

**TRAVAUX  
ET DOCUMENTS  
DE L'O.R.S.T.O.M.**

**Claude DEJOUX**



**Synécologie des Chironomides  
du lac Tchad  
(Diptères - Nématocères)**



**ÉDITIONS DE L'OFFICE  
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
ET TECHNIQUE OUTRE-MER**

**RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE**

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser au :

**SERVICE CENTRAL DE DOCUMENTATION DE L'ORSTOM**  
70-74, route d'Aulnay, 93140 BONDY (France)

- Tout paiement sera effectué par chèque bancaire barré au nom de RÉGIE ORSTOM BONDY, ou par chèque postal (compte n° 9.152-54, Paris, RÉGIE ORSTOM BONDY).
- Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 PARIS.

**I - CAHIERS ORSTOM**

BIOLOGIE	Océanographie
ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET PARASITOLOGIE	PÉDOLOGIE
HYDROBIOLOGIE	SCIENCES HUMAINES
HYDROLOGIE	

<i>séries trimestrielles</i>	Abonnement: <i>France</i> 120 F.	
	<i>Etranger</i> 156 F.	36,30 US dollars
GÉOLOGIE - <i>série semestrielle</i>	Abonnement: <i>France</i> 96 F.	
	<i>Etranger</i> 120 F.	28,00 US dollars

**II - BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE**

12 numéros par an (15 fascicules)	Abonnement: <i>France</i> 115 F.	
	<i>Etranger</i> 130 F.	30,25 US dollars

*Sous presse, dans la même Collection :*

**58 — LA RÉGULATION HYDROGÉOCHIMIQUE DU LAC TCHAD**  
**Contribution à l'analyse biogéodynamique d'un système lacustre**  
**endoréique en milieu continental cristallin, de J.P. CARMOUZE**  
1 vol. 15,5 x 24, 418 p., 90 fig., annexe, bibl., pl. phot. h.t.

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM

N° 56

O.R.S.T.O.M.

PARIS

1976

---

« 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 analyses et les courtes  
« citations dans un but d'exemple et d'illustration, «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».

---

**Synécologie des Chironomides**  
**du lac Tchad**  
**(Diptères - Nématocères)**

**Claude DEJOUX**

---

Thèse de Doctorat d'État présentée le 17 décembre 1974 à l'Université de Paris-Sud,

Commission d'examen : MM. J. BERGERARD ..... Président

L. TSACAS

J. DAGET

J.R. LE BERRE

F. RAMADE

} ..... Examineurs

Examineurs

---

## SOMMAIRE

INTRODUCTION	7
GÉNÉRALITÉS	
1 – Le milieu	11
2 – Le matériel d'étude, diversité et importance	15
3 – Place de la faune du Tchad par rapport à celle de la région éthiopienne dans son ensemble	21
4 – Les Chironomides du lac Tchad, distinction des espèces dominantes et recherche des formes préimaginales	22
FACTEURS DE RÉPARTITION ET DISTRIBUTION DES ESPÈCES	
1 – Les fonds	29
1 a – <i>Caractéristiques des différents types de substrats du lac Tchad, leur répartition et leur potentialité pour l'implantation des Chironomides</i>	29
1 b – <i>Les modalités de l'implantation larvaire</i>	33
1 c – <i>Influence de la nature des fonds sur la répartition des espèces dominantes, à l'échelle du lac</i>	35
1 d – <i>Influence de la nature des fonds sur la répartition des espèces dominantes dans une région géographique d'étendue limitée</i>	41
2 – La salure	45
3 – Vents, profondeur et oxygénation	58
4 – La végétation	61
4 a – <i>Statut des macrophytes</i>	61
4 b – <i>Aspect qualitatif des peuplements</i>	61
4 c – <i>Aspect quantitatif des peuplements. Différences entre biotopes notion de volume-abri</i>	63
5 – Distribution des organismes	70
5 a – <i>Mode de distribution des formes benthiques</i>	71
5 b – <i>Mode de distribution des espèces phytophiles</i>	78

## ÉVOLUTION DES PEUPEMENTS

1 – Évolution saisonnière	89
1 a – <i>Variations saisonnières des peuplements benthiques</i>	89
1 b – <i>Variations saisonnières dans un faciès végétal immergé</i>	93
2 – Évolution pluri-annuelle des peuplements chironomidiens	96
2 a – <i>Évolution à court terme</i>	96
2 b – <i>Évolution à moyen terme</i>	99
. situation dans la région de Bol	100
. situation dans la région du delta du Chari	101
. situation dans la région nord du lac Tchad	103

## IMPORTANCE DES CHIRONOMIDES DANS L'ÉCOSYSTÈME DU LAC TCHAD

1 – Développement larvaire et vitesse de croissance	110
2 – Émergence et succession des générations	114
2 a – <i>Présentation du phénomène</i>	114
2 b – <i>Résultats actuellement obtenus en Afrique</i>	116
2 c – <i>Résultats obtenus au lac Tchad</i>	117
3 – Répartition des densités et biomasses sur l'ensemble du lac	123
3 a – <i>Méthodologie</i>	124
3 b – <i>Résultats</i>	125
3 c – <i>Comparaison avec d'autres milieux</i>	128
4 – Essai d'estimation de la mortalité par prédation	129
5 – Production	134
5 a – <i>Production de C. Pulcher en laboratoire</i>	135
5 b – <i>Essai d'estimation de la production de T. nigrocinctus in situ</i>	137
6 – Position des Chironomides dans la chaîne trophique du lac Tchad	142
6 a – <i>Rôle prédateur des Chironomides</i>	142
6 b – <i>Rôle des Chironomides dans la région alimentaire des vertébrés aquatiques du lac Tchad</i>	144
CONCLUSION	151
BIBLIOGRAPHIE	153

## INTRODUCTION

Le 2 février 1965, la déjà vieille «Nausicaa», pinasse de l'ORSTOM, quittait le delta du Chari par sa branche est ; derrière elle la passe semblait s'être refermée, les prairies de *Vossia* et le rideau de *Cyperus papyrus* s'étant rapidement confondus. Devant nous s'étendait à perte de vue ce qui alors subsistait de l'ancien lac paléotchadien : le Tchad actuel. Nous venions de faire connaissance avec un milieu que pendant plus de huit années, nous allions être amené à sillonner en tous sens, mais ce que nous ne savions pas ce 2 février 1965 c'est que cette immense masse d'eau d'environ 22 000 km<sup>2</sup> ne couvrirait plus, à la fin de notre étude, que quelques 7 000 km<sup>2</sup> !

Orientées vers la connaissance de la productivité des eaux continentales, nos recherches, à la fois parallèles et complémentaires de celles de nos collègues de l'équipe ORSTOM de Fort-Lamy, allaient essentiellement porter sur un maillon important de la chaîne alimentaire conduisant aux poissons : les insectes aquatiques. La tâche était lourde car tout était à faire, aucune étude n'avait pratiquement été entreprise sur ces organismes en Afrique centrale.

La réalisation d'un premier inventaire (DEJOUX, 1968b) nous amenait à conclure que, dominant dans toutes les récoltes, taxonomiquement très varié, un groupe formait à lui seul une unité écologique : les Chironomides. Tout en conservant une vue d'ensemble sur les autres groupes d'insectes et en les intégrant dans nos recherches chaque fois que cela était nécessaire, c'est malgré tout sur les Chironomides que portèrent l'essentiel de nos travaux. Ceci nous permet aujourd'hui de dresser une sorte de bilan, que nous avons voulu synthétique, de l'écologie de ces Diptères dans le lac Tchad.

*I*

***GÉNÉRALITÉS***

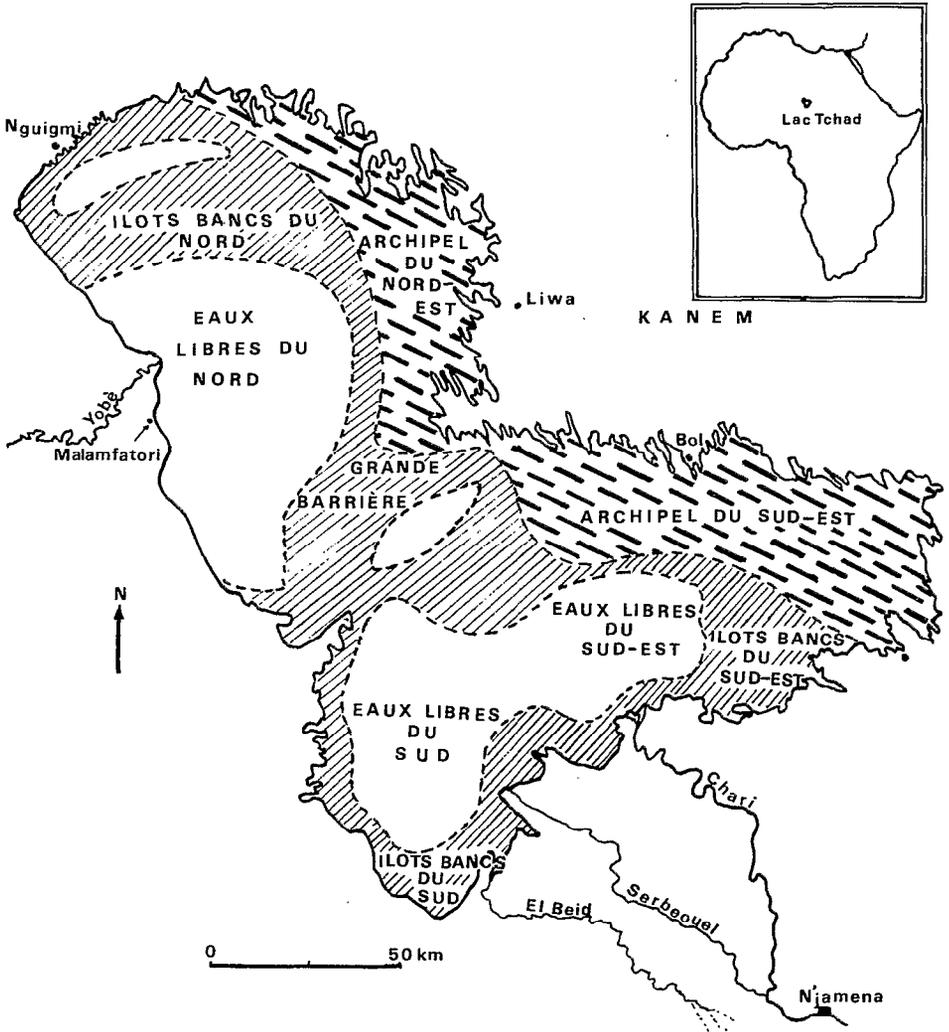


Fig. 1 – Grandes régions naturelles du lac Tchad en 1965.

## 1 – LE MILIEU

Il est bien difficile de dire quelque chose d'original concernant les grandes caractéristiques du lac Tchad dans... des généralités ! Les études sont maintenant nombreuses qui, soit traitent le sujet (TILHO, 1913 ; BOUCHARDEAU et LEFEVRE, 1957), soit présentent largement le milieu dans le cadre de travaux particuliers (GRAS *et al.*, 1967 ; DEJOUX, 1968 a ; ROCHE, 1969 ; CARMOUZE *et al.*, 1972). Ce qu'il faut cependant noter, quand on compare toutes ces descriptions, c'est qu'elles comportent deux types de renseignements, les uns constants, les autres variant d'un auteur à l'autre selon l'époque où les observations ont été effectuées. Dans ce fait même réside pour l'écologiste l'une des principales originalités du lac Tchad : c'est un milieu constamment en évolution à l'échelle humaine.

Au risque de nous répéter, nous rappellerons cependant les caractéristiques constantes ou quasi constantes du lac Tchad afin de donner un cadre plus précis au présent travail.

Situé à la frontière entre la zone sahélienne et la zone sub-désertique, malgré ses variations d'étendue, il s'inscrit dans un carré dont les côtés sont respectivement les longitudes 13° et 14°20 est et les latitudes 12° et 14°20 nord. S'étendant dans une région géographique au relief peu marqué, il entre dans la catégorie des grands lacs plats tropicaux. En fonction de sa topographie, quelques grandes régions peuvent toutefois y être distinguées, notamment deux grandes cuvettes, l'une au nord-ouest, l'autre au sud-est, séparées par une ligne de hauts fonds nommée «la grande barrière». Chaque cuvette est bordée au nord par un archipel formé par l'émergence partielle d'un système dunaire qui, de sub-aquatique au nord, devient lentement immergé vers le sud. Des phanérogames aquatiques (*Phragmites*, *Cyperus papyrus*, *Typha*) se développent alors au sommet des dunes qui affleurent, formant ainsi un faciès morphologique particulier nommé «Ilots bancs» (Fig. 1).

Le climat du lac Tchad est de type sahélien classique comprenant deux saisons nettement marquées, l'une sèche d'octobre à mai, l'autre dite «des pluies» allant de juin à septembre, et pendant laquelle le lac reçoit des précipitations de l'ordre de 320 mm en moyenne. Ces précipitations sont toutefois très inégalement réparties sur l'ensemble du lac étant donné son étendue latitudinale et peuvent varier de 500 mm dans la zone du delta du Chari à moins de 100 mm à Nguigmi dans l'extrême nord.

Ses apports en eau proviennent essentiellement du Chari qui s'y déverse après avoir été grossi des eaux du Logone. Sans émissaire et subissant une évaporation intense estimée à plus de 2 m par an, il est aussi le siège d'infiltrations qui, malgré leur faible intensité (5 à 10 % des pertes totales), sont le «moteur» d'un processus original de régulation saline de sorte que le lac Tchad reste un lac d'eau douce.

Cet ensemble de caractères fait déjà du lac Tchad un écosystème particulier, mais un phénomène météorologique extrêmement important va contribuer à rendre ce milieu encore plus instable : l'importance annuelle des précipitations sur les hauts bassins du Chari et du Logone. De ces dernières dépend directement chaque année l'apport en eau au lac. Si leur rythme saisonnier est responsable de variations annuelles de niveau pouvant aller de 50 cm à 1 m, leur masse globale détermine chaque année le niveau maximum. Qu'elles soient déficitaires pendant plusieurs années consécutives et le lac baisse en conséquence. Inversement, une pluviométrie excédentaire provoquera immédiatement une remontée du plan d'eau. Ce phénomène qui serait de peu d'importance pour un lac profond devient capital pour les équilibres écologiques du lac Tchad et les répercussions sur les peuplements d'organismes animaux et végétaux peuvent être considérables.

La figure 2 schématise les variations du niveau du lac depuis 3/4 de siècle et la figure 3, à une échelle plus précise, depuis le début de notre étude. Sur la figure 4 enfin, nous avons schématisé l'importance de l'exondation vis-à-vis des grandes régions naturelles du lac, entre le début et la fin de notre période d'observation.

Nous sommes en fait en présence d'un phénomène cyclique qui, à l'échelle d'une génération peut se reproduire plusieurs fois. Il n'est cependant pas possible de trouver une périodicité à son apparition et des données précises suffisamment anciennes font défaut pour confirmer l'hypothèse selon laquelle il y aurait superposition de plusieurs cycles de période différente.

Il est toutefois certain que ce phénomène local est lié à un phénomène météorologique général affectant une zone géographique de grande étendue qui couvrirait l'ensemble des régions subdésertique et sahélienne, dont l'épicentre serait le Sahara actuel et qui aurait pour résultante une désertification des pays concernés. Cette désertification est par ailleurs favorisée et accélérée par une action dépressive de l'homme sur des équilibres naturels précaires (déboisement, feux de brousse, cultures sans assolement...).

Pour revenir au milieu qui nous intéresse, il était donc capital d'étudier et de mettre en évidence les répercussions de ce facteur sur l'évolution des peuplements du lac Tchad. Il sera ainsi possible, lors de l'inversion du phénomène, d'étudier les modalités d'établissement de nouveaux équilibres et de conclure à une évolution symétrique ou non. Il est d'ores et déjà permis de penser que certains grands caractères réapparaîtront mais que d'autres, plus labiles peut-être ou liés à une cinétique particulière de l'assèchement, ne se retrouveront plus. Cette hypothèse est tout à fait plausible si l'on sait, par exemple, que les paysages lacustres décrits par TILHO durant l'assèchement du début du siècle, ne correspondent pas à ceux que nous observons à l'heure actuelle. Ils étaient en fait le résultat d'un assèchement progressif

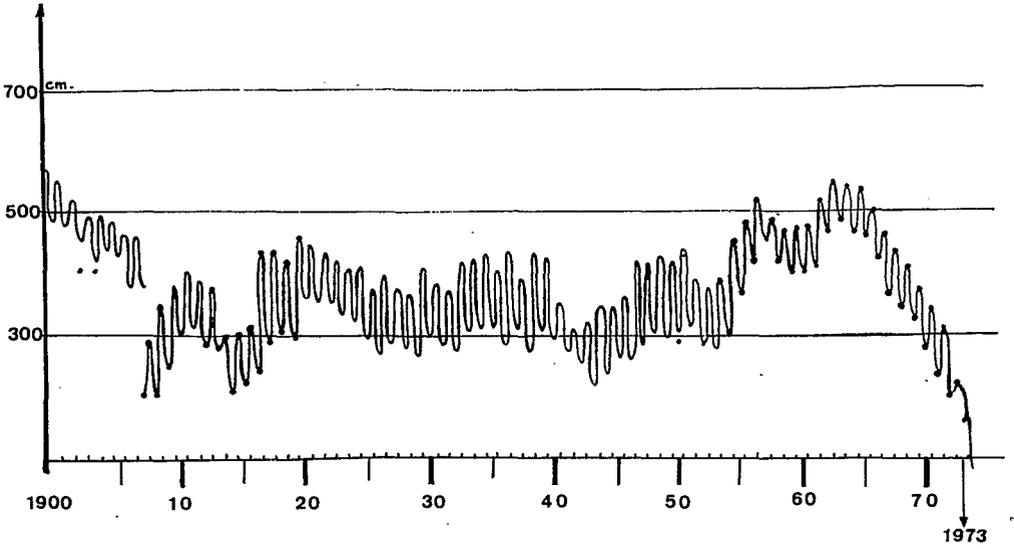


Fig. 2 – Variations du niveau du lac Tchad depuis le début du siècle d'après reconstitutions (○) et observations (●).

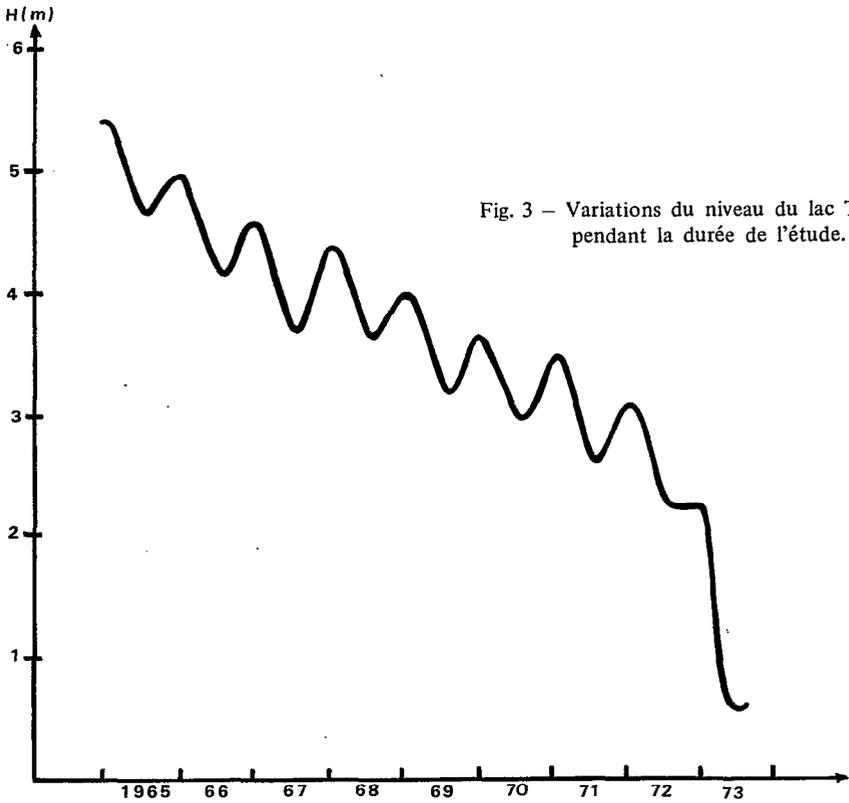


Fig. 3 – Variations du niveau du lac Tchad pendant la durée de l'étude.

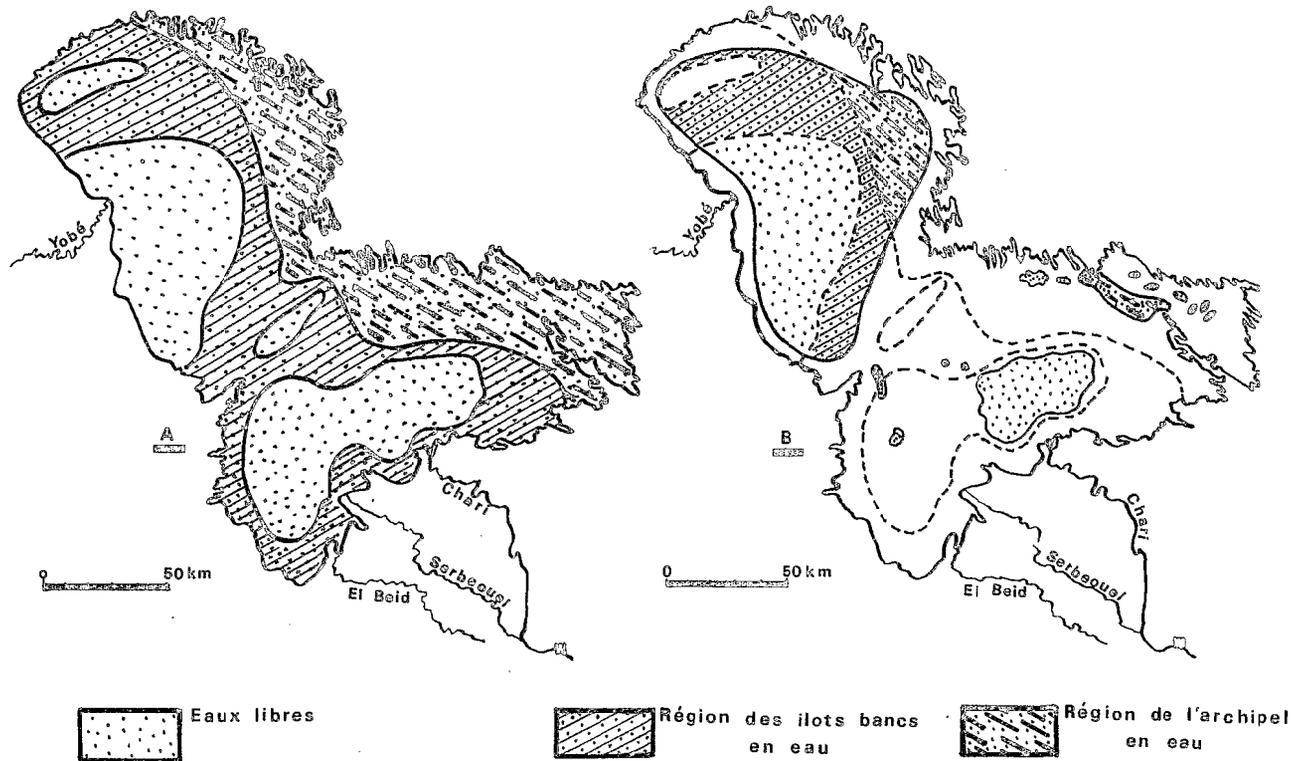


Fig. 4 – A. Surfaces en eau en juin 1965 ; B. Surfaces en eau en juin 1973 ; les anciennes régions naturelles ont été laissées en tireté.

lent alors que l'assèchement actuel est très rapide, prenant de vitesse, par exemple, le développement de nombreux végétaux. La baisse du niveau de la nappe phréatique est en effet telle, que la germination à peine effectuée, les jeunes plantules se dessèchent en place.

## 2 — LE MATÉRIEL D'ÉTUDE ; DIVERSITÉ ET IMPORTANCE

Éléments souvent dominants à l'état larvaire dans la faune benthique des eaux continentales, les Chironomides (Diptères, Nématocères) ont fait l'objet de très nombreux travaux dans le monde entier parmi lesquels ceux de THIENEMANN et de LENZ en Allemagne, ainsi que ceux de KIEFFER en France, font autorité en la matière. En Afrique et en dehors de KIEFFER qui a décrit un grand nombre d'espèces vers le début du siècle, ce sont les travaux de FREEMAN qui tiennent lieu de « traité de base ». Pendant longtemps seul spécialiste de ces insectes, il achevait en 1958 (cf. bibliographie) une série de publications concernant l'ensemble de la faune chironomidienne de la région éthiopienne\*. Il y faisait le point de la connaissance systématique et de la répartition géographique des espèces alors connus.

