morpho-édaphique et le nombre de pêcheurs des pêcheries des eaux continentales d'Afrique. CIFA Occas. Pap., **1** : 1-19.

HOLDEN (M.J.), 1963. - The populations of fish in dry season pools of the river Sokoto. Fish. Publ. Colon. Off. 19., 58 p.

HOPSON (A.J.), 1964. - Report of the Federal Fisheries Service, Lake Chad Research Station, Malamfatori (1963-64). Fed. Min. Inform. Printing Division, Lagos, 1964 : 34 p.

HOPSON (A.J.), 1968. - The gill net fisheries of Lake Chad. Federal Fisheries Service, Maïduguri, 64 p.

HOPSON (A.J.), 1969. - A description of the pelagic embryos and larval stages of Lates niloticus (L.) (Pisces, Centropomidae). Zoo. J. Linn. Soc., **48** : 117-134.

HOPSON (A.J.), 1972. - A study of the Nile Perch (Lates niloticus (L.), Pisces : Centropomidae) in Lake Chad. Overseas Research Publication, **19** : 1-93.

HOPSON (A.J.) ed., 1982. - Lake Turkana. A report on the findings of the lake Turkana project 1972-1975. 6 vol. University of Stirling, Institute of Aquaculture.

HOPSON (A.J.) & HOPSON (J.), 1982. - The fishes of lake Turkana. In : Lake Turkana. A report on the findings of the lake Turkana project 1972-1975, HOPSON (A.J.) ed., 6 vol. University of Stirling, Institute of Aquaculture : 280-347.

HOPSON (J.), 1969. - A preliminary study on the biology of Alestes baremoze in the Malamfatori area. Ann. Rept. Malangatori, 66-67 : 51-83.

HOPSON (J.), 1972. - Breeding and growth in two populations of Alestes baremoze (Joannis) (Pisces, Characidae) from the northern basin of lake Chad. Overseas Res. Publ., **20** 50 p.

HOPSON (J.), 1975. - Preliminary observations on the biology of Alestes baremoze (Joannis) in lake Rudolf. Symp. Hydr. Fish. lake Rudolf, Molo, 25-29th May 1975 : 12 p.

HOWARD-WILLIAM (C.) & LENTON (G.M.), 1975. - The role of the littoral zone in the functioning of a shallow tropical lake ecosystem. Freshwat. Biol., **5** : 445-459.

HOWELL (F.C.) & BOURLIERE (F.), 1964. - African ecology and human evolution. Aldim, Chicago, 666 p.

HUBERT (W.A.) & SANDHEINRICH (M.B.), 1983. - Patterns of variation in gill-net catch and diet of Yellow Perch in a stratified Iowa lake. North American Journal of Fisheries Management, **3** : 156-162.

HUNTER (J.R.), WISBY (W.J.), 1964. - Net avoidance behaviour of Carp and other species of fish. J. Fish. Res. Bd Canada, **21** (3) : 613-633.

HUTCHINSON (G.E.), 1957. - Concluding remarks ; Cold Spring Harbor Symposium Quant. Biol., **22** : 415-427.

ILTIS (A.), 1983. in COMPERE & ILTIS 1983.

ILTIS (A.) & LEMOALLE (J.), 1983. - The aquatic vegetation of lake Chad. In : Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.), LEVEQUE (C.) eds., Dr Junk Publishers, The Hague : 125-143.

IM (B.H.), 1977. - Etude de l'alimentation de quelques espèces de Synodontis (Poissons, Mochocidae) du Tchad. Thèse doct. spec., Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 150 p.

JAMBU (M.) & LEBEAUX (M.O.), 1978. - Classification automatique pour l'analyse des données. 2. Logiciels. Dunod, Paris, 399 p.

JENKINS (R.M.), 1967. - The influence of some environmental factors on standing crop and harvest of fishes in U.S. reservoirs. In Proc. Reservoir. Fisheries Symp. Southern Div. Am. Fish. Soc. : 298-321.

JESTER (D.B.), 1977. - Variations in catchability of fishes with color of gill-nets. Trans. Am. Fish. Soc., **102** : 109-115.

JOB (S.V.), 1955. - The oxygen consumption of Salvelinus fontinalis.

Univ. Toronto studies Biol. Ser., 61 Publ. Ontario Fisheries Res. Lab., 73 : 1-39.

JOB (S.V.), 1969. - The respiratory metabolism of Tilapia mossambica (Teleostei). I. The effect of size, temperature and salinity. Mar. Biol., 3 (3) : 222-226.

JOHANSEN (K.) & LENFANT (C.), 1972. - A comparative approach to the adaptability of O2-Hb affinity. In Oxygen affinity of hemoglobin and red cell acide base status, ASTRUP, P. & RORTH, M., eds. Academic Press, Munksgaard, Copenhagen, Denmark.

JOHNSON (R.P.), 1974. - Synopsis of biological data on Sarotherodon galilaeus. FAO Fisheries Synopsis, **90** : 1-47.

KALK (M.), McLACHLAN (A.J.) & HOWARD-WILLIAMS (C.), 1979. - Lake Chilwa. Studies of change in a tropical ecosystem. Dr Junk Publisher, The Hague, 462 p.

KAPETSKY (J.M.), 1974a. - The Kafue river floodplain : an example of preimpoundment potential for fish production. In Lake Kariba : a man-made tropical ecosystem in Central Africa, BALON, E.K. & COCHE, A.G., eds. W. Junk, The Hague : 497-523.

KAPETSKY (J.M.), 1974b. - Growth mortality and production of five fish species of Kafue river floodplain, Zambia. Ph. D. Dissertation. Univ. of Michigan, 194 p.

KAPETSKY (J.M.) et al., 1977. - Some ecological aspects of the shallow lakes of the Magdalena floodplain, Columbia. paper presented to the Intertropical Symposium on stability and diversity in Tropical Communities, Panama, Mar. 1977.

KARTAS (F.) & QUIGNARD (J.P.), 1984. - La fécondité des poissons téléostéens. Masson, Paris, 121 p.

KEAST (A.), 1985. - The piscivore feeding guild of fishes in small freshwater ecosystems. Env. Biol. Fish., **12** (2) : 119-129.

KENNEDY (W.A.), 1951. - The relationship of fishing effort by gillnets to the interval between lifts. J. Fish. Res. Board Can., 8 (4) : 264-274.

KIMPE (P. de), 1964. - Contribution à l'étude hydrobiologique du lac Luapula-Moreo. Ann. Mus. R. Afr. Centr., sér. 8, Sci. Zool., **128** : 1-238.

KIMPE (P. de), 1981. - Mission d'étude piscicole du barrage de Maga. C.T.F.T., nov. 1981, 11 p.

KIMPE (P. de), 1983. - Mission d'appui au projet d'aménagement piscicole du barrage de Maga. C.T.F.T., janv. 1983, 26 p.

KIRK (R.G.), 1967. - The fishes of Lake Chilwa. J. Soc. Malawi, **20** :1-14.

KIRSCHBAUM (F.), 1975. - Environmental factors control the periodical reproduction of tropical electric fish. Experimentia, **31** : 1159-1160.

KIRSCHBAUM (F.), 1982. - Reproduction of the Mormyrid Pollimyrus isidori in captivity. In 4th Cong. Eur. Ichtyol., Hambourg, 20-24.9.82 : 149.

KIRSCHBAUM (F.), 1984. - Reproduction of weakly electric teleosts : just another example of convergent development ?. Env. Biol. Fish., **10** (1) : 3-14.

KRAIEM (M.) & PATTEE (E.), 1980. - La tolérance à la température et au déficit en oxygène chez le Barbeau (Barbus barbus L.) et d'autres espèces provenant des zones piscicoles voisines . Arch. Hydrobiol., **88** (2) : 250-261.

KRAMER (D.L.), 1982. - cf **KRAMER (D.L.) & McCLURE (M.), 1982.**

KRAMER (D.L.), 1983. - The evolutionary ecology of respiratory mode in fishes : an analysis based on the costs of breathing. Env. Biol. Fish., 9 (2) : 145-158.

KRAMER (D.L.), GRAHAM (J.G.), 1976. - Synchronous air breathing, a social component of respiration in fishes. Copeia, **4** : 689-697.

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.

KRAMER (D.L.) & McCLURE (M.), 1982. - Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. Env. Biol. Fish., 7 : 47-55.

KRAMER (D.L.), MANLEY (D.) & BOURGEOIS (R.), 1983. - The effect of respiratory mode and oxygen concentration on the risk of aerial predation in fishes. Can. J. Zool., **61** : 653-665.

LAMOTTE (M.) & BOURLIERE (F.), 1978. - Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres.

LARKINS (H.A.), 1963. - Comparaison of salmon catches in monofilament and multifilament gillnets. Comm. Fish. Rev., **25** (5) : 1-11.

LAUREC (A.) & LE GUEN (J.C.), 1981. - Dynamique des populations marines exploitées, concepts et modèles. Rapp. Scient. Tech., CNEXO, 45, 117 p.

LAUZANNE (L.), 1969. - Etude quantitative de la nutrition des Alestes baremoze (Pisc., Charac.). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **3** (2) : 15-27.

LAUZANNE (L.), 1970. - Sélection des proies chez Alestes baremoze (Pisces, Characidae). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. 3 : 15-27.

LAUZANNE (L.), 1972. - Contribution à la connaissance du Bassin Tchadien. Régimes alimentaires des principales espèces de poissons de l'Archipel oriental du lac tchad. Centre ORSTOM, Fort-lamy, 19p.

LAUZANNE (L.), 1973. - Etude qualitative de la nutrition des Alestes baremoze (Pisces, Characidae). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **7** (1) : 3-15.

LAUZANNE (L.), 1975. - Régime alimentaire d'Hydrocynus forskalii (Pisces, Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **9** (2) : 105-121.

LAUZANNE (L.), 1975b. - La sélection des proies chez trois poissons malacophages du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **9** (1) : 3-7.

LAUZANNE (L.), 1976. - Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 10 : 267-310.

LAUZANNE (L.), 1977. - Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'alimentation des poissons du Tchad. Thèse doct. Etat, Univ. Paris 6, MNHN, Paris, 284 p.

LAUZANNE (L.), 1978. - Etude quantitative de l'alimentation de Sarotherodon galilaeus (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **12** (1) : 71-81.

LAUZANNE (L.), 1983. - Trophic relations of fishes in lake Chad. In : Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.), LEVEQUE (C.) Eds., Dr Junk Publishers, The Hague : 489-518.

LEGENDRE (L.) & LEGENDRE (P.), 1979. - Ecologie numérique.
1. Le traitement multiple des données écologiques. Masson, Pr. Univ. Québec, Paris, Québec, 197 p.
2. La structuration des données écologiques. Masson, Pr. Univ. Québec, Paris, Québec, 247 p.

LEGENDRE (M.) & JALABERT (B.), 1984. - Physiologie de la reproduction Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains. LEVEQUE, BRUTON, SSENTONGO, à paraître.

LEK (S.), 1979. cf ANG-LEK (S.), 1979.

LEK (S.) & LEK (S.), 1977 . - Ecologie et biologie de Micralestes acutidens (Peters, 1852) (Pisces, Characidae) du bassin du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **11** (4) : 255-268.

LEK (S.) & LEK (S.), 1978. - Ecologie et biologie d'Ichthyborus besse besse (Joannis, 1835) (Pisces, Citharinidae) du bassin du lac Tchad. Cybium, 3e sér., 4 : 65-86.

LEK (S.), LEK (S.), 1978. - Etude de quelques espèces de petits Mormyridae du bassin du lac Tchad. I. Observations sur la répartition et l'écologie. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **12** (3) : 225-236.

LEMOALLE (J.), **1974.** - Bilan des apports en fer du lac Tchad (1970-1973). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **8** (1) : 35-40.

LEMOALLE (J.), **1976.** - Eléments sur la température des eaux du lac Tchad à Bol. Centre ORSTOM, N'Djaména, 30 p.

LEMOALLE (J.), **1978.** - Application des images LANDSAT à la bathymétrie du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **12** : 83-87.

LEMOALLE (J.), **1979.** - Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. Thèse doct. Etat, Paris VI, ORSTOM, 311 p.

LEMOALLE (J.), **1983.** - cf **CARMOUZE (J.P.) & LEMOALLE (J.), 1983.**

LEONARD (J.), **1969.** - Aperçu sur la végétation aquatique. In : Monographie hydrologique du lac Tchad. ORSTOM, Fort-lamy, 11 p., miméo.

LEONARD (J.), **1974.** - Aperçu sur la végétation de la partie est du lac Tchad. Centre ORSTOM, N'Djaména, 14 p.

LEVEQUE (C.), **1972.** - Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, production et bilans énergétiques. Thèse doct. Etat, Univ. Paris 6, Paris, 225 p.

LEVEQUE (C.), **1973.** - Dynamique des peuplements, biologie et estimation de la production des mollusques benthiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. 7 : 117-147.

LEVEQUE (C.) & QUENSIERE (J.), **1983.** - Un lac tropical sous climat semi-aride. In : Problèmes d'Ecologie : Ecosystèmes limniques, LAMOTTE, M. & BOURLIERE, F., eds. Masson, Paris : 161-242.

LEVEQUE (C.) & QUENSIERE (J.), **1987.** - Les peuplements ichtyologiques des lacs peu profonds. **In** : Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains, LEVEQUE (C.), BRUTON (M.) & SSENTONGO (G.) eds. p. 303-324, ORSTOM, Paris (sous presse).

LEVIN (S.A.), **1974.** - Dispersion and population interactions. Amer. Nat., **108** : 207-228.

LEVIN (S.A.) & PAINE (R.T.), **1974.** - Disturbance, patch formation and community structure. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **71** : 2744-2747.

LEVINS (R.), **1962.** - Theory of fitness in a heterogeneous environment. 1. the fitness set and adaptative function. Amer. Nat., **96** : 361-373.

LEVINS (R.), **1968.** - Evolution in changing environment. Princeton Univ. Press, Princeton, 120 p.

LEWIS (W.M.), **1970.** - Morphological adaptations of cyprinodonts for inhabiting oxygen deficient waters. Copéia, **2** : 319-326.

LIPSKAYA (N.Y.), 1974. - Metabolic rates in young of some tropical fish species. J. Ichtyol., **14** (6) : 934-943.

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.

LOCK (J.M.), 1973. - The aquatic vegetation of Lake George, Uganda. Phytocoenologia, 1 : 250-62.

LOTKA (A.J.), 1925. - Elements of physical biology. Baltimore, Williams & Wilkins.

LOUBENS (G.), 1969. - Etude de certains peuplements ichtyologiques par des pêches au poison (1ère note). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 3 (2) : 45-73.

LOUBENS (G.), 1970. - Etude de certains peuplements ichtyologiques par des pêches au poison (2e note). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **4** (1) : 45-61.

LOUBENS (G.), 1973. - Production de la pêche et peuplements ichtyologiques d'un bief du Delta du Chari. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 7 : 209-233.

LOUBENS (G.), 1974. - Quelques aspects de la biologie des Lates niloticus du Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **8** (1) : 3-21.

LOWE (R.H.), 1958. - Observations on the biolgoy of T. nilotica (Linné) in East Africa waters. Rev. zool. Bot. Afr., **57** : 130-170.

LOWE-McCONNELL (R.H.), 1964. - The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part 1. Ecological groupings of fish species and effects of the season cycle on the fish. J. Linn. Soc. (Zool.), **45** : 103-44.

LOWE-McCONNELL (R.H.), 1975. - Fish Communities in Tropical Freshwaters. Their distribution, ecology and evolution. Longman, London & New York, 337 p.

LOWE-McCONNELL (R.H.), 1979. - Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. In Fish phenology : anabolic adaptativeness in teleosts. Symp. zool. Soc. Lond. 44, MILLER, P.J., ed. : 219-241.

MAC ARTHUR (R.), 1972. - Strong or weak interactions ?. Trans. Conn. Acad. Art Sci., **44** : 177-188.

MAC ARTHUR (R.H.), RECHER (H.) & CODY (M.), 1966. - On relation between habitat selection and species diversity. Amer. Nat., **913** : 319-325.

MAC ARTHUR (R.H.) & PIANKA (E.R.), 1966. - On optimal use of a patchy environment. Amer. Nat., **916** : 603-609.

MAC ARTHUR (R.H.) & WILSON (E.O.), 1967. - The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton N.J., 203 p.

MAC ARTHUR (R.H.) & LEWINS (R.), 1967. - The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. Amer. Nat., **101** : 377-385.

MADAN MOHAN RAO (G.), 1971. - Influence of activity and salinity on the weight dependant oxygen consumption of the rainbow trout Salmon gairdneri. Mar. Biol., **8** : 205-212.

MAGID cf ABDEL-MAGID

MAHDI (M.A.), 1973. - Studies on factors affecting survival of Nile fish in the Sudan. III. The effect of oxygen. Mar. Biol., **18** : 96-98.

MAHEUT (J.), 1961. - Etude sur la lac de Guiers (extraits du Rapport Annuel 1960 du Service des Eaux et Forêts de la République du Sénégal). CTFT 17 : 1-21.

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. et Doc. ORSTOM 129,, 586 p.

MANDELBROT (B.), 1982. - The fractal geometry of nature. Freeman and Co, San Francisco.

MANN (M.J.), 1962. - Fish production and marketing from the nigerian shores of Lake Chad (60-61). Fed. Fish. Serv. Lagos, Nigeria, 50 p.

MANN (M.J.), 1964. - Report on a fishery survey of lake Rudolph, Kenya. E.A.F.F.R.O., Annual Report, (1962-1963) : 53-62.

MANN (R.H.K.), MILLS (C.A.) & CRISP (D.T.), 1984. - Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish. In : Fish reproduction : strategies and tactics. POTTS, G.W. & WOTTON, R.J, eds. Academic Press, London : 171-186.

MANTEIFEL (B.P.), GIRSA (I.I.), PAVLOV (D.S.), 1978. - On rhythms of fish behaviour. In Rhythmic activity of fishes, THORPE, J.E. ed., Academic Press, London : 215-224.

MARGALEF (R.), 1968. - Perspectives in ecological theory. Chicago series in biology, Univ. Press, 111 p.

MARSHALL (N.B.), 1971. - La vie des poissons. Editions Rencontre, Lausanne, 767 p.

MATTHES (H.), 1964. - Les poissons du Lac Tumba et de la région d'Ike-

ta. Ann. Mus. R. Afr. Cent. (sér. 8, Sci. Zool.) 126 : 1-204. Tervuren.

MAY (R.M.) & MAC ARTHUR (R.H.), 1972. - Niche overlap as a function of environmental variability. Proc. Nat. Acad. Sci., 69 : 1109-1113.

MAYNARD SMITH (J.), 1966. - Sympatric speciation. Amer. Nat., 916 : 637-650.

MAYR (E.), 1954.- Change of genetic environment and evolution. In : Evolution as a process, Huxley (J.) ed., Allen and Unwin, Londres.

MAYR (E.), 1974. - Populations, espèces et évolution. Herman, Paris, 496p.

METH (F.), 1970. - Saturation in gillnets. University of Toronto, M.Sc. Thesis, 39 p.

MILLER (S.J.) & STORCK (T.), 1984. - Temporal spawning distribution of large mouth Bass and Young-of-year growth, determined from daily otolith rings. Transactions of the American Fisheries Society, 113 : 571-578.

MOHR (H.), 1965. - Auswirkung der Einstellung von Kiemennetzen auf die Fängigkeit von Varsch und Plötze. Arch. Fischereiwiss., 16 : 108-15.

MOK (M.), 1974. - Biométrie et biologie des Schilbe (Pisces, Silufriformes) du Bassin Tchadien. Thèse doct. spéc. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 75 p.

MOK (M.), 1975. - Biométrie et biologie des Schilbe (Pisces, Siluriformes) du Bassin Tchadien. II - Biologie comparée des deux espèces. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 9 (1) : 33-60.

MONAKOV (A.V.), 1969. - The zooplankton and the zoobenthos of the White Nile and adjoining waters in the Republic of the Sudan. Hydrobiologia, 33 : 161-85. 67,69,70,72,73,74.

MONOD (Th.), 1928. - L'industrie des pêches au Cameroun. Larose ed., Paris, 504 p.

MONOD (Th.), 1968. - Contribution à l'étude des eaux douces de l'Ennedi : III Crustacés décapodes. Bull. IFAN, 30 : 1350-1353.

MOREAU (J.), 1979. - Biologie et évolution des peuplements de Cichlidés (Pisces) introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse doct. Etat. Inst. Nat. Polytechn. Toulouse, 301 p.

MOREAU (J.) & MOREAU (I.), 1982. - Étude du cycle annuel de la gamétogénèse chez Heterotis niloticus du lac Ivakoina (zone des Pangalanes), Madagascar. Rev. Hydrobiol. trop., 15 (3) : 271-280.

MORGAN (A.) & KALK (M.), 1970. -Seasonal changes in the waters of Lake Chilwa (Malawi) in a drying phase, 1966-68. Hydrobiologia, 36 :81-103.

MORGAN (P.R.), 1971. - The lake Chilwa Tilapia and its fishery. Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish., 1 : 51-58.

MULLER (K.), 1978. - In : Rhythmic Activity of fishes, THORPE, J.E. ed., Academic Press, London.
- Locomotor activity of fish and environmental oscillations : 1-19.
- The flexibility of the circadian system of fish at different latitudes : 91-104.
- Locomotor activity in Whitefish-shoals (Coregonus laveretus) : 225-233.

MURDOCH (W.W.), 1966. - Community structure population control, and competition - a critique. Amer. Nat., **912** : 219-226.

MYERS (G.S.), 1960. - The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories. Evolution, **14** : 323-33.

NASR EL DIEN AHMED, MAGID (A.M.), 1969. - Oxygen consumption in Tilapia nilotica (L.). Hydrobiologia, **33** (3) : 513-522.

NIE (N.H.), HULL (C.H.), JENKINS (J.G.), STEINBRENNER (K.) & BENT (D.H.), 1975. - SPSS - Statistical Package for the social sciences. Second edition. Mc Graw-Hill, New-York, 675 p.

NIKOLSKY (G.V.), 1963. - Ecology of fishes. Academic Press, 352 p.

NORTHCOTE (T.G.) & LARKIN (P.A.), 1956. - Indice of productivity in British Columbia lakes. J. Fish. Res. Bd. Can., **13** : 515-540.

ODUM (E.P.), 1971. - Fundamentals of Ecology. 3rd edition. Saunders, Philadelphia, XIV + 574 p.

OGILVIE (D.M.), 1982. - Behavioral response of goldfish (Carassius auratus) to desoxygenated water. Copeia, : 434-439.

ORSKA (J.), 1956. - The influence of temperature on the development of the skeleton in teleost. Zool. Pol., **7** : 271-325.

PAINE (R.T.), 1966. - Food web complexity and species diversity. Amer. Nat., **910** : 65-75.

PANELLA (G.), 1973. - Otolith growth patterns, an aid in age determination in temperate and tropical fishes. In The ageing of fish, BAGENAL, T.B., Unwin Brothers Limited, : 28-39.

PARRISH (B.B.), 1969. - A review of some experimental studies of fish reactions to stationary and moving objects of relevance to fish capture processes. FAO Fish. Rep., **62** (2) : 233-245.

PAUGY (D.), 1981. - Caractères méristiques, biologie et écologie des Alestes (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. Thèse doct. 3e cycle. Univ. P. et M. Curie, Paris 6, 194 p.

PAUGY (D.), 1986. - Révision systématique des Alestes et Brycinus africains (Pisces, Characidae). Editions de l'ORSTOM, coll. Etudes et Thèses, Paris, 295 p.

PAULY (D.), 1984. - A mechanism for the juvenile-to-adult transition in fish. J. Cons. int. Explor. Mer., **41** : 280-284.

PAVLOV (D.S.), PAKHORUKOV (A.M.), KURAGINA (G.N.) et al., 1977. - Some features of the downstream migrations of juveniles fishes in the Volga at Kuban rivers. J. of Ichtyol., 17 (3) : 363-374.

PELLEGRIN (J.), 1914. - Les poissons du bassin du Tchad. Paris, 154 p.

PELLEGRIN (J.), 1935. - Pisces. Mission Scientifique de l'Omo. 2 : 131-139.

PIANKA (E.R.), 1981. - Competition and nichs theory. In Theoretical Ecology, MAY, R.M. ed., Sinauer Associates, Sunderland, MA. : 167-96.

PIMENTEL (D.), SMITH (G.J.C.) SOANS (J.S.), 1967. - A population model of sympatric speciation. Amer. Nat., **101** : 493-504.

POTTS (G.W.) & WOTTON (R.J.) eds, 1984. - Fish reproduction : Strategies and Tactics. Academic Press, London, 410 p.

POWERS (D.A.), 1980. - Molecular ecology of teleost fish hemoglobins : strategies for adapting to changing environments. Amer. Zool., **20** : 139-162.

PRESTON (F.W.), 1962. - The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, **43** :185-215 et 410-432.

PULLIN (R.S.V.), 1982. - General discussion on the biology and culture of Tilapias. In : The Biology and Culture of Tilapias, PULLIN (R.S.V.) & LOWE-McCONNELL (R.H.) eds ; ICLARM Conference Proceedings, 7. Manila, Philippines, 432 p.

QUENSIERE (J.), 1976. - Influence de la sécheresse sur les pêcheries du delta du Chari (1971-1973). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **10** (1) : 3-18.

QUENSIERE (J.) & BENECH (V.), 1983. - Echantillonnage d'un peuplement de poissons en migration. In : Stratégies d'échantillonnage en écologie. FRONTIER, S., ed. Masson, Paris & Presses de l'Université de Laval : 311-324.

RANTIN (T.F.) & JOHANSEN (K.), 1984. - Responses of the teleost Hoplias malabaricus to hypoxia. Env. Biol. Fish., **11** (3) : 221-228.

RAWSON (D.S.), 1939. - Some chemical and physical factors in the metabolism of lakes. Amer. Assoc. Adv. Sci. Pub., **10** : 9-26.

RAWSON, (D.S.), 1942. - A comparaison of some large alpine lakes in western Canada. Ecology, **23** : 143-161.

RAWSON (D.S.), 1952. - Mean depth and the fish production of large lakes. Ecology 33 (4) : 513-521.

RAWSON (D.S.), 1955. - Morphometry as a dominant factor in the productivity of large Lakes. Verh. Inst. Ver. Limnol., **12** : 164-175.

REGIER (H.A.), CORDONNE (A.J.) & RYDER (R.A.), 1971. - Total fish landings from freshwater as a function of limnological variables of East Central Africa. FAO. Fish Stock Assess. Work., Pap. 3, 13 p.

REGIER (H.A.) & HENDERSON (H.F.), 1973. - Toward a broad ecological model of fish communities and fisheries. Trans. Amer. Fish. Soc., **102** : 56-72.

REIZER (C.), 1974. - Définition d'une politique d'aménagement des ressources halieutiques d'un écosystème aquatique complexe par l'étude de son environnement abiotique, biotique et anthropique. Le fleuve Sénégal moyen et inférieur. Doct. Sciences de l'Environnement. Fond. Univ. Luxembourg, Arlon,525 p.

RIEDEL (D.), 1962. - Der Margheritensee (Sudabessinien) Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Abessinische Graben-See. Arch. Hydrobiol., **58** (4) : 435-466.

ROBERTS (T.R.), 1972. - Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. Bull. Mus. Comp. Zool., **143** (2) : 117-147.

ROBERTS (T.R.), 1975. - Geographical distribution of african freshwater fishes. Zool. J. Linn. Soc., **57** (4) : 249-319.

ROBINSON (A.H.) & ROBINSON (P.K.), 1969. - A comparative study of the food habits of Micralestes acutidens and Alestes dageti (Pisces : Characidae) from the northern basin of lake Chad. Bull. IFAN, sér. A, **31** (3) : 951-964.

ROCHE (M.A.), 1973. - Traçage naturel salin et isotopique des eaux du système hydrologique du lac Tchad. Thèse doct. Etat, Univ. Paris 6, 398 p.

ROOT (R.B.), 1967. - The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecol. Monogr., **37** : 317-350.

RUDSTAM (L.G.), MAGNUSON (J.J.) & TONN (W.M.), 1984. - Size selectivity of passive fishing gear : a correction for encounter probability applied to gill nets. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **41** : 1252-1255.

RUHLAND (M.L.), 1968. - Etude comparative de la consommation d'oxygène chez différentes espèces de Téléostéens. Bull. Soc. Zool. France, **90** (2) : 347-353.

RUSSIER-DELOLME (R.), 1974. - Etude comparative de la tolérance aux basses tensions d'oxygène chez deux planaires d'eau douce, Dugesia tigrina et Polycelis felina. Annls Limnol., **10** (3) : 311-322.

RYDER (R.A.), 1961. - Fisheries management in northern Ontario. Ont. Fish Widl. Rev., 1 : 13-19.

RYDER (R.A.), 1964. - Chemical characteristics of Ontario lakes with reference to a method for estimating fish production. Ont. Dep. Lands For. Sect. Rep. (Fish.), **48** : 75p.

RYDER (R.A.), 1965. - A method for estimating the potential fish production of north temperate lakes. Trans. Am. Fish. Soc., **94** : 214-218.

RYDER (R.A.), 1969. - A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. Trans. Amer. Fish. doc., **94** : 214-218.

RYDER (R.A.), 1982. - The morphoedaphic-index use, abuse and fundamental concepts. Trans. Amer. Fish. doc., **3** : 154.

SAINT-JEAN (L.), 1983. - The zooplancton. In : Lake Chad, Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.) & LEVEQUE (C.) eds. Dr. Junk Publishers, The Hague : 199-232.

SAINT-PAUL (U.), 1984. - Physiological adaptation to hypoxia of a neotropical characoid fish, Colossoma macropomum, Serrasalmidae. Env. Biol. Fish., **11** (1) : 53-62.

SALE (P.F.), 1977. - Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. Amer. Natur., **11** : 337-359.

SANDON (M.) & AL TAYIB (A.), 1953. - The food of some commun Nile fish. Sudan Notes Rec., 34 (2) : 205-229.

SAUNDERS (R.L.), 1962. - The irrigation of the gills in fishes. III. Efficiency of oxygen uptake in relation to respiratory flow activity and concentration of oxygen and carbon dioxide. Can. J. Zool., **40** : 817-862.

SCHOENER (T.W.), 1974. - Resource partitioning in ecological communities. Science, **185** : 27-39.

SCHOENER (T.W.), 1982. - The controversy over interspecific competition. Amer. Sci., **70** : 586-595.

SERVANT (M.), 1973. - Séquences continentales et variations climatiques. Evolution du bassin du Tchad au cénozoïque supérieur. Thèse Univ. Paris 6, ORSTOM. Paris, 348 p.

SERVANT (M.) & SERVANT (S.), 1983. - Paleolimnology of an upper quaternary endorheic lake in Chad Basin. In : Lake Chad : Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. CARMOUZE, J.P., DURAND, J.R. & LEVEQUE, C., eds. Dr. Junk Publishers, The Hague : 11-26.

SERVANT (M.) & SERVANT-VILDARY (S.), 1980. - L'environnement quaternaire du bassin du Tchad. In : The Sahara and the Nile, WILLIAM (M.A.) &

FAURE (H.) eds., Balkena, Rotterdam : 133-162.

SHANNON (C.E.) & WEAVER (W.), 1948-1963. - The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Press, Illinois, 117-127.

SHEPARD (M.P.), 1955. - Resistance and tolerance of young speckled trout (Salvelinus fontinalis) to oxygen lack, with special reference to low oxygen acclimatation. J. Fish. Res. Bd. Can., **12** (3) : 387-446.

SHEPHERD (C.J.), ed., 1976. - Investigation into Fish productivity in a Shallow Freshwater Lagoon in Malawi 1975-76. London, Ministry of Overseas Development, 90 p.

SIDDIQUI (A.Q.), 1979. - Changes in fish species composition in Lake Naivasha, Kenya. Hydrobiologia, **64** (2) : 131-138.

SIMBERLOFF (D.S.), 1974. - Equilibrium theory of island biogeography and ecology. Animal Rewiew of Ecology and Systematics, **5** : 161-182.

SLOBODKIN (L.B.), 1964. - Experimental population of Hydra. Brit. Ecol. Soc. Jubilee Symp. J. Ecol., **52** : : 131-140 & J. Anim. Ecol., **33** : 147-158.

SMITH (H.W.), 1931. - Observations on the african lungfish Protopterus aethiopicus, and on evolution from water to land environment. Ecology, **12** : 164-181.

SMITH (F.E.), 1972. - Spatial heterogeneity, stability and diversity in ecosystems. Trans. Conn. Acad. Arts. Sci., **44** : 309-335.

SOANS (A.B.), PIMENTEL (D.) & SOANS (J.S.), 1974. - Evolution of reproductive isolation in allopatric and sympatric populations. Amer. Nat., **108** : 117-124.

SOUSA (W.P.), 1979. - Disturbance in marine intertidal boulder fields : the non-equilibrium maintainence of species diversity. Ecology, **60** : 1225-1239.

SQUIRE (A.) & MOLLER (P.), 1982. - Effects of water conductivity on electrocommnication in the weak electric fish Brienomyrus niger (Mormyriformes). Anim. Behav., **30** : 375-382.

SRINN (K.Y.), 1976. - Biologie d'Hydrocynus forskalii (Pisces, Characidae) du Bassin Tchadien. Thèse doct. Spéc., Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 126 p.

SSENTONGO (G.W.), 1974. - On the fishes and fisheries of Lake Baringo, East Africa. Afr. H. Trop. Hydrobiol. Fish., **3** : 95-106.

STACEY (N.E.), 1984. - Control of the timing of ovulation by exogenous and endogenous factors. In Fish reproduction : Strategies and Tactics, POTTS, G.W. & WOTTON, R.J, eds. Academic Press, London : 207-222.

STACEY (N.E.), COOK (A.F.) & PETER (R.E.), 1979. - Spontaneous and gonadotropin-induced ovulation in the goldfish, Carassius auratus L. : effects of external factors. J. Fish. Biol., **15** : 349-361.

STAUCH (A.), 1977. - Statistiques de pêche dans le bassin du lac Tchad pendant la sécheresse de 1969 à 1976. CIFA/Symp. 26, : 1-29.

STEARNS (S.C.), 1976. - Life-histories tactics : a review of the ideas. Q. Rev. Biol., **51** : 3-47.

STEARNS (S.C.), 1980. - A new view of life history evolution. Oikos, **35** : 266-281.

STEEMAN-NIELSEN (E.), 1962. - On the maximum quantity of plankton chlorophyll per surface unit of a lake or the sea. Int. Rev. ges. Hydrobiol., **47** : 333-8.

STEEMAN-NIELSEN (E.), 1962. - On the maximum quantity of plancton chlorophyll per surface unit of a lake or the sea. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 47 : 333-338.

SVENSSON (G.S.O.), 1933. - Freshwater fishes from the Gambia River. Kungl. Svenska Vetenskapasacad. Stockholm, sér. 3, **12** : 1-102.

TALLING (J.F.) & TALLING (I.B.), 1965. - The chemical composition of African lake waters. Int. Rev. ges. Hydrobiol., **50** : 421-63.

TAYLOR (L.R.), 1961. - Aggregation, variance and the mean. Nature, London, **189** : 732-735.

TEMPLETON (A.R.) & ROTHMAN (E.D.), 1974. - Evolution in heterogeneous environments. Amer. Nat., **108** : 409-428.

TESCH (E.W.), 1977. - The Eel. Biology management of anguillid eels. Chapman and Hall, London, 434 p.

TEUGELS (G.G.), 1986. - A systematic revision of the African species of the genus Clarias (Pisces ; Clariidae). Annls. Mus. r. Afr. cent., sér. In 8, Sci. Zool., **247** : 199p.

THIENEMANN ( ), 1927. - p. 8-23

THOMPSON (K.), 1976. - The primary productivity of African wetlands with particular reference to the Okawango Delta. In Proc. Symp. on the Okawango Delta and its future utilisation. 30 août-2 sept. 1976, Gabasoni Botswana Society : 67-79.

TILHO (J.), 1910. - Documents scientifiques de la mission Tilho (1906-1908). Impr. Nat. Paris, 3 volumes.

TILHO (J.), 1928. - Variations et disparitions possibles du lac Tchad. Ann. Géographie, **37** : 238-260.

TOBOR (J.G.), 1972. - The food and feeding habits of some lake chad commercial fishes. Bull. IFAN, (A) **34** (1) : 179-211.

TOUCHEBEUF de LUSSIGNY (P.), 1969. - Complément à la monographie du lac Tchad. Note hydrologique sur les tributaires secondaires : l'El-Beïd et la Komadougou-Yobé. ORSTOM, Paris, 57 p.

TREWAVAS (E.), 1983. - Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia. Trustees, BMNH, London : 583p.

ULTSCH (G.R.), 1978. - Oxygen consumption as a function of pH in three species of freshwater fishes. Copéia, **2** : 272-279.

VAN MEEL (L.), 1953. - Contribution à l'étude du lac Upenba. A - Le milieu physicochimique. Explor. Parc Nat. Upemba, 9, 190 p. Inst. Parcs Nat. Congo Belge, Bruxelles.

VAN SOMEREN (V.D.), 1962. - River fish migration. Rep. E. Afr. freshwater. Fish. Res. Org., E : 36-9.

VAN SOMEREN (V.D.), 1962. - The migration of fish in a small Kenya River. Rev. Zool. Bot. afr., **66** (3) : 375-93.

VARESCHI (E.), 1979. - The ecology of Lake Nakuru (Kenya). II. Biomass and spatial distribution of fish (Tilapia grahami Boulenger = Sarotherodon alcalicum grahami Boulenger). Oecologia, **37** : 321-335.

VERBEKE (J.), 1959. - le régime alimentaire des poissons des lacs Edouard et Albert. Expl. sci. hydrobiol. lacs Kivu, Edouard et Albert (1952-1954), IRSNB, **3** (3) : 66 p.

VERHEYEN (E.), BLUST (R.) & DOUMEN (P.), 1985. - The oxygen uptake of Sarotherodon niloticus L. and the oxygen binding properties of its blood and hemolysate (Pisces : Cichlidae). Camp. Biochem. Physiol., **81** (2) : 423-426.

VERLET, 1965. - Aspects humains de la pêche au lac Tchad. 6 vol. BDPA-CTFT, Paris.

VIDY (G.), 1976. - Etude du régime alimentaire de quelques poissons insectivores dans les rivières de Côte d'Ivoire. Recherche de l'influence des traitements insecticides effectués dans le cadre de la lutte contre l'onchocercose. ORSTOM, Bouaké, 2 (3) : 30 p., 15 tab.

VIDY (G.), 1983. - Pêche traditionnelle en bordure du Grand Yaéré nord-camerounais : le Logomatia. Rev. Hydrobiol. trop., **16** (4) : 353-372.

VIMER (A.B.) & SMITH (I.R.), 1973. - Geographical, historical and physical aspects of lake George's. In A discussion on the biology of an equatorial kake : lake George, Uganda, GREENWOOD P.H. & LUND J.W.G., Proc. R. Soc. Lond. B 184, London : 235-270.

VOLLENWEIDER (R.A.), 1968. - Scientific fundamentals of the eutrophication

of the lakes and flowing waters, with particular references to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. Organ. Econ. Coop. Dev. Rep., Paris.

VOUTE (A.D.), 1968. - Ecology as a teleological science. Acta. Bioth., **18** : 142-164.

WELCOMME (R.L.), 1964. - The habitats and habitat preferences of the young of the Lake Victoria Tilapia (Pisces : Cichlidae). Rev. Zool. Bot. afr., **70** (1) : 1-28.

WELCOMME (R.L.), 1974. - Quelques considérations générales et théoriques sur la production halieutique des cours d'eaux africains. CPCA, 3, 26 p.

WELCOMME (R.L.), 1975. - L'écologie des pêches dans les plaines inondables africaines. Doc. Techn. CPCA, 3, 51 p.

WELCOMME (R.L.), 1979. - Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London & New York, 317 p.

WESTLAKE (D.F.), 1963. - Comparison of plant productivity. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., **38** (3) : 385-425.

WETZEL (R.G.), 1975. - Limnology. W. B. Saunders; Philadelphia, 743 p.

WETZEL (R.G.), 1979. - The role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. Arch. Hydrobiol., **13** : 145-161.

WITTENBERGER (C.), 1970. - The energetic economy of the organism in animal evolution. Acta bioth., **19** : 171-185.

WHITEHEAD (P.J.P.), 1959. - The anadromous fishes of Lake Victoria. Rev. Zool. Bot. afr., **59** (3) : 329-63.

WHITEHEAD (P.J.P.), 1964. - p. 9-11

WHITWORTH (W.R.), 1964. - Oxygen requirements of thirteen species of fishes in relation to exercice. Diss. Abstr., **25** : 1430.

WIENS (J.A.), 1977. - On competition and variable environment. Amer. Sci., **65** : 590-597.

WILBERT (H.), 1970. - Cybernetic concepts in population dynamics. Acta bioth., **19** : 55-81.

WILHEM (D.) & WEBER (R.E.), 1983. - Functional characterization of hemoglobins from south brazilian fresh water teleosts. II. Three cichlids (Crenicichla lepidota, Aequidens portalegrenzis and Geophagus brasiliensis). Camp. Biochem. Physiol., **75A** (3) : 483-489.

WILLIAMS (G.C.), 1966a. - Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. Amer. Nat, **100** : 687-690.

WILLIAMS (G.C.), 1966b. - Adaptation and natural selection. Princeton Univ. Press.

WILLMER (E.N.), 1934. - Some observations on the respiration of certain tropical freshwater fishes. J. Expli. Biol., **11** : 283-306.

WORTHINGTON (E.B.), 1929. - A report of the fishing survey of lakes Albert and Kioga (March to July 1928). Crown Agent, London, 136 p.

WORTHINGTON (M.A.), 1932. - Scientific results of the Cambridge expediton 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.

N° d'enregistrement

T H E S E

DE DOCTORAT D'ETAT ES-SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE
FLANDRES ARTOIS
par

Vincent BENECH et Jacques QUENSIERE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES DE LA REGION DU LAC TCHAD (1966-78)

- INFLUENCE DE LA SECHERESSE SAHELIENNE -

Tome 2 : Tableaux et Figures

Soutenue le 16 septembre 1987 devant la Commission d'Examen :

MM. E. VIVIER Président

J. DAGET
J.R. DURAND Rapporteurs
S. FRONTIER

R. BILLARD
M. PORCHET Examinateurs

A 87 FA

A 26045

TDM 51

ORSTOM

Editions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :

Travaux et documents microédités

PARIS 1989

ISBN 2.7099-0943-X

© ORSTOM

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article
« 41, d'une part, « que les «copies ou reproductions strictement réservées à
« l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre
« part, que les analystes et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illus
« tration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans
« le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite»
« (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit,
« constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants
« du Code Pénal».

F4

Année	*Indice de crue* (I)	*Ecoulements de l'El Beïd* (V)
1968	1,02	(0,60)
1969	3,08	1,62
1970	3,79	2,93
1971	1,09	0,52
1972	—	0,00
1973	—	0,00
1974	0,23	0,14
1975	1,95	0,79
1976	1,38	0,77
1977	0,26	0,11
1978	1,31	0,76

Tableau 1-1 : Indices de crue du Logone et écoulements dans l'El Beïd de 1968 à 1978 (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).
I et V sont exprimés en 10^9 m^3.

	J	F	M	A	M	J	J^t	A^t	S	O	N	D	$\bar{m}$
°C	21,1	20,2	24,2	27,3	30,0	30,3	28,3	27,9	27,6	29,4	27,0	23,7	26,4

Tableau 1-2 : Températures moyennes mensuelles du Chari à N'Djaména en 1957 (d'après Durand, 1978).

Tableau 1-3 : Caractéristiques des zones écologiques établies pour le phytoplancton. La densité algale est exprimée en biovolume (d'après Iltis, 1983). ★ Indice de Shannon.

	Cuvette Sud		Cuvette Nord	
	Eaux Libres	Archipels	Eaux Libres	Archipels
Densité algale	0,03 à 0,22 µl/l	1,4 µl/l	0,7 à 1,6 µl/l	1,4 à 2 µl/l
Groupes dominants	Diatomées Cyanophycées	Chlorophycées Cyanophycées	Chlorophycées Diatomées	Cyanophycées Chlorophycées
Variations saisonnières	très marquées	moyennes	faibles	faibles
Diversité spécifique★	1,52-1,77	2,99	2,97-3,41	2,37-2,51

Tableau 1-4 : Biomasses moyennes (poids sec) des Invertébrés benthiques en 1970 dans les sept grandes zones écologiques mises en évidence dans le lac Tchad (fig. 1-51). (Lévêque et Quensière, 1983).

Zones	Surface (km^2)	Biomasse moyenne (PS) ($kg\ ha^{-1}$)				Biomasse moyenne ($kcal\ ha^{-1} \times 10^3$)
		Vers	Insectes	Mollusques	Total	
1	3 082	2,1	1,4	0,2	3,7	19,4
2	3 871	8,0	2,1	64,2	74,3	310,3
3	1 501	1,1	2,9	47,8	51,8	212,4
4	2 133	1,9	1,6	72,0	75,5	306,5
5	2 290	1,5	0,1	38,6	40,2	162,9
6	2 083	2,6	0,1	11,8	14,5	61,5
7	4 259	0,8	0,6	10,6	12,0	49,8
Moyenne sur l'ensemble du lac		2,9	1,2	33,0	37,1	153

Tableau 1-5 : Evolution de la densité moyenne des Mollusques benthiques (ind/m²) dans la région de Bol (Archipel Sud-Est) en janvier 1967, 1970 et 1972 (d'après Carmouze et al., 1972).

	Type de fond											
	Argile molle			Argile granulaire			Vase			Tourbe		
	1967	1970	1972	1967	1970	1972	1967	1970	1972	1967	1970	1972
M. tuberculata	2,0	0,3	0	1,0	1,1	0,4	0,6	18,5	1,8	4,8	6,6	3,3
C. bulimoides	121,7	48,1	0	37,2	222,4	1,5	7,2	3,2	0	37,6	24,9	5,9
B. unicolor	3,1	0,7	0	14,8	2,5	0,6	0,6	0,6	0,2	5,1	0,2	0,4
C. africana	66,3	5,4	0,4	62,4	15,4	1,7	0,5	0,8	0,2	0,3	0,4	3,3
C. aegyptiaca	11,3	1,6	0,2	4,0	3,1	3,2	0	0,1	0,4	0,2	0,1	0,2
P. pirothi	5,7	0,1	0	3,0	0	0	0	0	0	3,5	0,1	0,6
E. parasitica	16,8	0,1	0	97,2	11,1	0	0,2	0	0	0	0	0
Total	226,6	56,3	0,6	219,6	255,6	7,4	9,1	23,2	2,6	51,5	32,3	13,7

Tableau 1-6 : Evolution de la densité moyenne des principales espèces de Mollusques benthiques (ind/m²) sur les fonds de pseudosable et d'argile bleue des Eaux Libres du Sud-Est en 1968, 1970 et 1972 (d'après Carmouze et al., 1972).

	Biotope 2 Pseudosable			Biotope 4 Argile bleue		
	1968	1970	1972	1968	1970	1972
M. tuberculata	181	126	139	19	35	1
C. bulimoides	103	76	78	65	64	11
B. unicolor	1	1	0	0	1	0
C. africana	80	73	54	4	11	1
C. aegyptiaca	1	2	1	2	3	1
Total	366	278	272	90	114	14

Tableau 1-7 : Evolution des peuplements chironomidiens de la région de Bol de 1965 à 1974 (d'après Dejoux, 1976).

Espèces récoltées	1965	1966	1971	1972	1974
Polypedilum deletum	34 %	0,1 %	0 %	0 %	0 %
Polypedilum abyssiniae	42,1 %	0,5 %	0 %	0 %	0 %
Procladius brevipetiolatus	0 %	62,4 %	1,6 %	0 %	0,05 %
Polypedilum longicrus	3,4 %	6,8 %	15,5 %	0 %	0 %
Ablabesmyia dusoleili	0,1 %	0,2 %	36,1 %	0 %	0,05 %
Cryptochironomus stilifer	0 %	0 %	34,9 %	88,1 %	0 %
Cladotanytarsus pseudomancus	0,3 %	0 %	0 %	0 %	14,3 %
Tanytarsus nigrocinctus	0,2 %	2,7 %	0 %	0,03 %	80,7 %
Total des effectifs récoltés dans l'année	69143	4530	180	3399	5420
Nombre d'espèces récoltées	58	30	8	6	12
Équitabilité	40,4 %	43,2 %	69,6 %	23,1 %	26,4 %

Tableau 1-8 : Evolution des espèces dominantes des peuplements chironomidiens du Delta du Chari de 1965 à 1974 (d'après Dejoux, 1976).

Espèces récoltées	1965	1966	1968	1971	1972	1973	1974
Polypedilum abyssiniae	12,6 %	1,2 %	0 %	0 %	0 %	17,3 %	1,3 %
Ablabesmyia pictipes	18,0 %	6,6 %	0 %	0 %	0 %	0,5 %	0 %
Polypedilum griseoguttatum	23,3 %	2,7 %	23,3 %	0 %	0 %	2,4 %	8,6 %
Cryptochironomus dewulfianus	0,3 %	28,5 %	0 %	0 %	1,2 %	0,4 %	2,1 %
Polypedilum longicrus	3,4 %	52,6 %	0 %	40,2 %	0,7 %	9,6 %	22,6 %
Procladius maculosus	0 %	0 %	19,5 %	0 %	0 %	0 %	0 %
Clinotanypus claripennis	1,5 %	0,6 %	19,5 %	0 %	0 %	0 %	0 %
Ablabesmyia dusoleili	1,2 %	1,3 %	15,6 %	2,4 %	0,3 %	3,2 %	0,4 %
Cryptochironomus melutensis	0 %	0 %	0 %	0 %	73,1 %	0 %	0 %
Cryptochironomus nudiforceps	0,1 %	0 %	0 %	8,5 %	0,4 %	22,1 %	0,05 %
Cladotanytarsus pseudomancus	0,4 %	0 %	0 %	0 %	9,2 %	29,6 %	25,0 %
Tanytarsus nigrocinctus	0,3 %	0 %	0 %	0 %	0,2 %	3,1 %	34,5 %
Effectifs récoltés dans l'année	4914	834	71	82	1326	4718	6720
Nombre d'espèces récoltées	49	20	11	18	14	23	18
Indice de diversité spécifique	3,602	1,991	2,701	3,090	1,470	2,044	2,834
Équitabilité	64, 2 %	46,1 %	78,1 %	74,1 %	38,6 %	52,1 %	66,7 %

Espèces	Filets dérivants à petites mailles	Filets dormants	Filets dérivants à grandes mailles	Lignes
Alestes baremoze.....	63,3	50,7		
Schilbe mystus.....	14,0	25,9		3,2
Alestes dentex.....	14,2	5,3		
Synodontis batensoda.....	0,9	11,1		3,2
Synodontis membranaceus..	0,2	0,1	36,7	1,7
Synodontis schall.....	0,3	1,6		31,5
Hyperopisus bebe.....	1,6	0,2	0,7	18,1
Hydrocyon forskalii.....	2,6	1,3		
Distichodus rostratus.....			23,6	
Mormyrus rume.....		0,1	2,4	21,5
Polypterus bichir.....	0,3	1,8	2,2	7,0
Citharinus citharus.....			14,2	
Labeo senegalensis.....	0,2	0,8	7,3	
Eutropius nilolicus.....	0,8	0,9		
Hydrocyon brevis.....	0,3		4,2	
Bagrus bayad.....			0,7	8,5
Citharinus latus.....			5,7	
Autres espèces.....	1,3	0,2	2,3	5,3

Tableau 2-1 : Pourcentages en poids des principales espèces dans les captures annuelles des quatre catégories d'engins des pêcheries du Delta du Chari (Loubens, 1973).

Tableau 2-2 : Moyens d'échantillonnage utilisés dans différents biotopes du Bassin Tchadien.

Milieux / Moyens d'échantillonnage	Lac			Fleuve				Zones inondées		
	Bord		Au large	Etiage			Crue	Prairie		Drains
	Végétation	Nu		Bras-morts	Près des berges	Milieu		Avec courant	Sans courant	
Empoisonnement à la roténone	+	+		+					+	
Senne de rivage		+		+	+					
Chalut électrifié		+	+	+	+	+	+			+
Epuisette électrifiée	+			+	+			+	+	+
Filets maillants	+	+		+	+	+	+ dérivant			+
Boulou										+

ENGINS	LONGUEUR (en m)	CHUTE (en m)	TAILLE DE MAILLES (côté en mm)	EFFORT DE PECHE	REMARQUES
FM Série 1	25	2.9	10-11-12-13-14 15-16-18	1 à 10 nuits/mois	- coefficient de montage = 50%
FM Série 2	50	3.0	20-22-25-30-35 40	1 à 10 nuits/mois	- fil en m/kg 13400 FM 10 à 14 10000 FM 15 à 20 6660 FM 22 à 50 3330 FM 60 à 80 2660 FM 90 à 100
FM Série 3	100	2.9	50-60-70-80-90 100	3 à 20 nuits/mois	

Tableau 2-3 : Caractéristiques des filets maillants utilisés.

MOIS → / ENGIN ↓	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	MOYENNE par mois
FM Série 1	1-10	1-6	1-8	1-7	1-8	1-5	6	6	6-7	5-6	4	4-5	5.5
FM Série 2	8-10	6-7	8-9	6-8	5-7	7	5-7	4-5	4-6	6-7	1-3	3-4	6.2
FM Série 3	15-18	14-17	15-19	15-20	14-17	9-15	13-16	12-15	13-17	11-16	7-11	5-12	14.3
SENNE	8	7	8	-	8	8	-	10	8	8	8	5	7.8

Tableau 2-4 : Efforts de pêche mensuels des filets maillants (FM) et de la senne dans l'Archipel Sud-Est, à Lafia, entre juin 1971 et mai 1972. L'effort est exprimé en nombre de nuits de pêche pour les FM et en nombre de traits pour la senne. La réparation des filets peut entraîner une réduction du nombre de nuits de pêche pour certains FM, d'où un nombre de nuits minimal et un nombre de nuits maximal pour chaque série.

ESPECES	M	S	CV (%)
Alestes baremoze	8,9	3,2	36,0
Alestes dentex	24,3	6,9	28,5
Citharinus citharus	2,9	1,3	44,8
Eutropius niloticus	9,3	2,3	24.7
Hydrocynus forskalii	14,3	2,6	18,2
Hyperopisus bebe	39,3	8,4	21,4
Labeo senegalensis	7,7	2,0	26,0
Marcusenius cyprinoïdes	39,3	8,4	21,4
Brachysynodontis batensoda	321,7	110,6	34,4
Schilbe uranoscopus	35,4	9,5	26,8
Synodontis clarias	7,6	1,8	23,7
Synodontis frontosus	2,6	0,6	23,1
Hemisynodontis membranaceus	5,8	1,7	29,3
Synodontis schall	113,1	29,4	26,0
Sarotherodon galilaeus	44,6	9,4	21,1

Tableau 2-5 : Moyenne (M), écart-type (S) et coefficient de variation (CV) des prises spécifiques par unité d'effort de la senne de rivage dans l'Archipel Sud-Est de juin 1971 à mai 1972.

ESPECES	Mode					a					b					c					d				
	FM 20	22	25	30	35	FM 20	22	25	30	35	FM 20	22	25	30	35	FM 20	22	25	30	35	FM 20	22	25	30	35
Alestes baremoze	–	180	200	235	–	–	5.062	1.613	2.416	–	–	40	35	60	–	–	60	55	25	–	–	0.072	0.087	0.036	–
Alestes dentex	160	170	200	235	–	0.612	0.503	0.282	0.888	–	30	25	35	40	–	40	30	25	20	–	0.053	0.032	0.045	0.084	–
Eutropius niloticus	140	165	190	225	–	5.283	2.197	1.891	1.943	–	25	90	40	40	–	80	60	60	40	–	–	0.039	0.040	0.042	–
Hydrocynus forskalii	180	190	210	255	–	2.352	2.219	1.450	3.813	–	45	30	20	50	–	40	45	50	40	–	0.080	0.071	0.034	0.068	–
Hyperopisus bebe	175	190	225	255	310	0.803	0.521	0.770	3.336	3.290	15	25	55	20	50	45	30	35	45	30	0.036	0.032	0.109	0.030	0.041
Labeo senegalensis	–	145	165	185	250	–	0.452	0.278	0.525	3.646	–	35	25	15	65	–	20	30	65	55	–	0.136	0.014	0.016	0.076
Marcusenius cyprinoides	–	145	165	205	235	–	1.013	0.396	1.544	3.772	–	25	30	60	40	–	75	25	65	25	–	–	0.106	0.074	0.093
Brachysynodontis batensoda	85	95	105	135	–	23.851	28.736	36.516	65.255	–	20	20	30	30	–	30	30	40	40	–	0.082	0.098	0.164	0.142	–
Synodontis clarias	85	90	105	130	150	1.429	0.640	0.136	0.966	1.029	50	45	25	10	30	25	30	20	30	15	0.235	0.116	0.053	0.966	0.109
Synodontis schall	90	105	120	145	175	8.626	7.491	6.623	36.114	64.143	20	25	20	35	35	25	20	20	30	5	0.100	0.038	0.216	0.123	0.061

Tableau 2-6 : Estimation du mode et des paramètres a, b, c et d de la courbe de sélectivité (cf fig. 2-6) des FM 20 à 35 pour 10 espèces capturées dans l'Archipel Sud-Est.

ESPECES	DROITES DE REGRESSION	COEFFICIENT DE CORRELATION
Alestes baremoze	Y= 6.888 X + 28.214	r= 0.999
Alestes dentex	Y= 7.731 X + 3.766	r= 0.996
Eutropius niloticus	Y= 8.282 X - 20.837	r= 0.993
Hydrocynus forskalii	Y= 7.599 X + 24.471	r= 0.994
Hyperopisus bebe	Y= 7.841 X + 21.901	r= 0.990
Labeo senegalensis	Y= 7.087 X - 13.452	r= 0.979
Marcusenius cyprinoides	Y= 7.041 X - 9.643	r= 0.998
Brachysynodontis batensoda	Y= 4.934 X - 14.648	r= 0.993
Synodontis clarias	Y= 4.497 X - 6.729	r= 0.998
Synodontis schall	Y= 5.503 X - 18.270	r= 0.999

Tableau 2-7 : Droites de régression linéaire caractérisant, chez 10 espèces, l'évolution du mode de la courbe de sélectivité des filets maillants *Y* en fonction de la taille de maille *X*.

ESPECES	FM20	FM22	FM25	FM30	FM35	X	Y	Z
Alestes baremoze	165.97	179.75	200.41	234.85	269.29	4.6	5.5	2.2
Alestes dentex	158.39	173.85	197.04	235.70	274.35	4.3	5.2	2.1
Eutropius niloticus	144.80	161.37	186.21	227.62	269.03	3.9	5.6	1.5
Hydrocynus forskalii	176.45	191.65	214.45	252.44	290.44	5.0	4.8	3.4
Hyperopisus bebe	178.72	194.40	217.93	257.13	296.34	4.8	5.4	1.9
Labeo senegalensis	128.29	142.46	163.72	199.16	234.59	3.8	4.7	1.5
Marcusenius cyprinoides	131.18	145.26	166.38	201.65	236.79	3.5	4.5	2.0
Brachysynodontis batensoda	84.03	93.90	108.70	133.37	158.04	3.1	2.9	1.5
Synodontis clarias	83.03	92.21	105.70	128.18	150.67	3.0	3.2	1.6
Synodontis schall	91.78	102.79	119.80	146.80	174.32	3.3	3.8	1.2

Régressions linéaires (par FM)

Mode FM20= 26.96 X + 14.84 Y + 16.13 Z - 67.51 R^2=0.986

Mode FM22= 27.12 X + 17.26 Y + 16.60 Z - 66.51 R^2=0.984

Mode FM25= 27.36 X + 20.88 Y + 17.30 Z - 65.17 R^2=0.976

Mode FM30= 27.70 X + 26.93 Y + 18.52 Z - 62.81 R^2=0.966

Mode FM35= 28.14 X + 32.96 Y + 19.64 Z - 60.50 R^2=0.956

Tableau 2-8 : Equations de régressions linéaires multiples permettant d'expliquer le mode de sélectivité des filets maillants en fonction de caractéristiques morphométriques spécifiques X, Y et Z.
X : Longueur standard / hauteur du corps
Y : Longueur standard / longueur de la tête
Z : Longueur de la tête / largeur de la tête
100 x R^2 est égal au pourcentage de variation expliquée.

ESPECES	FM20	FM22	FM25	FM30	FM35	FM40
Alestes baremoze	"a" →	5.062	1.613	2.416		
	variance →	0.552	0.065	0.378		
Alestes dentex	0.612	0.509	0.281	0.888		
	0.014	0.022	0.006	0.207		
Eutropius niloticus		2.197	1.891	1.949		
		0.271	0.451	0.244		
Hydrocynus forskalii	2.352	2.219	1.450	3.813		
	0.079	0.103	0.095	2.573		
Hyperopisus bebe	0.803	0.521	0.770	3.336	3.290	2.950
	0.070	0.014	0.096	0.942	2.123	2.089
Labeo senegalensis		0.452	0.278	0.525	3.646	15.771
		0.018	0.010	0.029	2.268	73.144
Marcusenius cyprinoides			0.396	2.544	3.772	
			0.017	0.384	2.583	
Brachysynodontis batensoda	29.831	28.796	36.516	65.255		
	77.256	29.587	35.841	1129.45		
Synodontis clarias	1.428	0.640	0.136	0.966	1.028	
	0.506	0.079	0.003	0.173	0.284	
Synodontis schall	8.626	7.491	6.623	36.114		
	4.035	2.846	6.370	229.38		

Tableau 2-9 : Evolution de la hauteur des courbes de sélectivité ("a" ; cf fig. 2-6) en fontion de la taille de maille.

ESPECES	FM 10	11	12	13	14	15	16	18	20	22	25	30	35	40
Alestes baremoze	40	50	95	90	90	115	105	100	87	100	90	85		
Alestes dentex		35	40	50	55	60	60	70	70	55	60	60		
Eutropius niloticus	100	85	85	115	140	105	130	120	165	150	100	80	90	75
Hydrocynus forskalii	45	25	40	45	65	55	60	75	85	75	70	90	95	95
Hyperopisus bebe									60	55	90	95	80	70
Labeo senegalensis	20	25	30	40	45	35	50	35	40	55	55	80	120	135
Marcusenius cyprinoides							35	35	90	100	55	125	65	
Brachysynodontis batensoda								55	50	50	70	70		
Synodontis clarias									75	75	45	50	40	
Synodontis schall									45	45	40	65	40	

Tableau 2-10 : Evolution de l'étendue* de la gamme des tailles des poissons "maillés" ("b"+"c" ; cf fig. 2-6) en fonction de la taille de maille des filets maillants.

* exprimée en mm

E S P E C E S		FM20	FM22	FM25	FM30	FM35	FM40	MOYENNE	VARIANCE	TEST T
Alestes baremoze	b	-	40	35	60	-	-	45.0	174.2	
	c	-	60	55	25	-	-	46.7	357.2	NS
Alestes dentex	b	30	25	35	40	-	-	32.5	41.6	
	c	40	30	25	20	-	-	28.8	72.9	NS
Eutropius niloticus	b	85	90	40	40	-	-	63.8	756.3	
	c	80	60	60	40	-	-	60.0	266.7	NS
Hydrocynus forskalii	b	45	30	20	50	-	-	36.3	189.6	
	c	40	45	50	40	-	-	43.8	22.9	NS
Hyperopisus bebe	b	15	25	55	50	50	45	40.0	260.0	
	c	45	30	35	45	30	90	45.8	514.2	NS
Labeo senegalensis	b	-	35	25	15	65	40	36.0	355.0	
	c	-	20	30	65	55	25	39.0	392.5	NS
Marcusenius cyprinoides	b	-	25	30	60	40	-	38.8	239.6	
	c	-	75	25	65	25	-	47.5	691.7	NS
Brachysynodontis batensoda	b	20	20	30	30	-	-	25.0	33.3	
	c	30	30	40	40	-	-	35.0	33.3	5%
Synodontis clarias	b	50	45	25	10	30	-	32.0	257.5	
	c	25	30	20	30	15	-	23.0	70.0	NS
Synodontis schall	b	20	25	20	35	-	-	32.0	50.0	
	c	25	20	20	30	-	-	23.8	22.9	NS

Tableau 2-11 : Test t réalisé sur l'estimation des paramètres "b" et "c" (cf fig. 2-6).

ESPECE	FM		CHALUT		SENNE		EFFECTIF INITIAL
	N	%	N	%	N	%	
* Brachysynodontis batensoda	155	7,2	114	5,7	1110	58,7	2161
* Hemisynodontis membranaceus	78	3,8	59	3,0	1154	60,6	2041
** Synodontis schall	213	9,5	0	0	109	5,4	2245
** Synodontis nigrita	153	4,6	0	0	95	3,0	3366

Tableau 2-12 : Vulnérabilité de quatre espèces de Synodontis pour différents engins dans la mare de Nangoto.

* Espèce pélagique

* * Espèce benthique

N: nombre de poissons capturés

%: Nx100/ Effectif en début de pêche

Espèces	C	N	E en %
*Lates niloticus	553	643	86.0
*Ichthyborus besse	677	948	71.4
*Gymnarchus niloticus	5	9	55.6
*Polypterus endlicheri	36	70	51.4
*Polypterus bichir	5	12	41.7
*Schilbe mystus	205	496	41.3
*Hydrocynus forskalii	24	82	29.3
Petrocephalus spp.	107	367	29.0
*Malapterurus electricus	6	22	27.3
Distichodus rostratus	89	362	24.6
*Polypterus senegalus	86	380	22.6
*Bagrus bayad	55	247	22.3
Labeo coubie	19	90	21.1
Synodontis eupterus	55	298	18.5
Labeo senegalensis	587	3511	16.1
Alestes nurse	311	2680	11.6
*Clarias spp.	53	486	10.9
Synodontis schall	213	2245	9.5
*Hydrocynus brevis	19	212	9.0
Marcusenius spp.	46	575	8.0
Heterobranchus spp.	2	27	7.4
Brachysynodontis batensoda	155	2161	7.2
Alestes macrolepidotus	22	335	6.6
Synodontis clarias	13	228	5.7
Auchenoglanis spp.	18	334	5.4
Chrysichthys auratus	9	174	5.2
Hyperopisus bebe	5	96	5.2
Synodontis nigrita	153	3366	4.5
Alestes baremoze	759	16721	4.5
Mormyrus rume	5	131	3.8
Hemisynodontis membranaceus	78	2041	3.8
Citharinus spp.	345	7136	4.8
Alestes dentex	43	3047	1.4
Tilapia spp.	12	2795	0.4

Tableau 2-13 : Efficacité de 30 nuits de pêche successives à l'aide d'une batterie de filets maillants dans la mare de Nangoto en 1978.
C : Captures des 30 nuits
N : Estimation de l'effectif initial présent dans la mare
E : Efficacité = 100 x C/N
* : Prédateurs ichtyophages

Espèces	n° des Pêches n° 1, 2, 3			n° 28, 29, 30			
	C	N	Ea	C	N	Eb	Ea/Eb
*Lates niloticus	74	643	11.51	15	193	7.77	1.48
*Ichthyborus besse	276	948	29.11	7	288	2.43	11.98
*Schilbe mystus	101	496	20.36	2	326	0.61	33.38
Alestes nurse	144	2680	5.37	4	2390	0.17	31.59
Alestes baremoze	250	16721	1.50	38	16040	0.24	6.25
Citharinus citharus	26	6743	0.39	17	6565	0.26	1.50
Synodontis schall	9	2245	0.40	7	2083	0.34	1.18
Brachysynodontis batensoda	6	2161	0.28	18	2054	0.88	0.32
Labeo senegalensis	83	3511	2.36	17	3021	0.56	4.21

Tableau 2-14 : Comparaison de l'efficacité d'une batterie de filets maillants pour plusieurs espèces de la mare de Nangoto, en début et en fin d'une série de 30 pêches successives effectuées en 1978.
C : Captures de la batterie
N : Effectif au début des trois pêches
E : Efficacité des trois pêches = 100 x C/N
* : Prédateurs ichtyophages

	Espèces	BORDURE SUD			EAUX LIBRES			ARCHIPEL		
		P	M	G	P	M	G	P	M	G
ESPECES UBIQUISTES	Hydrocynus forskalii	11	99	4	16	117	23	4	56	50
	Eutropius niloticus	21	38		29	69	3	95	46	*
	Lates niloticus	3	21	81	*	1	116	*	14	57
	Hydrocynus brevis	*	10	23	*	5	35		2	16
	Synodontis schall	2	9	*	3	10	16		13	15
	Labeo senegalensis	1	5	14	11	2	16	1	2	13
	Distichodus rostratus	3	22	51	13	4	26	3	8	35
	Pollimyrus isidori	9	*		3			5		
	Schilbe uranoscopus	10	56	4	2	78	32	1	17	1
ESPECES CARACTERISTIQUES	Labeo coubie		*		*	*	28			
	Citharinus distichodoïdes			*		*	24			
	Synodontis clarias		*		4	8	5			
	Bagrus bayad		*			1	17			**
	Citharinus citharus	*	*	*	*	*	15			**
	Hyperopisus bebe		12	3		4	12	*	2	28
	Hemysynodontis membranaceus		*		2	4	43			**
	Brachysynodontis batensoda	*	*		2	5	4	3	45	2
	Marcusenius cyprinoïdes	*	19		*	*			5	*
	Petrocephalus bane	1	7		*	*		*	16	
	Alestes dentex	2	24	1	1	4		1	12	1
	Alestes baremoze	2	68		11	30	*	25	153	1
	Heterotis niloticus		*	69			*			**
	Synodontis frontosus	1	14	6		*		1	22	33
	Polypterus bichir	3	63	46			*		5	42
	Chrysichthys auratus	*	8	*		*		*	6	
	Ichthyborus besse	9	*							
	Siluranodon auritus	6								
	Polypterus senegalus	1	17							
	Tetraodon fahaka		2	46			*			
	P.U.E moyenne	95	540	423	102	353	458	137	437	312
	Effectifs totaux	4281	6088	400	9381	5904	946	8101	11931	515
	Nb. de nuits de pêche	47	104	70	64	92	80	43	111	34

Tableau 3-1 : Prises par unité d'effort (en 0.01 kg/ 100 m² / nuit) des filets maillants pour les principales espèces capturées dans trois régions de la cuvette sud, entre 1966 et 1970.

P = FM 10 à FM 16 ; M = FM 20 à FM 40 ; G = FM 50 à FM 100

Bordure sud = station 10 en 1968 (cf. fig. 3-1),

Eaux libres = stations 4 et 5 en 1970,

Archipel = station 1 de 1966 à 1969.

Les cadres épais isolent les groupes d'espèces caractéristiques de chaque zone. Les hachures signalent les espèces manquantes ou non caractéristiques.

* prise par unité d'effort inférieure à 5g par m² et par nuit de pêche

** espèces de grande taille communes dans l'Archipel mais non capturées du fait de l'absence des grandes mailles.

Espèces	Malamfatori		Baga-Kawa	
	1968	1969	1968	1970
Lates niloticus	38.1	48.2	36.5	36.5
Heterotis niloticus	18.8	14.1	24.6	14.4
Citharinus spp.	29.1	22.1	23.8	30.8
Distichodus rostratus	3.7	6.3	5.3	6.6
Labeo spp.	5.1	3.3	2.9	3.1
Bagrus bayad	0.6	0.7	1.8	3.2
Hemisynodontis membranaceus	0.7	0.1	*	0.7
Divers	3.9	5.2	5.1	4.7
P.U.E. totale (kg/100m²/nuit)	1.46	1.15	2.40	0.74
f	20120	38520	16580	7800

Tableau 3-2 : Compositions spécifiques moyennes anuelles (% en poids) pour les débarquements de Baga-Kawa et Malamfatori (FM 90 à 100). f désigne l'effort total de pêche (100 m²/nuit).

* : inférieur à 0.1 %

Espèces — année	1971		1972			Moyenne 1971-1972	%
mois	4-7	10-12	1-3	6-8	9-11		
Marcusenius cyprinoïdes	*	4	*	*	3	1	0.6
Petrocephalus bane	2	3	10	28	2	9	5.2
Pollimyrus isidori	1	1	3	12	*	3	1.7
Hydrocynus forskalii	11	4	7	12	9	9	5.2
Alestes baremoze	12	4	4	3	*	5	2.9
Alestes macrolepidotus	*		1	10	3	3	1.7
Alestes nurse	4	5	10	5	2	5	2.9
Alestes cf. dageti	20	*	1	3		5	2.9
Ichtyborus besse	1	2	5	5	1	3	1.7
Distichodus rostratus	2	8	2	8	1	4	2.3
Chrysichthys auratus	3	1	7	16	2	6	3.5
Schilbe uranoscopus	27	27	25	34	7	24	14.0
Eutropius niloticus	20	40	15	16	18	22	12.7
Brachysynodontis batensoda	1	4		6	74	17	9.8
Synodontis schall	1	1	6	9	5	4	2.3
Lates niloticus	2	16	9	4		6	3.5
Polypterus senegalus	1	4	23	41	12	16	9.2
Polypterus bichir		16	4	20	46	17	9.8
Autres espèces	2	21	23	9	13	14	8.1
P.U.E. Totale	110	161	155	241	198	173	100.0
f (nuit x 100 m²)	222	72	128	139	152	713	

Tableau 3-3 : Prises moyennes par unité d'effort (g / 100 m² / nuit) des filets dormants à petite maille (FM 10 à 16) dans le Delta du Chari (Djimtilo), entre avril 1971 et novembre 1972.
* prise par unité d'effort inférieure à 5g par m² et par nuit de pêche.

Période / Espèces	1967-68	1971 - 1972			
	FM 30 Dér.	FM 25-35		FM 50-120 Dér.	Ligne
		Dor.	Dér.		
Hyperopisus bebe	*	1.6	0.2	0.7	18.1
Mormyrus rume			0.1	2.4	21.5
Hydrocynus forskalii	28.6	2.6	1.3		
Hydrocynus brevis	0.4	0.3		4.2	
Alestes dentex	5.8	14.2	5.3		
Alestes baremoze	59.5	63.3	50.7		
Citharinus citharus				14.2	
Citharinus latus				5.7	
Distichodus rostratus				23.6	
Labeo senegalensis		0.2	0.8	7.3	
Bagrus bayad				0.7	8.5
Schilbe uranoscopus	2.0	14.0	25.9		3.2
Eutropius niloticus	2.7	0.8	0.9		
Brachysynodontis batensoda	0.1	0.9	11.1		3.2
Hemysynodontis membranaceus		0.2	0.1	36.7	1.7
Synodontis schall		0.3	1.6		31.5
Polypterus bichir	0.1	0.3	1.8	2.2	7.0
Autres espèces	0.8	1.3	0.2	2.3	5.3
P.U.E. Moyenne °	3.63	3.96	4.86	4.08	8.04
f total °°	40	786	194	219	84

Tableau 3-4 : Composition relative des captures (% en poids) en 1967-1968 (FM 30 expérimental) et en 1971-72 pour les pêcheries du Delta du Chari (d'après Loubens, 1973).

* prise par unité d'effort inférieure à 5g par m^2 et par nuit de pêche

° P.U.E. : Prise par unité d'effort en kg/h et nuit x $100m^2$ respectivement pour les filets maillants dérivants (Dér.) et les filets maillants dormants (Dor), en kg/ 1000 hameçons x jour pour les lignes.

°° f total : Efforts de pêche en heures (FM dérivants), en nuits (FM dormants), ou en jours de pêche (lignes).

Espèces	FM D 10-15	FM D 20-30	FM d 30	FM D 35-40	FM D 50	FM D 60-80 100	SENNE de PLAGE
Heterotis niloticus							8
Hyperopisus bebe		0.2		7.9	2.6		3
Campylomormyrus tamandua		0.1			4.7		0
Marcusenius cyprinoïdes		3.1	*	0.3			0
Petrocephalus bovei	2.4						
Petrocephalus bane	2.4	5.0	1.7	0.5			0
Hydrocynus forskalii	19.5	13.4	15.7	5.7	4.9		1
Hydrocynus brevis		0.2		0.1	1.0		2
Alestes dentex		4.5	3.3	16.0	0.6		5
Alestes baremoze	7.8	26.4	58.7	9.5			17
Alestes nurse	18.2	0.1	*				*
Citharinus citharus		0.2		0.4	0.7	13.1	4
Citharinus latus				3.3		3.1	7
Citharinus distichodoïdes						43.6	28
Distichodus rostratus	*	0.1			3.3	9.6	0
Distichodus brevipinnis				0.3	1.2	6.6	0
Labeo senegalensis		1.2	*		8.7	4.7	0
Labeo coubie		0.6			3.6	7.1	
Chrysichthys auratus	7.3	2.1	0.2	0.3			*
Auchenoglanis spp.				0.7	2.8	0.8	*
Schilbe uranoscopus	3.6	5.3	3.5	9.2	1.5		1
Eutropius niloticus	34.0	13.8	14.6	8.1	1.0		1
Brachysynodontis batensoda	3.6	0.8	0.2	15.7	13.3	0.8	0
Hemisynodontis membranaceus			*	1.6		2.9	1
Synodontis nigrita	2.4	0.9	*	0.8			
Synodontis sorex		0.6	*	1.1	3.9		
Synodontis schall		0.8	0.2	2.0	22.0	1.0	0
Lates niloticus	*	2.9	0.7		12.1	5.8	5
Sarotherodon galilaeus							5
Polypterus senegalus	*	1.9		0.1			0
Polypterus bichir		11.8	*	10.4	5.3		0
Polypterus endlicheri		3.8	0.6	2.8			0
P.U.E °	0.14	1.9	7.4	1.5	2.1	2.0	100
f °	27	30	31	16	23	17	50

Tableau 3-5 : Composition relative (% en poids) des captures expérimentales dans le Chari à Maïlao en 1966-67 (FM D: filet dormant, FM d: filet dérivant).