Depuis lors et malgré l'intérêt de ce groupe dans le domaine de l'hydrobiologie, très peu d'études lui ont été consacrées sur un continent pourtant aussi vaste que l'Afrique. Il n'est, en effet, guère possible de citer que les travaux de HARRISON (1960 à 1966) et ALLANSON (1961) relatifs à l'écologie des eaux courantes de la République Sud Africaine, ceux de TJONNELAND (1958-1962) sur le lac Victoria, de PETR (1968 à 1970) sur le lac Volta au Ghana et ceux de Mc LACHLAN (1969 à 1971) en Rhodésie et au Malawi.

En 1965, pratiquement rien n'existait en ce qui concerne l'Afrique centrale, hormis le Nigéria et le Soudan anglo-égyptien où respectivement 66 et 114 espèces étaient signalées. On connaissait cependant 45 espèces du Cameroun mais seulement 2 du Niger et aucune de République Centrafricaine et du Tchad. A l'heure actuelle et grâce à nos récoltes, 35 espèces sont recensées du Niger, 101 du Nigéria, 104 du Cameroun et 132 du Tchad. Malheureusement, il ne nous a été donné d'examiner qu'une seule récolte en provenance de la République Centrafricaine qui comportait seulement 11 espèces. Nous pensons qu'à l'échelle de la connaissance globale des Chironomides de l'Afrique éthiopienne, on peut considérer que la faune d'un État est bien connue quand au moins 100 espèces y ont été récoltées, ce qui correspond à peu près au quart des espèces connues pour l'ensemble de la partie du continent située au sud du Sahara.

---

\* Nous entendons par région éthiopienne la partie du continent africain située au sud du Sahara, Lybie et Égypte étant incluses.

En recensant les données disponibles dans la littérature et en tenant compte de nos toutes dernières récoltes en Afrique de l'ouest, nous avons pu faire le bilan de la connaissance géographique actuelle des Chironomides d'Afrique éthiopienne (Fig. 5)\*. Il apparaît qu'avec l'Afrique du Sud, le Zaïre et le Soudan, le Tchad est l'État où le plus grand nombre d'espèces ont été recensées.



Fig. 5 – Étendue de notre connaissance actuelle des Chironomides de la région éthiopienne (nombre d'espèces par État).

\* Les espèces d'affinité méditerranéenne n'ont pas été prises en considération pour l'Afrique du Nord.

Afin de mener à bien l'inventaire des Chironomides du Tchad, nous avons utilisé des méthodes classiques de capture (filets, lampes à vapeur de mercure), mais c'est finalement avec des pièges lumineux très simples que nous avons obtenu les meilleurs résultats (Fig. 6). Ces systèmes avaient principalement l'avantage d'être robustes, facilement réalisables et de pouvoir être mis en œuvre n'importe où sur le terrain.

La détermination des adultes récoltés a été réalisée sur du matériel fixé à l'alcool à 70°, après montage sur lame des génitalia mâles préalablement éclaircis par passage dans une solution chaude de potasse à 10 %. La détermination des femelles, beaucoup plus difficile, était faite sur du matériel frais, si possible capturé dans un essaim. La comparaison des tailles, de la coloration, de la morphologie de la tête et du thorax et parfois des pourcentages réciproques de femelles et mâles dans les captures, permettait le plus souvent d'établir avec certitude la correspondance entre les sexes. Cependant, pour un nombre notable d'espèces appartenant principalement aux genres *Polypedilum* et *Cryptochironomus*, nous ne sommes pas en mesure de déterminer les femelles.

Dans le Tableau 1, nous avons fait le point de notre connaissance actuelle des Chironomides du Tchad en distinguant d'une part les adultes mâles et femelles et d'autre part les formes larvaires et nymphales de chaque espèce. Les espèces qui ont au moins une fois été récoltées dans le lac Tchad sont précédées d'une croix. L'indice d'abondance par rapport à nos captures en huit années est schématisé par des croix. Une croix correspond à une espèce rare, deux croix à une espèce commune et trois croix à une espèce abondante. Pour préciser quelque peu la signification de cet indice d'abondance, au prime abord assez subjectif, il faut savoir que nous estimons à plus d'un million le nombre de Chironomides adultes triés pendant toute la durée de notre étude. Nous considérons alors comme rare une espèce dont nous avons au maximum récolté 20 individus, comme commune une espèce rencontrée par centaines ou par milliers et comme espèce abondante celle dont plusieurs dizaines de milliers d'individus ont été capturés.

En ce qui concerne les formes immatures, nous avons fait trois distinctions selon qu'elles sont connues de nous, mais non décrites, décrites par nos travaux, décrites par d'autres auteurs.

Le bilan final fait donc état de 132 espèces connues pour la partie du Tchad prospectée, ce qui est beaucoup compte tenu qu'il nous était, pour des raisons politiques, impossible de récolter sur les 2/3 du territoire et particulièrement dans des régions faunistiquement très intéressantes comme les montagnes du Guéra et surtout celles du Tibesti où la faune des gueltas nous aurait peut-être permis, en plus de la découverte de formes relictées, de statuer sur la limite nord de répartition de certaines espèces ou bien de montrer si une liaison existe grâce à cette zone frontière entre la faune de la région éthiopienne et celle du bassin méditerranéen.

Tableau 1. Liste des espèces de Chironomides adultes capturées en République du Tchad

ESPÈCES	Indice d'abondance	Formes imaginaires connues pour le Tchad		Formes préimaginales							
				connues de nous mais non décrites		décrites par nous		décrites par d'autres			
				L	N	L	N	L	N		
CHIRONOMINAE				♂	♀						
1 + <i>Chironomus pulcher</i>	+++	o	o			o	o				
2 + <i>C. formosipennis</i>	+++	o	o			o	o				
3 + <i>C. acuminatus</i>	+	o								o	o
4 <i>C. scotti</i>	+	o	o							o	o
5 + <i>C. calipterus</i>	+++	o	o			o	o				
6 + <i>C. imicola</i>	+	o								o	o
7 <i>C. leucochlorus</i>	+	o								o	o
8 + <i>C. callichirus</i>	+	o								o	o
9 + <i>Nilodorum brevibuca</i>	++	o	o	o			o				
10 + <i>N. fractilobus</i>	++	o	o				o			o	
11 + <i>N. rugosum</i>	++	o	o	o	o						
12 + <i>N. brevipalpis</i>	++	o	o	o			o				
13 + <i>Cryptochironomus stilifer</i>	+++	o	o							o	o
14 + <i>C. neonilicola</i>	+	o	o							o	o
15 + <i>C. melutensis</i>	+	o	o								
16 + <i>C. graminicolor</i>	++	o									
17 + <i>C. sinuatus</i>	+	o									
18 + <i>C. nudiforceps</i>	+++	o	o								
19 + <i>C. nigrocorporis</i>	+	o	o								
20 + <i>C. lindneri</i>	+++	o	o		o						
21 + <i>C. diceras</i>	+++	o	o							o	
22 + <i>C. cinereithorax</i>	+	o	o		o					o	
23 + <i>C. niligenus</i>	+	o									
24 + <i>C. subovatus</i>	+++	o	o		o						
25 + <i>C. forcipatus</i>	+	o			o						
26 + <i>C. unicalcar</i>	+	o									
27 + <i>C. acutus</i>	+	o	o								
28 + <i>C. trifidus</i>	+	o									
29 + <i>C. camelus</i>	+	o	o								
30 + <i>C. deribae</i>	+++	o						o	o		
31 + <i>C. pullatus</i>	+	o									
32 <i>C. inflexus</i>	+	o									
33 + <i>C. lacteiforceps</i>	+	o									
34 + <i>C. hirsti</i>	+	o									
35 <i>C. reidi</i>	+	o									
36 + <i>C. lewisi</i>	+	o									
37 + <i>C. dewulfianus</i>	+++	o	o	o	o						
38 + <i>C. n sp 1</i>	++	o	o		o						
39 <i>Xenochironomus ugandae</i>	+	o									
40 + <i>X. trisetosus</i>	+	o									
41 + <i>Polypedilum griseoguttatum</i>	+++	o	o							o	o
42 + <i>Polypedilum annulatum</i>	+	o	o		o					o	o
43 + <i>P. melanophilus</i>	++	o	o								
44 + <i>P. bispustulatum</i>	+	o								o	o
45 + <i>P. deletum</i>	+++	o	o							o	
46 + <i>P. tridens</i>	++	o									
47 + <i>P. fuscipenne</i>	+++	o	o					o	o		

ESPÈCES	Indice d'abondance	Formes imaginales connues pour le Tchad		Formes préimaginales							
				connues de nous mais non décrites		décrites par nous		décrites par d'autres			
				♂	♀	L	N	L	N	L	N
48 + <i>P. quinqueguttatum</i>	+	o	o								
49 <i>P. annulatipes</i>	+	o									
50 + <i>P. longicrus</i>	+++	o	o		o						
51 + <i>P. abyssiniae</i>	+++	o	o		o						
52 + <i>P. tenuitarsis</i>	+		o								
53 + <i>P. brunicornis</i>	++	o	o								
54 + <i>P. laterale</i>	++	o	o								
55 + <i>P. bifalcatum</i>	+	o									
56 + <i>P. pruina</i>	+	o	o								
57 <i>P. tropicum</i>	+	o									
58 <i>P. albosignatum</i>	+	o									
59 + <i>P. alticola</i>	+		o								
60 <i>P. ramiferum</i>	+	o									
61 + <i>P. alboguttatum</i>	+	o									
62 + <i>P. subovatum</i>	+	o									
63 <i>P. dewulfi</i>	+	o									
64 + <i>P. n. sp. I</i>	++	o	o								
65 + <i>Stictochironomus cafferius</i>	++	o	o						o	o	
66 + <i>S. festivus festivus</i>	++	o	o	o	o						
67 + <i>S. festivus imperforatus</i>	+		o								
68 <i>S. fusiformis</i>	+	o	o								
69 <i>S. puripennis</i>	++	o	o			o	o				
70 + <i>Paratentipes croskeyi</i>	+	o									
71 <i>P. striata</i>	+										
72 <i>P. seydeli</i>	+	o									
73 <i>Stenochironomus spatuliger</i>	+	o									
74 <i>Nilodosia fusca</i>	+	o	o								
75 + <i>Lauterborniella pallidipes</i>	+	o	o								
76 + <i>L. fuscoguttata</i>	+	o	o								
77 + <i>Nilothauma pictipenne</i>	+	o	o								
78 + <i>Endochironomus disparalis</i>	+	o			o						
79 + <i>Tanytarsus zariae</i>	+	o	o								
80 + <i>T. balteatus</i>	+	o	o		o				o	o	
81 + <i>T. bifurcus</i>	+	o			o						
82 + <i>T. flexistilus</i>	+	o			o						
83 + <i>T. nigrocinctus</i>	+++	o	o			o	o				
84 + <i>T. trifidus</i>	+	o			o						
85 + <i>T. spadiceonotatus</i>	+	o	o		o						
86 + <i>T. angustus</i>	+	o			o						
87 + <i>T. macmillani</i>	+	o									
88 + <i>Cludotanytarsus lewisi</i>	+++	o	o								
89 + <i>C. pseudomancus</i>	+++	o	o	o	o						
90 + <i>C. reductus</i>	+	o	o								
91 <i>C. capensis</i>	+	o									
92 + <i>Rheotanytarsus ceratophylli</i>	++	o	o			o	o				
93 + <i>Dicrotendipes chloronotus</i>	+	o	o						o	o	
94 + <i>D. cordatus</i>	+	o	o								
95 + <i>D. fusconotatus</i>	++	o	o	o	o						



### 3 – PLACE DE LA FAUNE DU TCHAD PAR RAPPORT A CELLE DE LA RÉGION ÉTHIOPIENNE DANS SON ENSEMBLE

Malgré la faible étendue des connaissances actuelles en ce qui concerne la répartition géographique des espèces de la région éthiopienne, on peut dire que la faune du Tchad est peu originale. En effet, 58 % des espèces se retrouvent dans toute l'Afrique et seulement 16 % n'ont encore pas été récoltées dans plus de trois États.

La plus grande affinité faunistique est celle existant avec les pays voisins, situés dans la même bande climatique sahélienne ou subdésertique : le Soudan, le Nigéria et le Cameroun. Rien là que de très normal car, principalement dans les deux derniers États, peu de récoltes ont été faites en altitude ou en grande forêt. Une similitude faunistique plus inattendue existe avec les faunes du Zaïre et de la République sud-africaine où les climats sont bien différents de celui du Tchad, soit franchement équatorial, soit à nette tendance méditerranéenne.

En fait, il est difficile de tenter de situer avec exactitude la faune tchadienne en raison du peu de récoltes réalisées jusqu'à maintenant à l'échelle du continent. Chaque État renferme une grande proportion d'espèces ubiquistes et celles qui sont réellement caractéristiques d'un bloc climatique ou d'une région donnée sont noyées parmi les 20 ou 30 d'espèces que l'on considère actuellement comme ayant une répartition limitée car elles n'ont en fait jamais été spécialement recherchées.

Il est toutefois permis de penser que la faune du Tchad a eu une pleine extension au quaternaire quand les rives du lac Tchad s'étendaient jusqu'aux contreforts du Tibesti. Ceci nous amène à poser l'hypothèse de l'existence à cette époque d'une faune nilotique au sens large, recouvrant le paléotchad et le bassin du Nil et qui aurait été en quelque sorte un immense réservoir faunistique. Une «contamination» d'ouest en est ne devait présenter aucune difficulté grâce à la véritable chaîne des grands lacs qui, notamment au début de l'holocène, s'étendait depuis la Mauritanie jusqu'au Soudan en passant par le Mali, le Hoggar et le Niger (H. FAURE, 1969).

Par la suite, et en dehors de la zone saharienne telle qu'on la connaît de nos jours, les zones sahélienne et subtropicale à végétation arbustive formant peu d'obstacles à une dissémination par les vents réguliers et présentant de nombreux points d'eau permanents ou temporaires, sont restées très propices à la dissémination des espèces de-proche en proche. Il est également fort probable que la vallée du Rift et sa chaîne des grands lacs représentèrent alors un couloir de passage au travers de la grande forêt équatoriale et des chaînes de montagnes permettant aux espèces ubiquistes une extension jusqu'à la région sud-africaine. Ce n'est donc vraisemblablement que l'examen de la distribution des espèces aux exigences écologiques étroites qui permettra de distinguer des zones de répartition particulières à l'intérieur du continent africain comme le sont déjà, par

exemple, les régions montagneuses avec leur faune d'Orthocladiinae rhéophiles ou bien et quoique de façon moins nette, la grande forêt équatoriale.

#### 4 – LES CHIRONOMIDES DU LAC TCHAD, DISTINCTION DES ESPÈCES DOMINANTES ET RECHERCHE DES FORMES PRÉIMAGINALES

Il ressort de l'examen du tableau 1 que 104 espèces, parmi les 132 connues du Tchad, ont été trouvées au moins une fois dans le lac. En fait, la faune du lac Tchad ne comprend qu'une quinzaine d'espèces qui représentent dans chaque récolte au moins 80 % des effectifs, le restant correspondant, soit à des espèces accompagnatrices presque toujours présentes mais en petit nombre, soit à des espèces occasionnelles. Nous avons dressé la liste de ces espèces dans le tableau 2 car elles seront souvent citées dans la suite de notre travail.

Tableau 2

Espèces dominantes, caractéristiques du peuplement en Chironomides du lac Tchad

---

##### CHIRONOMINAE

*Chironomus formosipennis*  
*Cryptochironomus stilifer*  
*C. nudiforceps*  
*C. dewulfianus*  
*C. diceras*  
*Tanytarsus nigrocinctus*

*Polypedilum fuscipenne*  
*P. griseoguttatum*  
*P. abyssiniae*  
*P. longicrus*  
*Cladotanytarsus lewisi*  
*C. pseudomancus*

##### TANYPODINAE

*Ablabesmyia pictipes*  
*A. dusoleili*

*Clinotanypus claripennis*  
*Procladius brevipetiolatus*

##### ORTHOCLADIINAE

*Cricotopus scottae*

---

Si l'inventaire des formes imaginales récoltées tout au long de notre étude n'a pas présenté de difficultés particulières, celui des formes préimaginales a été, par contre, beaucoup plus délicat et demeure d'ailleurs fort incomplet. En tenant compte des synonymies et en négligeant les espèces décrites sur une seule femelle souvent incomplète, nous estimons à environ 350 le nombre d'espèces actuellement répertoriées de la région éthiopienne. Parmi celles-ci, 36 espèces sont décrites à l'état larvaire et 31 à l'état nymphal. Au cours de notre étude des Chironomides du Tchad, il nous a été possible de décrire 10 espèces à l'état larvaire et 13 à l'état nymphal en six notes consécutives (cf. bibliographie). En plus de ces descriptions, nous avons pu réunir en collection de référence 8 formes larvaires et 25 formes nymphales identifiées (cf. Tabl. 1).

La détermination des larves et des nymphes demande le plus souvent la reconstitution du cycle complet, ce qui est rarement faisable *in situ* et, pour beaucoup d'espèces, très aléatoire en laboratoire. Parfois, cependant, on a la chance, dans une récolte abondante, de trouver une ou plusieurs nymphes proches de la métamorphose et de sexe mâle. Il est alors possible, par une dissection délicate, d'isoler les genitalia du futur adulte et d'effectuer la détermination de l'espèce après montage entre lame et lamelle. Par correspondance il devient possible de mettre un nom sur la nymphe dont on prend soin de préparer l'exuvie par inclusion dans un milieu de montage. Une autre méthode que nous avons souvent employée consiste à placer au fond de l'eau de petits entonnoirs en verre ou matière plastique, lestés à la base et surmontés d'un tube renversé contenant un peu d'air à l'autre extrémité (Fig. 7). Relevés chaque jour ou plusieurs fois par jour selon les cas, il arrive assez souvent que l'on ait eu la chance de coiffer une ou plusieurs nymphes proches de la mue imaginale. L'adulte libéré, l'exuvie nymphale reste à l'interface eau-air, retenue par tension superficielle. L'ensemble récolté avec précaution permet d'établir la correspondance entre la nymphe et l'adulte.

Parfois, la chance aidant, il est possible de récolter une nymphe mâle qui possède encore, accrochée à ses segments abdominaux qu'elle recouvre, la dernière mue larvaire. Une dissection de la tête du dernier stade larvaire et notamment des pièces buccales, permet alors de mettre en évidence les principaux caractères morphologiques de l'espèce. La récolte et la préparation de larves provenant du même biotope puis la comparaison des pièces buccales confirme ou infirme leur identité et l'on arrive souvent ainsi à retrouver les larves entières. Par réciprocity, l'ensemble du cycle est alors mis en évidence.

La meilleure méthode, quand elle est réalisable, consiste à élever jusqu'au stade adulte un lot de larves identiques. Théoriquement idéal, ce moyen est en fait difficile à mettre en œuvre car beaucoup d'espèces ne se développent pas en laboratoire. Un grand nombre de facteurs, surtout dans les pays tropicaux, viennent contrecarrer la bonne marche des élevages et nous avons dû réaliser un dispositif spécial afin d'obtenir un pourcentage acceptable de réussite (DEJOUX, 1968 c).

Ce système schématisé Figure 9, simple et peu onéreux à réaliser, peut être mis en œuvre dans un petit laboratoire de terrain ou même directement en bordure des collections d'eau d'où proviennent les larves. Tout en utilisant une masse d'eau importante afin d'avoir des écarts thermiques de faible amplitude, il permet de travailler sur les très petits volumes d'eau des coupelles d'élevage et ainsi de surveiller à la loupe binoculaire l'évolution des larves. En partant de masses d'œufs obtenus par ponte provoquée, c'est grâce à cet appareil que nous avons pu obtenir, comme nous le verrons par la suite, le cycle de développement complet et la courbe de croissance de *Chironomus pulcher*.

Une dernière méthode a enfin été utilisée sur le terrain à poste fixe et également sur le bateau de recherche au cours des missions sur le lac. En concevant et réalisant le carottier à soupape schématisé Figure 8, nous avons pu prélever des carottes de diamètre suffisant pour qu'elles contiennent entre 5 et 10 larves de Chironomides. Grâce au système de prélèvement, le substrat n'était pour ainsi

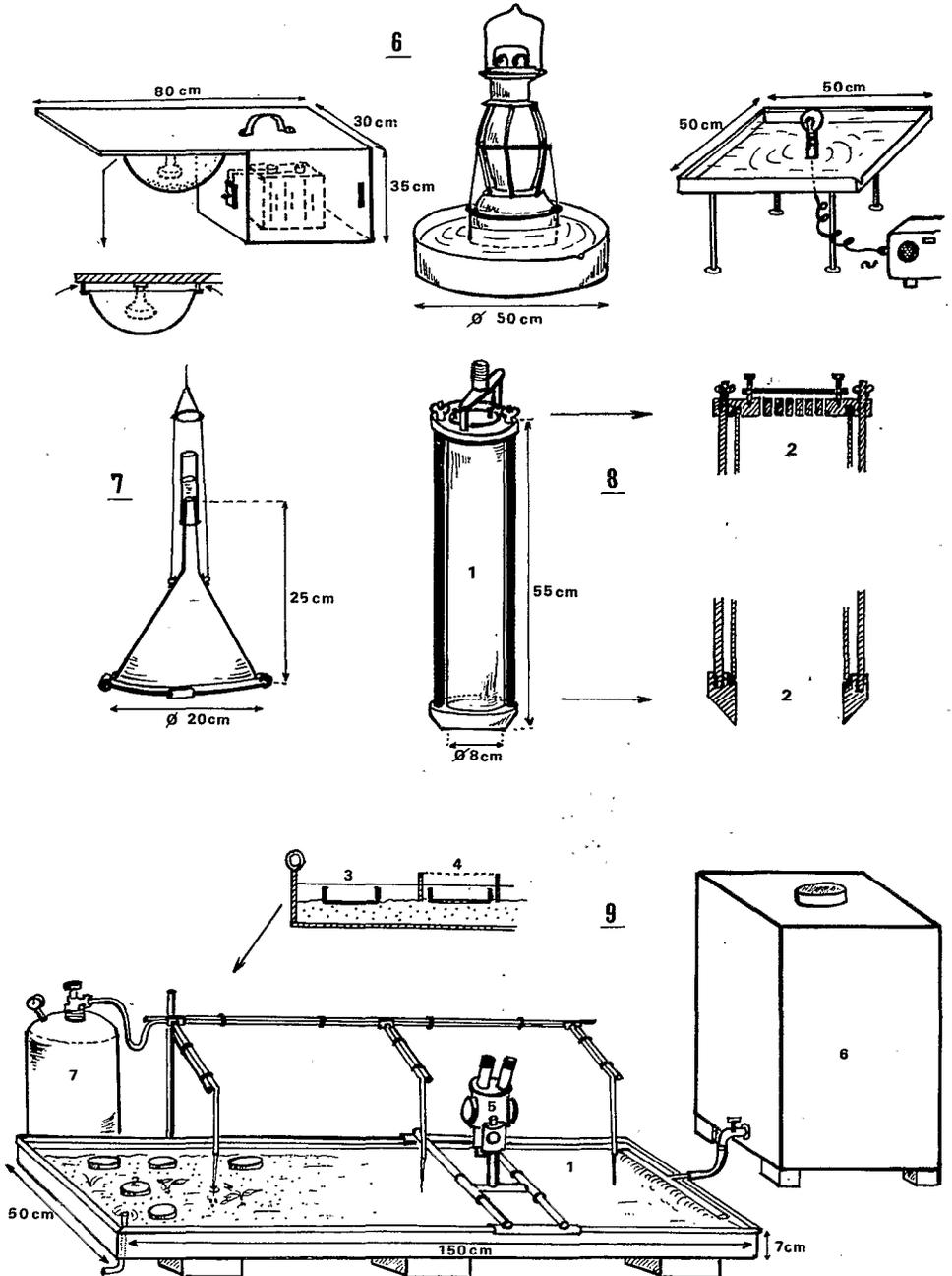


Fig. 6 – Différents types de pièges lumineux pour la capture des adultes (avec batterie, lampe à pétrole, groupe électrogène).

Fig. 7 – Piège à entonnoir pour la récolte des nymphes et imagos.

Fig. 8 – Carottier à soupape ; 1. vue d'ensemble, 2. détails de construction.

Fig. 9 – Système d'élevage des larves de Chironomides (explication dans le texte).

dire pas perturbé et il était aisé d'observer directement le comportement des larves à l'intérieur ainsi que l'aspect physique très important de l'interface eau-sédiment. Par changement des tubes de verre amovibles de l'appareil, nous pouvions mettre en élevage l'ensemble tube-carotte et eau sus-jacente en dérangeant le moins possible les organismes, ce qui revenait en quelque sorte à transplanter une «tranche» de substrat en laboratoire. En plaçant un couvercle grillagé au-dessus de chaque tube, nous pouvions chaque jour, ou bien au fur et à mesure des métamorphoses quand elles avaient lieu durant les périodes d'observation, récolter les imagos nés et les mues nymphales correspondantes. En plus de ces renseignements d'ordre systématique, ce dispositif nous a permis de réaliser d'intéressantes observations sur l'éthologie des larves de certaines espèces.