* prise par unité d'effort inférieure à 5g par m^2 et par nuit de pêche

° Pour la senne, la P.U.E est exprimée en kg/ ha et l'effort en nombre de traits. Pour les FM, cf. tableau 3-4

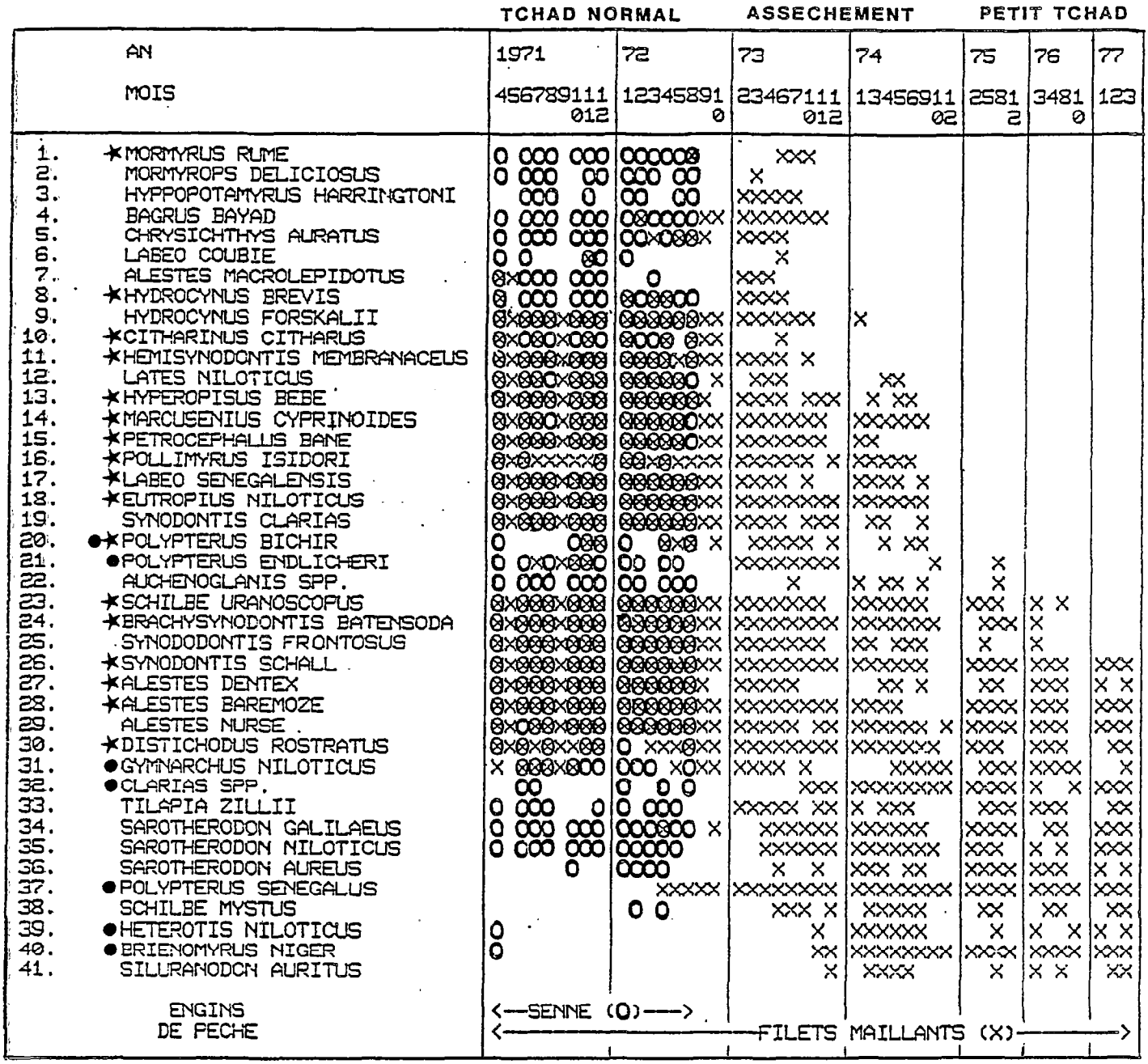


Tableau 4-1 : Espèces capturées à la senne de rivage (O) et aux filets maillants (X) dans l'Archipel Sud-Est (Bol).

★ *migrateur fluvio-lacustre*

● espèce à respiration aérienne

			TCHAD NORMAL			ASSECHEMENT		PETIT TCHAD		
	ESPECES	Année	1966 68	71	72	73	74	75	76	77
		Mois	2691 9 1	456789111	12345891	23467911	13457911	2581	34681	125
			1 1	012	0	12	02	2	0	
ESPECES PELAGIQUES	Schilbe uranoscopus	★								
		1	.1.1 . .	1111..111	11111...	.111111.	111111..	.1..	.1...	... ⊖
		2	1111 1 .	111111111	111111111	111111111	111111.1	.11.	.111.	..1
		3	1111 1 .	111111111	111111111	11.11111	111111..	.11.	1111.	...
		4	..11 . 1	111111111	111111111	11.11.1.	1111...1	.11.	..1..	...
		5	1... . .	111111111	111.....	.111....	....	....	.....	...
		6	.... . .	1.....1.1	111.....	.1.1....	..1.....	.1..	.....	...
	Alestes baremoze	★								
		1	.111 1 1	111111111	1111111.	11.11111	1111....	....	.....	... ⊖
		2	1111 1 .	111111111	111111111	111111111	1111....	111.	1111.	11.
		3	111. 1 .	111111111	11.1.1.1	1..1.1..	.1.....	.111	1111.	11.
		4	..1. . .	.....1..	1111.1..	....	....	....	.....	...
		5	.1.1 . .	.....1.	1.1....1	.1.....	....	....	.....	...
		6	.... . .	....	...1....	....	....	....	.....	...
	Alestes dentex	★								
		1	...1 . .	....1..11	11111111	...11...	..11....	....	.....	... ⊖
		2	1111 1 1	111111111	11111111	1111.1.1	..11....	....	1..1.	...
		3	11.. . .	11.11..11	111..111	11......	....	..1.	.1.1.	...
		4	..1. . .	.....1...	....	....	....	....	.111.	1..
		5	1... . .	...1.....	....	1.......	....	....	.....	...
		6	.1.. . .	....	..1.....	....	....	.1..	.....	...
	Alestes nurse	★								
		1	11.1 . 1	111111111	1111111.	11111111	111111.1	111.	...1.	.1. ⊖
		2	1111 1 .	111111111	11111111	11111111	111111.1	1111	1111.	11.
		3	1..1 . .	....	1.....	111.....	.1.1....	..11	1111.	11.
		4	.... . .	....	1.....	....	....	....	.....	...
ESPECES NON PELAGIQUES	Clarias anguillaris	★								
		1	.... . .	....	....	1....11.	.1.1.111	..1.	.....	...
		2	.... . .	....	....	111	11111.11	1..1	.....	...
		3	.... . .	....	....	11	11111111	1111	.....	...
		4	.... . .	....	....	111	11111111	1111	.....	11.
		5	.... . .	1..11.1.1	1.1...1.	1....111	11111111	1111	1...1	...
		6	.... . .	..1...11.	1.11...1	....	..111111	1.11	.....	...
	Heterotis niloticus	★								
		1	.... . .	....	....	......1.	...1....	....	.....	...
		2	.... . .	.1.......	....	11	...1....	....	.1...	...
		3	.... . .	....	....	......1.	.1.1.1..	....	.....	...
		4	.... . .	.....1..	....	11	.1111...	....	1	...
		5	.... . .	.1.....1	....	11	.11111.1	1.1.	1....	...
		6	.1.. . .	.1....1.1	.111..11	11......	..111111	111.	111.1	11.
	Gymnarchus niloticus	★								
		1	.... . .	....	....	....	....1.1.	.1..	.....	... ⊕
		2	.... 1 .	1...1....	..1...1.	......1.	.1.111.1	..1.	..111	... ⊕
		3	.... . .	.11.11.1.	..1.111.	11......	...1111.	.11.	.11.1	...
		4	.... . .	.111111..	1.111111	11.1.11.	..1.111.	..1.	..1..	...
		5	.1.1 . .	111111111	.1111111	111111..	...11111	..1.	1...1	...
		6	.11. . 1	111111111	.1111111	11111.	...111 1	.11.	.1.11	...
	Sarotherodon galilaeus	★								
		1	.... . .	....	....	1111	1..111..	..11	..1..	...
		2	.... . .	....1....	1.......	111.1111	111111..	..11	.11..	...
		3	.... . .	....	....	1.11....	11.11...	...1	..1..	11.
		4	.... . .	....	.11...11	1111111.	1.111...1	11..	...1.	.1.
		5	.... . .	1	1111.11.	111111..	.1.111.1	..1.	.....	...
		6	.... . .	11	11111111	11111...	..1111.1	..1.	.....	...
	Sarotherodon niloticus	★								
		1	.... . .	....	....	..1111.1	1.11111.	..1.	.....	...
		2	.... . .	....	....	..111111	111111..	1111	.....	...
		3	.... . .	....	....	1..1111.	1111111.	....	.1...	11.
		4	.... . .	....	....	..111111	11.11...1	111.	.1.1.	.1.
		5	.... . .	.....1..1	....	..1111..	.11.....1	111.	.1...	.1.
		6	.... . .	....	111..1.1	11111...	....1..1	....	.....	...
	Polypterus bichir	★								
		1	.... . .	..1.....	....	.....1..	....	....	.....	...
		2	.... . .	11	....1.11	..1111..	....	....	.....	...
		3	.... . .	11.....11	.1111111	11.1.1.1	.11.....	....	.....	...
		4	.... . .	.11.1..11	..1.1111	.1..11..	....11..	....	.....	...
		5	.1.1 . .	111111111	11....11	11.1.1..	....11..	....	.....	...
		6	.1.. . 1	111111111	11.....	....	1	....	.....	...
	Polypterus endlicheri	★								
		1	.... . .	....	....	...1..11	....	....	.....	...
		2	.... . .	....	...11.11	.1.1111.	.....1..	....	.....	...
		3	 1	..11...1.	...11111	1111.111	1...11..	....	.....	...
		4	.... . .	1.1.1111.	111...11	11111111	....1.1.	1.1.	.....	...
		5	.... . .	111111111	1111..11	1111111.	.....1..	....	.....	...
		6	.1.. . 1	.11111111	.1.....	111.....	....	....	.....	...
	Polypterus senegalus	★								
		1	.... . .	....	1	11111.11	.1111111	1111	11111	.11 ⊕
		2	.... 1 .	111.11111	11111111	11111111	11111111	1111	11111	111
		3	.... . .	...11....	.11.1..1	11111.11	11.1111.	..11	..1..	...
		4	.... . .	.1.......	1	...1..1.	....1...	.1..	...1.	...
		5	.... . .	....	......1.	.11.....	.....1..	....	.....	...
		6	.... . .	....	1	....	....	....	.....	...
		Mois	2691 9 1	456789111	12345891	23467911	13457911	2581	34681	125
			1 1	012	0	12	02	2	0	

Tableau 4-2 : Espèces capturées par différents groupes de filets maillants (★) dans l'Archipel Sud-Est (Bol).
Raréfaction ⊖ ou apparition ⊕ d'une "écophase" en période de Petit Tchad.

★ Groupes de filets maillants :

1 : FM 10-11-12-13
2 : FM 16-18-20-22
3 : FM 30
4 : FM 40
5 : FM 50
6 : FM 60-70

Espèces	FM10-13		FM16-22		FM30		FM40		FM50		FM60-70	
	TN	PT	TN	PT	TN	PT	TN	PT	TN	PT	TN	PT
Heterotis niloticus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Hyperopisus bebe	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Mormyrus rume	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Brienomyrus niger	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Marcusenius cyprinoides	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Petrocephalus bane	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pollimyrus sidori	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gymnarchus niloticus	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	+	+
Hydrocynus forskalii	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.	.	.
Hydrocynus brevis	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.
Alestes dentex	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alestes baremoze	+	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.
Alestes nurse	+	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.
Citharinus citharus	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
Distichodus rostratus	+	.	+	.	+	.	.	+	+	.	+	.
Labeo senegalensis	.	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.
Labeo coubie	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Bagrus bayad	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.
Chrysichthys auratus	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Auchenoglanis occidentalis	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Clarias spp.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.
Schilbe spp.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.
Eutropius niloticus	+	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.
Brachysynodontis batensoda	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.
Hemisynodontis membranaceus	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.
Synodontis clarias	+	.	+	.	+	.	.	.	+	.	+	.
Synodontis frontosus	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.
Synodontis schall	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lates niloticus	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
Sarotherodon niloticus	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.
Sarotherodon aureus	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Polypterus senegalus	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Polypterus bichir	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Polypterus endlicheri	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.
Total	11	3	18	6	12	5	12	5	18	3	12	3
Nbre d'espèces communes	1		5		3		1		1		2	

Tableau 4-3 : Espèces fréquentes (+) dans les captures de différents groupes de FM, dans l'Archipel Sud-Est du lac Tchad, en fin de Tchad Normal (avril 1971 à septembre 1973 ; TN) et en période de Petit Tchad (février 1975 à mai 1977 ; PT).

Tableaux 4-4 à 4-12 : au-dessous des figures 4-9 à 4-17.

Année	I	I/Imax
1973	1.420	0.384
1974	1.044	0.267
1975	0.920	0.230
1976	1.331	0.341
1977	1.888	0.510

Tableau 4-13 : Evolution interannuelle de l'indice de diversité spécifique I et de la régularité I/Imax des prélèvements effectués dans les Eaux Libres du Sud-Est, de 1973 à 1977.

Espèce	FM	11	15	20	22	25	30	35	40
Hydrocynus forskalii	1973	0	12.0	6.0	50.0	24.4	7.5	0	0
	1974	7.0	2.6	15.7	15.7	18.9	24.1	14.5	1.7
	1975	2.6	1.8	8.3	8.3	13.0	35.8	18.4	11.9
	1976	5.8	7.7	12.1	6.8	11.1	38.7	15.4	2.4
	1977	4.6	2.3	24.1	9.2	19.5	23.0	16.1	1.2
Labeo senegalensis	1973	0	0	0	0	0	100	0	0
	1974	0	0	1.2	2.1	6.6	12.0	46.3	31.8
	1975	0	0	16.3	28.6	22.5	20.4	2.0	10.2
	1976	0	0.4	1.9	5.4	18.1	53.5	19.3	1.5
Synodontis clarias	1973	0	0	3.0	6.8	9.8	51.8	37.2	3
	1974	1.6	5.2	27.8	16.4	34.6	8.9	4.2	1.3
	1975	4.5	16.0	25.0	22.4	4.5	13.5	7.1	7.1
	1976	6.2	7.9	36.4	40.4	1.1	4.0	3.4	0.6

Tableau 4-14 : Exemples d'évolution interannuelle (1973-1976) de la répartition des captures d'une même espèce (% en nombre) dans des FM de différentes tailles de maille posés dans les Eaux Libres du Sud-Est.

Espèces	N	%
Pollimyrus isidori	25 426	43.78
Schilbe mystus	4370	7.52
Siluranodon auritus	4021	6.92
Petrocephalus bovei	3974	6.84
Alestes nurse	2720	4.68
Brachysynodontis batensoda	2378	4.09
Eutropius niloticus	1690	2.90
Ichthyborus besse	1605	2.76
Petrocephalus bane	1511	2.60
Brienomyrus niger	1108	1.91
Marcusenius cyprinoïdes	993	1.70
Hydrocynus forskalii	809	1.39
Schilbe uranoscopus	796	1.37
Chrysichthys auratus	710	1.22
Alestes baremoze	585	1.01
Distichodus rostratus	585	1.00
Hyperopisus bebe	528	0.91
Polypterus bichir	491	0.85
Synodontis schall	414	0.71
Synodontis clarias	349	0.60
Total	55 058	94.79

Tableau 4-15 : Abondance en nombre d'individus capturés (N) et pourcentage par rapport aux captures totales (%) de vingt espèces représentées dans les pêcheries du Delta du Chari en 1976-77.

Espèces	1971–1972	1972–1973	1976–1977
Alestes baremoze	1	1	>30
Schilbe mystus	2	5	2
Alestes dentex	3	3	>30
Brachysynodontis batensoda	4	4	1
Hemisynodontis membranaceus	5	2	20
Synodontis schall	6	12	14
Hyperopisus bebe	7	6	16
Hydrocynus forskalii	8	7	4
Distichodus rostratus	9	9	12
Mormyrus rume	10	13	>30
Polypterus bichir	11	10	3
Citharinus citharus	12	27	>30
Labeo senegalensis	13	16	18
Eutropius niloticus	14	11	9
Hydrocynus brevis	15	20	19
Bagrus bayad	16	>30	>30
Citharinus latus	17	29	>30

Tableau 4-16 : Rangs des espèces classées par ordre d'abondance dans les captures du Delta du Chari en 1971-72, 1972-73 et 1976-77.

	ESPECES	ARCHIPEL				DELTA				FLEUVES			
		N	B	C	D	N	B	C	D	N	B	C	D
1	Labeo senegalensis	925	0.1	0	0	39	0	0	0	6	0	0	0
	Alestes dentex	132	1.5	0	0	488	0.2	0	0	164	4.3	0	0
	Hemisynodontis membranaceus	1106	0.3	0	0	41	7.3	0	7.3	6	66.7	0	0
	Eutropius niloticus	213	5.2	0	0	749	13.9	0	0	90	56.7	0	0
	Brachysynodontis batensoda	519	0.4	0	0.2	383	32.9	4.7	13.8	5	100.0	0	0
	Synodontis schall	86	1.2	0	0	55	50.9	0	0	5	20.0	0	20 0
	Synodontis clarias	32	0	0	0	8	62.5	12.5	0	1	100.0	0	0
	Schilbe uranoscopus	111	0	0	0	1057	69.0	0	0	34	85.3	0	8 8
	Citharinus citharus	108	0	0	0	11	0	0	27.3	8	75.0	0	0
	Alestes baremoze	1033	15.7	0	1.7	2087	75.2	3.2	3.5	1041	69.5	3.3	17 9
	Hyperopisus bebe	40	52.5	0	2.5	189	8.5	0	0.5	34	50.0	0	14.7
	Marcusenius cyprinoides	13	7.7	0	0	93	34.4	11.8	5.4	2	100.0	0	0
	Petrocephalus bane	76	18.4	0	0	267	20.6	3.4	0.4	24	58.3	0	20.8
	Pollimyrus isidori	1	100.0	0	0	72	56.9	18.1	1.4	0	0	0	0
	Polypterus bichir	114	43.0	0.9	19.3	133	38.3	9.8	6.0	2	50.0	0	0
	Polypterus endlicheri	107	39.3	1.9	52.3	5	0	20.0	0	5	0	0	0
2	Polypterus senegalus	23	17.4	0	13.0	103	37.9	19.4	6.8	7	85.7	0	0
	Synodontis frontosus	608	18.9	0.2	1.6	28	39.3	14.3	0	0	0	0	0
	Sarotherodon galilaeus	753	19.3	0	10.5	28	28.6	0	10.7	59	50.8	3 4	13 6
	Oreochromis niloticus	16	37.5	0	18.8	11	54.5	0	0	1	0	0	0
	Hydrocynus forskalii	1893	12.4	0 1	1.1	546	59.3	1.6	4.6	88	22.7	0	3 4
	Hydrocynus brevis	222	1.4	0	0	26	3.8	0	0	21	0	0	0
	Lates niloticus	482	6.0	0	0 2	26	0	0	0	11	9.1	0	0
	Bagrus bayad	150	15.3	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0
	Chrysichthys auratus	36	33.3	0	0	74	39.2	1.4	0	2	0	0	0
	Gymnarchus niloticus	173	26.6	0	0 6	6	16.7	0	16.7	1	100.0	0	0
	Heterotis niloticus	55	70.9	0	1 8	14	57.1	0	0	17	94.1	0	0

Tableau 6-1 : Taux des stades de maturation ovarienne (classes B, C et D ; cf § 6.1.1) dans trois régions du Bassin Tchadien en période de Tchad Normal. Les taux sont calculés sur la saison de reproduction de chaque espèce (cf fig. 6-1).
1 : espèces à période d'activité sexuelle courte
2 : espèces à période d'activité sexuelle longue.
N : nombre de poissons observés

ESPECES		1971	1972	1976
Hyperopisus bebe	L	316.0	306.1	272.6
	s	31.0	32.7	81.4
	n	25	14	14
Brienomyrus niger		125.0	119.0	123.1
		14.1	8.5	9.2
		2	2	98
Marcusenius cyprinoides		213.1	200.4	169.3
		17.9	14.8	22.3
		9	46	43
Pollimyrus isidori		-	62.8	65.5
		-	4.4	5.4
		-	68	111
Petrocephalus bane		158.6	106.0	91.2
		15.0	34.6	28.4
		5	150	34

ESPECES	1971	1972	1976
	122.2	106.9	121.9
Alestes nurse	23.2	18.5	15.4
	6	28	286
	246.4	237.5	175.5
Synodontis schall	38.8	39.5	34.3
	16	24	30
	244.4	252.8	191.3
Sarotherodon galilaeus	26.0	11.6	43.3
	9	4	6
	258.0	260.0	254.0
Polypterus senegalus	10.8	20.8	25.7
	4	85	102
	552.3	551.6	564.9
Polypterus bichir	46.8	68.8	51.6
	42	58	74

Tableau 6-2 : Comparaison des tailles moyennes annuelles des F+ de Tchad Normal (1971), de début d'assèchement (1972) et de Petit Tchad (1976).
L : longueur standard en mm
s : écart-type
n : nombre d'individus

Zone inondée	A (km^2)	B (km^2)	R	Source
Sénégal				
- delta côtier	7970			
- plaines marginales	5000	500	10	Lessent (comm. pers.)
Niger				
- Delta Central	20000	3877	19	Raimondo (1975)
- plaines marginales				
Niger	907	270	30	FAO/UN (1971a)
Bénin	274	32	12	FAO/UN (1971a)
Nigéria	4800	1800	38	FAO/UN (1970a)
Bénoué				
- plaines marginales				
Nigéria	3100	1290	42	FAO/UN (1970a)
Ouémé				
- Delta côtier	1000	52	5	Welcomme
Chari et Logone				
- Yaérés	7000	?	-	Ali Garam (comm. pers.)
- Système total	63000	6300	10	Blache (1964)
Zambèze				
- Barotse	10752	537	7	FAO (1969a)
Okavango				
- Delta intérieur	17000	3120	20	Cross (comm. pers.)
Pongolo	100	26	26	Coke and Pott (1970)
Kafue				
- Kafue flats	4340	1456	27	Gay (comm. pers.)
Shire				
- Marais Elephant et Ndinde	665	200	30	Hastings (comm. pers.)
- Système total	1030	480	48	
Laupula				
- Dépression de Kifakula	1500	?		
Lualaba				
- Dépression de Kamulondo	11840	7040	59	
Nil				
- Sudd	92000	10000	11	Rzoska (1974)
Volta				
- plaine marginale Ghana	8532	1022	12	Vanderpuye (comm. pers.)
Ogun				
- plaine marginale	43	25	59	Dada (comm. pers.)
Oshun				
- plaine marginale	37	20	73	Dada (comm. pers.)
Masilli				
- plaine marginale	15	2	13	Barry (comm. pers.)

Tableau 8-1 : Caractéristiques des principales plaines inondées africaines (d'après Welcomme, 1979).
A : Superficie aux hautes eaux
B : Superficie aux basses eaux
R = 100 B/A

Lac	Superficie (Km^2)	Profondeur moyenne (m)	Conductibilité (K_{20} µmhos)	Prises (t)	Nbre de pêcheurs
Albert /Mobutu Sese Seko/	5 600	27.0	700	28 230	9 600
Ayame	135	10.0	100	1 000	550
Bangweulu	9 850	4.0	35	9 000	11 780
Baringo	130	5.6	416	600	330
Chad/Tchad	22 000	3.9	250	30 000	10 000
Chilwa	1 750	2.0	1 600	9 800	1 740
Chiuta	113	5.0	150	500	193
Edward /Idi Amin Dada/	2 300	34.0	900	16 031	5 700
George	270	2.5	180	4 242	600
Guiers	170	2.0	113	2 250	370
Kainji	1 270	11.0	73	7 200	6 320
Kariba	5 364	29.2	100	4 080	1 600
Kitangiri	1 200	5.0	785	4 113	317
Kivu	2 699	240.0	1 240	315	600
Kyoga	2 700	6.0	300	48 900	6 000
Maji Ndombe	2 300	5.0	50	1 094	1 000
Malawi	30 800	426.0	220	28 000	10 154
Malombe	390	4.0	225	5 000	900
Mwadingusha	393	2.6	217	5 000	1 400
Mweru	4 580	7.0	100	31 000	6 000
Mweru-Wa-Ntipa	1 520	3.0	600	5 812	1 100
Nasser	3 330	25.0	230	7 000	3 500
Nzilo	280	10.0	400	2 800	450
Rudolf	7 200	40.0	3 000	2 000	1 100
Rukwa	2 000	4.0	2 750	9 876	1 381
Tana	3 500	8.0	160	500	350
Tanganyika	32 900	700.0	566	73 268	15 000
Tumba	767	3.0	27	443	300
Upemba	530	0.3	200	12 000	1 000
Victoria	68 800	40.0	95	101 082	26 000
Volta	8 482	19.0	1 115	40 000	27 700

Tableau 8-2 : Données morphométriques, édaphiques et de productivité piscicole sur 31 lacs tropicaux d'Afrique (d'après Henderson et Welcomme, 1974).

ESPECES	TENEUR EN LIPIDES	LONGUEUR MAXI DE MIGRATION
Caspialosa kessleri Grimm	16.00 %	1000 km
Caspialosa volgensis Berg	8.71 %	500 km
Caspialosa caspia (Eichw.)	7.48 %	100 km
Caspialosa saposhnikovi (Grimm)	5.61 %	0 km

Tableau 9-1 : Teneur moyenne en lipides et amplitude maximale de migration des différentes espèces d'Alose de la Caspienne (d'après Nicolsky, 1963).

		N	Igs	s^2	N	Ks	s^2
Delta	s/popul "A"	42	6.03	2.78	43	1.24	0.004
	s/popul "B"	134	7.47	4.59	185	1.19	0.01
Amont	s/popul "A"	81	6.44	3.81	113	1.21	0.005
	s/popul "B"	101	8.69	6.12	178	1.12	0.013
Archipel	maturation sur place	21	6.57	2.94	38	1.15	0.008

Tableau 9-2 : Facteur de condition somatique (K_s) et indice gonado-somatique (Igs) des sous-populations "A" et "B" d'Alestes baremoze du Bassin Tchadien.

$K_s = 10^5 W_s / L^3$ avec $W_s = W_{total} - W_{gonades}$

$Igs = 100 * W_{gonades} / W$

avec $W = 0.000025 * L^{3.24}$ (relation longueur/poids des femelles adultes d'Alestes baremoze, d'après Durand (1978))

W : poids en g
L : longueur standard en mm
N : nombre d'individus
s^2 : variance

Classe de Taille	1971		1972		1973		1974		1975		1976		1977	
	F+	NT	F+	NT	F+	NT	F+	NT	F+	NT	F+	NT	F+	NT
50	-	-	-	-	4	4	-	-	-	-	-	-	-	-
55	-	-	-	-	10	15	1	1	-	-	-	-	-	-
60	-	-	-	-	30	33	5	6	-	-	-	-	-	1
65	-	-	-	-	15	21	7	10	1	1	-	1	-	-
70	-	-	-	-	4	5	-	3	-	-	-	1	-	-
75	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	5	-	-
80	-	1	-	-	-	2	1	1	-	-	1	10	-	1
85	-	1	-	-	3	4	3	4	-	-	2	5	-	-
90	-	-	-	1	-	3	1	1	2	2	-	3	-	-
95	-	-	-	1	-	1	-	1	3	3	3	6	-	-
100	-	1	-	1	2	5	-	-	2	3	5	7	-	-
105	-	-	-	2	2	6	-	-	6	8	12	14	-	-
110	-	1	-	1	5	9	-	-	6	8	18	21	-	2
115	2	6	-	3	3	4	-	-	3	4	17	20	-	2
120	1	7	-	-	7	7	-	-	2	2	19	27	-	2
125	-	3	-	2	2	5	-	-	3	4	17	23	-	1
130	-	4	-	-	1	5	-	-	2	4	20	23	-	1
135	-	4	-	1	1	4	-	-	-	3	12	16	-	6
140	-	1	-	1	-	1	-	-	1	2	10	22	-	6
145	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	10	18	-	2
150	1	3	-	-	-	1	-	-	-	-	3	9	-	3
155	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	4	7	-	2
160	1	2	-	-	-	1	-	-	-	-	1	2	-	-
165	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	1	3	-	1
170	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	-	2
175	-	-	-	-	-	-	-	-	4	5	-	2	-	2
180	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	2	-	1
185	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	-	-
190	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
195	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-
205	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-

Tableau 9-3 : Distribution des fréquences par classe de taille (longueur standard en mm) des femelles (NT) et des F+ d'Alestes nurse (lato sensu) dans l'Archipel Sud-Est du lac Tchad.

LAC	SOURCE	Nb. total	Gymnarchidae Mormyridae	Characidae	Hepsetidae	Cyprinidae	Clariidae	Mochokidae	Cyprinodontidae	Cichlidae	Anabantidae	Schilbeidae	Polypteridae	Heterotis	Lates	Citharinidae Distichodontidae	Bagridae	Amphilidae	Malapterurus	Tetraodontidae	Protopteridae	Clupeidae	Divers
Liambezi	Van der Waal 1980	43	3	3	1	10	3	4	2	15	1	1											
Turkana	Hopson 1982	49	3	9		2	2	3	7	7	5	1	2	1	2	2	4	1	1	1			
Tumba	Matthes 1964	86	23	16	1	4	11	3	5	9	3	3	3		1	14	9		1		1	2	7
Rukwa	Ricardo 1939	24	3	2		9	2	2	1	2		1						2					
Bangweulu	Ricardo-Bertram 1943	45	6	5		9	5	1	2	8	2	1				2	2						1
Baringo	Worthington & Ricardo 1931	4				2	1			1													
Ihema	Kiss 1977	22	5	2		4	1	1	1	6		1											1
Chilwa	Furse et al. 1979	31	3	2		12	2	1		5							1						5
George	Gwahaba 1975	30	2			3	1			21							1						4
Tchad	Blache 1964	137	16	12	1	27	5	14	7	11	2	6	3	1	1	15	7		1	1	1		4
Ngami	Bruton & Jackson 1983	22	3	1	1	4	2		1	7		1				1	1						
Okavango	Skelton et al. 1985			4	1	?	2		3		2	2											
Albert	Hulot 1956	41	3	6		8	2	2		6	1	2	1		2	3	3		1		1		
Edouard	Hulot 1956	26	1			4	2		2	12	2						2				1		
Sibaya	Bruton 1979	18	1			3	2		2	4	1											1	4
Mweru	De Kimpe 1964	114	16	10	1	32	11	9		16	2	3				3	3				1	3	4

Tableau 10-1 : Nombre d'espèces dans chacune des principales familles représentées dans des lacs peu profonds d'Afrique (in Lévêque et Quensière, 1987).

	S (km^2)	N (obs.)	N'(calc.)	% (N/N')
Lac Turkana	7 500 (1)	31 (1)	47	66
Lac + bassin de l'Omo	82 000 (1)		85	59
	91 000 (2)	(50) (4)	87	57
Lac Tchad	22 000 (3)	83 (5)	61	136
Lac + bassins des Chari et Logone	650 000	170 (5)	140	121

Tableau 10-2 : Comparaison des nombres d'espèces observés et calculés d'après la relation N,S (Daget & Iltis, 1965) dans les systèmes tchadien et turkanien.

(1) d'après Hopson (1982)
(2) d'après Butzer (1971) in Hopson (1982)
(3) faciès de Tchad Normal correspondant aux observations de Blache
(4) d'après Hopson (1982) et Pellegrin (1935)
(5) d'après Blache (1964)

Prédateurs / Proies	*Hydrocynus forskalii*		*Hydrocynus brevis*		*Lates niloticus*	
	N	%	N	%	N	%
Micralestes acutidens.....	60	31,1	—	—	14	20,0
Pollimyrus isidori.....	78	40,4	8	20,0	15	21,4
Eutropius niloticus.....	23	11,9	14	35,0	18	25,7
Hydrocynus forskalii.....	—	—	2	5,0	19	27,2
Alestes dageti.....	6	3,1	—	—	1	1,4
Alestes denlex & baremoze.	15	7,8	3	7,5	—	—
Brachysynodontis batensoda.....	—	—	9	22,5	—	—
Labeo senegalensis.....	6	3,1	3	7,5	3	4,3
Distichodus rostratus.....	5	2,6	1	2,5	—	—

Tableau 10-3 : Nombres et pourcentages de poissons-proies dans les régimes alimentaires des ichtyophages stricts des eaux libres du lac Tchad (crue + décrue) (in Lauzanne, 1976).

Species and habitat	Nature of overlap[a]	Period of least overlap	Reference
insects streams UK	kind of food	lean (winter/ spring)	Townsend and Hildrew, 1979, *J. Anim. Ecol.* 48:909–20
frogs rain forest Peru	kind and size of food (large prey)	lean (dry)	Toft, 1980, *Oecologia* 45:131–41
frogs rain forest Panama	kind and size of food	lean (wet)	Toft, 1980, *Oecologia* 47:34–38
fishes streams Panama	kind of food (caddis flies); habitat (more stream surface available)	lean (dry)	Zaret and Rand, 1971, *Ecology* 52:336–42
catfish streams Panama	habitat (protected substrates)	fat (wet)	Power, 1981 diss., Univ. of Washington
fishes lakes Sweden	kind of food (superabundant bottom prey)	lean (late summer)	Nilsson, 1960, *Report of the Inst. of Freshwater Res., Drottingham* 41:185–205
lizards desert Texas	kind of food; microhabitat.	lean (dry yrs.)	Dunham, 1982, in *Lizard Ecology: Studies of a Modal Organism*, Harvard Univ. Press
lizards desert N. America, Australia	kind of food (alate termite swarms)	lean (dry)	Pianka, pers. comm.
lizards forest (2 sites) Puerto Rico	habitat (2 sites); kind and size of food (1 site)	lean (dry)[b]	Lister, 1981, *Ecology* 62:1546–60
shorebirds intertidal, tundra, taiga Florida, Canada	method of foraging; habitat	lean (winter)	Baker and Baker, 1975, *Ecol. Mono.* 43:193–212
hawks forest, farmland Netherlands	size of food (highly vulnerable young birds)	lean (winter)	Opdam, 1975, *Ardea* 63:30–54
doves thorn scrub Senegal	kind of food (seeds available in patches)	lean (dry)	Morel and Morel, 1972, in *Productivity, Population Dynamics and Systematics of Granivorous Birds*, Polish Sci. Publ.
bark-feeding birds pine forest Colorado	foraging zone	lean (winter)	Stallcup, 1968, *Ecology* 49:831–42
hummingbirds disturbed habitats Costa Rica	kind of food (superabundant nectar)	lean (summer/ winter)	Feinsinger, 1976, *Ecol. Mono* 46:257–91
thrashers riparian woodland, chaparral Texas	kind and size of food; habitat	fat (spring/ summer/fall)[c]	Fischer, 1981, *Condor* 83:340–46
titmice pine woods Netherlands	part of tree (caterpillars abundant in crown)	lean (winter/ summer, certain yrs.)	Tinbergen, 1960, *Arch. Neerl. Zool.* 13:265–343
titmice woodland Norway	part of tree (places where food is abundant)	lean (winter)	Hallorn, 1956, *Det. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 4:1–83
songbirds pine forest UK	habitat	lean (winter/ spring, certain yrs.)	Gibb, 1960, *Ibis* 102:163–208; Lister, 1980, *PNAS* 77:4185–87
insectivorous birds pine forest Finland	habitat (places with abundant insect eggs)	lean (winter)	Alatalo, 1980, *Oecologia* 45:190–96
songbirds woodland UK	habitat (leaves)	lean (spring)	Gibb, 1954, *Ibis* 96:514–43
titmice woodland UK	kind of food (superabundant caterpillars)	lean (winter)	Betts, 1955, *J. Anim. Ecol.* 24:282–323
insectivorous birds oak woodland California	habitat	lean (fall/ winter)[d]	Wagner, 1981, *Ecology* 62:973–81
songbirds pine woodlands Sweden	habitat	fat (spring/fall/ winter)[e]	Ulfstrand, 1977, *Oecologia* 27:23–45
titmice woodland, farmland UK	habitat (places with superabundant caterpillars, mast)	lean (winter/ spring)	Hartley, 1953, *J. Anim. Ecol.* 22:261–88
honeyeaters rain forest New Zealand	habitat (places with blossoms)	lean (winter)	Gravatt, 1971, *Emu* 71:65–72
finches woodland, farmland UK	kind of food (superabundant seeds, fruits, insects)	lean (other than summer, certain yrs.)	Newton, 1967, *Ibis* 109:33–98
finches islands Galapagos	kind of food (easily handled seeds, fruits)	lean (dry)	Smith et al., 1978, *Ecology* 59:1137–50
vertebrate carnivores tundra Greenland	kind of food (lemmings during their population peaks)	lean (certain yrs.)	Lack, 1946, *J. Anim. Ecol.* 15:123–29
herbivorous mammals woodland, savanna Africa	kind of food (ephemeral grasses, herbs)	lean (dry)	Jarman, 1971, *Oecologia* 8:157–78
bats tropical dry forest Costa Rica	kind of food (superabundant flowers)	lean (wet)	Heithaus et al., 1975, *Ecology* 56:841–54

[a] Resources in parentheses are those upon which species especially converge.
[b] For habitat; in the case of kind and size of food, overlap was constant.
[c] For kind and size of food, in the case of habitat, overlap was constant.
[d] Differences in overlap were not statistically significant.
[e] Lean season ambiguous; arthropods were more abundant in summer, seeds during other seasons.

Tableau 10-4 : Variabilité temporelle du recouvrement de l'utilisation des ressources chez des espèces de régimes alimentaires similaires (in Schoener, 1982).

Année	A	B	Total
1969.....	7 040	270	7 310
1970.....	9 280	240	9 520
1971.....	5 100	610	5 710
1972.....	5 040	800	5 840
1973.....	2 700	1 640	4 340
1974.....	1 500	2 290	3 790
1975.....	ε	170	170
1976-77.....	ε	ε	ε

Tableau 11-1 - Productions annuelles estimées (tonnes de poisson frais) d'Alestes entre 1969 et 1976 d'après les contrôles de Maïduguri et après corrections. A : bas système fluvial et delta (1969-72) et cuvette sud (1973-76). B : cuvette nord. (Durand, 1980).

	LN	HN	CI	DR	LC	Divers	Total	N
1963 : août-décembre.....	7,4	1,8	0,9	0,4	7,2	0,6	18,3	47
1964 : avril et juin et..... 1965 : août-décembre.....	3,0	0,7	1,7	0,3	3,0	*	8,7	94
1966 : janvier-juillet.....	1,3	0,5	1,6	0,1	0,8	0,3	4,6	90
1967 : janvier-décembre.....	0,4	0,3	0,5	*	0,1	0,1	1,4	183
1968 : janvier-décembre.....	0,6	0,3	0,4	0,1	0,1	*	1,5	20 123
1969 : janvier-novembre.....	0,6	0,2	0,3	0,1	*	*	1,2	38 522
1971 : janvier-juin.....	0,5	*	0,1	*	*	0,1	0,7	16 467

* : p.u.e. inférieure à 0,05 kg.

Tableau 11-2 - Prises par unité d'effort moyennes (kg/100m^2/nuit) pour les filets maillants à grandes mailles (90 et 95 mm de côté) entre août 1963 et juin 1971 dans les eaux libres de la cuvette nord du lac Tchad. N désigne le nombre d'unités d'effort sur lesquelles ont porté les observations. (Durand, 1980).

LN Lates niloticus

HN Heterotis niloticus

CI Citharinus

DR Distichodus rostratus

LC Labeo coubie

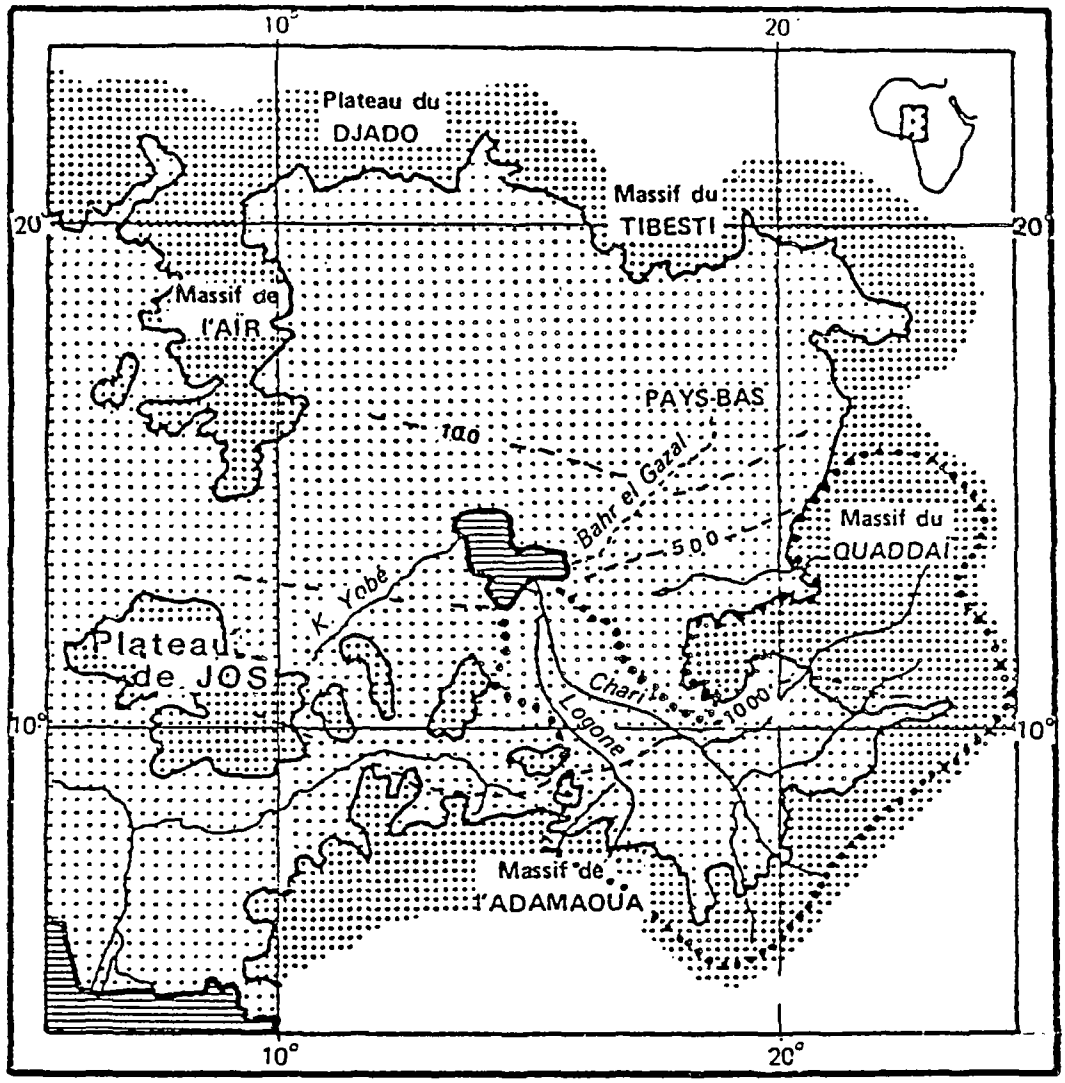


Figure 1-1 : Géographie du Bassin du Tchad.
..... limites des bassins du Logone et du Chari
- - - isohyètes exprimées en mm/an.

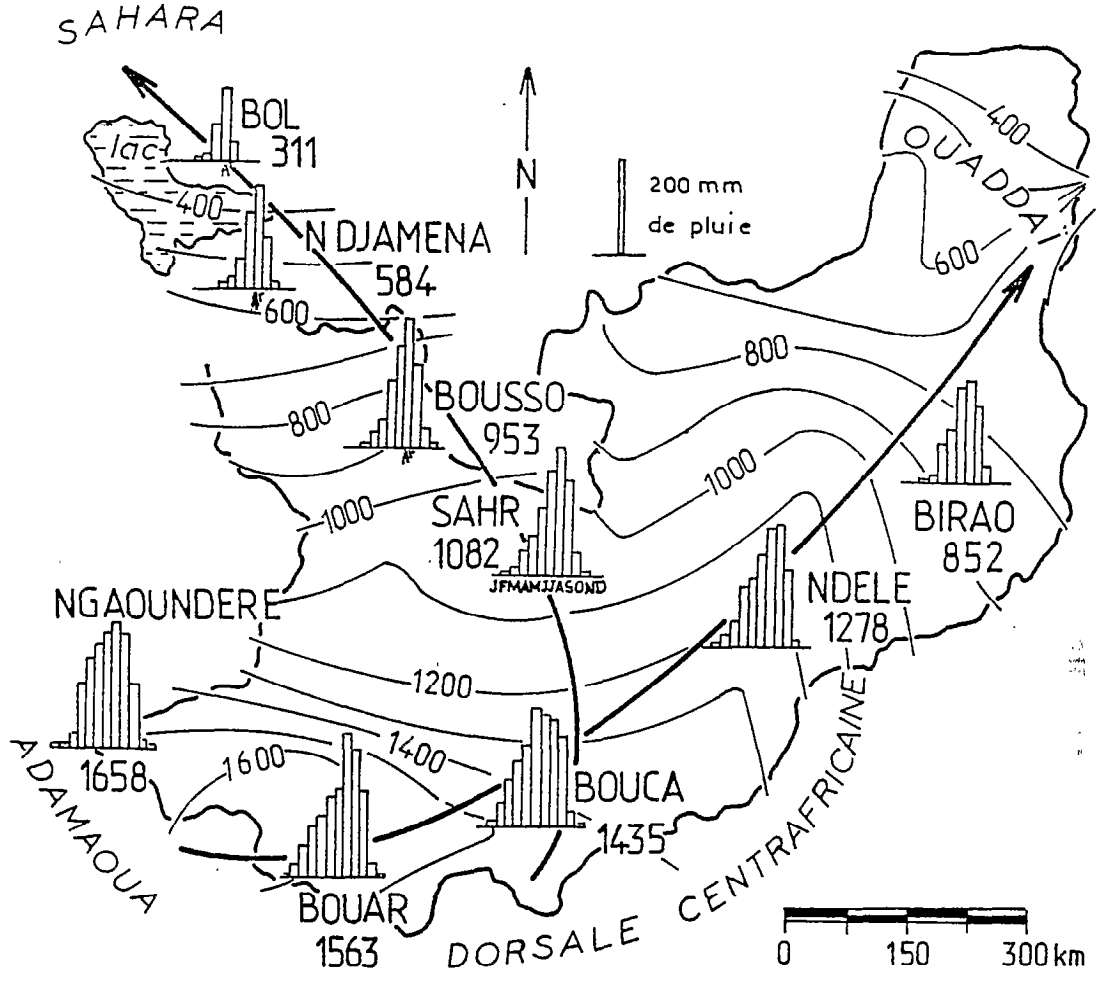


Figure 1-2 : Pluviosité et isohyètes annuels (Gac, 1979).

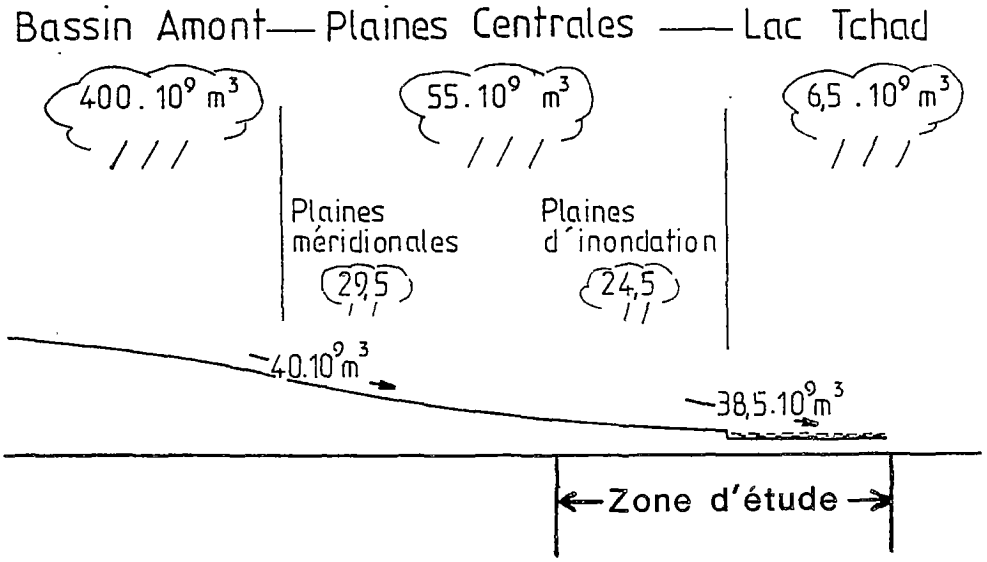
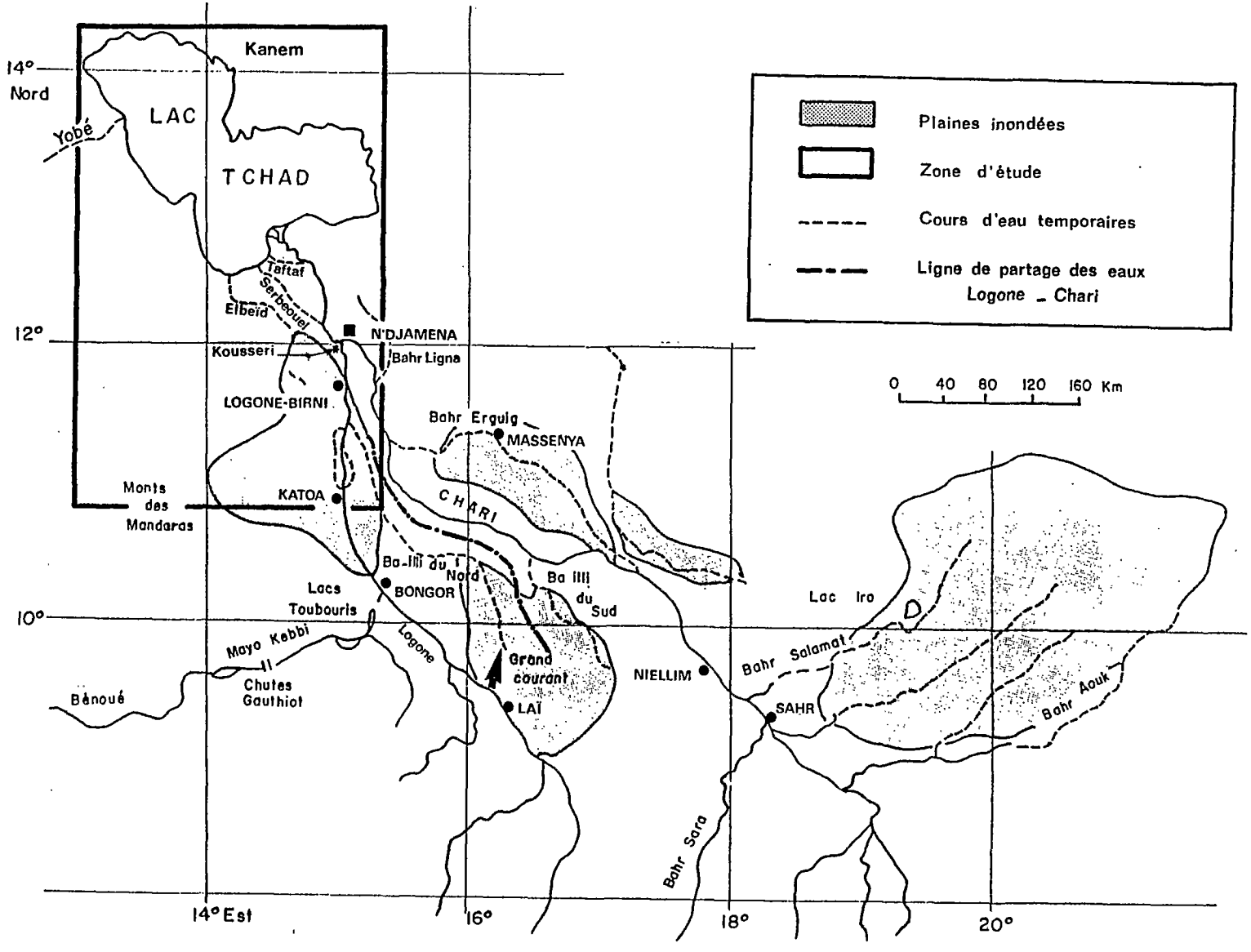


Figure 1-3 : Eléments du bilan hydrologique du Bassin Tchadien (Gac, 1979).

Figure 1-4 : Réseau hydrographique actuel du Bassin Tchadien (Durand, 1978).



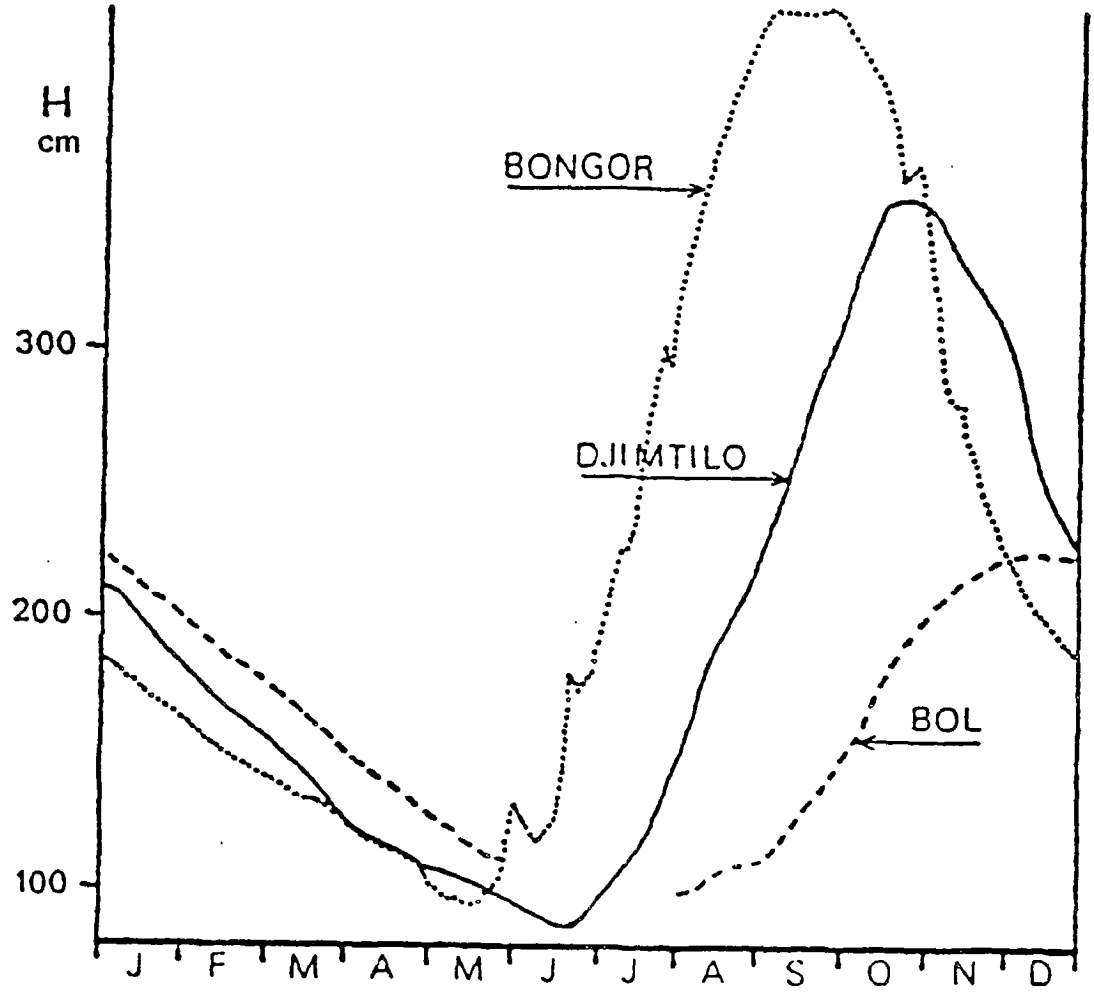


Figure 1-5 : Variation saisonnière du niveau d'eau dans le réseau fluvial (Bongor), dans le Delta du Chari (Djimtilo) et dans le lac Tchad (Bol) (données du Service Hydrologique de l'ORSTOM 1976-77).

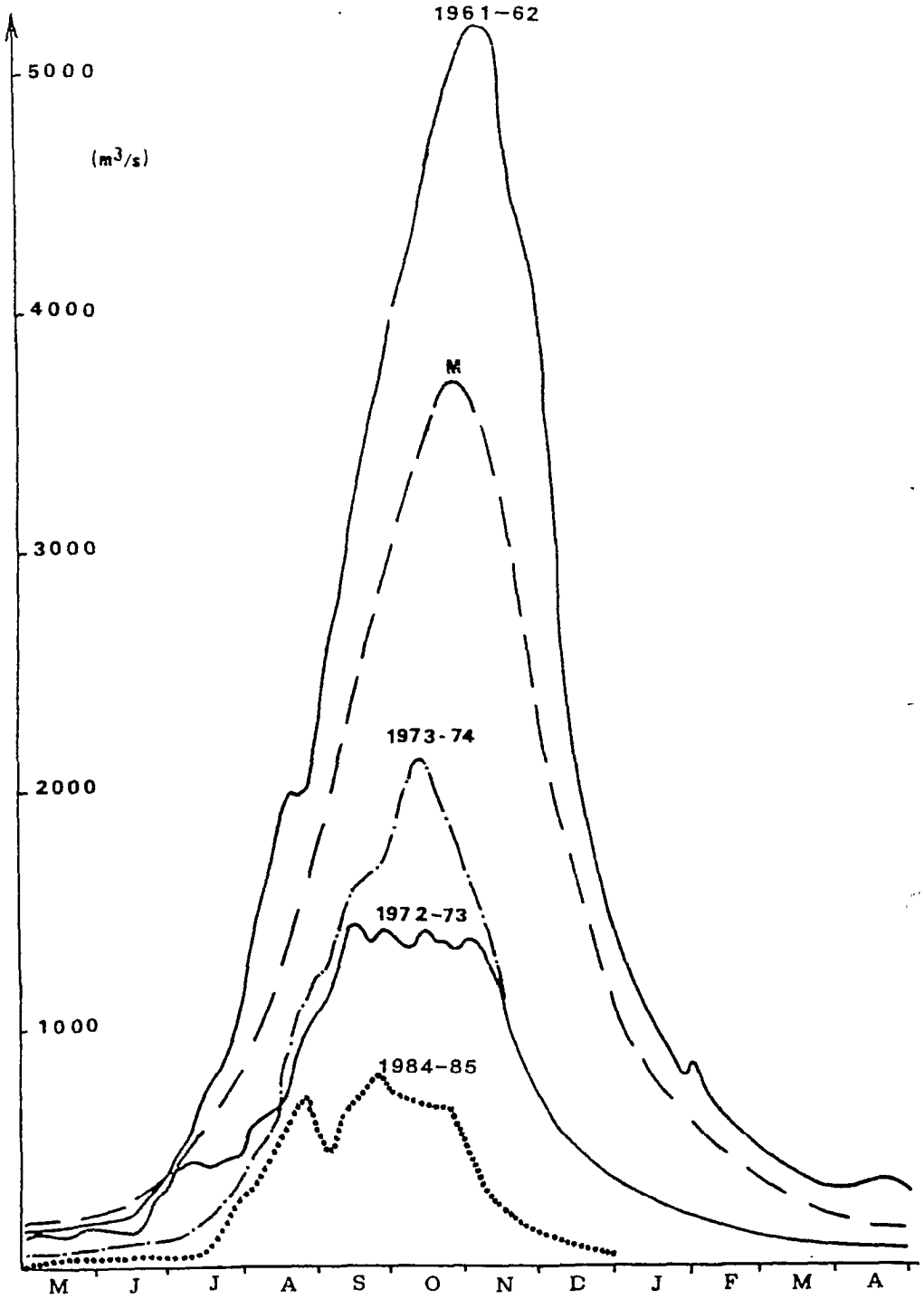


Figure 1-6 : Hydrogrammes caractéristiques du Chari à N'Djaména (d'après Chouret et Lemoalle, 1974 et Chouret, comm. pers.). M : courbe médiane.

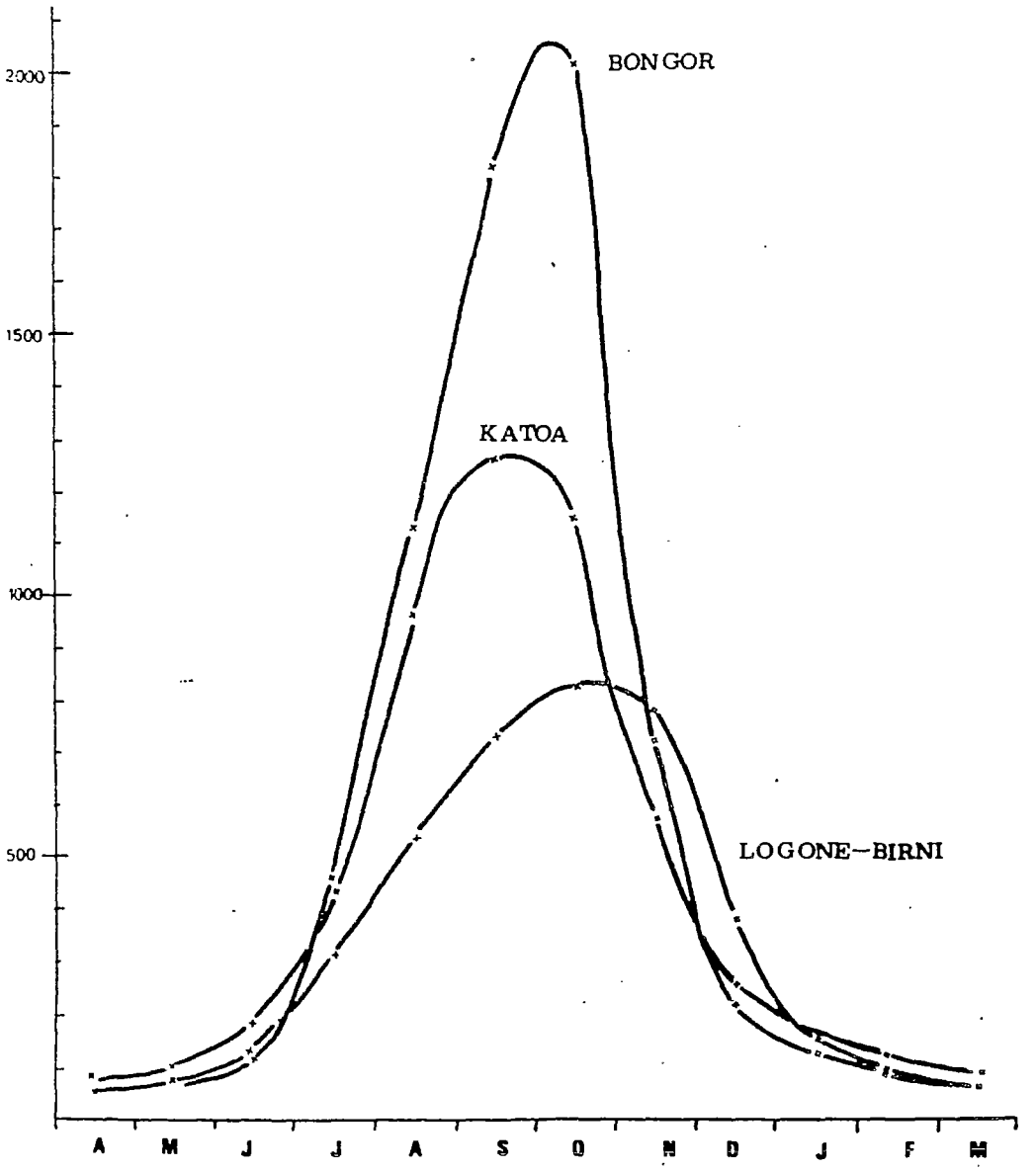


Figure 1-7 : Modules mensuels moyens (m^3/sec) pour trois stations du Logone : Bongor, Katoa et Logone-Birni (Durand, 1978).

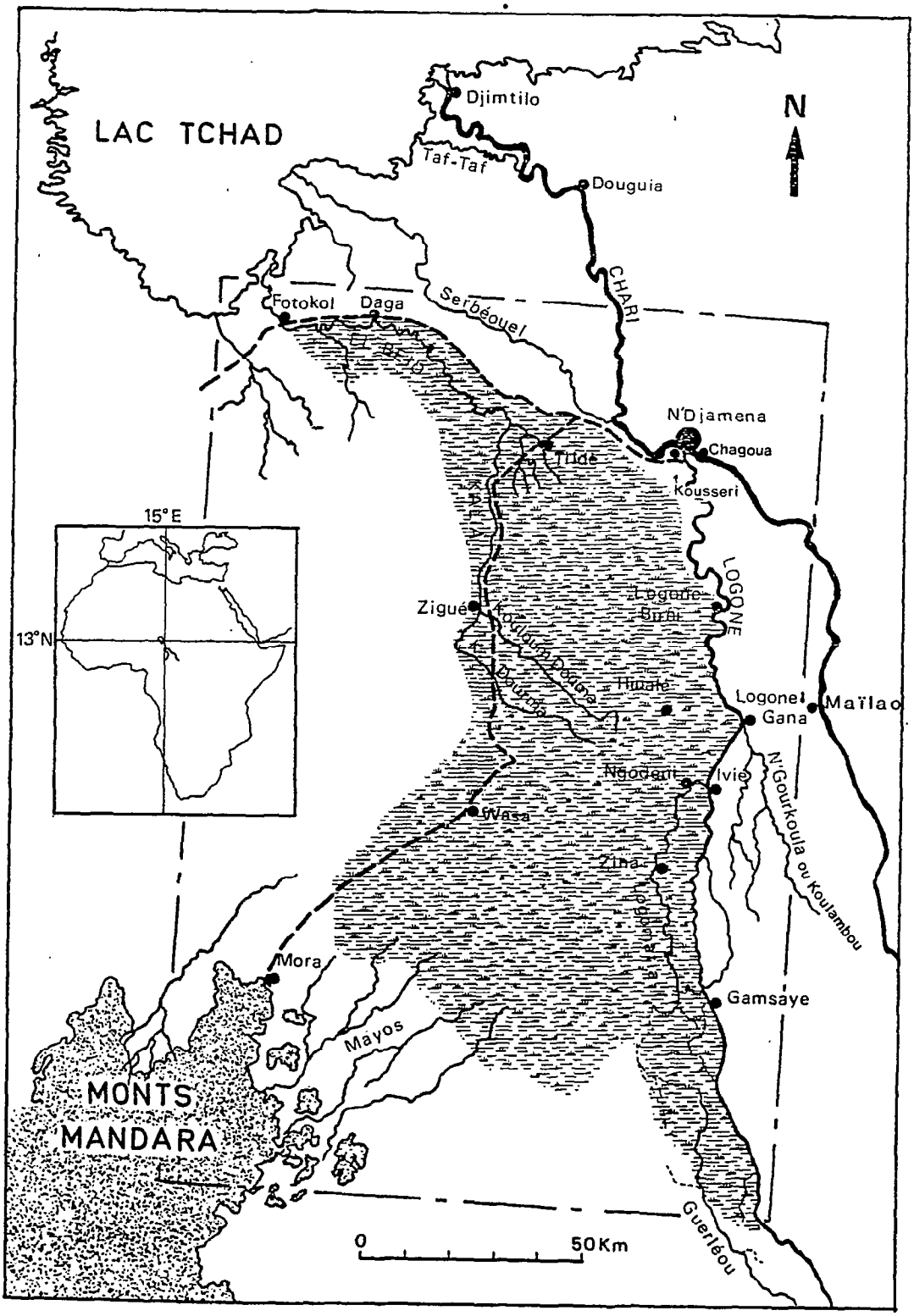


Figure 1-8 : Carte de situation du Yaéré et de l'El Beid (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

- - - - - route sur digue

— - — repérage de la couverture satellite (cf. fig. 1-9 et 1-10)

zone inondable

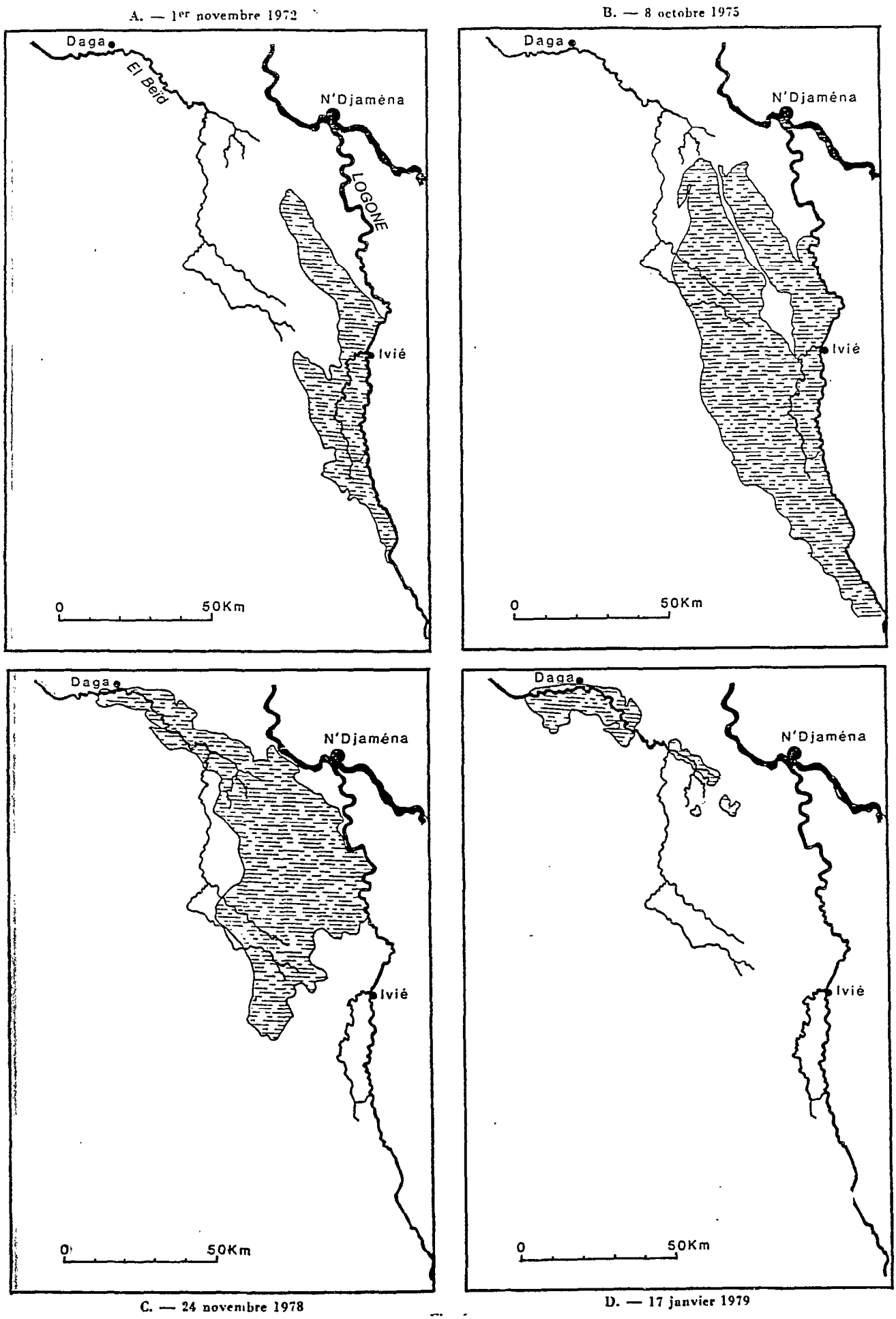


Figure 1-9 : Différentes phases de l'inondation et de la vidange du Yaéré d'après des clichés LANDSAT (cf. fig. 1-8 et 1-11). (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

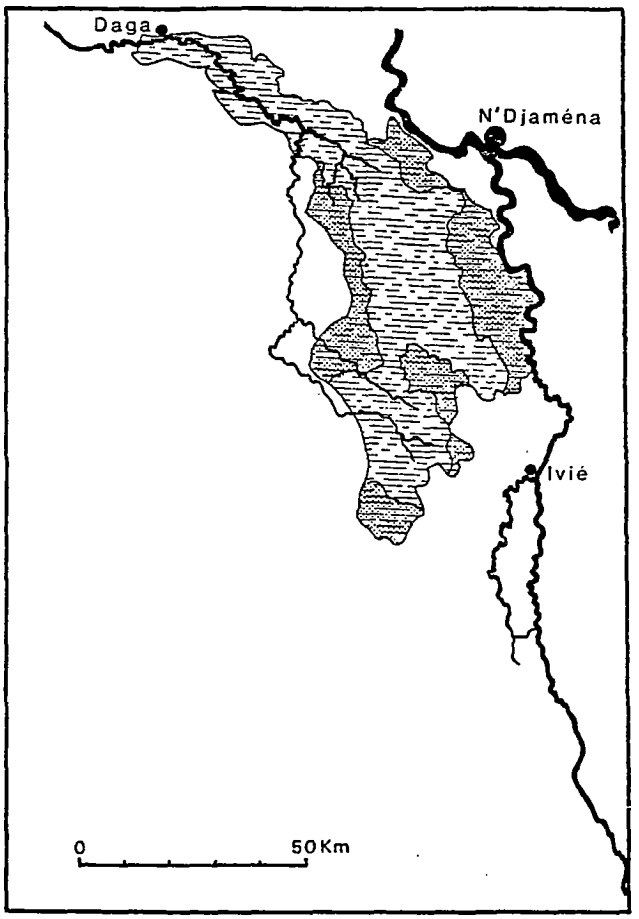


Figure 1-10 : Comparaison des surfaces inondées du Yaéré en année de faible crue et de crue moyenne (cf. fig. 1-8). Les zones surchargées en pointillés indiquent la différence d'extension des deux inondations. (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

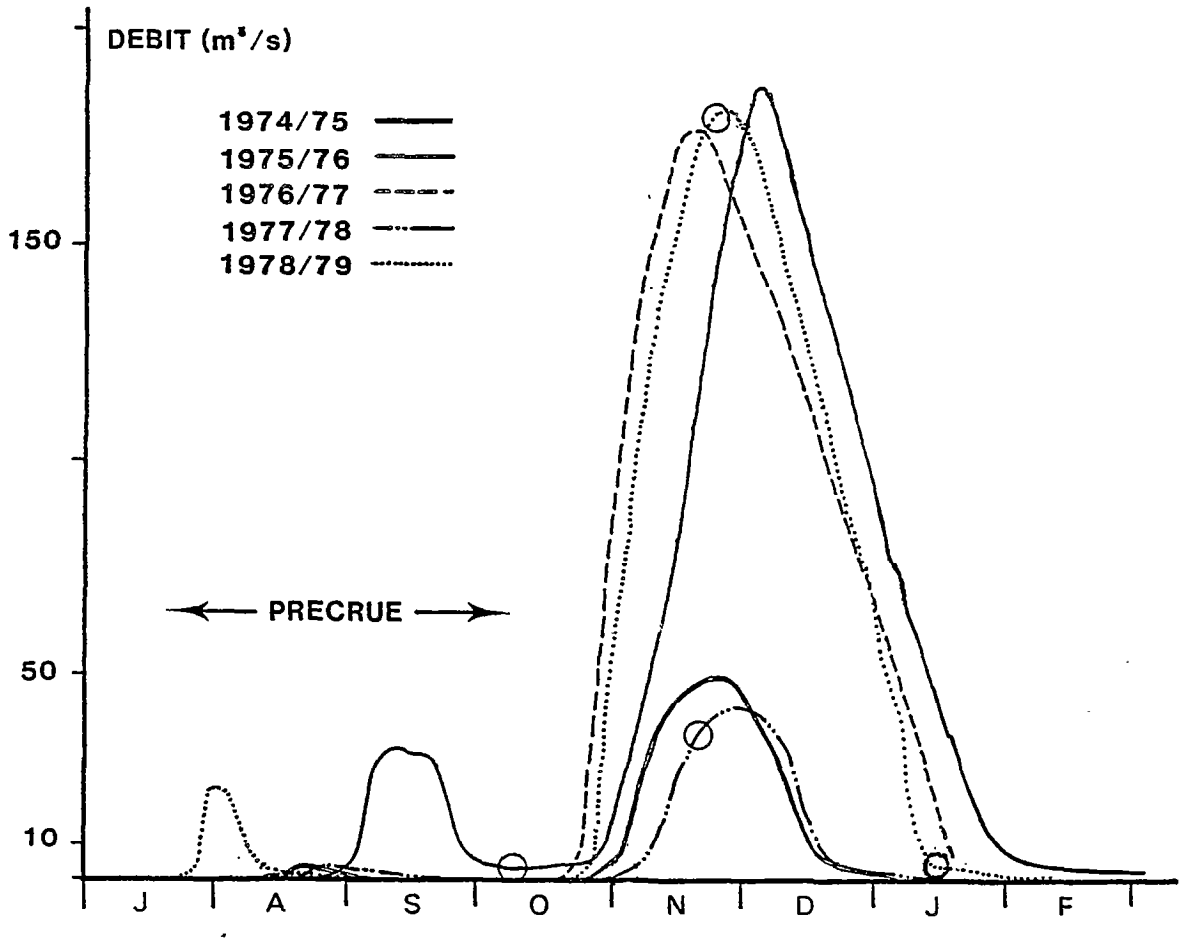


Figure 1-11 : Débits de l'El Beid à Tildé de 1974 à 1978 (données hydrologiques ORSTOM).
O dates des photos LANDSAT utilisées fig. 1-9 et fig. 1-10 (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

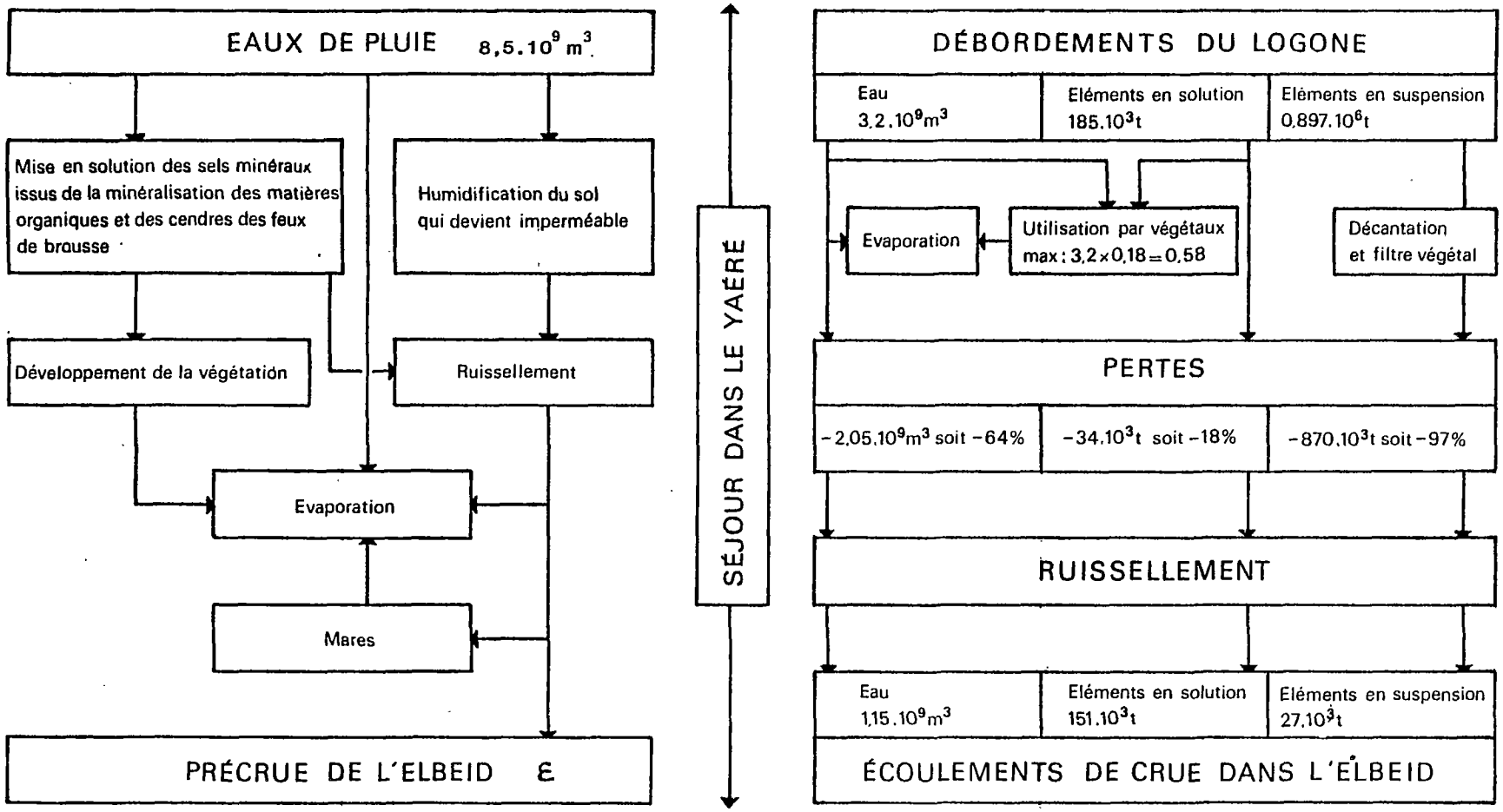


Figure 1-12 : Schéma explicatif de l'hydrologie de l'El Beïd et du bilan hydrogéochimique du Yaéré (d'après Gac, 1979).

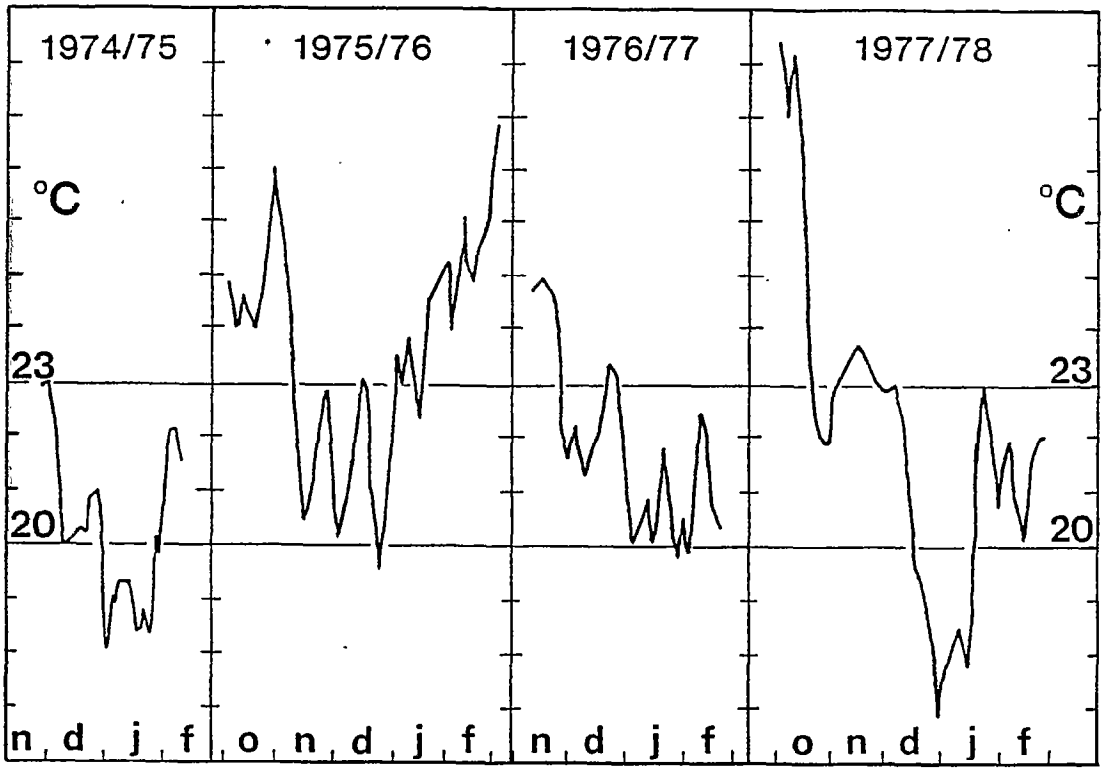


Figure 1-13 : Températures moyennes quotidiennes de l'eau de l'El Beïd à Daga (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

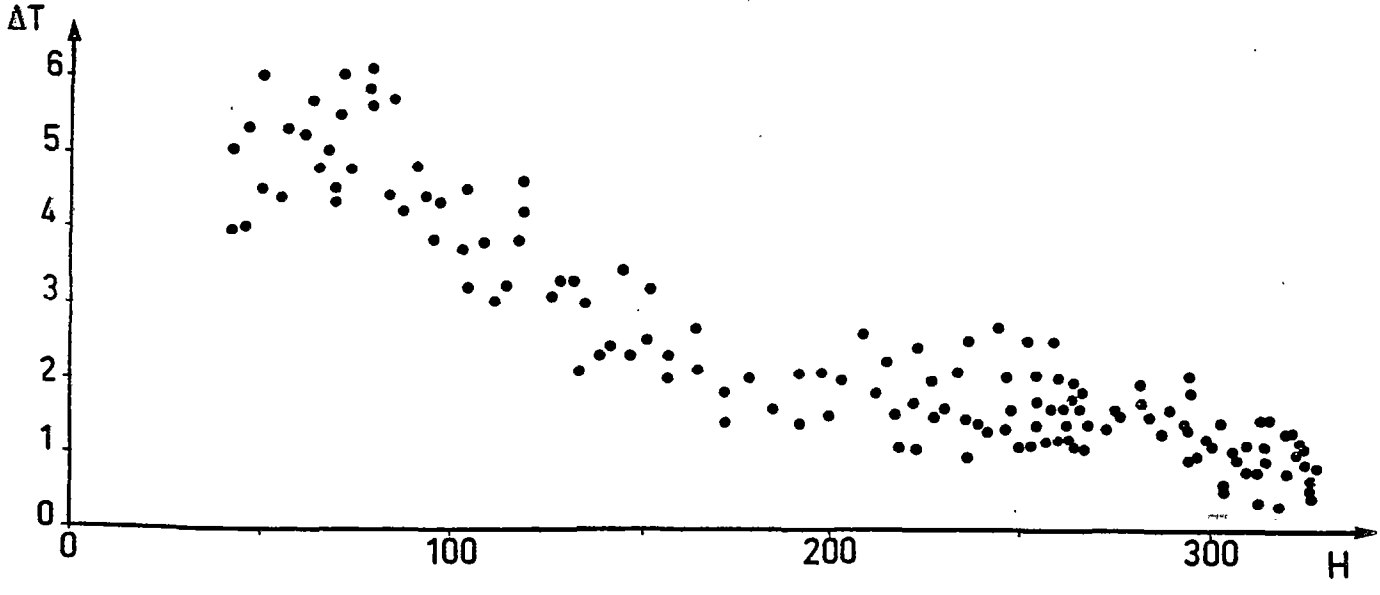


Figure 1-14 : Relation entre les écarts journaliers de la température (ΔT en °C) et la hauteur d'eau de l'El Beïd à Daga (H en cm) (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

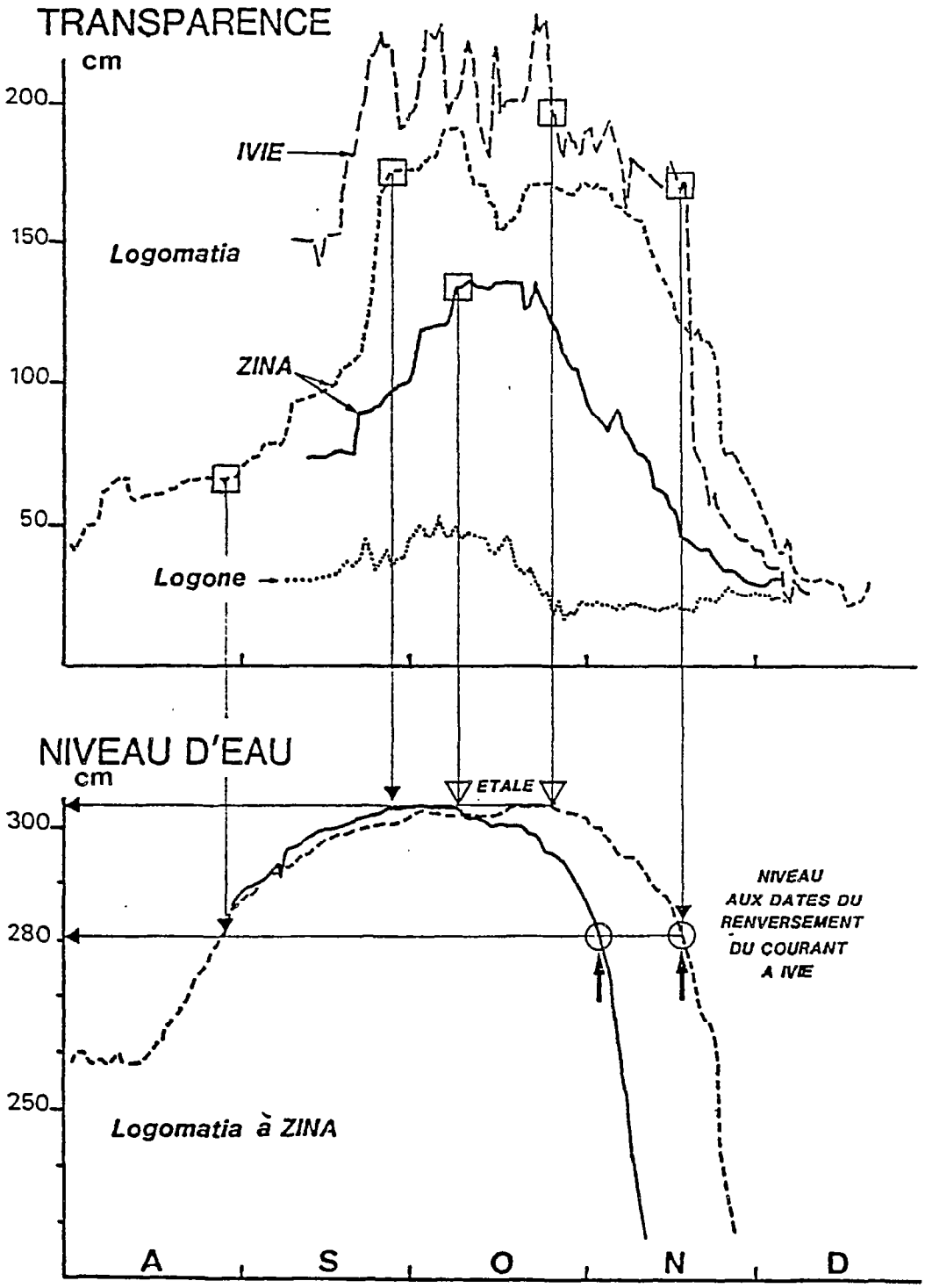


Figure 1-15 : Correspondances entre les variations de la transparence et du niveau d'eau du Logomatia en 1977 (trait plein) et 1978 (tireté) (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

..... Transparence du Logone en 1978

□ points remarquables (voir explications dans le texte)

▽ dates de début de décrue

○ dates de renversement du courant à Ivié

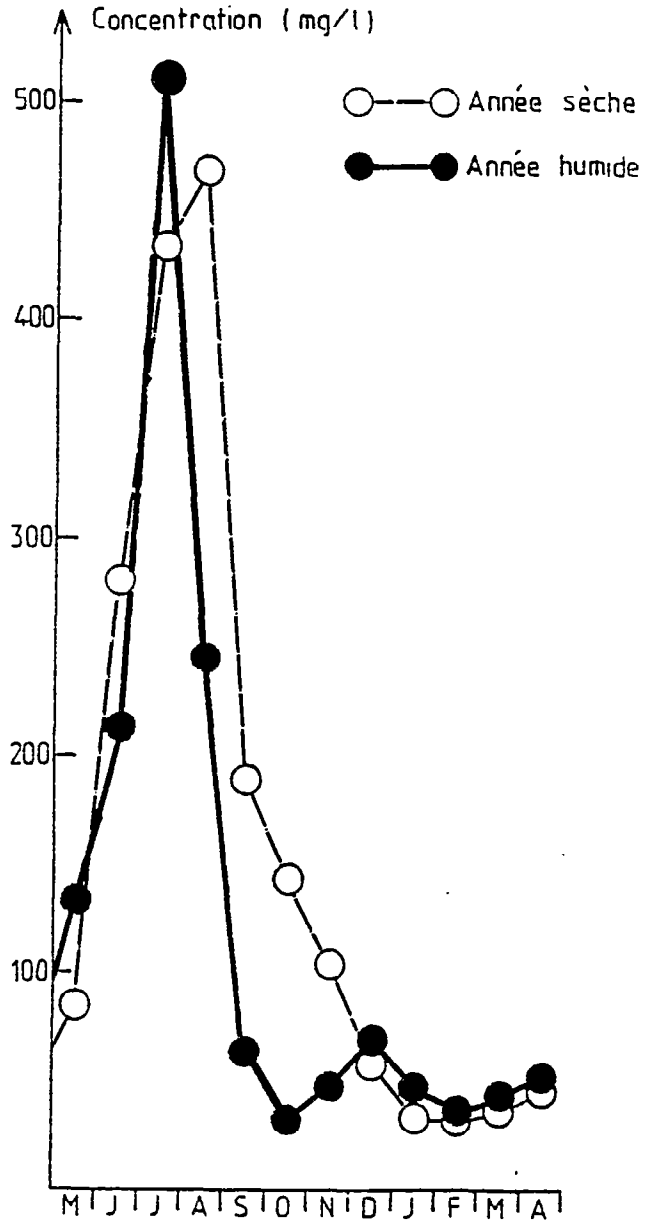


Figure 1-16 : Evolution saisonnière (année sèche et année humide) de la charge solide des eaux du Logone à Kousseri (Gac, 1979).

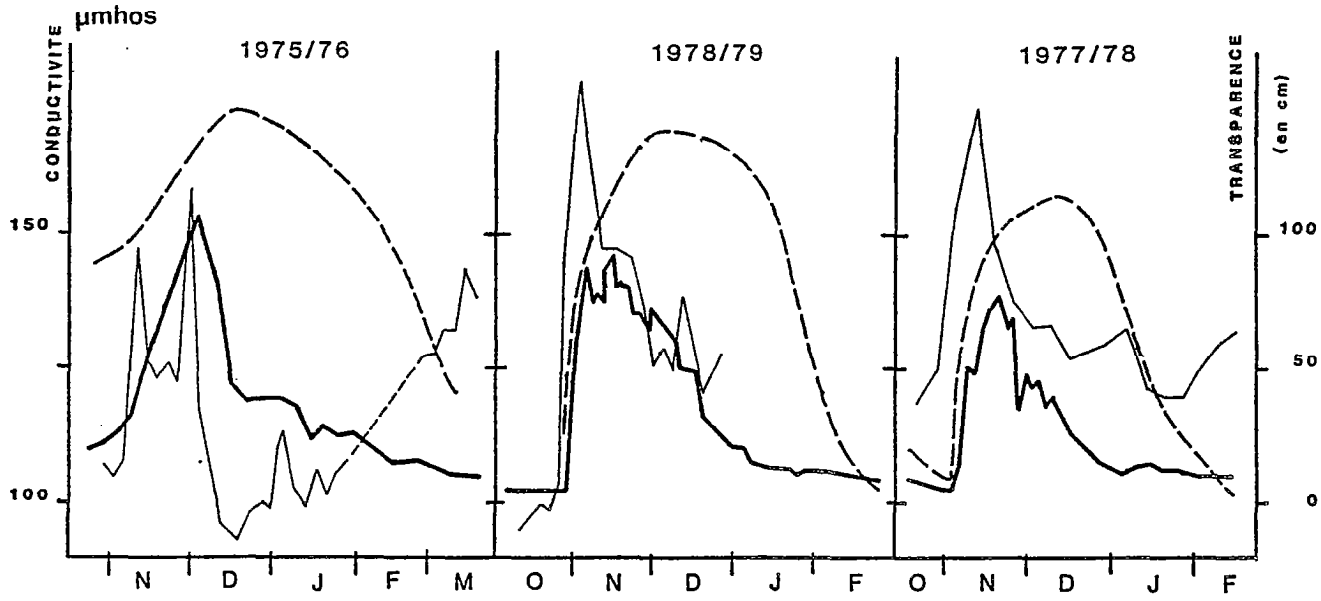


Figure 1-17 : Variation de la transparence (trait épais) de la conductivité (trait fin) et du niveau d'eau (tireté) au cours de trois crues d'importance décroissante à Daga (Bénech, Quensière, Vidy, 1982).

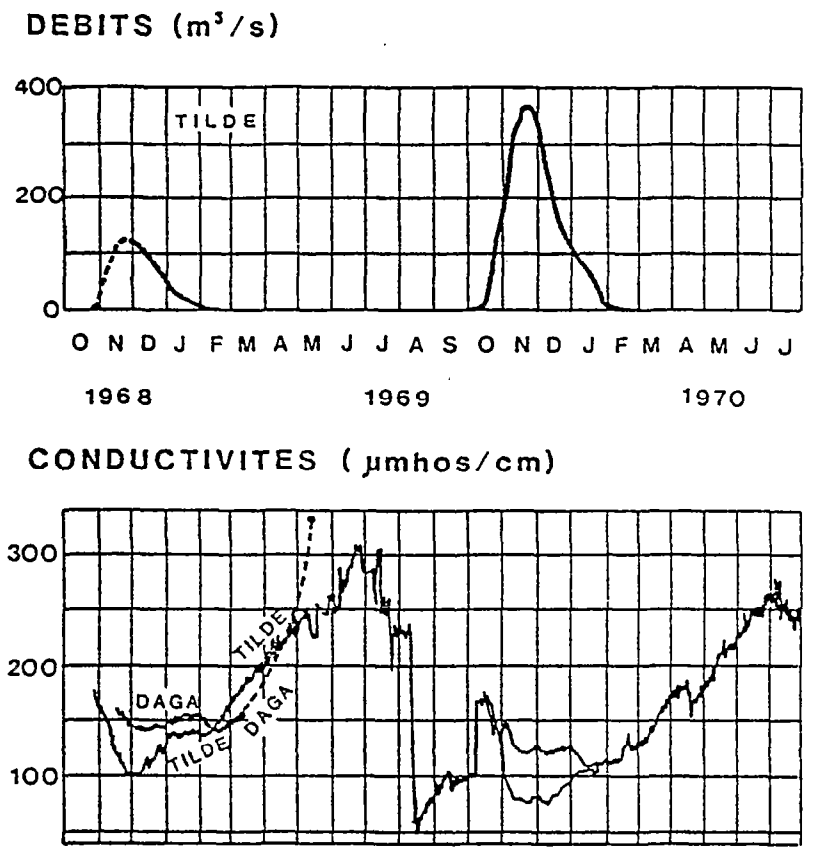


Figure 1-18 : Variation des débits et des conductivités des eaux de l'El Beïd à Tildé et Daga (Roche, 1973).

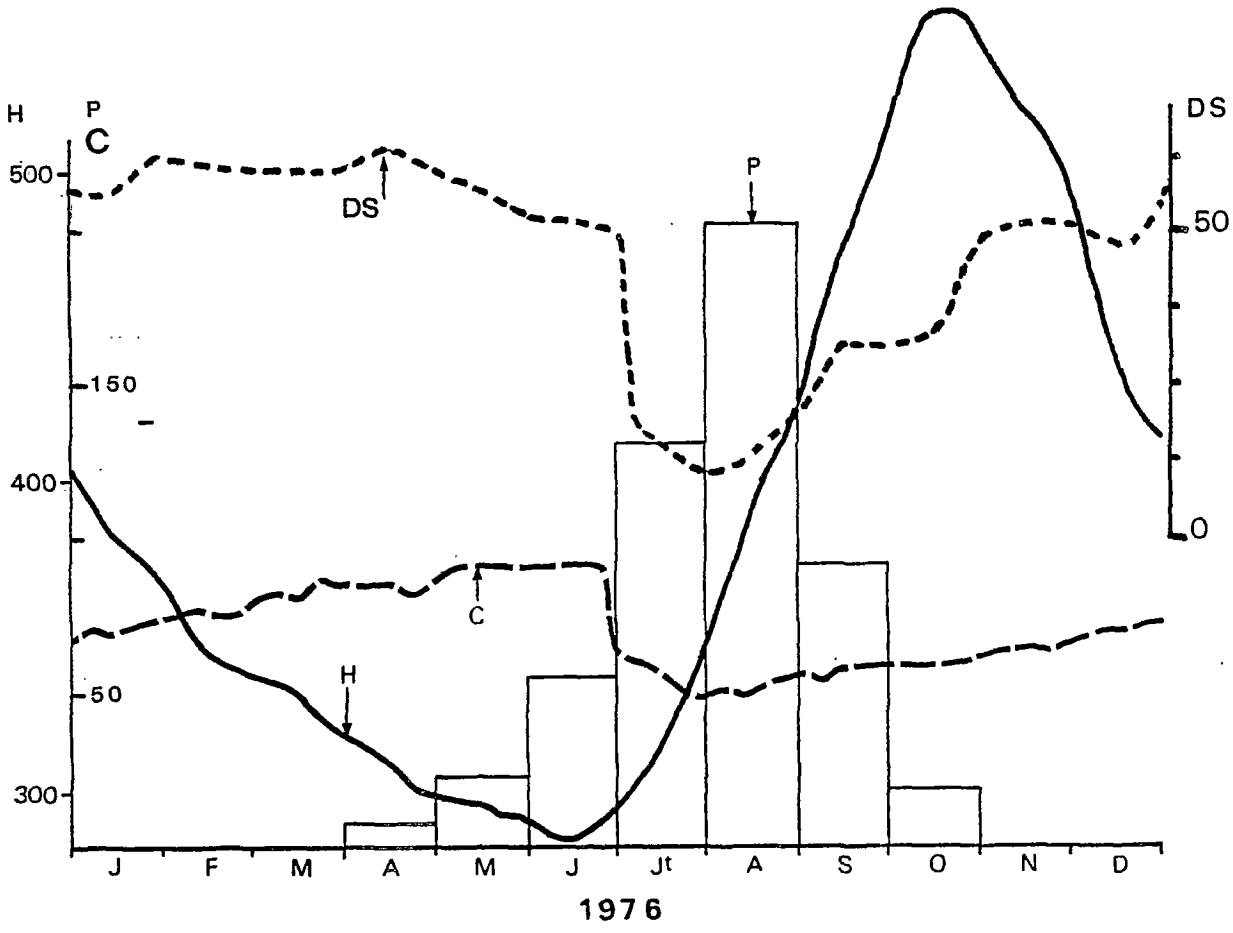


Figure 1-19 : Variation saisonnière de la hauteur d'eau (H en cm ; ——), de la conductivité (C en µS/cm ; — — —) et de la transparence (DS en cm ; • • • •) dans le Delta du Chari. L'histogramme (P en mm) indique la pluviosité mensuelle moyenne à N'Djaména.

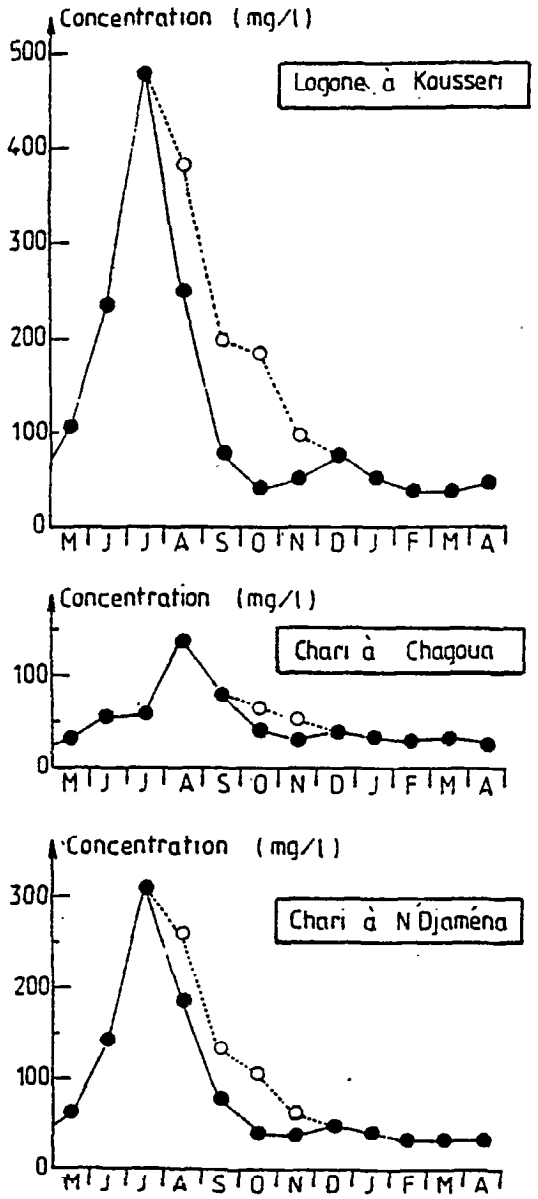


Figure 1-20 : Evolution saisonnière de la charge solide dans les eaux du Logone à Kousseri, du Chari à Chagoua et du Chari à N'Djaména (Gac, 1979).

0- - -0 Année sèche

●——● Année humide

Chagoua : station en amont du confluent Chari-Logone

N'Djaména : station en aval du confluent Chari-Logone

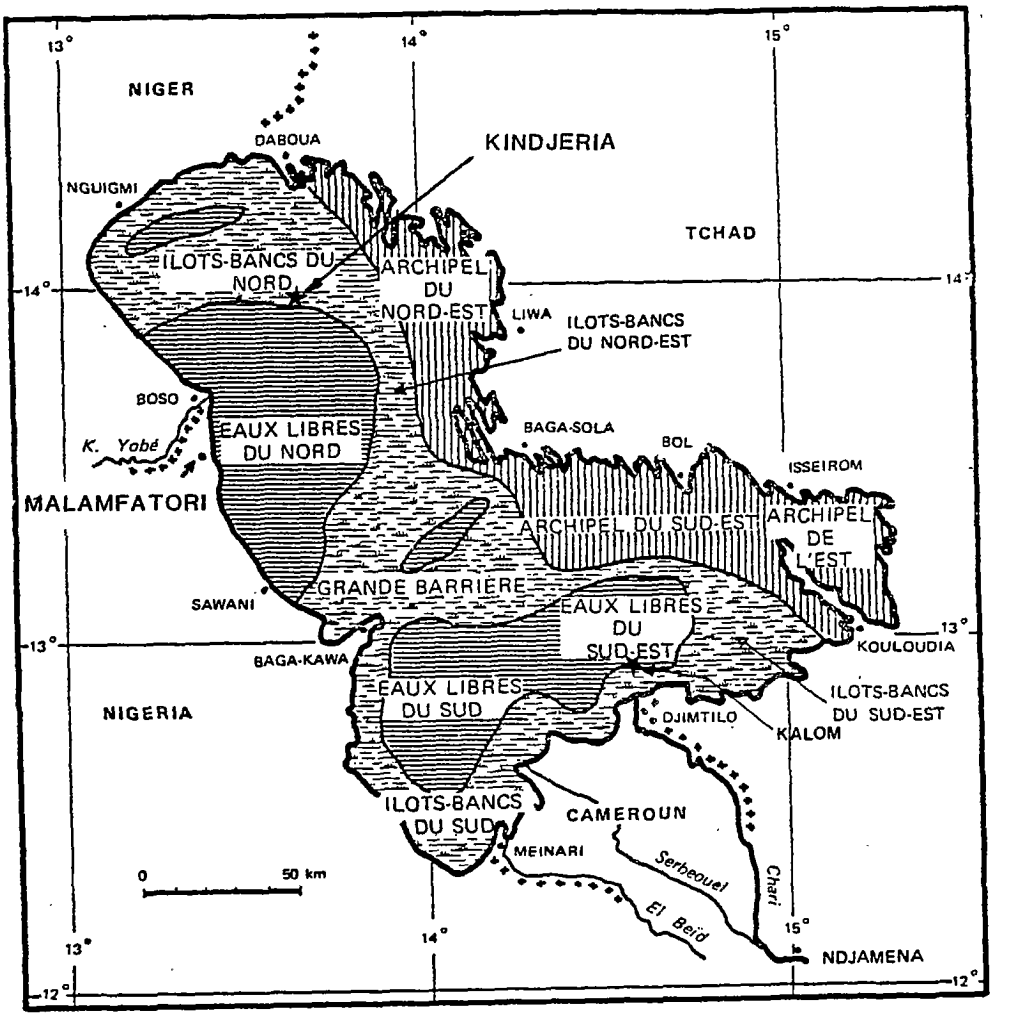


Figure 1-21 : Les grandes régions naturelles du lac Tchad à la cote 281.9m (d'après Carmouze, 1976).

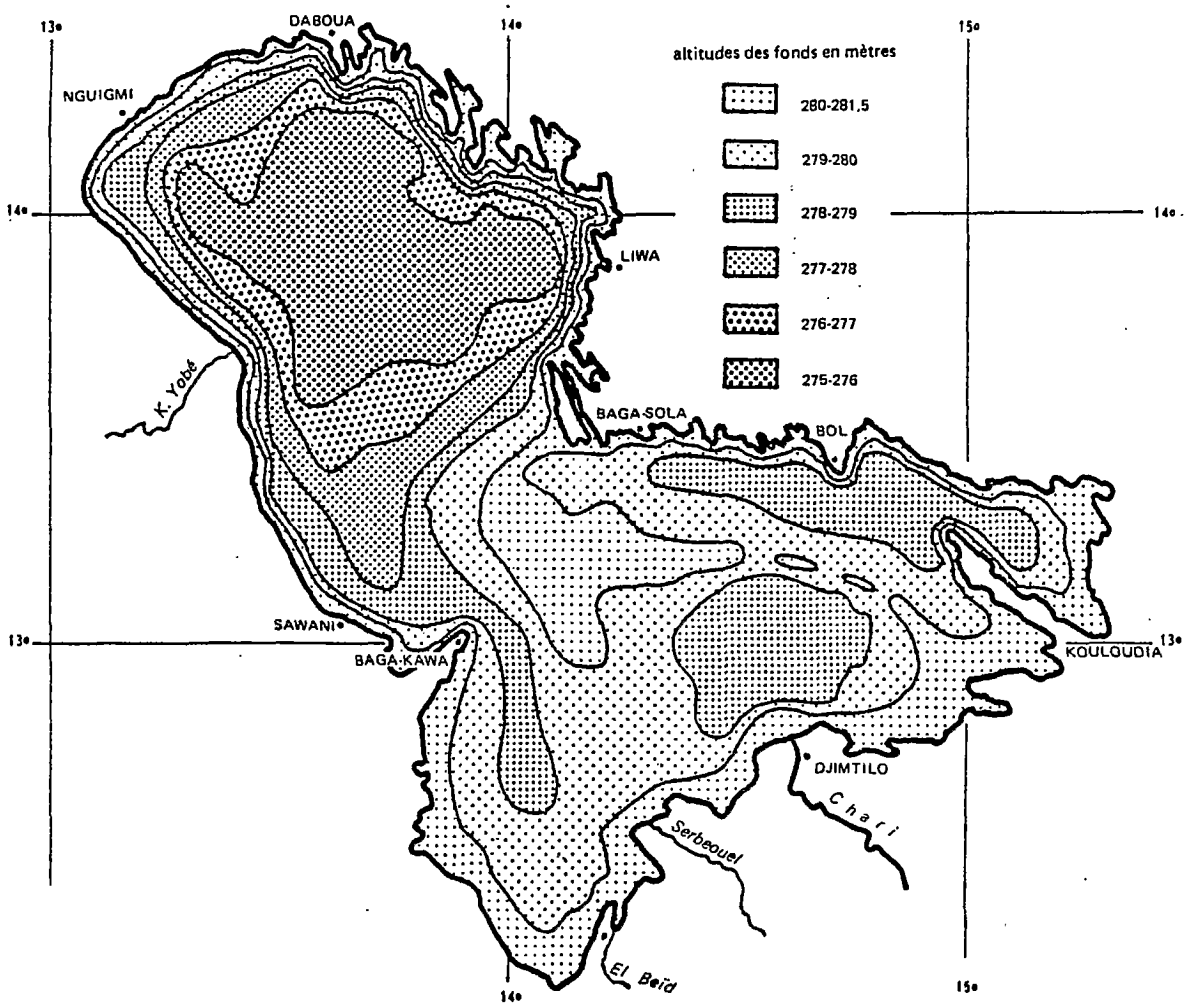


Figure 1-22 : Altitudes des fonds de la cuvette lacustre.

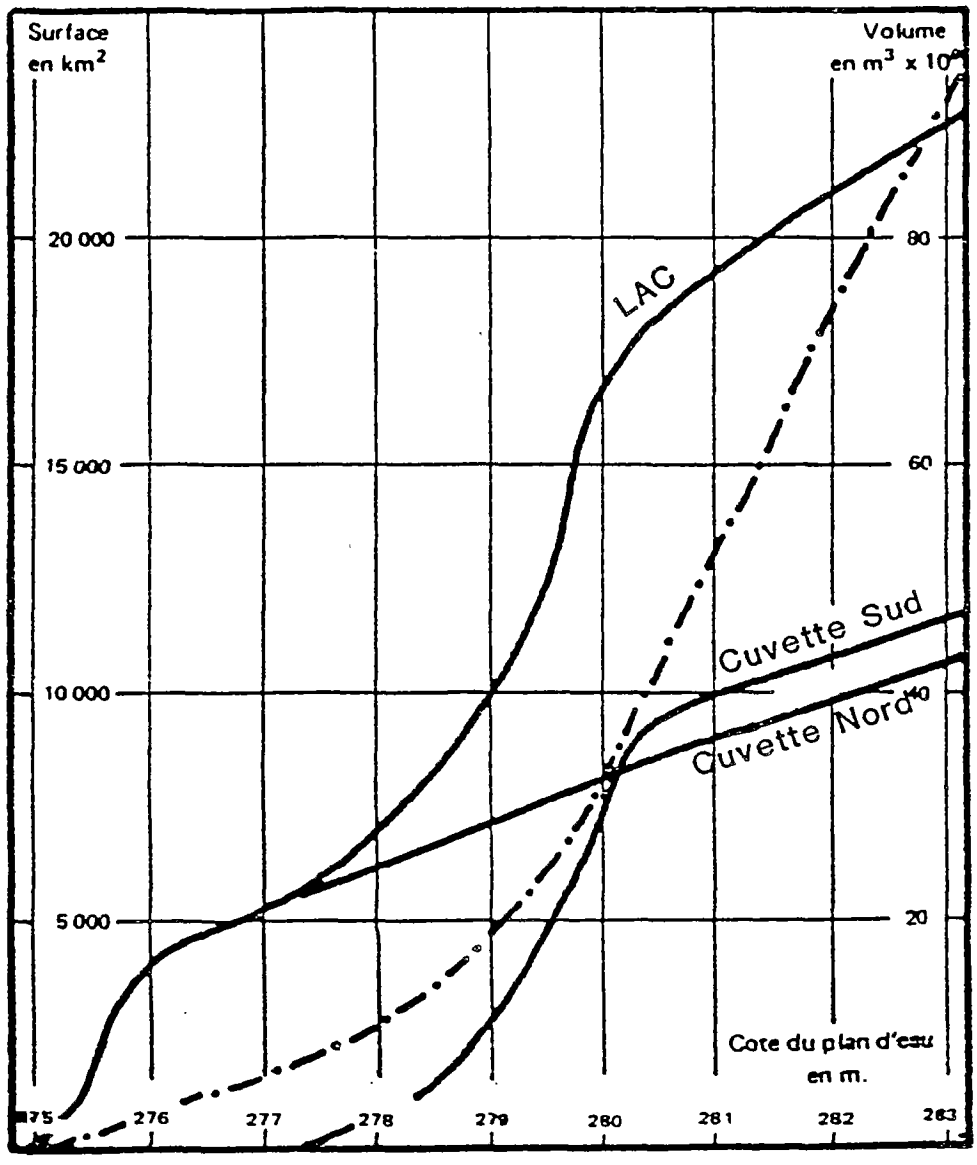


Figure 1-23 : Variations de la surface des deux cuvettes (——), de la surface totale et du volume total (— • —) en fonction du niveau de l'eau.

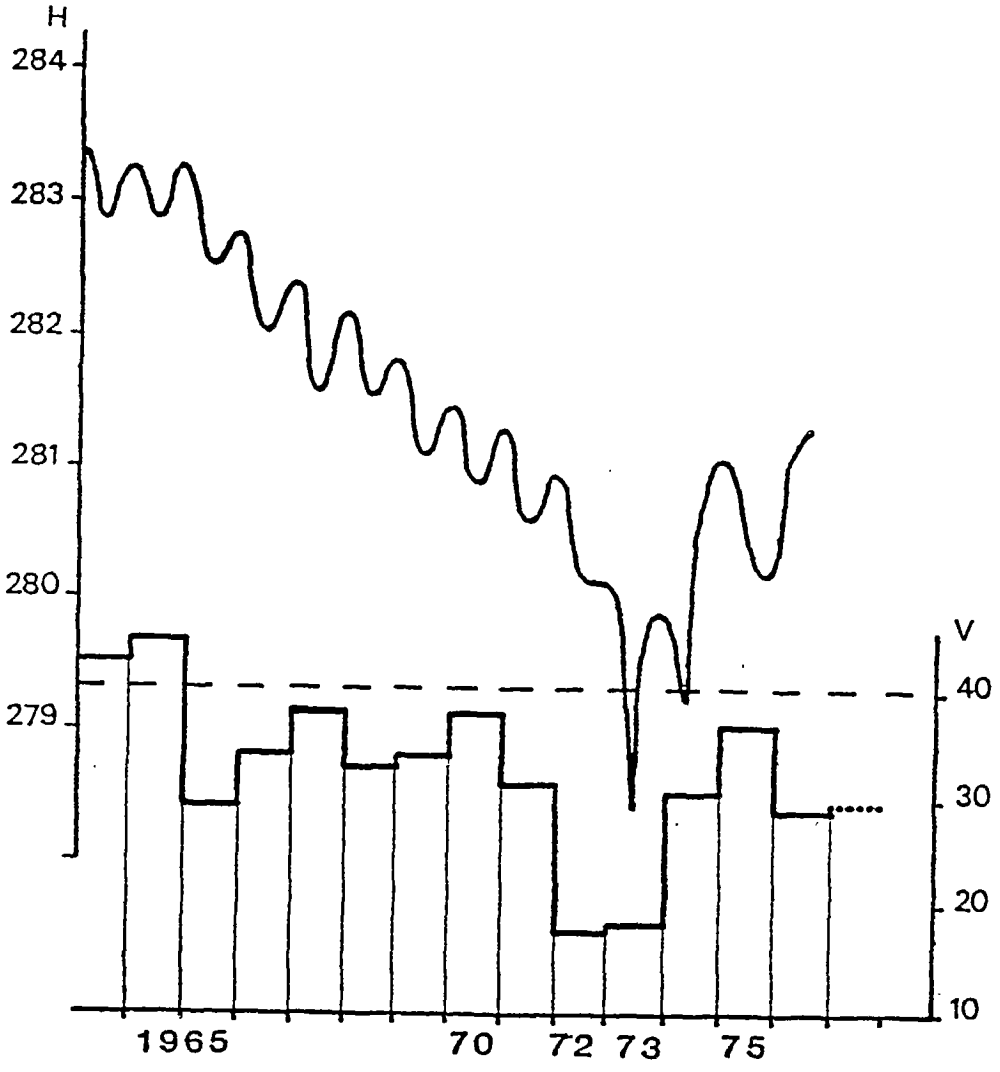


Figure 1-24 : Apports annuels du Chari (V en km^3/an) par rapport à la moyenne 1933-1972 (tireté) et niveau du lac (H en m) à Bol au cours de la période 1963-1976 (Lemoalle, 1979).

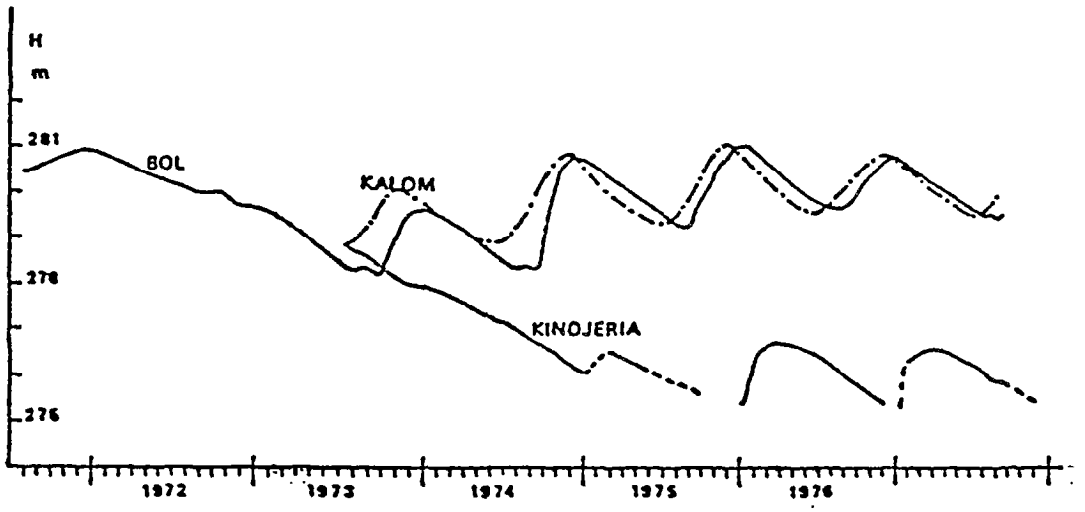


Figure 1-25 : Variation du niveau d'eau dans trois régions lacustres de 1972 à 1977 ; à Kindjéria (Cuvette Nord), à Bol (Archipel Sud-Est) et à Kalom (Eaux Libres du Sud-Est) (d'après Chouret, 1977).

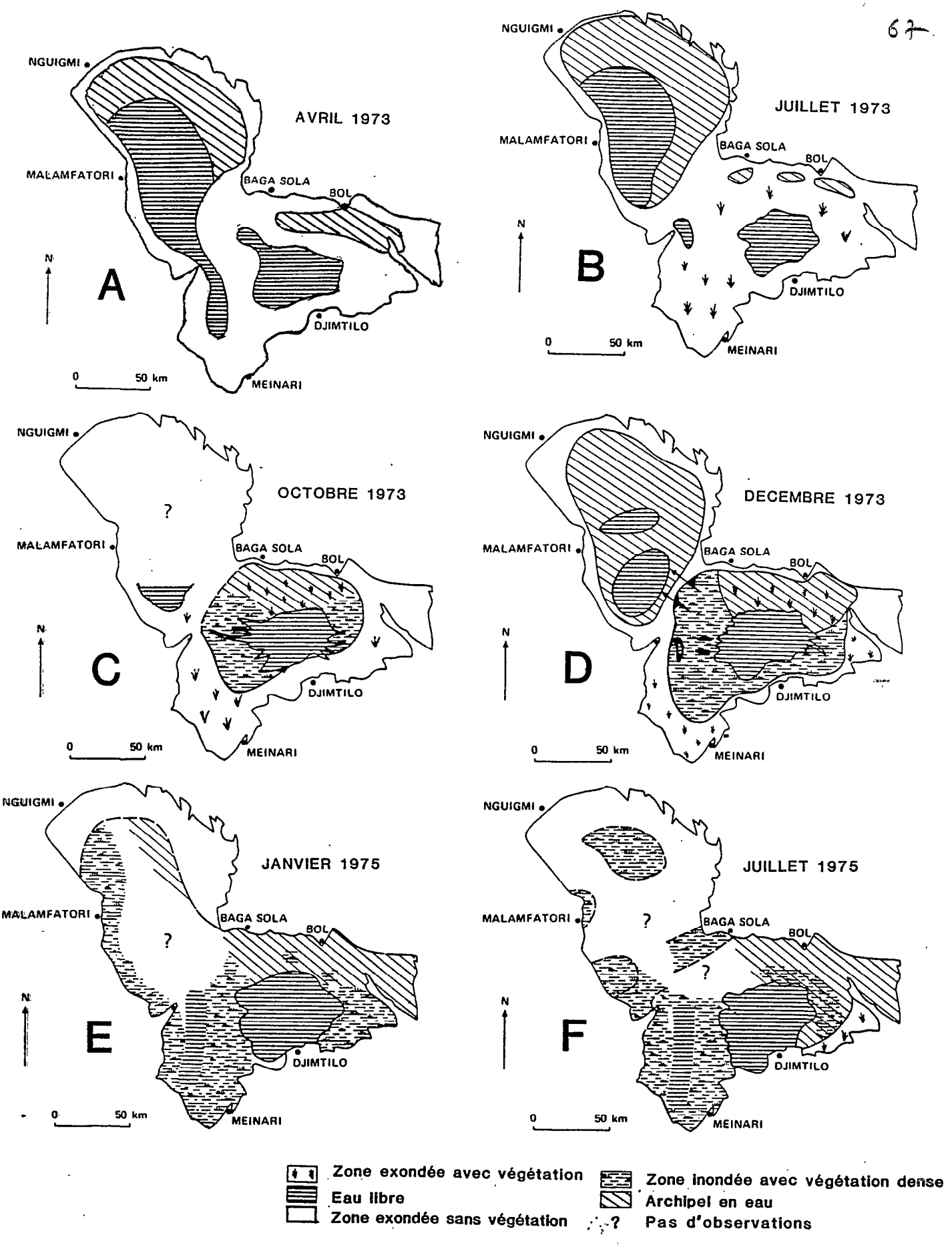


Figure 1-26 : Phases de la transformation du lac Tchad en "Petit Tchad" (d'après Lemoalle, 1983).

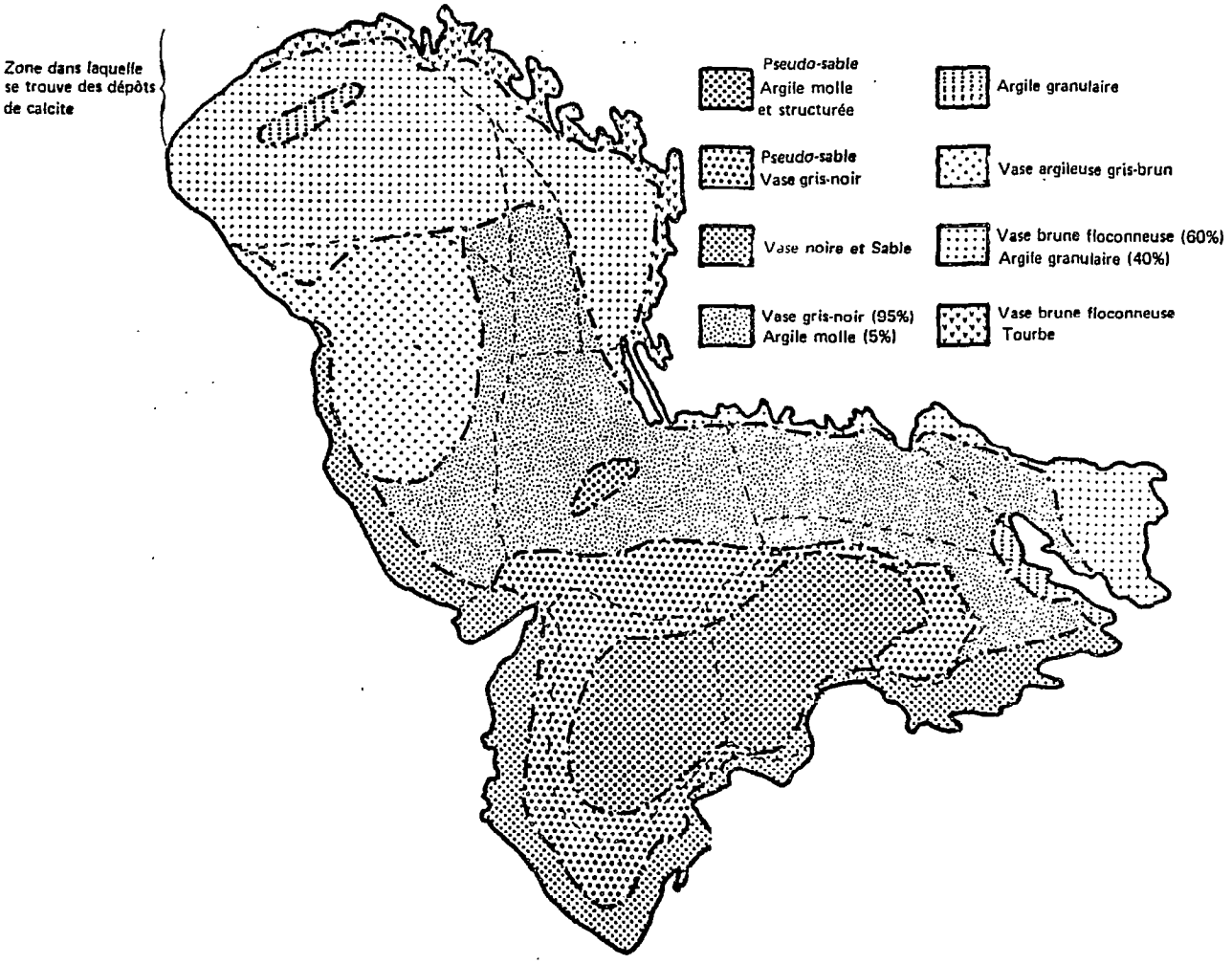


Figure 1-27 : Les divers types de sédiments de surface définis selon leur faciès (Carmouze, 1976).

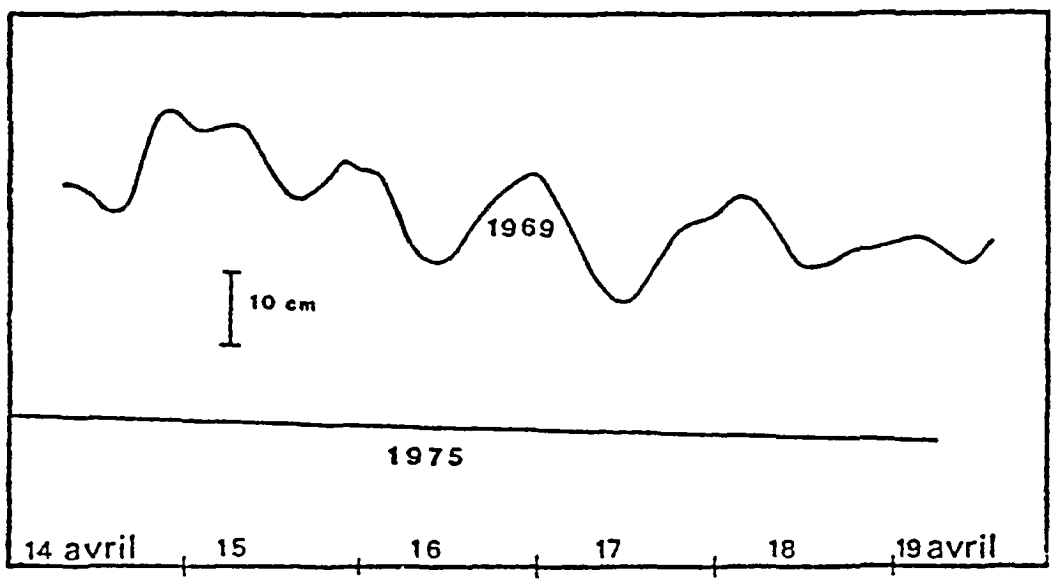
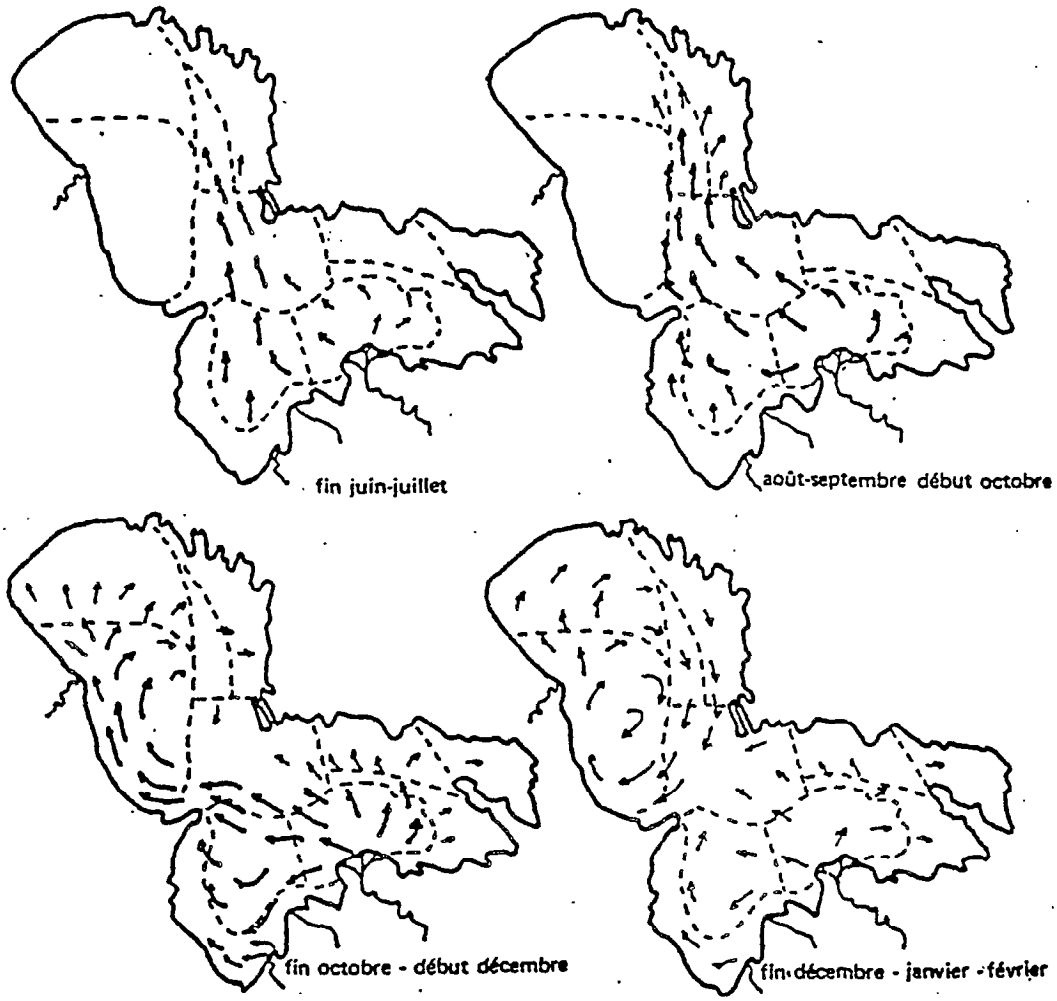


Figure 1-28 : Variations journalières du niveau à Bol en avril 1969 (Tchad Normal) et en avril 1975 (Petit Tchad). Les variations d'amplitude supérieure à 10 cm en 1969 ont été complètement amorties par les macrophytes en 1975 (Lemoalle, 1979).



Pas de mouvements de grande
amplitude en
avril-mai, début juin.

Figure 1-29 : Les grands mouvements d'eau au cours d'un cycle annuel (Carmouze, 1976).

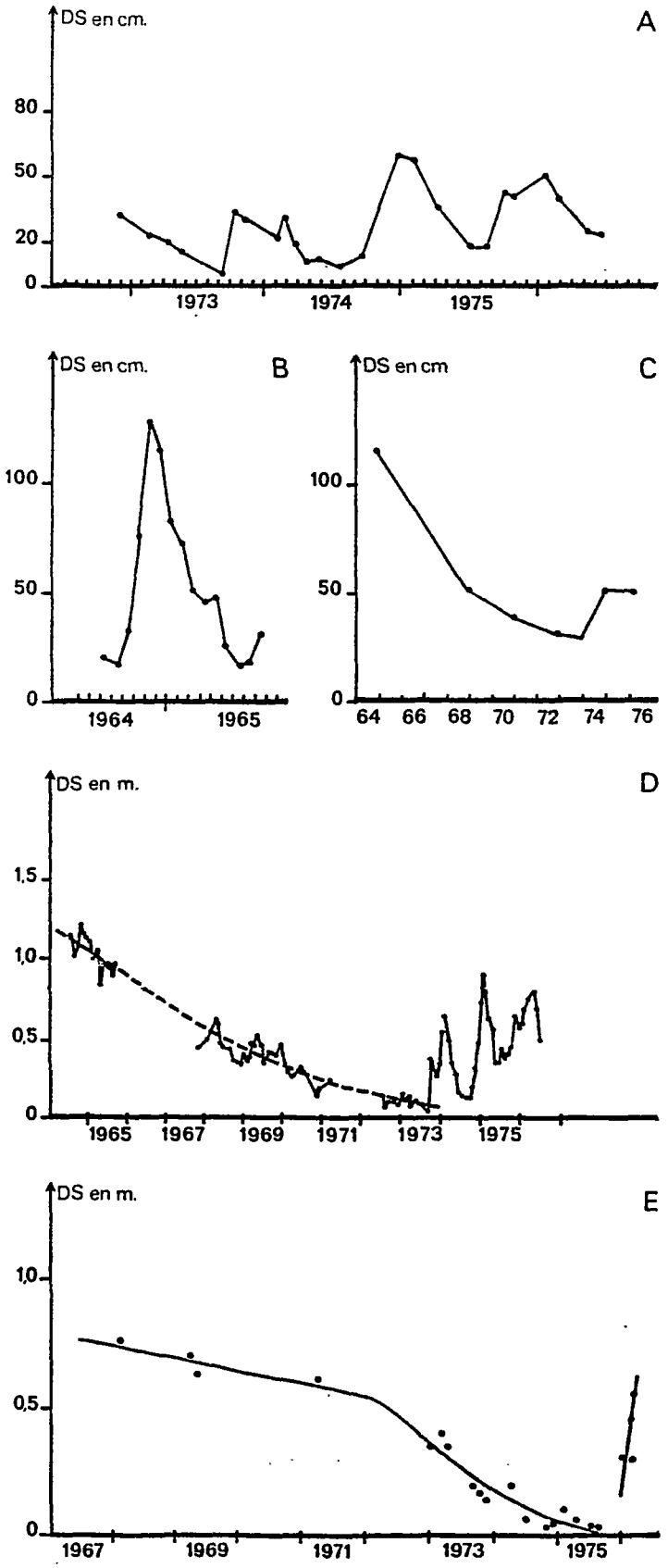


Figure 1-30 : Evolution saisonnière et annuelle de la transparence de l'eau d'après des mesures au disque de Secchi (DS) dans différentes régions lacustres.
A, B, C : Eaux Libres du Sud-Est ; D : Archipel Sud-Est (Bol) ; E : Cuvette Nord (Kindjéria) (d'après Lemoalle, 1979).

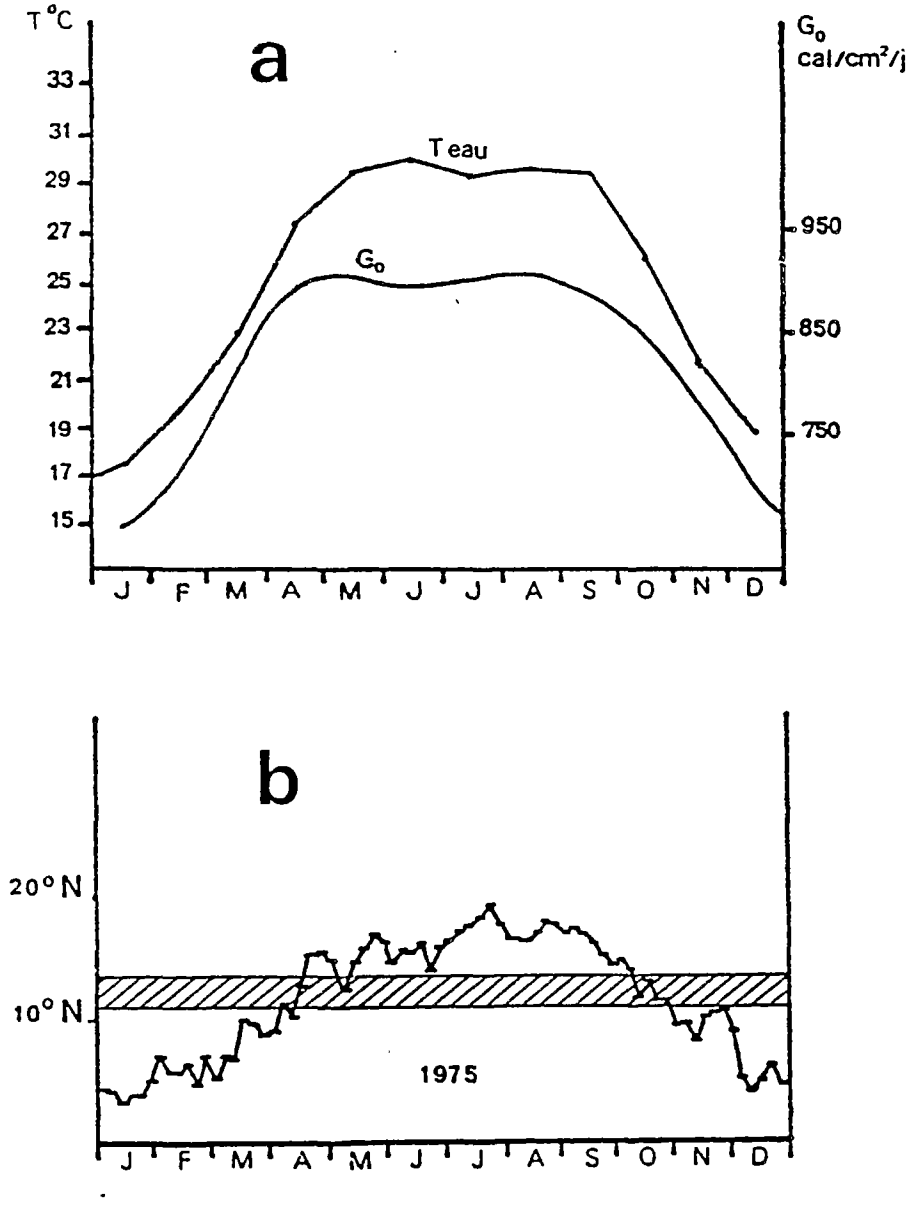


Figure 1-31 : a) Relation entre la température de l'eau à Bol et le rayonnement global Go à l'entrée de l'atmosphère.
b) Déplacement latitudinal du Front Intertropical (F.I.T) sur le méridien de N'Djaména. Moyennes sur 5 jours pour 1975. La bande hachurée correspond à la région étudiée (d'après Lemoalle, 1979).

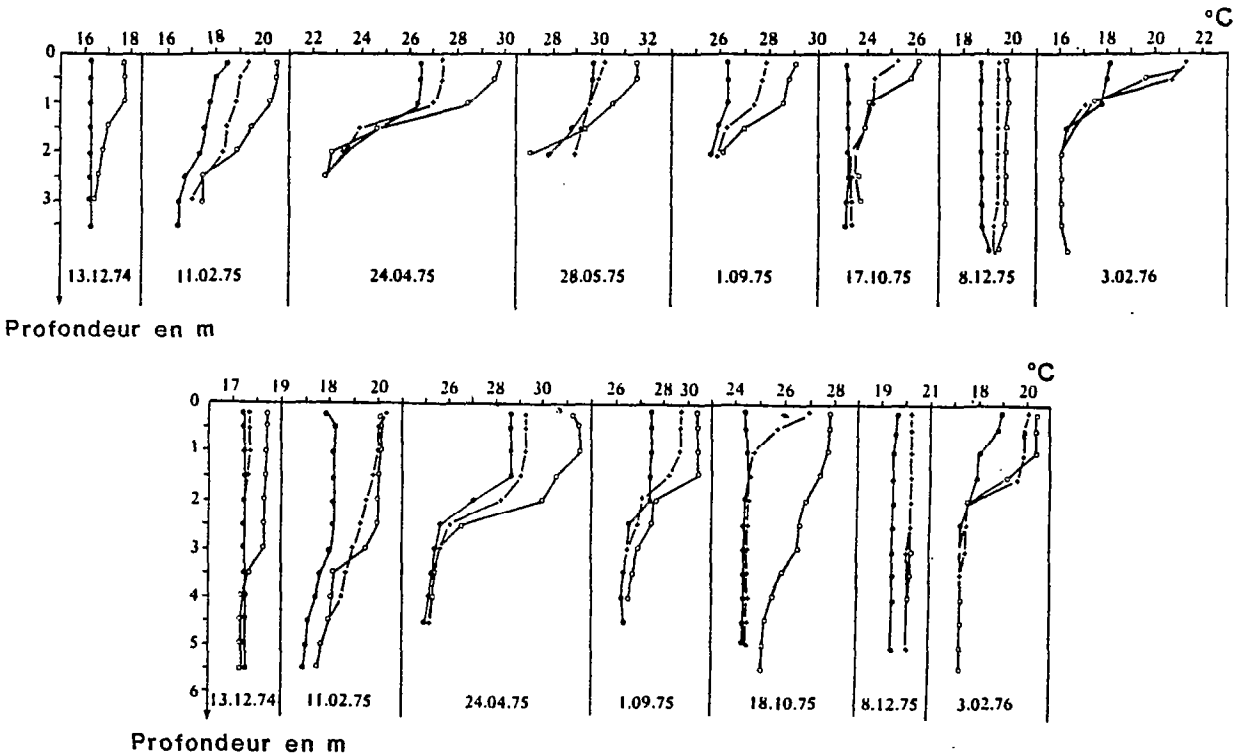


Figure 1-32 : Profils de la température de l'eau dans l'Archipel Sud-Est à Bol (en haut) et à Bérim (en bas) (Lemoalle, 1976).
● 7h ; + 12h ; 0 16h

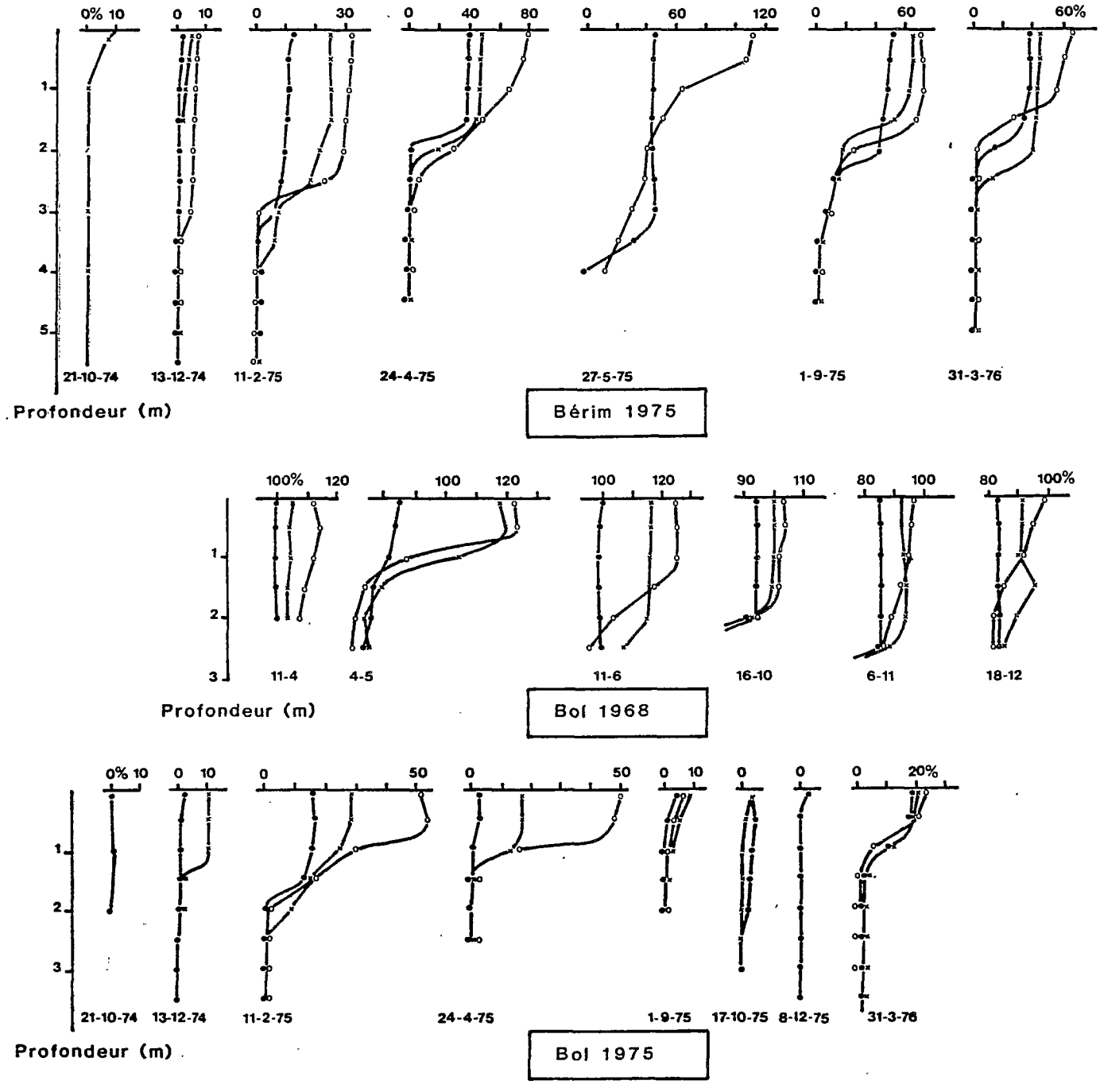


Figure 1-33 : Profils de la concentration de l'eau en oxygène dans l'Archipel Sud-Est à Bol et à Bérim (Lemoalle, 1979).
● matin ; + midi ; 0 fin d'après-midi

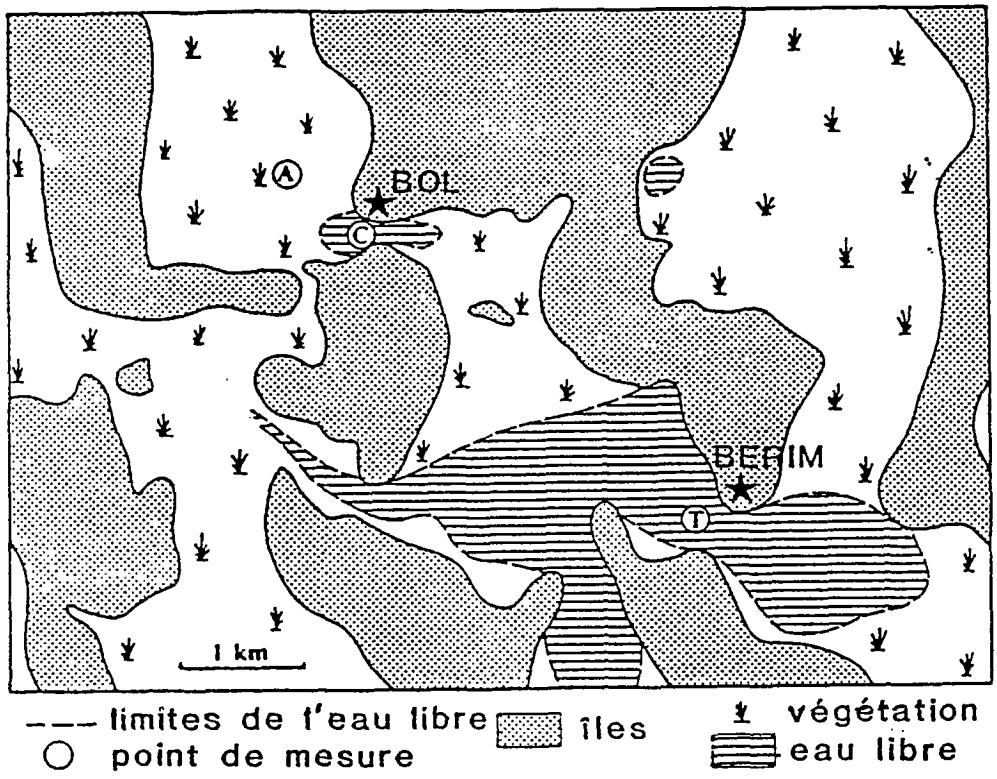


Figure 1-34 : Emplacements des mesures de la température de l'eau dans l'Archipel Sud-Est (d'après Lemoalle, 1979).

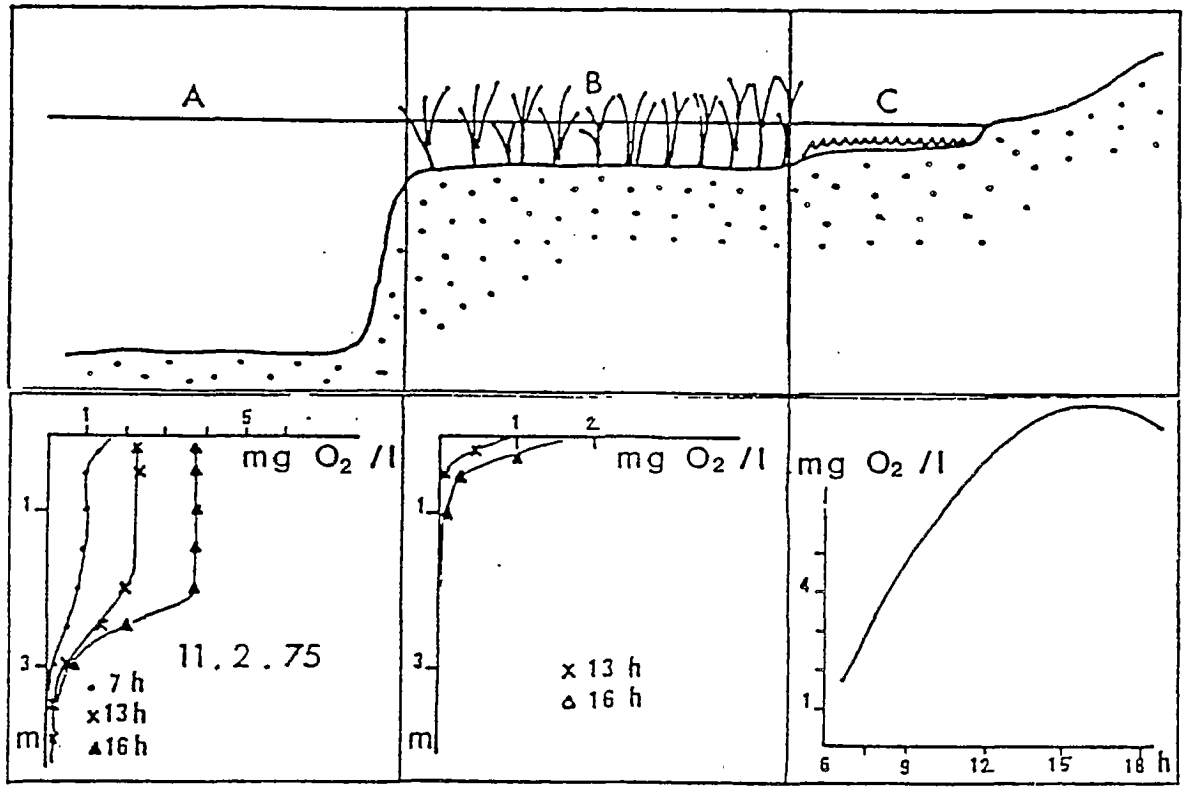
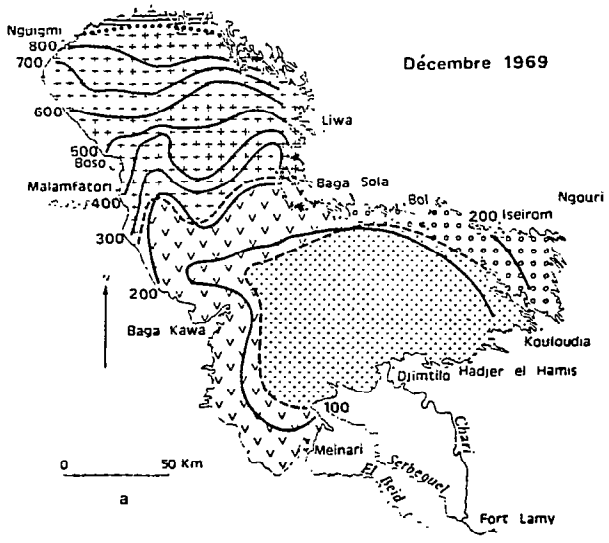
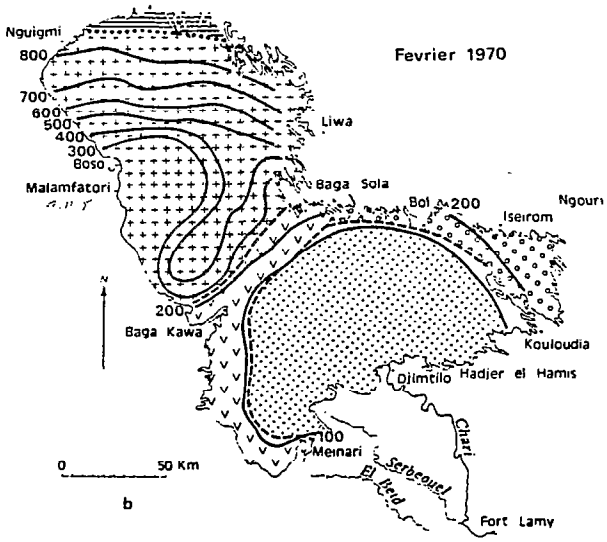
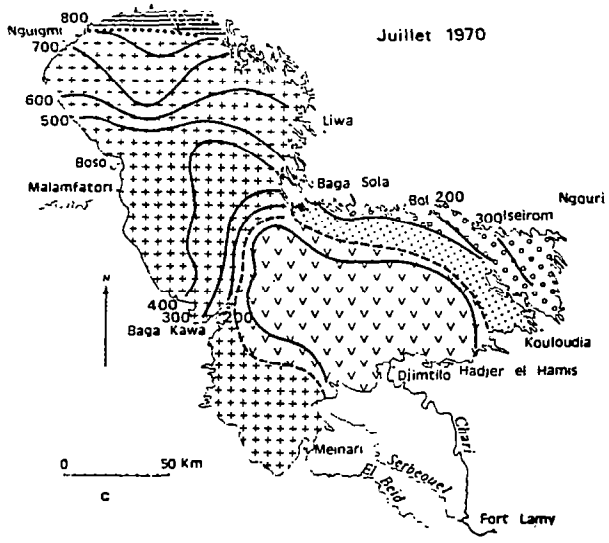


Figure 1-35 : Profils d'oxygène à Bérim en pleine eau (milieu A), dans les macrophytes (milieu B) et variations diurnes d'oxygène dans la zone de bordure peu profonde (milieu C) (Bénech, Lemoalle, Quensière, 1976).