**En conclusion, nous nous trouvons au lac Tchad en présence d'une faune non endémique et peu originale bien que très diversifiée. Malgré les grandes difficultés existantes pour l'identification des formes préimaginales des espèces éthiopiennes, nous sommes toutefois en mesure de déterminer, à chaque phase de leur cycle de développement, la presque totalité des espèces dominantes dont nous allons tenter d'esquisser l'écologie dans les pages suivantes.**

*II*

***FACTEURS DE RÉPARTITION  
ET DISTRIBUTION DES ESPÈCES***

A l'échelle de notre étude, le phénomène d'assèchement progressif du milieu représente le facteur essentiel qui induit une évolution des conditions écologiques générales telle, que les peuplements en sont affectés et évoluent en conséquence. Cependant, à chaque instant correspond un certain équilibre dans la distribution spatiale des espèces qui est la résultante de l'action combinée de plusieurs facteurs écologiques.

Bien qu'il soit tout à fait artificiel de dissocier l'action de ces facteurs, il est nécessaire pour comprendre la répartition des espèces sur l'ensemble du lac d'analyser l'importance réelle de chacun d'entre eux, pris séparément à un temps donné qui, en l'occurrence, représentera la situation moyenne des années 1965 à 1968. On s'efforcera ensuite de déterminer dans quelle mesure ces facteurs ont évolué entre le début et la fin de l'étude.

## 1— LES FONDS

### 1 a — Caractéristiques des différents types de substrats du lac Tchad, leur répartition et leur potentialité pour l'implantation des Chironomides

Nous avons regroupé dans le Tableau 3 les principales données disponibles concernant les caractéristiques générales des six grands types de fonds les plus fréquemment rencontrés (DUPONT, 1970 ; DEJOUX *et al.* 1971 a ; CARMOUZE *et al.*, 1972). Il est évident que ces caractéristiques doivent être considérées comme des moyennes et que tous les intermédiaires entre chaque type de substrat peuvent être rencontrés, soit dans les zones de chevauchement, soit par l'action de phénomènes localisés comme, par exemple, une exondation momentanée ou bien le développement d'un faciès végétal particulier. La cartographie générale des fonds établie par DUPONT en 1970 (Fig. 10) correspond en fait à la distribution des six principaux types de substrats dans les années 1966-67, elle pourra de ce fait être considérée comme une situation «origine» dans la suite de notre étude.

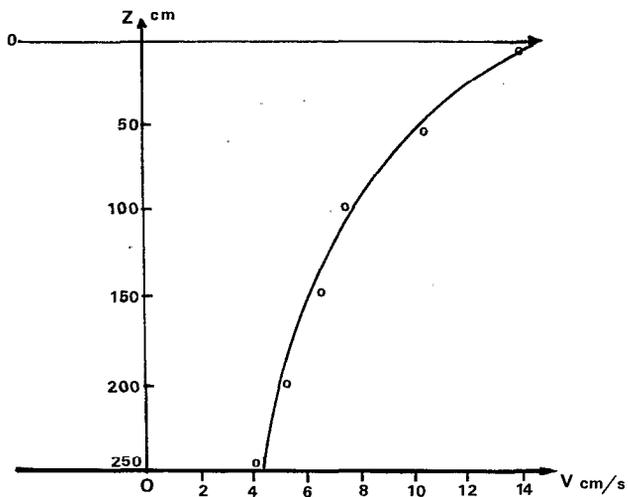
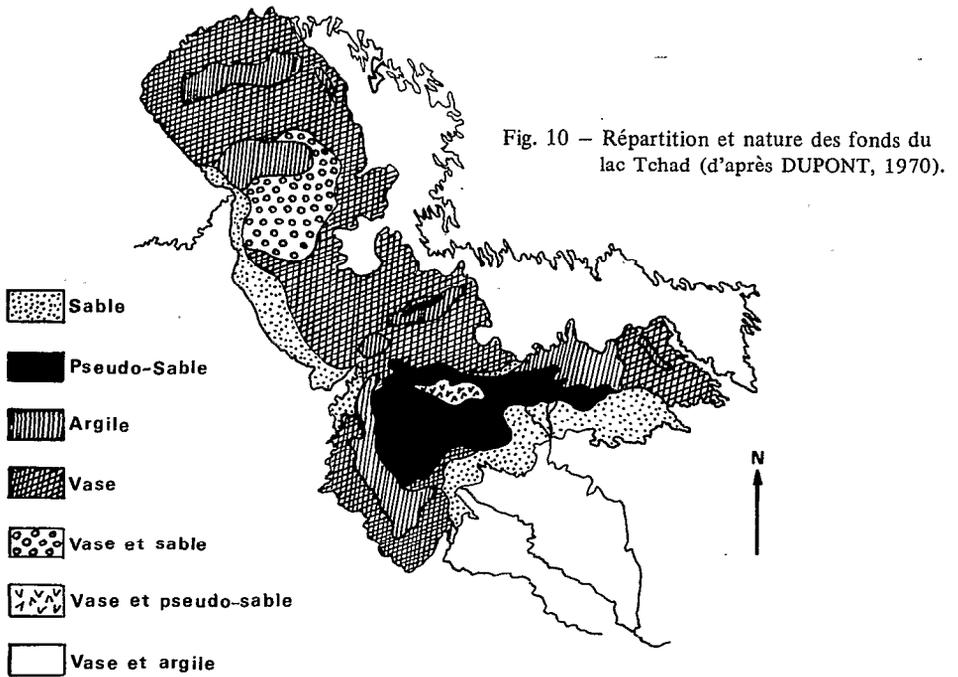


Fig. 11 – Profil du courant établi le 2-2-1973, par calme plat, dans l'archipel nord-ouest du lac Tchad.

Tableau 3  
Principales caractéristiques des fonds du lac Tchad

FG = Fraction grossière (> 2 mm) ; SG = sable grossier (0,2 à 2 mm)  
SF = sable fin (0,05 à 0,2 mm) ; A + L = argile et limon (< à 0,05 mm)

Nature du fond	Surface relative par rapport à la superficie totale du lac	Teneur en eau % du poids frais	Granulométrie (% du poids sec)				Teneur en matière organique (% du poids sec)		
			FG	SG	SF	A+L	C	N	C/N
Sable	12 %	20	0,4	17,4	58,8	23,3	34,1	3,2	10,2
Pseudo-sable	12 %	15	0,5	57,2	10,6	31,9	43,8	4,1	10,7
Vase	50 %	80	0,9	5,1	38,9	53,5	104,0	8,2	12,7
«Tourbe»	6 %	67	12,3	20,5	26,6	40,5	227,4	11,8	19,4
Argile molle	15 %	75	0,8	25,5	32,7	41,2	26,6	2,2	11,6
Argile granulaire	5 %	46	38,0	24,2	18,7	19,1	23,4	1,9	12,5

### Les sables

Ils ont deux origines, l'une éolienne, l'autre fluviale. Dans les archipels et sur la côte ouest du lac se rencontrent essentiellement les sables quartzeux éoliens aux grains fins (0,25 mm de diamètre moyen) qui proviennent du système dunaire. Ils forment une frange de quelques mètres de largeur autour des îles ainsi qu'une grande partie du littoral nigérian. Les sommets des dunes affleurent parfois le sédiment vaseux des eaux libres mais les surfaces ainsi représentées sont très faibles. Ces sables sont pauvres en matière organique ; souvent très tassés et compacts, ils se prêtent mal à la pénétration des larves de Chironomides qui y implantent seulement des tubes en surface ou dans le premier centimètre. Il est probable que cette texture relativement hermétique du substrat est responsable du fait que seules les petites formes larvaires s'y établissent et restent localisées dans les premiers millimètres.

Le deuxième type de sable couvre principalement toute la zone du delta du Chari. Amenés par les fleuves, ces sables sont micacés et leur granulométrie plus grossière (diamètre moyen des grains : 0,6 mm). En place, ils sont également moins compacts que les sables éoliens et sont le plus souvent recouverts d'un dépôt limoneux d'épaisseur variable et d'aspect floconneux. Dans les zones où ce dépôt ne dépasse pas quelques millimètres, la faune est très riche. Par contre, si l'épaisseur atteint quelques centimètres, les fonds s'appauvrissent considérablement car, d'une part, la structure très fluide du dépôt se prête mal à la construction des tubes et, d'autre part, ces fines particules de nature argileuse se fixent très facilement aux crochets des pseudopodes des larves, gênant considérablement leurs déplacements ainsi que leurs mouvements respiratoires.

Plusieurs espèces végétales sont liées à la présence des sables, principalement les *Typha* qui peuvent en certains endroits de la grande barrière couvrir de grandes surfaces, puis les *Vallisneria* que l'on rencontre fréquemment en frange autour des îles des archipels. La présence de cette végétation permet un enrichissement bénéfique des sables en matière organique provenant des débris végétaux plus ou moins décomposés et ceci se traduit alors par une grande richesse de l'entomofaune dans ces biotopes.

### *Le pseudo-sable*

Pauvre en matière organique et d'une faible teneur en eau, ce type de substrat, bien que localisé, couvre une grande surface à l'ouest du delta du Chari. On retrouve parfois le pseudo-sable dans d'autres régions mais toujours mélangé à d'autres sédiments. Il est formé d'oolithes bruns (diamètre moyen 0,25 mm) à structure bien définie comprenant un moyau montmorillonique entouré par un cortex à structure pelliculaire renfermant de la goethite (DUPONT et LEMOALLE, 1972). C'est un substrat extrêmement pauvre en faune benthique.

### *La vase et la «tourbe»\**

Nous retrouvons la montmorillonite comme élément dominant de ce type de substrat. Riche en eau (25 à 50 % du poids sec), ce sédiment brun foncé, sans structure définie est très meuble, fin et riche en matière organique. Son aspect et sa texture peuvent varier de place en place et il est difficile de donner une classification aisée de ses différentes formes bien qu'elles soient certainement déterminantes pour l'établissement des espèces. Nous avons seulement distingué une forme nettement particulière, la «tourbe», qui est une vase contenant une fraction organique dominante formée de débris végétaux grossiers en cours de décomposition. Ce type de substrat est très fréquent dans les zones d'îlots bancs et tend à faire place à la vase typique plus on s'éloigne des zones à végétation semi-aquatique abondante.

Alors que la vase est très favorable à l'établissement des formes larvaires, la «tourbe» est peu propice à leur implantation, seuls quelques Tanypodinae comme, par exemple, *Clinotanypus claripennis* ou *Ablabesmyia dusoleili* qui ne construisent pas de tubes, semblent s'accommoder de la texture particulière de ce substrat, véritable feutrage de débris végétaux.

Enfin, en fonction de l'élévation de salure des eaux sous-jacentes et de la très petite taille des particules argileuses qu'elle contient, la vase peut parfois présenter

---

\* Ce type de substrat ne présente en fait qu'un aspect extérieur rappelant la tourbe et ne doit en aucun cas être considéré comme telle, géologiquement parlant.

un aspect superficiel floconneux où l'interface eau-sédiment est très difficile à situer. Aisément remis en suspension par les mouvements de la masse d'eau, en raison de sa fluidité extrême, ce type de substrat est très défavorable à l'établissement du benthon.

### *L'argile*

Également à dominance montmorillonique, ce sédiment se compose aussi de limon (10 à 40 % du poids sec) et de sable (10 à 20 %), mais la matière organique y est, par contre, peu abondante. Plusieurs variétés peuvent être distinguées en fonction de l'homogénéité et de la structure du matériau. Argile molle et argile bleue sont deux phases pas ou peu structurées du sédiment, la seconde, en plus de sa couleur légèrement bleutée étant plus compacte et plus «collante» que la première. A l'opposé, l'argile granulaire est très structurée, formée de petits éléments arrondis ou anguleux allant de quelques millimètres de diamètre à 2 ou 4 centimètres ; on rencontre le plus souvent ce type de substrat dans les zones siège d'un courant notable.

D'une manière générale, les fonds argileux sont très propices à l'établissement de la faune benthique et des Chironomides en particulier. Ils y trouvent des conditions granulométriques optimales pour la construction de leurs tubes, une teneur en matière organique moyenne assurant une nourriture suffisante et le plus souvent une oxygénation voisine de la saturation due au brassage de l'eau qui, sur ce type de substrat relativement compact, ne produit qu'une faible remise en suspension des éléments les plus fins.

## 1 b — Les modalités de l'implantation larvaire

Avant d'analyser comment la répartition des fonds dans l'ensemble du lac Tchad influence la distribution des espèces benthiques de Chironomides, il est nécessaire de rappeler brièvement les modalités d'implantation d'une espèce.

L'acte de ponte peut présenter différentes modalités selon les espèces, certaines ont des pontes sociales, d'autres des pontes isolées, libres ou attachées à un support. Les pontes ont généralement une forme bien définie, caractéristique de la famille et souvent du genre. Elles contiennent une ou plusieurs centaines d'œufs selon les espèces, enrobés dans une gangue mucilagineuse qui gonfle rapidement au contact de l'eau.

Dans le lac Tchad, l'acte de ponte peut présenter deux modalités différentes selon qu'il a lieu posé ou en vol. Certaines espèces, généralement les plus grosses, recherchent un support. C'est notamment le cas de *Chironomus formosipennis* et il est fréquent d'observer des femelles en train de pondre, posées sur quelques débris végétal flottant, l'abdomen légèrement enfoncé dans l'eau. D'autres espèces plus petites comme, par exemple, *Cryptochironomus stilifer* ou *Cladotanytarsus lewisi* peuvent également émettre leurs œufs une fois qu'elles sont tombées à la

surface de l'eau, soit au moment de l'accouplement, soit par simple effet du vent.

Un deuxième groupe d'espèces comme, par exemple, celles appartenant au genre *Nilodorum* se tiennent par temps calme au ras de l'eau, ont un vol vertical saccadé de faible amplitude et déposent leurs œufs en une ou plusieurs fois en se posant rapidement à la surface de l'eau. Il n'est pas rare alors d'observer sur les lieux de ponte de grandes concentrations d'oiseaux prédateurs, essentiellement Sternes et Hirondelles.

Une fois la ponte déposée à la surface de l'eau, deux cas peuvent se présenter :

— dans un premier cas, la ponte reste à la surface de l'eau, fixée à un support flottant quelconque qui peut être n'importe quel débris végétal ou autre, une bulle d'air, souvent même le corps de la femelle noyée ou enfin simplement la tension superficielle de l'eau. La ponte se déplace ainsi au gré des courants durant toute l'incubation puis l'éclosion a lieu. Les larvules ingèrent et percent la gangue mucilagineuse qui liait les œufs et s'échappent de la ponte, devenant planctoniques. Elles demeurent photosensibles positives un certain temps, de l'ordre de 15 à 20 heures et, entraînées par le déplacement des masses d'eau, elles se nourrissent de micro-particules organiques en suspension. Elles se dirigent ensuite vers le fond, à la recherche d'un substrat convenable. Même si elles demeurent très mobiles, les distances qu'elles peuvent alors parcourir sont faibles, hormis sur les fonds affectés par des courants notables. Si le substrat rencontré leur convient, les larves s'établissent ; dans le cas contraire, elles nagent pratiquement sans arrêt au-dessus du fond, ne s'alimentent pas et en peu de temps disparaissent soit par prédation, soit par simple inanition. Ce comportement a été fréquemment observé en aquarium en mettant par exemple des larvules de *Clinotanypus claripennis* en présence d'un fond de sable qui ne leur convient absolument pas. Un comportement semblable de «nage forcée» peut être obtenu pour certaines espèces en surpeuplant un fond, une grande partie des larves se maintenant au sein de l'eau plutôt que de s'établir sur le fond en acceptant un territoire trophique plus réduit. Nous qualifions ici de territoire trophique l'aire circulaire concentrique au tube sur laquelle la larve recherche sa nourriture. Il semble donc que, dans les deux cas, nous soyions en présence d'une réaction de traumatisme des larves qui se traduit par ce que MC LACHLAN (1969 a) qualifie du terme plus général de «search behaviour», le comportement de recherche.

— Si ce type d'évolution spatiale des pontes et des larvules est le plus fréquent, il n'est pas rare non plus que les pontes, de densité légèrement supérieure à celle de l'eau, se détachent de leur support ou tombent naturellement sur le fond. Très souvent alors la gangue mucilagineuse se recouvre entièrement d'une pellicule organique ou limoneuse provenant de la sédimentation des matériaux en suspension dans les eaux très chargées du lac. Nous avons pu aisément observer ce phénomène dans des carottes prélevées dans le lac avec l'appareil représenté Fig.8 et dans lesquelles nous avons fait pondre des femelles de *Nilodorum brevibuca*. Toutes les pontes demeurées en surface (14 au total) ont été viables, par contre celles tombées sur le fond (6) ont été rapidement recouvertes de limon et aucune

larvule n'est sortie des œufs qui, examinés à la loupe après trois jours d'incubation, étaient opaques et n'avaient semble-t-il qu'à peine commencé leur développement. Il est difficile de connaître la cause exacte de cet arrêt de développement mais nous pensons que la couche limoneuse limite de façon excessive les échanges gazeux entre les embryons et le milieu liquide extérieur.

Ce dépôt sur les pontes avant éclosion est donc très défavorable au recrutement larvaire mais peut présenter des stades intermédiaires que nous avons observés de manière expérimentale. En effet, si les pontes tombent sur le fond quand les œufs sont sur le point d'éclore, les larvules ont alors le temps de sortir de l'enveloppe ovigère et de percer la gangue mucilagineuse de la ponte. Étant donné la durée relativement courte du développement embryonnaire, ce cas doit être assez fréquent *in situ*. La distribution des larvules devient de ce fait centrifuge depuis le point de chute de la ponte.

Il apparaît donc en définitive que, hormis la présence de déplacements d'eau importants, ce qui en fait n'est pas rare dans certaines parties du lac Tchad où des courants dûs aux vents ou aux sèches ont été observés (Fig. 11), le recrutement au niveau du fond est directement fonction du lieu de ponte des femelles et bien souvent les larvules ne peuvent parcourir de grandes distances pour rechercher un substrat convenable. Deux cas peuvent alors se présenter. Si la ponte a lieu dans une zone de fonds homogènes, les larvules s'y installent dans la mesure où le substrat leur convient ou au contraire disparaissent partiellement ou totalement, soit par la prédation, soit par inanition si le substrat ne leur convient pas. Dans un deuxième cas, la ponte a lieu dans une zone de fonds très hétérogène ou dans une zone de chevauchement de deux types de substrat. Dans ce cas, le comportement de recherche prend toute sa signification et les larvules colonisent de préférence le substrat leur convenant le mieux. Ce n'est qu'après un surpeuplement de ce type de fond que pourra se faire la colonisation des fonds voisins moyennant que leur texture demeure compatible avec l'établissement des espèces en cause. C'est aussi dans ces cas précis que prend tout son sens la notion de sténotopie et d'eurytopie des espèces et nous allons voir comment se classent les espèces dominantes du lac Tchad par rapport à ce critère.

### I c — Influence de la nature des fonds sur la répartition des espèces dominantes, à l'échelle du lac

Afin d'étudier ce facteur, nous avons regroupé 188 relevés réalisés en 1970 et couvrant l'ensemble du lac. Chaque relevé correspond à 5 prélèvements réalisés sur quelques mètres carrés à l'aide d'une benne d'Eckman de 15 x 15 cm de côté, soit au total à une surface échantillonnée de 1 125 cm<sup>2</sup>.

L'échantillonnage a été fait au hasard et la répartition des relevés est la suivante : 25 sur les fonds de sable, 24 sur ceux de pseudo-sable, 49 dans la vase, 33 dans la «tourbe», 30 dans l'argile molle et enfin 27 sur les fonds d'argile granulaire.

L'analyse de chaque relevé nous a permis d'établir le Tableau 4 où ont été reportées les densités par mètre carré de chacune des huit espèces les plus souvent rencontrées sur les six grands types de substrat. Mis à part les fonds de pseudo-sable qui sont, comme nous l'avons vu, localisés dans la partie centrale du lac, les autres fonds se rencontrent un peu partout et deux relevés dans un même type de substrat ont pu aisément être faits à une centaine de kilomètres l'un de l'autre.

Tableau 4  
Densité des espèces en fonction de la nature des fonds (en nombre moyen d'individus par m<sup>2</sup>)

Espèces	Sable	Pseudo-sable	Vase	«Tourbe»	Argile molle	Argile granulaire
<i>C. stilifer</i> .....	14,2	4,8	124,9	63,8	41,8	112,3
<i>C. diceras</i> .....	23,2	19,7	2,3	4,1	5,4	10,6
<i>P. fuscipenne</i> .....	1,8	0,7	324,9	112,3	53,3	235,6
<i>T. nigrocinctus</i> .....	1,8	0	31,3	9,9	21,6	259,9
<i>C. lewisi</i> .....	414,0	0	48,9	67,0	9,7	221,5
<i>C. claripennis</i> .....	0	3,3	32,7	17,4	33,4	64,6
<i>P. brevipetiolatus</i> .....	1,8	9,3	2,3	3,2	14,2	26,0
<i>A. dusoleili</i> .....	0	1,9	3,4	2,4	8,0	11,5
Nombre de relevés .....	25	24	49	33	30	27
Densité globale moyenne ....	456,8	39,7	570,7	280,1	187,4	942,0

L'examen de ce tableau permet un certain nombre de conclusions.

- D'une manière générale, les fonds de pseudo-sable avec une densité moyenne de 40 larves par mètre carré représentent le substrat le plus pauvre du lac, c'est-à-dire le plus inadéquat à l'établissement larvaire.
- A l'opposé et supportant une densité plus de 20 fois supérieure, les fonds d'argile granulaire sont les plus riches.
- Avec une densité moyenne de 414 larves au m<sup>2</sup> sur les fonds sableux, *Cladotanytarsus lewisi* peut être considéré comme une espèce caractéristique de ce substrat.
- Présentant des effectifs nuls ou voisins de zéro, cinq espèces ont une absence caractéristique sur certains fonds. Ce sont successivement *Clinotanypus claripennis* et *Ablabesmyia dusoleili* dans les sables, *Polypedilum fuscipenne*, *Tanytarsus nigrocinctus* et *Cladotanytarsus lewisi* dans le pseudo-sable.

Sans test statistique, il est toutefois difficile de mettre nettement en évidence l'influence du substrat sur les autres espèces que l'on pourrait au seul examen du Tableau 4 considérer comme ubiquistes. Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons analysé en détail les 188 relevés à notre disposition en utilisant la méthode dite de l'écart réduit (BONNET, 1964 ; DEJOUX *et al.*, 1971 a ; LEVEQUE, 1972 a ...).

Dans un ensemble de  $N$  relevés, le fond  $Y$  est représenté  $A$  fois et l'on trouve l'espèce  $X$  dans  $B$  relevés. Par ailleurs, il existe  $C$  relevés parmi les  $N$  dans lesquels l'espèce  $X$  habite le fond  $Y$ , c'est-à-dire où  $X$  et  $Y$  coexistent. Cette coexistence peut être le fait du hasard ou, au contraire, due à une certaine affinité entre les deux termes étudiés.

Il est possible de calculer la probabilité  $P_y$ , de trouver le fond  $Y$  dans les  $N$  relevés ( $P_y = \frac{A}{N}$ ); de même, on peut calculer la probabilité de trouver l'espèce  $X$  dans ces  $N$  relevés ( $P_x = \frac{B}{N}$ ). La probabilité pour que dans un relevé  $X$  et  $Y$  soient représentés est donc la suivante :  $P_{xy} = \frac{AB}{N^2}$ . Pour l'ensemble des  $N$  relevés, le nombre de cas probables de coexistence de  $X$  et  $Y$  sera donc :

$$P = N \frac{AB}{N^2} = \frac{AB}{N}$$

Il devient alors possible de comparer le nombre calculé  $P$  au nombre observé  $C$ . Dans le cas où  $C = P$ , le nombre des coïncidences est celui d'une distribution au hasard des deux caractères testés et nous pouvons conclure que  $X$  et  $Y$  sont indépendants. Par contre, quand  $C < P$ , la coïncidence de  $X$  et  $Y$  est moins fréquente que s'ils étaient distribués au hasard et l'on peut parler d'incompatibilité. Inversement pour  $C > P$ , on parlera d'affinité des deux caractères  $X$  et  $Y$  qui alors coïncident plus souvent que s'ils étaient distribués au hasard.