	Ca = 40-35%	Mg = 28-31%	$0,50 < [SiO_2]/[A] < 0,75$
	Na = 22-27%	K = 7,5-10%	
	Ca = 27-35%	Mg = 25-29%	$0,25 < [SiO_2]/[A] < 0,50$
	Na = 27-35%	K = 8-10%	
	Ca = 22-27%	Mg = 26-24%	$0,15 < [SiO_2]\ [A] < 0,25$
	Na = 27-35%	K = 8,5-11%	
	Ca = 35-40%	Mg = 24-28%	$0,35 < [SiO_2]\ [A] < 0,50$
	Na = 25-35%	K = 8-11%	
	précipitation partielle de $CaCO_3$ et $MgCO_3$		

Figure 1-36 : Courbes d'isoconductivité (µS/cm) et compositions relatives des salures des eaux (Carmouze et al, 1972).

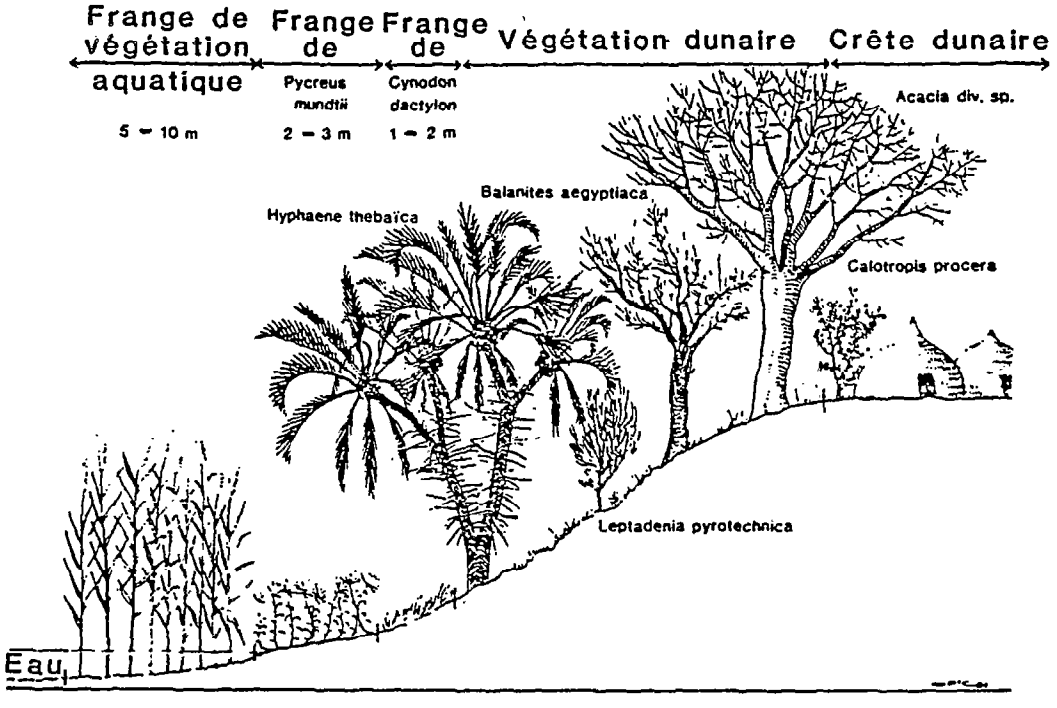


Figure 1-37 : Zonation de la végétation aquatique et terrestre sur une pente dunaire dans l'Archipel Sud-Est (d'après Iltis et Lemoalle, 1983).

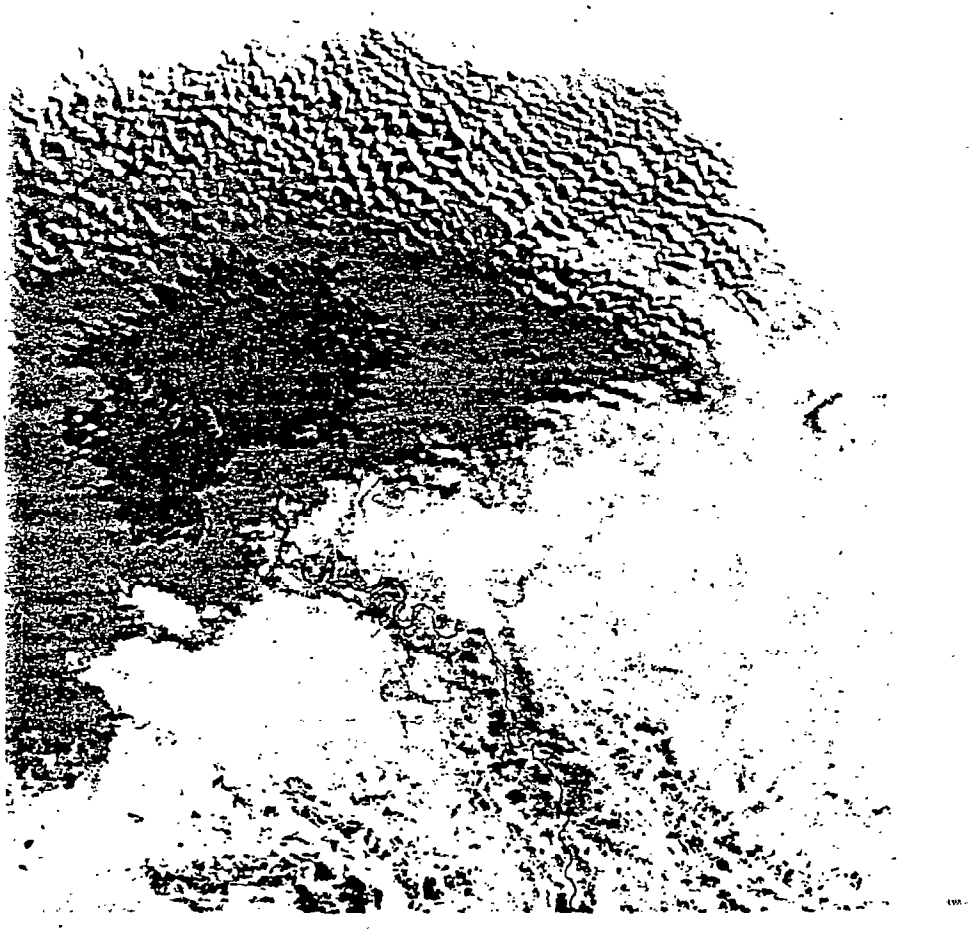


Figure 1-38 : Image LANDSAT de la cuvette sud du lac Tchad le 29 mai 1976. Les zones d'eau libre sont en noir, les marécages en gris. Au total, la surface en eau est très proche de celle de 1972. Les zones marécageuses sont relativement stables et peu modifiées entre 1974 et 1979.

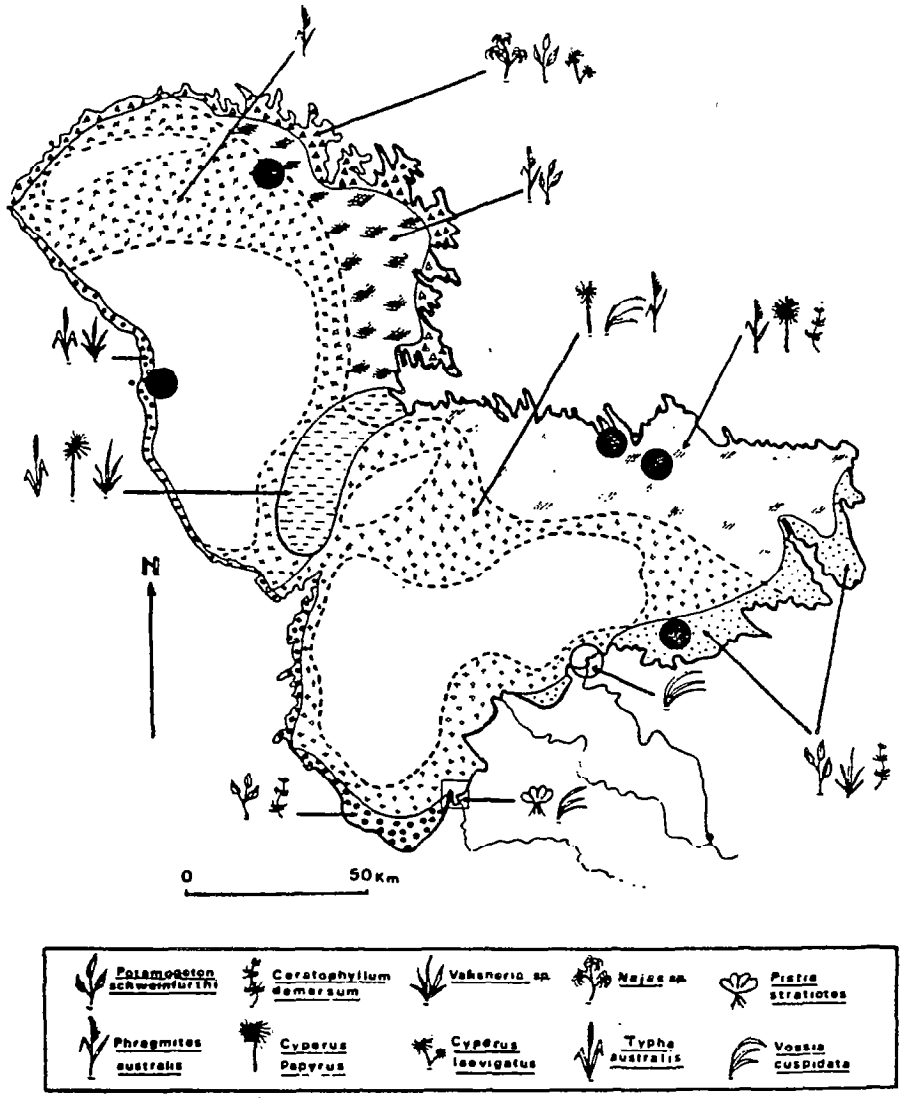


Figure 1-39 : Répartition des macrophytes aquatiques dans le lac Tchad en 1968. Les points noirs indiquent les zones où des études particulières ont été effectuées. Pour chaque région, la dominance des espèces indiquées décroît de gauche à droite (Dejoux, 1983).

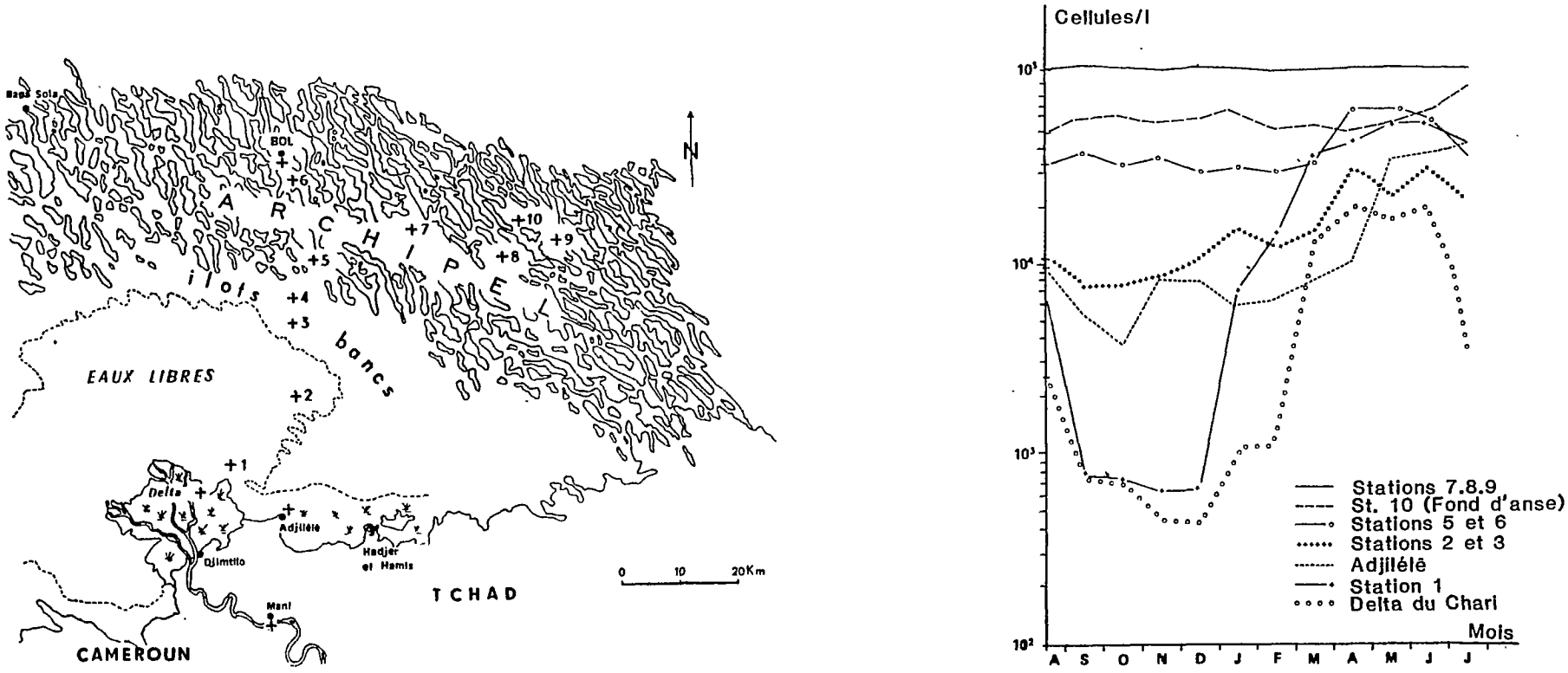


Figure 1-40 : Variations saisonnières de la densité du phytoplancton (nombre de cellules/l ; à droite) pour différentes stations de la cuvette sud du lac Tchad (carte de gauche) dont certaines ont été regroupées (Iltis, 1983).

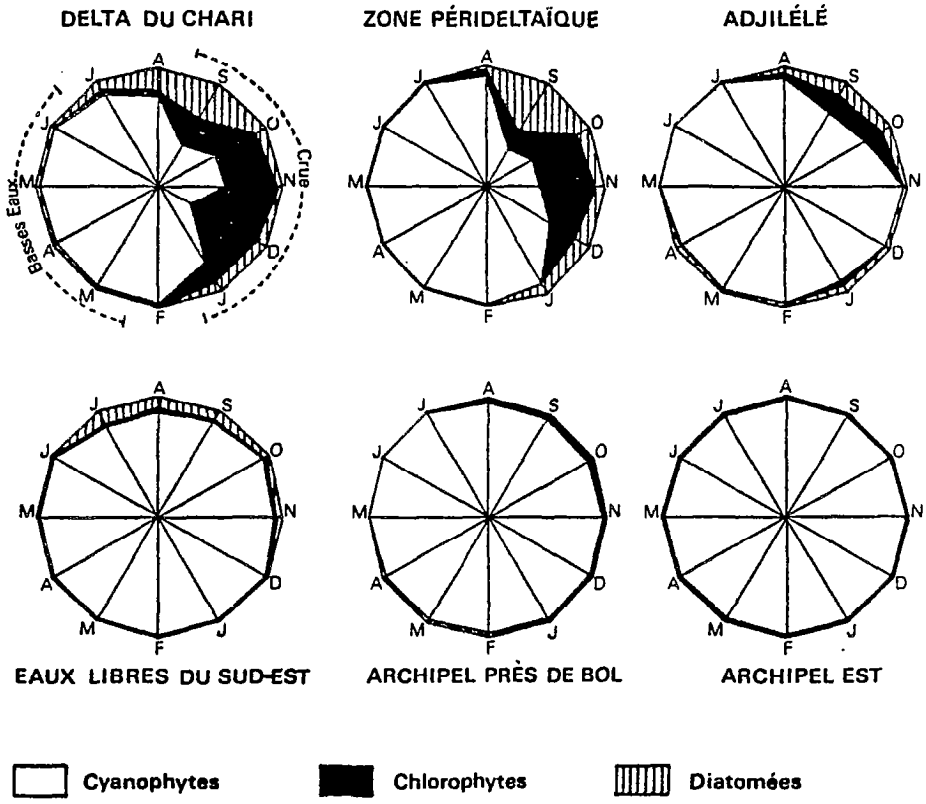


Figure 1-41 : Variations saisonnières du pourcentage de chacun des trois principaux groupes d'algues d'après le nombre de cellules/l dans la cuvette sud du lac Tchad en 1964-1965 (Iltis, 1983).

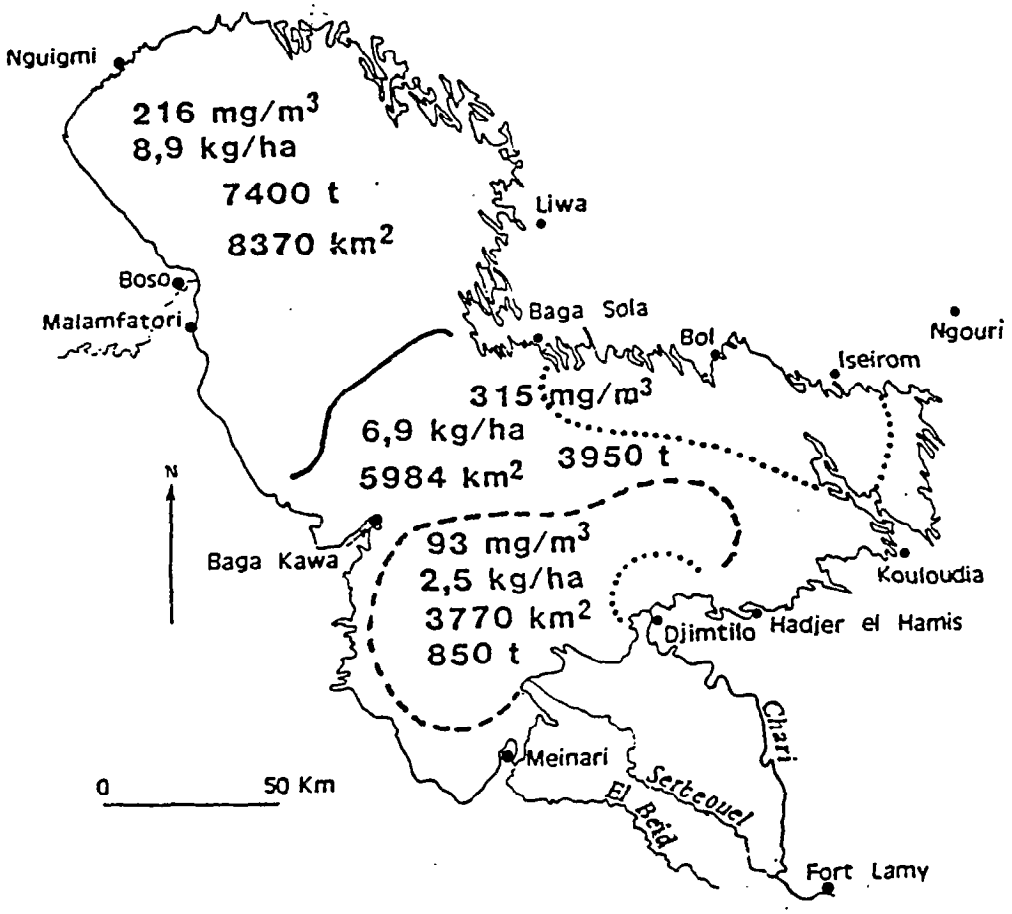


Figure 1-42 : Grandes zones écologiques et biomasses du zooplancton en février 1971 (cote du plan d'eau : 282.3m ; Lévêque et Quensière, 1983).

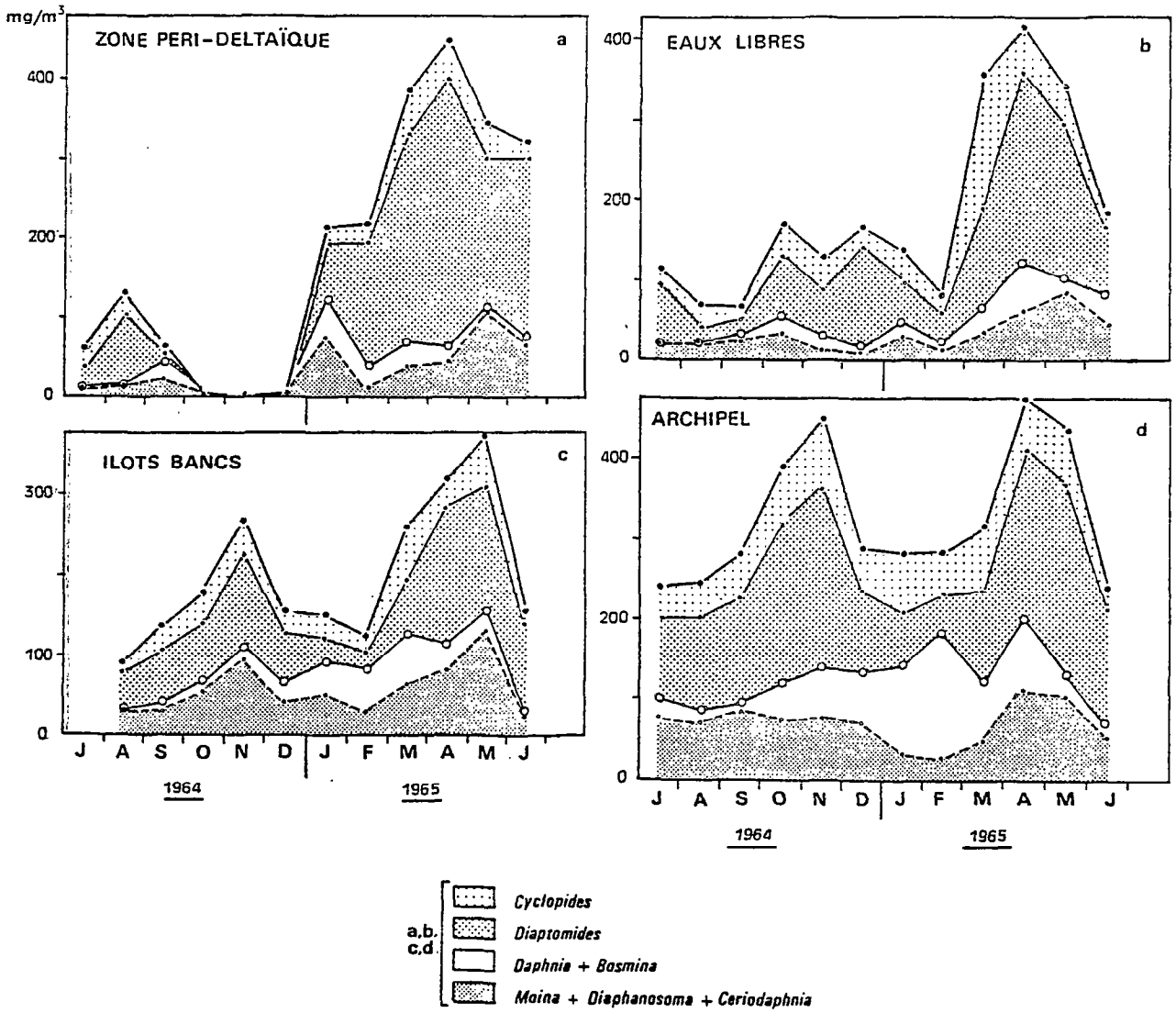


Figure 1-43 : Evolution saisonnière de la densité (mg/m^3 en poids sec) du zooplancton en 1964-1965 (sauf nauplies et rotifères), dans différentes régions de la Cuvette Sud (Saint-Jean, 1983).

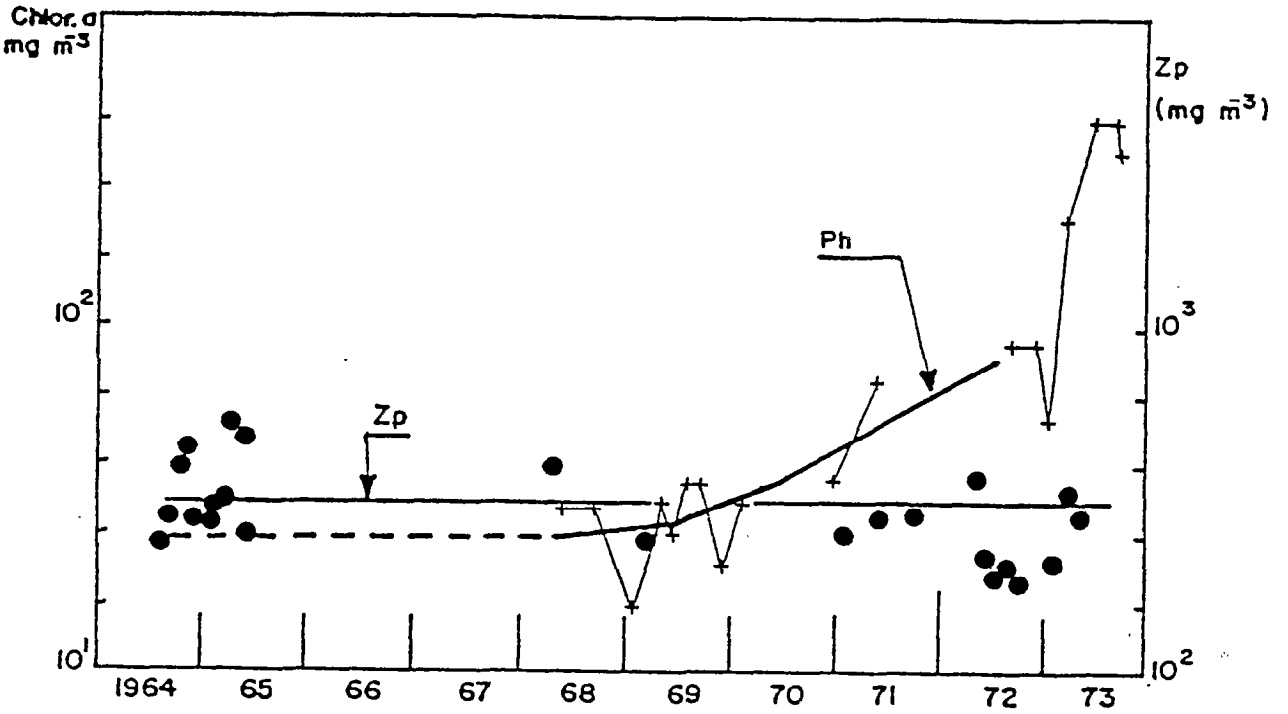


Figure 1-44 - Evolution de la concentration de chlorophylle (+) et de la densité de zooplancton (•) dans l'Archipel Sud-Est du lac Tchad, de la période des hautes eaux jusqu'à l'assèchement.
Pour le phytoplancton (Ph), le trait épais est un ajustement à l'oeil des données de Lemoalle (1979) pour montrer la variation annuelle. Le trait fin montre les variations de période plus courte.
Pour le zooplancton (Zp), la ligne horizontale correspond à la moyenne des moyennes annuelles (Saint-Jean, 1983).

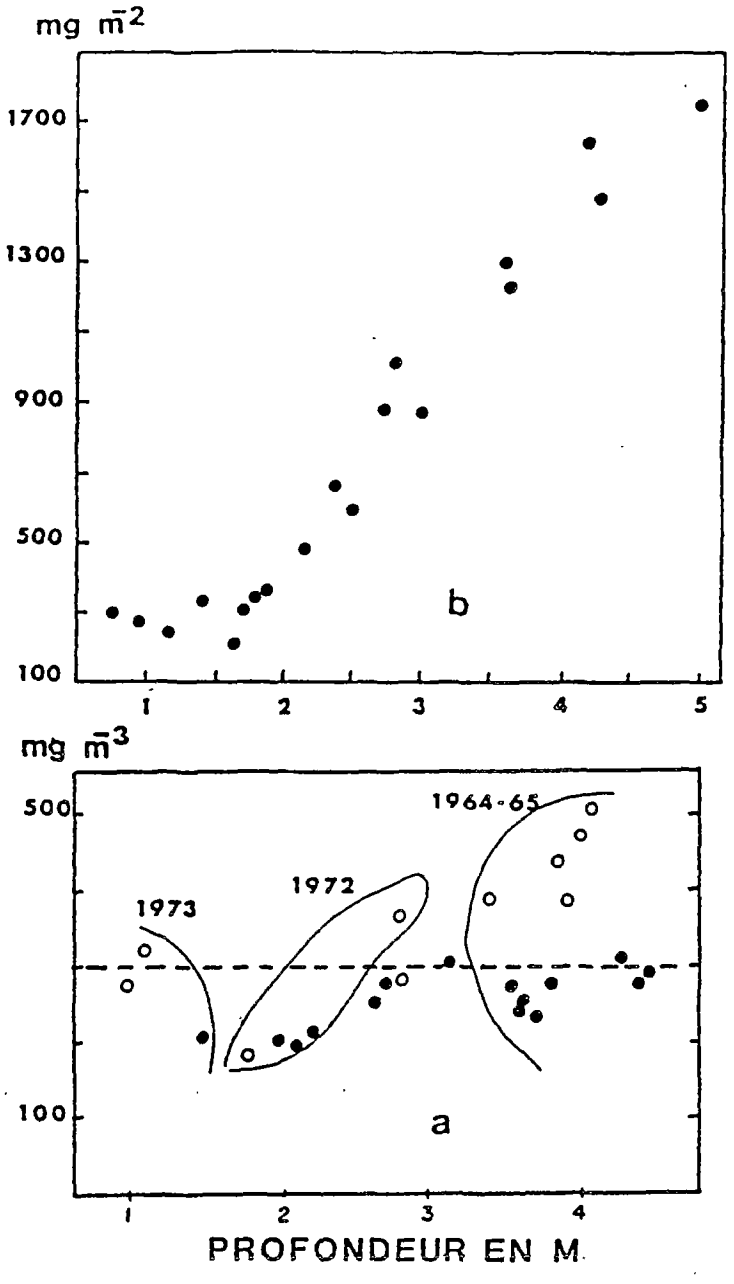


Figure 1-45 : Variation de la densité de la biomasse zooplanctonique (poids sec) avec la diminution de la profondeur dans l'Archipel Sud-Est, de 1964 à 1973. En a, les cercles noirs correspondent aux minimums saisonniers et les données de 1964-65, 1972 et 1973 sont délimitées par des enveloppes (Saint-Jean, 1983).

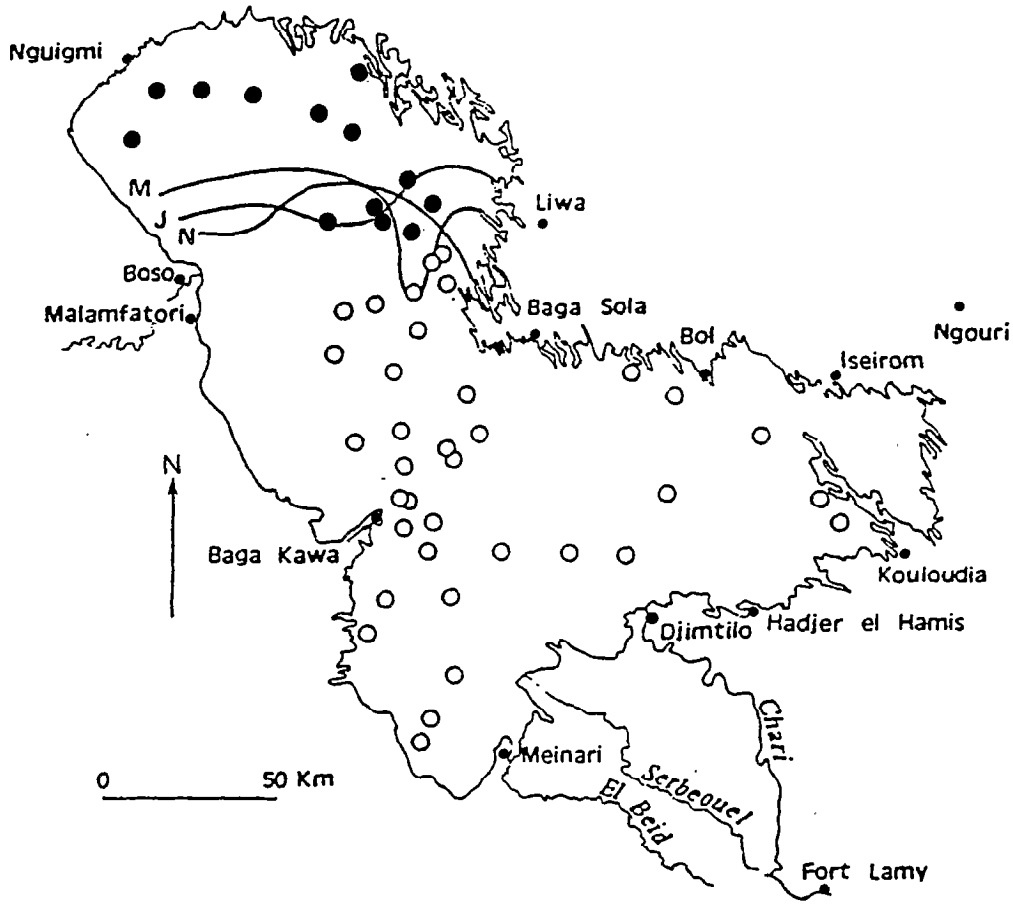


Figure 1-46 : Oligochètes : répartition des Alluroìdidae sur les fonds d'argile (○ : présence ; ● : absence). Les lignes M, J et N indiquent les limites de conductivité 420 µS/cm en mars, juillet et novembre 1970 (Carmouze et al., 1972).

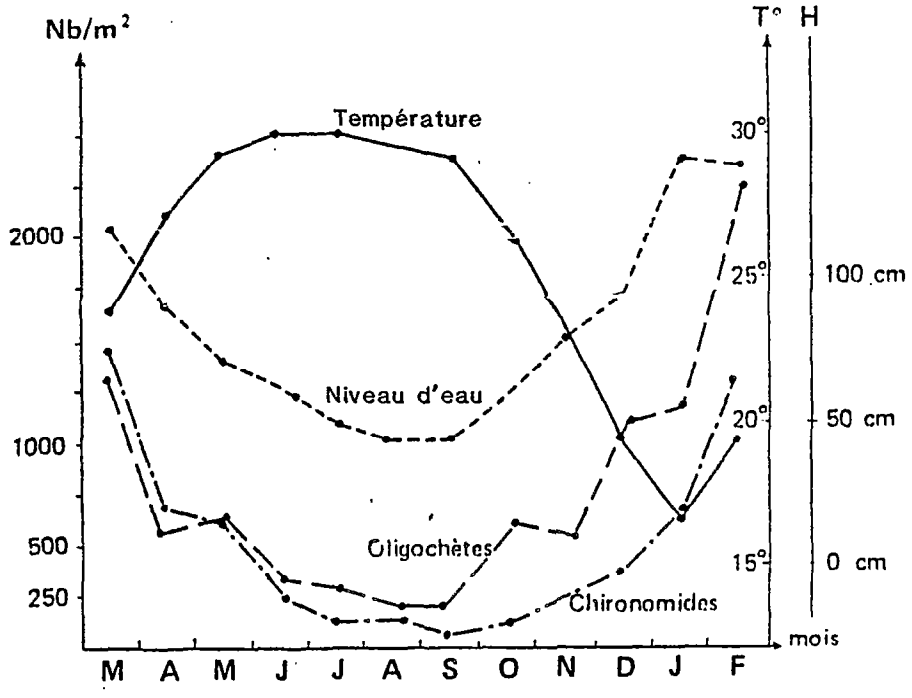


Figure 1-47 : Variation de la densité moyenne des Chironomides et des Oligochètes benthiques dans l'est du lac Tchad en 1966-1967 en fonction de la température (T°) et du niveau de l'eau (H) à l'échelle de Bol (d'après Dejoux et al., 1969 et Dejoux, 1976).

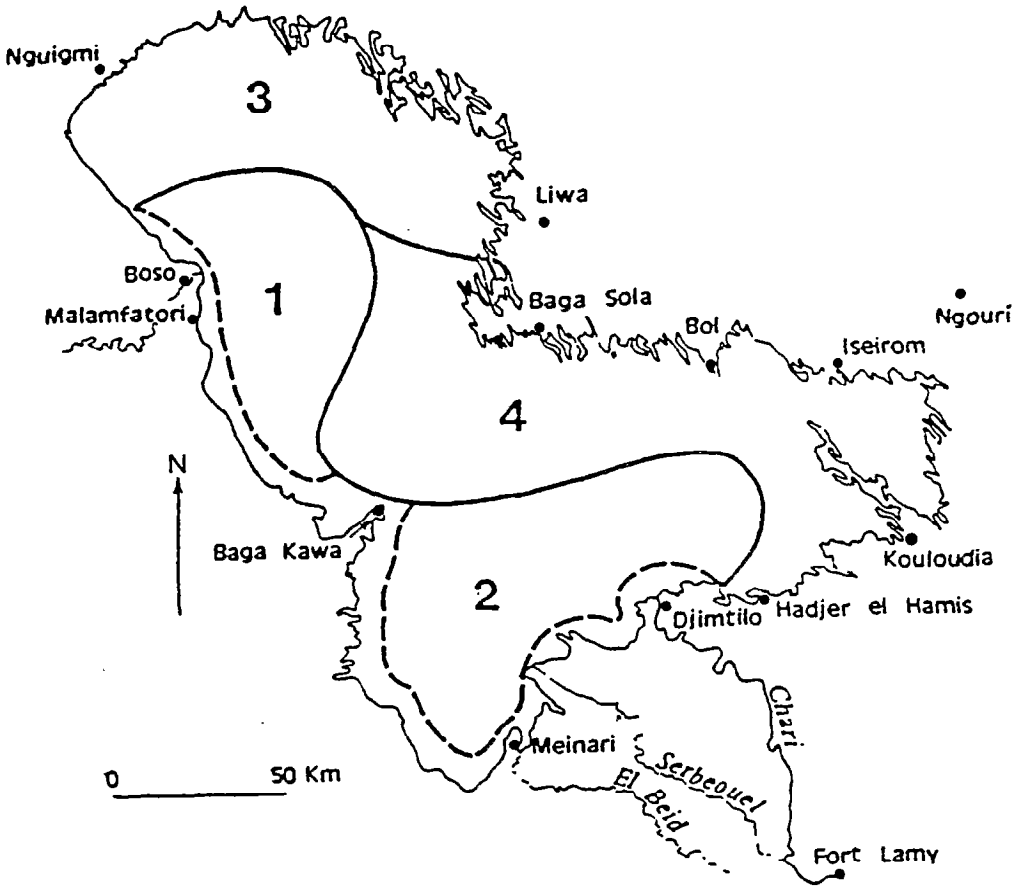


Figure 1-48 : Grandes zones de répartition des peuplements d'Oligochètes (d'après Carmouze et al, 1972).
Zone 1 : Tubificidae essentiellement (fonds vaseux)
Zone 2 : Alluroïdae dominants (argile et pseudo-sable)
Zone 3 : Tubificidae (conductivité supérieure à 420 umho/cm)
Zone 4 : Alluroïdae et Tubificidae (sédiments hétérogènes)

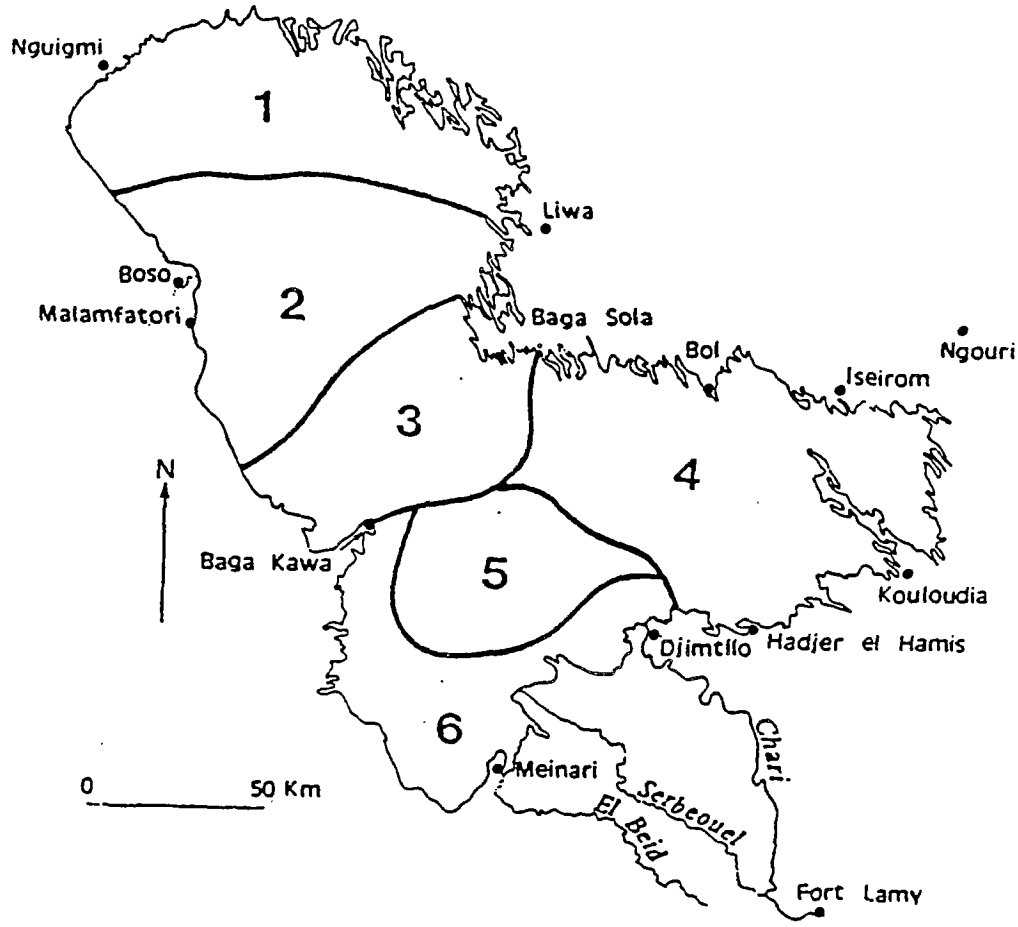


Figure 1-49 : Grandes zones de répartition des peuplements de Mollusques (d'après Carmouze et al, 1972).
Zone 1 : Mollusques rares (conductivité supérieure à 500 umhos/cm)
Zone 2 : Melania dominants et Bellamya abondants
Zone 3 : zone de transition, peuplements hétérogènes
Zone 4 : Cleopatra dominants
Zone 5 : Melania et Cleopatra généralement représentés, Corbicula abondants
Zone 6 : Melania dominants

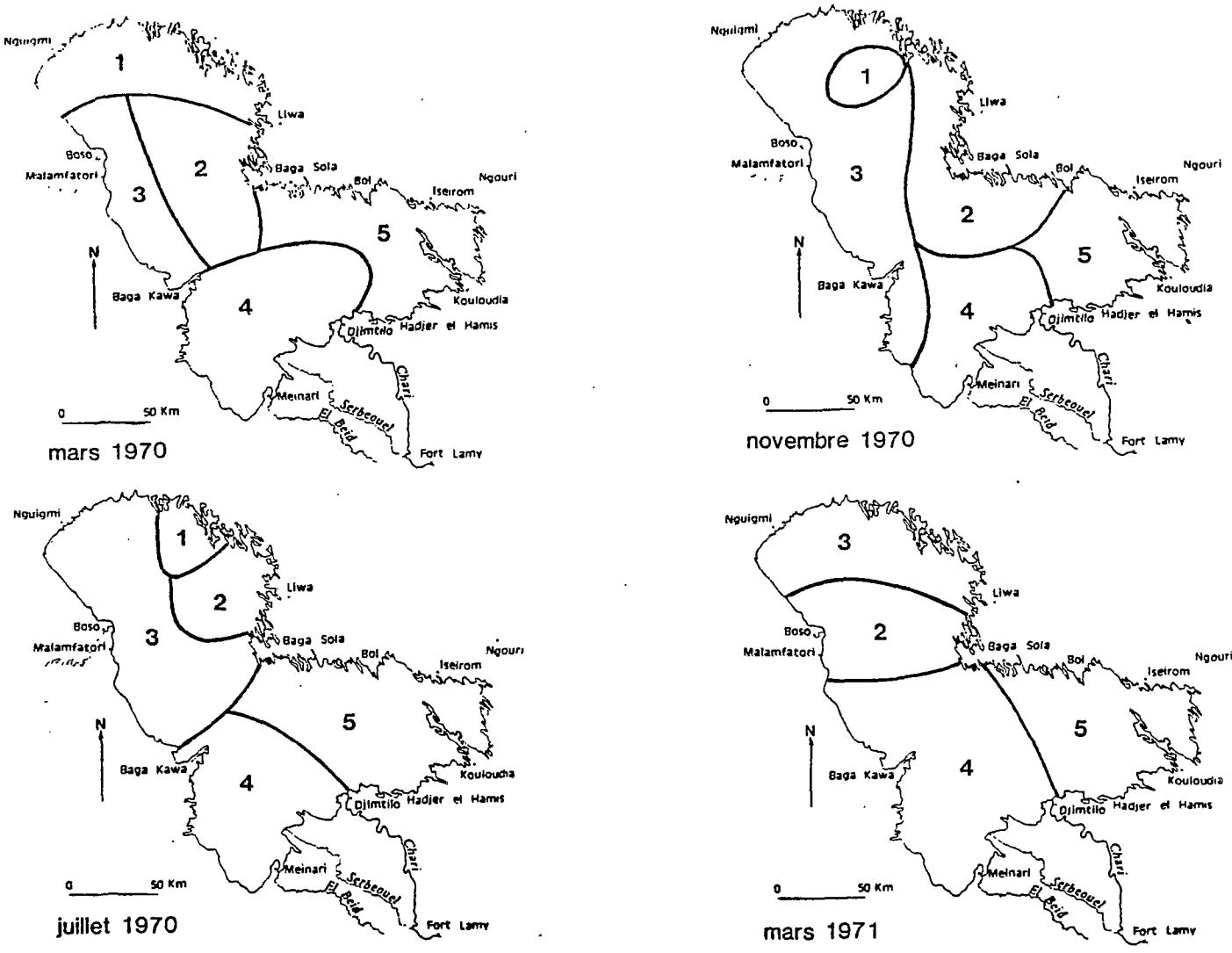


Figure 1-50 : Zonation du lac Tchad basée sur la répartition des Chironomides (d'après Dejoux, 1976).
1 : Zone à Cladotanytarsus lewisi et Tanytarsus nigrocinctus
2 : Zone à Polypedilum fuscipenne
3 : Zone à Clinotanypus claripennis
4 : Zone à Cryptochironomus diceras
5 : Zone à Chironomus formosipennis

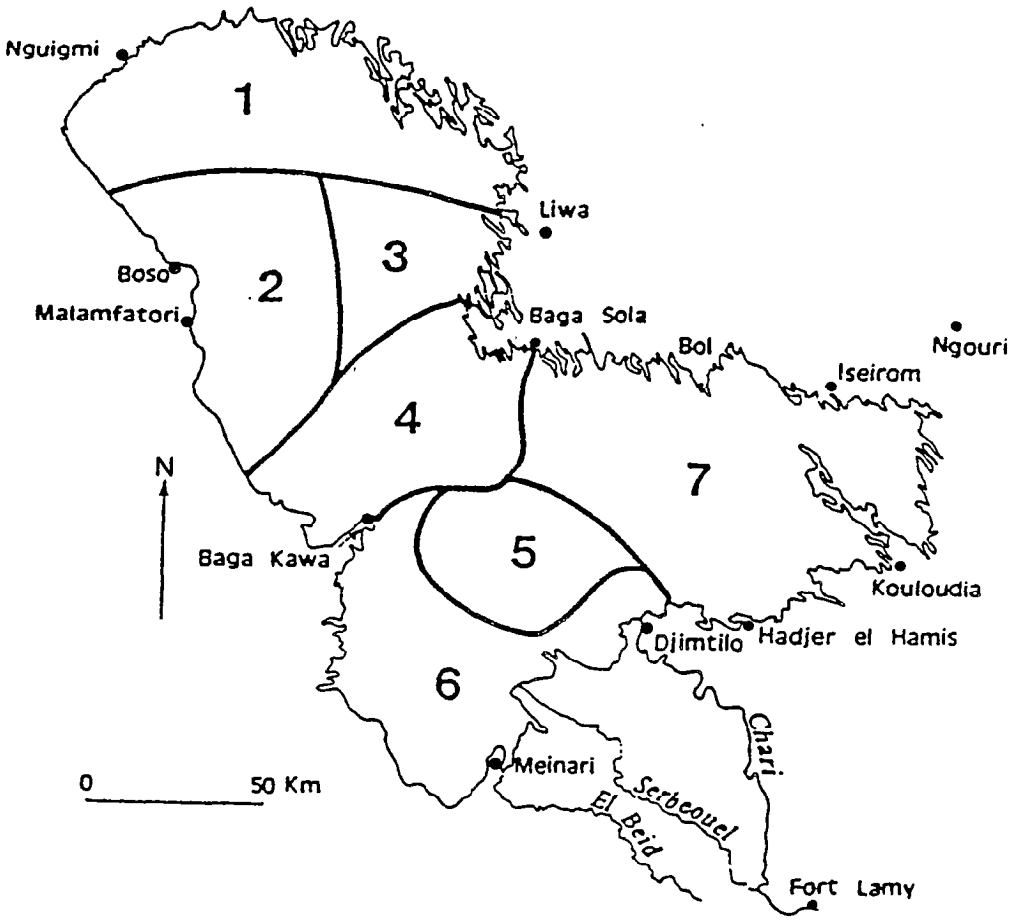


Figure 1-51 : Schéma de zonation de la faune benthique dans le lac Tchad en 1970 (voir tabl. 1-4) (d'après Carmouze et al., 1972).

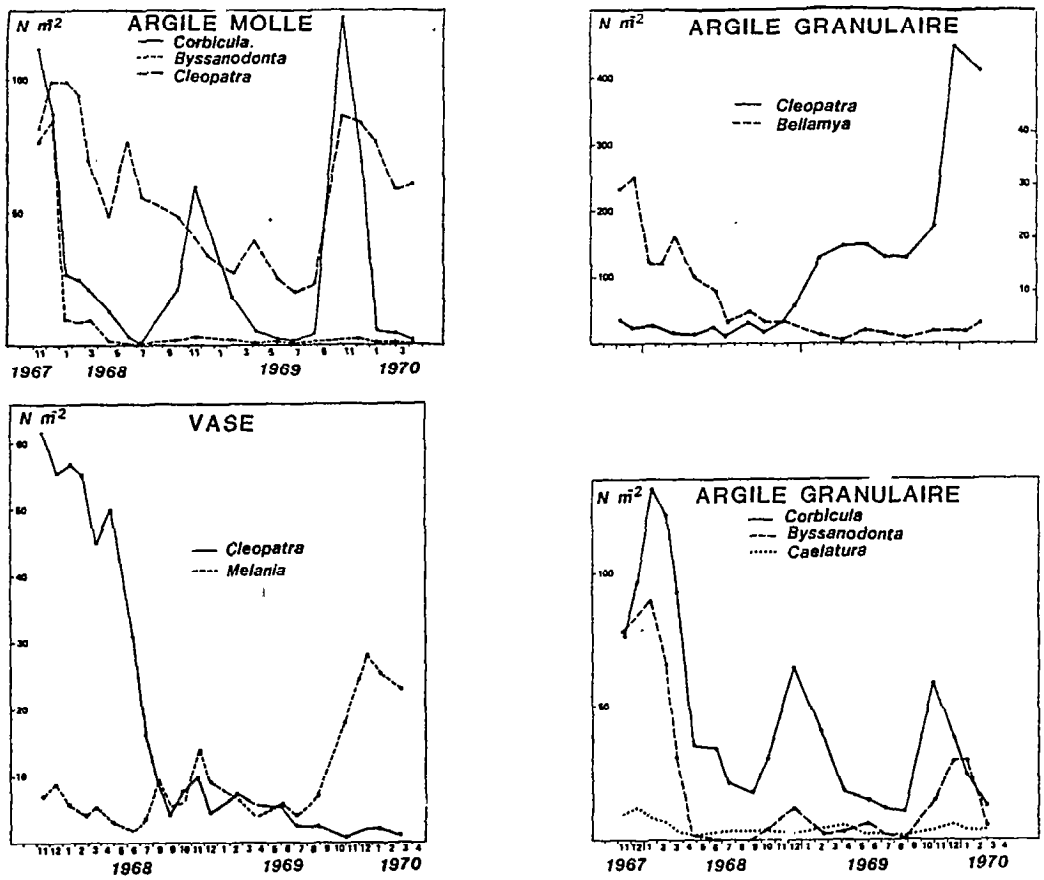


Figure 1-52 : Variations de la densité des principales espèces de Mollusques sur trois types de fond dans l'Archipel Sud-Est (région du Bol), de novembre 1967 à mars 1970 (d'après Lévêque, 1973).

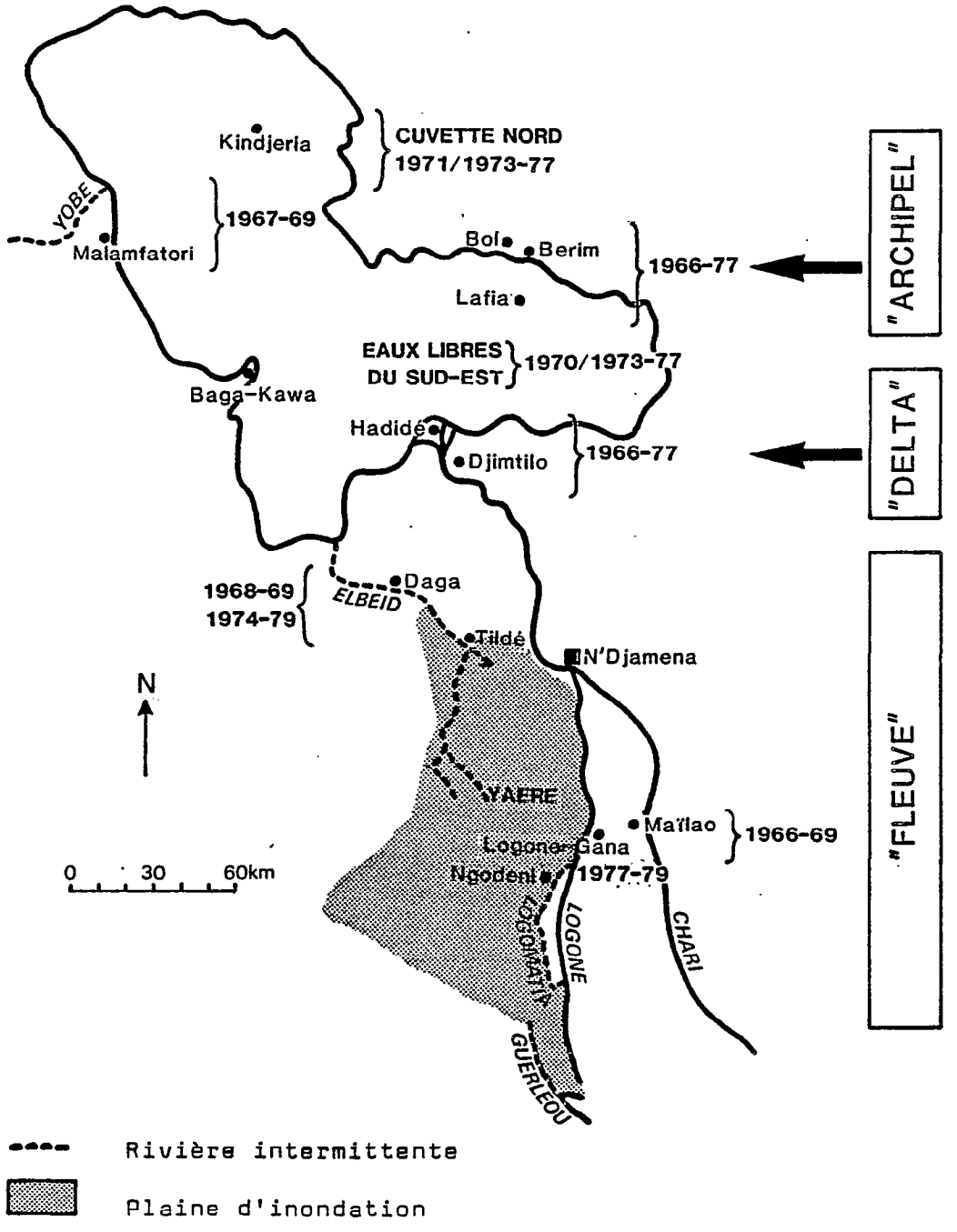


Figure 2-1 : Lieux (•) et périodes d'échantillonnage.

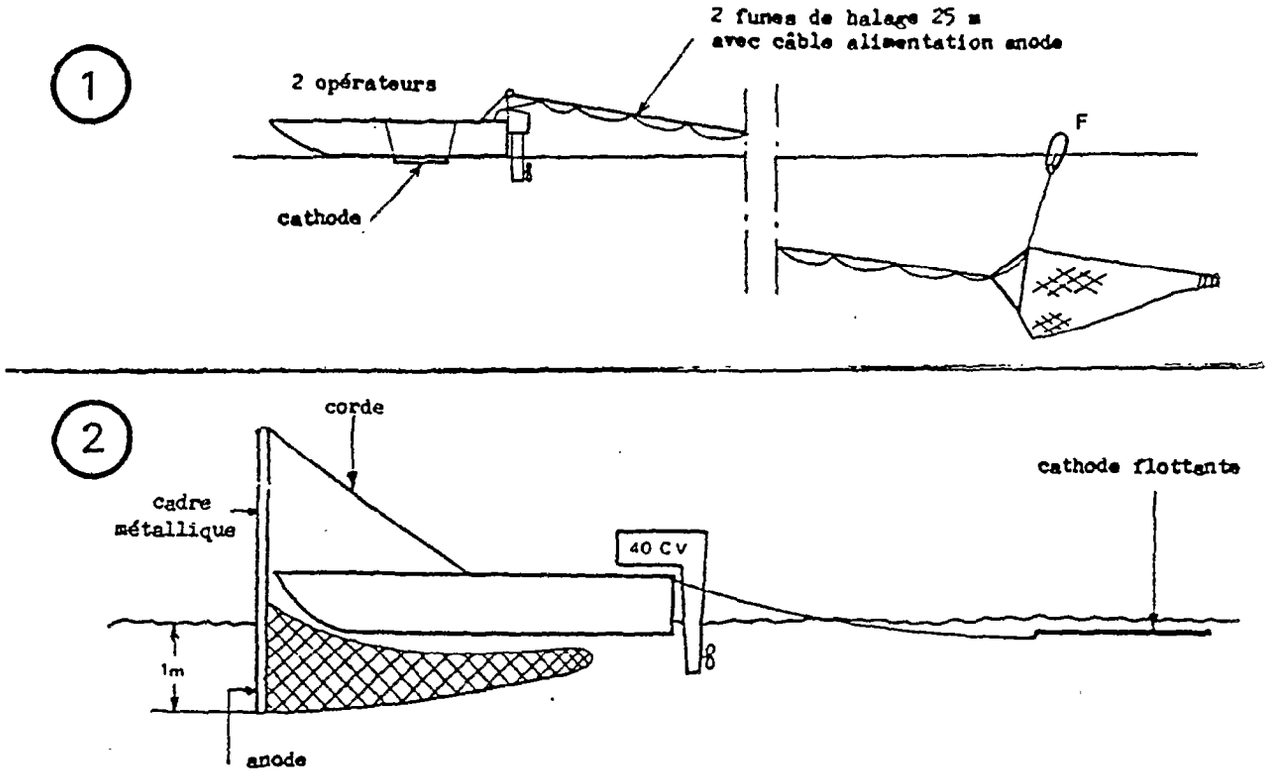


Figure 2-2 : Les deux types de chaluts électriques utilisés.
1 - Chalut à perche (F : flotteur)
2 - Chalut-avant

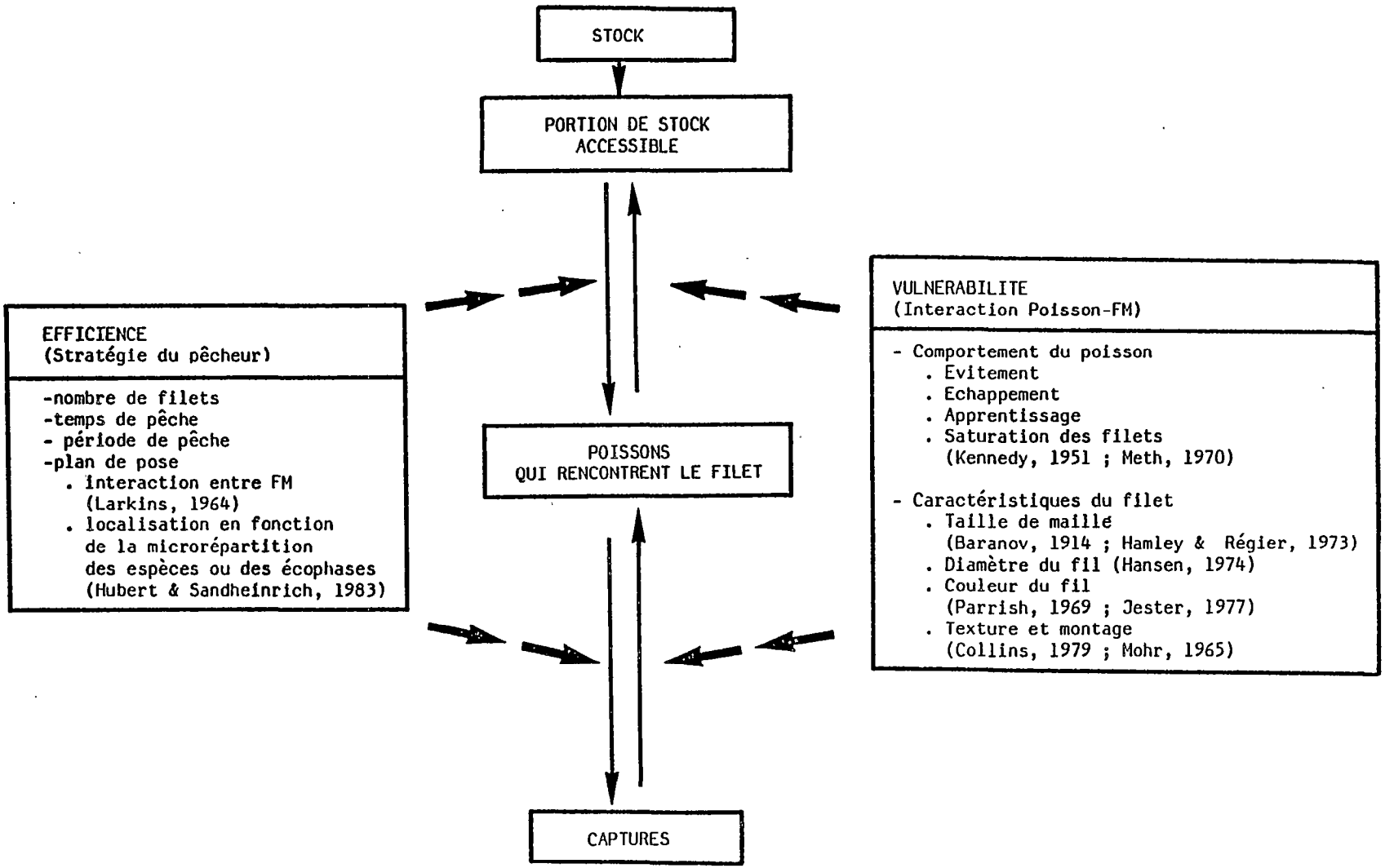


Figure 2-3 : Schéma du processus de capture par un filet maillant.

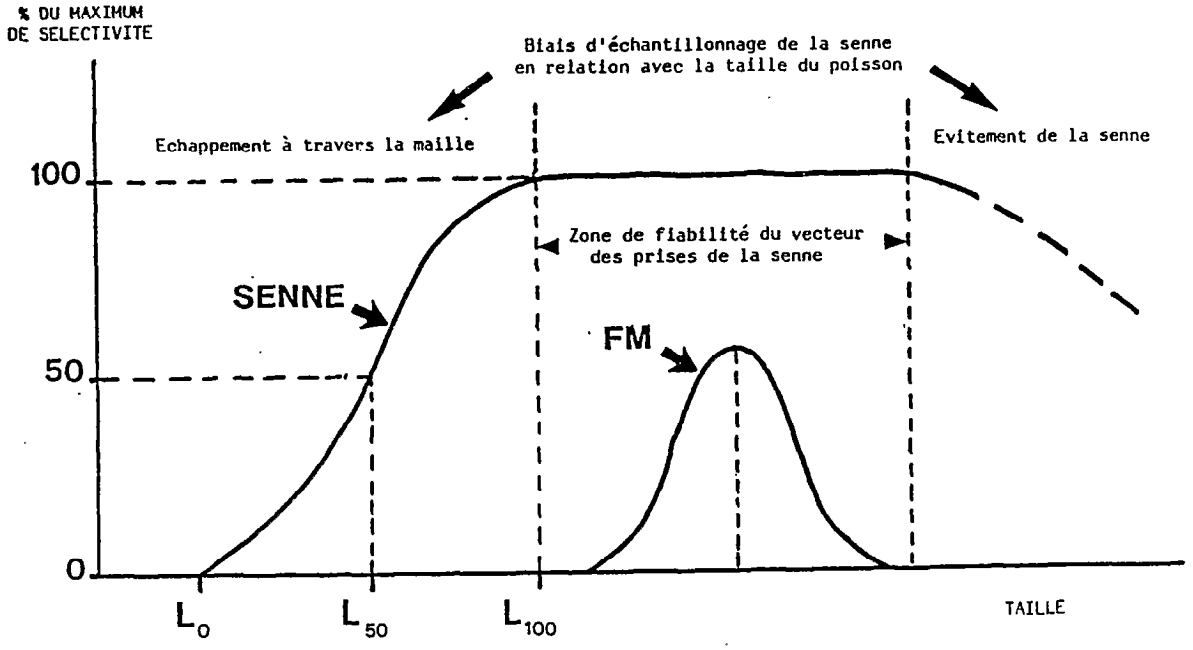


Figure 2-4 : Schémas des courbes de sélectivité de la senne de rivage et du filet maillant (cf aussi fig. 2-6).

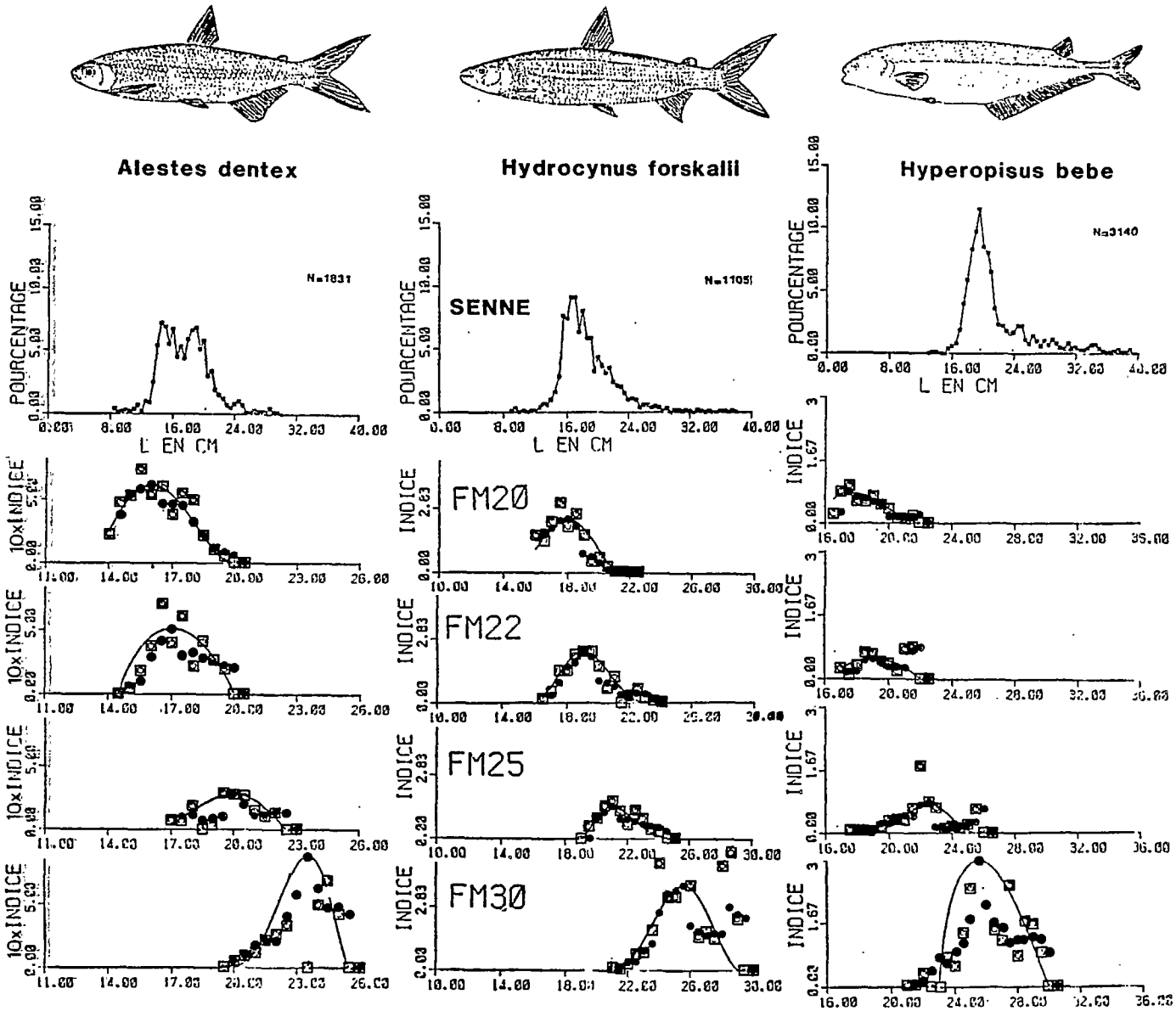


Figure 2-5A : Captures de la senne (en haut) dans l'Archipel Sud-Est et courbes de sélectivité des FM 20 à 30 (courbe lisse = ajustement à un modèle de Pearson), pour trois espèces de poissons fusiformes.

▨ : données brutes

● : données lissées

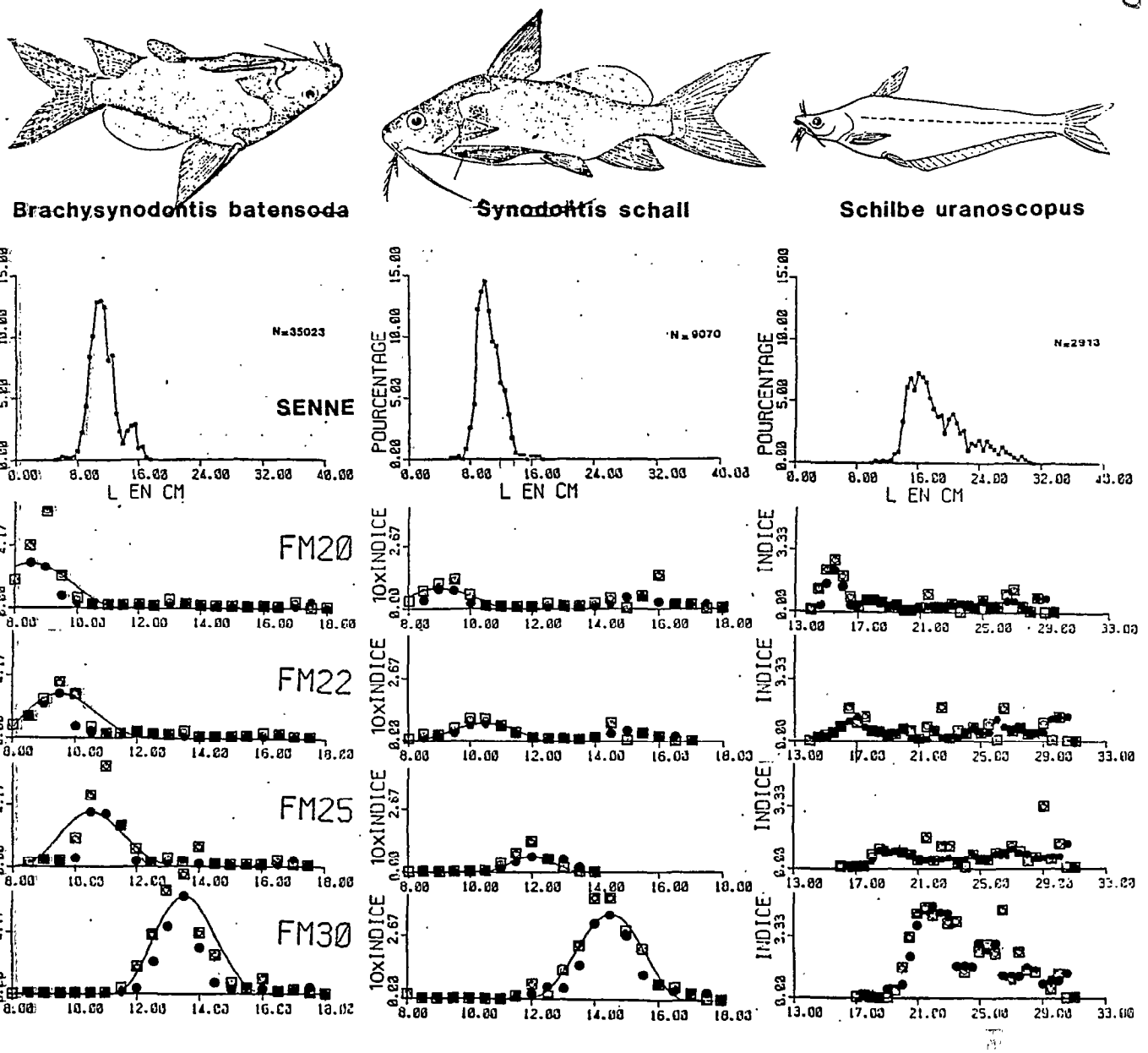


Figure 2-5B : Captures de la senne (en haut) dans l'Archipel Sud-Est et courbes de sélectivité des FM 20 à 30 (courbe lisse = ajustement à un modèle de Pearson), pour trois espèces de poissons présentant des dispositifs d'accrochage aux filets (épines pectorales et dorsale, bouclier osseux).

▣ : données brutes

● : données lissées

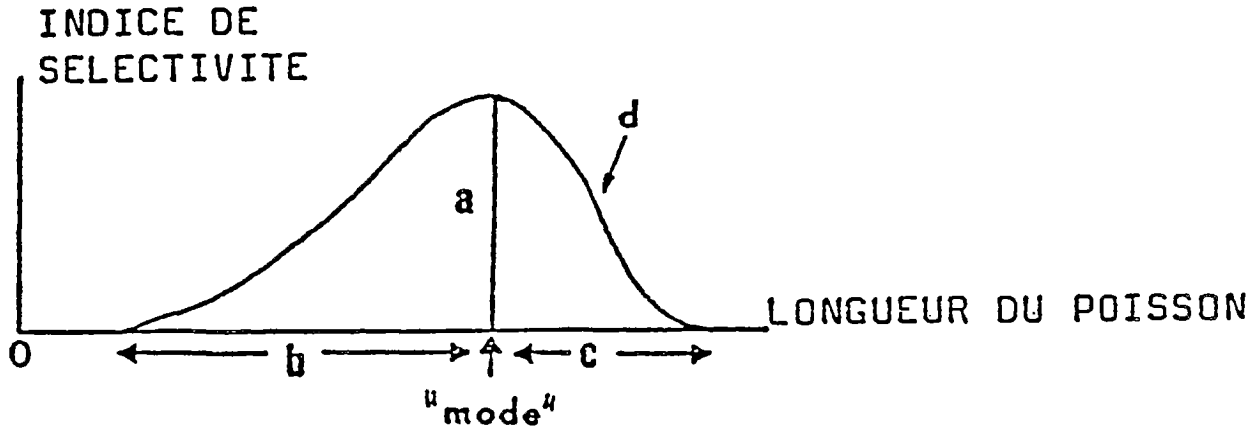


Figure 2-6 : Schéma indiquant les 5 paramètres choisis pour caractériser la courbe de sélectivité des filets maillants.

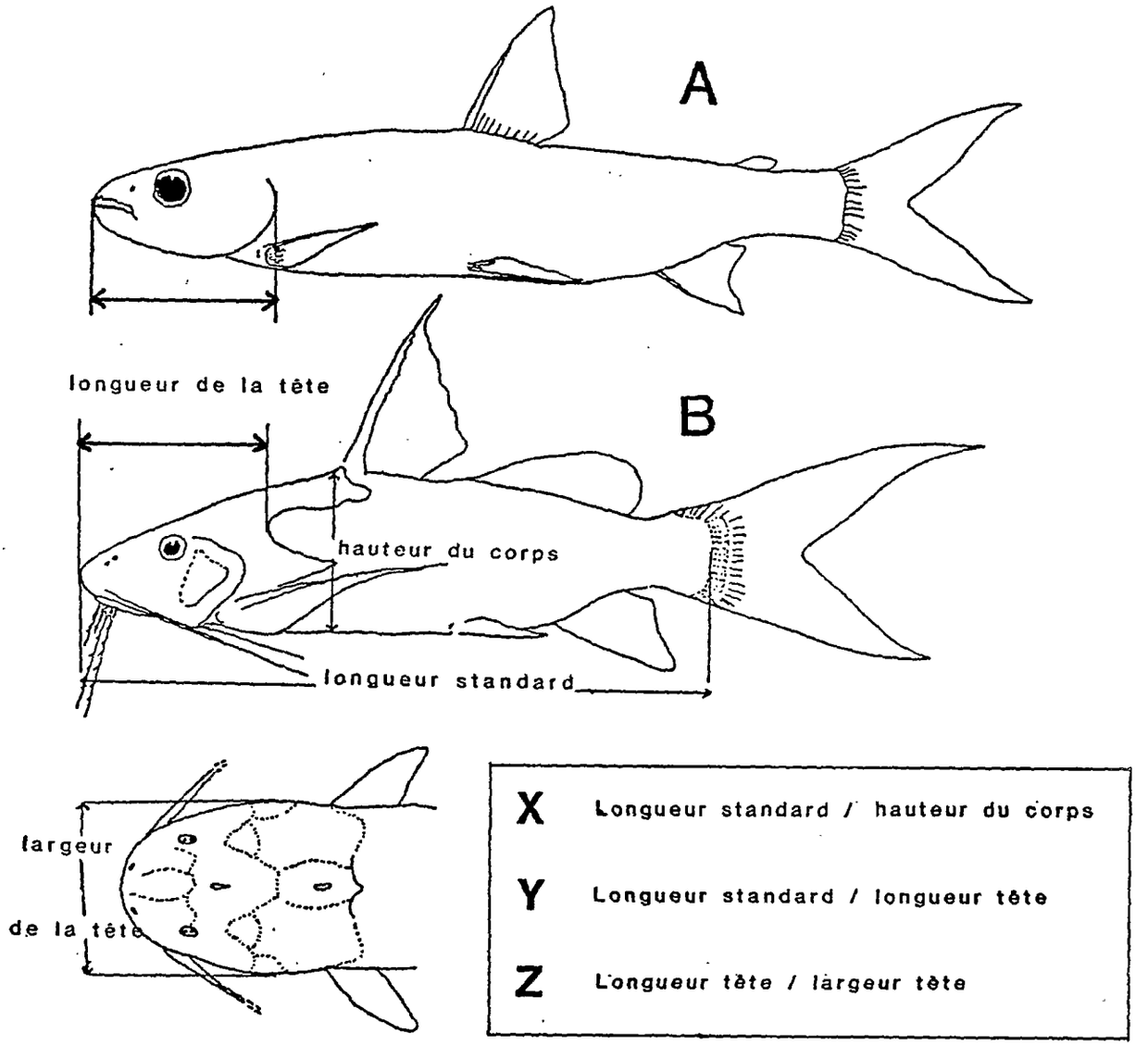


Figure 2-7 : Mensurations prises sur les espèces présentant un bouclier osseux (B) ou non (A), dans le but d'établir des rapports morphométriques (X, Y et Z) susceptibles d'expliquer certains paramètres de la courbe de sélectivité des filets maillants.

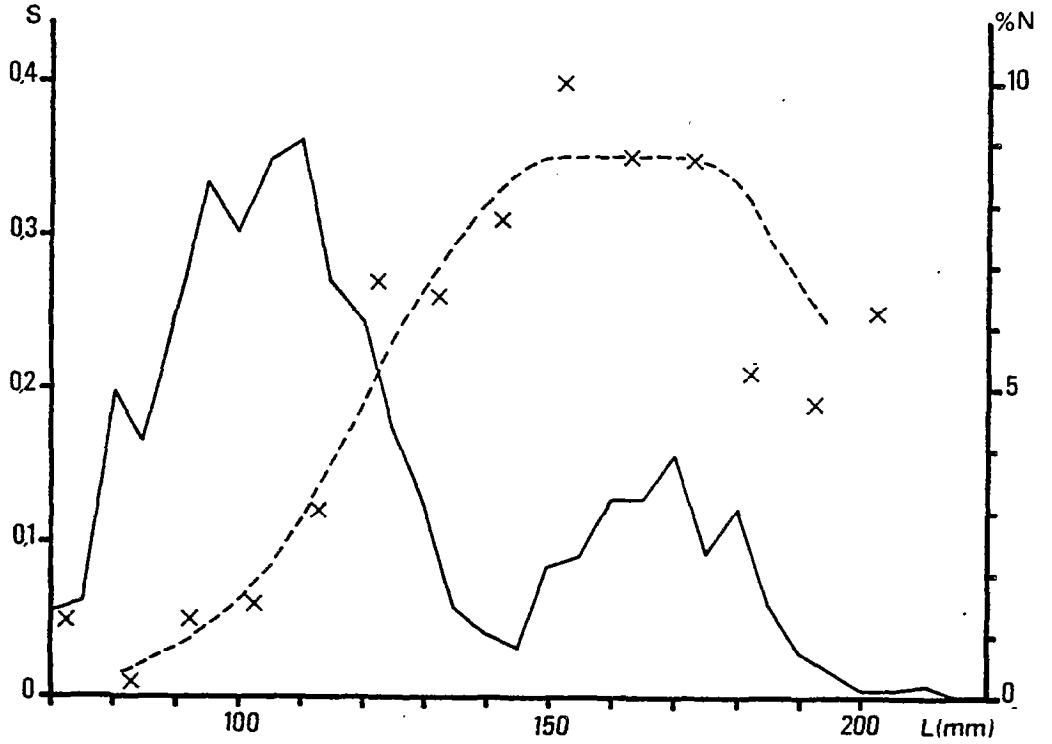


Figure 2-8 : Distribution des fréquences des tailles (%N ; trait continu) de la population de Labeo senegalensis dans la mare de Nangoto en 1978 et courbe de sélectivité (S ; x et trait discontinu) de la senne de rivage pour cette espèce.

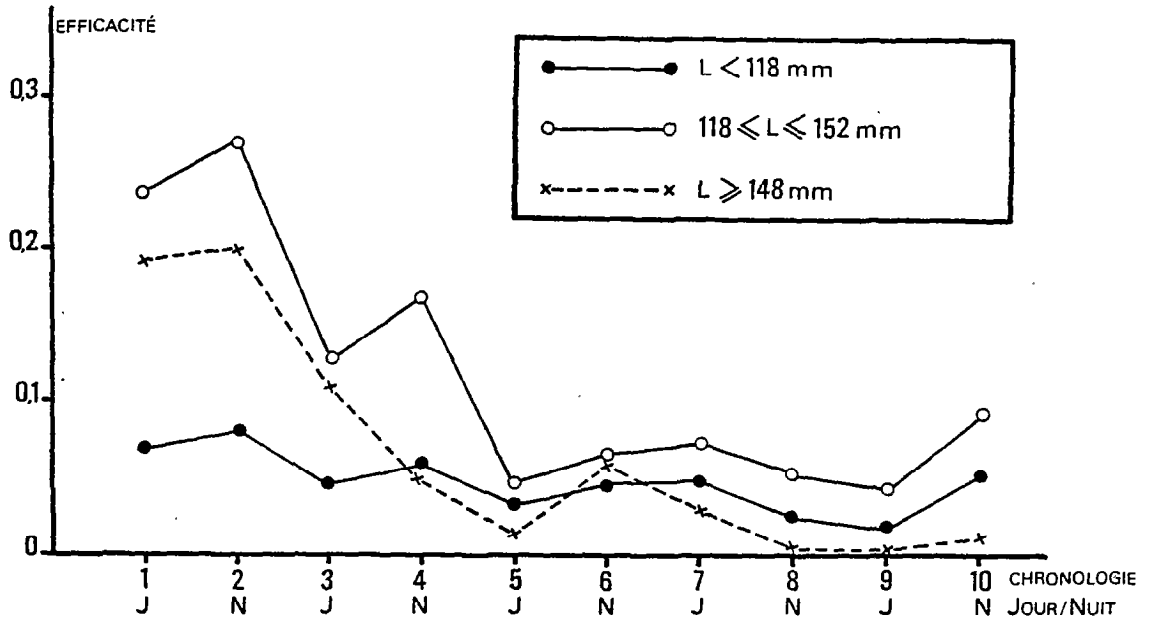


Figure 2-9 : Evolution de l'efficacité des pêches successives de la senne de rivage dans la mare de Nangoto, pour différents groupes de taille de Labeo senegalensis déterminés d'après la courbe de sélectivité (cf fig. 2-7).

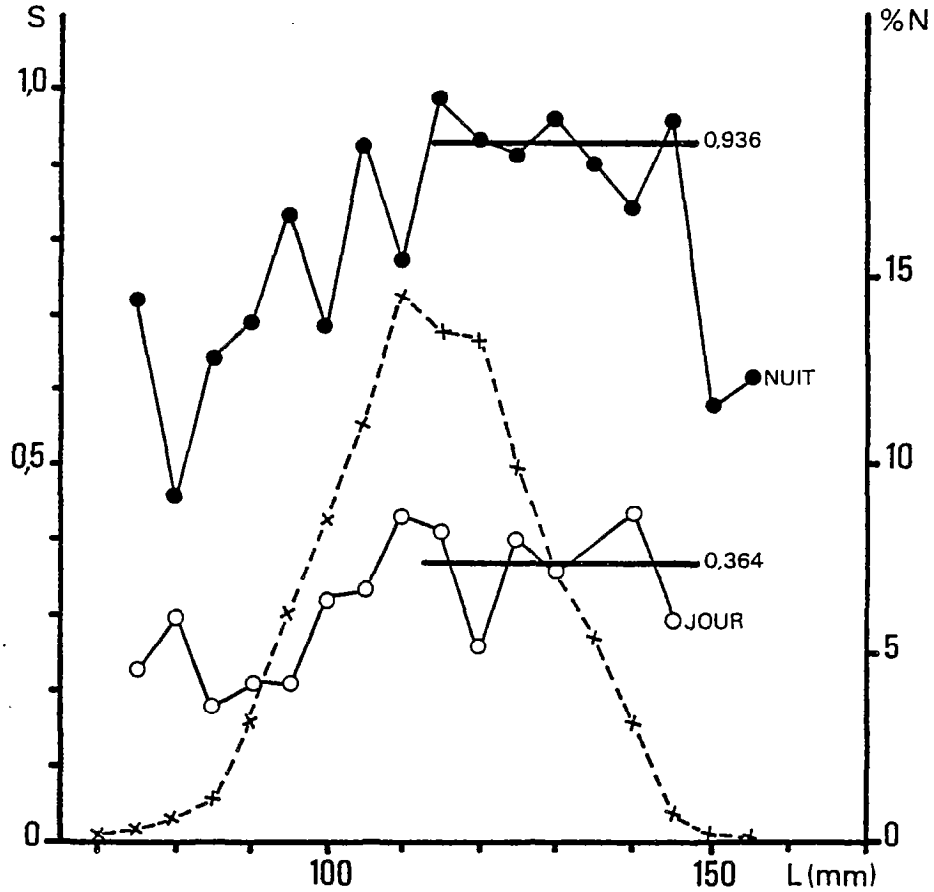


Figure 2-10 : Distribution des fréquences des tailles de la population de Citharinus citharus de la mare de Nangoto en 1978 (x ; %N) et de la courbe de sélectivité de jour (o) et de nuit (•) de la senne de rivage pour cette espèce.

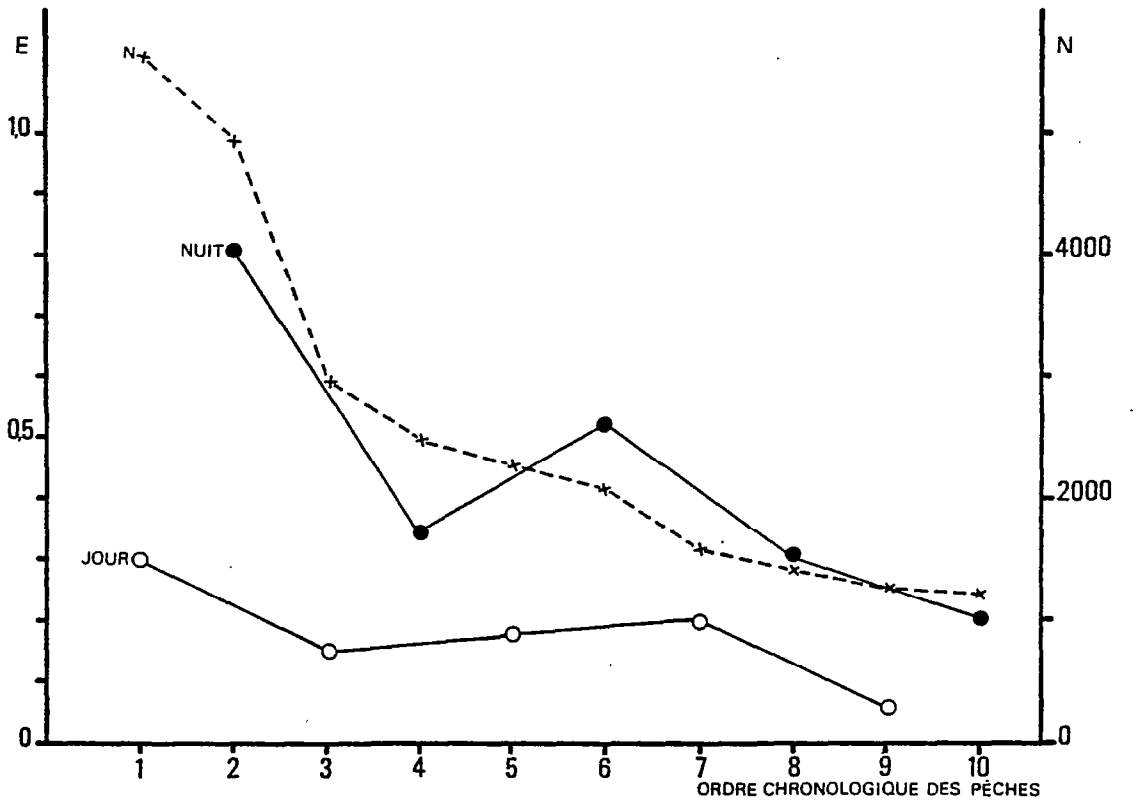


Figure 2-11 : Evolution de l'efficacité diurne (o) et nocturne (•) de la senne de rivage pour Citharinus citharus au cours des pêches successives dans la mare de Nangoto.
N : abondance de l'espèce avant chaque pêche.

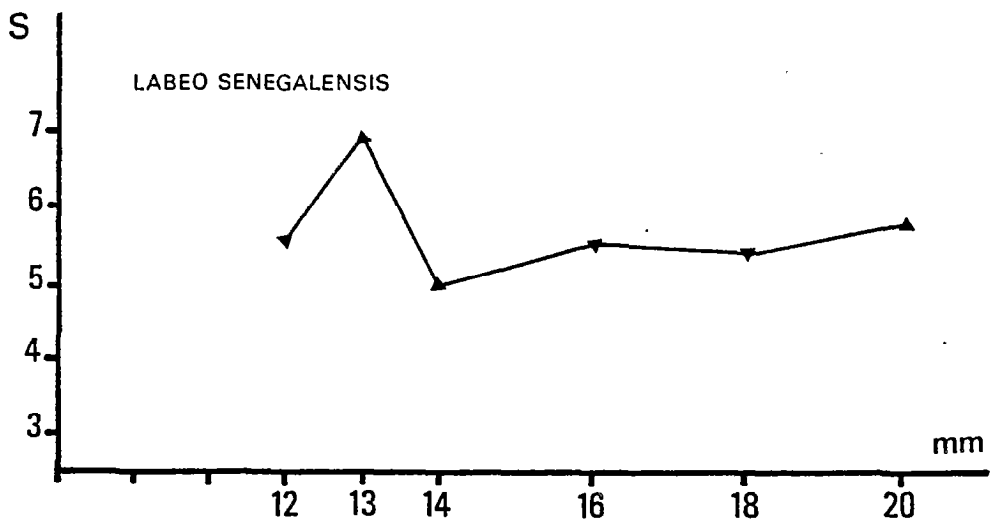


Figure 2-12 : Evolution de la hauteur des courbes de sélectivité des filets maillants en fonction de la taille de maille pour Labeo senegalensis dans la mare de Nangoto.



Figure 2-13 : Evolution de la hauteur des courbes de sélectivité des filets maillants en fonction de la taille de maille, pour Alestes baremoze dans la mare de Nangoto.

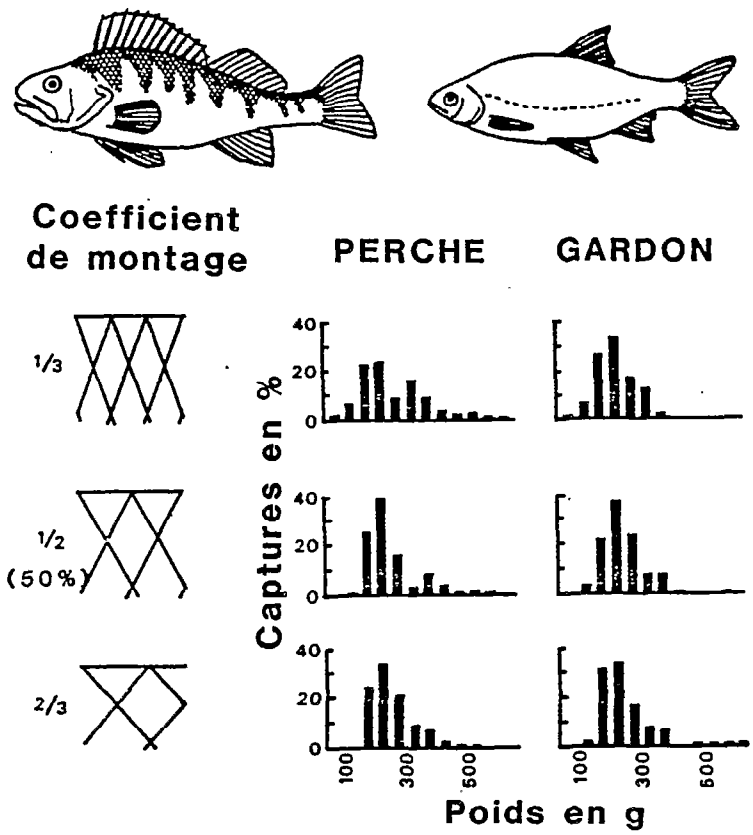


Figure 2-14 : Influence du coefficient de montage d'un filet maillant (maille de 35 mm) sur sa sélectivité pour la Perche et le Gardon. (d'après Mohr 1965, in Hamley 1980).

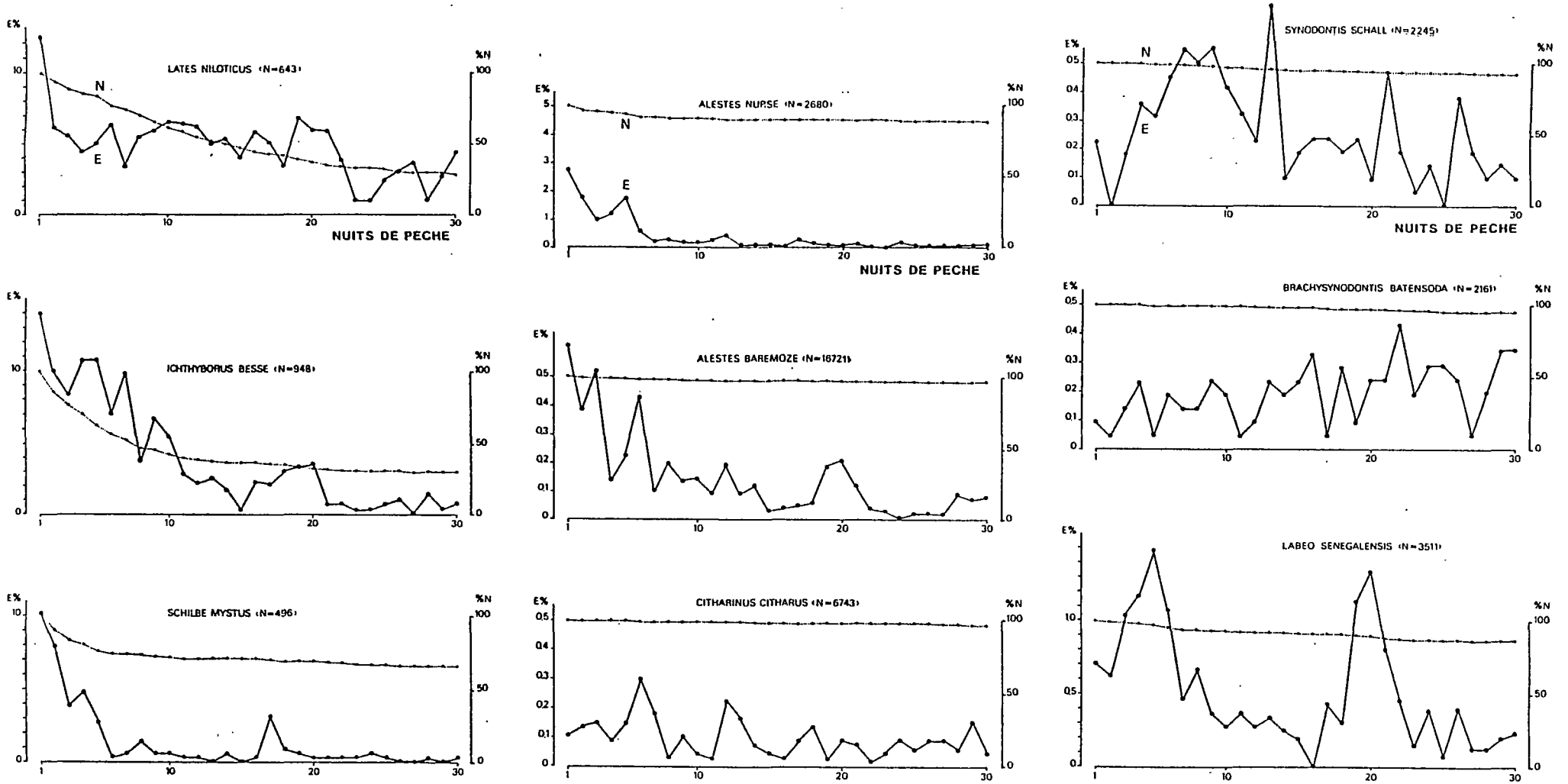


Figure 2-15 : Evolution de l'efficacité de la batterie de FM utilisée dans la mare de Nangoto, pour 9 espèces, au cours de 30 nuits de pêche successives.
E : efficacité en % (rapport des captures d'une pêche à l'effectif de l'espèce estimé en début de cette pêche)
N : estimation de l'effectif initial d'une espèce dans la mare

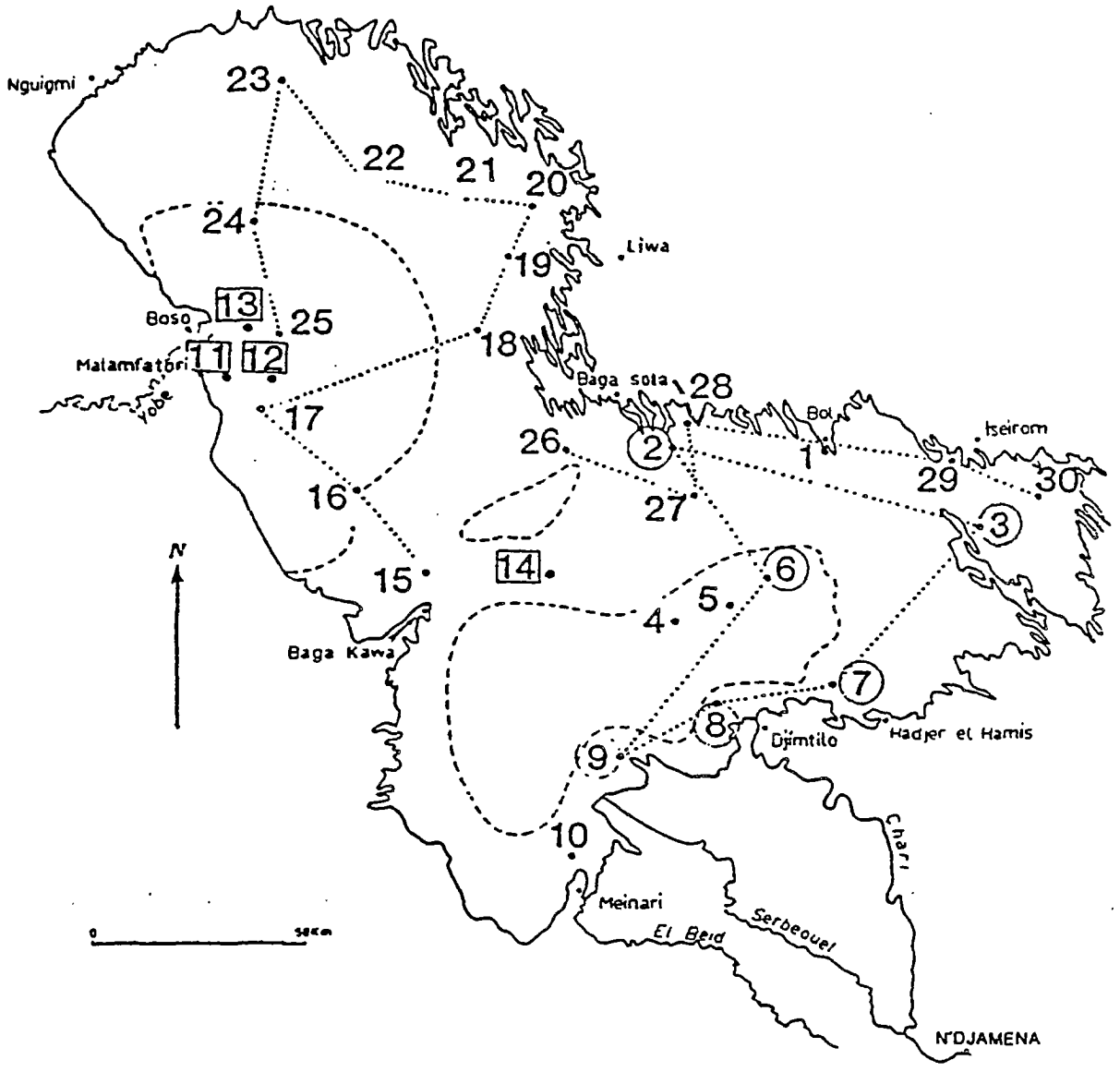


Figure 3-1 : Situation de 30 stations de pêche. Les stations échantillonnées par le Fishing Department du Nigeria et par le CTFT au Tchad sont indiquées respectivement par des carrés et par des cercles. La ligne pointillée relie les stations homologues : 2, 3, 6 à 9 (CTFT, 1965) ; 15 à 30 (ORSTOM, janvier 1971) ; 26 à 30 (ORSTOM, mai 1971).

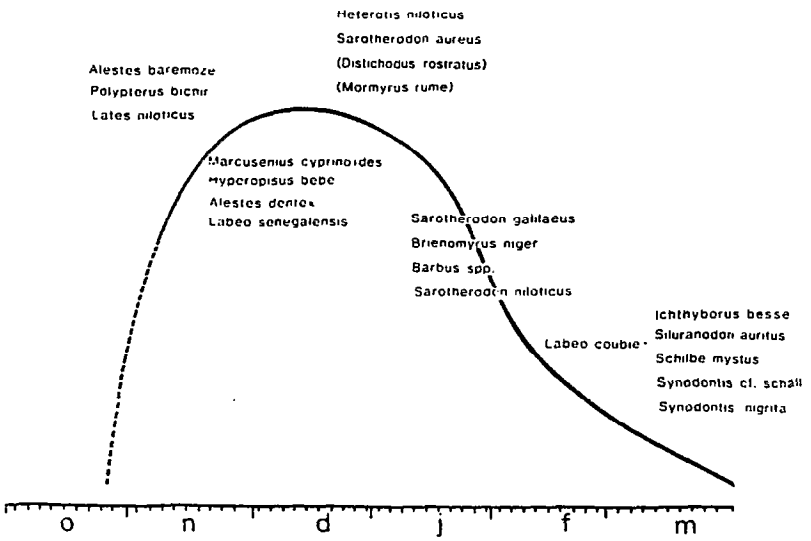


Figure 3-2 : Groupes d'espèces migratrices observés à la station de Daga (El Beïd) pour différentes phases de la crue.

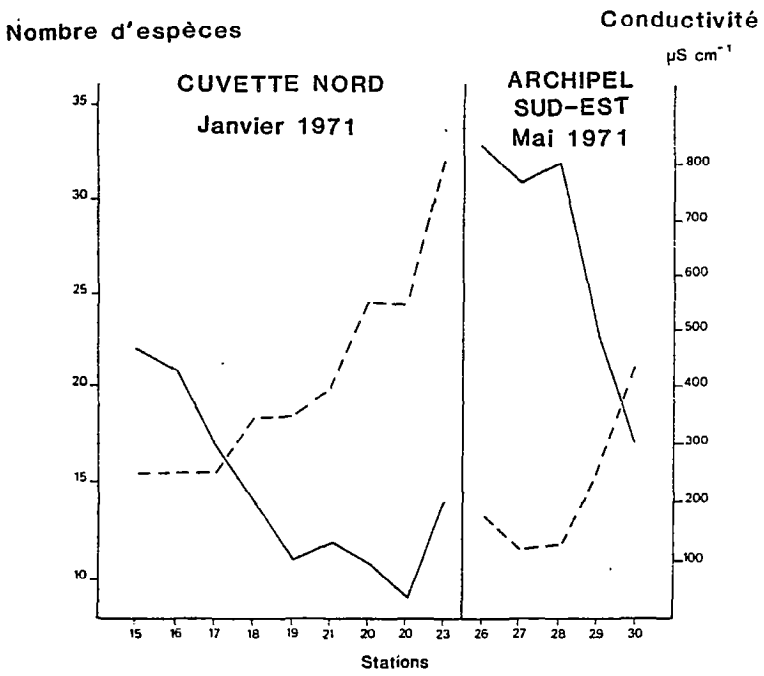


Figure 3-3 : Nombre d'espèces capturées avec la même batterie de filets maillants (FM 10 à 130 ; ligne continue) et pour un même effort de pêche, dans différentes stations ordonnées suivant la conductivité croissante (tireté).

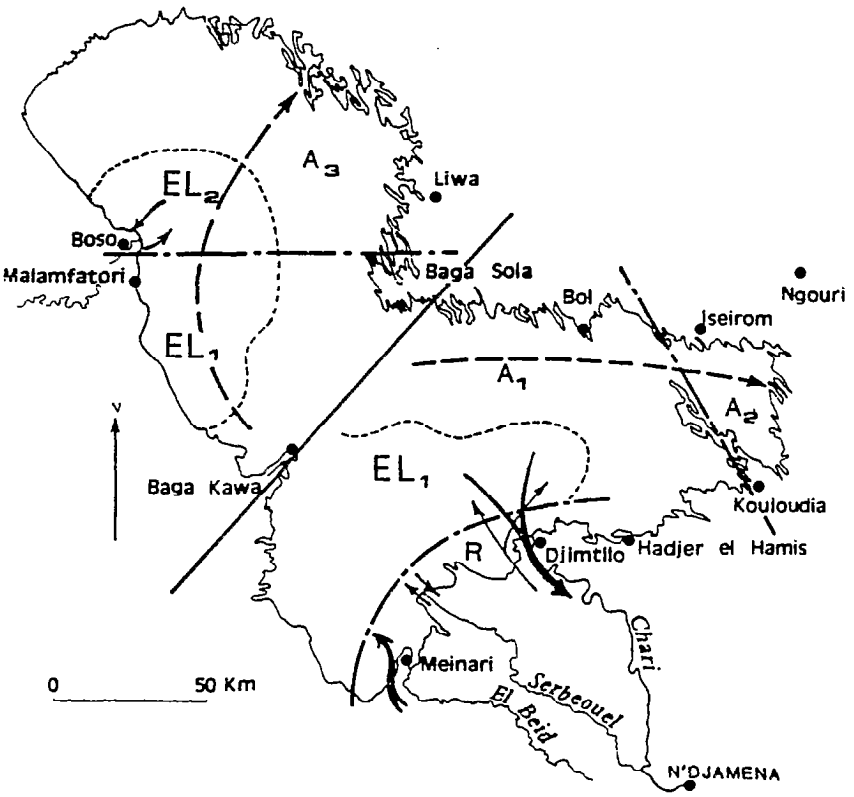


Figure 3-4 : Zonation ichtyologique du lac Tchad. Les flêches noires correspondent aux différentes migrations observées et celles en tireté correspondent au nombre décroissant d'espèces dans les peuplements.
EL = Eaux libres A = Archipel
R = Zone de contact avec le réseau fluvial

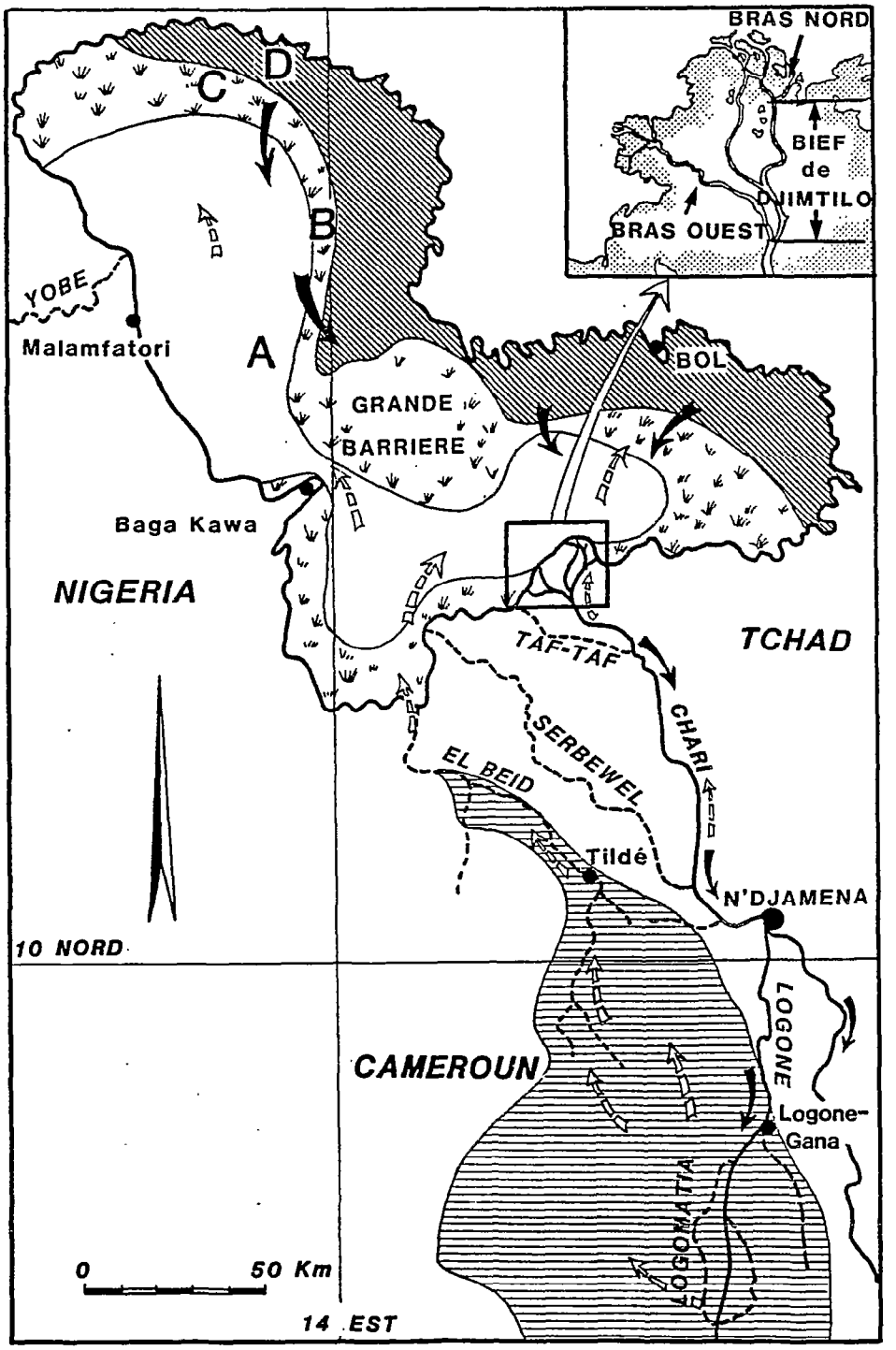


Figure 4-1 : Carte de la région étudiée. Les flèches schématisent la migration des adultes (flèches noires) et des juvéniles (flèches blanches) d'Alestes baremoze, migrateur de grande amplitude.
A, B, C, D : stations d'échantillonnage dans la Cuvette Nord.

Archipel

Ilots-bancs

Eaux-Libres

Zone d'inondation

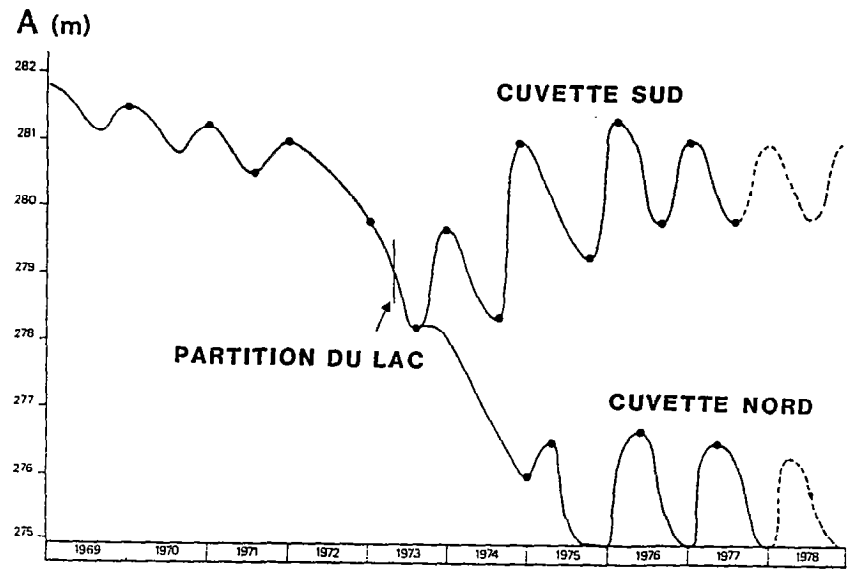


Figure 4-2 : Variation interannuelle du niveau d'eau (exprimé en altitude) du lac Tchad et de chacune de ses deux cuvettes à partir d'août 1973 (après la partition du lac).
• : minima et maxima des cycles hydrologiques

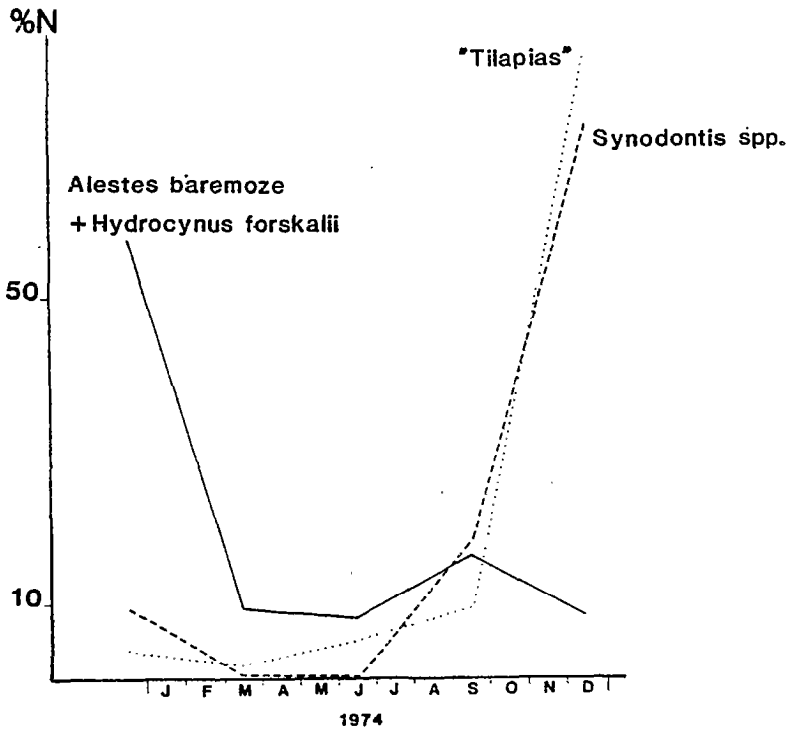


Figure 4-3 : Variations des prises par unité d'effort de pêche pour quelques espèces, à Kindjéria, dans la Cuvette Nord.
N est la somme des prises en nombre d'individus pour les espèces ou les genres considérés, au cours de la période décrite.

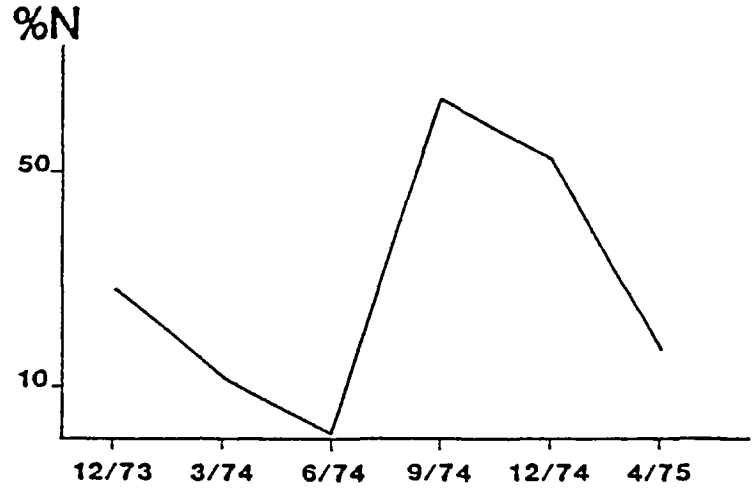


Figure 4-4 : Pêches expérimentales à Kindjéria dans la Cuvette Nord. Le nombre des jeunes Tilapia et Sarotherodon capturés dans les FM 11 et 15 est exprimé en pourcentage du nombre total d'individus des mêmes espèces capturés dans toute la batterie (FM 11, 15, 35 et 40).

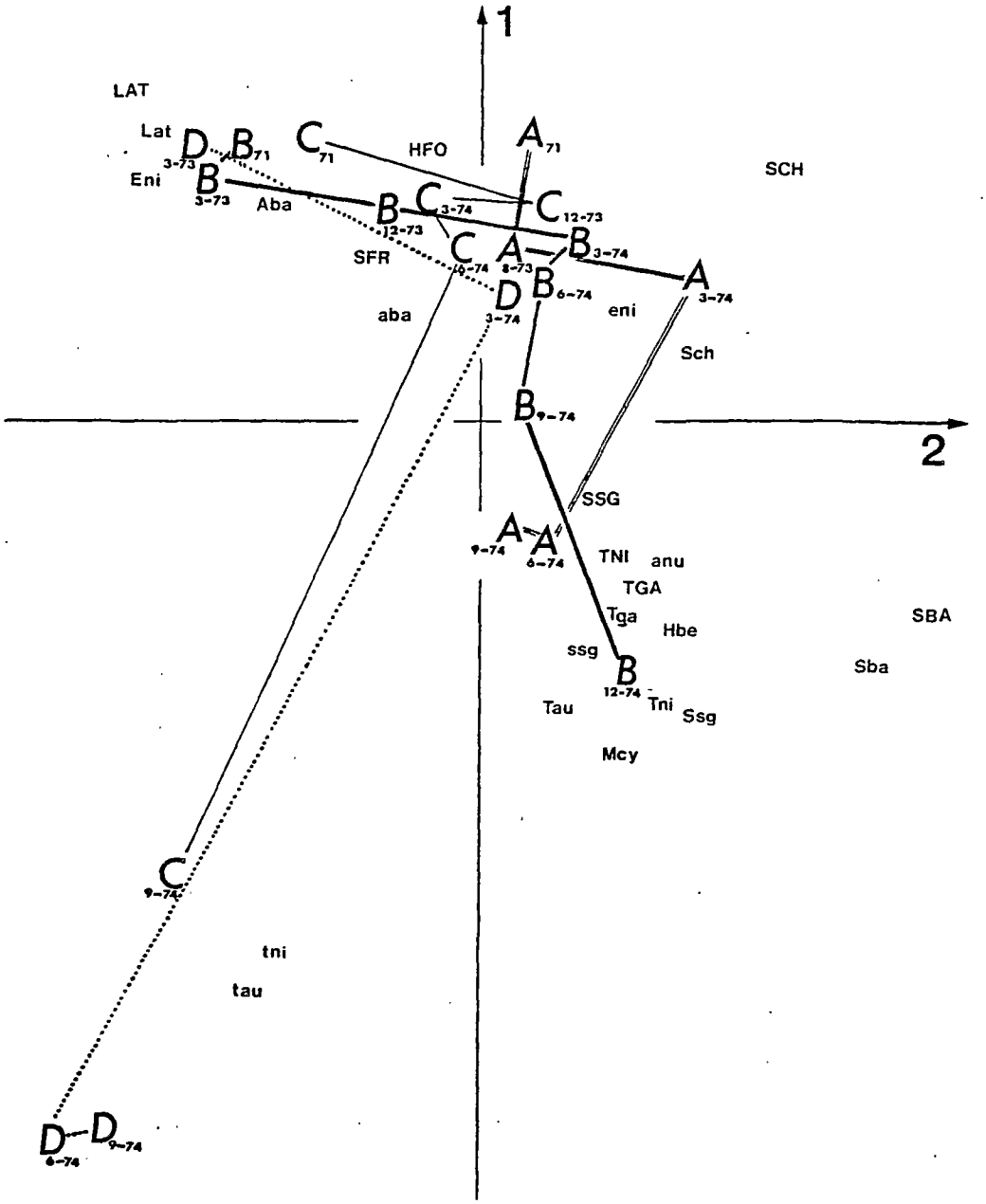


Figure 4-5 : Evolution des peuplements de la Cuvette Nord aux stations A, B, C et D (cf fig. 4-1), de 1971 à décembre 1974. Plan de projection des axes 1-2 d'une analyse factorielle des correspondances sur les captures de trois filets maillants.
SBA : Brachysynodontis batensoda capturés par le FM 50
Sba : " " " FM 30
sba : " " " FM 15

ABA Alestes baremoze	SBA Brachysynodontis batensoda
ANU Alestes nurse	SCH Schilbe uranoscopus
ENI Eutropius niloticus	SFR Synodontis frontosus
HBE Hyperopisus bebe	SSG Synodontis schall
HFO Hydrocynus forskalii	TAU Oreochromis aureus
LAT Lates niloticus	TGA Sarotherodon galilaeus
MCY Marcusenius cyprinoïdes	TNI Oreochromis niloticus

Remarque : Pour faciliter l'interprétation, seules les espèces ayant une forte contribution et une forte corrélation aux axes 1 et 2 ont été réprésentées sur la projection.

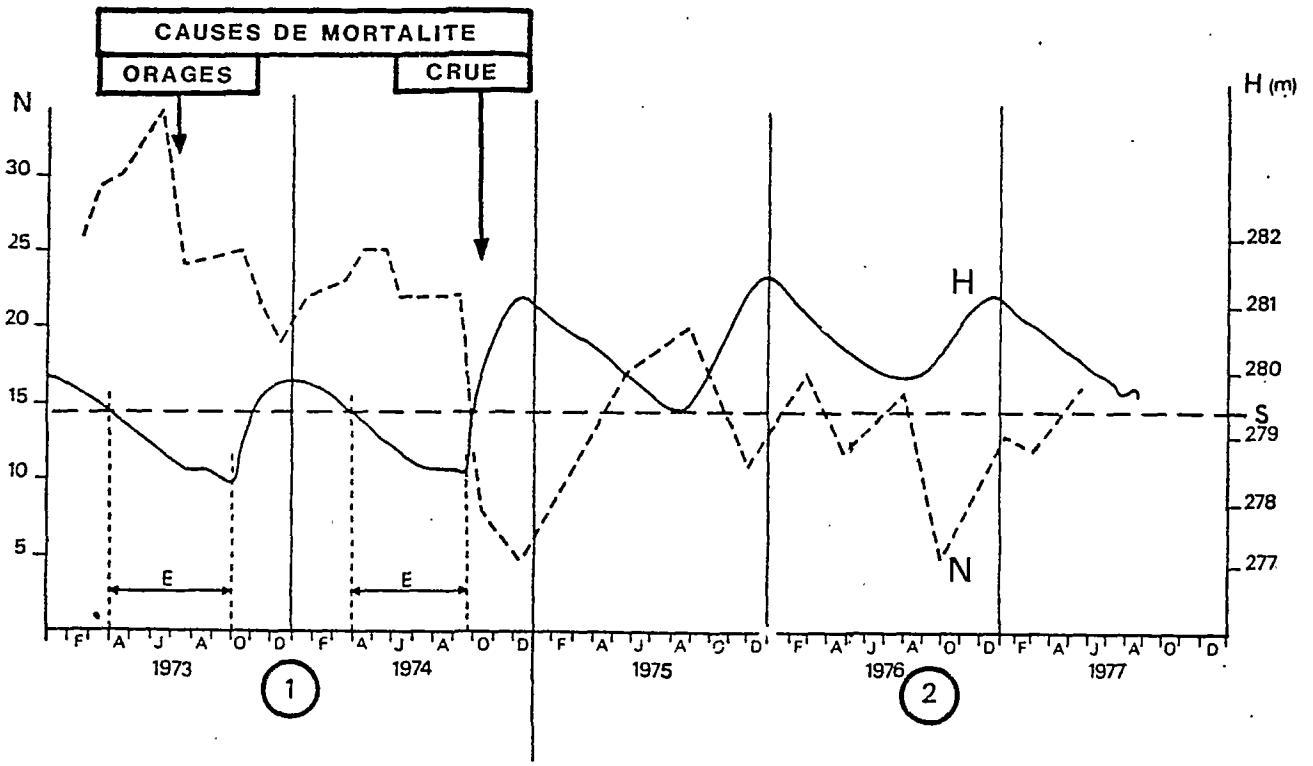


Figure 4-6 : Variations du niveau d'eau (H ; ligne continue) et du nombre d'espèces (N ; tireté) capturées par une batterie de filets maillants dans l'Archipel Sud-Est (Bol).
S : niveau auquel la zone d'îlots-bancs est exondée
E : période d'exondation de la zone d'îlots-bancs
① et ② : périodes 1 et 2 distinguées dans le texte.

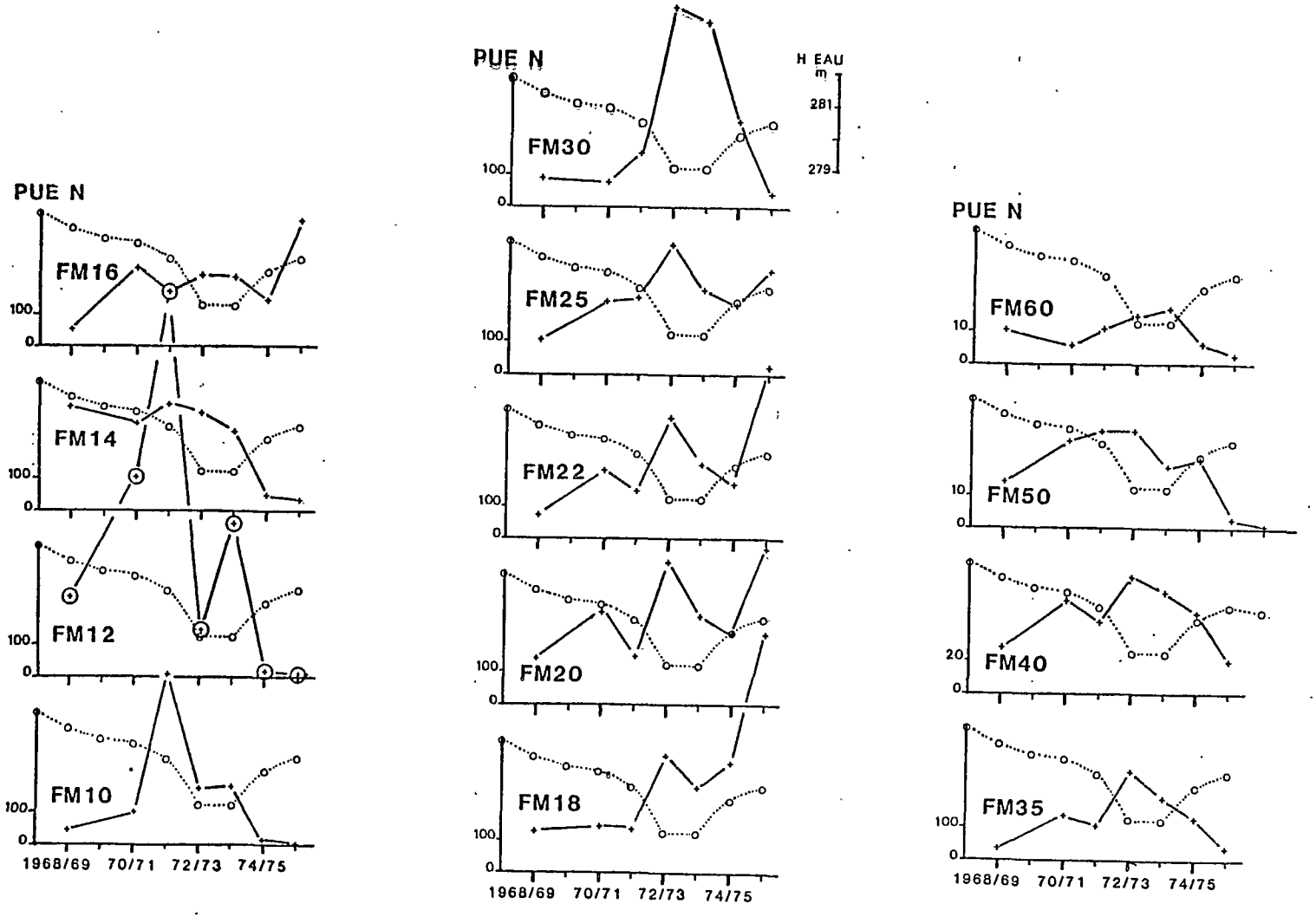


Figure 4-7 : Variation de la moyenne annuelle (d'octobre à septembre) des PUE en nombre (toutes espèces confondues) dans l'Archipel Sud-Est. Le niveau d'eau annuel moyen est indiqué en pointillé.

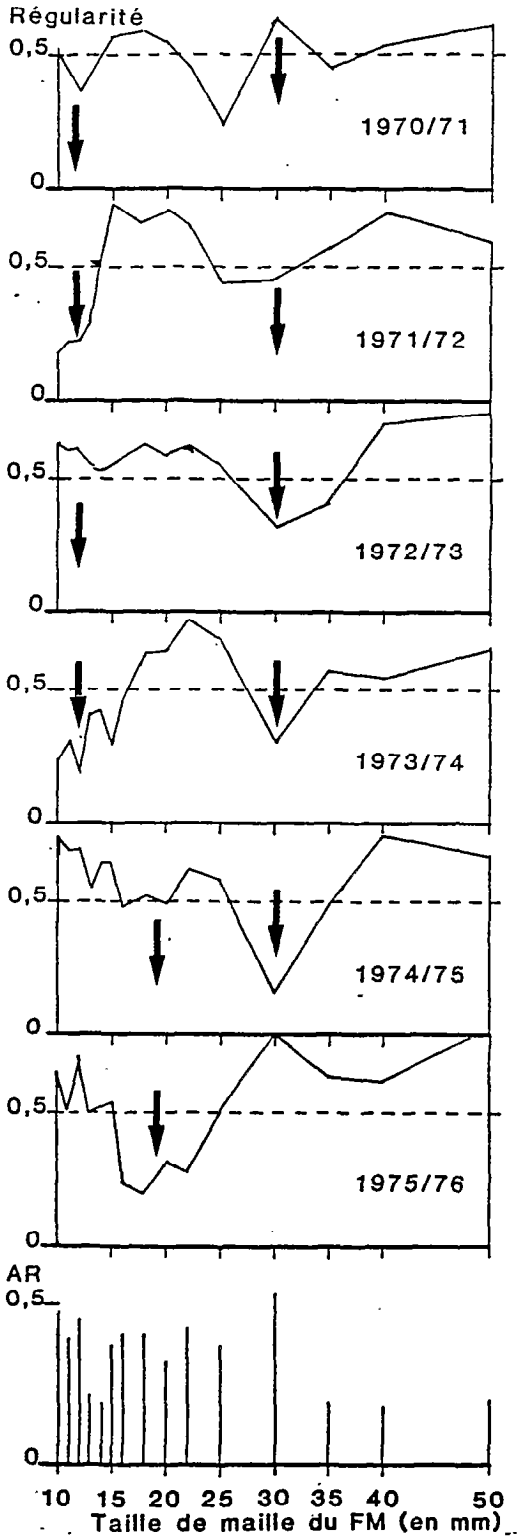
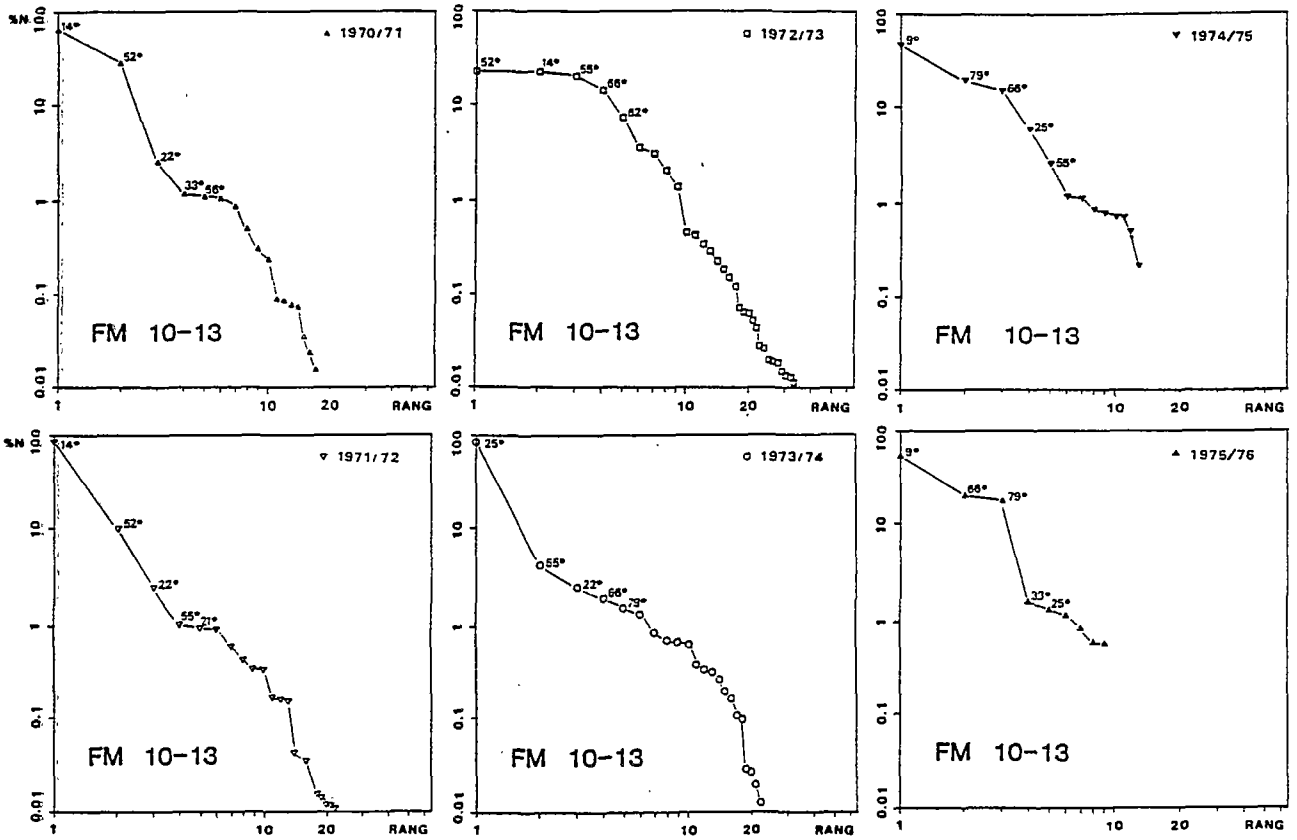


Figure 4-8 : Evolution interannuelle de la Régularité (R) calculée pour chaque FM sur les captures de tout un cycle saisonnier (octobre à septembre). AR est l'amplitude de la variation de R pour chaque FM, de 1970/71 à 1975/76.
Les flèches indiquent les gammes de mailles affectées par des variations importantes de la Régularité de leurs captures.

Figure 4-9 : Evolution des diagrammes Rang-Fréquence pour les captures des FM 10-13, dans l'Archipel Sud-Est, pour chaque cycle hydrologique (octobre à septembre) de 1970/71 à 1975/76.



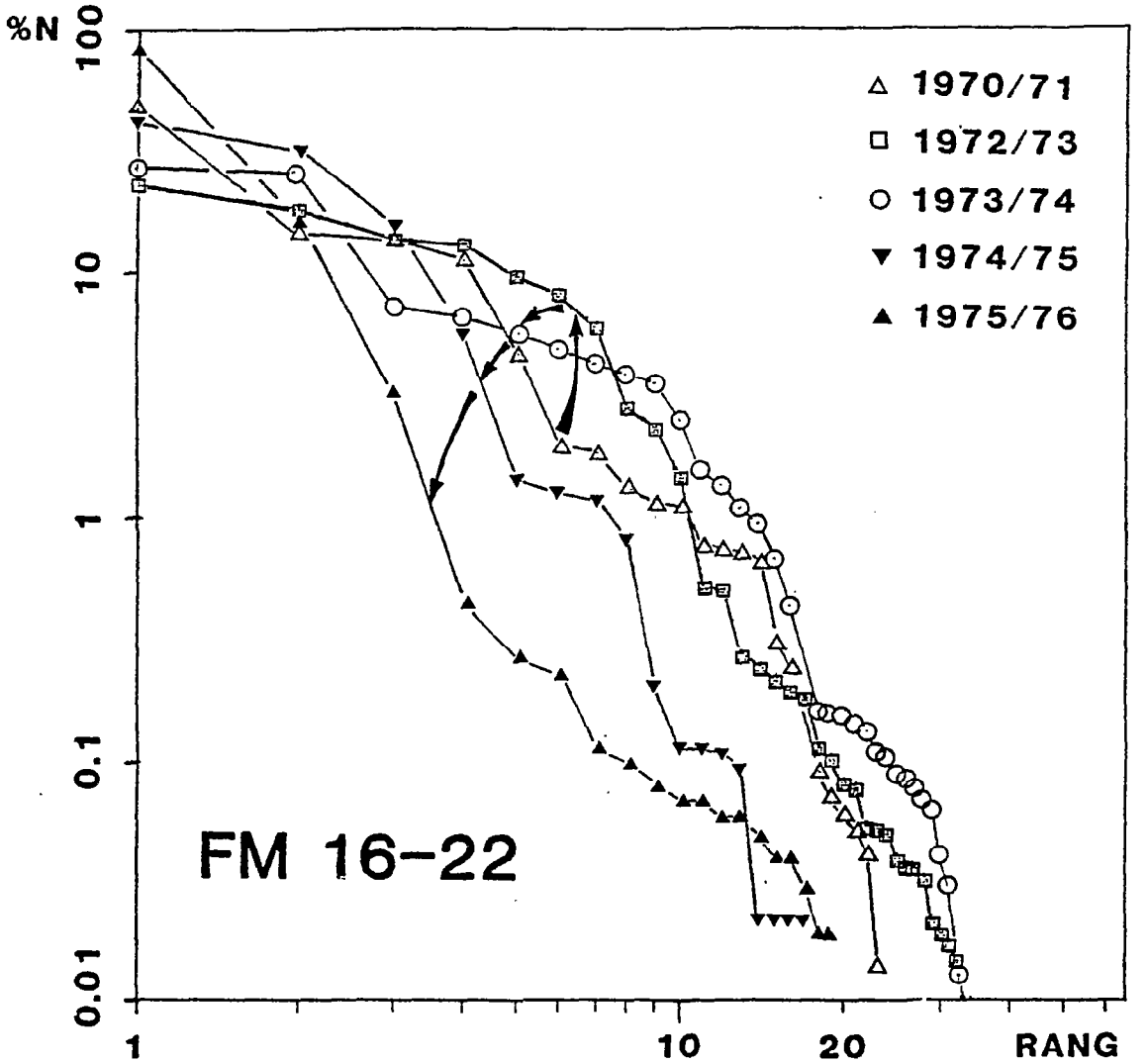
RANG	△1970/71		▽1971/72		□1972/73		○1973/74		▼1974/75		▲1975/76	
	*	%	*	%	*	%	*	%	*	%	*	%
1	14	63.81	14	82.34	52	22.96	25	83.93	9	47.87	9	53.99
2	52	28.19	52	9.84	14	22.49	55	4.18	79	20.88	66	19.68
3	22	2.49	22	2.67	55	20.41	22	2.49	66	16.19	79	19.45
4	33	1.13	55	0.98	66	14.42	66	1.87	25	6.05	33	1.61
5	66	1.08	21	0.90	62	7.24	79	1.48	55	2.69	25	1.30

* Code des espèces

9 : Brienomyrus niger
14 : Pollimyrus isodori
21 : Alestes dentex
22 : Alestes baremoze
25 : Alestes nurse
33 : Distichodus rostratus
52 : Eutropius niloticus
55 : Brachysynodontis batensoda
62 : Synodontis frontosus
66 : Synodontis schall
79 : Polypterus senegalus

Tableau 4-4 : Pourcentages en nombre des 5 principales espèces des captures cumulées de chaque cycle saisonnier (octobre à septembre), de 1970/71 à 1975/76, pour les FM 10-13.

Figure 4-10 : Evolution des diagrammes Rang-Fréquence pour les captures des FM 16-22, dans l'Archipel Sud-Est, pour chaque cycle hydrologique (octobre à septembre) de 1970/71 à 1975/76.

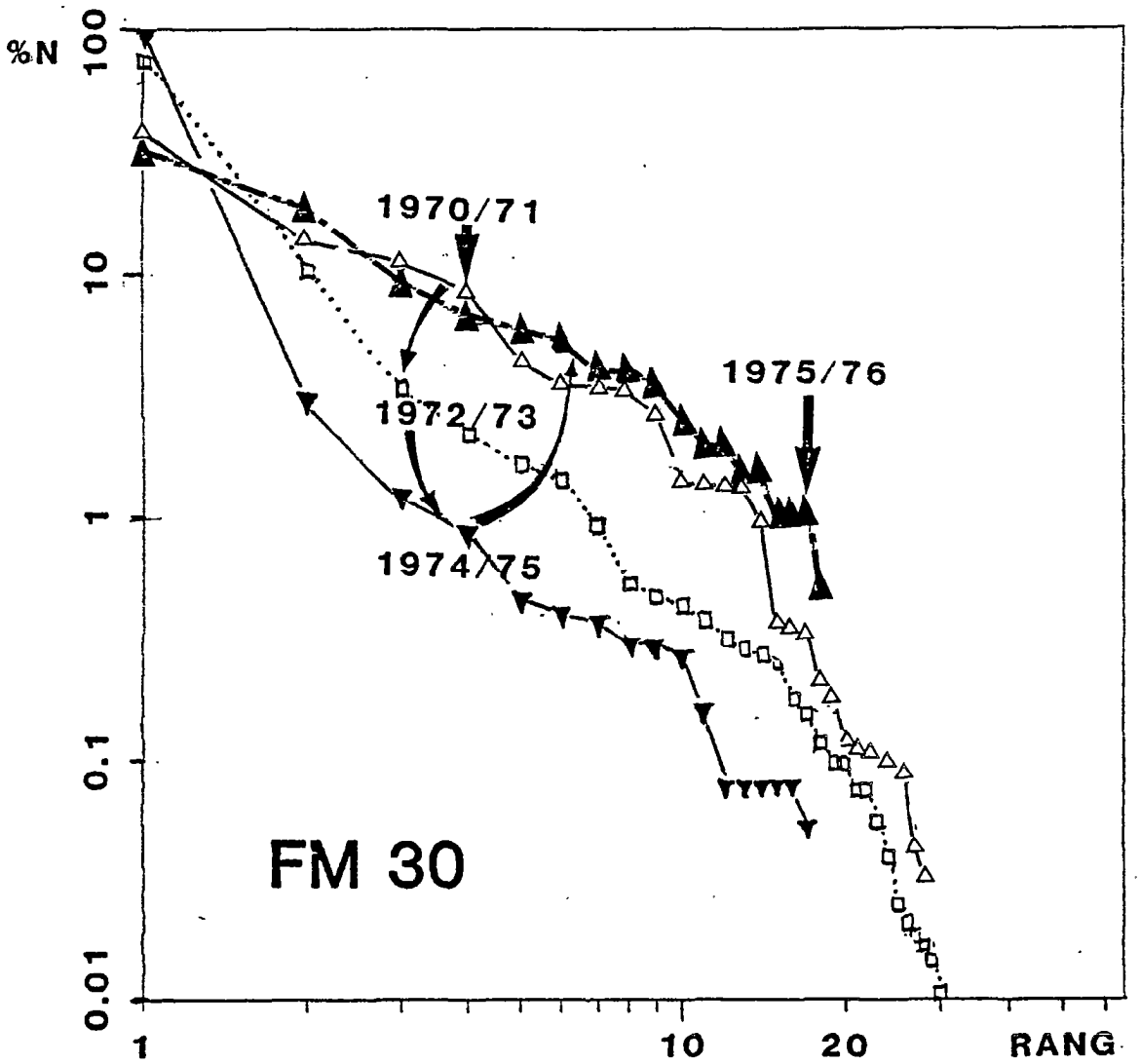


RANG	△ 1970/71		1971/72		□ 1972/73		○ 1973/74		▼ 1974/75		▲ 1975/76	
	*	%	*	%	*	%	*	%	*	%	*	%
1	55	45.85	66	18.18	55	22.79	79	27.01	9	40.45	9	50.53
2	52	14.19	55	16.81	66	18.01	25	26.17	79	32.52	79	14.76
3	66	13.21	22	15.56	52	13.64	55	7.62	25	15.95	25	3.07
4	22	11.21	52	11.16	13	12.87	66	6.76	66	5.72	22	0.43
5	17	4.61	17	7.22	22	9.43	52	5.64	50	1.42	66	0.25

* Code des espèces		
9 : Brienomyrus niger	50 : Schilbe uranoscopus	
13 : Petrocephalus bane	52 : Eutropius niloticus	
17 : Hydrocynus forskalii	55 : Brachysynodontis batensoda	
22 : Alestes baremoze	66 : Synodontis schall	
25 : Alestes nurse	79 : Polypterus senegalus	

Tableau 4-5 : Pourcentages en nombre des 5 principales espèces des captures cumulées de chaque cycle saisonnier (octobre à septembre), de 1970/71 à 1975/76, pour les FM 16-22.

Figure 4-11 : Evolution des diagrammes Rang-Fréquence pour les captures des FM 30, dans l'Archipel Sud-Est, pour chaque cycle hydrologique (octobre à septembre) de 1970/71 à 1975/76.



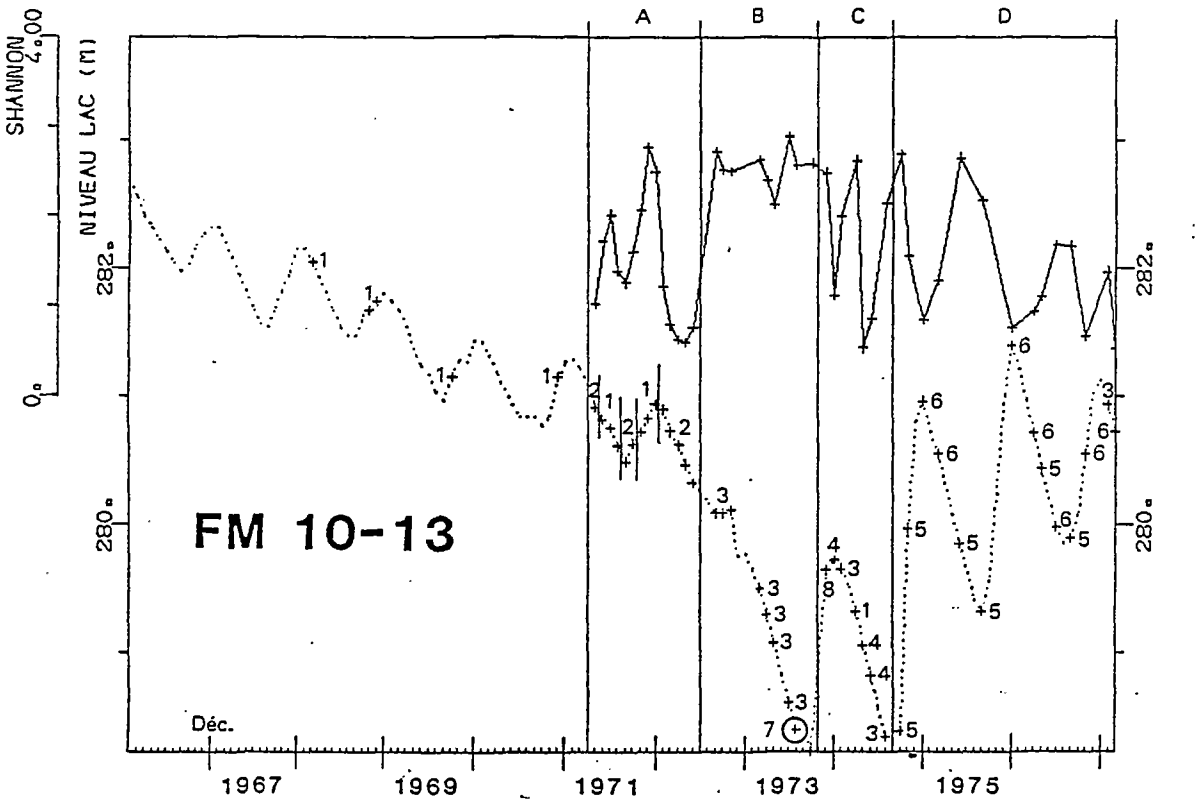
RANG	△1970/71		1971/72		□1972/73		1973/74		▼1974/75		▲1975/76	
	*	%	*	%	*	%	*	%	*	%	*	%
1	55	39.48	55	58.34	55	76.36	55	74.34	66	92.21	66	31.58
2	66	14.08	66	17.60	66	10.50	46	10.11	46	3.04	25	17.57
3	50	11.12	50	5.65	62	3.27	66	8.75	50	1.22	9	9.18
4	52	8.76	11	3.12	52	2.10	79	1.38	55	0.84	22	6.28
5	22	4.54	52	2.01	50	1.62	50	1.20	15	0.46	73	5.50

* Code des espèces

9 : Brienomyrus niger
11 : Marcusenius cyprinoides
15 : Gymnarchus niloticus
22 : Alestes baremoze
25 : Alestes nurse
46 : Clarias spp.
50 : Schilbe uranoscopus
52 : Eutropius niloticus
55 : Brachysynodontis batensoda
62 : Synodontis frontosus
66 : Synodontis schall
73 : Tilapia zillii
79 : Polypterus senegalus

Tableau 4-6 : Pourcentages en nombre des 5 principales espèces des captures cumulées de chaque cycle saisonnier (octobre à septembre), de 1970/71 à 1975/76, pour les FM 30.

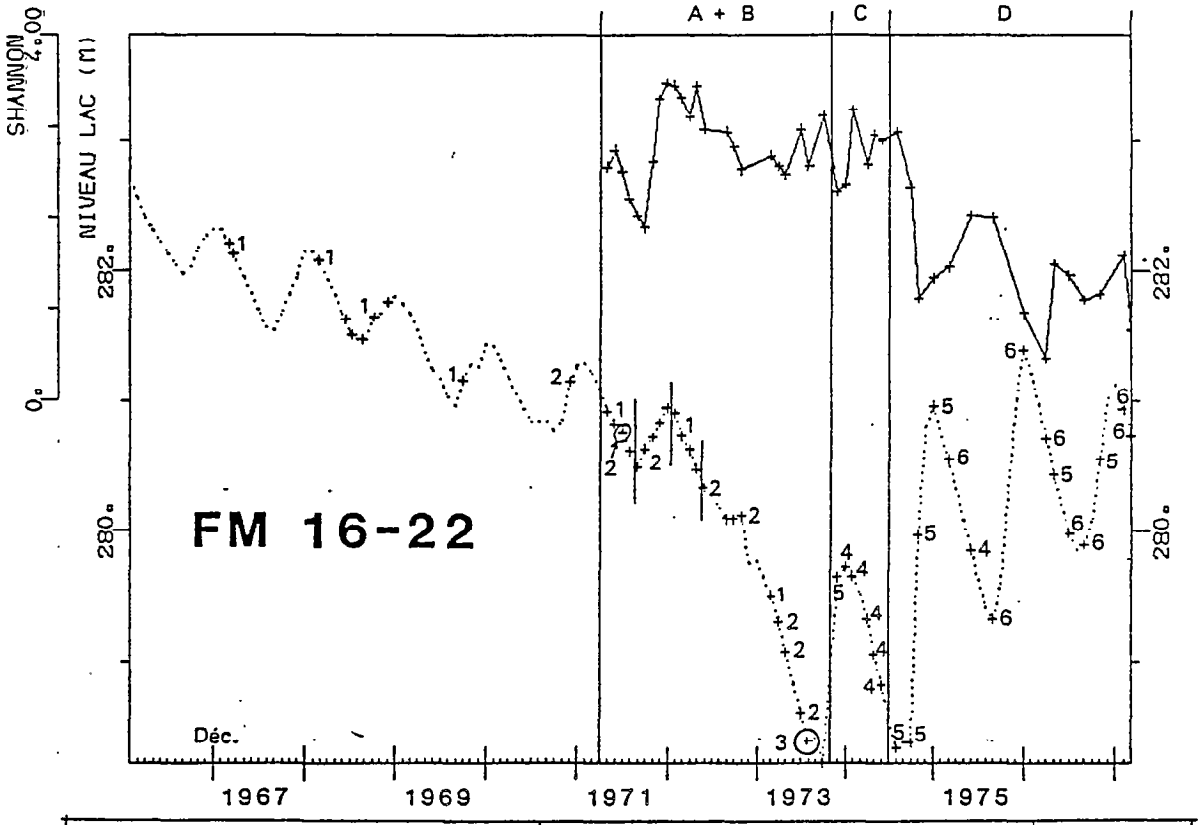
Figure 4-12 : Analyse quantitative des captures des FM 10-13 dans l'Archipel Sud-Est.
Chaque échantillon mensuel (+) est situé sur la courbe hydrologique (...) et affecté d'un symbole qui correspond à un des types de composition spécifique définis par une Classification Ascendante Hiérarchique (tableau situé sous la figure ; les particularités des types 7 et 8 sont précisées dans le texte).
L'évolution de l'indice de Shannon est indiquée à partir d'avril 1971.
Les cloisons verticales individualisent des phases de l'évolution du peuplement (A, B...) décrites dans le texte.