Cette méthode simple permet de classer les caractères dans trois grandes catégories selon qu'ils sont incompatibles, indépendants ou en affinité. Il est toutefois possible de tester avec plus de précision la dépendance existant entre les deux caractères en recherchant si la différence  $C-P$  diffère significativement de zéro.

On calculera successivement la variance :

$$s^2 = \frac{A(N-A)B(N-B)}{N^3} \text{ puis l'écart type } s = \sqrt{\frac{A(N-A)B(N-B)}{N^3}} \text{ et enfin l'écart réduit } t = \frac{C-P}{S}$$

liées à l'écart réduit  $t$ . Il est souvent commode de construire une abaque donnant directement les probabilités en fonction de  $t$  et de matérialiser l'affinité entre les deux caractères étudiés (Fig. 12 et 13).

Dans le cas qui nous occupe, les valeurs de  $t$  calculées par couple de caractères ont été consignées dans le Tableau 5 dont l'interprétation donne les résultats suivants :

En se fixant le seuil de  $t = \pm 2,80$  (correspondant à un niveau de probabilité de 0,01) comme limite caractéristique d'affinité fond-espèces, plusieurs groupes taxinomiques peuvent être individualisés.

— **A — Les espèces eurytopes.** Ce sont celles pour lesquelles on a :  $-2,80 \leq t \leq +2,80$ . On les rencontre en plus ou moins grande abondance sur l'ensemble des fonds. Seul pratiquement *P. brevipetiolatus* se range dans ce groupe.

— **B — Les espèces sténotopes négatives.** Ce sont les espèces pour lesquelles  $t < -2,80$ . Leur présence est incompatible avec un ou plusieurs types de substrats présents dans le lac. Deux espèces constituent ce groupe :

. *Clinotanypus claripennis*, bien représentée sur la plupart des fonds, sa présence est par contre incompatible avec les fonds de sable ( $t = -4,50$  ;  $P = 10^{-5}$ ).

. *Polypedilum fuscipenne* est incompatible avec deux types de substrats : le sable et le pseudo-sable. Cette espèce est ailleurs bien représentée avec une affinité légèrement plus grande pour les fonds d'argile que pour les autres.

– C – Les espèces sténotopes positives. Trois espèces se rangent dans ce groupe et présentent des valeurs de  $t > +2,80$ . Chacune d'elles a une affinité certaine pour un ou plusieurs types de substrat.

. *Cryptochironomus diceras*. C'est la seule espèce à présenter une affinité pour les fonds de pseudo-sable.

. *Tanytarsus nigrocinctus* présente une préférence très marquée pour les fonds d'argile granulaire.

. *Cladotanytarsus lewisi* peut être considérée comme l'espèce type des fonds de sable ( $t = 6,21$  ;  $P = 10^{-10}$ ).

– D – Les espèces sténotopes mixtes. Les espèces de ce groupe présentent à la fois une incompatibilité pour certains fonds et une affinité marquée pour d'autres ( $t$  inférieur au seuil et  $t$  supérieur au seuil). Deux espèces répondent à ces conditions :

. *Cryptochironomus stilifer* est incompatible avec les fonds de pseudo-sable mais son abondance est liée aux fonds d'argile granulaire.

. *Ablabesmyia dusoleili* présente aussi une affinité pour les fonds d'argile granulaire mais ne peut se développer sur les fonds sableux.

Tableau 5

Matrice des valeurs de  $t$  (écart réduit) représentant les affinités entre 8 espèces dominantes de Chironomides du lac Tchad et 6 grands types de substrat

	C.s.	C.d.	P.f.	T.n.	C.l.	C.c.	A.d.	P.b.	Iti
AG	+2,82	+3,25	-0,49	+4,57	+2,50	+2,20	+2,82	+1,32	+2,37
S	-2,74	-1,26	-3,16	-2,02	+6,21	-4,50	-3,01	-1,16	-1,45
PS	-2,83	+2,83	-3,06	-2,50	-2,33	-2,13	-0,73	+0,27	-1,31
V	+1,36	-2,05	+1,68	+0,29	-1,46	+1,10	-0,77	-0,74	-0,06
AM	+1,39	-0,40	+2,41	+0,15	-2,18	+1,20	+1,34	+1,07	+0,62
T	+0,70	-1,17	+0,70	-0,63	-1,84	+1,47	+0,05	-0,36	-0,36

C.s. = *C. stilifer*

C.l. = *C. lewisi*

C.d. = *C. diceras*

C.c. = *C. claripennis*

D.f. = *P. fuscipenne*

A.d. = *A. dusoleili*

T.n. = *T. nigrocinctus*

P.b. = *P. brevipetiolatus*

AG = Argile granulaire

S = Sable

PS = Pseudo sable

V = Vase

AM = Argile molle

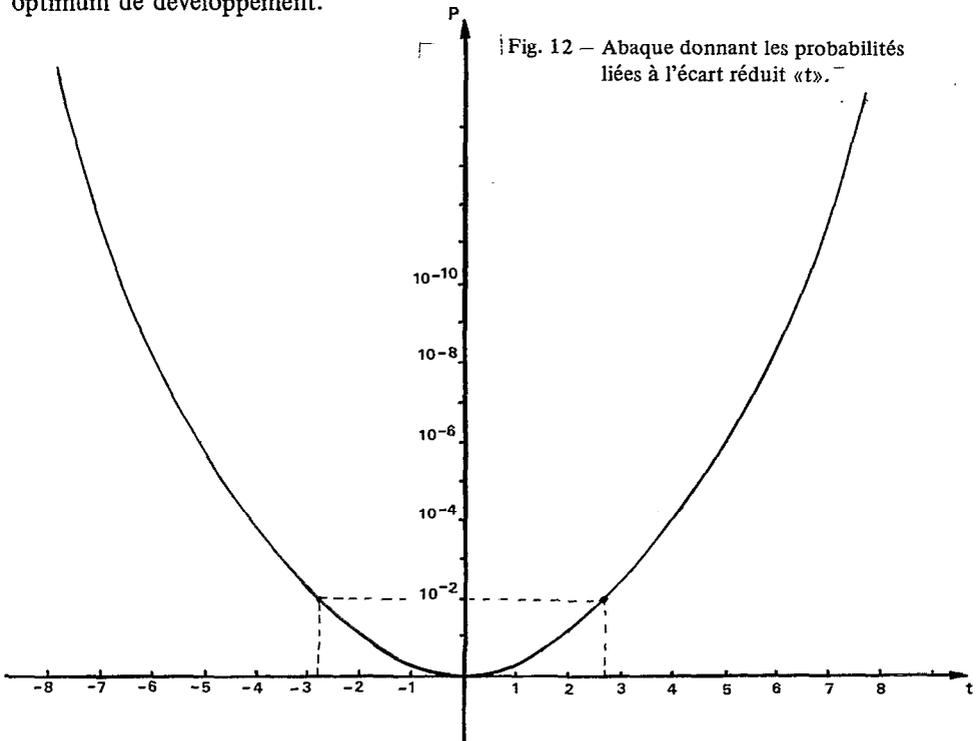
T = «Tourbe»

Cette analyse nous amène à conclure que sur les 8 espèces dominantes étudiées, une seule *P. brevipetiolatus* peut être considérée comme eurytope. En fait, parmi les six substrats considérés, deux s'éloignent fortement des autres par leurs caractéristiques physiques : le sable et le pseudo-sable. Seuls, ces fonds présentent des peuplements caractéristiques, ce qui montre bien l'importance de la constitution physique du substrat dans l'établissement des larves. Vis-à-vis des quatre types de fonds restants, l'ensemble des espèces sont, soit eurytopes, soit sténotopes positives.

En calculant dans le tableau 5 la moyenne algébrique des «t» de l'ensemble des espèces pour chaque type de substrat, nous avons obtenu des valeurs de «t» moyennes sans signification absolue mais dont les valeurs relatives nous permettent de classer les fonds par ordre de potentialité décroissante pour l'établissement des larves de Chironomides.

1. Argile granulaire ( $\bar{t} = + 2,37$ )
2. Argile molle ( $\bar{t} = + 0,62$ )
3. Vase ( $\bar{t} = - 0,06$ )
4. «Tourbe» ( $\bar{t} = - 0,36$ )
5. Pseudo-sable ( $\bar{t} = - 1,31$ )
6. Sable ( $\bar{t} = - 1,43$ )

Ceci montre que les fonds de sable qui sont à l'échelle du lac des fonds relativement riches ( $\bar{d}/m^2 = 456,8$  individus) sont, en fait, des fonds de très faible potentialité, véritable milieu extrême où seule une espèce (*C. lewisi*) trouve son optimum de développement.



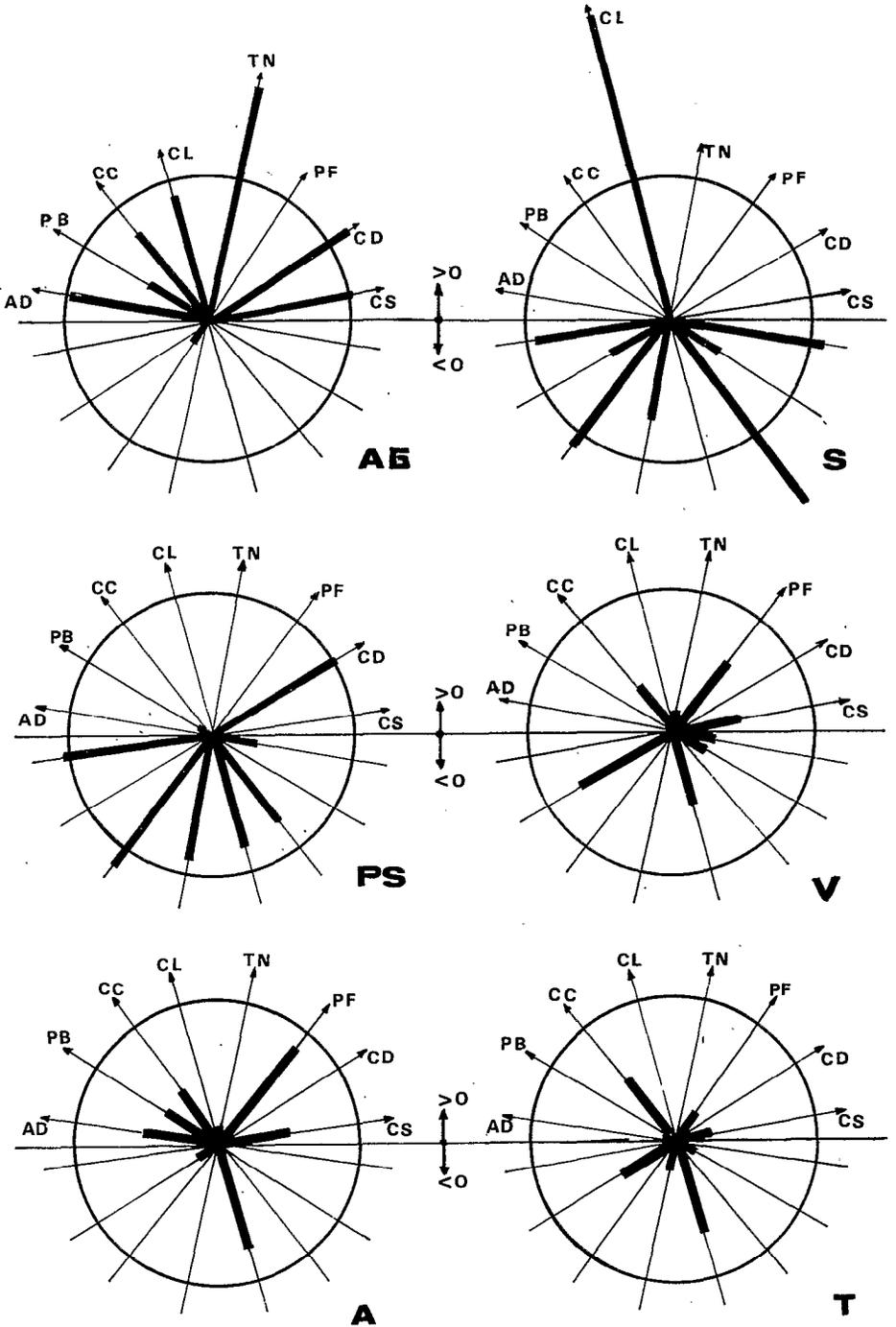


Fig. 13 – Diagrammes rayonnants des valeurs de  $t$  (écart réduit) schématisant l'affinité des espèces dominantes pour les différents types de fonds. Les cercles situent le seuil  $P = 0,01$ .

## I d – Influence de la nature des fonds sur la répartition des espèces dominantes dans une région géographique d'étendue limitée

Malgré la dispersion de cinq types de substrat sur six dans l'ensemble du lac Tchad et le nombre élevé de relevés analysés, le rôle réel de la nature des fonds sur l'implantation des larves risque d'être biaisé par l'interaction avec un autre facteur écologique, principalement dans les zones où ces autres facteurs interviennent avec leur maximum d'intensité. Pour diminuer ces chances d'interférence, nous avons réalisé une étude de l'influence de la nature des fonds dans une même zone géographique de faible étendue où les autres facteurs écologiques (température, transparence, conductivité...) étaient relativement homogènes. Bien que ne possédant pas de pseudo-sable, c'est la région de Bol qui se prêtait le mieux à cette étude car cinq substrats y étaient représentés sur une surface de quelques km<sup>2</sup> seulement (Fig. 14). Cinq prélèvements ont été faits par type de fond, chacun correspondant à cinq coups de benne d'Ekman de 15 x 15 cm. Toutes les espèces récoltées ont été prises en considération.

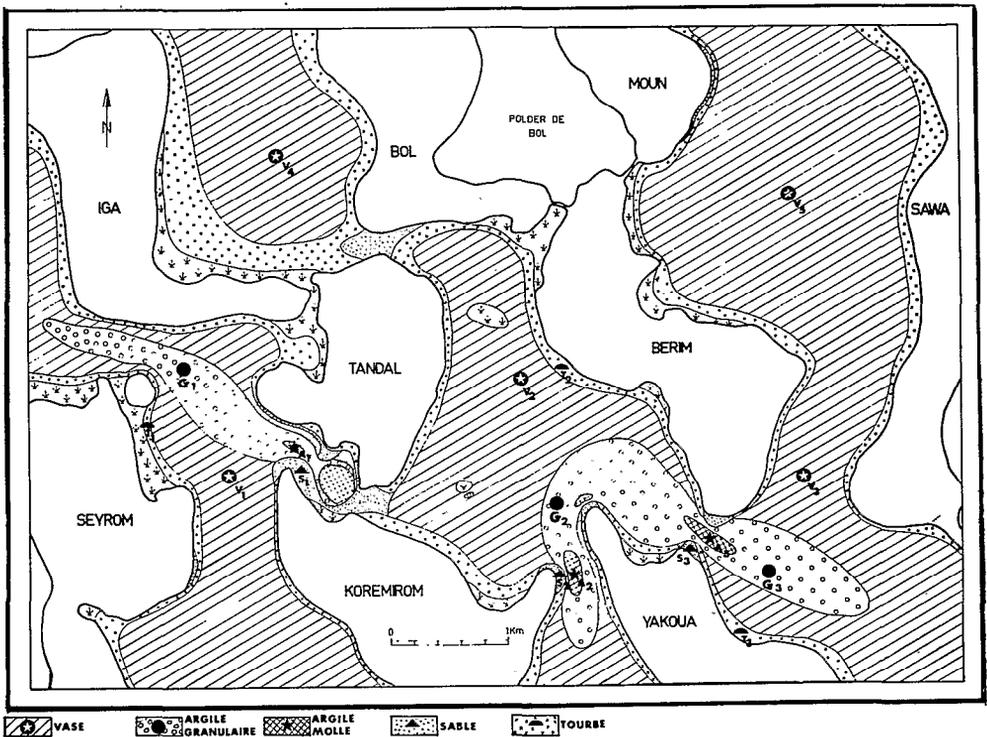


Fig. 14 – Répartition des fonds de la région de Bol et situation des points de prélèvement.

Tableau 6

Effectifs moyens des Chironomides, par coup de benne (225 cm<sup>2</sup>) et par type de fond - Valeurs F (test de Snedecor) obtenues par analyse de variance.  
+ significatif pour P = 0,01 ; - = non significatif.

	AM		AG		S		V		T		F	P = 0,01
	$\bar{X}$	S <sup>2</sup>										
<i>Chironomus formosipennis</i>	0,333	0,38	0,733	1,49	0,067	0,05	0,212				2,04	-
<i>C.sp. I</i>	0,400	0,68	0,067	0,04							1,76	-
<i>C. stilifer</i>	10,733	135,49	2,933	4,92	0,533	2,96	10,04	52,62	4,166	13,97	7,57	+
<i>C. diceras</i>	0,266	0,35	0,800	1,60	1,200	3,60	0,040		0,583	0,45	3,40	-
<i>C.sp. I</i>	0,133	0,12	0,333	0,26	0,600	0,54					5,52	+
<i>C.sp. II</i>			0,212		4,633	60,54					5,73	+
<i>C.sp. III</i>					0,267	0,31					2,40	-
<i>Nilodorum rugosum</i>	2,267	4,49	0,133	0,16							18,30	+
<i>Polypedilum fuscipenne</i>	1,133	4,69			0,666	2,27	1,04	2,20	0,833	1,72	1,52	-
<i>P. abyssiniae</i>					9,133	61,27					22,94	+
<i>P.sp. I</i>	0,533	0,55	0,133	0,17			0,08		0,25	0,43	3,83	+
<i>P.sp. II</i>	0,120	0,16									1,03	-
<i>Stictochironomus sp: I</i>			0,067	0,09							1,12	-
<i>S.sp. II</i>			0,333	0,24					0,500	0,45	7,37	+
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	0,067	0,07	0,266	0,37			0,08	0,10			3,26	-
<i>T.sp. I</i>	0,785	11,64	1,067	2,49					0,733	0,39	4,41	+
<i>Cladotanytarsus lewisi</i>					21,667	738,2					10,32	+
<i>C. pseudomancus</i>	0,067	0,07									1,12	-
<i>Ablabeomyia dusoleili</i>	0,067	0,07	0,933	1,78			0,360	0,29	1,251	0,75	8,01	+
<i>Clinotanypus claripennis</i>			0,067	0,06			0,360	0,45			2,75	-

Le Tableau 6 regroupe les résultats obtenus. La variance  $s^2$  a été calculée sur les effectifs moyens par coup de benne et, en appliquant le test de Snedecor, nous avons analysé cette variance afin de mettre en évidence l'influence de la nature des fonds sur la répartition des espèces. Environ la moitié de ces dernières sont sensibles à ce facteur et trois d'entre elles présentent une valeur de F s'écartant fortement de la valeur seuil : *C. lewisi*, *N. rugosum* et *P. abyssiniae*.

Afin de comparer plus aisément la situation rencontrée dans la région de Bol à celle existant pour l'ensemble du lac, nous avons à nouveau utilisé la méthode de l'écart réduit afin de caractériser l'affinité des espèces avec les différents substrats présents. Les résultats obtenus, regroupés dans le Tableau 7 présentent avec ceux du Tableau 5 un certain nombre d'analogies et quelques différences. Ayant pris en considération toutes les espèces récoltées, certaines présences ou absences caractéristiques nouvelles apparaissent (*Cryptochironomus sp. I et II*, *Nilodorum brevibucca* et *N. rugosum*, *Polypedilum abyssiniae*) ; d'autres résultats se confirment comme la grande affinité de *Cladotanytarsus lewisi* pour les fonds sableux ou l'absence de *Cryptochironomus stilifer* sur ce même substrat.

Quelques résultats, par contre, diffèrent sensiblement, ce qui traduit, s'il en était besoin, la complexité du problème. C'est ainsi que dans la région de Bol, *Ablabesmyia dusoleili* peut être considérée comme caractéristique des fonds vaseux alors qu'à l'échelle du lac cette espèce caractérise l'argile granulaire et présente même un «t» négatif (-0,77) sur les fonds de vase. De même, l'absence caractéristique de *Clinotanypus claripennis* des fonds sableux n'apparaît pas dans la région de Bol où les effectifs trop réduits sur les autres substrats masquent l'aspect constant de l'absence de cette espèce dans les sables.

Ces quelques différences, bien que peu importantes au total, montrent cependant la nécessité d'étudier l'action d'autres facteurs écologiques afin de déterminer si l'interaction de l'ensemble d'entre eux ne crée pas en résultante une mosaïque de situations régionales particulières.

En conclusion, nous retiendrons seulement quelques grands principes qui lient le facteur nature du substrat aux peuplements chironomidiens du lac Tchad.

- Sans être un facteur essentiel de répartition, la nature physique du substrat joue un rôle non négligeable dans la répartition d'au moins 50% des espèces de Chironomides benthiques, le reste des espèces pouvant être considéré comme eurytope.

- Les fonds de sable et de pseudo-sable constituent deux types très particuliers de substrats, assimilables à la limite à des milieux extrêmes, auxquels sont liés des peuplements larvaires caractéristiques.

- Les autres fonds peuvent être classés dans un même groupe, leur potentialité pour l'établissement des larves, bien que variable est, d'une manière générale, positive pour la majorité des espèces. Les Tanypodinae sont liés à la présence de ces fonds alors que leur absence des fonds du premier groupe est caractéristique.

- Aucun Orthocladinae ne se rencontre dans le benthos *sensu stricto*.

Tableau 7  
Espèces caractéristiques des divers types de fonds  
de la région de Bol (méthode de l'écart réduit)

Espèces	G	A	V	T	S
<i>Chironomus formosipennis</i>	+				
<i>Chironomus sp. I</i>					
<i>Cryptochironomus stilifer</i>			++		---
<i>Cryptochironomus diceras</i>			-		
<i>Cryptochironomus sp. I</i>			--		+++
<i>Cryptochironomus sp. II</i>					+++
<i>Cryptochironomus sp. III</i>					++
<i>Nilodorum rugosum</i>		+++	-		
<i>Nilodorum brevibucca</i>		+++			
<i>Polypedilum fuscipenne</i>	--		++		
<i>Polypedilum abyssiniae</i>			--		+++
<i>Polypedilum sp. I</i>		++			
<i>Polypedilum sp. II</i>			+		
<i>Stictochironomus sp. I</i>	+				
<i>Stictochironomus sp. II</i>	++		-	+++	
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	+				
<i>Tanytarsus sp. I</i>	+		---	+++	-
<i>Cladotanytarsus lewisi</i>			--		+++
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>			+++		
<i>Clinotanypus claripennis</i>		-		+++	
<i>Ablabesmyia dusoleili</i>					
<i>Procladius brevipetiolatus</i>					

+ présence caractéristique

- absence caractéristique

± significatif pour P = 0,05

++ significatif pour P = 0,01

+++ significatif pour P = 0,001

## 2 – LA SALURE

Depuis les premières observations réalisées sur le lac Tchad, on a été frappé par le fait que cette immense nappe d'eau sans exutoire, soumise à une évaporation intense et recevant chaque année un apport considérable de sels dissous (1 600 000 tonnes en 1966 selon les estimations de ROCHE (1968), restait un lac d'eau douce. Ce phénomène original est en fait la résultante des actions de plusieurs facteurs dont le principal est l'élimination des sels par le jeu d'infiltrations estimées à environ 7,5% du volume des apports fluviaux (CARMOUZE *et al.* 1972).

La cuvette lacustre ne représente pas le point le plus bas du bassin tchadien et la nappe qui n'est pas horizontale s'écoule en direction de cette région de moindre altitude. Les sels qui quittent le lac par infiltration sont véhiculés par la nappe phréatique et littéralement pompés, par l'intermédiaire d'un processus hydrogéochimique complexe, au niveau des dépressions inter-dunaires du pourtour nord-nord-est du lac (Fig. 15). En fonction du niveau général de la nappe, cette région subdésertique, que l'on nomme le Kanem, présente plusieurs paysages lacustres de type différent. Quand le niveau de la nappe est largement plus élevé que celui du fond des dépressions, il se forme des lacs permanents salés. Si ce même niveau devient inférieur à celui du fond pendant un ou deux mois de l'année, nous sommes en présence des mares temporaires peu profondes et hypersalées. Enfin, quand le niveau de la nappe reste légèrement inférieur à celui du fond des dépressions, il y a une véritable aspiration des sels qui remontent en surface, cristallisent et forment ainsi les natronières, gisements naturels de sels carbonatés-sodés qui sont localement exploités.