Especes Noms et Codes	Types de compositions spécifiques 1	2	3	4	5	6	Groupes d especes
Labeo senegalensis 37	8	2					
Alestes dentex 21	12	5	2				
Hydrocynus forskalii 17	9	1	8				
Synodontis clarias 57	4		3				
Marcusenius cyprinoides 11	9		6				I
Alestes baremoze 22	74	18	28	20	8		
Distichodus rostratus 33	32	2	5	3	10	8	
Eutropius niloticus 52	399	97	220	7	1		
Pollimyrus isidori 14	362	861	232	4			II
Petrocephalus bane 13		1	19				
Schilbe spp. 50	5	1	14	8	7		
Synodontis frontosus 62	5		27	1	29		
Synodontis schall 66	21	3	132	13	183	12	III
Brachysynodontis batensoda 55	31	5	232	13	138	5	
Sarotherodon galilaeus 72			1		33	6	
Sarotherodon niloticus 70			6	1	106		
Alestes nurse 25	28	3	65	920	227	58	IV
Polypterus senegalus 79	1		2	8	184	81	V
Clarias spp. 46					4	3	
Brienomyrus niger 9			1	1	69	827	VI
Nombre d'especes	15	12	18	12	13	8	
Indice de Shannon	2.286	.809	2.84	.634	2.913	.999	
Regularite	.585	.226	.681	.177	.787	.333	

Tableau 4-7 : Analyse quantitative des captures des FM 10-13 dans l'Archipel Sud-Est.
Types de compositions spécifiques en ‰ (chiffres arabes) distingués par CAH sur les échantillons mensuels. Les espèces sont classées d'après les Groupes d'espèces (chiffres romains) déterminés par CAH sur les profils d'abondance spécifique.

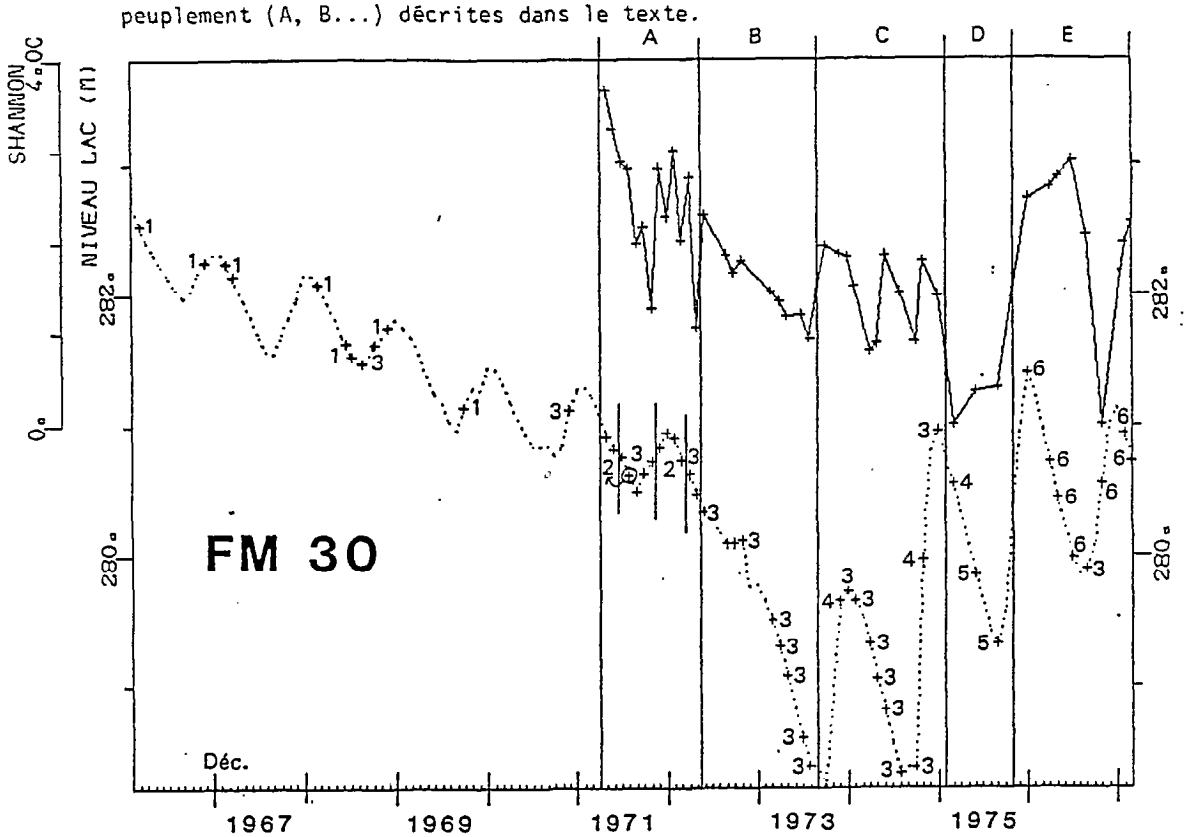
Figure 4-13 : Analyse quantitative des captures des FM 16-22 dans l'Archipel Sud-Est.
Chaque échantillon mensuel (+) est situé sur la courbe hydrologique (...) et affecté d'un symbole qui correspond à un des types de composition spécifique définis par une Classification Ascendante Hiérarchique (tableau situé sous la figure).
L'évolution de l'indice de Shannon est indiquée à partir d'avril 1971.
Les cloisons verticales individualisent des phases de l'évolution du peuplement (A, B...) décrites dans le texte.



Especes Noms et Codes		Types de compositions spécifiques 1	2	3	4	5	6	Groupes d especes
Hyperopisus bebe	3	8	8		1			
Marcusenius cyprinoides	11	16	46	6				
Pollimyrus isidori	14	25	3		1			
Labeo senegalensis	37	18	10		2			
Synodontis clarias	57	14	10	1				I
Petrocephalus bane	13	54	166	8	5	4		
Alestes dentex	21	41	15		2	1		
Alestes baremoze	22	296	100	12	39	9	6	
Eutropius niloticus	52	318	174	77	66	19	15	
Schilbe spp.	50	29	45	12	49	10	10	
Hydrocynus forskalii	17	67	55	8		4		
Synodontis schall	66	74	293	282	51	103		II
Synodontis frontosus	62	7	38	414	2	18		
Brachysynodontis batensoda	55	2						
Alestes nurse	25	7	4	9	451	24	41	
Sarotherodon galilaeus	72			10	12	2	1	III
Heterotis niloticus	2				18	1		
Tilapia zillii	73			1	6	4	1	
Sarotherodon niloticus	70		2	11	7	18	7	
Distichodus rostratus	33	12	8	3	21	53		IV
Polypterus senegalus	79	12	22	144	195	614	132	
Clarias spp.	46				12	9		
Brienomyrus niger	9				58	108	788	V
Nombre d'especes		17	17	15	19	17	9	
Indice de Shannon		2.895	3.068	2.283	2.673	2.109	1.117	
Regularite		.708	.751	.584	.629	.516	.353	

Tableau 4-8 : Analyse quantitative des captures des FM 16-22 dans l'Archipel Sud-Est.
Types de compositions spécifiques en ‰ (chiffres arabes) distingués par CAH sur les échantillons mensuels. Les espèces sont classées d'après les Groupes d'espèces (chiffres romains) déterminés par CAH sur les profils d'abondance spécifique.

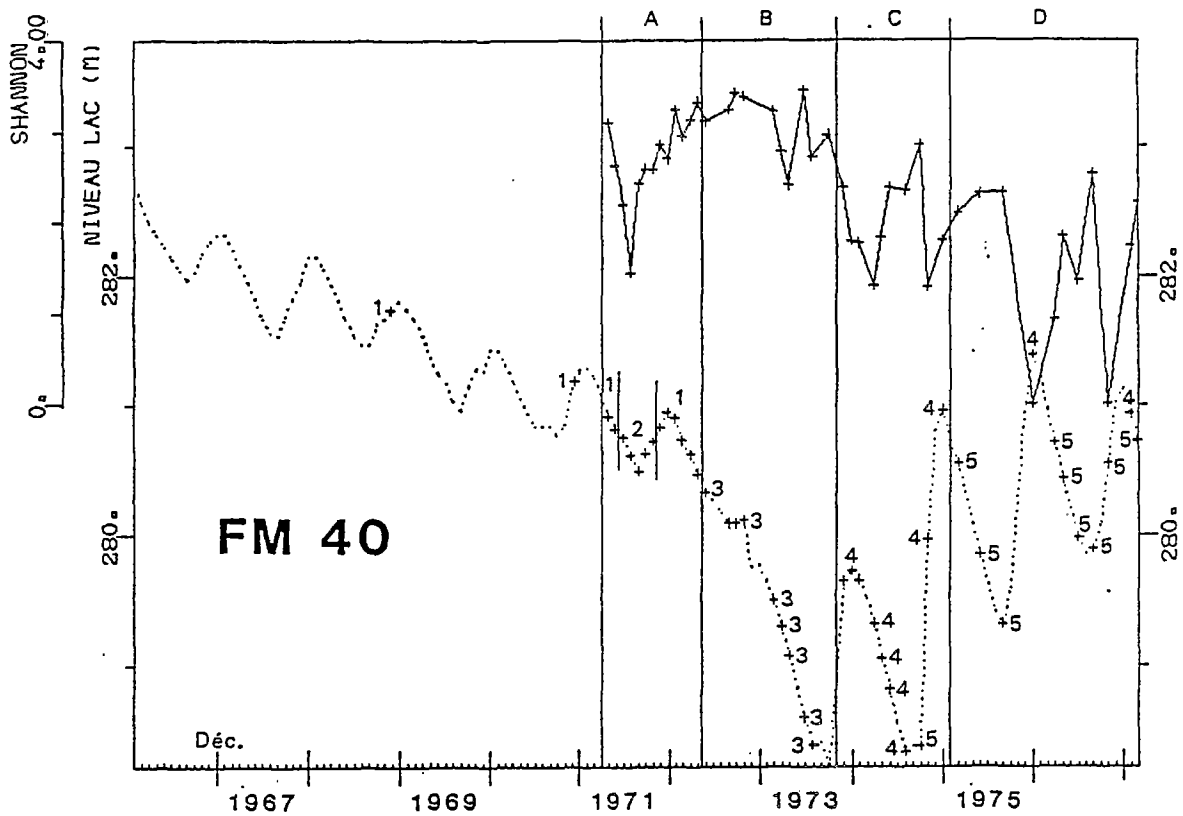
Figure 4-14 : Analyse quantitative des captures des FM 30 dans l'Archipel Sud-Est.
Chaque échantillon mensuel (+) est situé sur la courbe hydrologique (...) et affecté d'un symbole qui correspond à un des types de composition spécifique définis par une Classification Ascendante Hiérarchique (tableau situé sous la figure).
L'évolution de l'indice de Shannon est indiquée à partir d'avril 1971.
Les cloisons verticales individualisent des phases de l'évolution du peuplement (A, B...) décrites dans le texte.



Especes Noms et Codes		Types de compositions spécifiques 1	2	3	4	5	6	Groupes d especes
Alestes baremoze	22	262	37	2		2	99	I
Petrocephalus bane	13	206	8	2		1		
Lates niloticus	68	30	5					
Hemisynodontis membranaceus	56	15	24					II
Hydrocynus forskalii	17	85	51	3				
Eutropius nilotícus	52	126	68	14				
Labeo senegalensis	37	3	33	5				
Hyperopisus bebe	3	16	36	6				
Marcusenius cyprinoides	11	28	61	7	2			
Synodontis clarias	57	68	14	5	5			
Distichodus rostratus	33	24	5	10		2		
Alestes dentex	21	16	7	1		3	5	
Synodontis frontosus	62	8	12	19	5	1	10	
Schilbe spp.	50	90	169	16	7	13	31	
Brachysynodontis batensoda	55	14	422	762	293	6	37	III
Polypterus endlicheri	81		2	3	7			
Sarotherodon niloticus	70			3	5		26	
Sarotherodon galilaeus	72			2			37	
Polypterus senegalus	79		1	2	132	1	21	IV
Clarias spp.	46			23	504	3	5	
Synodontis schall	66	6	46	114	34	958	298	V
Gymnarchus niloticus	15		1	2	2	4	68	VI
Brienomyrus niger	9				5	2	115	
Alestes nurse	25	4		1		4	246	
Nombre d'especes		17	19	21	12	13	13	
Indice de Shannon		3.18	2.915	1.494	1.857	.383	2.733	
Regularite		.778	.686	.34	.518	.103	.738	

Tableau 4-9 : Analyse quantitative des captures des FM 30 dans l'Archipel Sud-Est.
Types de compositions spécifiques en ‰ (chiffres arabes) distingués par CAH sur les échantillons mensuels. Les espèces sont classées d'après les Groupes d'espèces (chiffres romains) déterminés par CAH sur les profils d'abondance spécifique.

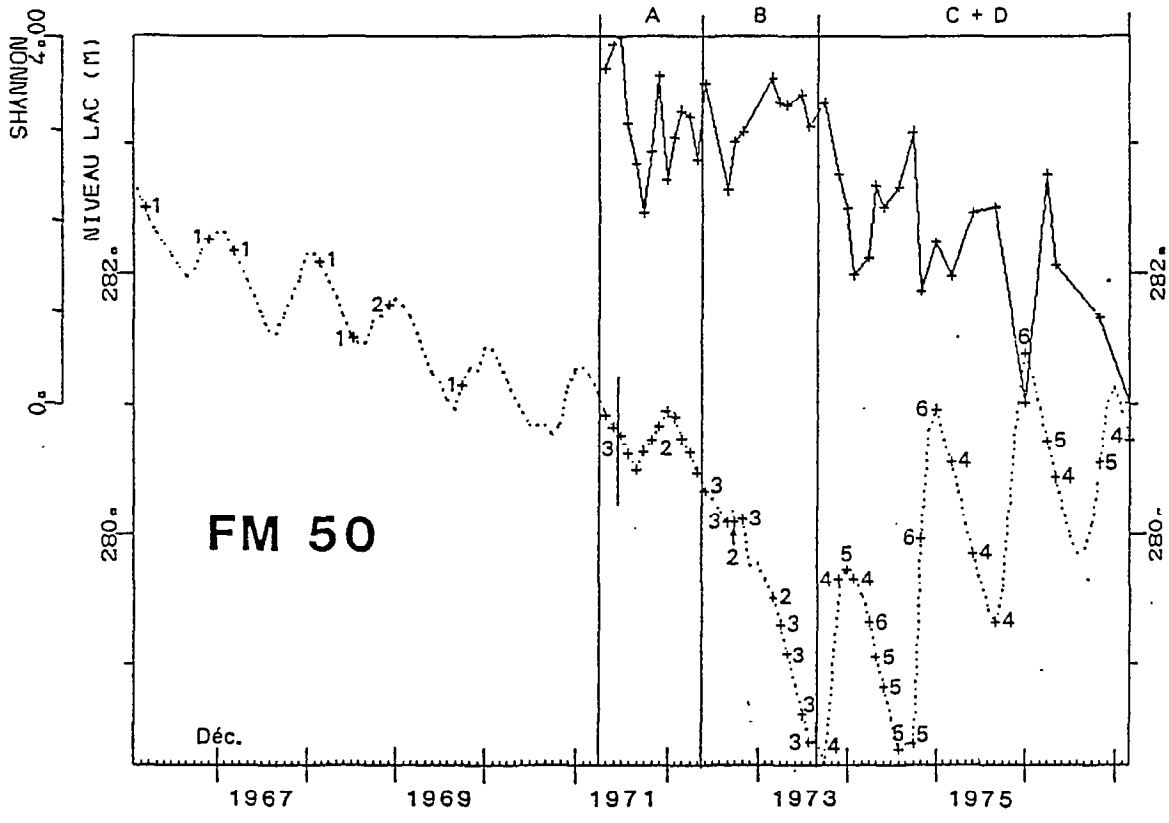
Figure 4-15 : Analyse quantitative des captures des FM 40 dans l'Archipel Sud-Est.
Chaque échantillon mensuel (+) est situé sur la courbe hydrologique (...) et affecté d'un symbole qui correspond à un des types de composition spécifique définis par une Classification Ascendante Hiérarchique (tableau situé sous la figure).
L'évolution de l'indice de Shannon est indiquée à partir d'avril 1971.
Les cloisons verticales individualisent des phases de l'évolution du peuplement (A, B...) décrites dans le texte.



Especes Noms et	Codes	Types de compositions spécif. 1	2	3	4	5	Groupes d'especes
Hemisynodontis membranaceus	56	93	532	17	6		II
Eutropius niloticus	52	98	10	6		3	
Citharinus citharus	29	12	12	5			
Hydrocynus brevis	19	18	10	7			
Hydrocynus forskalii	17	32	10	9	2		
Hyperopisus bebe	3	37	1	7			
Lates niloticus	68	29	7	2	2		
Labeo senegalensis	37	170	73	103	3	3	I
Synodontis clarias	57	13	1	11	4		
Bagrus bayad	41	6	10	8	4	3	
Schilbe spp.	50	182	36	21	28	14	
Distichodus rostratus	33	10	1	77	19	70	
Brachysynodontis batensoda	55	200	221	308	37	59	
Synodontis frontosus	62	45	22	141	10	3	
Polypterus endlicheri	81	6	5	28	29	11	
Alestes dentex	21		1			14	
Marcusenius cyprinoides	11	8			15	6	
Synodontis schall	66	27	28	102	21	443	
Polypterus bichir	80	5	3	5	6	8	
Gymnarchus niloticus	15	6	15	10	19	81	III
Polypterus senegalus	79			32	6	6	
Sarotherodon galilaeus	72	4		19	57	87	
Sarotherodon niloticus	70			60	25	104	
Sarotherodon aureus	71			7	6	22	
Heterotis niloticus	2		1		83	3	IV
Clarias spp.	46			14	618	62	
Nombre d'especes		20	20	23	21	19	
Indice de Shannon		3.404	2.277	3.385	2.358	2.851	
Regularite		.788	.527	.748	.537	.671	

Tableau 4-10 : Analyse quantitative des captures des FM 40 dans l'Archipel Sud-Est.
Types de compositions spécifiques en ‰ (chiffres arabes) distingués par CAH sur les échantillons mensuels. Les espèces sont classées d'après les Groupes d'espèces (chiffres romains) déterminés par CAH sur les profils d'abondance spécifique.

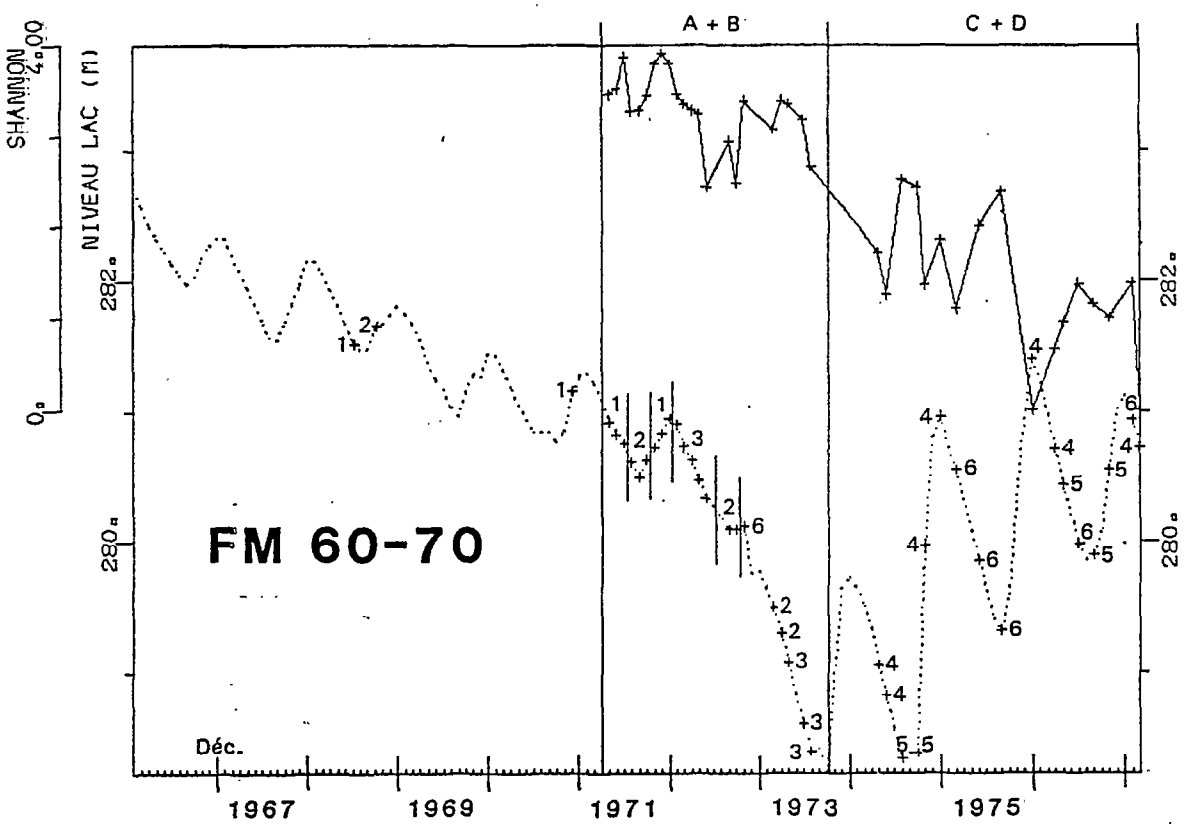
Figure 4-16 : Analyse quantitative des captures des FM 50 dans l'Archipel Sud-Est.
Chaque échantillon mensuel (+) est situé sur la courbe hydrologique (...) et affecté d'un symbole qui correspond à un des types de composition spécifique définis par une Classification Ascendante Hiérarchique (tableau situé sous la figure).
L'évolution de l'indice de Shannon est indiquée à partir d'avril 1971.
Les cloisons verticales individualisent des phases de l'évolution du peuplement (A, B...) décrites dans le texte.



Especes Noms et Codes	Types de compositions spécifiques 1	2	3	4	5	6	Groupes d especes
Hemisynodontis membranaceus 56	33	497	69	79	13		II
Hydrocynus forskalii 17	82	15	11				
Hydrocynus brevis 19	26	35	42	4			
Bagrus bayad 41	13	20	17	13		7	
Mormyrus rume 5	8	5	46	2			
Citharinus citharus 29	13	11	26	4			
Lates niloticus 68	56	44	31		6		I
Hyperopisus bebe 3	32	6	8		6	7	
Labeo senegalensis 37	57	151	265	38	6		
Synodontis frontosus 62	392	47	65	31	6		
Synodontis clarias 57		10	21	2	6		
Polypterus bichir 80	102	26	17	15	13		
Polypterus endlicheri 81	19	23	10	25		34	
Brachysynodontis batensoda 55	42	32	87	10	45	15	
Distichodus rostratus 33	63	18	72	92	13	15	
Sarotherodon galilaeus 72	2	11	29	6	52	37	
Sarotherodon niloticus 70	4		16	138	6	30	III
Synodontis schall 66	51	29	136	356	136	22	
Gymnarchus niloticus 15	4	16	29	4	156	19	
Heterotis niloticus 2				31	286	45	IV
Clarias spp. 46		2		150	246	769	
Nombre d'especes	18	19	19	18	15	11	
Indice de Shannon	3.161	2.773	3.599	2.979	2.762	1.498	
Regularite	.758	.653	.847	.714	.707	.433	

Tableau 4-11 : Analyse quantitative des captures des FM 50 dans l'Archipel Sud-Est.
Types de compositions spécifiques en ‰ (chiffres arabes) distingués par CAH sur les échantillons mensuels. Les espèces sont classées d'après les Groupes d'espèces (chiffres romains) déterminés par CAH sur les profils d'abondance spécifique.

Figure 4-17 : Analyse quantitative des captures des FM 60-70 dans l'Archipel Sud-Est.
Chaque échantillon mensuel (+) est situé sur la courbe hydrologique (...) et affecté d'un symbole qui correspond à un des types de composition spécifique définis par une Classification Ascendante Hiérarchique (tableau situé sous la figure).
L'évolution de l'indice de Shannon est indiquée à partir d'avril 1971.
Les cloisons verticales individualisent des phases de l'évolution du peuplement (A, B...) décrites dans le texte.



Especes Noms et Codes		Types de compositions spécifiques 1	2	3	4	5	6	Groupes d especes
Lates niloticus	68	341	79	48			11	I
Bagrus bayad	41	147	70	39			3	
Labeo senegalensis	37	216	174	61			11	
Hemisynodontis membranaceus	56	83	410	118	4		7	II
Synodontis frontosus	62	98	34	102	17	70	43	
Brachysynodontis batensoda	55	6	77	217	36	17	44	
Sarotherodon galilaeus	72	21	40	271	16	52	15	
Gymnarchus niloticus	15	47	81	52	9	418	43	
Synodontis schall	66	31	33	83	37	17	526	III
Heterotis niloticus	2	10	2	8	670	302	247	IV
Clarias spp.	46	1		1	210	122	49	
Nombre d'especes		11	10	11	8	7	11	
Indice de Shannon		2.639	2.635	2.913	1.497	2.11	2.098	
Regularite		.763	.793	.842	.499	.751	.606	

Tableau 4-12 : Analyse quantitative des captures des FM 60-70 dans l'Archipel Sud-Est.
Types de compositions spécifiques en ‰ (chiffres arabes) distingués par CAH sur les échantillons mensuels. Les espèces sont classées d'après les Groupes d'espèces (chiffres romains) déterminés par CAH sur les profils d'abondance spécifique.

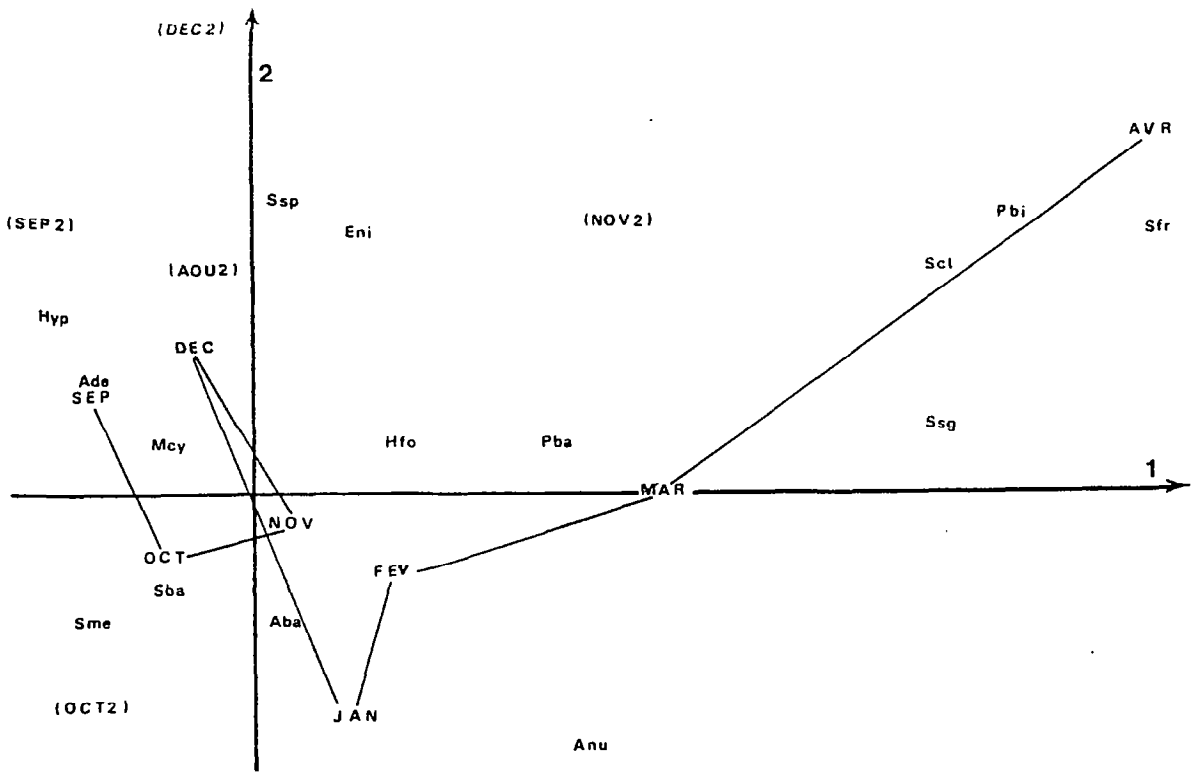


Figure 4-18 : Evolution des captures des pêcheries du Delta du Chari de septembre 1972 à avril 1973. Plan de projection des axes 1-2 d'une analyse factorielle des correspondances sur les enquêtes de pêche mensuelles (Quensière, 1976).
A partir d'août 1973, les prélèvements correspondent à des pêches expérimentales (AOU2, SEP2, OCT2, DEC2) ; ils n'ont pas été pris en considération pour la définition des axes (éléments "supplémentaires" de l'AFC).

ABA Alestes baremoze
ADE Alestes dentex
ANU Alestes nurse
ENI Eutropius niloticus
HFO Hydrocynus forskalii
HYP Hyperopisus bebe
MCY Marcusenius cyprinoïdes
PBA Petrocephalus bane
PBI Polypterus bichir
SBA Brachysynodontis batensoda
SCL Synodontis clarias
SFR Synodontis frontosus
SME Hemisynodontis membranaceus
SSG Synodontis schall
SSP Schilbe spp.

Remarque : Pour faciliter l'interprétation, seules les espèces ayant une forte contribution et une forte corrélation aux axes 1 et 2 ont été réprésentées sur la projection.

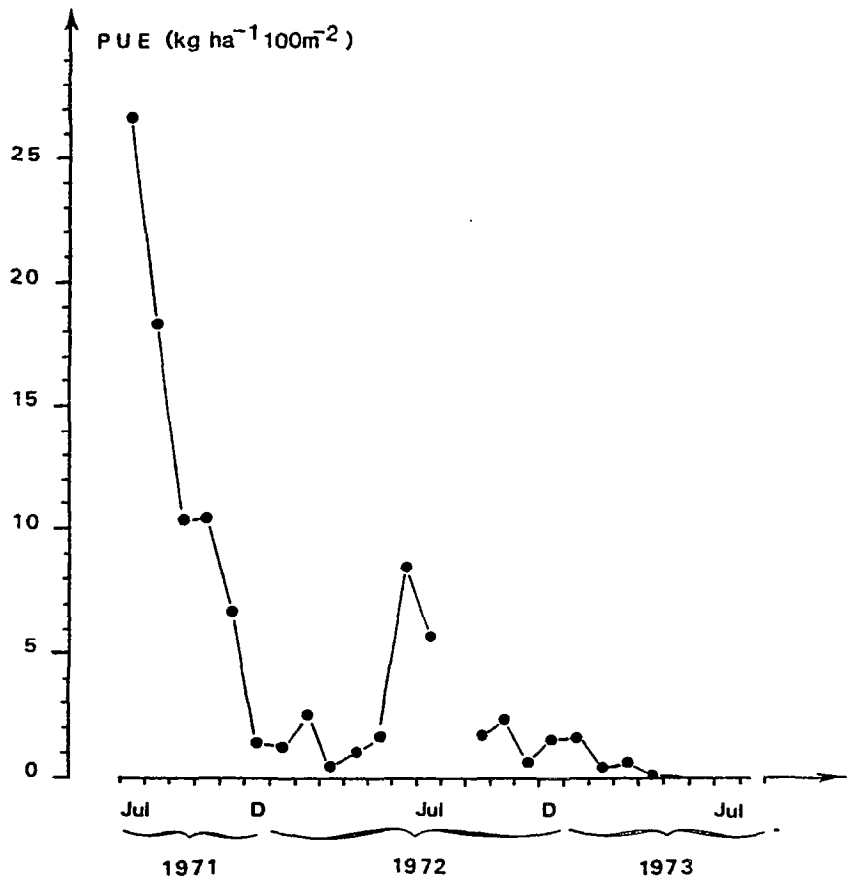


Figure 4-19 : Evolution de la P.U.E des FM dérivants à petites mailles de juillet 1971 à mai 1973 (Quensière, 1976).

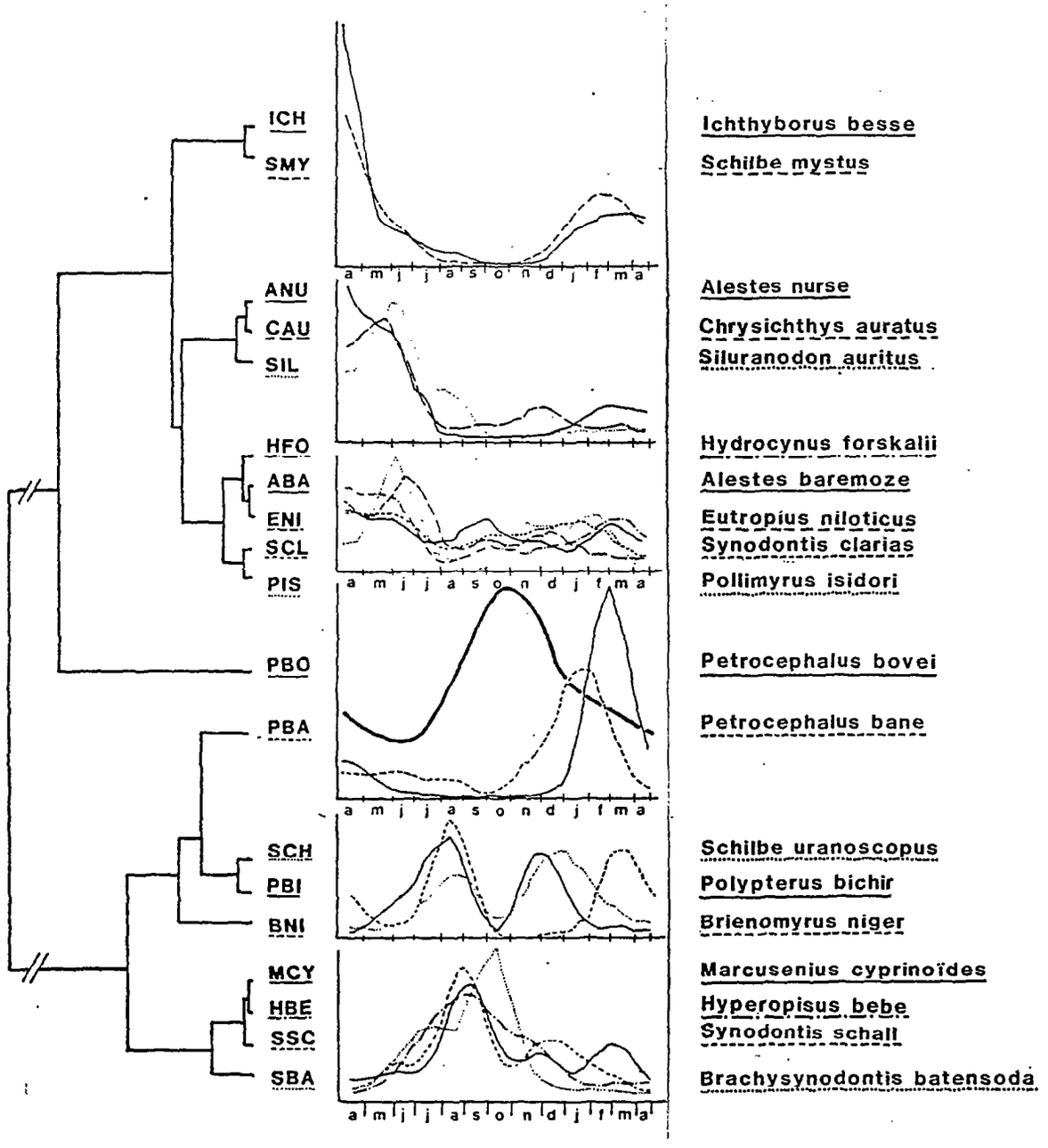


Figure 4-20 : Profils lissés des captures des 19 espèces les plus abondantes dans les pêches expérimentales au Delta du Chari, d'avril 1976 à avril 1977 (FM 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 20, 22, 25, 30, 35, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100).
Ces espèces sont regroupées d'après les résultats d'une classification ascendante hiérarchique (à gauche).
La ligne la plus épaisse indique la crue du Chari.

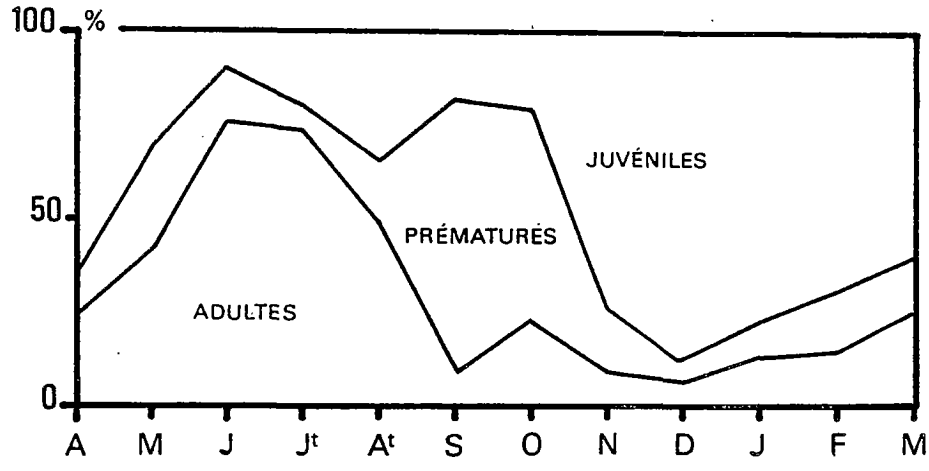


Figure 4-21 : Proportion de juvéniles (70 mm≤LS≤120 mm), de prématures (125≤LS≤145 mm) et d'adultes (LS≥150 mm) dans les captures mensuelles d'Alestes baremoze au Delta du Chari en 1976-77.



Figure 4-22 : Pourcentages d'adultes d'Eutropius niloticus dans les captures mensuelles de cette espèce au Delta du Chari, en période de Tchad Normal et de Petit Tchad.

■—■ 1971-72

●—● 1976-77

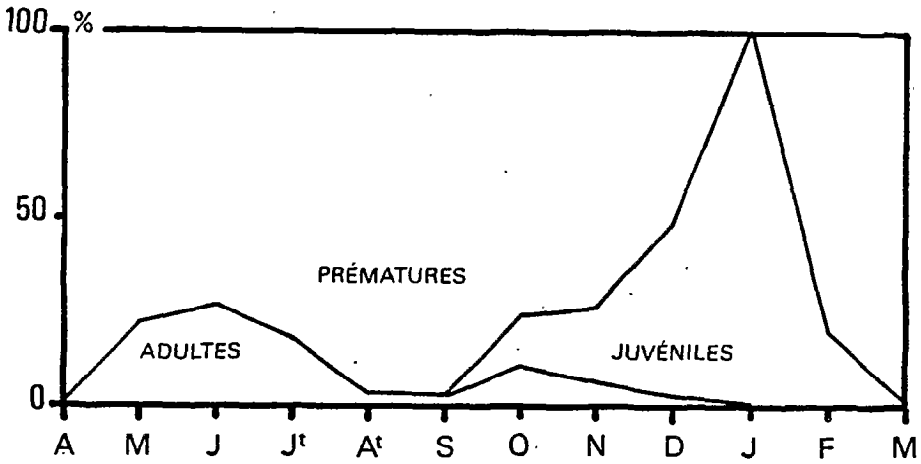


Figure 4-23 : Taux mensuels d'adultes (LS≥150 mm), de prématures (90≤LS≤145 mm) et de juvéniles (40≤LS≤85 mm) de Brachysynodontis batensoda capturés au Delta du Chari en 1976-77.

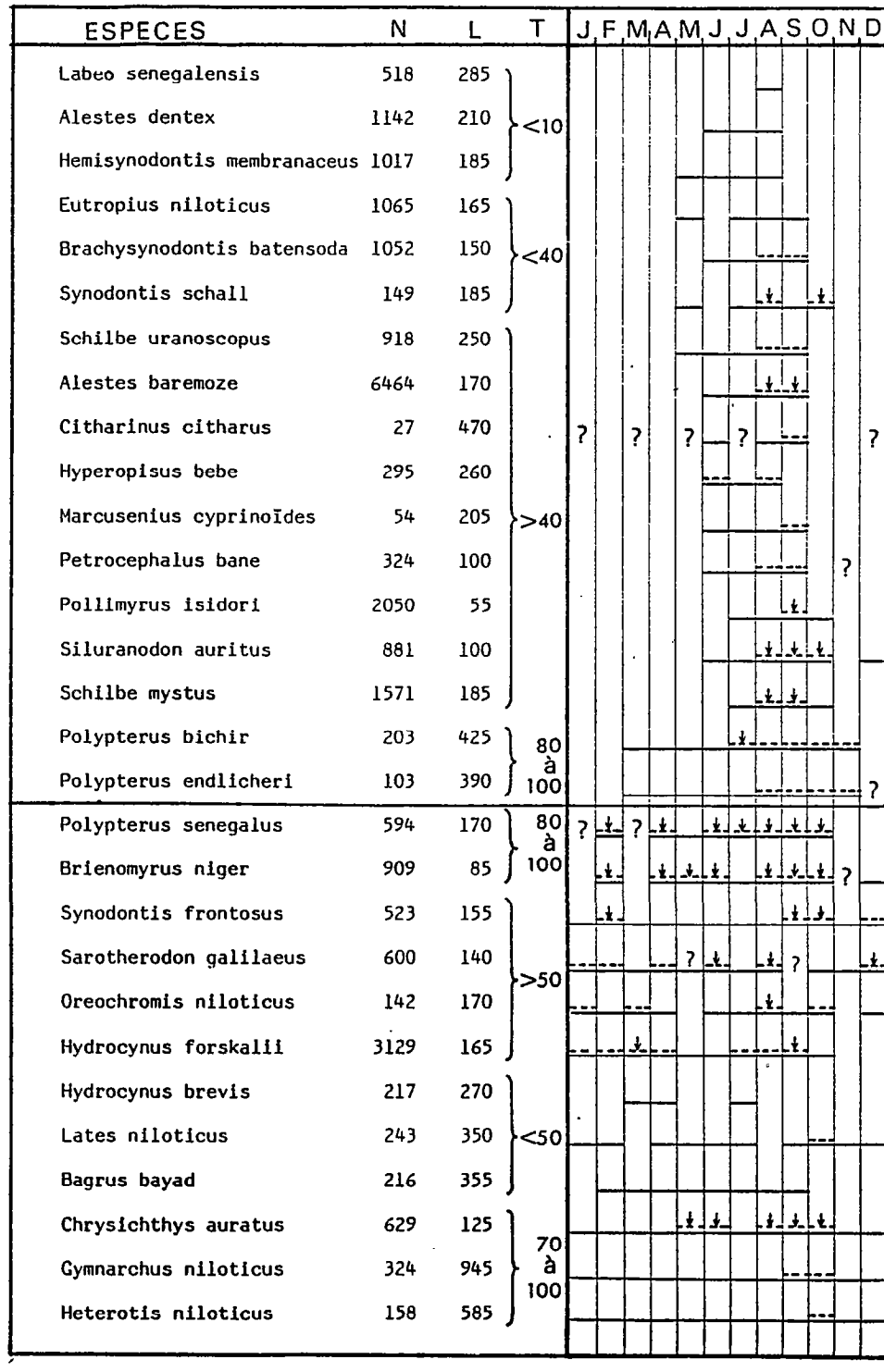


Figure 6-1 : Périodes d'activité ovarienne (stades $\geqslant$ 3) et de ponte (---) des espèces étudiées, d'après N observations de femelles ayant atteint la taille minimale de maturité (L en mm).

T : maximum observé des taux mensuels d'activité ovarienne

? : pas d'observations

↓ : présence de stades 5 ; ponte imminente

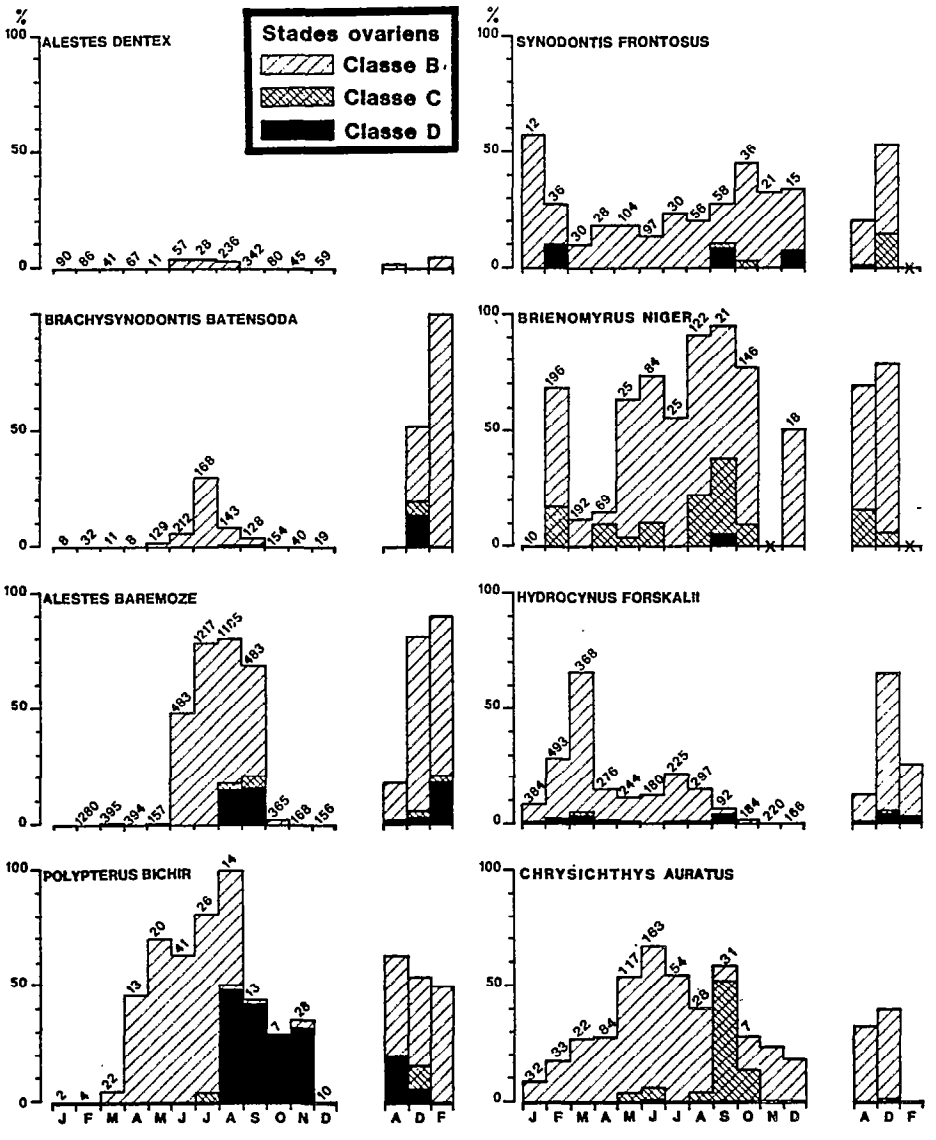


Figure 6-2 : Taux mensuels des stades de maturation ovarienne pour quelques espèces type (cf. fig. 6-1 & tabl. 6-1), toutes régions confondues.
Les taux des différents stades, calculés sur la période de reproduction, sont indiqués pour chacune des trois régions.
X : pas d'échantillonnage ; A : Archipel ; D : Delta ; F : Fleuves.

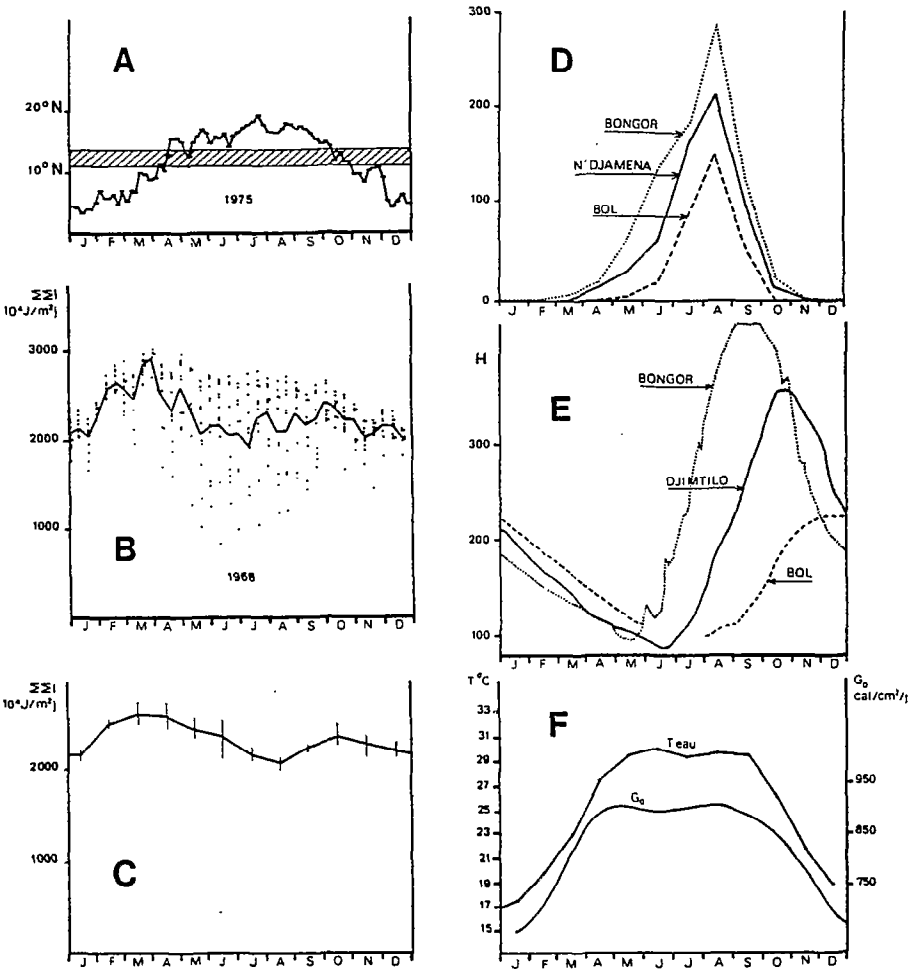


Figure 6-3 : Facteurs environnementaux.

A : Déplacement latitudinal du Front Intertropical (F.I.T.) sur le méridien de N'Djaména. Moyennes sur 5 jours pour 1975. La bande hachurée correspond à la région étudiée.

B : Irradiation journalière à N'Djaména en 1968. La ligne brisée indique l'évolution moyenne décadaire.

C : Moyennes mensuelles de l'énergie incidente à N'Djaména (1968-73).

D : Comparaison des pluviométries mensuelles moyennes, en millimètres, du réseau fluvial vers le lac Tchad;

E : Comparaison des courbes de crue (en cm) dans le fleuve moyen (Bongor), au Delta (Djimtilo) et dans le Lac (Bol);

F : Relation entre la température moyenne de l'eau à Bol et le rayonnement global (Go) à l'entrée de l'atmosphère.

(A, B, C, et F, d'après Lemoalle, 1979 ; D et E, d'après le Service Hydrologique de l'ORSTOM)

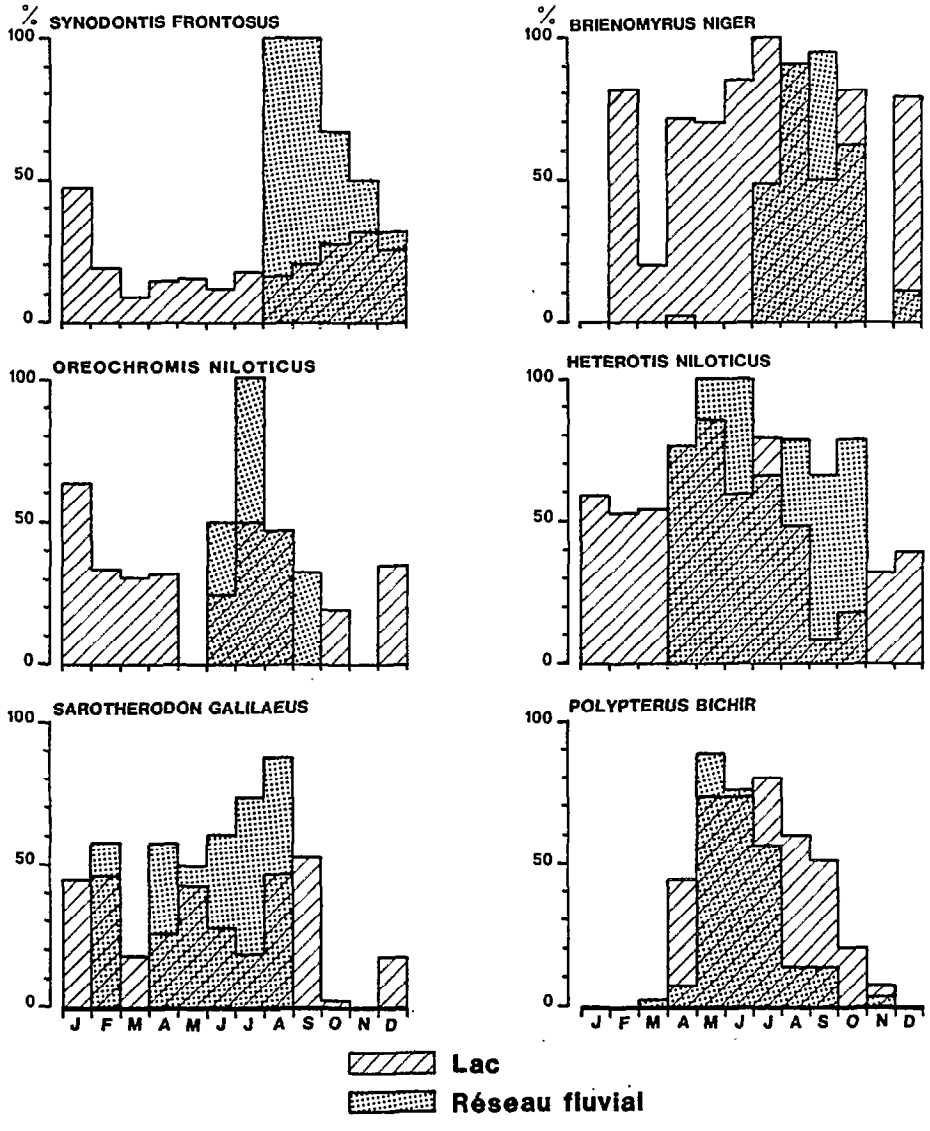


Figure 6-4 : Comparaison des périodes d'activité ovarienne dans le Lac et le réseau fluvial d'après les pourcentages mensuels de femelles en gamétogénèse (classes B, C, et D cumulées; cf. § 6.1.1).

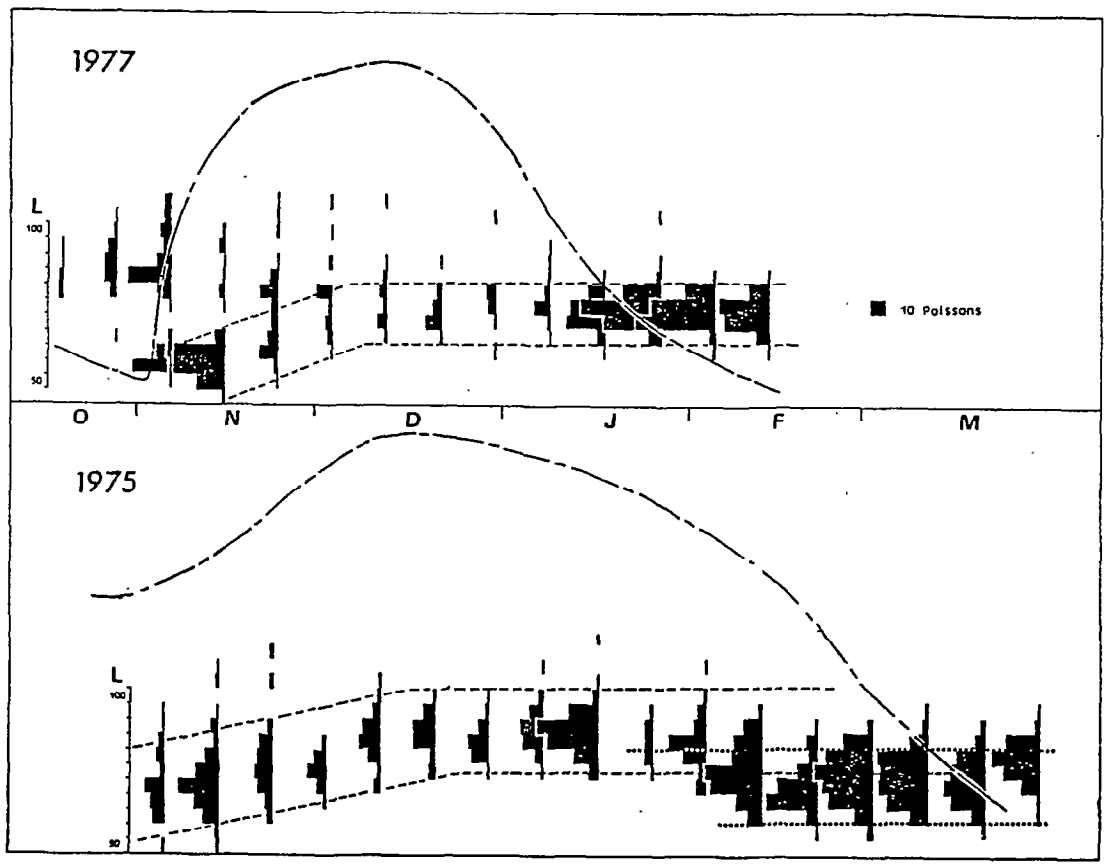


Figure 6-5 : Présence d'une (1977) ou de deux (1975) cohortes de jeunes Siluranodon auritus suivant l'importance de la crue (- ——-). D'après Bénech & Quensière (1983b).
Les cohortes de jeunes sont encadrées par des tiretés ou des pointillés. La longueur standard des poissons (L) est exprimée en mm.

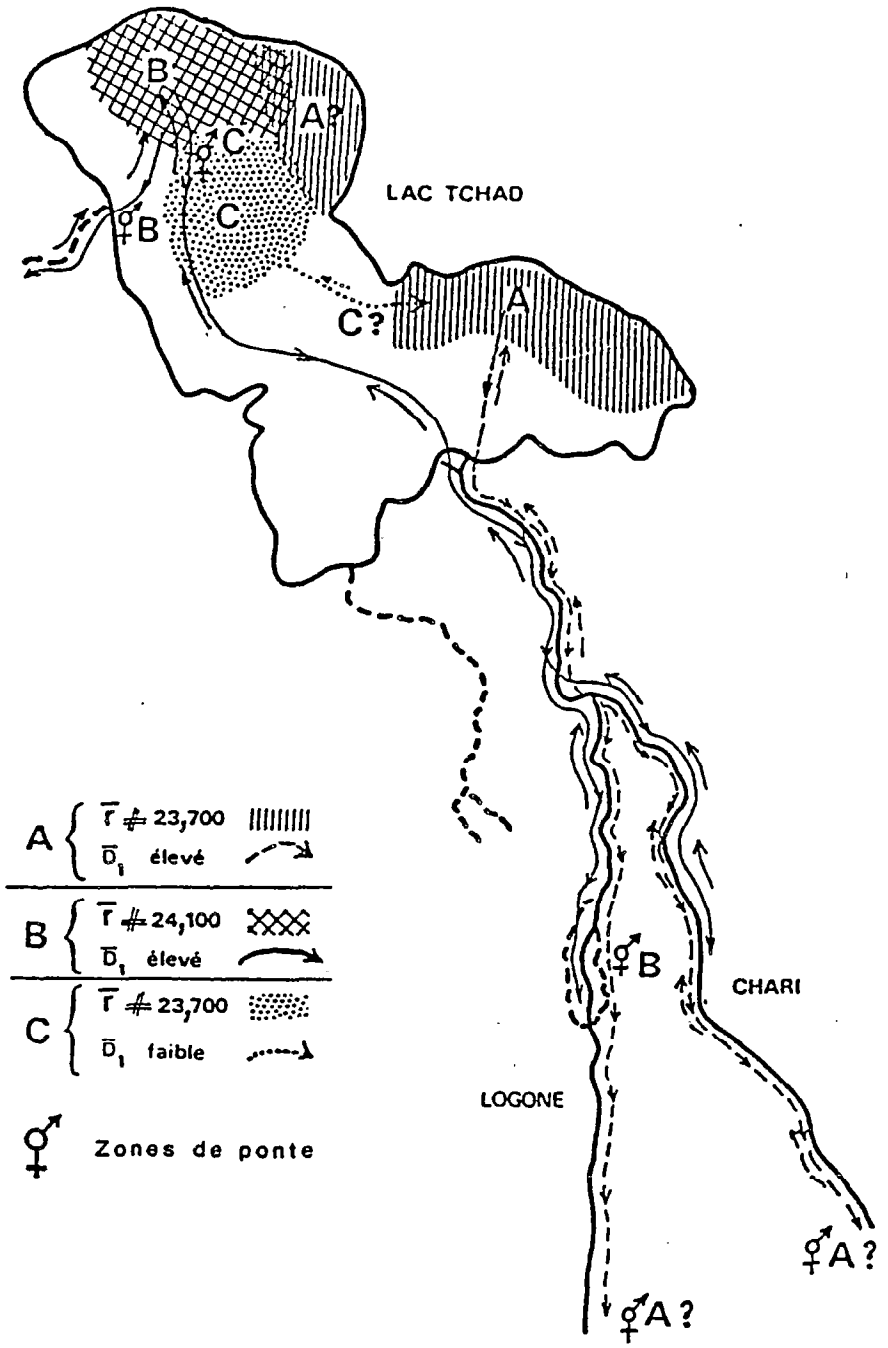


Figure 6-6 : Les trois sous-populations probables d'Alestes baremoze avant la baisse du Lac (1966-70). Les flèches en tiretés correspondent à des migrations hypothétiques. D'après Durand (1978).
r : nombre de rayons branchus à la nageoire anale
D_1 : distance du centre de l'écaille au premier annulus

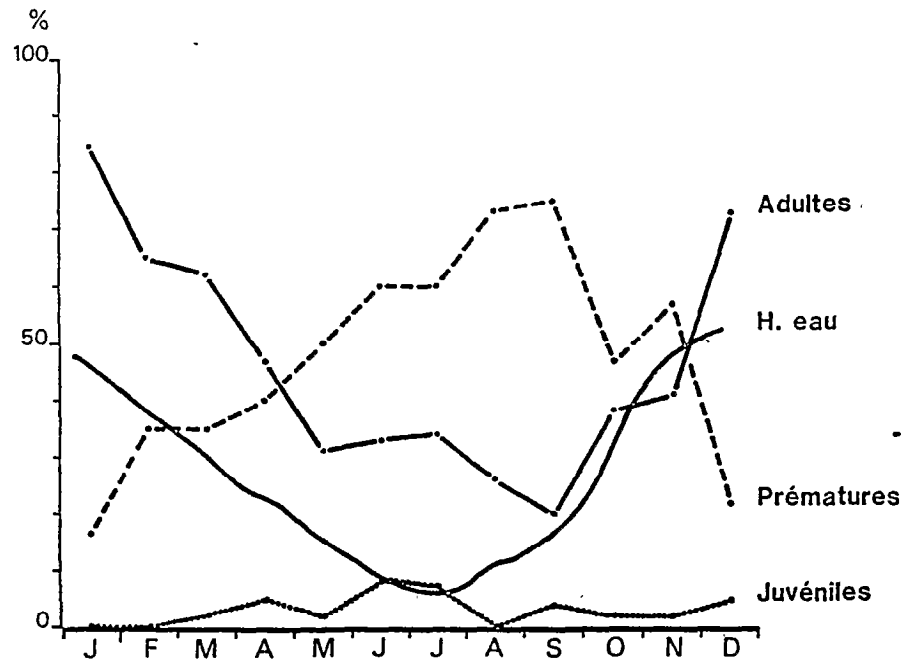


Figure 6-7 : Variation saisonnière des captures d'Hydrocynus forskalii (% en nombre) à Bol, en période de "Tchad Normal".

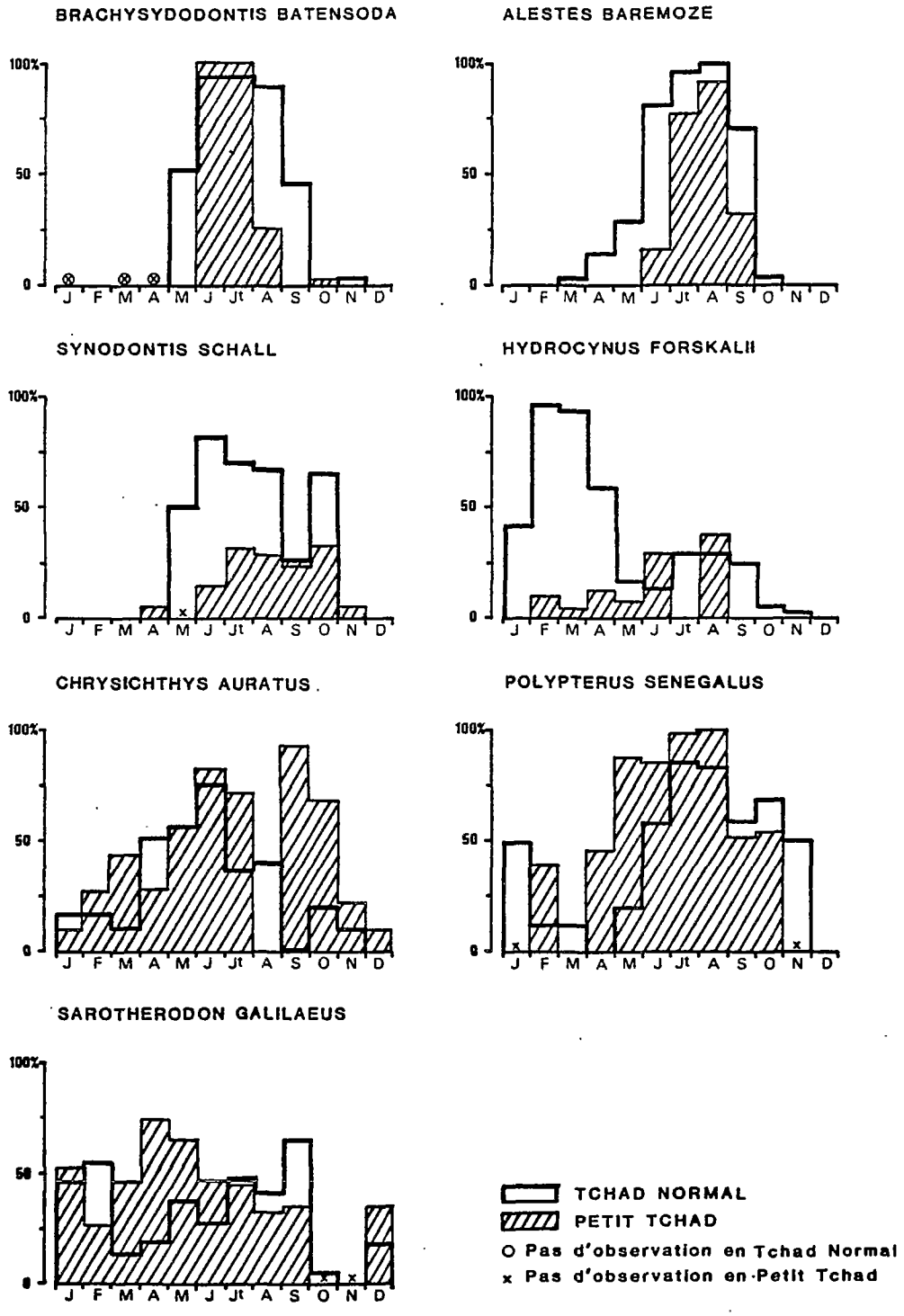


Figure 6-8 : Pourcentages mensuels de femelles en gamétogenèse en Tchad Normal et en Petit Tchad.

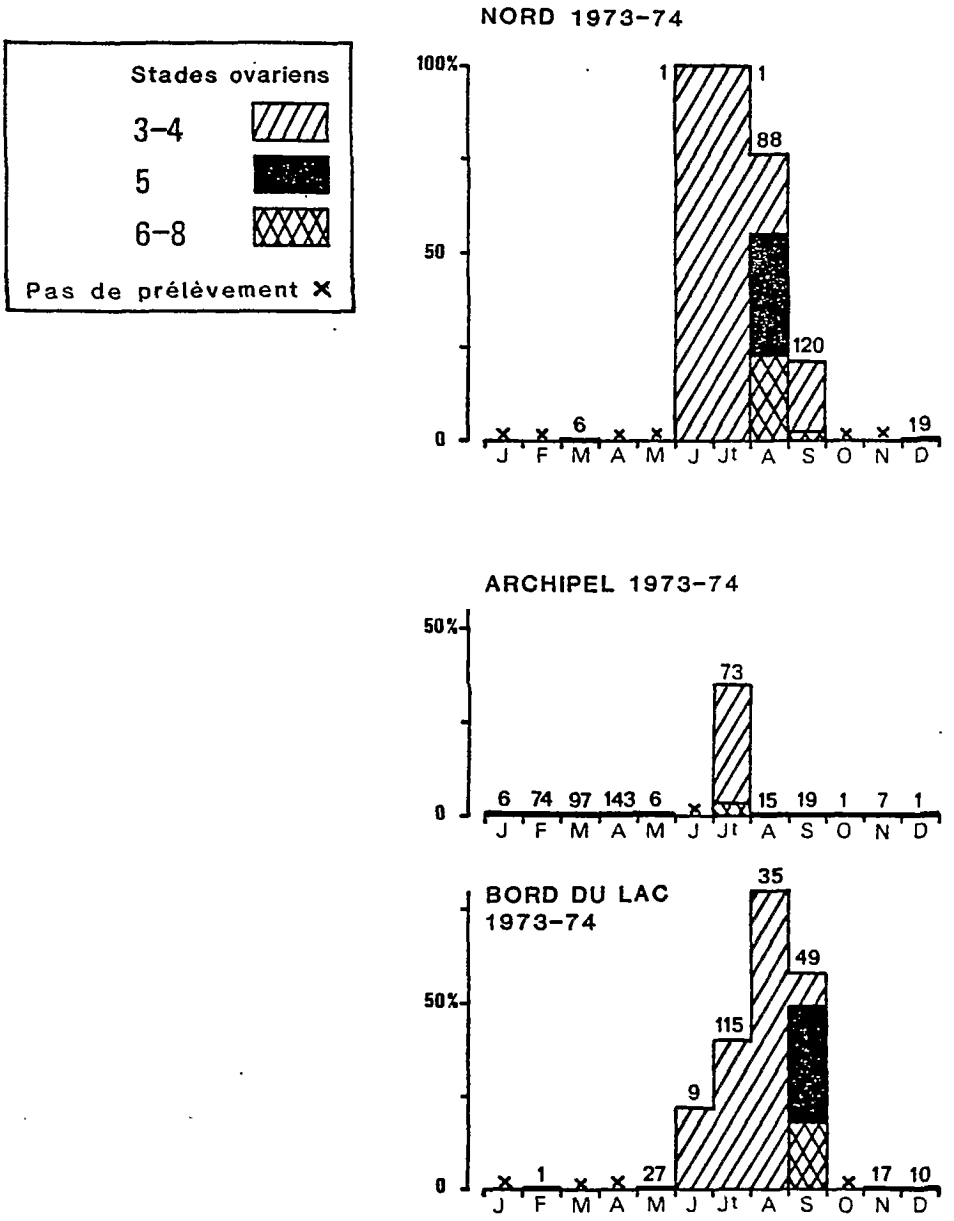


Figure 6-9 : Taux de maturité observés dans différentes régions lacustres au cours de la période d'assèchement (1973-74) pour les Brachysynodontis batensoda femelles de taille ⩾ 145 mm.

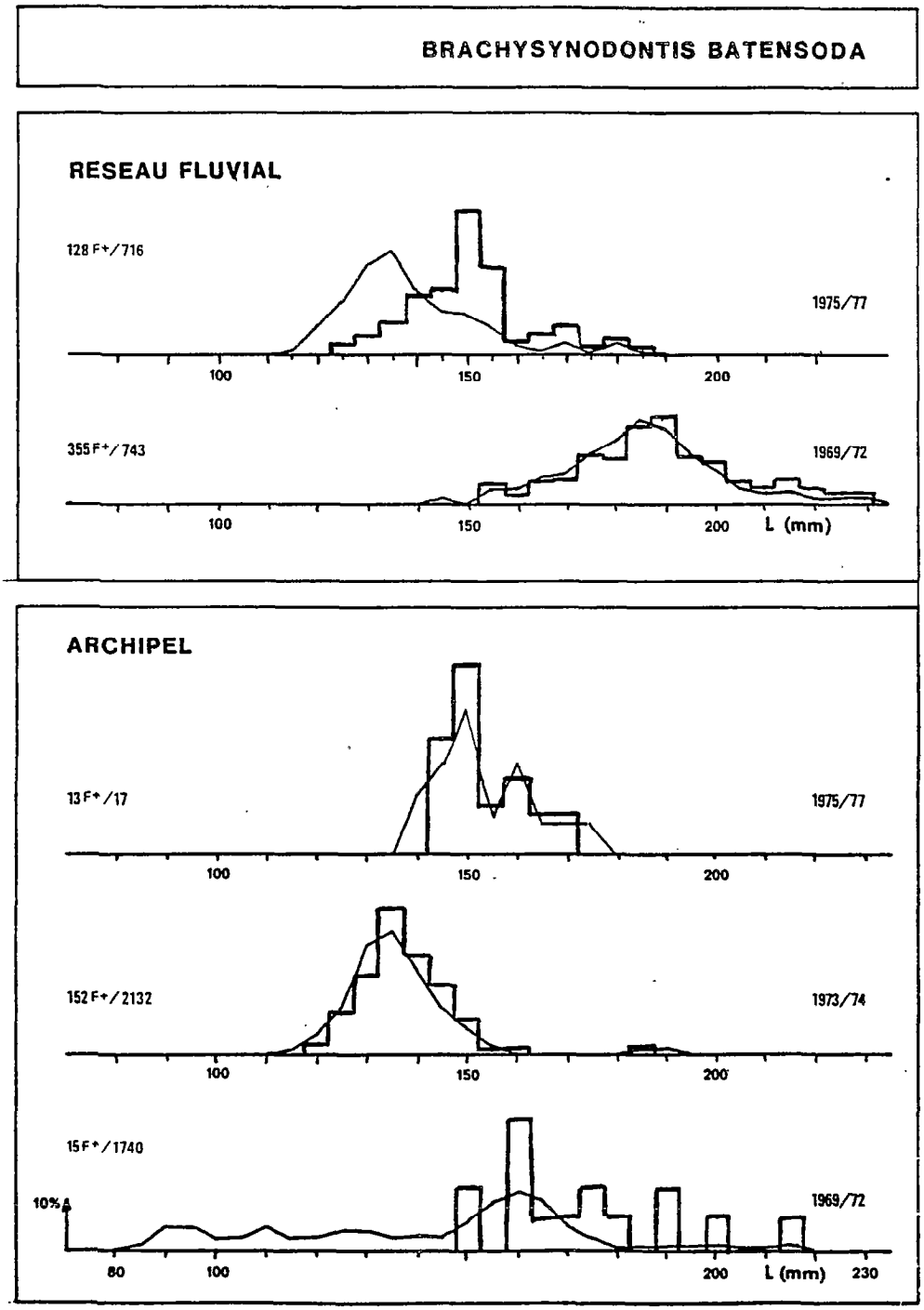


Figure 6-10 : Abondances par classe de taille exprimées en pourcentage des effectifs respectifs de femelles (trait fin) et de F+ (histogramme).

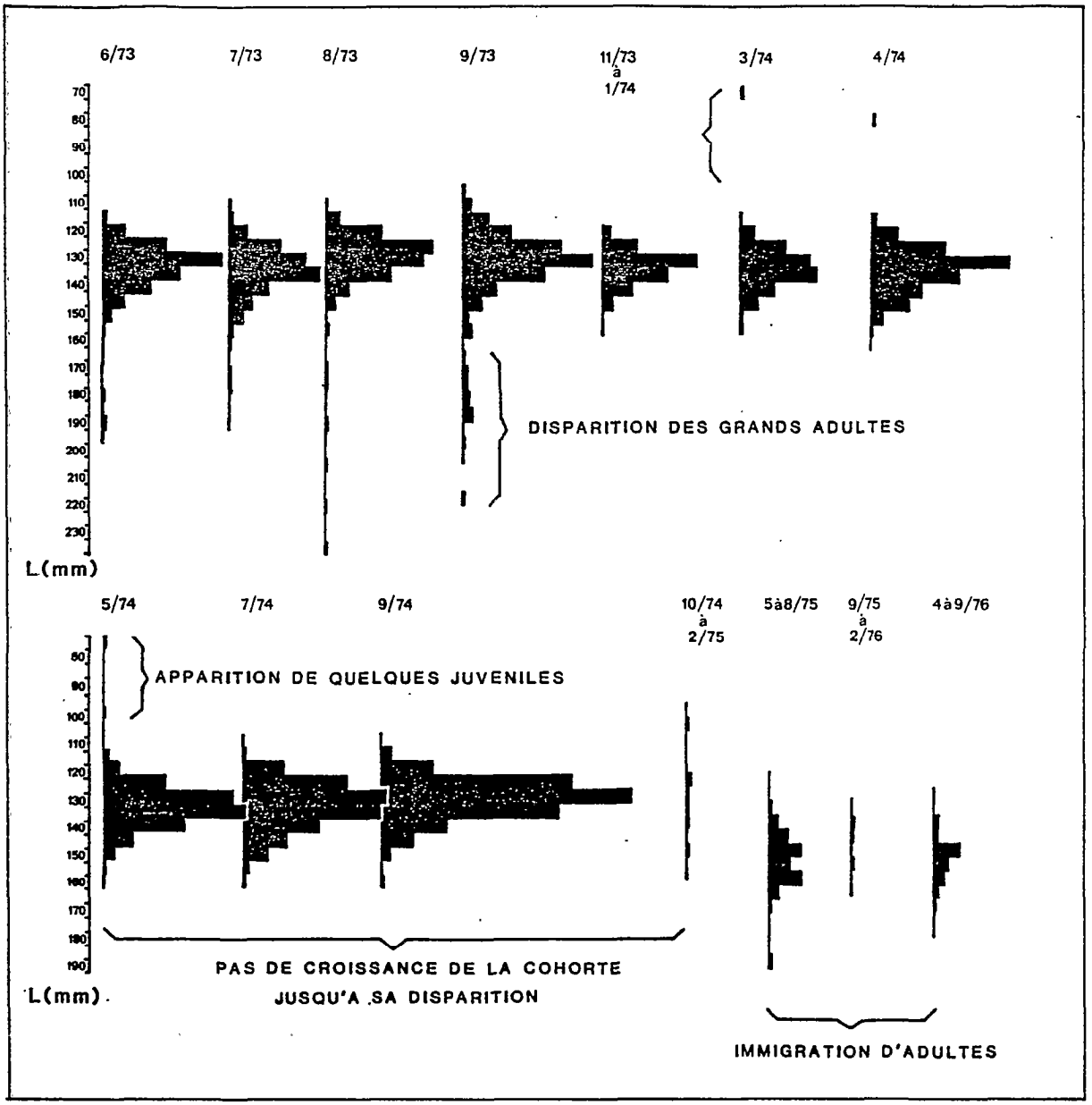


Figure 6-11 : Evolution des tailles des Brachysynodontis batensoda capturés par l'ensemble de la batterie de filets maillants entre juin 1973 et mai 1977 dans l'Archipel Sud-Est.

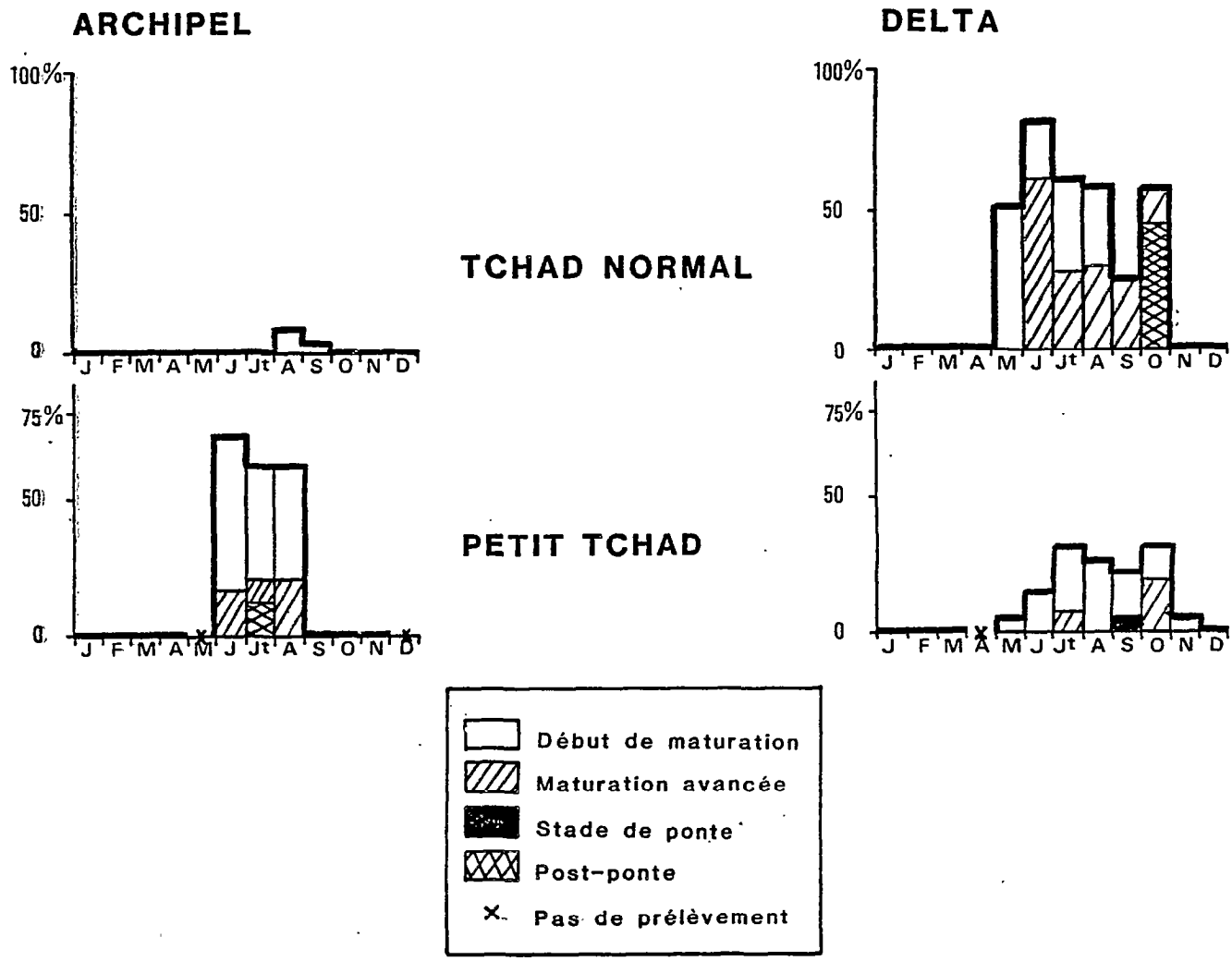


Figure 6-12 : Taux de maturité de Synodontis schall dans l'Archipel Sud-Est et dans la région deltaïque en Tchad Normal et en Petit Tchad.

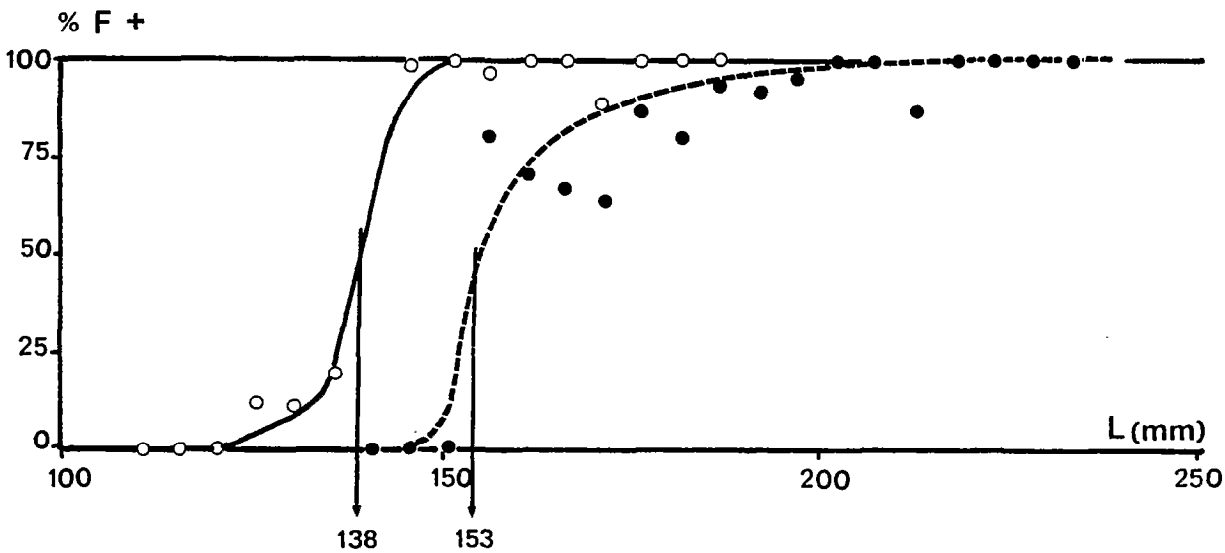


Figure 6-13 : Pourcentages de femelles de Brachysynodontis batensoda pubères au Delta pendant la période de reproduction (juin à septembre).
● Tchad Normal
o Petit Tchad

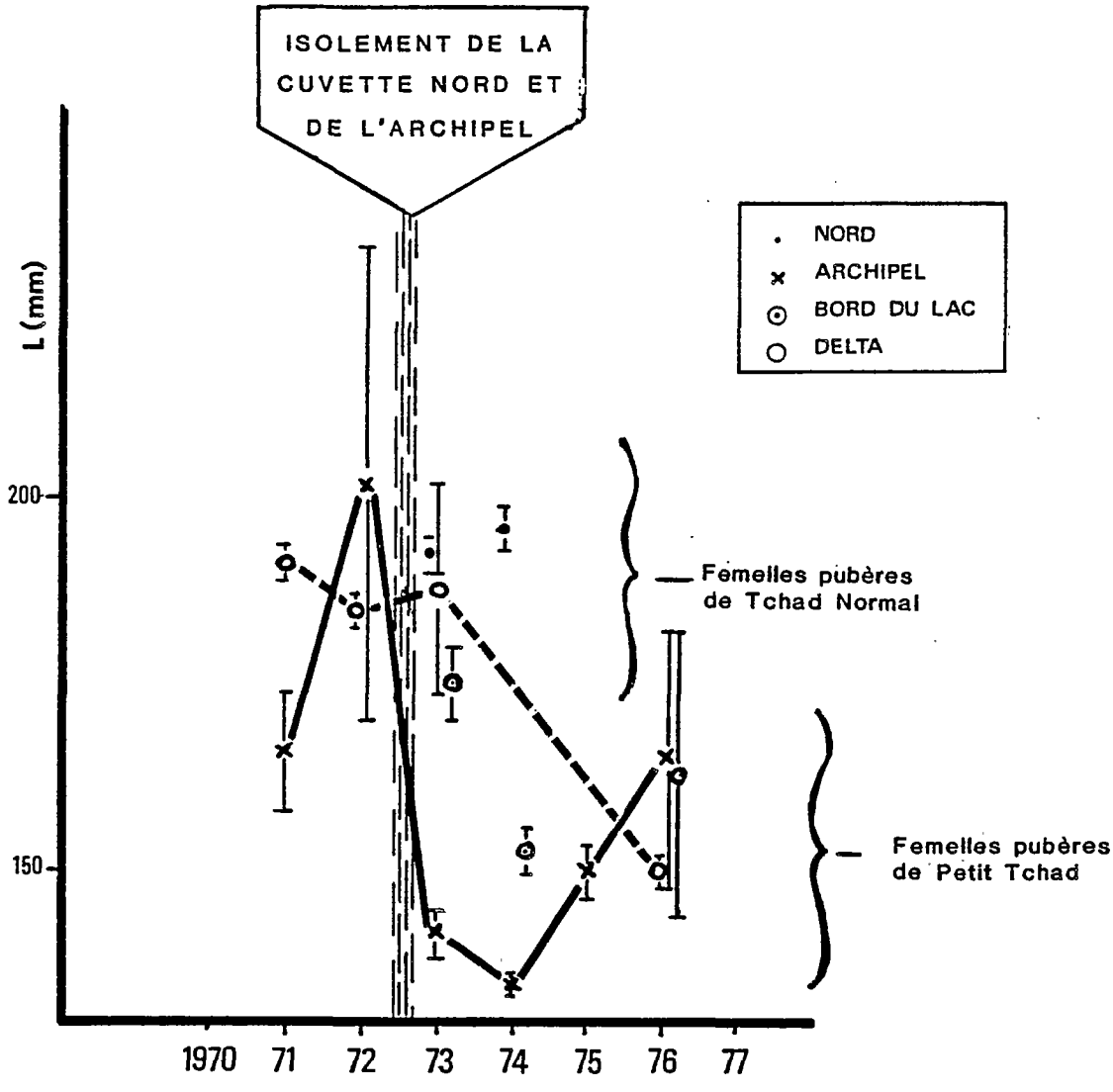


Figure 6-14 : Evolution inter-annuelle de la taille moyenne des femelles pubères de Brachysynodontis batensoda.

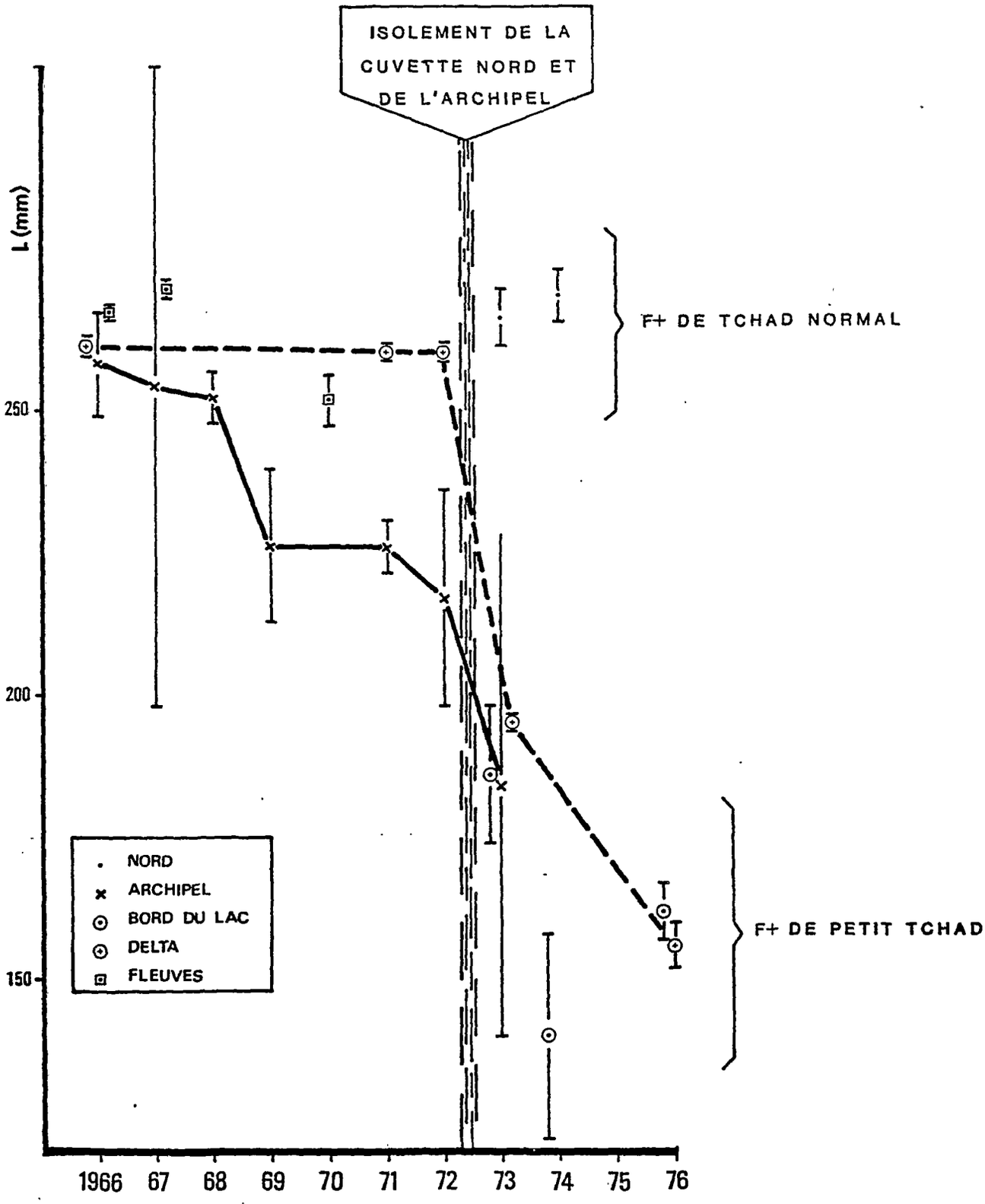


Figure 6-15 : Evolution inter-annuelle de la taille moyenne des F+ d'Alestes baremoze dans différentes régions.

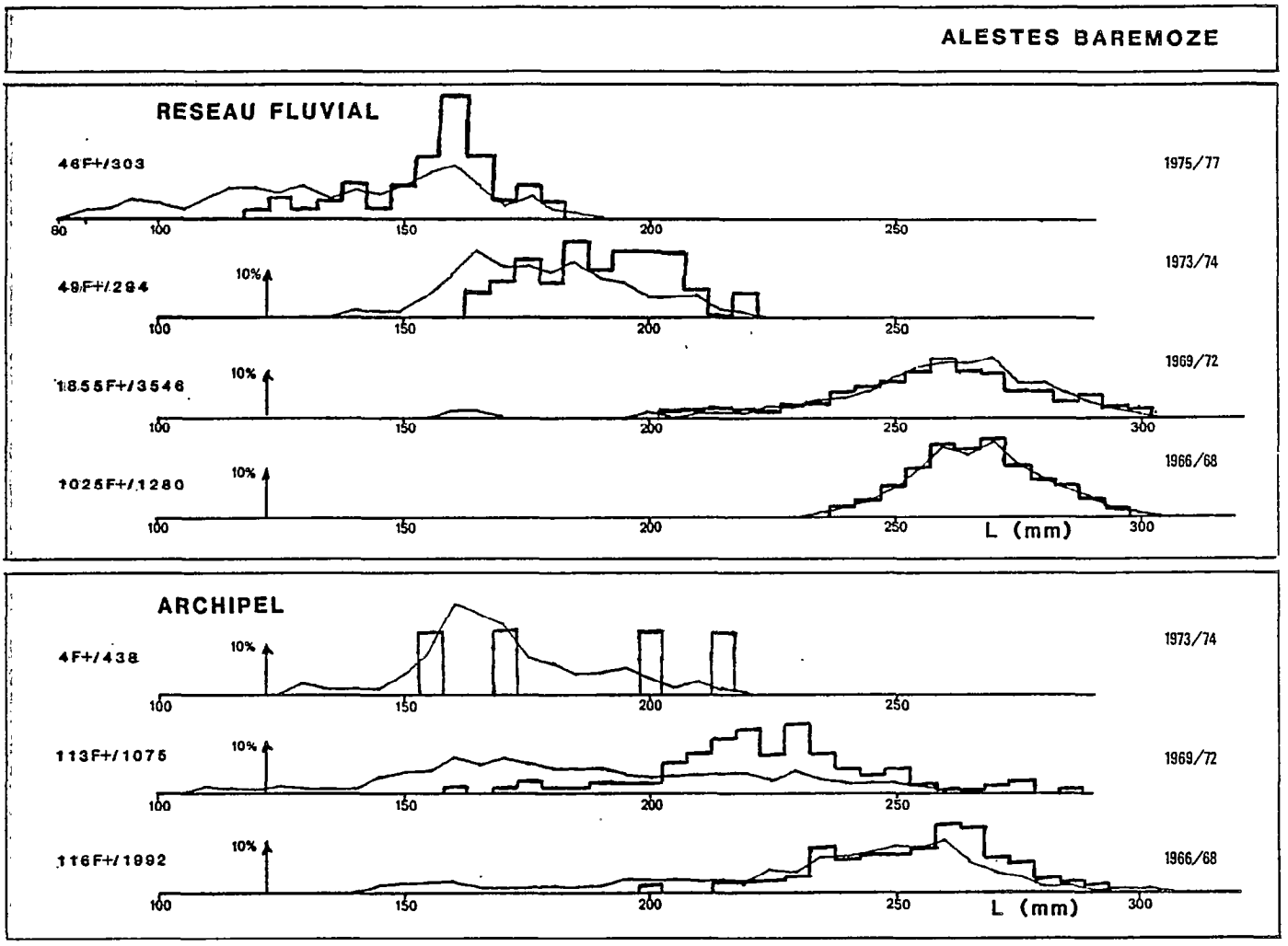


Figure 6-16 : Abondances par classe de taille exprimées en % des effectifs respectifs des F+ (histogramme) et de l'ensemble des femelles de taille $\geqslant$ L50.

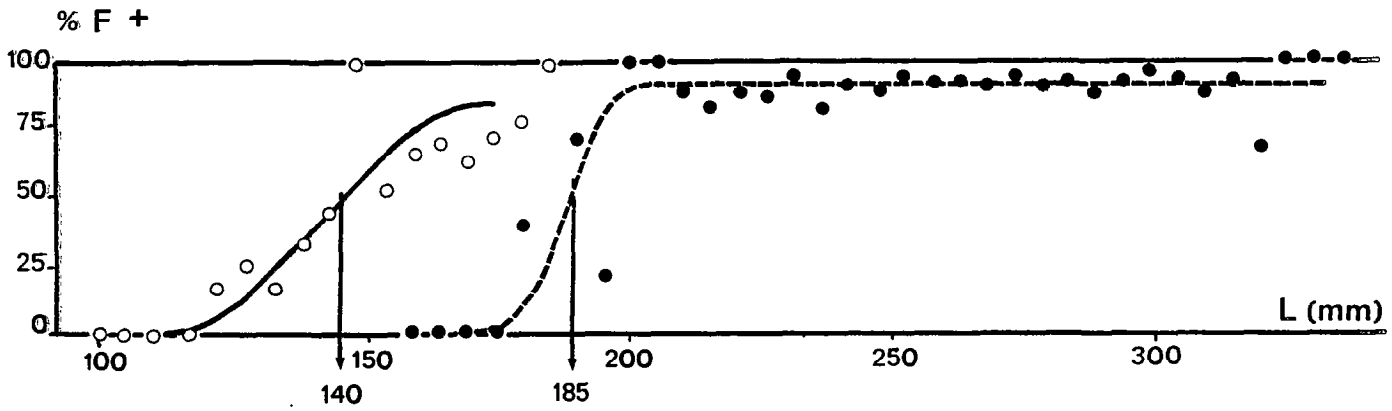


Figure 6-17 : Pourcentages de femelles pubères d'Alestes baremoze au Delta pendant la période de reproduction (juin à septembre).
● Tchad Normal
o Petit Tchad

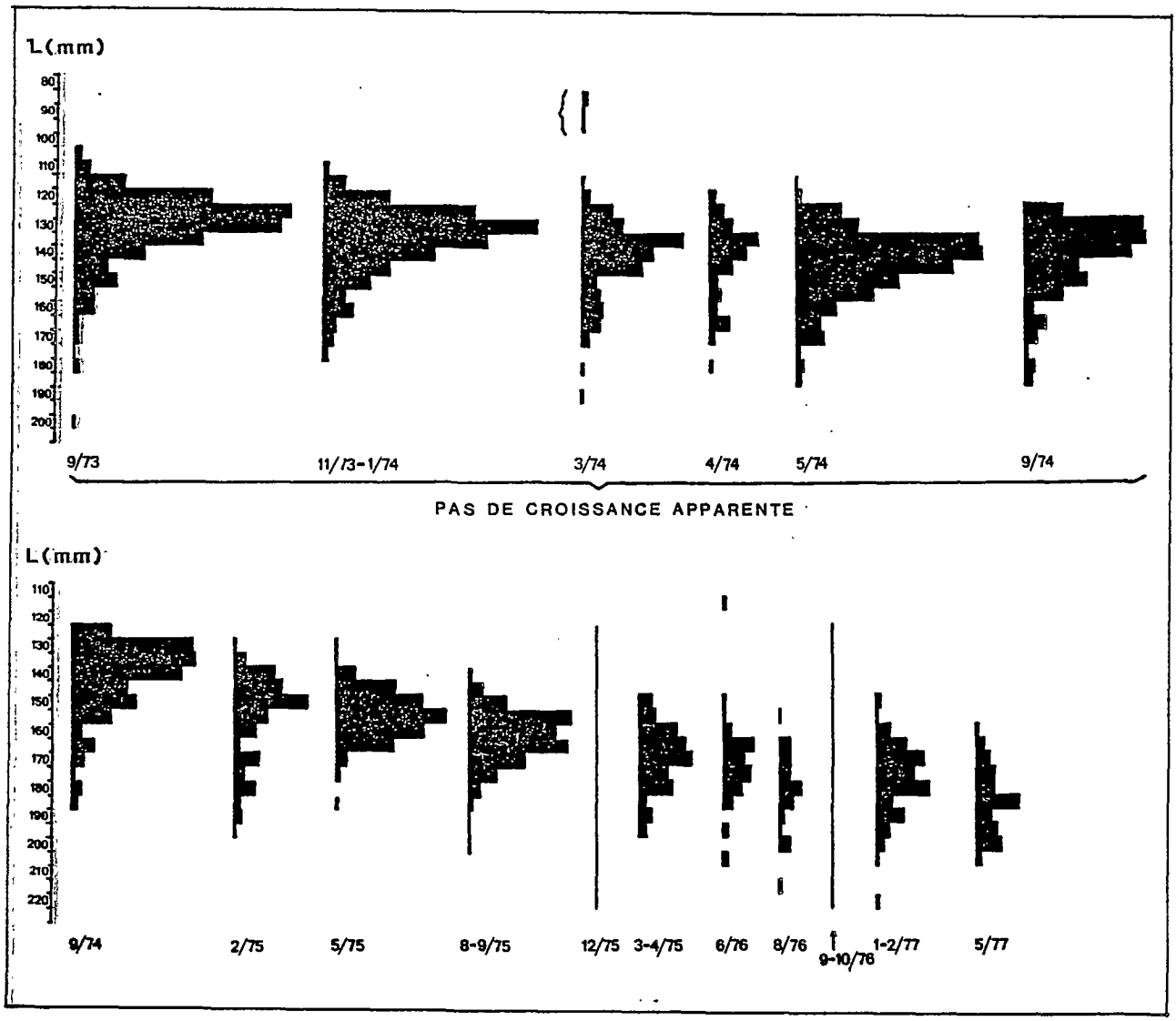


Figure 6-18 : Evolution des tailles des Synodontis schall capturés par l'ensemble de la batterie de filets maillants entre septembre 1973 et mai 1977 dans l'Archipel Sud-Est.

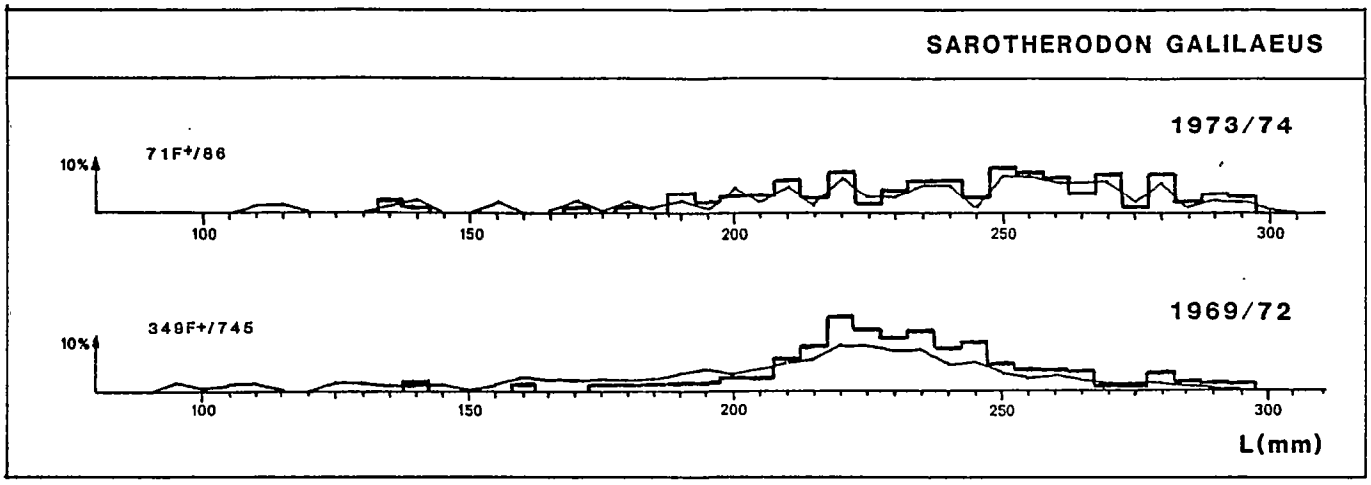


Figure 6-19 : Abondances par classe de taille exprimées en % des effectifs respectifs des F+ (histogramme)et des femelles de taille $\geqslant$ L50 (trait fin).

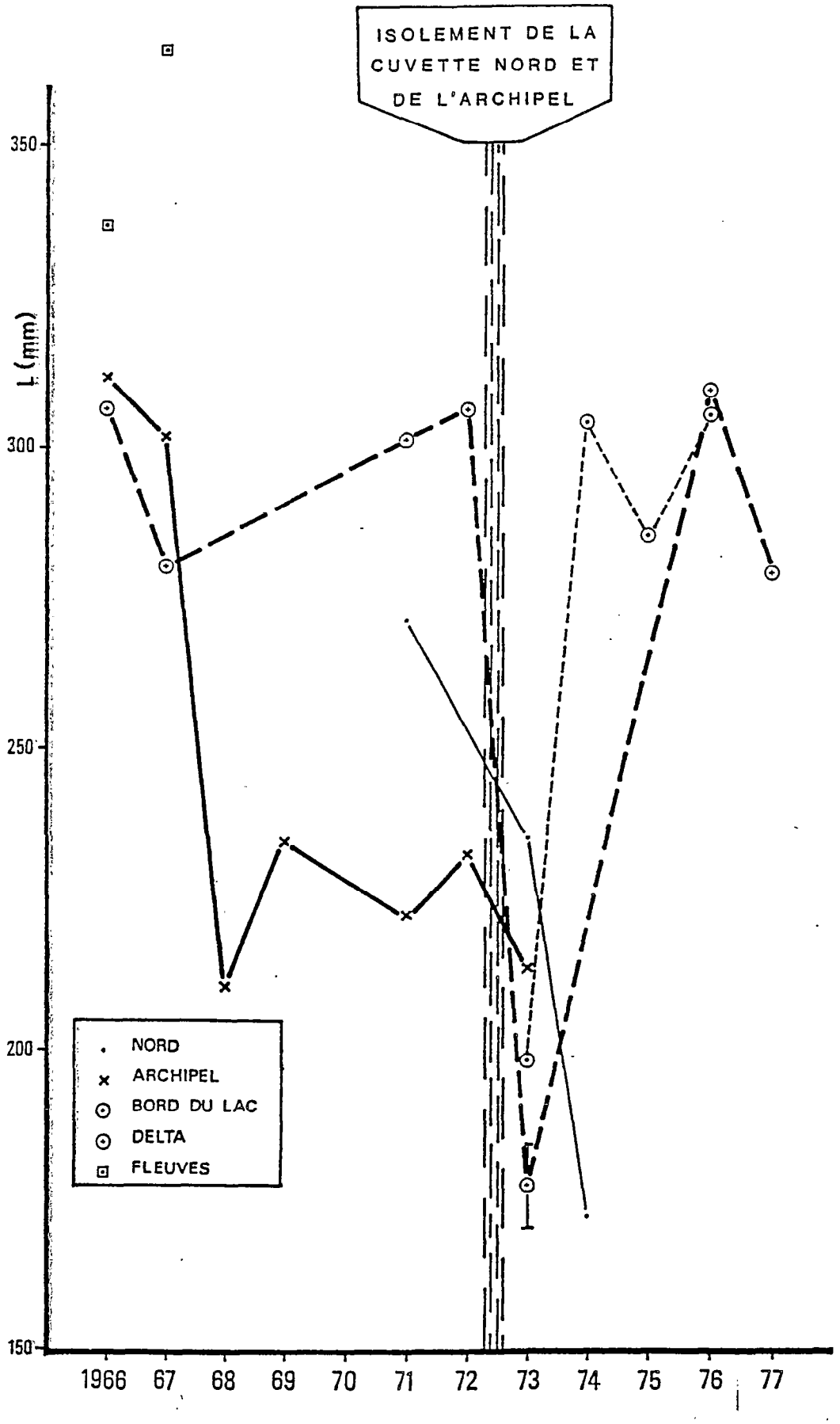


Figure 6-20 : Evolution inter- annuelle de la taille moyenne des F+ d'Hydrocynus forskalii dans différentes régions.

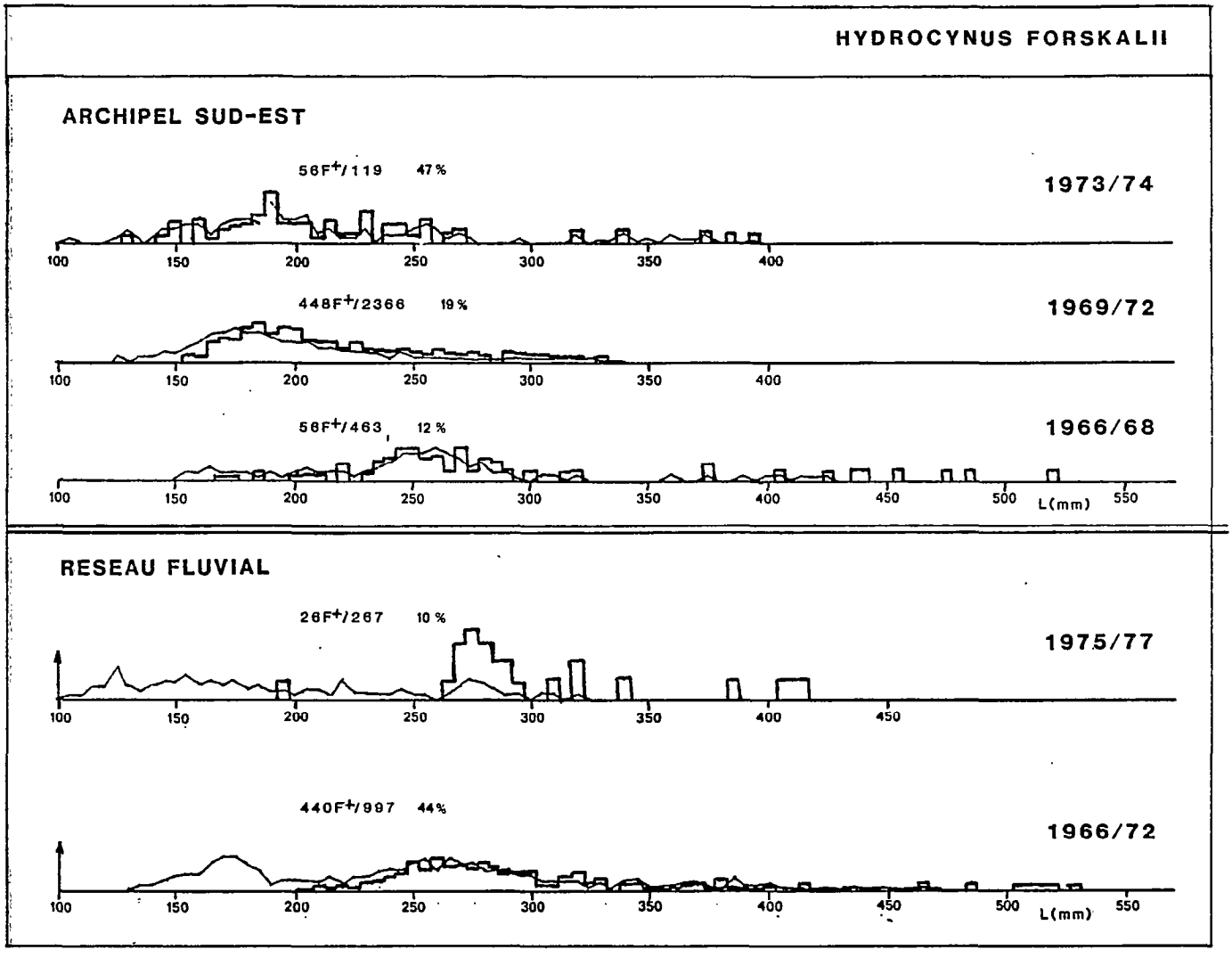


Figure 6-21 : Abondances par classes de taille exprimées en pourcentage des effectifs respectifs de femelles (trait fin) et de F+ (histogramme).

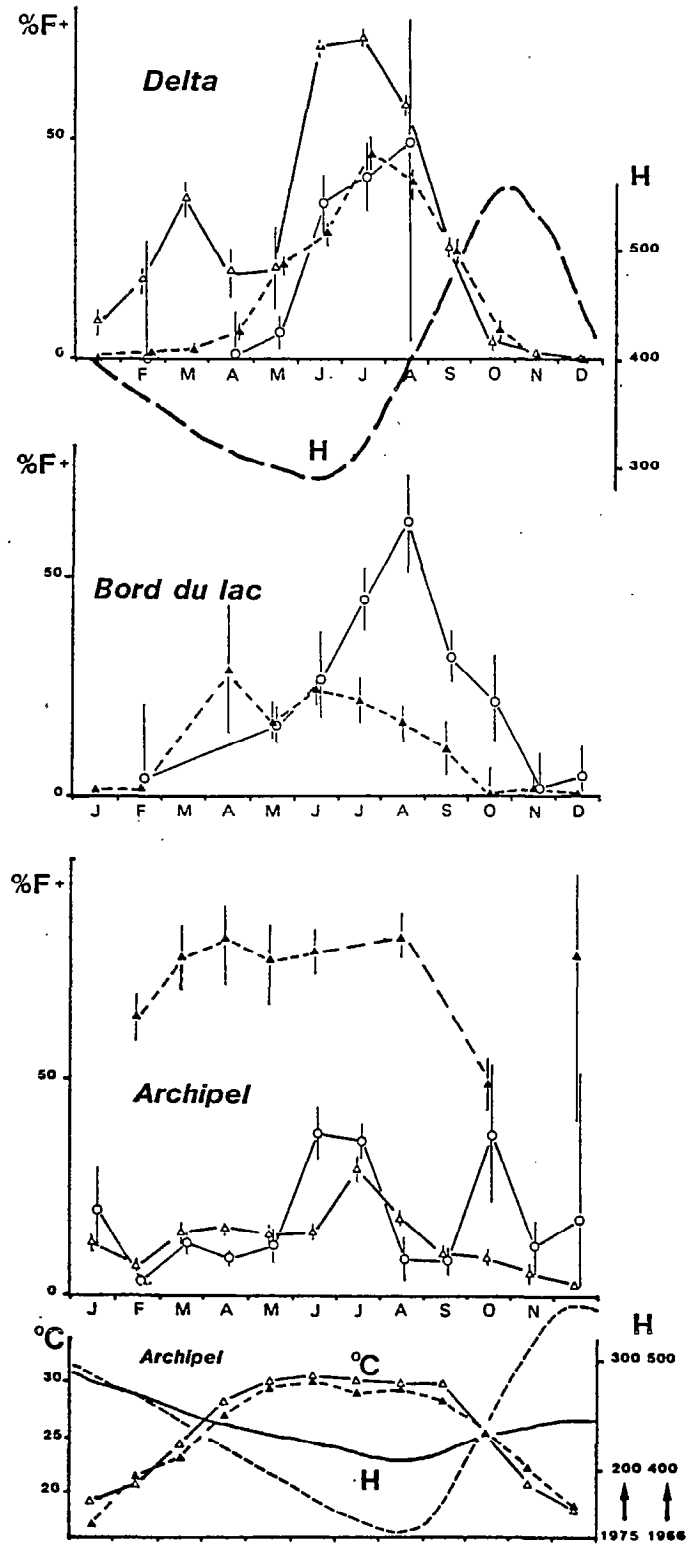


Figure 6-22 - Variation saisonnière du %F+ au Delta, au Bord du lac et dans l'Archipel en fonction de l'état lacustre.

——△—— : Tchad Normal

——o—— : Assèchement

– – –▲– – – : Petit Tchad

°C : Température en °C

H : Hauteur d'eau en cm

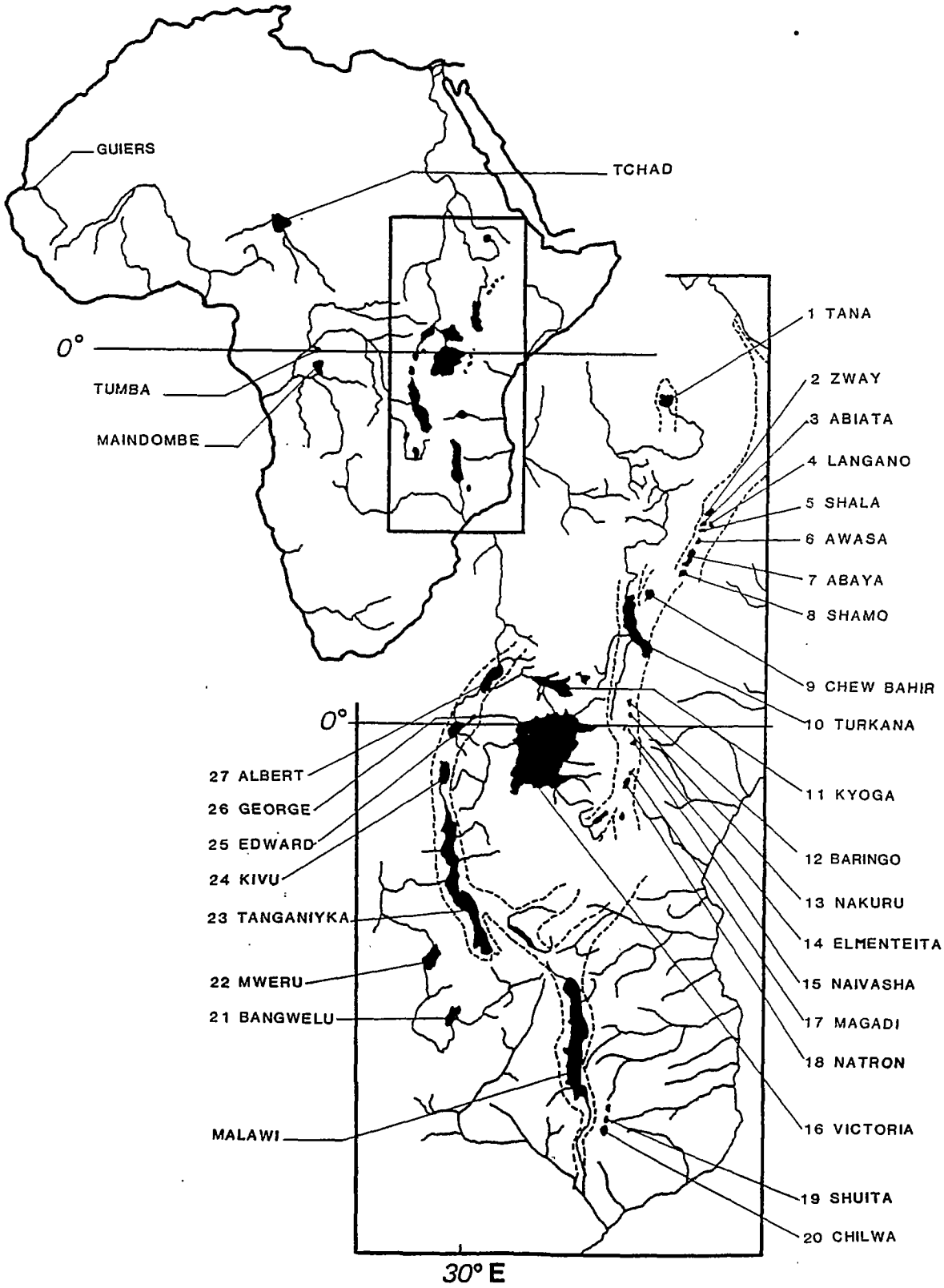


Figure 8-1 : Situation géographique des lacs africains.

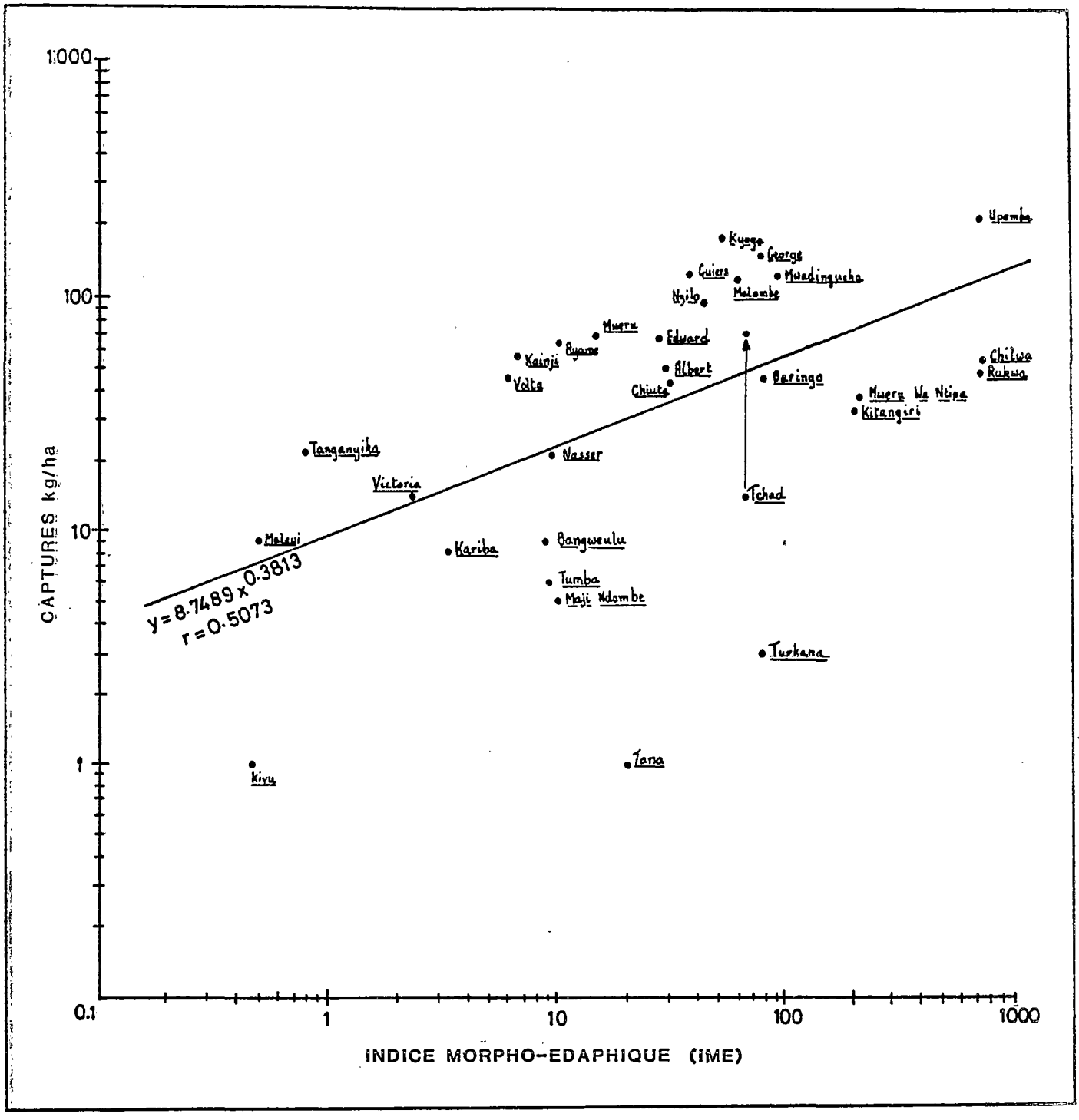


Figure 8-2 : Relation entre l'Indice Morpho-Edaphique et les captures dans 31 lacs d'Afrique tropicale (d'après Henderson et Welcomme, 1974). La flêche indique la correction que nous avons apportée pour le lac Tchad.

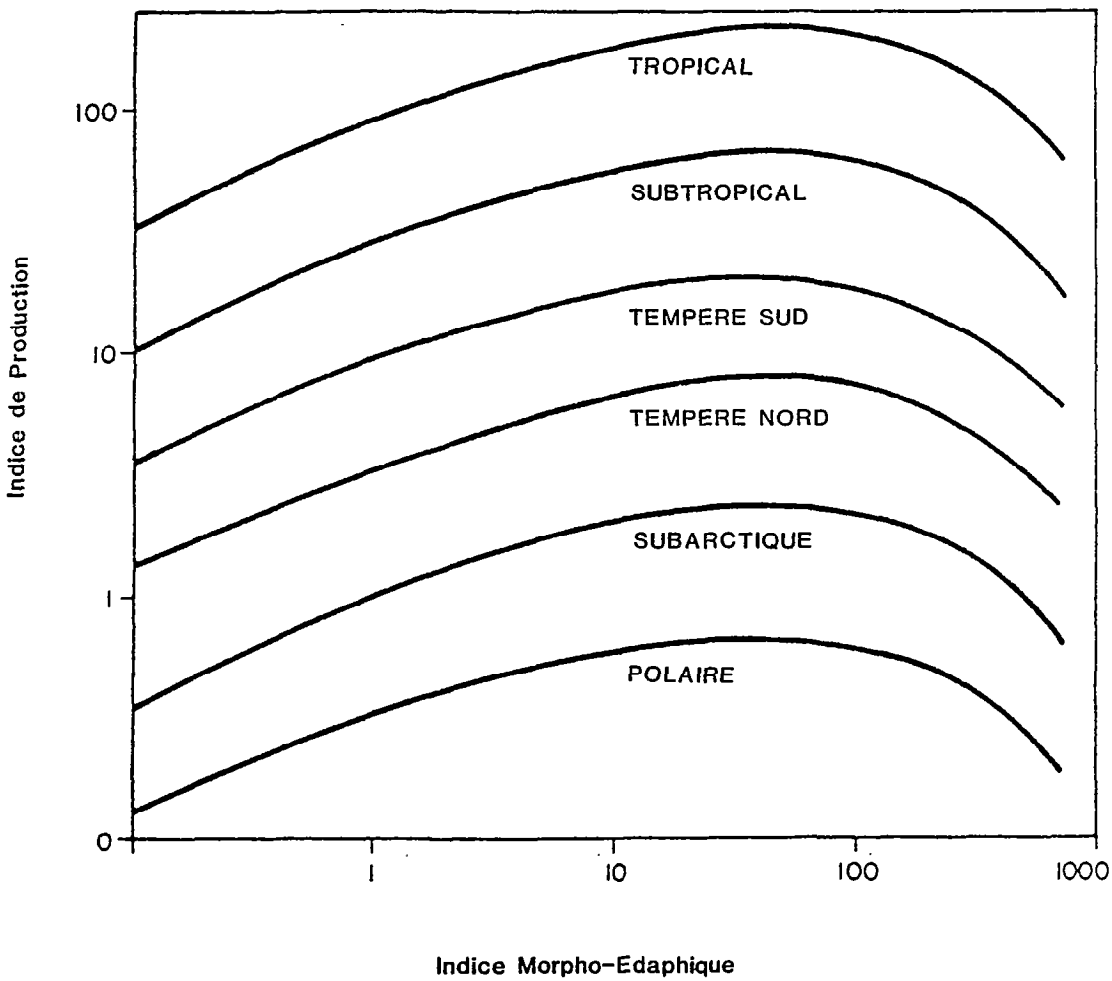


Figure 8-3 : Courbes prédictives de la production halieutique pour six ensembles de lacs naturels représentant six zones climatiques du monde (d'après Henderson et al., 1973).

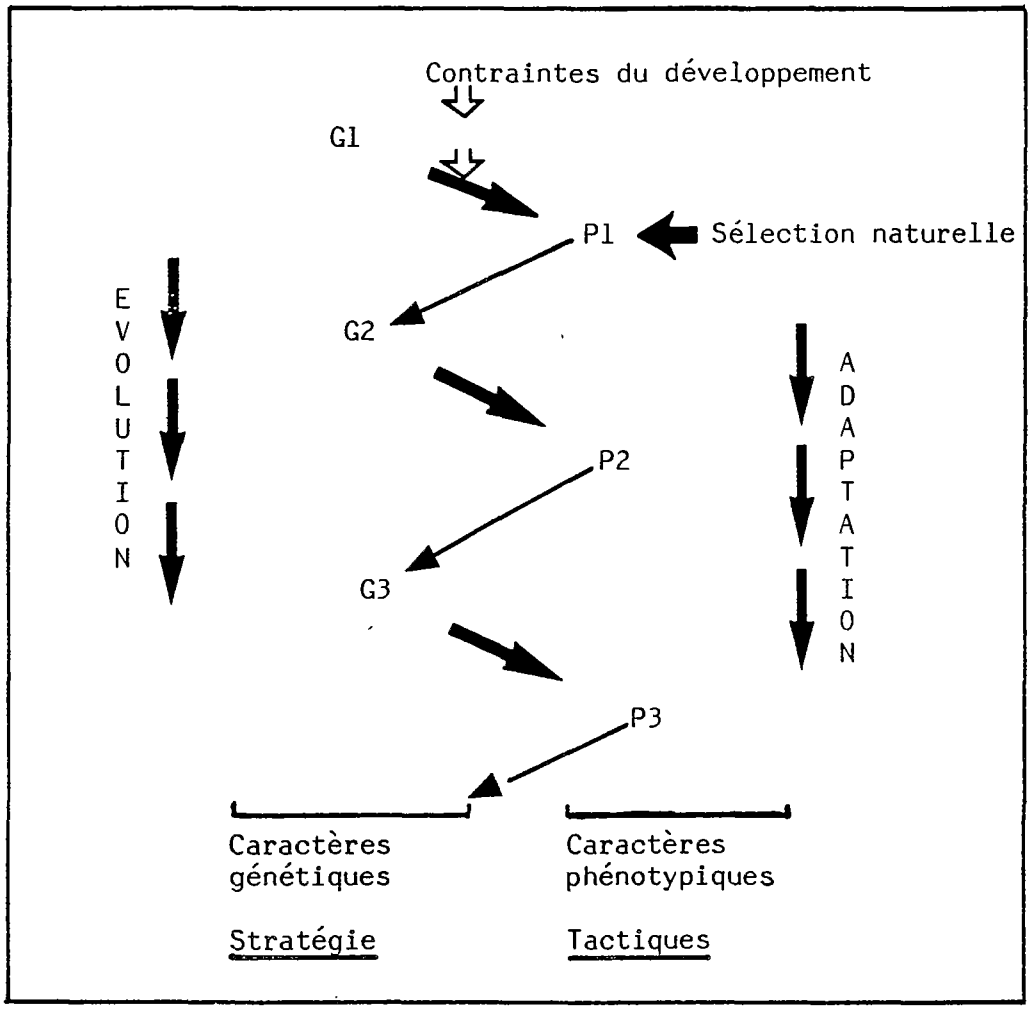


Figure 9-1 : Evolution et adaptation, terminologie employée.
G : génotype ; P : phénotype. (d'après David, comm. pers.)

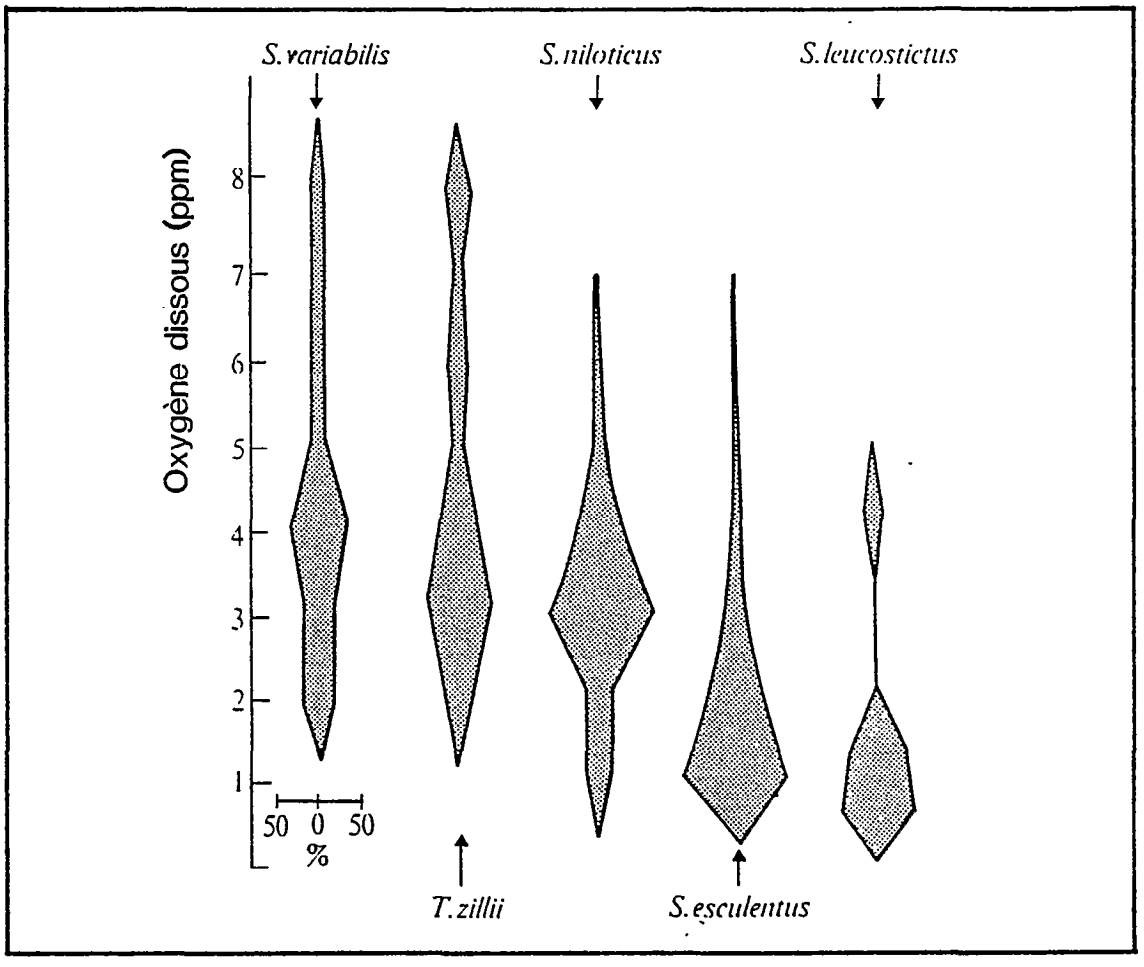


Figure 9-2 : Répartition de cinq espèces de Tilapia (Sarotherodon) en fonction de la concentration en oxygène dissous en bordure du lac Victoria et dans les marais des plaines d'inondation adjacentes (Welcomme, 1964).

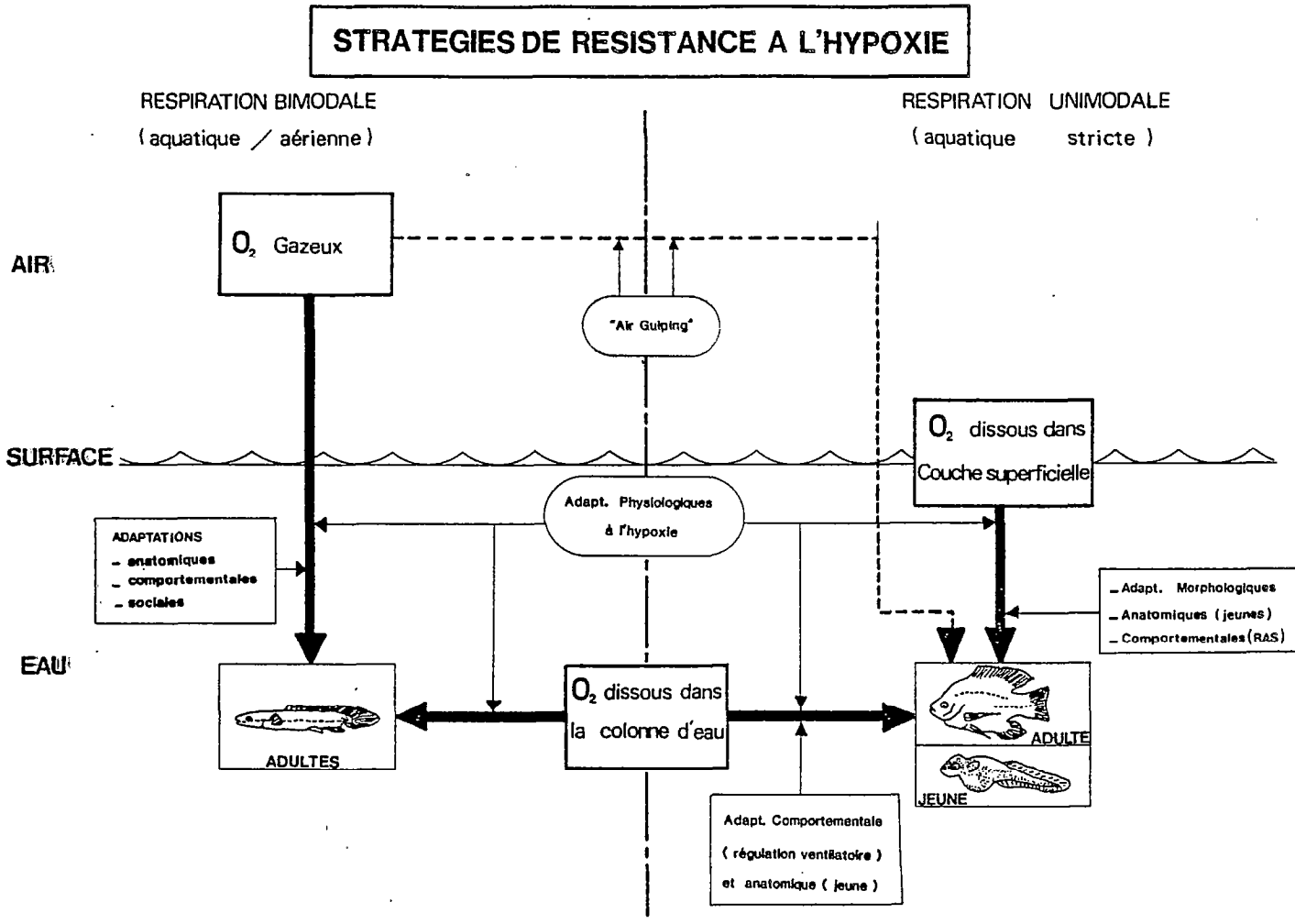


Figure 9-3 : Stratégies de résistance à l'hypoxie. Sources d'approvisionnement en oxygène et adaptations développées.

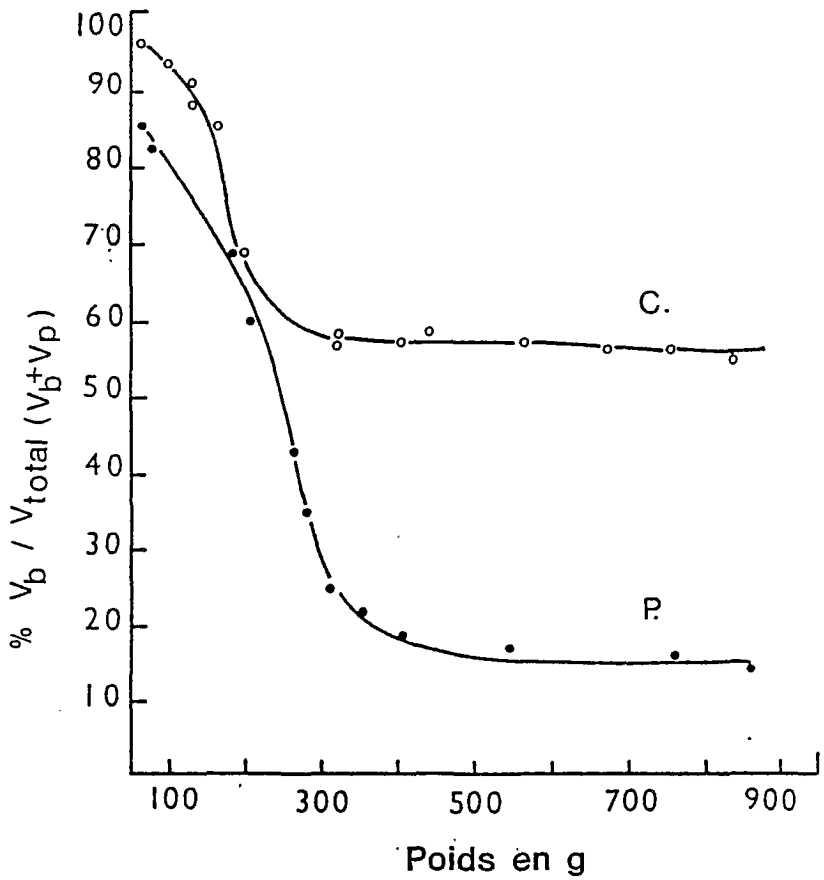


Figure 9-4 : Variation en % de la part d'oxygène prélevée par les branchies en fonction de l'âge (poids) chez Protopterus (P) et Clarias (C) (Babiker, 1979).

V_b : oxygène prélevé par les branchies
V_p : oxygène prélevé par les poumons

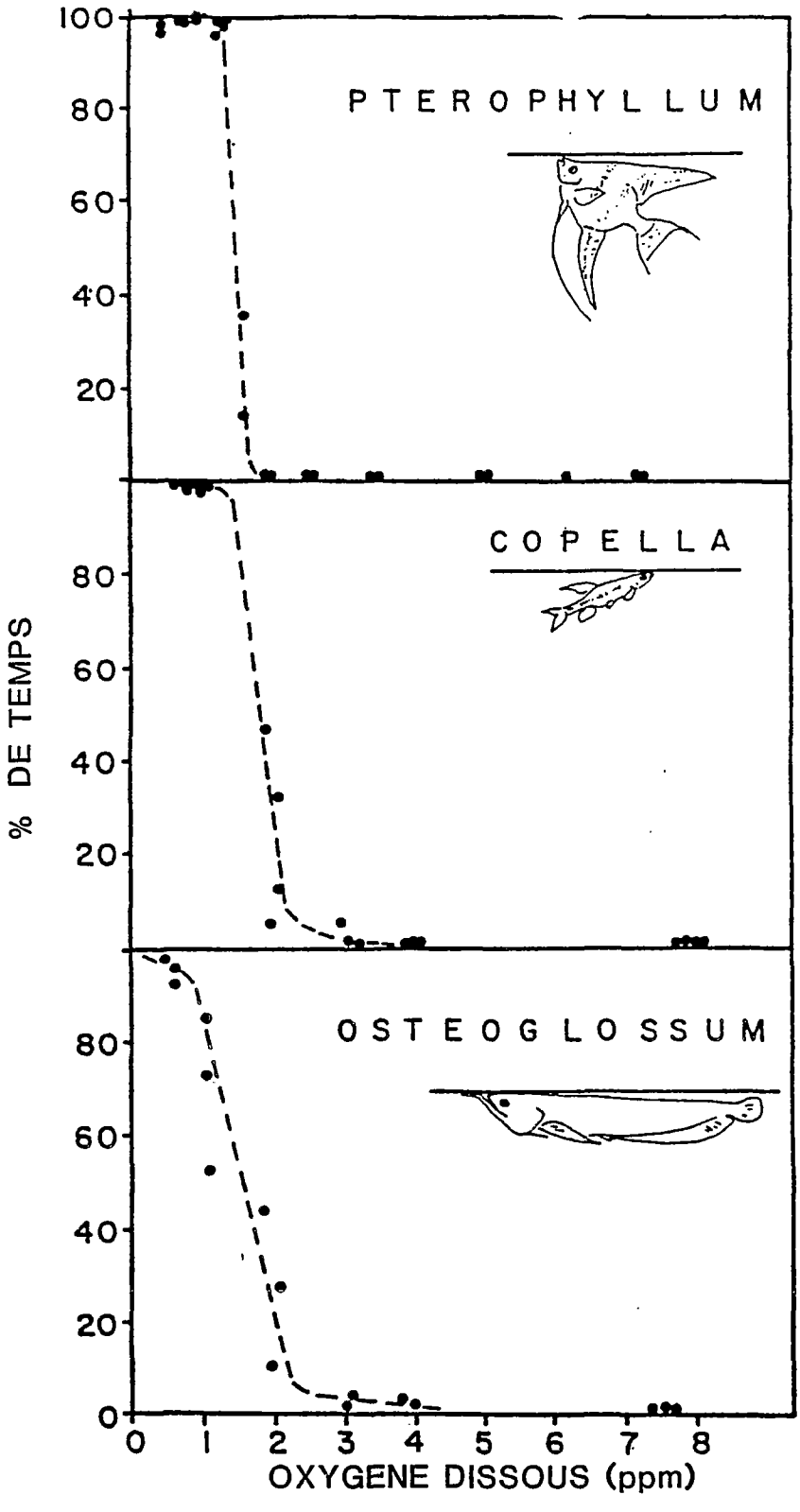


Figure 9-5 : Relation entre la concentration d'oxygène dans l'eau et le pourcentage de temps passé pour la respiration aquatique de surface chez trois espèces tropicales d'eau douce. La posture de chaque espèce pendant la respiration aquatique de surface est indiquée (Kramer, 1982).

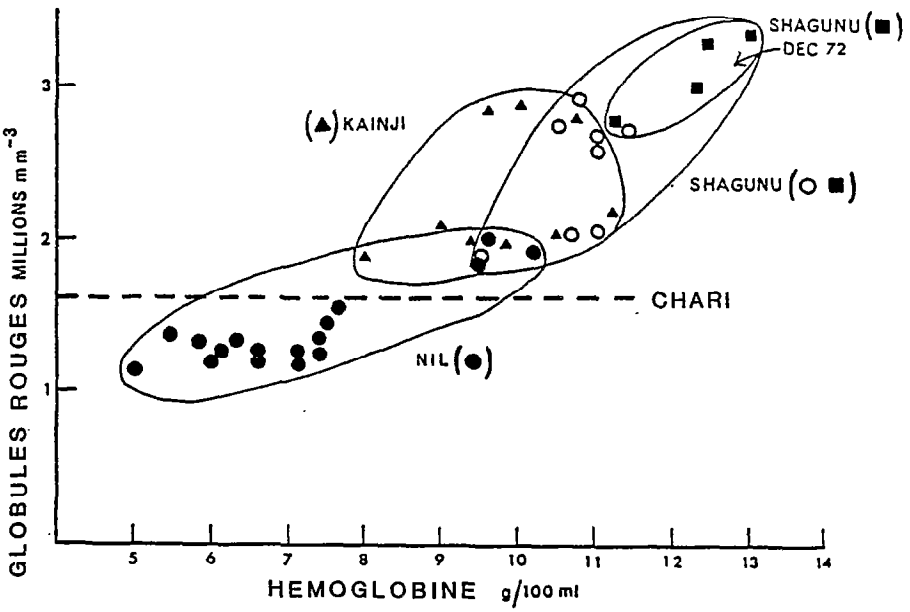


Figure 9-6 : Variation de la densité de globules rouges et de la concentration de l'hémoglobine du sang de Synodontis schall (Green, 1977).

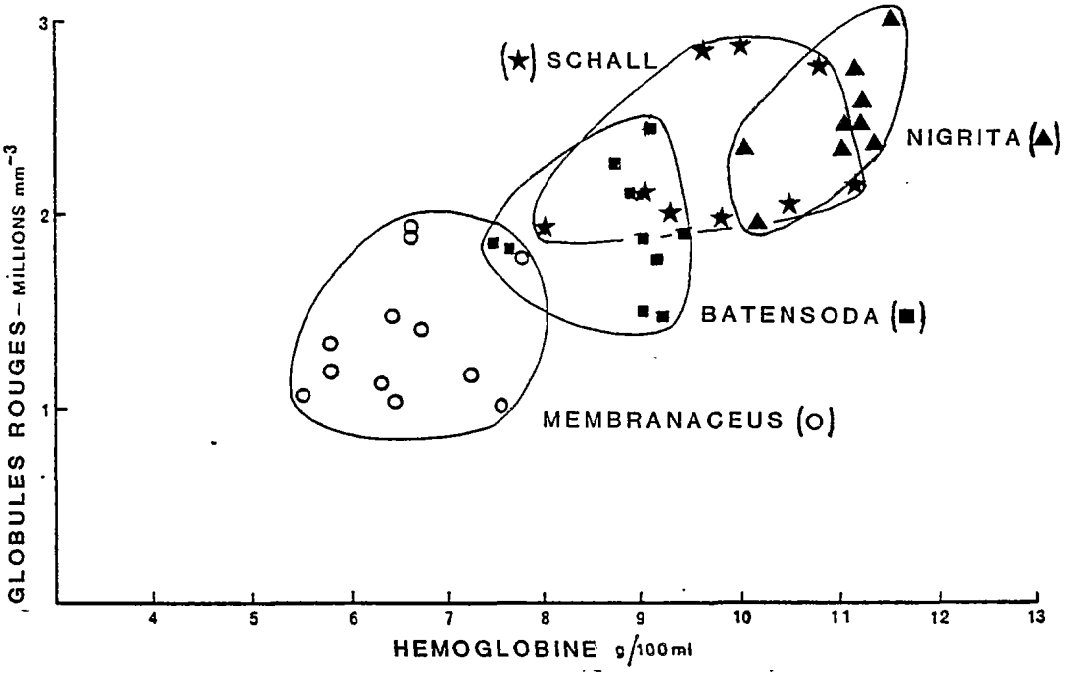


Figure 9-7 : Densité de globules rouges et concentration en hémoglobine dans le sang de trois espèces de Synodontis du lac Kainji (Green, 1977).

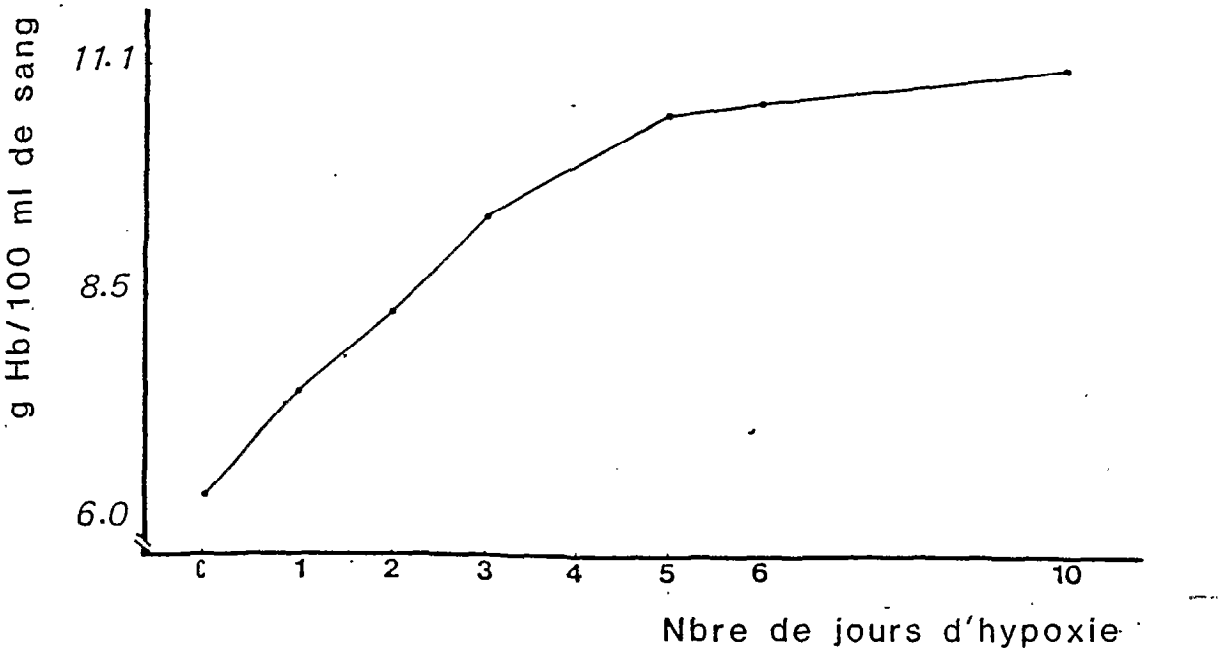


Figure 9-8 : Variation de la concentration en hémoglobine du sang d'Oreochromis niloticus en fonction du temps passé en conditions hypoxiques (D'Suze, à paraître).

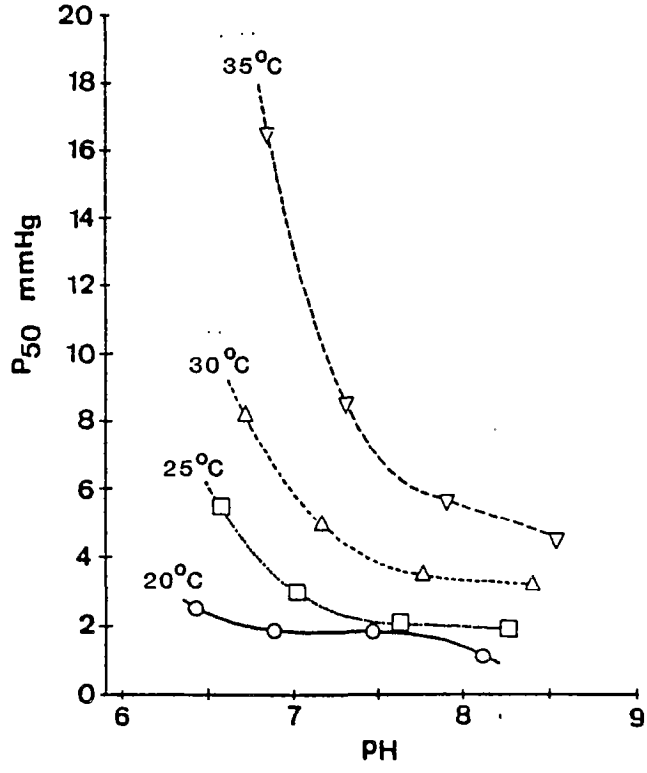


Figure 9-9 : Affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène en fonction du pH et de la température chez Oreochromis niloticus (Verheyen et al., 1985).