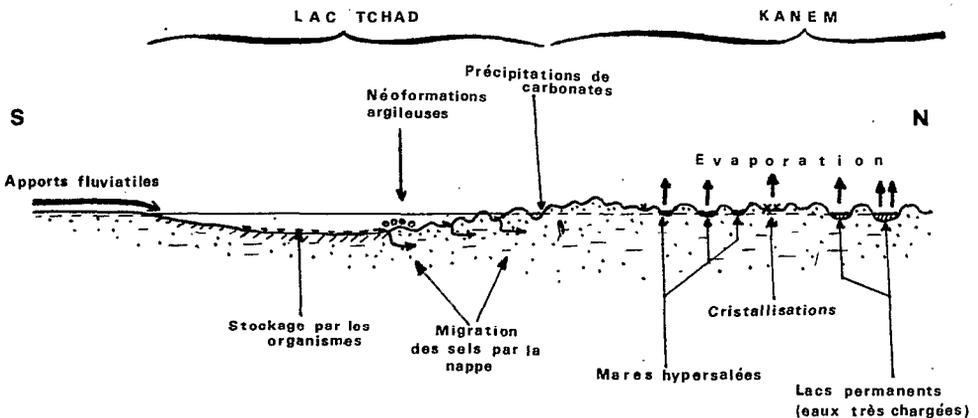


Fig. 15 – Schéma simplifié des processus de régulation saline du lac Tchad.

En plus de ce facteur dominant de régulation saline, il faut ajouter une élimination partielle de certains sels du milieu, soit par leur participation à des néoformations argileuses localisées, soit par stockage dans certains organismes

comme les végétaux, par exemple, ou bien les Mollusques dont la biomasse moyenne totale en mars 1970 était de l'ordre de 46 000 tonnes de matière organique sèche et de 400 000 tonnes de coquilles (LEVEQUE, 1972). Ces coquilles représentent un stockage de calcium d'environ 150 000 tonnes. Si l'on raisonne en terme de production, LEVEQUE estimait à 1 800 000 tonnes le poids de coquilles produites annuellement, ce qui représente environ 700 000 tonnes de calcium dont une partie seulement repasse chaque année en solution après la mort des Mollusques.

A une échelle plus fine d'analyse, de nombreuses études de la répartition des conductivités sur l'ensemble du lac (BOUCHARDEAU *et al.*, 1957 ; DUPONT, 1970 ; GRAS *et al.*, 1967 ; ROCHE, 1969 ; HOPSON, 1968...) ont montré que la salure globale des eaux présentait un gradient sud-nord très marqué. Si la salure moyenne du lac est de l'ordre de 200 mg/litre, elle varie en fait de 70 mg/l environ au niveau du delta du Chari à 1 000 mg/l dans l'extrême nord-ouest (CARMOUZE, 1969 ; ROCHE, 1969), avec des valeurs de pH comprises entre 7 et 9.

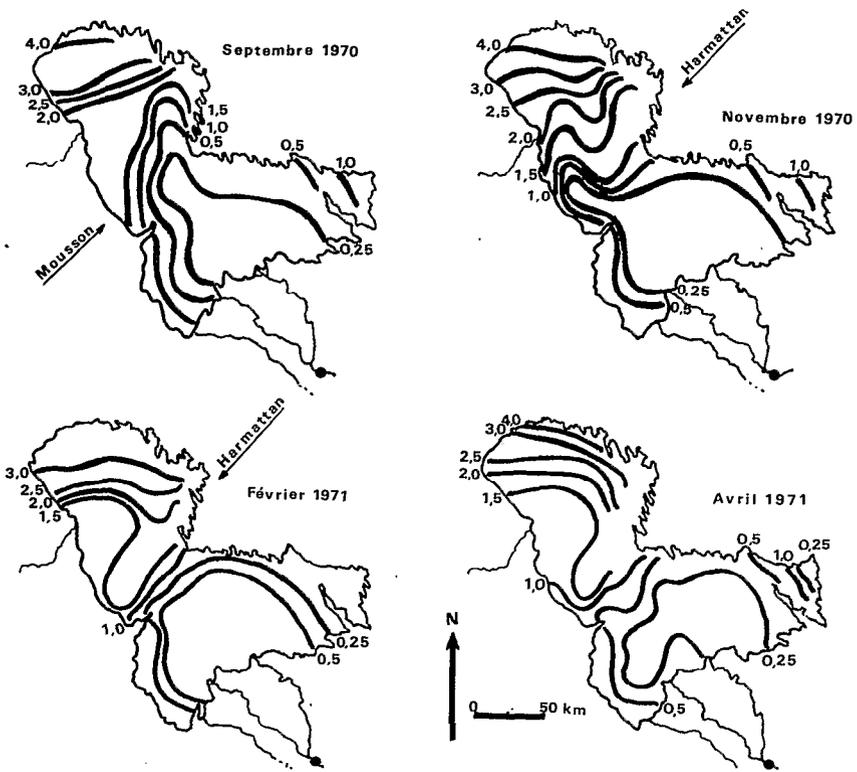


Fig. 16 – Grands mouvements saisonniers des eaux, d'après les courbes d'iso-concentration en sodium (méq./l) (CARMOUZE, 1971).

Bien que le gradient soit permanent à l'échelle annuelle, tant en direction qu'en valeurs limites, la répartition spatiale des salures est profondément modifiée en cours d'année par le rythme d'alimentation du lac (Fig. 16). Les eaux anciennes, «poussées» par les apports de la crue, se déplacent à l'intérieur du lac et se concentrent en sels par évaporation, au fur et à mesure de leur vieillissement. Étant donné la faible profondeur du milieu et le brassage régulier des eaux par les vents, leur composition chimique en un point est pratiquement identique de la surface au fond. Toutefois, l'interface eau-sédiment représente un milieu encore mal connu. Selon la granulométrie du substrat, sa teneur en eau peut varier considérablement et la salure de cette eau peut être pratiquement identique à celle du milieu sus-jacent (cas des sables) ou, au contraire, atteindre une valeur double comme dans l'argile molle par exemple.

Les récents travaux de LEVEQUE sur les Mollusques, de LAUZANNE sur les Oligochètes et de DURAND et LOUBENS sur les Poissons ont montré que pour certaines familles de ces trois groupes d'organismes du lac Tchad, il existait des seuils de conductivité au-delà desquels leur absence était caractéristique. C'est ainsi que les Alluroïdidae (Oligochètes) disparaissent au-dessus de 420 à 450  $\mu\text{mhos}$ , les Mormyridae (Poissons) au-dessus de 600  $\mu\text{mhos}$  et les Mollusques benthiques à partir de 550  $\mu\text{mhos}$ .

Afin de rechercher si les variations de la salure globale des eaux jouent également un rôle dans la distribution spatiale des larves de Chironomides, nous avons analysé les résultats d'un échantillonnage fait en novembre 1970 et couvrant l'ensemble du lac. Pour éliminer dans une certaine mesure l'influence de la nature du substrat nous avons considéré uniquement les peuplements des fonds de vase. Les résultats ont été regroupés dans le Tableau 8 et concernent 31 relevés, soit 155 prélèvements.

L'examen du Tableau 8 nous amène à distinguer deux groupes d'espèces, l'un dont les constituants sont, en première approximation, présents sur l'ensemble de la gamme de conductivités (*P. fuscipenne*, *C. stilifer*, *C. diceras*, *C. sp. I*, *T. nigrocinctus*, *C. claripennis*, *A. dusoleili*, *P. brevipetiolatus*), puis un second dont les constituants se répartissent uniquement entre 50 et 200  $\mu\text{mhos}$  (*C. naitigenus*, *C. nudiforceps*, *C. dewulfianus*, *N. brevibucca*, *N. fractilobus*, *A. cf. nilotica*).

Une espèce enfin dont nous ne connaissons malheureusement pas l'identité (*Cryptochironomus sp. III*) apparaît comme liée aux fortes conductivités, n'étant présente qu'à partir de 700  $\mu\text{mhos}$ .

En fait, ces résultats sont insuffisants pour conclure avec sécurité et cent fois plus de relevés eussent été nécessaires pour mettre en évidence la distribution des effectifs en fonction de la conductivité. Ceci n'était guère concevable quand on sait que le tri d'un prélèvement, soit cinq échantillons, demande environ quatre jours de travail en laboratoire afin de séparer les organismes du feutrage végétal qui demeure après tamisage des particules argileuses et sableuses. Afin, toutefois, de préciser l'information contenue dans le Tableau 8, nous avons dressé le Tableau 9 qui regroupe le dépouillement des captures d'adultes faites au piège lumineux durant la même mission (Fig. 17).

Tableau 8  
Répartition des densités larvaires des Chironomides des fonds de vase  
en fonction de l'élévation de la salure globale des eaux  
(en nombre moyen d'individus par mètre carré)  
Salure globale exprimée en  $\mu\text{mhos/cm}$  à 25°C

Espèces	50-100	100-200	200-300	300-400	400-500	500-600	600-700	700-800	> 800
<i>Polypedilum-fuscipenne</i>	44,3	0,8	9	0	280	116	0	3	0
<i>Cryptochironomus stilifer</i>	20,8	4,9	0	27	102,2	0	0	62,6	31,5
<i>C. cf. niligenus</i>	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. nudiforceps</i>	0	4,8	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. dicerus</i>	6	0	0	0	4,5	13	53	0	0
<i>C. dewulfianus</i>	1,5	0,4	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. sp. I</i>	0	0,8	0	0	0	0	9	0	0
<i>C. sp. II</i>	4,5	0	0	0	0	0	284	0	0
<i>C. sp. III</i>	0	0	0	0	0	0	0	324,3	35,5
<i>Nilodorum brevibucca</i>	28,1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. fractilobus</i>	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	0	3,2	0	0	264,7	0	36	3	0
<i>Clinotanytus claripennis</i>	56,3	1,6	4,5	151	51,2	9	0	95	142,5
<i>Procladius brevipetiolatus</i>	0	2,4	0	0	0	0	9	0	0
<i>Ablabesmyia dusoleili</i>	3	0,8	4,5	0	0	6	0	29,6	0
<i>A. sp. (cf. nilotica)</i>	7,5	3,2	0	0	0	0	0		
Nombre d'espèces .....	11	10	3	2	5	4	5	6	3

Il est évident que, comparée à une série d'échantillons à la benne récoltés sur une centaine de mètres carrés à chaque station, une récolte au piège lumineux est beaucoup moins ponctuelle et les adultes capturés ne proviennent pas nécessairement du substrat situé immédiatement sous le bateau. Cependant et bien qu'aucune donnée quantifiée ne puisse appuyer notre affirmation (nous avons simplement remarqué que si l'on éloignait un piège lumineux du rivage des îles de l'archipel en se rapprochant du centre de ces îles, les récoltes globales devenaient de moins en moins abondantes), nous pensons que la zone d'attraction des pièges utilisés ne dépasse jamais un maximum de 1 km de rayon. A cette distance et pour l'œil humain, la brillance d'une ampoule de 60 ou 75 watts est extrêmement faible. S'il est concevable de penser qu'elle est encore perçue par un œil de Chironomide, nous doutons par contre de son pouvoir d'attraction d'autant plus que ces Diptères sont de mauvais voiliers, plus adaptés à un vol vertical (celui des formations en essaims) qu'à un vol horizontal sur des grandes distances. En ce qui concerne l'effet du vent qui, nous le verrons dans le chapitre suivant, joue un rôle important dans la journée, il est à considérer comme négligeable aux heures de capture. Nous nous trouvons, en effet, entre 18 et 21 heures au moment de l'inversion des

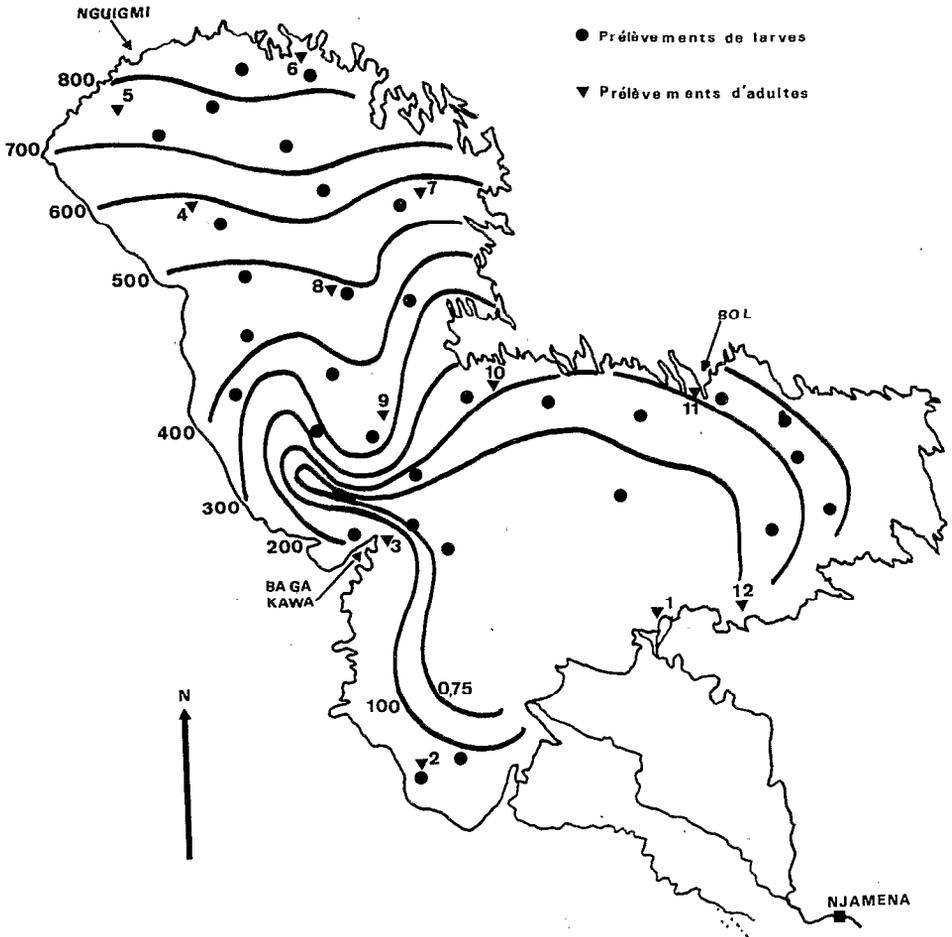


Fig. 17 – Novembre 1970 - Répartition des stations de prélèvements en fonction du gradient de conductivité (en  $\mu\text{mhos}$ ).

vents locaux (cf. II.3) et il est fréquent d'avoir un calme plat durant cette période. Le seul biais possible est dû à la récolte d'adultes qui ont été entraînés par les vents de la journée et se retrouvant fortuitement sur les lieux de piègeage. Sans avoir de données précises, nous ne pensons pas que cet apport «exogène» puisse dépasser 4 à 5 % des captures. Enfin, quand on observe un piège lumineux en action, on s'aperçoit que les Chironomides s'en approchent très lentement, d'un vol désordonné qu'il est difficile de qualifier d'orienté. Ce n'est qu'à quelques mètres de la source lumineuse que l'effet attractif semble jouer pleinement et devient comparable à celui d'un aimant. Finalement, à l'échelle du lac comme à celle des intervalles de conductivité, nous pouvons conclure que les récoltes au piège lumineux sont assimilables à un échantillonnage ponctuel.

Si l'on compare les tableaux 8 et 9, il apparaît que *C. nudiforceps* était encore présent entre 700 et 800  $\mu\text{mhos}$  ; *C. dewulfianus* et *N. brevibucca* étaient présents au-delà de 800  $\mu\text{mhos}$ . Seules, deux espèces communes aux deux tableaux (*C. niligenus* et *A. nilotica*) semblent limitées aux basses conductivités. Par ailleurs, quelques espèces apparaissent dans le tableau 9 avec des effectifs très limités mais localisés, soit dans la partie inférieure de la gamme de conductivité (*P. tridens*, *P. annulatum*, *C. pulcher*), soit dans sa partie supérieure (*C. calipterus*). Il est toujours délicat de statuer avec certitude sur la position de ces taxons vis-à-vis du facteur étudié étant donné le petit nombre d'individus récoltés. Une connaissance beaucoup plus grande de la répartition géographique des espèces en question est nécessaire pour mieux comprendre le sens des données recueillies. Pour *C. calipterus* et *C. pulcher*, la conclusion est relativement aisée si l'on sait que la première espèce peut pulluler dans des eaux beaucoup plus chargées en sels que celles du lac Tchad (nous en avons trouvé de très grandes concentrations dans le Kanem, dans des polders en formation) et pour la seconde quand on connaît la véritable explosion qui se produit en brousse au moment de la saison des pluies (cf. III,2) où les larves se développent dans tous les points d'eau temporaires, c'est-à-dire dans des eaux de faible conductivité.

L'information du tableau 9 est donc correcte et nous pouvons considérer *C. calipterus* comme une espèce caractéristique de la zone de forte conductivité et *C. pulcher*, au contraire, comme caractéristique des eaux faiblement chargées en sels.

Bien que *P. tridens* soit une espèce peu abondante, nous l'avons toujours rencontrée dans le Chari et le Logone et moins souvent sur le lac, aussi serions-nous tenté de conclure à une affinité plus grande pour les eaux peu salées, à moins qu'en fait une certaine rhéophilie de la larve en soit la cause. Enfin, en ce qui concerne *P. annulatum*, les récoltes très sporadiques que nous avons faites de cette espèce dans l'ensemble du Tchad nous interdisent toute conclusion.

L'action de la salure globale des eaux du lac Tchad apparaît en première analyse comme assez peu marquée et souvent même masquée par l'action d'autres facteurs plus déterminants dans la répartition des peuplements. En fait, les deux écophases aquatique et aérienne, par lesquelles passent les espèces, sont à notre avis responsables d'une plus grande plasticité dans leur distribution. Alors

Tableau 9

Distribution des espèces de Chironomides adultes récoltées sur l'ensemble du lac Tchad en novembre 1970  
(Effectifs totaux capturés pour chaque intervalle de conductivité)

ESPÈCES RÉCOLTÉES	INTERVALLE DE CONDUCTIVITÉ (en $\mu\text{mhos}$ )								
	50-100	100-200	200-300	300-400	400-500	500-600	600-700	700-800	> 800
* <i>Cryptochironomus stilifer</i>	—	99	26	529	56	23	535	303	13
* <i>C. nudiforceps</i>	13	85	113	388	4	2	—	15	—
* <i>C. diceras</i>	5	14	2	64	3261	377	394	63	29
* <i>C. dewulfianus</i>	51	24	—	6	16	252	178	133	21
<i>C. lindneri</i>	14	49	9	3	33	81	97	150	—
* <i>C. niligenus</i>	9	6	—	—	1	—	—	—	—
<i>C. subovatus</i>	116	—	—	—	10	—	9	9	—
* <i>C. sp. I</i>	—	42	—	86	4	11	17	—	—
<i>Chironomus pulcher</i>	26	4	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. formosipennis</i>	4	24	11	4	17	60	13	9	8
<i>C. calipterus</i>	—	—	—	—	—	—	—	2	1
<i>Polypedilum laterale</i>	—	2	—	594	—	—	1	29	7
<i>P. longicrus</i>	42	28	41	—	—	—	—	—	—
* <i>P. fuscipenne</i>	2	806	231	39	1346	716	396	—	1
<i>P. deletum</i>	4	—	10	25	1	2	—	—	—
<i>P. tridens</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. abyssiniae</i>	5	—	—	55	2	4	—	—	—
<i>P. griseoguttatum</i>	3	62	4	4	13	31	—	—	—
<i>P. annulatum</i>	1	3	—	—	—	—	—	—	—
* <i>Nilodorum brevibuca</i>	17	136	—	3	1	1	1	—	16
* <i>N. rugosum</i>	11	38	—	—	1	1	—	1	—
<i>Dicrotendipes chloronotus</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	2
* <i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	3	21	171	2018	415	856	2399	1244	1650
<i>Cladotanytarsus lewisi</i>	5	—	—	29	23	63	1230	758	325
<i>Cl. pseudomancus</i>	128	—	—	1	—	—	1	—	—
* <i>Clinotanytus claripennis</i>	—	60	26	191	83	111	7	2	—
* <i>Procladius brevipetiolatus</i>	1	4	—	241	—	27	138	1	2858
* <i>Ablabesmyia dusoleili</i>	6	83	12	—	—	188	19	—	4
* <i>A. nilotica</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. pictipes</i>	1	610	64	—	9	112	—	—	12
<i>A. appendiculata</i>	—	—	—	1	—	—	—	7	—

\* Espèces communes avec le Tableau 8

que Poissons, Mollusques et Oligochètes subissent toute leur vie l'action du milieu aquatique, les Chironomides peuvent, grâce à leur vie aérienne durant laquelle s'effectue la reproduction, réaliser de nombreuses tentatives d'implantation dans des milieux très divers. Leur potentialité de dispersion étant très grande et la gamme de salinité présente dans le lac Tchad n'atteignant pas des valeurs extrêmement élevées, nous avons une très forte probabilité pour que toutes les espèces puissent se développer dans le milieu avec un degré plus ou moins grand de réussite. Cette idée de gradation dans la réussite du développement d'un peuplement en fonction de l'intensité d'action d'un facteur nous ramène à un concept bien connu chez les insectes, celui de *preferendum*.

Quand on examine la distribution des récoltes de Chironomides sur l'ensemble du lac (cf. Tableaux 8 et 9, par exemple), on est frappé par l'inégalité de la répartition des effectifs et en comparant cette distribution à celle des intervalles de conductivité, on est tenté de déterminer pour chaque espèce un «halopreferendum», qui serait en quelque sorte une zone de salure définie dans laquelle l'espèce présenterait son développement optimum. En fait, qui dit *preferendum* dit recherche d'une zone optimale par une succession de déplacements effectués au hasard jusqu'à ce que cette zone soit atteinte. Dans le cas des Chironomides, il est difficile de penser à une attraction par une salinité particulière étant donné que la dispersion est assurée par voie aérienne et que les adultes, vraisemblablement, ne peuvent juger de la salure globale des eaux qu'ils survolent. Pour ce qui est du choix du lieu de ponte, il peut être réel pour certaines espèces qui recherchent des supports végétaux, tiges de *Phragmites* ou feuilles étalées de *Potamogeton*, par exemple, mais il est beaucoup plus incertain pour la plupart des espèces benthiques. Comme nous l'avons vu, ces dernières déposent leurs pontes en pleine eau, au hasard, ou bien en fonction de l'effet particulier d'un facteur déterminé comme le vent, par exemple (cf. II, 4).

En raison de ces considérations, nous avons jugé bon de ne pas employer le terme *halopreferendum* mais de parler pour chaque espèce de «zone de salure optimale», ce qui correspond à un intervalle de conductivité dans lequel se trouve le maximum de développement d'une espèce. Pour vérifier cette interprétation, il n'était pas indiqué de considérer des intervalles étroits de conductivité ceci aurait nécessité une information considérable sur la composition des peuplements, dépassant de loin celle que nous possédons, aussi avons-nous préféré ne considérer que trois intervalles : de 50 à 200  $\mu\text{mhos}$ , de 200 à 600  $\mu\text{mhos}$  et enfin au-dessus de 600  $\mu\text{mhos}$ .

L'information contenue dans les analyses de répartition des larves ne nous ayant pas paru suffisante, nous avons regroupé l'ensemble des récoltes de Chironomides adultes réalisées entre le 31 janvier 1965 et le 31 janvier 1972. Pour ce faire, nous avons dressé le graphique 18 qui représente un quadrillage du lac selon une trame de maille de 10 km de côté et où sont reportées les limites des trois intervalles de conductivité. Si ces limites suivent arbitrairement les côtés des quadrillages, elles situent cependant des seuils moyens calculés en fonction des variations saisonnières de conductivité.