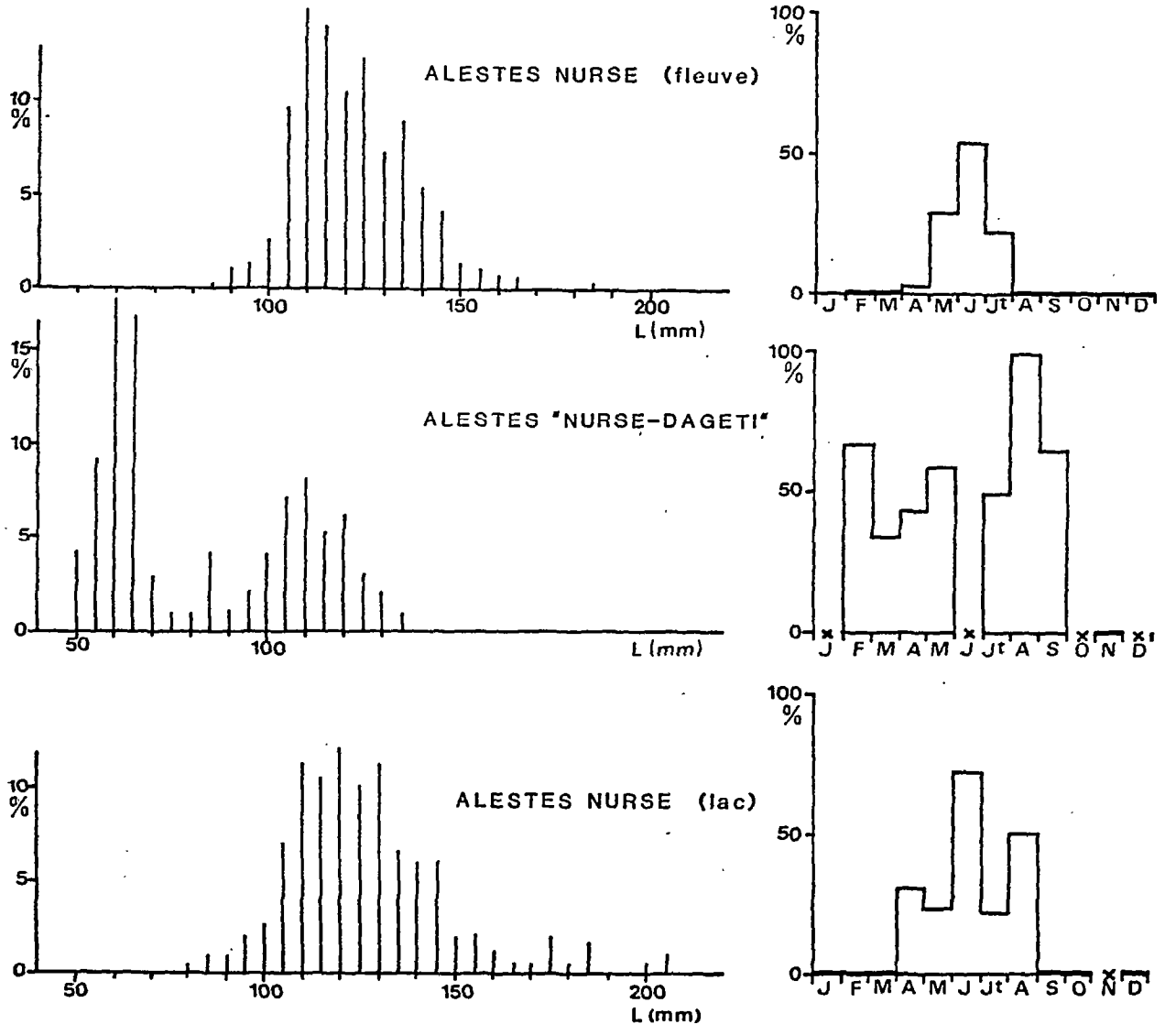


Figure 9-10 : Distributions d'abondance des F+ par classe de taille et pourcentages mensuels de F+ pour les populations fluviales d'Alestes nurse et lacustres d'Alestes nurse et Alestes "nurse-dageti".

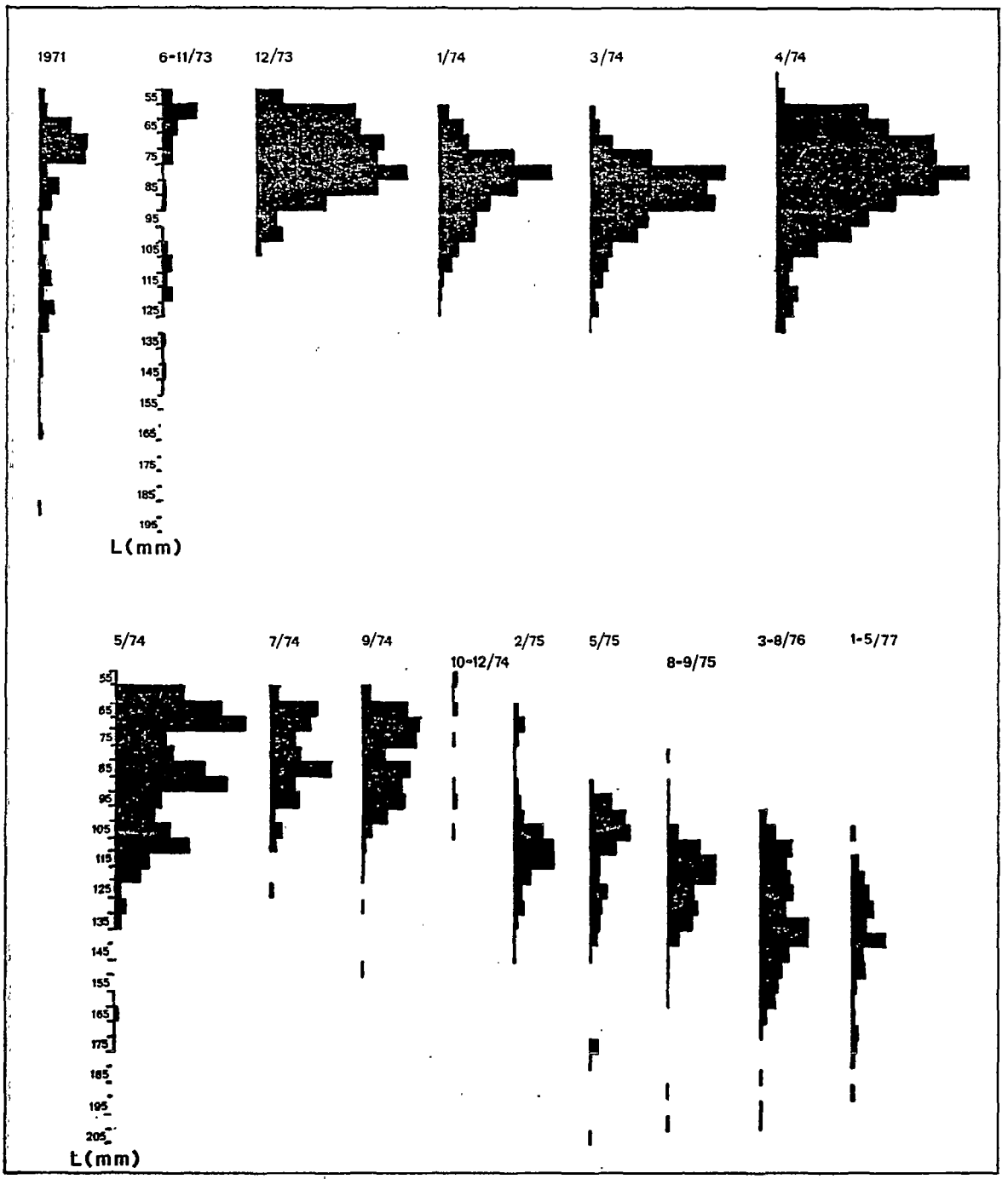


Figure 9-11 : Evolution des tailles des Alestes nurse (lato sensu) capturés dans l'Archipel Sud-Est entre 1971 et mai 1977.

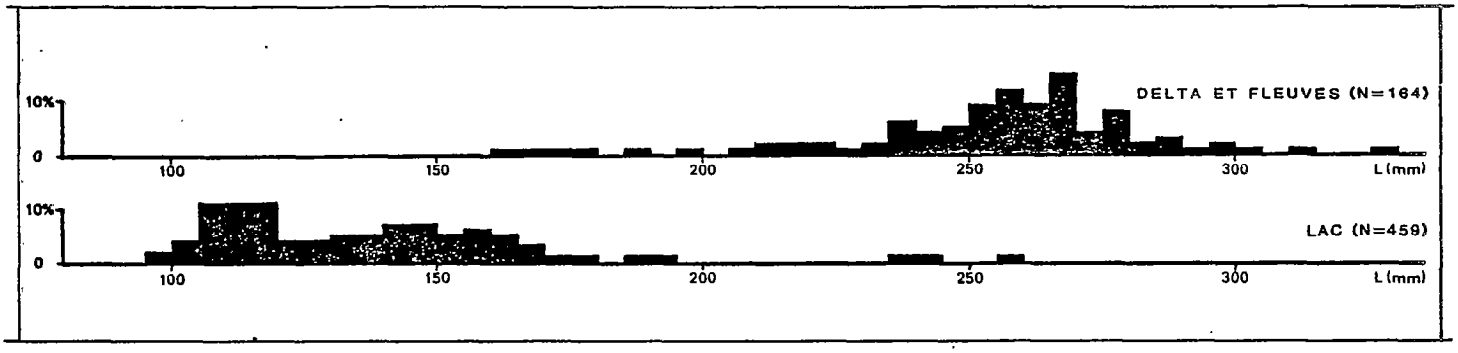


Figure 9-12 : Distributions des fréquences des tailles des F+ d'Eutropius niloticus dans le lac et le réseau fluvial.

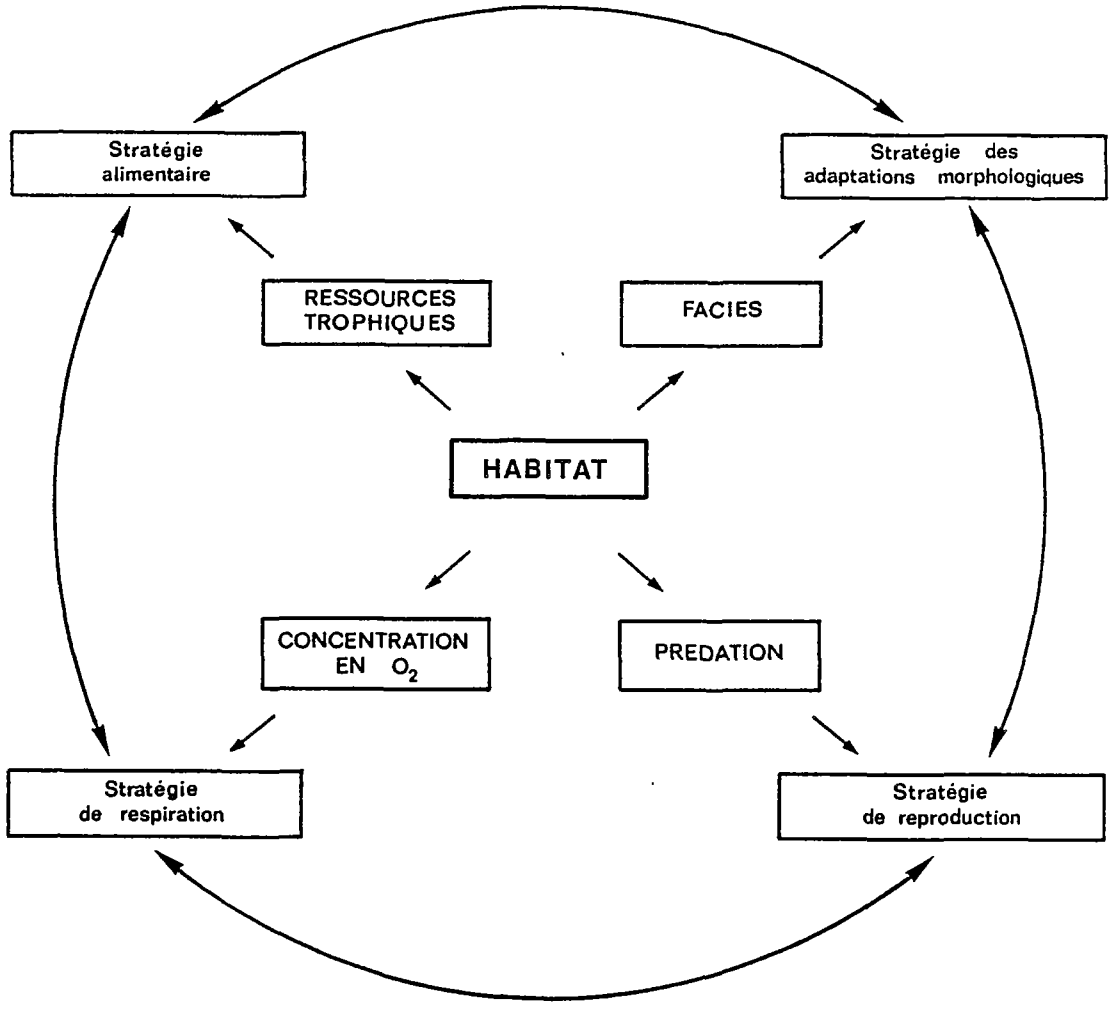
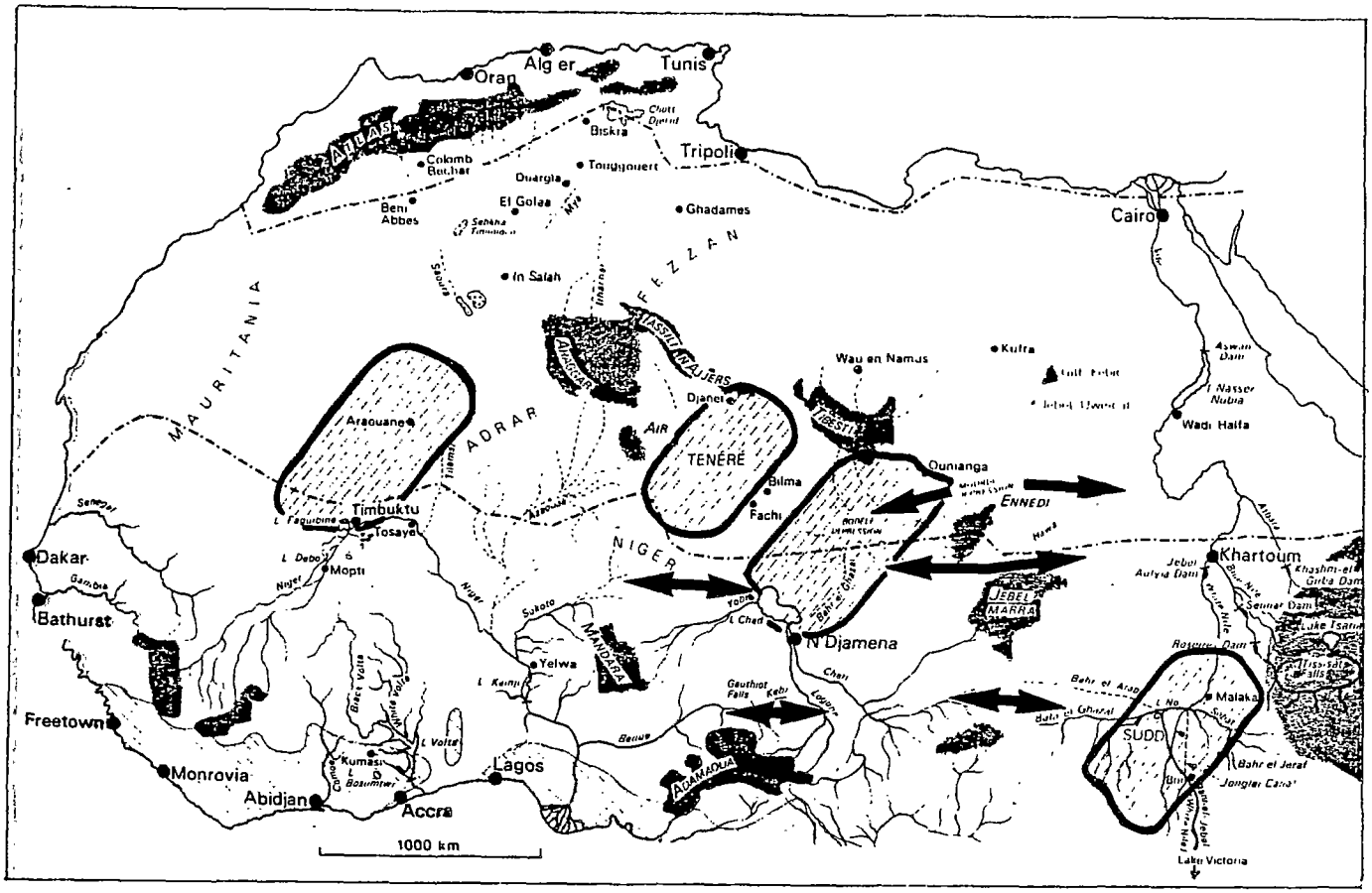


Figure 9-13 : Représentation schématique de l'interdépendance des adaptations d'une espèce pour un habitat donné.



Figure 10-1 : Proposition de carte paléo-géographique de l'Afrique du pré-Rift (pré-Miocène) par Heinzelin (in Howell et Bourlière, 1964 p. 650). Les petits détails tels que les cours d'eau sont tracés au jugé et il n'existe pas d'indice pour indiquer la répartition des lacs ou des marais à l'intérieur des bassins.



.Altitude supérieure à 1000 m
Grandes étendues d'eau pendant le Pléistocène récent
Lacs
Chotts
Cours d'eau permanent
Cours d'eau temporaire
Isohyète 100 mm
Forêt humide
Liaisons possibles entre bassins

Figure 10-2 : Liaisons ayant peut-être existé entre le Bassin Tchadien et les bassins fluviaux voisins (d'après Greenwood, 1983).

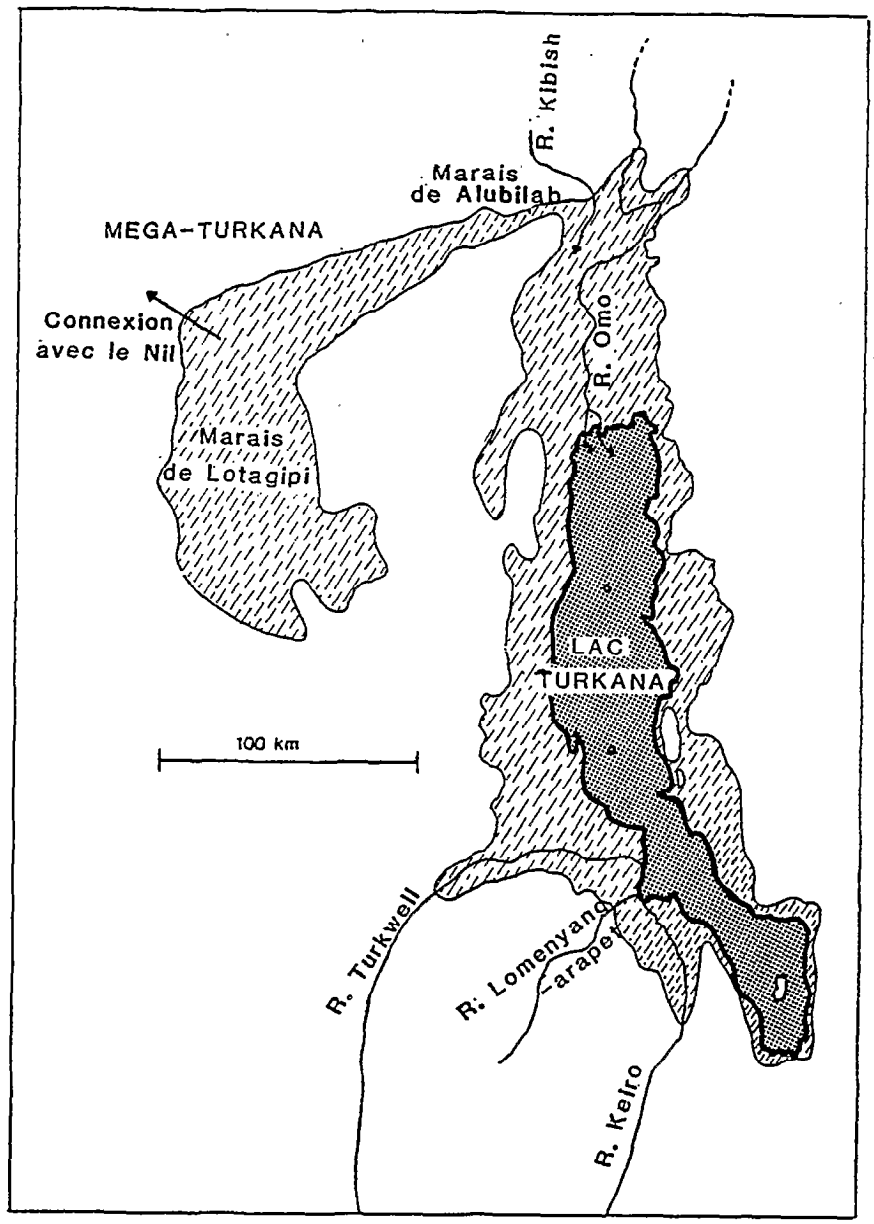


Figure 10-3 : Limites estimées du Mega-Turkana, 10 000 ans B.P. (plan d'eau 130 m au-dessus du niveau actuel) et point de connexion hypothétique avec le Nil. (d'après Hopson, 1982).

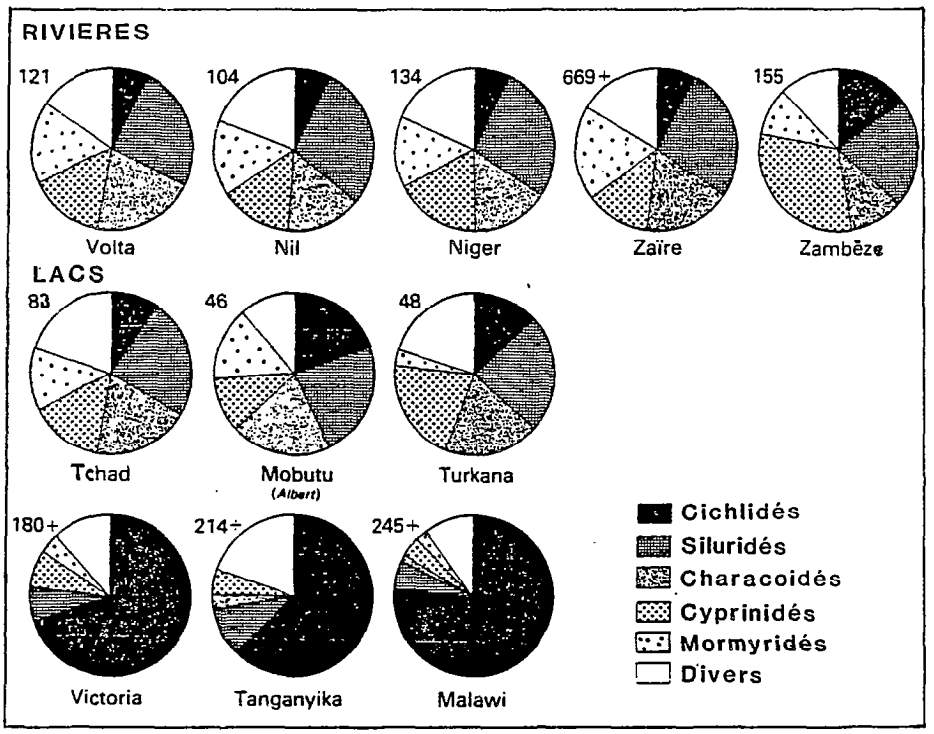


Figure 10-4 : Proportions des principaux groupes de poissons dans divers lacs et rivières.
Le nombre adjacent à chaque diagramme indique le nombre total d'espèces recueillies jusqu'ici. Le signe + indique que la ponte annuelle des espèces sera probablement augmentée. (in Beadle, 1981).

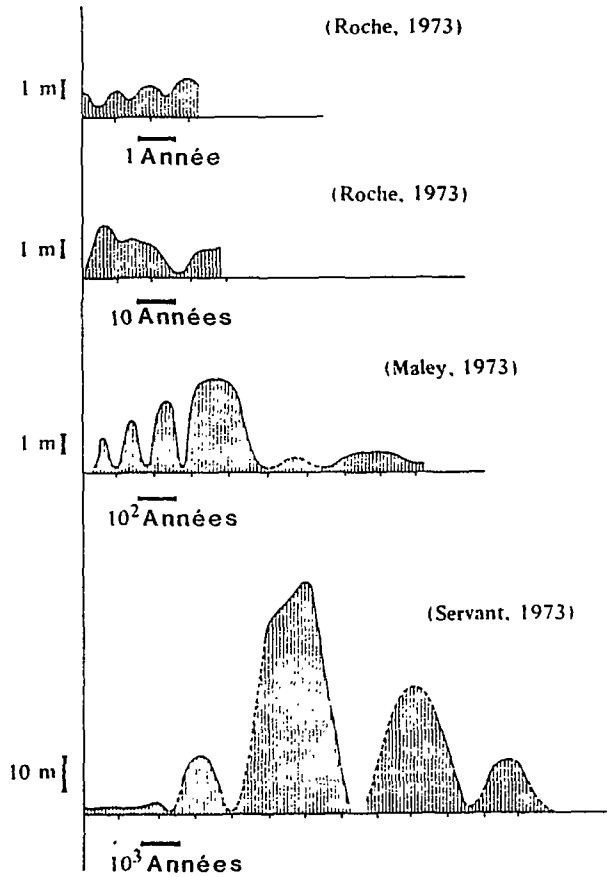


Figure 10-5 : Oscillations du niveau du lac Tchad à différentes échelles de temps (d'après Servant et Servant-Vildary 1980).

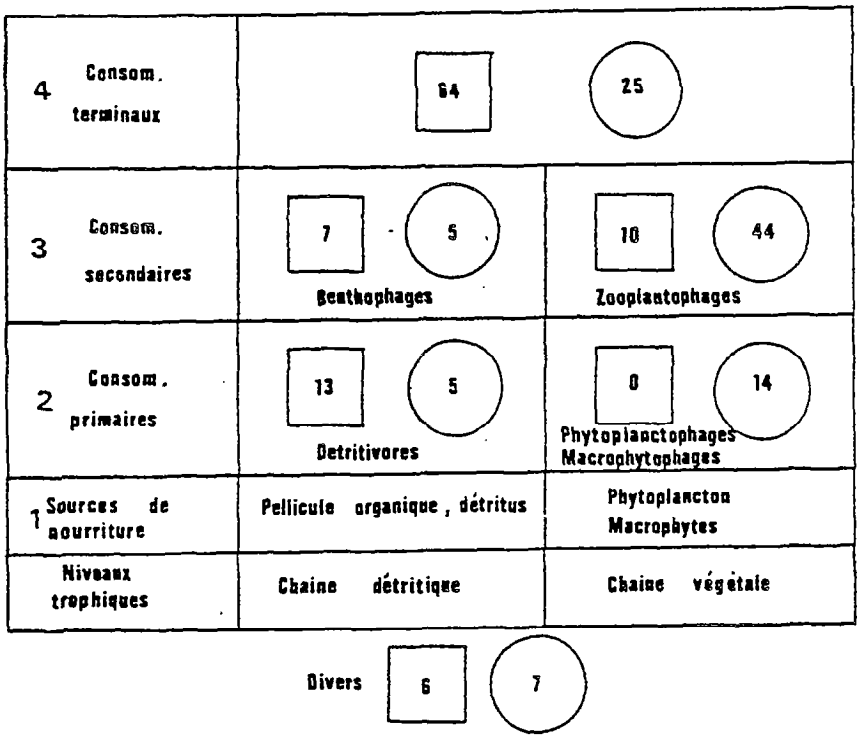


Figure 10-6 : Importance comparée des différents groupes de consommateurs dans l'archipel (cercles) et dans les eaux libres (carrés) en pourcentage de la biomasse. (in Lauzanne, 1976).

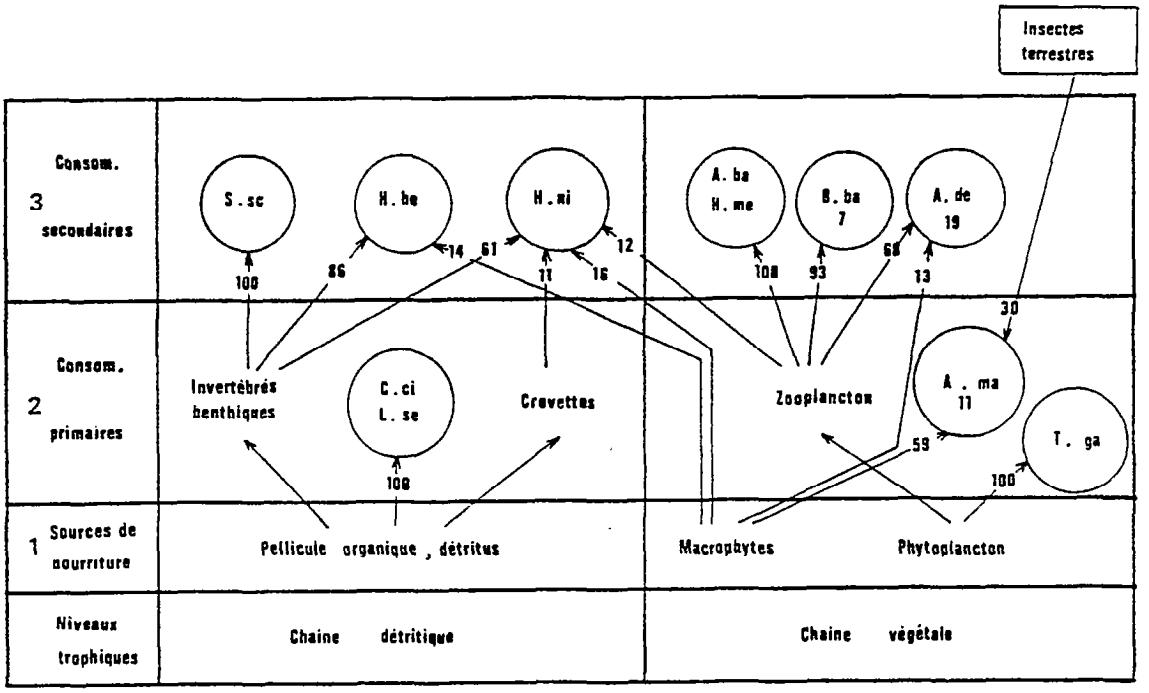


Figure 10-7A : Chaînes alimentaires des consommateurs primaires et secondaires de l'archipel. Les flèches indiquent le sens des apports et les nombres, les pourcentages volumètriques de ces apports dans les régimes alimentaires. Les nombres figurant dans les cercles correspondent à des proies dont nous ignorons la position trophique.
(S. sc : Synodontis schall, H. be : Hyperopisus bebe, H. ni : Heterotis niloticus, A. ba : Alestes baremoze, H. me : Hemisynodontis membranaceus, B. ba : Brachysynodontis batensoda, A. de : Alestes dentex, A. ma : Alestes macrolepidotus, T. ga : Tilapia galilea, C. ci : Citharinus citharus, C. di : Citharinus distichodoides, L. se : Labeo senegalensis, L. co : Labeo coubie, D. ro : Distichodus rostratus, S. cl : Synodontis clarias). (in Lauzanne, 1976).

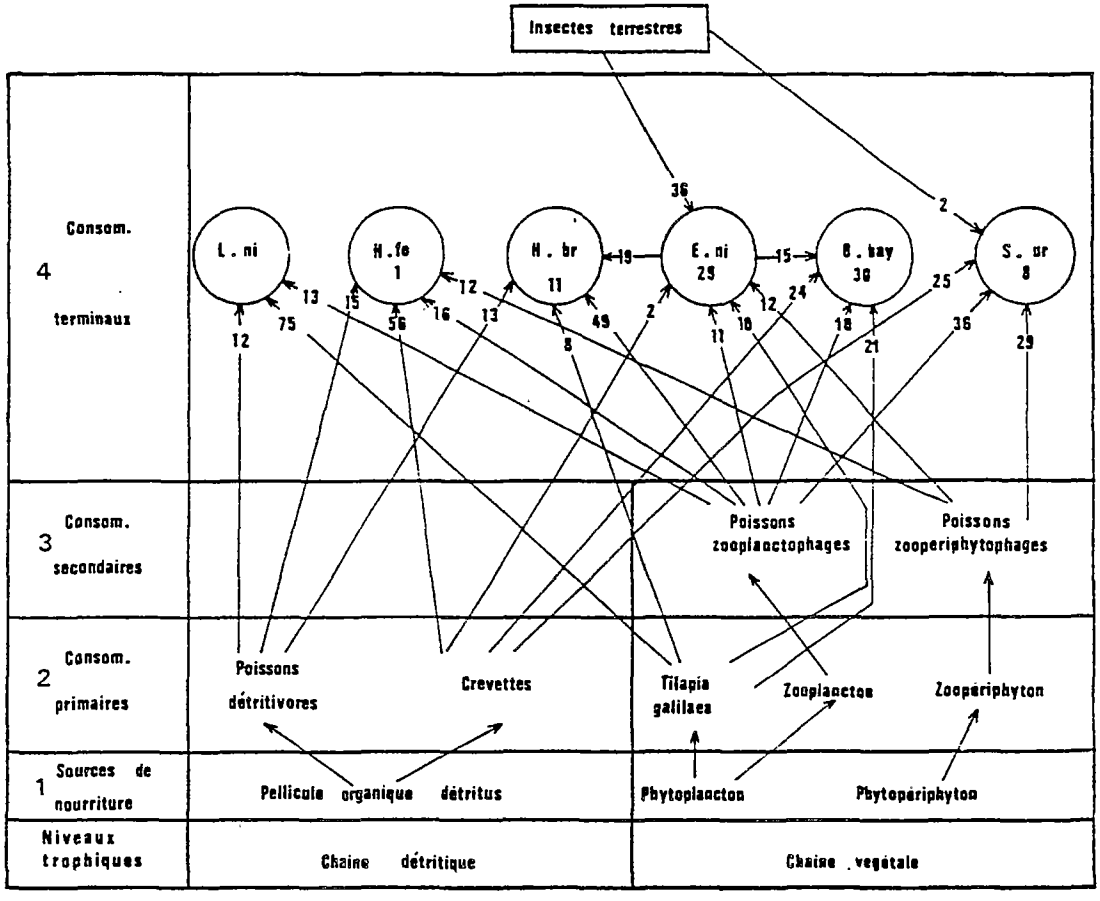


Figure 10-7B : Réseaux alimentaires des consommateurs terminaux de l'archipel (L. ni : Lates niloticus, H. fo : Hydrocynus forskalii, H. br : Hydrocynus brevis, E. ni : Eutropius niloticus, B. bay : Bagrus bayad, S. ur : Schilbe uranoscopus). (in Lauzanne, 1976).

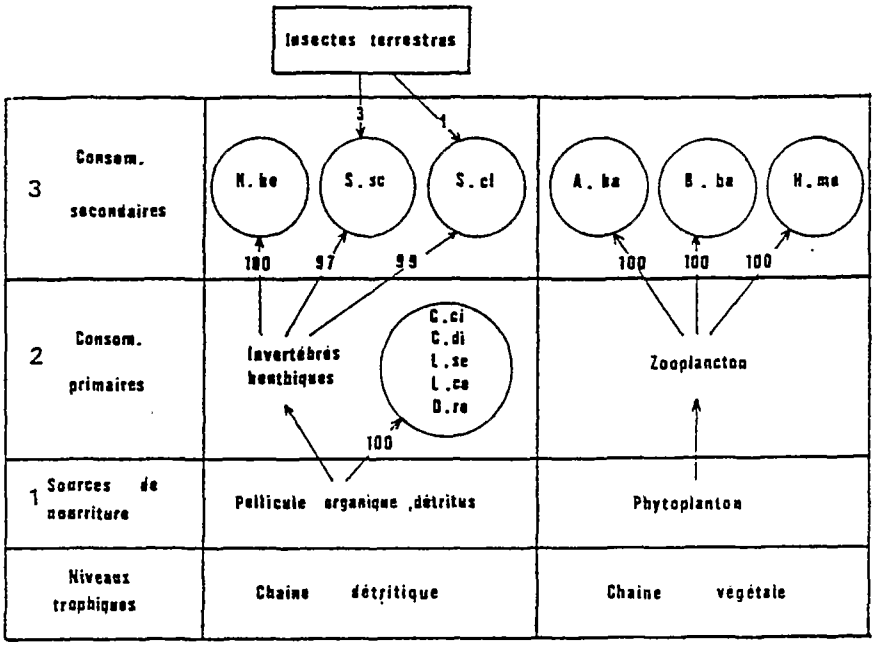


Figure 10-8A : Chaînes alimentaires des consommateurs primaires et secondaires des eaux libres (même légende que la figure 10-7A) (in... Lauzanne, 1976).

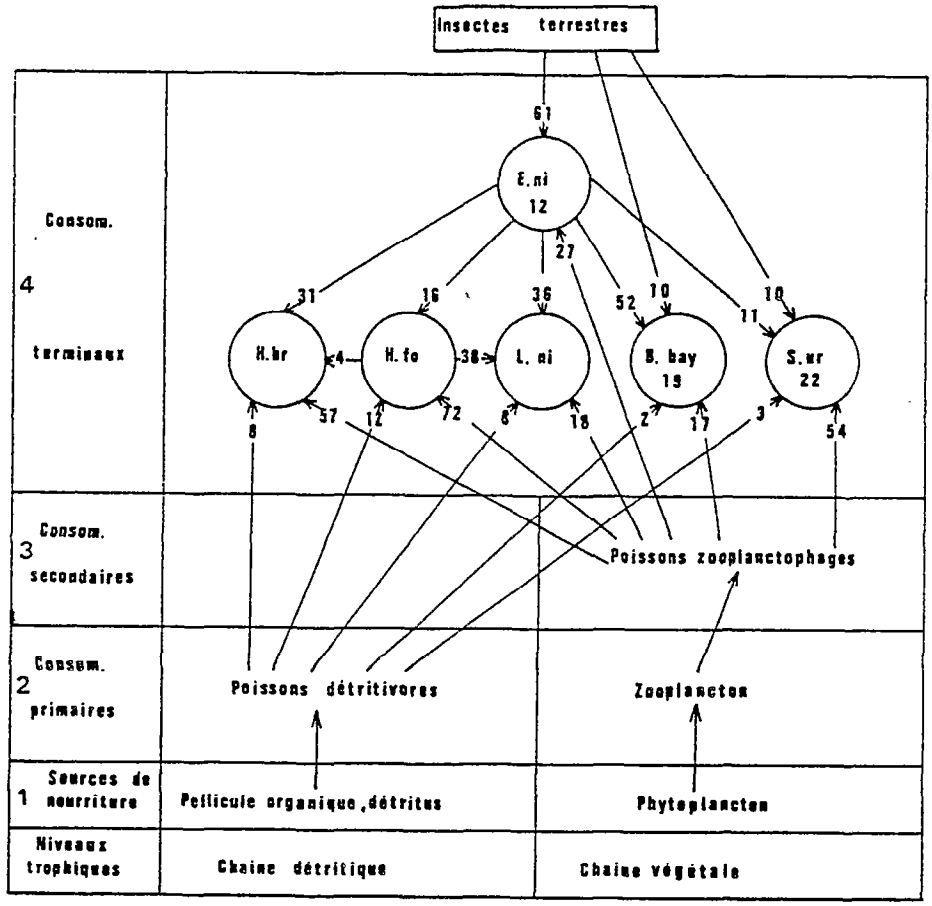


Figure 10-8B : Réseaux alimentaires des consommateurs terminaux des eaux libres (même légende que la figure 10-7B) (in Lauzanne, 1976).

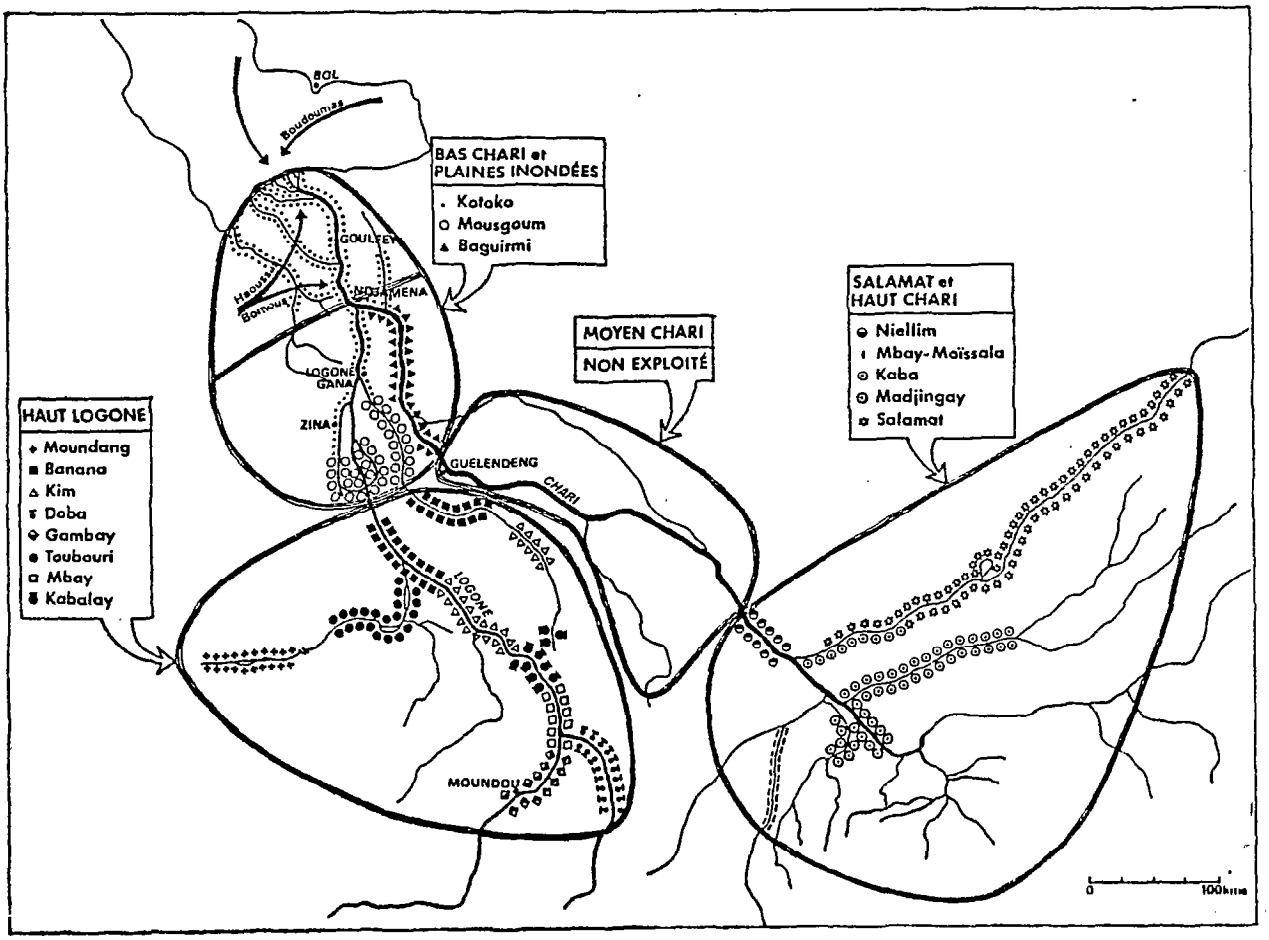


Figure 11-1 : Carte ethnique de la pêche (d'après Blache et Miton, 1962).

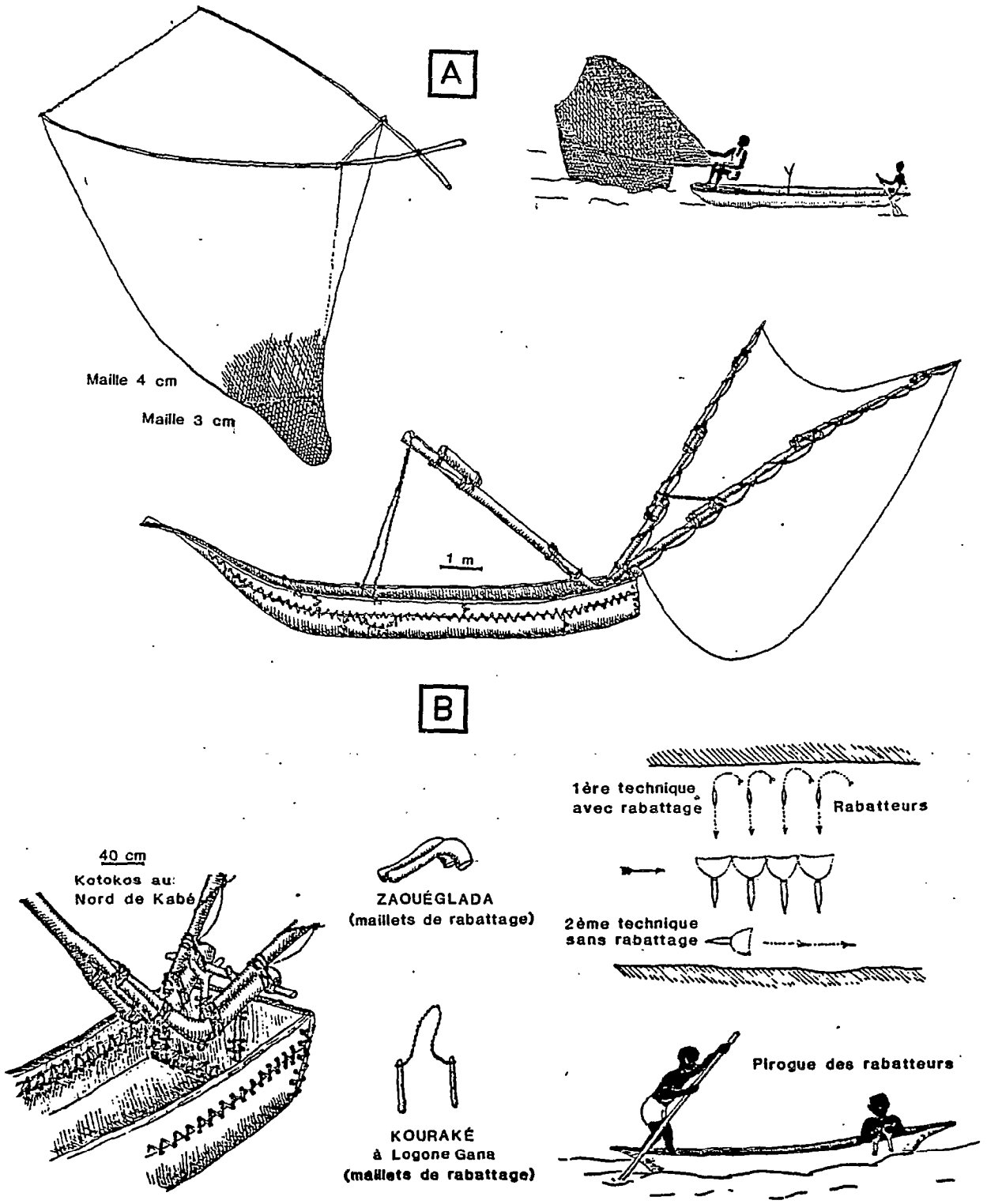


Figure 11-2 : Filets triangulaires.
A - Sakama : filet et utilisation
B - Zémy : vue générale, détails de construction et schémas des techniques de pêche.

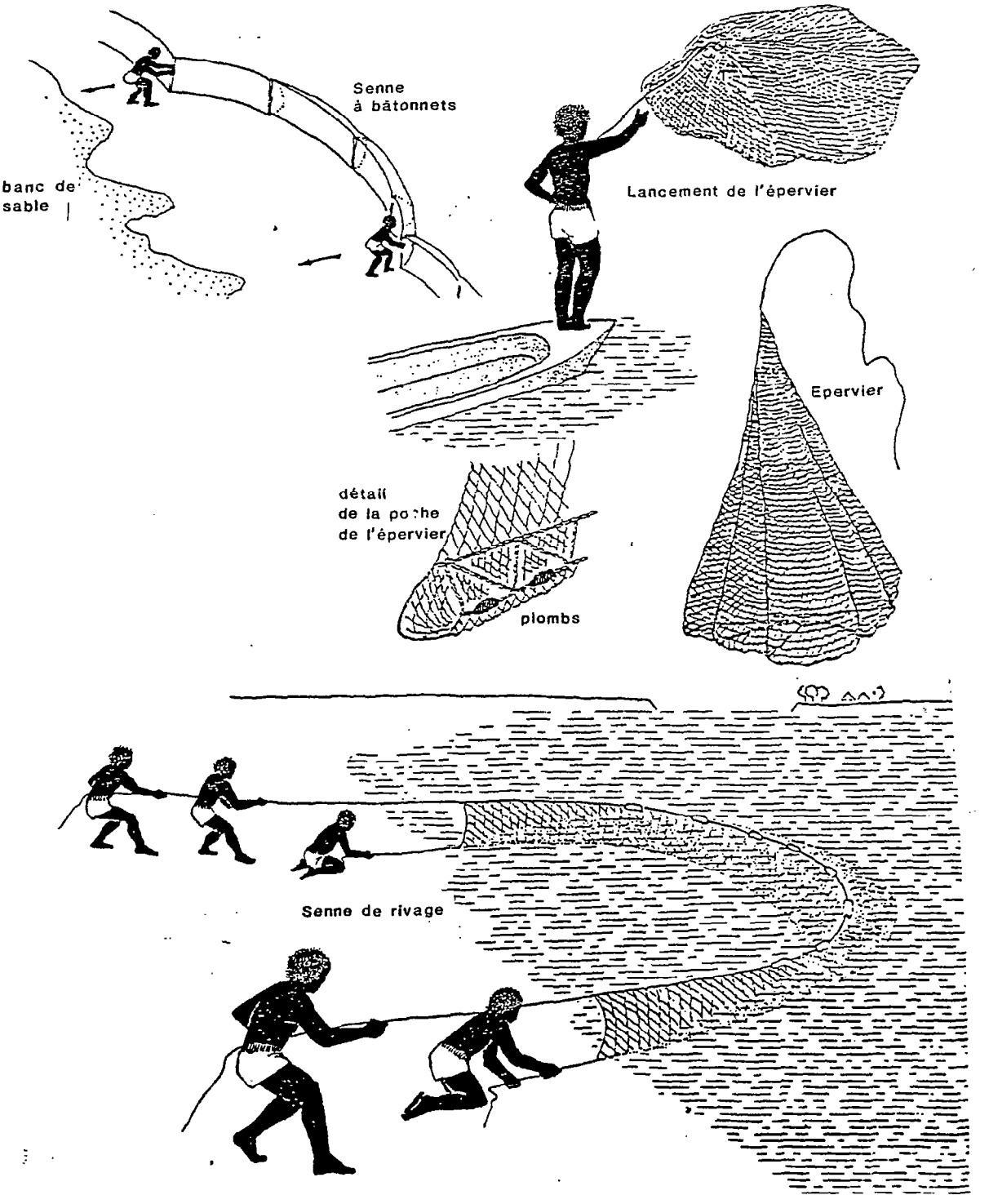


Figure 11-3 : Eperviers et sennes.

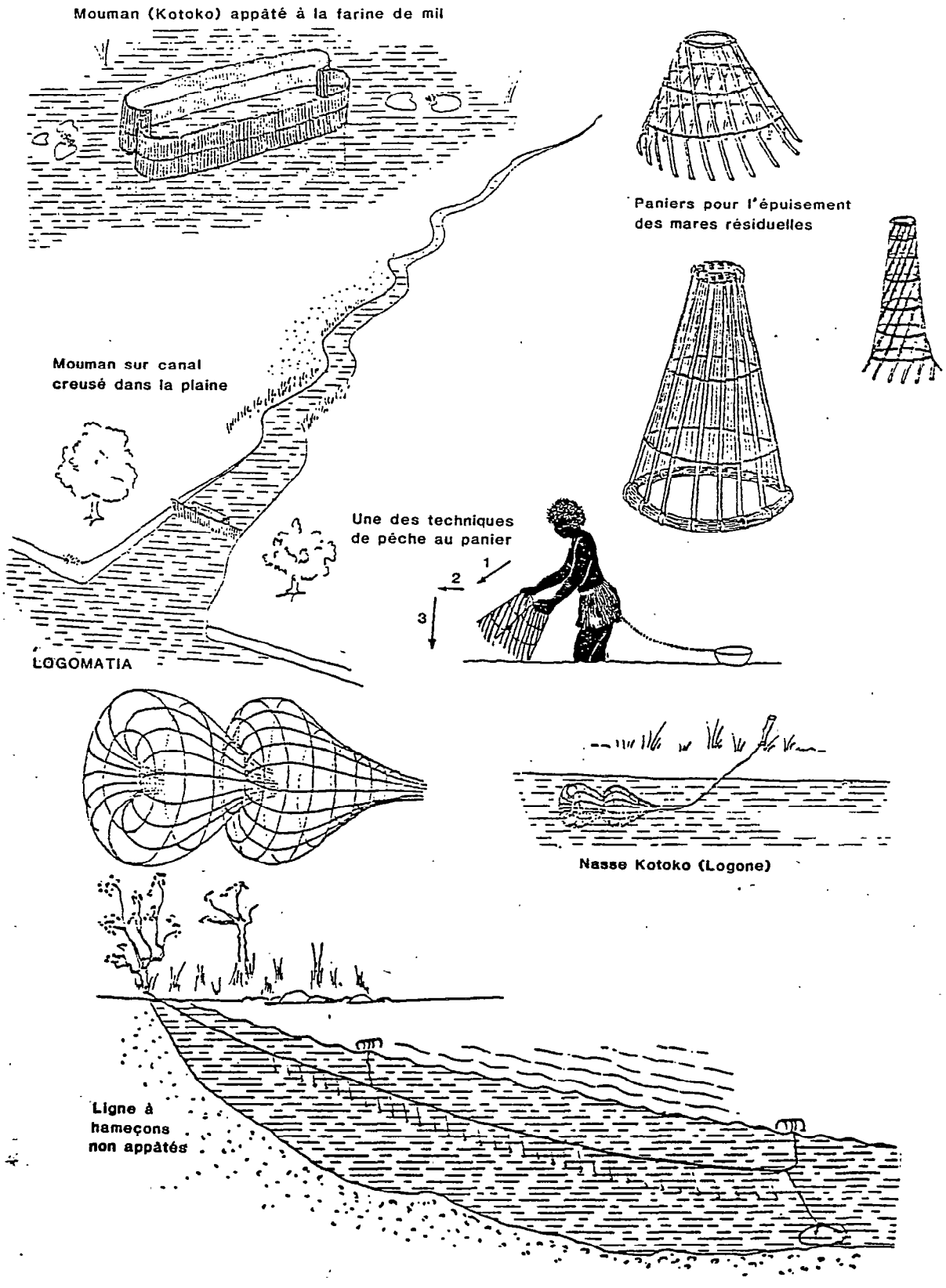


Figure 11-4 : Nasses, paniers, pièges et ligne.

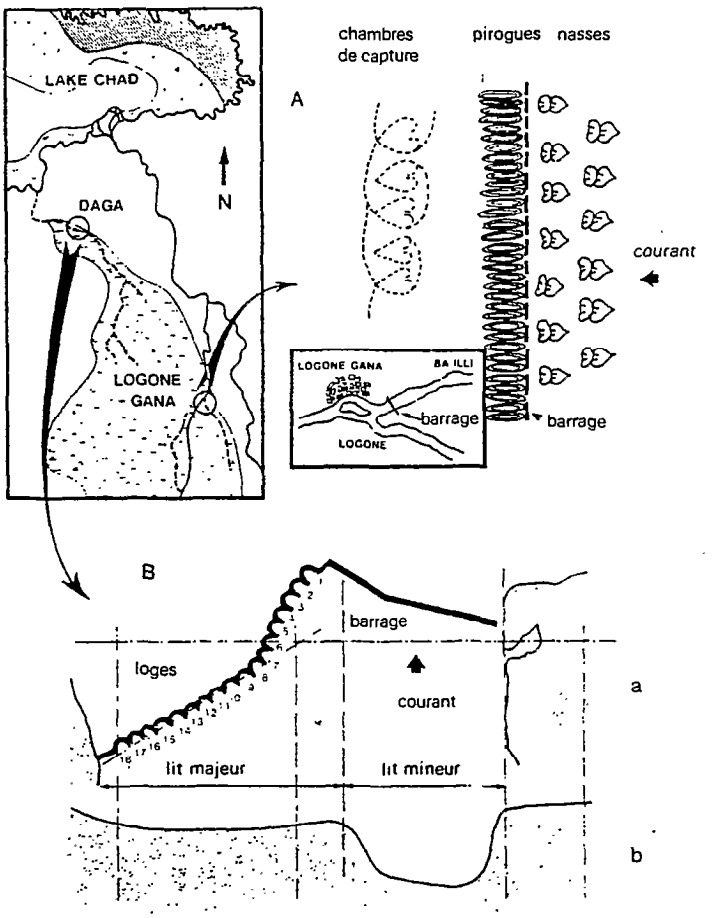
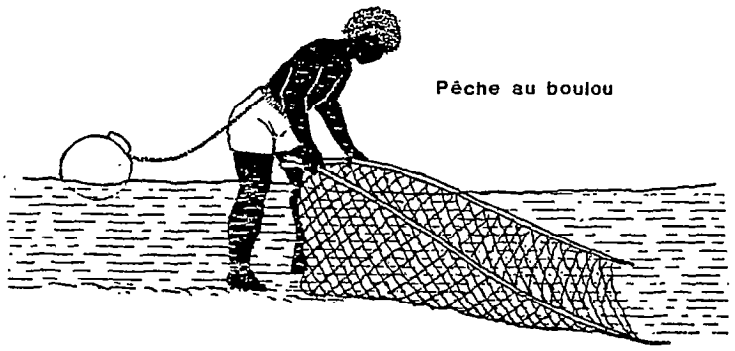


Figure 11-5 : Localisation et plan des pêches collectives en zone inondée. A - Barrage de Logone-Gana.
B - Barrage de l'El Beïd.



Figure 11-6 : Vue générale de la pêche de Logone-Gana.



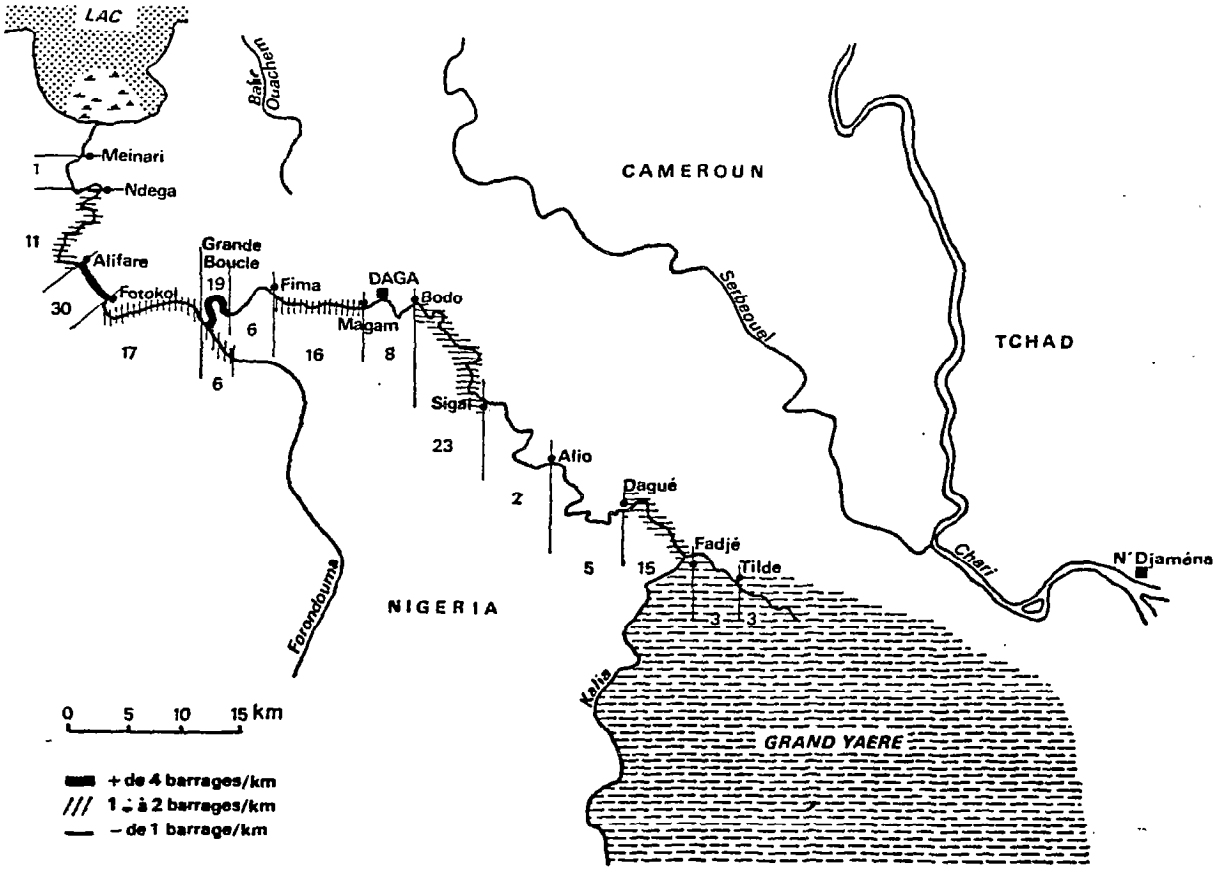


Figure 11-7 : Pêcherie de l'El Beïd.

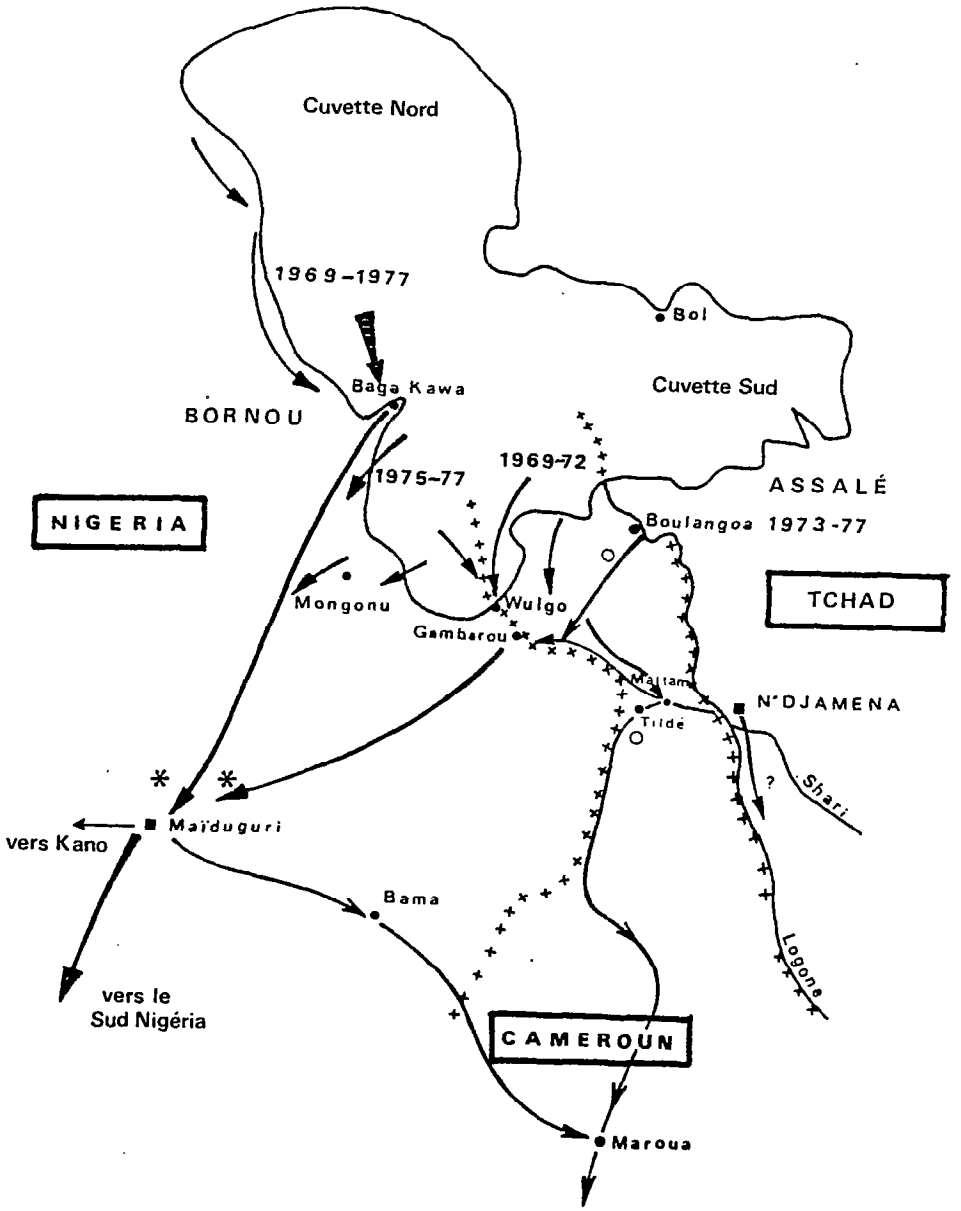


Figure 11-8 : Principales routes de commercialisation du poisson dans le région du lac Tchad.
xxxx : Frontières
*, o : Points de contrôle du poisson.

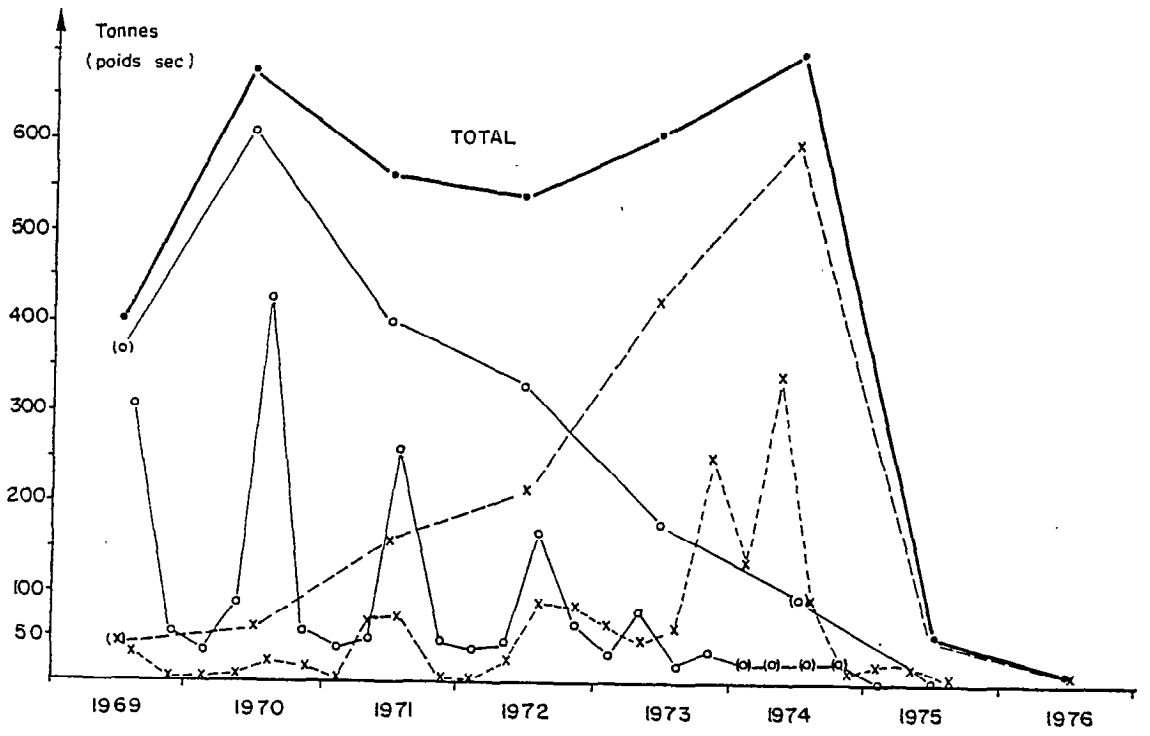


Figure 11-9 - Evolution trimestrielle et annuelle des tonnages de salanga séché contrôlés à l'entrée de Maïduguri sur les routes de N'Djaména (o—o—o) et Baga-Kawa (x---x). (Durand, 1979/80).

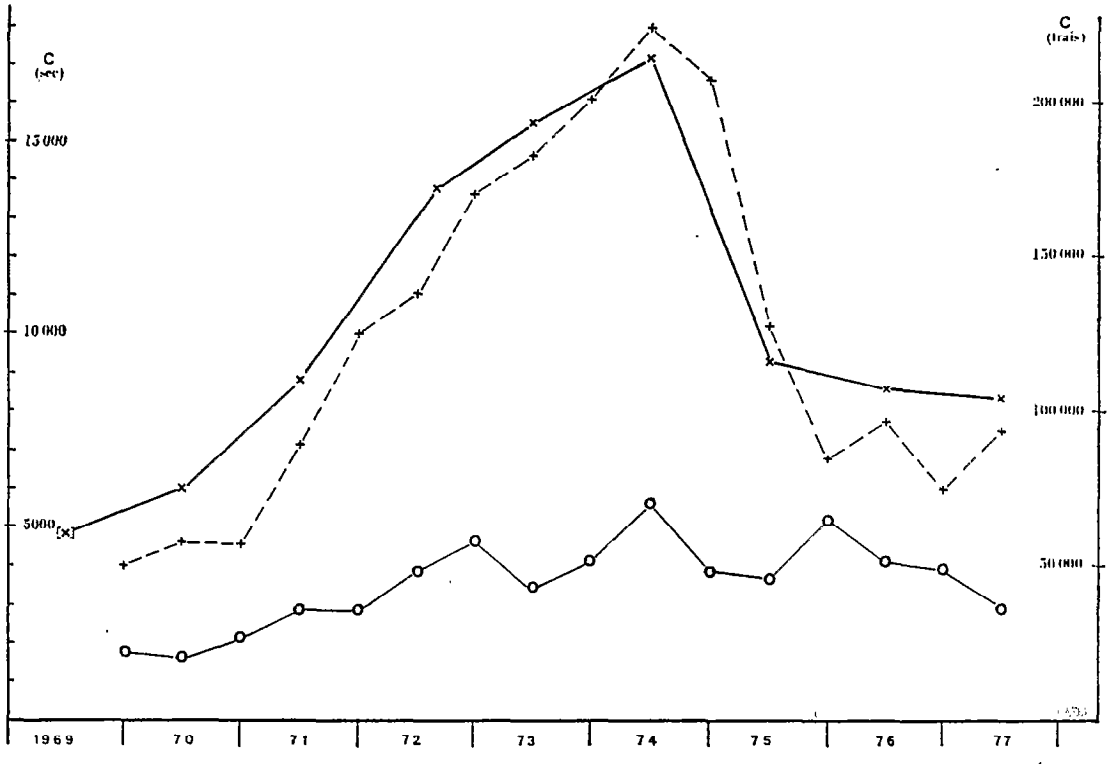


Figure 11-10 - Circulations semestrielles de banda (poids sec en tonnes) : route de N'Djaména (o—o) et route de Baga-Kawa (+---+). Le graphique x—x correspond au poids total frais reconstitué. (Durand, 1979/80).

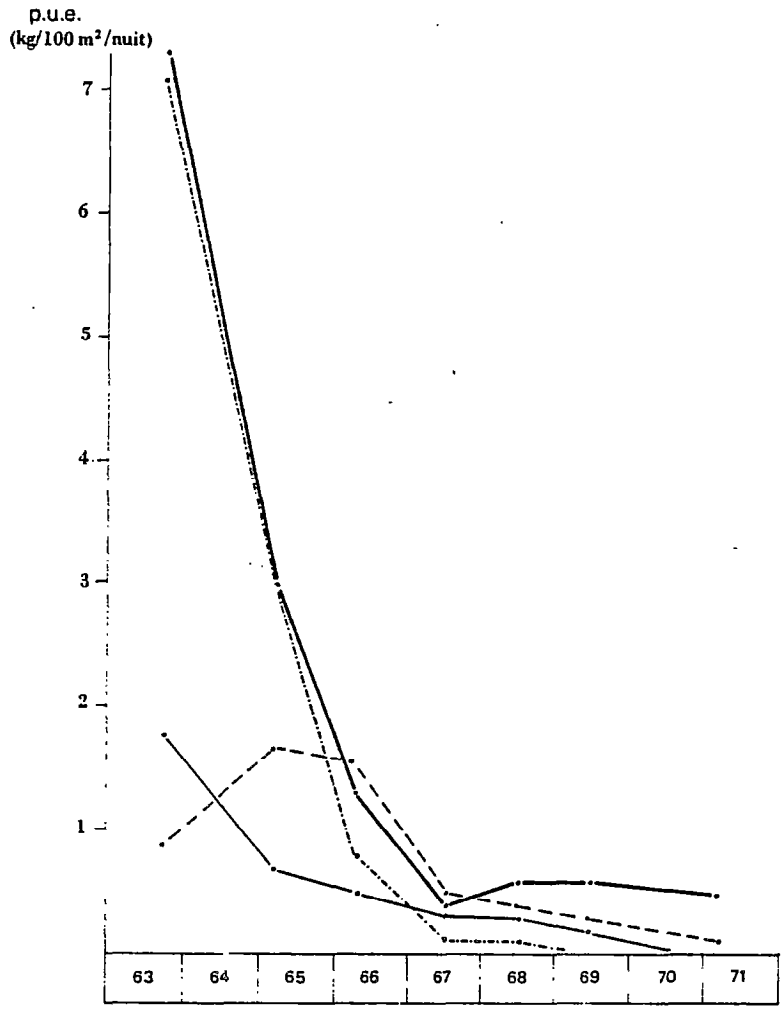


Figure II-11 - Evolution des prises par unité d'effort des FM 90 à 100 entre 1963 et 1971, dans les eaux libres de la cuvette nord du lac Tchad : LC, Labeo coubie (.—.) ; LN, Lates niloticus (——) ; HN, Heterotis niloticus (——) ; CI, Citharinus spp. (– – –).
(Durand, 1979/80).

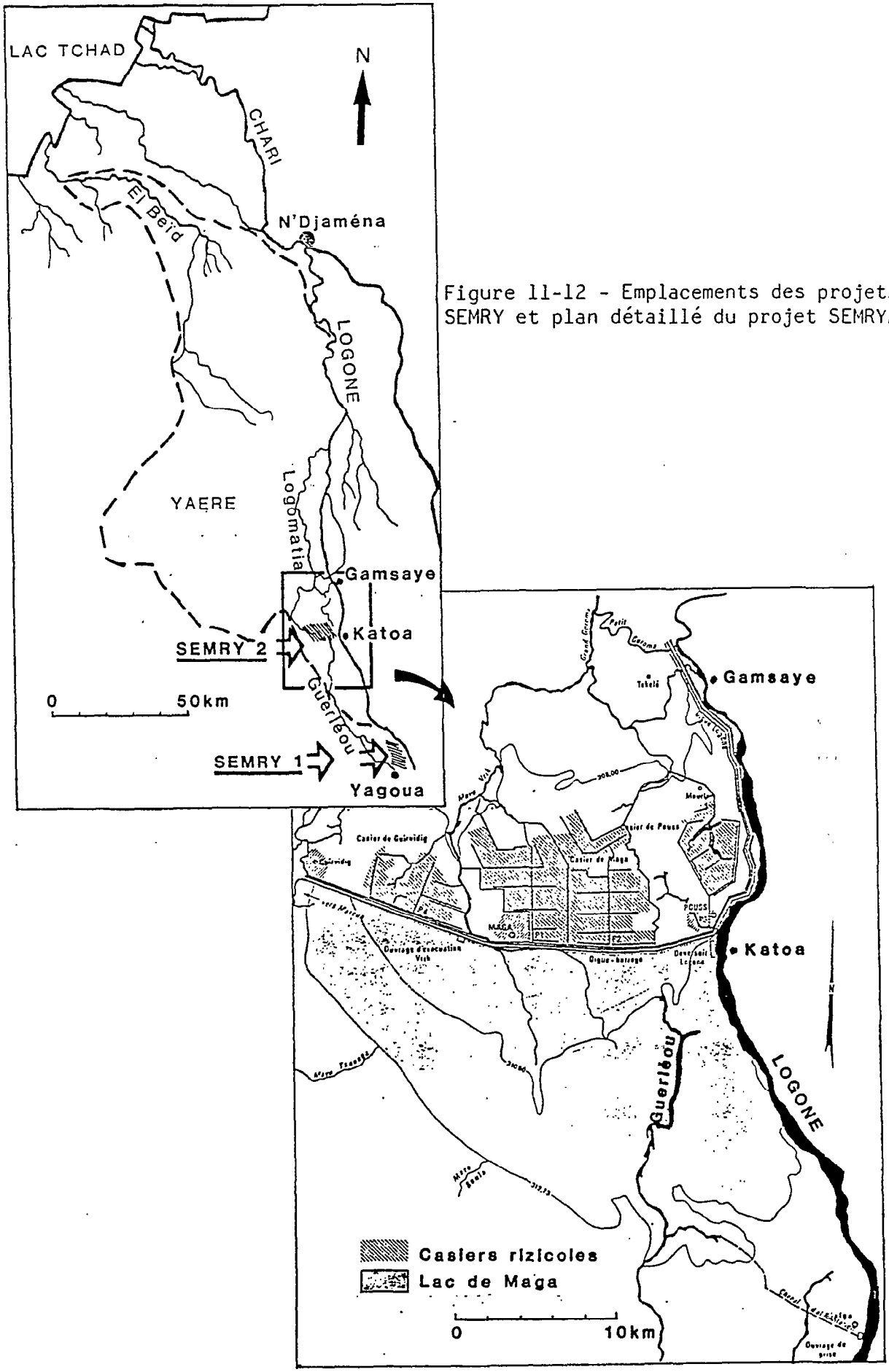


Figure 11-12 - Emplacements des projets SEMRY et plan détaillé du projet SEMRY2.