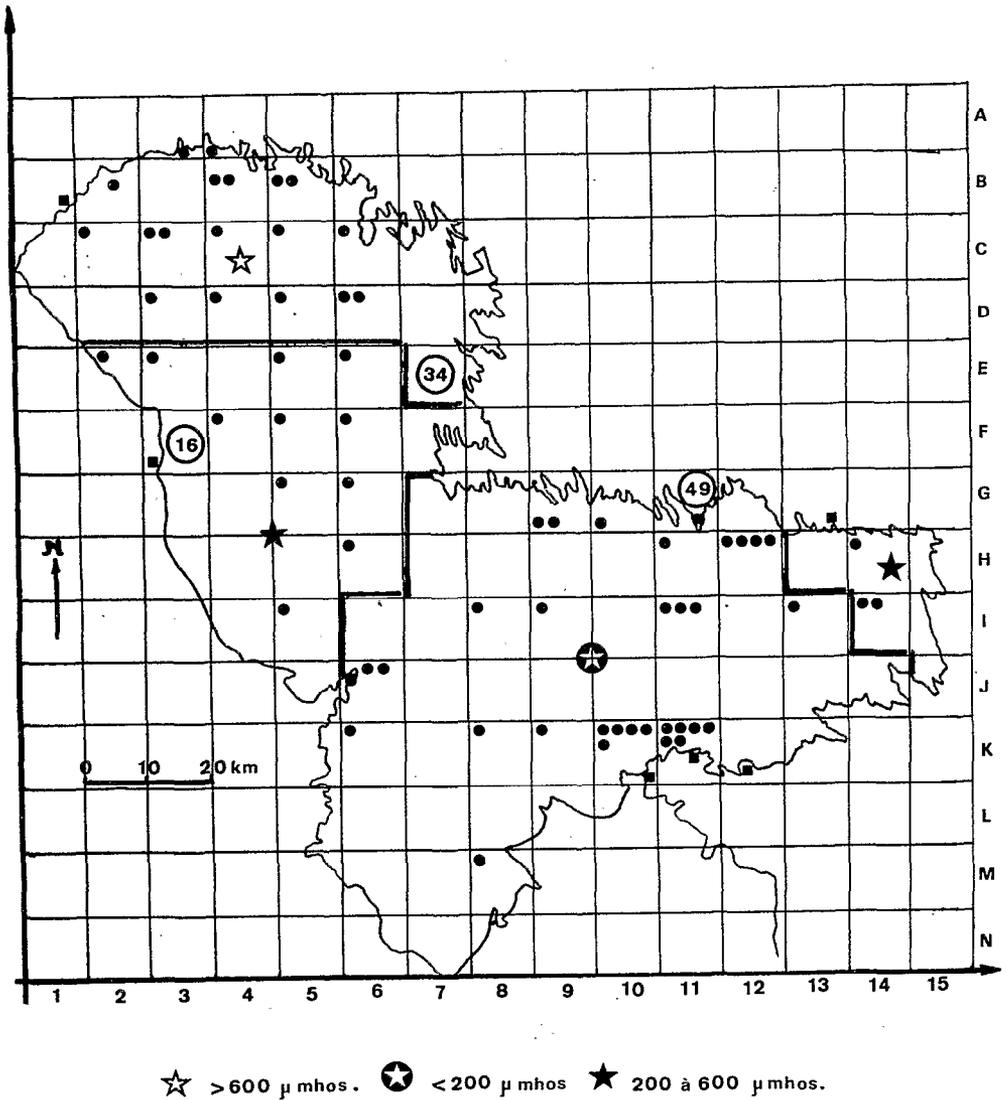


Fig. 18 – Situation et nombre de récoltes de Chironomides adultes réalisées entre 1965 et 1973.

**Tableau 10**  
 Distribution des Chironomides du lac Tchad en fonction de la salinité :  
 affinités par rapport à la salure, nombre total d'adultes récoltés,  
 pourcentage d'occurrence entre parenthèses

Espèces et classification par rapport à la salinité	Partie nord du lac (47 récoltes étudiées) C > 600 $\mu$ mhos		Partie centrale du lac (29 récoltes étudiées) 600 $\mu$ mhos < C < 200 mhos		Parties sud et est du lac (80 récoltes étudiées) C < 200 $\mu$ mhos		
<b>Chironominae</b>							
<b>Chironomus :</b>							
<i>C. pulcher</i>	S-	-	-	3	(6)	50	(13)
<i>C. acuminatus</i>	S-	-	-	-	-	30	(3)
<i>C. imicola</i>	S-	1	(2)	-	-	38	(5)
<i>C. formosipennis</i>	E	394	(68)	37	(17)	750	(44)
<i>C. calipterus</i>	S+	45	(6)	26	(6)	95	(19)
<b>Dicrotendipes :</b>							
<i>D. ealae</i>	S-	-	-	1	(3)	97	(2)
<i>D. polosimanus</i>	S+	19	(8)	-	-	9	(2)
<i>D. fusconotatus</i>	S+	6728	(94)	1255	(72)	248	(25)
<i>D. sudanicus</i>	S-	11	(4)	113	(17)	5623	(33)
<i>D. peryngeyanus</i>	S-	-	-	-	-	-	-
<i>D. chloronotus</i>	E	17	(4)	4	(3)	42	(13)
<i>D. cordatus</i>		-	-	-	-	4	(2)
<i>D. kribiikola</i>		-	-	-	-	5	(1)
<b>Tanytarsus :</b>							
<i>T. nigrocinctus</i>	S+	123566	(96)	9911	(62)	1884	(25)
<i>T. balteatus</i>	E	45	(6)	334	(10)	3	(2)
<i>T. zariae</i>	S-	-	-	-	-	75	(3)
<i>T.sp. (cf. nocticolor)</i>		-	-	282	(3)	-	-
<i>T. flexistilus</i>	S-	-	-	30	(3)	69	(2)
<i>T. spadiceonotatus</i>		-	-	-	-	2284	(10)
<i>T. bifurcus</i>		-	-	963	(6)	2	(1)
<i>T. trifidus</i>		-	-	-	-	327	(2)
<b>Cladotanytarsus :</b>							
<i>C. reductus</i>		-	-	-	-	-	-
<i>C. pseudomancus</i>		4641	(62)	785	(34)	764	(17)
<i>C. lewisi</i>	S+	8929	(83)	1215	(48)	1645	(24)
<b>Nilodorum :</b>							
<i>N. rugosum</i>	E	171	(47)	615	(55)	434	(29)
<i>N. brevipalpis</i>	S-	2	(2)	22	(20)	37	(13)
<i>N. brevibucca</i>	E	19	(14)	113	(20)	450	(24)
<i>N. fractilobus</i>	S-	-	-	42	(10)	63	(18)
<b>Nilothauma :</b>							
<i>N. pictipenne</i>		-	-	-	-	9	(1)

Espèces et classification par rapport à la salinité	Partie nord du lac (47 récoltes étudiées) C > 600 $\mu$ mhos		Partie centrale du lac (29 récoltes étudiées) 600 $\mu$ mhos < C < 200 mhos		Parties sud et est du lac (80 récoltes étudiées) C < 200 $\mu$ mhos		
<b>Cryptochironomus</b>							
<i>C. diceras</i>	S+	13516	(85)	5611	(41)	134	(23)
<i>C. subovatus</i>	E	91	(11)	361	(38)	1987	(9)
<i>C. niligenus</i>	S-	12	(2)	33	(6)	55	(25)
<i>C. dewulfianus</i>	E	1971	(72)	822	(44)	2390	(31)
<i>C. lindneri</i>	E	2099	(60)	147	(17)	288	(29)
<i>C. stilifer</i>	S+	122192	(85)	5857	(55)	8563	(14)
<i>C. nudiforceps</i>	E	11257	(68)	241	(34)	897	(24)
<i>C. camelus</i>		-	-	-	-	43	(2)
<i>C. acutus</i>	E	91	(2)	388	(14)	78	(6)
<i>C. nigrocorporis</i>		-	-	-	-	9	(2)
<i>C. sinuatus</i>	S-	-	-	4	(10)	3	(2)
<i>C. unicalcar</i>		-	-	269	(3)	-	-
<i>C. melutensis</i>	S-	-	-	4	(3)	2943	(9)
<i>C. neonilicola</i>		5	(4)	-	-	44	(5)
<i>C. deribae</i>		-	-	-	-	1	(1)
<i>C. lacteiforceps</i>		-	-	30	(3)	-	-
<i>C. forcipatus</i>		-	-	-	-	1	(1)
<i>C. trifidus</i>		-	-	-	-	5	(2)
<i>C. graminicolor</i>		-	-	-	-	295	(2)
<i>C. cinereithorax</i>		-	-	-	-	30	(1)
<i>C. lewisi</i>		-	-	-	-	21	(2)
<i>C. sp. I</i>		2823	(72)	31	(10)	509	(10)
<b>Endochironomus :</b>							
<i>E. disparalis</i>		-	-	-	-	2	(1)
<i>E. sp.</i>		225	(2)	-	-	-	-
<b>Stictochironomus :</b>							
<i>S. cafferrius</i>		3838	(62)	1359	(44)	102	(20)
<i>S. festivus festivus</i>		-	-	-	-	183	(9)
<b>Xenochironomus :</b>							
<i>X. trisetosus</i>		-	-	14	(6)	-	-
<b>Polypedilum :</b>							
<i>P. fuscipenne</i>	E	649	(60)	2631	(55)	1673	(33)
<i>P. griseoguttatum</i>	E	147	(47)	64	(20)	5344	(49)
<i>P. deletum</i>	E	1575	(68)	40	(10)	23678	(24)
<i>P. abyssiniae</i>	E	3018	(62)	314	(10)	33566	(49)
<i>P. longicrus</i>	S-	3	(4)	5289	(55)	4963	(50)
<i>P. melanophilus</i>	E	5	(2)	169	(6)	898	(6)
<i>P. bruneicornis</i>		-	-	1	(3)	38	(2)

Espèces et classification par rapport à la salinité		Partie nord du lac (47 récoltes étudiées) C > 600 $\mu$ mhos		Partie centrale du lac (29 récoltes étudiées) 600 $\mu$ mhos < C > 200 mhos		Parties sud et est du lac (80 récoltes étudiées) C < 200 $\mu$ mhos	
<i>P. laterale</i>	S+	35309	(62)	—	—	3	(2)
<i>P. pruina</i>		88	(15)	—	—	77	(3)
<i>P. bipustulatum</i>		—	—	—	—	15	(6)
<i>P. tenuitarsis</i>		—	—	—	—	1	(1)
<i>P. tridens</i>	S	—	—	—	—	86	(6)
<i>P. alboguttatum</i>		—	—	—	—	1	(1)
<i>P. annulatum</i>		—	—	3	(6)	1	(1)
<i>P. subovatum</i>		—	—	—	—	4	(1)
<i>P. quinqueguttatum</i>		—	—	—	—	1	(1)
<i>P. sp. I</i>	S+	644	(45)	—	—	77	(3)
<i>P. sp. II</i>		190	(2)	—	—	—	—
<b>Paratendipes :</b>							
<i>P. croskeyi</i>		—	—	—	—	1	(1)
<b>Lauterborniella :</b>							
<i>L. fuscoguttata</i>	E	4	(4)	5	(3)	28	(16)
<i>L. pallidipes</i>		—	—	—	—	13	(3)
<b>Tanypodinae</b>							
<b>Clinotanypus :</b>							
<i>C. claripennis</i>	E	168	(32)	242	(44)	102	(20)
<i>C. maculatus</i>		—	—	—	—	11	(5)
<i>C. rugosus</i>	S-	—	—	—	—	13	(8)
<b>Tanypus :</b>							
<i>T. fuscus</i>		—	—	—	—	29	(3)
<i>T. brevipalpis</i>		—	—	21	(3)	—	—
<i>T. lacustris</i>		1	(2)	—	—	1	(1)
<i>T. guttatipennis</i>		2	(4)	—	—	—	—
<b>Procladius</b>							
<i>P. brevipetiolatus</i>		10918	(77)	202	(10)	3115	(15)
<i>P. maculosus</i>		—	—	—	—	81	(1)
<i>P. noctavigus</i>	E	944	(4)	9	(3)	4854	(11)
<i>P. polytomus</i>	E	23	(2)	—	—	100	(5)
<i>P. reidi</i>	E	2884	(4)	2	(3)	4	(2)
<b>Ablasbesmyia</b>							
<i>A. pictipes</i>	E	642	(49)	70	(13)	3860	(46)
<i>A. dusoleili</i>	E	2432	(68)	1133	(20)	608	(38)
<i>A. nilotica</i>	S-	—	—	1	(2)	562	(31)
<i>A. appendiculata</i>	E	84	(32)	1	(2)	29	(9)
<i>A. melaleuca</i>		—	—	—	—	16	(1)

Espèces et classification par rapport à la salinité	Partie nord du lac (47 récoltes étudiées)		Partie centrale du lac (29 récoltes étudiées)		Parties sud et est du lac (80 récoltes étudiées)	
	C > 600 $\mu$ mhos		600 $\mu$ mhos < C > 200 mhos		C < 200 $\mu$ mhos	

*Orthocladinae**Cricotopus* :

<i>C. scottae</i>	E	1096	(68)	—	—	—	—
<i>C. albitibia</i>	E	99	(8)	—	—	3	(1)
<i>C. bergensis</i>	E	12	(2)	1	(1)	3	(2)

*Trichocladius* :

<i>T. metallescens</i>		—	—	250	(3)	—	—
------------------------	--	---	---	-----	-----	---	---

A partir de ce graphique où nous avons reporté positions et nombres de récoltes étudiées, nous avons dressé le Tableau 10 en mentionnant dans chacun des intervalles considérés les effectifs totaux récoltés pour chaque espèce et entre parenthèses le pourcentage de récoltes où l'espèce était présente par rapport au nombre total de récoltes effectuées. En fonction de ces résultats, nous avons séparé les espèces en euryhalines (E), à tendance sténohaline dirigée vers les faibles salures (S-) et à tendance sténohaline dirigée vers les fortes salures (S+). Quelques-unes enfin ne sont suivies d'aucun signe et correspondent à des espèces rares pour lesquelles il est impossible de se prononcer.

Les principaux résultats obtenus en interprétant les Tableaux 8 et 9 se trouvent confirmés, sauf pour *C. calipterus* qui, paradoxalement, semble plus abondant dans la zone de faible salure (présent dans 19 % des récoltes). En fait, une analyse plus détaillée des récoltes où cette espèce était présente montra qu'elles avaient été réalisées presque toujours en des endroits peu éloignés des fonds de bras de l'Archipel où les eaux sont plus concentrées, ou bien en bordure d'îles présentant de petites mares intérieures dont les eaux sont, en général, plus fortement salées que celles du lac (Yakoua, Kangalom, Kan...). Un certain nombre d'espèces parmi lesquelles *T. nigrocinctus*, *D. fusconotatus*, *C. pseudomancus*, *C. dicerus*, *S. caffrarius*, voient à la fois leur occurrence et leurs effectifs augmenter en même temps que la salure globale et trouvent leur plein développement au-dessus de 600  $\mu$ mhos. Pour d'autres, au contraire, et c'est le cas de *A. nilotica*, *D. ealae*, *C. melutensis* par exemple, il semble réellement exister une barrière de salinité située vers 200  $\mu$ mhos, donc très basse par rapport à celles que nous connaissons pour les Mollusques, Oligochètes et Poissons.

Les résultats mentionnés pour les Orthocladinae doivent être considérés avec précaution car ils sont biaisés par le fait que les captures ont été presque toutes réalisées au piège lumineux, méthode inadaptée pour cette sous-famille. Inféodés aux zones de végétation, tant aquatique que semi-aquatique, ils sont, en fait, très ubiquistes, sauf peut-être *T. metallescens* pour lequel nous manquons d'observations, et leurs larves se retrouvent sur tout le lac du nord au sud.

Le statut des différentes espèces capturées sur le lac Tchad, vis-à-vis des salures préférentielles, se trouve, grâce à ces trois analyses, suffisamment précisé pour que nous puissions conclure.

Environ 30 % des espèces peuvent être considérées comme euryhalines donc ubiquistes et c'est dans ce groupe que se classe la majorité des espèces dominantes. Au moins 20 % sont, par ailleurs, nettement halophobes alors que 10 % seulement sont, au contraire, halophiles. Enfin, les 40 % restants correspondent à des espèces dont la rareté dans les récoltes ne permet pas de conclure de manière sûre mais dont la plupart proviennent de la zone de faible salure et contribuent de ce fait à augmenter l'aspect hétérogène et diversifié des peuplements de cette partie du lac.

### 3 – VENTS, PROFONDEUR ET OXYGÉNATION

Sa situation géographique place le lac Tchad dans la zone de balancement du Front intertropical (F.I.T.). Durant la saison sèche, il subit l'influence des masses d'air tropicales dont l'effet se traduit par l'établissement d'un vent régulier chaud venant du nord-est : l'harmattan. Pendant la saison des pluies, au contraire, c'est-à-dire de mai à septembre-octobre, souffle le vent de mousson qui est orienté sud-ouest nord-est. Ces vents sont souvent forts. L'harmattan étant plus régulier que la mousson qui amène les tornades. D'une manière générale, ils soufflent surtout le matin à partir de 5 ou 6 heures jusqu'au début de l'après-midi pour se calmer ensuite et devenir très faibles le soir.

A ces vents dominants, il faut ajouter deux types de vents locaux qui sont dûs à l'influence du microclimat lacustre. En l'absence des vents dominants, ils peuvent être notables, l'un diurne étant dirigé du lac vers les terres ; l'autre, nocturne, soufflant en sens inverse.

Nous verrons à propos du rôle de la végétation, un aspect particulier de l'influence du vent sur le recrutement larvaire et nous n'envisagerons ici que l'influence de ce facteur sur les peuplements en place. Deux types de mouvements des eaux dûs aux vents ont des actions notables et opposées sur les peuplements benthiques ; les vagues et la houle. Nous définirons arbitrairement les vagues comme des ondulations régulières de la surface du lac, de courte période et de faible amplitude, dont les creux sont de 15 à 35 cm au maximum. Ces mouvements, essentiellement dûs à un transfert superficiel d'énergie de l'air à l'eau, sont très fréquents même dans les archipels et induisent un lent brassage de la masse liquide peu profonde, favorisent l'oxygénation jusqu'au niveau du sédiment. La quasi permanence de cette agitation, liée à l'absence de thermocline, sont donc deux facteurs très favorables au développement larvaire grâce à la saturation en oxygène du milieu qui en résulte. Le lac peut donc être assimilé à une immense zone littorale sans zone profonde. La répercussion mécanique directe sur le fond, des vagues telles que nous les avons définies, est pratique-

ment nulle, hormis sur les rivages sableux où il y a déferlement. Dans ces zones étroites qui subissent également des assèchements temporaires et périodiques en fonction des mouvements de sèche des eaux du lac, les peuplements larvaires sont d'ailleurs inexistantes.

Le second type de mouvement que nous qualifierons de houle présente, en fait, deux aspects selon que l'on considère la cuvette nord du lac ou la cuvette sud. Dans la cuvette nord existe le plus souvent une houle véritable au sens océanographique du terme, c'est-à-dire faisant suite à l'installation d'un système régulier de vagues, entretenu par un vent de force moyenne et formant un ensemble d'ondulations de longue période et de creux important pouvant dépasser un mètre. La profondeur moyenne étant de l'ordre de trois à cinq mètres, la célérité de la houle est directement fonction de sa longueur d'onde ( $L$ ) et de la profondeur relative, c'est-à-dire du rapport  $Z/L$ . Dans ce cas, il faut un vent très violent pour qu'il y ait déferlement et, la plupart du temps, les trajectoires des particules d'eau sont des ellipses de plus en plus aplaties lorsque la profondeur augmente pour ne présenter au niveau du fond qu'un léger mouvement de va et vient. Ce n'est donc qu'en période de tornades qu'il risque, dans la cuvette nord du lac, d'y avoir une remise en suspension des sédiments les plus fluides.

Dans la cuvette sud, par contre, et plus précisément dans les eaux libres du sud et du sud-est où les profondeurs étaient de l'ordre de deux mètres en 1965 et d'un mètre et moins de 1970 à 1972, la houle due au vent présente un aspect différent. Dans la plupart des cas, la célérité atteinte est telle que les ondulations sont à leur limite de stabilité, la faible profondeur agit alors comme un frein, il y a basculement des crêtes et déferlement présentant l'aspect classique des «moutons». Dans ce cas, les mouvements tourbillonnaires imprimés aux particules d'eau ont une telle amplitude qu'ils atteignent le fond et remettent le sédiment en suspension. Il est bien difficile d'estimer quelle est l'épaisseur du sédiment qui est ainsi affectée, d'autant plus qu'elle varie avec le degré de compacité du substrat. Ce remaniement du fond doit cependant être important car nous avons souvent noté un changement de couleur des eaux après une période de vents violents ainsi que la remontée en surface de débris organiques en cours de décomposition, principalement au moment des tornades. Il est pratiquement certain qu'une telle influence directe du mouvement des masses d'eau sur le sédiment agit à l'encontre de l'établissement des peuplements larvaires, ce qui pourrait partiellement expliquer la grande pauvreté des zones d'eaux libres peu profondes de la cuvette sud par rapport aux zones d'eaux libres de la cuvette nord.

D'une année à l'autre, l'intensité des vents demeure sensiblement constante mais la diminution de profondeur du milieu observée de 1965 à 1972 favorise de plus en plus la remise en suspension des matériaux légers, ce qui s'est traduit par une importante diminution de la transparence.

A titre d'exemple, nous emprunterons à CARMOUZE *et al.* 1972 le graphique 19 schématisant l'évolution des transparences à Bol de 1964 à 1972:

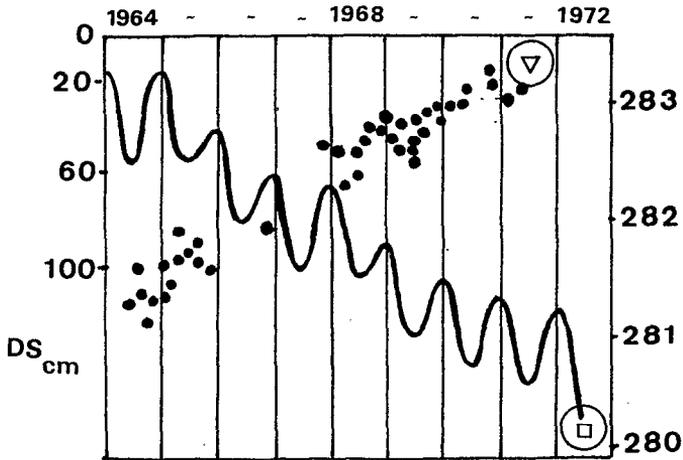


Fig. 19 — Variation de la transparence des eaux (▽) en fonction du niveau du lac à Bol (□).

La distribution des transparences sur l'ensemble du lac traduit, par ailleurs, l'intensité relative des remaniements du substrat. Mis à part un apport en eaux très chargées dans la zone pérideltaïque dû à la crue du Chari et qui fait varier les transparences entre 10 et 60 cm, cinq grandes zones se distinguaient en 1970-1971 (LEMOALLE, 1973, mesures faites au disque de Secchi) :

- Les eaux libres du sud où la transparence varie entre 10 et 30 cm.
- L'archipel de l'est, à l'est d'Isseirom, où les variations étaient comprises entre 35 et 60 cm.
- L'archipel est entre Bol et Baga-Sola, avec des valeurs nettement plus faibles (20 à 35 cm).
- Les eaux libres du nord, plus profondes, dont les transparences variaient entre 40 et 60 cm.
- Les eaux de l'archipel nord enfin, nettement plus claires, où le disque disparaissait entre 60 cm et 1 m dans le fond des bras abrités. Dans ces zones de l'extrême nord subissant beaucoup moins l'effet des vents, le coefficient de renouvellement des eaux par les apports de crue est très faible et à cela vient s'ajouter une véritable filtration due à la présence de vastes herbiers immergés (*Potamogeton*, *Najas...*) sur lesquels se fixent les particules argileuses en suspension.

## 4 – LA VÉGÉTATION

### 4 a – Statut des macrophytes

Dans une étude générale de la végétation du lac Tchad, J. LÉONARD (1969) présentait le milieu en ces termes : «*Le lac Tchad, à flore relativement pauvre, banale et dépourvue d'endémisme, ne mérite pas une subdivision phytogéographique propre d'un niveau hiérarchique élevé. Néanmoins, par suite de sa superficie non négligeable et du milieu spécial qu'il représente au sein de la zone sahélienne, un District phytogéographique du lac Tchad pourrait être établi.*».

Pour notre part et dans le cadre de la présente étude, nous entendons par végétation un ensemble de végétaux, soit semi-aquatiques comme les *Phragmites australis*, *Cyperus papyrus*, *Typha* sp., soit strictement aquatiques et immergés comme *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton schweinfurthi*, *Vallisneria* sp. *Najas* sp. . Ces végétaux sont inégalement répartis sur l'ensemble du lac, leur distribution résultant de l'action de plusieurs facteurs écologiques dont les principaux sont les variations du niveau du plan d'eau avec les inondations et exondations qui en découlent, la nature du substrat et la salure globale des eaux.

Sur la Figure 20, nous avons esquissé la répartition des principales espèces végétales telle que l'on pouvait l'observer entre 1967 et 1969. Les surfaces couvertes ne sont pas négligeables et, à cette époque, les Ilots bancs (*Cyperus* et *Phragmites* dominants) couvraient environ 1 000 km<sup>2</sup>. Les herbiers étaient beaucoup moins étendus mais couvraient cependant quelques centaines d'hectares. En fait, ces biotopes prennent une autre importance si l'on considère leur troisième dimension, la profondeur. Même si cette dernière est faible dans le lac Tchad et si la végétation ne couvre pas les zones les plus profondes, le volume occupé ne peut, en aucune manière, être négligé.

### 4 b – Aspect qualitatif des peuplements

L'étude faunistique des biotopes végétaux, basée uniquement sur les formes larvaires, nous a permis de récolter 60 espèces différentes. Chaque forme a fait l'objet d'une fiche sur laquelle étaient dessinés les principaux caractères morphologiques permettant de la reconnaître (morphologie de la tête, position des yeux, forme des branchies anales, forme du labium ou de la mandibule...). En dépit de ce procédé, nous nous sommes heurté au peu de connaissances actuelles concernant les états pré-imaginaux des Chironomides africains et c'est une liste bien incomplète que nous avons pu dresser (cf. DEJOUX et SAINT-JEAN, 1972), seulement 25% des formes ayant été déterminées jusqu'au niveau spécifique. Malgré cela plusieurs conclusions se dégagent nettement :

- Seuls les biotopes végétaux renferment des Orthocladiinae qui sont par ailleurs totalement absents de la faune benthique.
- Le genre *Dicrotendipes* qui se rencontre parfois dans le benthos est très bien représenté dans la végétation aquatique et peut être considéré comme caractéristique de ce milieu.

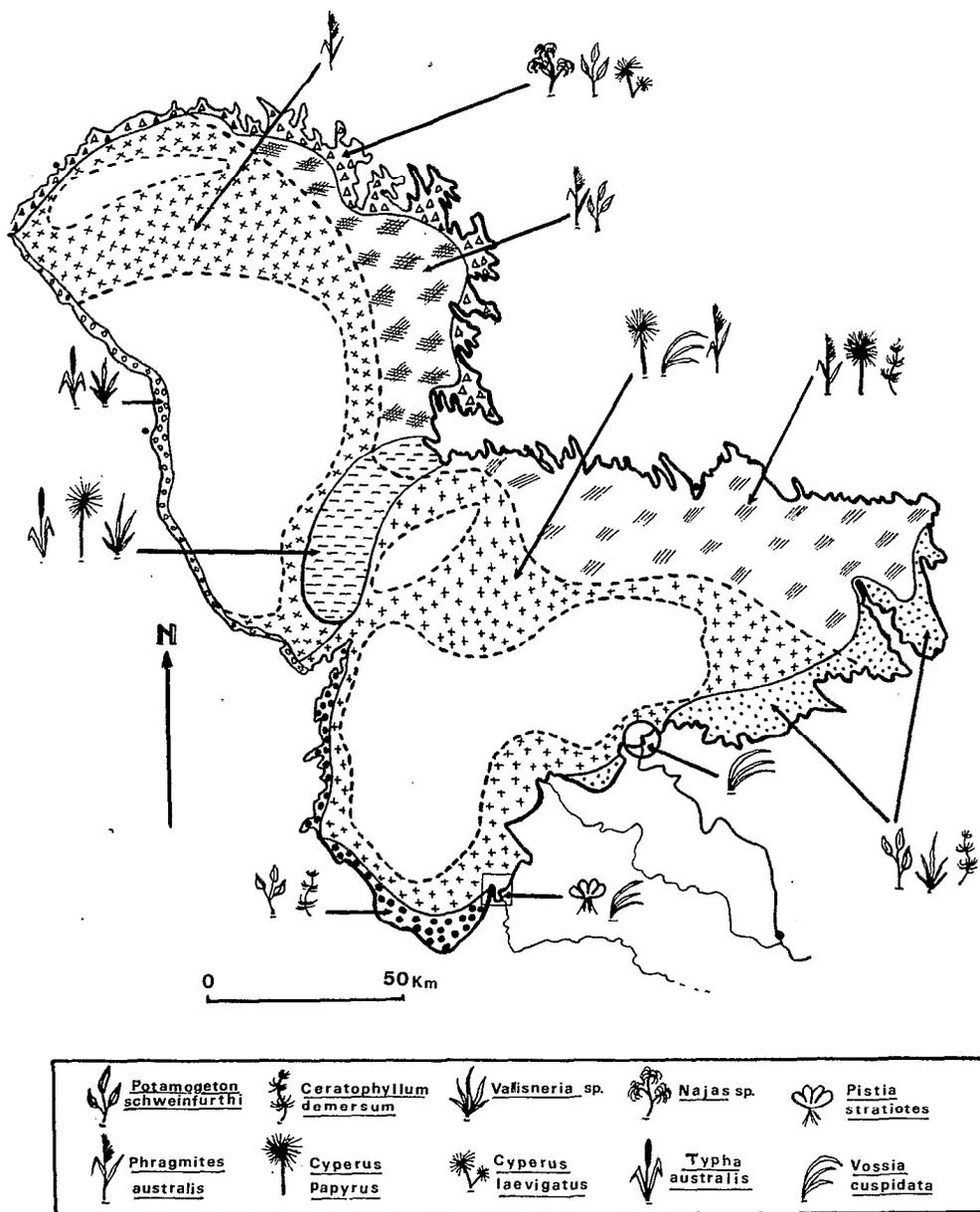


Fig. 20 – Répartition des macrophytes aquatiques du lac Tchad en 1968.  
(Ordre de dominance dans chaque zone : de gauche à droite)

- A un moindre degré, mais cependant de façon remarquable, le genre *Tanytarsus* est souvent présent dans la végétation immergée. Nous avons même récolté en abondance une espèce nouvelle [*Tanytarsus (Rheotanytarsus) ceratophylli*] que nous avons décrite (DEJOUX, 1973 a) et retrouvé par la suite dans du matériel en provenance du Sénégal, récolté près d'un marigot encombré de végétation aquatique.
- Environ 75 % des espèces inféodées aux herbiers ne se retrouvent pas dans le benthos et, de ce fait, on ne peut considérer ces biotopes comme d'éventuels réservoirs faunistiques de repeuplement du milieu benthique.

#### 4 c – Aspect quantitatif des peuplements. Différences entre biotopes, notion de volume-abri

Afin d'étudier quantitativement les peuplements vivants dans les biotopes végétaux, nous avons dû mettre au point un appareil adapté à cette fin, fonctionnant selon le principe des tenailles et que nous avons nommé «phyto-isolateur» (DEJOUX et SAINT-JEAN, 1972). Grâce à cet appareil, nous avons pu mettre en évidence quelques grandes caractéristiques de la faune d'invertébrés liée aux hydrophytes du lac Tchad.

D'une manière générale, les végétaux semi-immergés, et principalement les *C. papyrus*, sont beaucoup moins favorables à l'installation des larves de Chironomides que les végétaux aquatiques immergés. Ceci a été mis en évidence par une étude fine réalisée dans deux zones de la partie est du lac Tchad (Bol et Sangaria), espacées d'une cinquantaine de kilomètres. Des différences notables existent également pour un même faciès végétal quand on passe d'une région à une autre et, afin de les mettre en évidence, nous avons regroupé dans le Tableau 11 un certain nombre de paramètres calculés pour chaque type de faciès végétal étudié. Dans ce tableau, NE représente le nombre total d'espèces qui a été récolté sur l'ensemble des échantillons prélevés dans le faciès considéré ;  $NI_T$  est le nombre total d'individus récoltés appartenant à ces NE espèces ;  $NI_{10}$  est calculé sur l'ensemble des échantillons et représente le nombre moyen d'individus contenus dans 10 grammes de poids sec de végétal. La comparaison de ces valeurs entre faciès peut alors se faire directement car elles expriment la densité larvaire par unité de poids de végétal. D est un indice de richesse du peuplement de chaque faciès. MARGALEF (1957) l'exprime par la formule simple suivante :

$$D = \frac{S - 1}{\log N}$$

ou S est le nombre d'espèces récoltées et N le nombre d'individus appartenant à ces S espèces, soit dans notre cas :

$$D = \frac{NE - 1}{\log NI_T}$$

Des indices plus complexes ont été proposés par d'autres auteurs et MARGALEF lui-même, cependant dans le cas présent la comparaison des valeurs de D entre faciès est suffisante pour exprimer la richesse spécifique de chacun d'entre eux.

Tableau 11

Tableau synoptique de différents paramètres numériques caractéristiques des faciès végétaux étudiés (Explication des abréviations dans le texte)

	<i>Ceratophyllum</i> sp.		<i>Potamogeton</i> sp.		<i>Valisneria</i> sp.	
	Bol	Sangaria	Bol	Sangaria	Bol	Sangaria
NE	31	15	27	20	28	12
NI <sub>T</sub>	37553	3295	1723	2214	583	91
NI <sub>10</sub>	4094	1512	430	403	2331	186
D	6,5	4,0	8,0	5,6	9,4	5,6
-----						
	Tiges de <i>C. papyrus</i>			Racines de <i>C. papyrus</i>		
	Bol	Sangaria	Bol	Sangaria	Bol	Sangaria
NE	10	8	8	6	8	6
NI <sub>T</sub>	197	131	128	103	128	103
NI <sub>10</sub>	7,6	1,6	10,4	2,1	10,4	2,1
D	3,9	3,3	3,3	2,5	3,3	2,5

Il apparaît rapidement que les biotopes végétaux de la région de Bol abritent un plus grand nombre de larves par unité de poids que les mêmes biotopes situés dans la région de Sangaria. Deux raisons, semble-t-il, sont à l'origine de cette différence. Tout d'abord, les prélèvements utilisés pour la présente analyse ont été faits en janvier et février, c'est-à-dire à une époque où souffle l'harmattan. Les prélèvements de Bol proviennent de côtes sous le vent alors que ceux de Sangaria proviennent des côtes dans le vent. Nous allons voir dans les pages suivantes l'importance de cette situation relative par rapport aux vents dominants ; il en résulte un effet de bordure important, les peuplements de côtes sous le vent étant toujours plus denses.

La seconde raison est à rechercher dans la différence d'importance des faciès végétaux existant entre les deux régions.

En effet, les herbiers immergés de la région de Bol représentent environ 5% de la surface en eau alors que la zone de Sangaria est couverte à plus de 40% ; il y aura donc à Bol une tendance à la concentration des espèces phytophiles dans le volume restreint disponible et, au contraire, une certaine « dilution » à Sangaria où la compétition spatiale est moindre.

Un deuxième aspect caractéristique de ces biotopes végétaux est l'inégalité tant qualitative que quantitative de leurs peuplements dans une même zone géographique. Dans la région de Bol, par exemple, les densités larvaires par unité de poids sont respectivement de 10 à 400 fois plus grandes dans les *Ceratophyllum*

que dans les *Potamogeton* et les *C. papyrus*. Les indices de richesse spécifique des *C. papyrus* sont, par ailleurs, nettement plus faibles que ceux des faciès immergés.

Ces différences de potentialité pour l'installation des larves de Chironomides entre les espèces végétales, s'expliquent aisément par deux facteurs : la morphologie de chaque herbier et leurs teneurs comparées en oxygène. Il est évident, par exemple, que les tiges de *C. papyrus* n'offrent par unité de poids qu'une surface limitée à la colonisation larvaire, même dans un état de décomposition avancé. Le volume habitable demeure très restreint par rapport à celui représenté, pour un même poids, par les *Ceratophyllum*. Ces derniers sont, d'ailleurs, par la morphologie de leurs feuilles, les plus favorables à l'implantation larvaire, ceci ressort nettement de la comparaison des densités moyennes par unité de poids. Viennent ensuite les *Vallisneria* dont les feuilles groupées en touffes offrent aux larves de meilleures possibilités que les *Potamogeton* à tige ronde, de faible diamètre, et à feuilles plates et lisses.

Le feutrage dense des racines de *C. papyrus* pourrait sembler a priori offrir les mêmes avantages que l'enchevêtrement des feuilles de *Ceratophyllum*, mais l'oxygénation de ce micro-milieu est extrêmement réduite. En mars 1969, des mesures d'oxygène réalisées à l'aide d'une sonde nous montraient que, même par temps calme, la photosynthèse était suffisamment élevée dans les herbiers immergés pour que le milieu soit, de la surface au fond, saturé en oxygène ( $Z = 90$  cm au lieu d'expérience). Par contre, la sonde plongée dans le feutrage des racines de *C. papyrus* accusait à peine une valeur égale à 5% de la saturation. Il est enfin probable que la très faible pénétration de la lumière dans ce milieu soit également un facteur défavorable à l'implantation des larves de Chironomides.

Il apparaît donc évident que la méthode consistant à ramener les densités larvaires à un poids végétal - bien qu'employée par la majorité des chercheurs travaillant sur ces biotopes - n'est pas idéale. Il serait préférable de raisonner sur une notion de volume-abri, malheureusement très difficile à quantifier. Cette notion, assez subjective, a été mise en évidence par quelques analyses faunistiques faites dans les herbiers du nord du lac Tchad en novembre 1970. Cette région est, en effet, très favorable au développement des *Najas*, plante aquatique dont la structure foliaire crépue, très enchevêtrée tout en restant assez lâche, est telle qu'en nous basant sur notre concept de «volume-abri», il soit permis de penser y rencontrer un fort peuplement larvaire. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons choisi trois biotopes végétaux contigus, constitués par des *Ceratophyllum*, des *Potamogeton* et des *Najas*. Cinq échantillons ont été récoltés à la partie supérieure de chacun d'eux à l'aide du phyto-isolateur.

L'analyse des prélèvements (Tableau 12) montre que, sensiblement, les mêmes espèces peuplent les trois biotopes mais que, par contre, les densités par unité de poids varient fortement quand on passe de l'un à l'autre. Les *Najas* présentent les densités maximales, de l'ordre de deux à huit fois celles rencontrées dans les *Potamogeton* pour la plupart des espèces. Les *Ceratophyllum* ont une position intermédiaire mais les densités larvaires se rapprochent plus de celles trouvées dans les *Najas* que de celles des *Potamogeton*, ce qui implique une potentialité «volume-abri» plus proche du premier biotope que du second.

Tableau 12

Densités comparées des larves de Chironomides habitant 3 biotopes végétaux différents du nord du lac Tchad.  
(+ pour chaque prélèvement, les effectifs sont ramenés, en nombres entiers, à 10 grammes de poids sec de végétal).

Espèces récoltes	<i>Potamogeton</i>						<i>Ceratophyllum</i>						<i>Najas</i>					
	1	2	3	4	5	$\bar{x}$	1	2	3	4	5	$\bar{x}$	1	2	3	4	5	$\bar{x}$
1 <i>Cricotopus scottae</i>	202	137	93	177	144	151	326	151	387	251	196	262	281	335	554	376	212	352
2 <i>Cricotopus sp.</i> (cf. <i>albitibia</i> )	25	61	5	21	3	12	60	47	22	85	15	46	115	138	145	40	78	103
3 <i>Trichocladus sp.</i> (cf. <i>metallescens</i> )	4	-	3	-	3	12	14	10	3	24	5	11	16	2	13	3	6	8
4 <i>Dicrotendipes fusconotatus</i>	58	36	34	31	38	39	129	83	34	68	108	84	99	83	170	198	223	155
5 <i>Cryptochironomus dewulfianus</i>	72	49	10	59	51	48	385	265	363	201	314	305	538	313	471	297	342	392
6 <i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	2	3	1	-	9	3	46	36	9	37	44	34	22	5	48	7	3	17
7 <i>Tanytarsus bifurcus</i>	4	6	-	-	13	5	5	-	-	24	15	9	13	7	39	23	38	24
8 <i>Stictochironomus sp.</i>	4	3	20	-	3	6	5	21	3	55	15	25	19	2	39	43	6	20
9 <i>Ablabesmyia sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	4	-	-	2

T = 276

T = 776

T = 1073

Une analyse de la variance (test F de Snedecor) montre que les différences de densité d'un biotope à l'autre étaient fortement significatives et un test de  $\chi^2$  nous confirma que la distribution des effectifs des espèces de Chironomides variait significativement selon les espèces végétales considérées.

La conséquence pratique de ces observations est, qu'à poids égal, chaque espèce végétale présente des potentialités d'implantation très variables pour les larves de Chironomides et que toute étude de dynamique des peuplements larvaires de ces biotopes devra se rapporter à une espèce précise, les comparaisons ne pouvant être faites qu'entre végétaux morphologiquement semblables.

Pour les Chironomides, la végétation a un rôle doublement bénéfique. Immergée, elle représente un biotope riche d'un point de vue trophique en raison du périphyton qu'elle supporte ; semi-aquatique, elle constitue pour les adultes qui s'y réfugient un abri naturel contre les vents dominants (Fig. 21).

Par vent faible, les essaims se forment au-dessus de la végétation de bordure des îles, par exemple, puis si le vent devient plus fort ils se rapprochent du niveau de l'eau, immédiatement derrière la barrière végétale qui les protège. Il n'est pas rare alors d'observer des concentrations d'adultes tout le long des rives abritées et, dans le cas de grosses espèces que l'on peut aisément suivre à l'œil nu (*Cryptochironomus dicerus*, par exemple), on peut voir de nombreux individus que leur vol amène à un certain moment dans les courants de vent, être véritablement arrachés à l'essaim et entraînés au large par une force bien supérieure à leur puissance de vol. Ceci contribue, bien entendu, à la dissémination des espèces sur l'ensemble du lac.

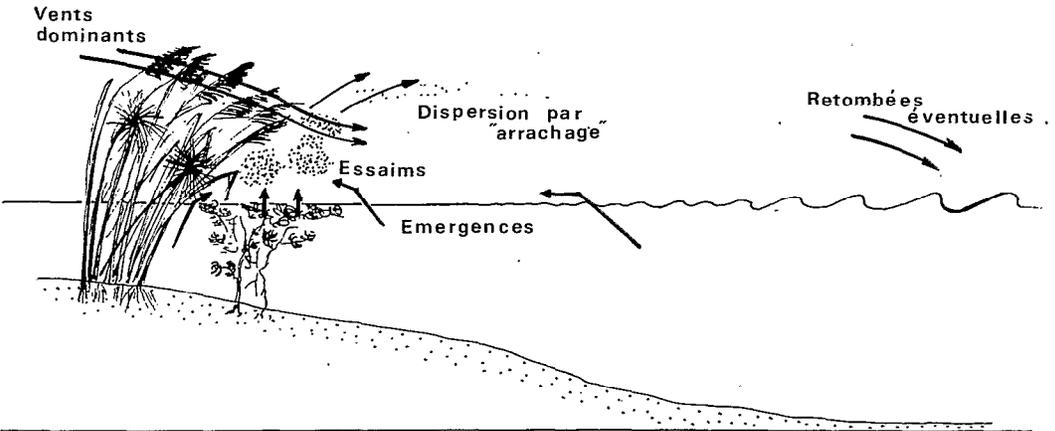


Fig. 21 — Schéma de l'action opposée des vents et de la bordure végétale sur les essaims de Chironomides.

Afin de rechercher si cette distribution particulière des adultes dans l'espace aérien influait sur le recrutement larvaire, nous avons réalisé en janvier 1968 un échantillonnage dans l'archipel de Bol, distribué sur trois radiales espacées chacune d'une centaine de mètres et partant d'un rivage sous le vent bordé de *Cyperus*

Tableau 13

Répartition des densités des larves connues de Chironomides en fonction de l'éloignement de la bordure végétale d'une côte sous le vent (effectifs en nombres moyens d'individus par mètre carré).

▼ numéros des radiales

Espèces récoltées	1 m				2 m				4 m				8 m				16 m				32 m				64 m			
	1▼	2▼	3▼	M̄	1	2	3	M̄	1	2	3	M̄	1	2	3	M̄	1	2	3	M̄	1	2	3	M̄	1	2	3	M̄
<u>T. nigrocinctus</u>	462	427	133	340,6	151	181	338	223,3	80	-	53	44,3	-	-	9	3	27	71	-	32,6	53	44	18	38,3	27	-	-	9
<u>C. stilifer</u>	480	639	1115	744,6	213	133	418	254,6	142	98	-	80	133	36	71	80	71	53	-	41,3	27	62	-	29,6	71	27	98	65,3
<u>C. dicerus</u>	187	181	124	164	36	27	-	21	18	-	18	12	-	89	18	35,6	80	-	-	26,6	-	44	9	17,6	44	44	9	32,3
<u>C. nsp I.</u>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	53	-	17,6	-	-	-	-
<u>C. formosipennis</u>	222	347	71	213,3	151	266	231	216	116	62	36	68	151	-	53	68	36	53	-	29,6	-	-	18	6	-	-	-	-
<u>P. fuscipenne</u>	-	-	-	-	-	-	18	6	-	-	-	-	36	53	-	29,6	-	-	9	3	-	-	-	-	18	44	-	20,6
<u>C. pseudomancus</u>	89	-	-	29,6	18	36	27	27	-	-	9	3	-	-	18	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	3
<u>N. brevibucca</u>	27	-	-	9	27	-	18	13	-	53	27	26,6	-	-	9	3	-	36	12	-	-	18	6	9	-	-	-	3
<u>N. rugosum</u>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	6	-	-	9	3	-	-	-	-	-
<u>C. claripennis</u>	-	36	-	12	-	-	-	-	9	27	9	15	80	-	-	26,6	-	-	53	17,6	80	-	-	26,6	18	18	-	12
<u>A. sp. (cf. duso-leili)</u>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	44	27	-	23,6	18	9	9	-	-	9	3	-	-	-	-	-

*papyrus*. Sur chaque radiale, une série de sept prélèvements comprenant chacun cinq coups de benne d'Ekman ont été réalisés, le premier à 1 mètre de la bordure végétale puis les autres en doublant à chaque fois la distance, soit à 2, 4, 8, 16, 32 et 64 mètres. Les résultats obtenus ont été regroupés dans le Tableau 13 et graphiquement présentés sur la Figure 22.

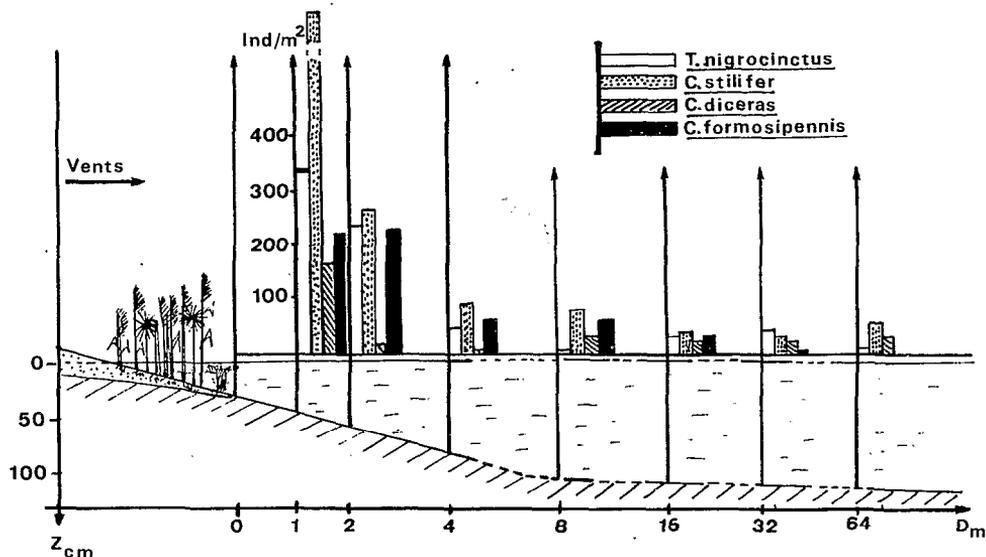


Fig. 22 – Variations des densités larvaires en fonction de l'éloignement de la bordure végétale sous le vent.

Pour les quatre espèces dominantes, nous avons testé la répartition des densités moyennes en fonction de l'éloignement de la bordure végétale. En partant de l'hypothèse nulle supposant une distribution régulière des densités moyennes sur l'ensemble de la zone où nous avons échantillonné, les densités théoriques ont été calculées pour chaque espèce puis le  $\chi^2$  correspondant à chaque distance de prélèvement (Tableau 14).

Tableau 14

Valeurs du  $\chi^2$  pour la distribution des 4 espèces dominantes en fonction de l'éloignement de la bordure végétale sous le vent

Distances	<i>T. nigrocinctus</i>		<i>C. stillifer</i>		<i>C. diceras</i>		<i>C. formosipennis</i>	
	N	EQR	N	EQR	N	EQR	N	EQR
1 m	340,6	586,3	744,6	1692,7	164,0	364,5	213,3	444,5
2 m	223,3	154,8	254,6	26,1	21,0	9,9	216,0	459,9
4 m	44,3	30,4	80,0	59,5	12,0	20,7	68,0	2,6
8 m	3,0	93,3	80,0	59,5	35,6	1,0	68,0	2,6
16 m	32,6	44,8	41,3	111,6	26,6	5,2	29,6	12,3
32 m	38,3	37,4	29,6	130,5	17,6	13,6	6,0	44,4
64 m	9,0	82,1	65,3	77,4	32,3	1,9	0	55,8
Total	(99,3)	1029,1	(185,0)	2157,3	(41,3)	416,8	(55,8)	1022,1

Les densités moyennes théoriques sont mentionnées entre parenthèses.

N = Densités moyennes ; EQR = Écarts quadratiques réduits.

Ayant dans chaque cas  $v = 7 - 1 = 6$  degrés en liberté, les tables de  $\chi^2$  nous donnent une valeur seuil égale à 14,07 pour une probabilité de 0,05 et 18,48 pour  $P = 0,01$ .

Les valeurs calculées de  $\chi^2$ , somme des écarts quadratiques réduits, sont largement supérieures à ces seuils et nous pouvons rejeter sans hésitation l'hypothèse nulle. La distribution des densités moyennes est très irrégulière et l'effet de la bordure végétale est certain. La comparaison des moyennes calculées avec les moyennes théoriques montre que, dans les deux premiers mètres, les densités sont systématiquement et significativement plus fortes (écarts quadratiques réduits très élevés). Le rôle attractif de la végétation joue fortement pour ces espèces qui ont donc une tendance préférentielle à pondre le long de la bordure végétale déterminant ainsi dans cette zone une densité larvaire bien supérieure à ce qu'elle est sur le reste du lac.

Cette conclusion n'est en fait valable que pour les espèces à tendance grégaire qui forment des essaims quasi permanents et pour lesquelles la recherche de zones abritées est une condition indispensable au maintien d'une formation de vol groupée. La répartition des autres espèces mentionnées au Tableau 13 est, par contre, nettement moins liée à la bordure végétale car même si elles peuvent être dans certaines régions du lac très abondantes, (*Polypedilum fuscipenne* dans la cuvette nord, par exemple), nous n'avons jamais observé de vols en essaims. Les rassemblements momentanés prennent alors plutôt l'aspect d'une foule désordonnée.

A la lumière de ces quelques données sur les peuplements chironomidiens des végétaux aquatiques, il apparaît que ces biotopes ont une grande importance dans l'écosystème du lac Tchad. Ils abritent des biocénoses complexes et hétérogènes, susceptibles d'évoluer de manière très différente malgré l'action de facteurs écologiques communs. La faible profondeur du milieu qui, comme nous l'avons vu, peut être assimilé à une immense zone littorale, est un facteur favorable au développement d'une biomasse végétale considérable. En conséquence, et étant donné l'étendue de la cuvette lacustre, la végétation - ne serait-ce que par son seul rôle d'abri - peut influencer directement sur la productivité du milieu. De manière plus directe, les régions encombrées de végétation sont faunistiquement beaucoup plus riches que les régions d'eaux libres où la production provient uniquement de la zone benthique généralement peu peuplée.

## 5 - DISTRIBUTION DES ORGANISMES

Si les premières études écologiques portant sur les écosystèmes aquatiques n'en tenaient guère compte, c'est maintenant chose courante que de considérer la dispersion dans l'espace des individus d'une espèce comme un aspect fondamental de leur écologie. Chaque espèce d'un peuplement suit en effet certaines règles dans sa distribution qui peuvent lui être imposées par le jeu de différents facteurs de son environnement ou qui lui sont propres et découlent directement de son comportement.

Dans le milieu naturel, il est rare qu'une population soit distribuée au hasard cependant, si sa densité est peu élevée par rapport à l'espace disponible, la distribution des individus qui en résulte peut, dans certains cas, s'en rapprocher. Dans la majorité des cas, au contraire, la réaction des organismes aux différents facteurs du milieu ou leur réponse à des motivations internes (reproduction, migration, recherche de nourriture, grégarisme... ) vont les amener à occuper l'espace vital d'une certaine manière, avec tendance à se rassembler en certains points et à en délaissier d'autres. Ce genre de distribution, extrêmement fréquente, est dite de type contagieux ou en agrégats.

En fait, le type de dispersion de l'ensemble d'une population dépend étroitement de la taille des agrégats, de la distance qui les sépare et du mode de distribution des individus à l'intérieur de chacun d'eux. Il devient alors évident que le nombre et surtout la taille des échantillons prélevés pour l'étude de la distribution spatiale d'un peuplement sont deux paramètres extrêmement importants. Nous ne nous étendrons pas sur cet aspect de l'échantillonnage exposé en détail par d'autres auteurs (EDGAR et MEADOW, 1969; FINNEY, 1946; TAYLOR, 1953...) et nous nous attacherons plutôt à rechercher le mode de distribution des larves de quelques espèces de Chironomides du lac Tchad, prises parmi les espèces dominantes.

## 5 a — Mode de distribution des formes benthiques

Étant hors de question d'étudier l'ensemble d'une population, nous sommes obligés d'y récolter, au hasard, plusieurs échantillons comprenant chacun un certain nombre de relevés. Ces opérations permettent de calculer des paramètres numériques parmi lesquels deux sont indispensables, la moyenne  $\bar{x}$  de l'échantillon et la dispersion des effectifs de chaque relevé ou variance  $s^2$ . La comparaison de ces deux paramètres permet en première approximation de distinguer trois cas :

- a — dans le cas d'une distribution au hasard, variance et moyenne ont la même valeur ;
- b — dans le cas d'une distribution régulière, la variance est inférieure à la moyenne (sous-dispersion) ;
- c — dans le cas d'une distribution contagieuse, la variance est supérieure à la moyenne (sur-dispersion).

A titre d'exemple, nous avons regroupé dans le Tableau 15 les résultats partiels de trois échantillonnages.

Le premier - A - correspond à une récolte de larves faite sur l'ensemble du lac en mars 1970 ; le second - B - provient d'une étude de l'influence des fonds sur la répartition des espèces de la région de Bol (cf. II, 1, e) ; le troisième enfin - C - est tiré de l'étude de l'influence des bordures végétales sur la distribution des larves de Chironomes (cf. II, 4).

**Tableau 15**  
Effectifs moyens par coup de benne (225 cm<sup>2</sup>) et variance de quelques espèces dominantes de Chironomides récoltées dans trois échantillonnages

		A - Fonds d'argile granulaire, ensemble du lac Tchad							
		Numéros des stations							
		16	18	19	20	21	22	25	27
<i>Tanytarsus</i>	$\bar{x}$	2,0	1,4	0,5	5,2	3,0	65,0	14,0	7,4
<i>nigrocinctus</i>	$s^2$	4,5	1,8	0,75	17,7	15,0	226,0	63,5	341,2
<i>Cryptochironomus</i>	$\bar{x}$	0,6	5,4	10,2	19,6	0,5	2,4	17,0	0,5
<i>stilifer</i>	$s^2$	0,3	17,3	26,2	19,0	0,75	23,3	38,6	0,75
<i>Clinotanypus</i>	$\bar{x}$	1,8	1,6	2,0	3,5	1,4	3,0	1,8	7,2
<i>claripennis</i>	$s^2$	4,9	3,3	4,5	6,75	3,9	12,6	4,9	12,3
<i>Cladotanytarsus</i>	$\bar{x}$	45,5	0,5	3,4	0,8	1,6	7,2	37,8	1,2
<i>lewisi</i>	$s^2$	2613,5	0,75	17,8	0,7	2,3	259,2	1330,7	7,2

**B - Influence de la nature du substrat dans la région de Bol**

		Argile molle	Argile granulaire	Sable	Vase	Tourbe
<i>Polypedilum</i>	$\bar{x}$	1,13	—	0,6	1,0	0,8
<i>fuscipenne</i>	$s^2$	4,7	—	2,3	2,2	1,7
<i>Cryptochironomus</i>	$\bar{x}$	10,7	2,9	0,5	10,0	4,2
<i>stilifer</i>	$s^2$	135,5	4,9	2,9	52,6	13,9
<i>Ablabesmyia</i>	$\bar{x}$	0,06	0,9	—	0,46	1,2
<i>dusoleili</i>	$s^2$	0,07	1,8	—	0,29	0,8
<i>Cryptochironomus</i>	$\bar{x}$	0,2	0,8	1,2	0,04	0,6
<i>diceras</i>	$s^2$	0,3	1,6	3,6	0,27	0,45

**C - Étude de l'effet de bordure de la végétation**

		Distances d'éloignement de la berge		
		1 m	2 m	3 m
<i>Tanytarsus</i>	$\bar{x}$	10,2	3,4	1,8
<i>nigrocinctus</i>	$s^2$	29,7	5,3	2,7
<i>Cryptochironomus</i>	$\bar{x}$	4,2	0,8	0,5
<i>diceras</i>	$s^2$	16,9	0,7	0,75
<i>Chironomus</i>	$\bar{x}$	5,0	3,4	2,6
<i>formosipennis</i>	$s^2$	10,0	5,3	4,5

Dans six cas seulement, la variance est légèrement inférieure à la moyenne mais, sauf dans un cas, il s'agit toujours de populations de faible densité dont la distribution ne diffère pas statistiquement d'une distribution régulière. On peut conclure d'une manière générale que les espèces benthiques ont une répartition de type contagieux avec une tendance plus ou moins forte selon les espèces à se regrouper en agrégats. Nous avons déjà exposé dans le chapitre II les différentes modalités de l'implantation larvaire, aussi est-il aisé de comprendre pourquoi ces insectes, issus de pontes regroupant parfois des centaines d'œufs présentent une telle distribution et gargent, à un degré plus ou moins marqué durant tout leur développement, la «trace» de leur dispersion initiale, centrifuge depuis l'épicentre de ponte. Cependant, le surpeuplement momentané d'un espace vital limité peut amener une occupation complète du substrat et se traduire par une distribution régulière (variance inférieure à la moyenne). Il est fort probable que nous sommes en présence d'un tel cas dans l'exemple A du Tableau 15 pour les *Cryptochironomus stiliifer* de la station 20.

Si l'appartenance à un type ou à un autre de distribution est relativement rapide à mettre en évidence, la recherche d'un modèle mathématique simple qui puisse représenter cette distribution est beaucoup plus délicate. Plusieurs modèles ont été proposés parmi lesquels la distribution dite binominale négative est certainement l'un des plus usités. Reprenant les données de l'étude de l'influence des bordures végétales, nous avons étudié la distribution de quatre espèces : *T. nigrocinctus*, *C. formosipennis*, *C. stiliifer* et *C. diceras*. Pour chaque espèce, nous sommes partis des effectifs observés dans dix relevés de chacun 225 cm<sup>2</sup>, situés à 1 m de la bordure végétale.

Sans entrer dans le détail de l'expression mathématique d'une distribution binominale négative, rappelons que deux paramètres la caractérisent : la moyenne  $\mu$  et un coefficient  $k$  qui est lié à la variance  $\sigma^2$  et à la moyenne  $\mu$  par la relation (DEBAUCHE, 1962 ; ELLIOTT, 1971) :

$$\sigma^2 = \mu + \mu^2/k \quad (1)$$

Le rapport  $1/k$  représente alors un «excès de variance», c'est-à-dire une tendance des individus à l'agrégation, à l'intérieur de la population. Quand la valeur de  $k$  augmente,  $1/k$  tend vers zéro et nous nous rapprochons d'une distribution de Poisson avec  $\sigma^2 = \mu$  ; au contraire, si  $k$  diminue et tend vers zéro,  $1/k$  augmente et la distribution se rapproche de celle d'une série logarithmique, les individus ont alors une très forte tendance à l'agrégation.

Si les valeurs de  $\mu$  et de  $\sigma$  étaient connues, on aurait :

$$k = \frac{\mu^2}{\sigma^2 - \mu} \quad (2)$$

mais, en réalité, les échantillons prélevés ne donnent que des estimations  $s^2$  et  $\bar{x}$  à partir desquelles on peut obtenir une estimation de  $k$ .

Nous utiliserons donc la relation :

$$\hat{k} = \frac{\bar{x}^2 - s^2/n}{s^2 - \bar{x}} \quad \text{où } n \text{ est le nombre de relevés} \quad (3)$$

Plusieurs manières de tester la probabilité pour qu'une distribution contagieuse soit assimilable à une distribution binomiale négative ont été décrites en détail par ELLIOTT (1971). Le nombre des relevés analysés étant inférieur à 50 ( $n = 10$ ), nous utiliserons le test T qui semble le plus approprié, nos données ne présentant pas, par ailleurs, d'effectifs nuls et ne pouvant être classées en distribution de fréquences.

Ce test est basé sur la comparaison de «moments» observés ou prévus. Le premier moment étant la moyenne arithmétique, le second la variance, le troisième sera utilisé avec le second pour calculer le degré d'ajustement à la loi binomiale négative.

La valeur de T est la différence entre le troisième moment estimé d'après l'échantillon et la valeur prévue de ce troisième moment. Dans le cas d'une distribution strictement binomiale négative, la valeur prévue de T est 0. Toutefois, on considère que la loi binomiale négative est satisfaite si la valeur de T diffère de 0 par moins de son erreur standard.

L'estimation de T est donnée par la formule :

$$T = \left( \frac{\sum x^3 - 3\bar{x} \sum x^2 + 2\bar{x}^2 \sum x}{n} \right) - s^2 \left( \frac{2s^2 - 1}{\bar{x}} \right) \quad (4)$$

L'erreur standard faite sur l'estimation de T a été recherchée graphiquement à l'aide des abaques de la figure 23 (d'après EVANS 1953), les résultats sont regroupés dans le tableau 16.

**Tableau 16**  
Éléments pour l'application du test T à la distribution  
de quatre espèces de chironomides du lac Tchad

	<i>T. nigrocinctus</i>	<i>C. formosipennis</i>	<i>C. stilifer</i>	<i>C. dicerus</i>
Nombre de relevés n	10	10	10	10
Moyenne arithmétique $\bar{x}$	9,9	4,2	12,6	4,1
Variance $s^2$	28,87	7,4	53,3	14,6
Estimation de $\hat{k}$	5,01	5,3	3,76	1,40
$\frac{\bar{x}}{\hat{k}}$	1,97	0,78	3,35	2,92
Valeur calculée de T	-83,20	-10,97	-171,69	-75,70
Estimation de l'erreur standard de T (méthode graphique)	170,5	77,5	505,60	126,4
Seuil de probabilité d'une distribution binomiale négative	0,05	0,05	0,05	0,05

Pour chacune des espèces considérées, les valeurs calculées de  $T$  sont bien inférieures aux valeurs correspondantes des erreurs standards, il y a donc 95 % de chances pour que l'on soit réellement en présence de distributions spatiales du type binomiales négatives.

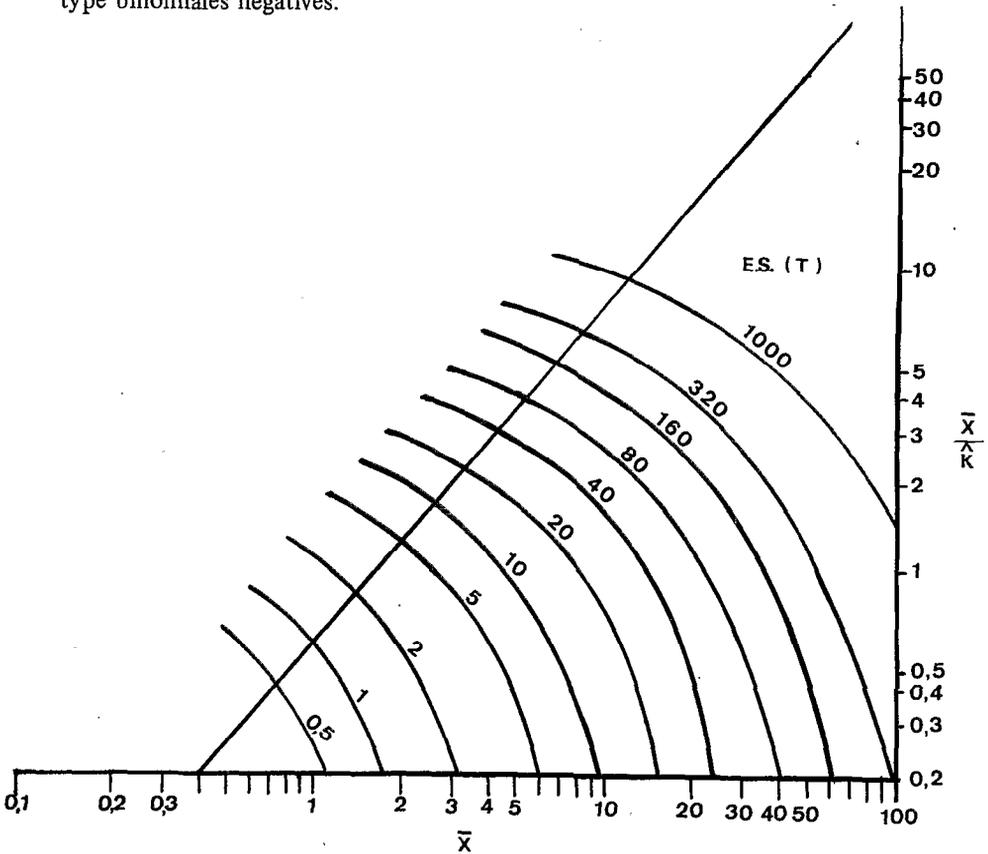


Fig. 23 - Erreurs standard de  $T$  pour  $n = 100$ .

Pour d'autres valeurs de  $n$ , multiplier l'erreur standard par  $\frac{10}{\sqrt{n}}$ .  
(D'après EVANS, 1953).

Il est toutefois difficile de donner une image exacte de la répartition réelle des agrégats par unité de surface, et l'on sait que le rapport de la surface échantillonnée à la taille des agrégats est un facteur extrêmement important à considérer. Des échantillons de taille bien inférieure ou, au contraire, bien supérieure à la taille moyenne des agrégats ne pourront mettre en évidence une distribution contagieuse, principalement si ces agrégats ont eux-mêmes une distribution au hasard ou régulière.

En l'absence d'une observation directe qui, lorsqu'elle est possible résoud rapidement le problème, quelques méthodes peuvent être utilisées comme par exemple celle de MORISITA (1959) qui analyse des séries de prélèvements en

doublant à chaque série la surface de l'échantillon. Ayant défini un indice de dispersion des individus exprimé par la formule :

$$I_{\delta} = n \frac{\sum (x)^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x}$$

il calcule successivement les valeurs des rapports :

$$\frac{I_{\delta} \text{ pour } q}{I_{\delta} \text{ pour } 2q} \quad ; \quad \frac{I_{\delta} \text{ pour } 2q}{I_{\delta} \text{ pour } 4q} \quad ; \dots ; \quad \frac{I_{\delta} \text{ pour } Nq}{I_{\delta} \text{ pour } 2 Nq}$$

dans lesquels  $q$  représente la surface initiale d'un relevé. Ces valeurs sont reportées sur un graphique (valeur du rapport en ordonnées et tailles des relevés en abscisses) et MORITISA démontre que des pics apparaissent sur le graphique quand la surface d'un relevé est sensiblement égale à celle des agrégats. Cette méthode est cependant longue à mettre en œuvre et ne présente d'intérêt que dans les cas où une image exacte de la répartition des individus est nécessaire. Dans le cas des larves benthiques, trop de facteurs agissent dans le temps pour que cette méthode puisse être systématiquement mise en œuvre. Il est évident que le recrutement continu des espèces (cf. chapitre suivant) amène un remaniement constant des populations, l'éclosion d'une ponte, par exemple, peut sur une surface restreinte avoir pour résultat une distribution fortement contagieuse des individus pendant quelques jours, puis il y a passage à une distribution régulière si une compétition trophique liée à un surpeuplement local se produit, pour enfin laisser place à une distribution au hasard quand la population vieillit et ne présente plus que des effectifs réduits.

Malgré l'évidente complexité du problème, nous avons tenté de préciser le degré relatif d'agrégation de quelques espèces dominantes en calculant plusieurs indices de dispersion. Beaucoup d'auteurs ont proposé des indices variés, plus ou moins représentatifs car souvent dépendants du nombre d'échantillons récoltés, de la moyenne et du nombre total d'individus étudiés (méthode du  $\chi^2$ , DEBAUCHE, 1962 ; DAVID et MOORE, 1954... ). Le coefficient de GREEN (1966) semble plus satisfaisant ; exprimé par la relation  $I = \frac{(S^2/\bar{x}) - 1}{\sum x - 1}$ , il varie entre  $\frac{1}{\sum x - 1}$  pour une distribution régulière et 1 pour une contagion maximale, en passant par la valeur zéro dans le cas d'une distribution au hasard. Étant en présence d'une distribution de type binomiale négative, deux autres indices peuvent être également utilisés :  $\frac{1}{k}$  et  $I_{\delta}$  (indice de MORISITA) dont l'expression est

$$I_{\delta} = n \frac{\sum (x^2) - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x}$$

Ces deux indices ont respectivement les limites de variation suivantes

$\frac{1}{x}$  et  $n - \frac{1}{x}$  ;  $1 - \frac{n-1}{x-1}$  et  $n$ . pour une distribution au hasard, les valeurs étant 0 et 1.

Le Tableau 17 regroupe les valeurs calculées de ces trois indices pour différents échantillonnages réalisés, et nous avons fait suivre entre parenthèses les valeurs des limites correspondant à chaque cas:

**Tableau 17**  
Valeurs de quelques indices de dispersion pour différentes espèces de Chironomides du benthos du lac Tchad

Indice utilisé		A - Étude de l'effet des bordures végétales			
		<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	<i>Chironomus formosipennis</i>	<i>Cryptochironomus stilifer</i>	<i>Cryptochironomus diceras</i>
$\frac{1}{k}$		0,199	0,188	0,265	0,714
		(-1,01 ; 8,99)	(-2,38 ; 7,62)	(-0,79 ; 9,21)	(-2,43 ; 7,57)
		B - Répartition des larves sur les fonds de vase du nord du lac Tchad (mars 1970)			
		<i>Polypedilum fuscipenne</i>	<i>Cryptochironomus stilifer</i>	<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	
$I = \frac{(s^2/\bar{x}) - 1}{\sum x - 1}$		0,183	0,023	0,045	
		(-0,0007 ; 1)	(-0,0024 ; 1)	( -0,006 ; 1)	
		C - Répartition des larves sur les fonds d'argile granulaire dans la partie centrale du lac Tchad (novembre 1971)			
		<i>Polypedilum fuscipenne</i>	<i>Cryptochironomus stilifer</i>	<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	
$I_{\delta} = n \frac{\sum(x^2) - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x}$		1,17	1,83	1,40	
		(0,964 ; 10)	(0,786 ; 10)	(0,983 ; 10)	

Intentionnellement, nous avons considéré la dispersion de trois espèces identiques dans chacun des cas et, si les valeurs absolues de chaque indice ne peuvent être comparées entre elles, leurs valeurs relatives par contre permettent de préciser certains modes de distribution. C'est ainsi que, dans l'exemple (A), *C. diceras* présente une tendance beaucoup plus forte à l'agrégation que *C. formosipennis*. Cette dernière espèce, en effet, comme beaucoup de *Chironomus* occupe l'espace selon le mode que nous qualifions des cercles tangents, c'est-à-dire que chaque larve a, autour de son tube, un territoire circulaire sur lequel elle se nourrit et le maximum de densité correspond au moment où les cercles sont tangents. Il n'y a pratiquement jamais chevauchement car alors intervient le comportement de recherche dont nous avons déjà parlé et les larves abandonnent leurs tubes. *C. formosipennis* étant une espèce de grande taille (2 à 2,5 cm) au dernier stade, il est normal que sur une surface échantillonnée d'assez faible dimension (225 cm<sup>2</sup>) la dispersion tende vers un type régulier dès que les effectifs sont assez importants (de l'ordre d'une dizaine d'individus).

Les larves de *C. diceras*, au contraire, «acceptent» le chevauchement de leurs territoires, quittant facilement leurs tubes pour chercher leur nourriture alors que

*C. formosipennis* conserve au moins les pseudopodes postérieurs à l'intérieur du sien quand elle se nourrit.

Les exemples (B) et (C) prouvent qu'une même espèce peut, en fonction d'un type de substrat, avoir une distribution plus ou moins agrégée car, surtout pour les petites formes, la microdistribution des abris joue un grand rôle. Ceci est particulièrement net pour *C. stilifer* qui, sur les fonds de vase, bien homogènes et de surface régulière, a une dispersion très proche de celle que donnerait une répartition au hasard. Par contre, sur les fonds d'argile granulaire où la répartition des granules argileux (qui peuvent dépasser 1,5 cm de diamètre et sont très compacts) dans l'argile molle qui les entoure est, elle-même, hétérogène, *C. stilifer* doit occuper l'espace en fonction de la répartition du substrat meuble entre les granules. La dispersion finale sera donc liée tout d'abord à la dispersion des granules d'argile puis à la tendance intrinsèque de l'espèce à l'agrégation (l'indice de MORISITA calculé pour l'exemple B donne la valeur 1,04 contre 1,83 dans l'exemple C).

En conclusion, nous retiendrons que la distribution des larves benthiques de Chironomides du lac Tchad est d'une manière générale du type contagieux et qu'elle peut être, en première approximation, exprimée par une loi binomiale négative. Il est cependant impossible de schématiser simplement la dispersion des principales espèces car chaque situation, dans la mesure où elle met en jeu l'action de plusieurs facteurs écologiques, peut être un cas particulier et doit être analysée en tant que telle.

## 5 b – Mode de distribution des espèces phytophiles

Nous avons vu que dans les biotopes végétaux la notion de volume habitable est essentielle alors que pour le benthos, étant donné les densités larvaires relativement faibles par unité de surface, la colonisation du milieu dans trois dimensions est beaucoup moins marquée.

Nous avons analysé la distribution de six espèces bien représentées dans les herbiers à *Potamogeton* et à *Ceratophyllum* de la région de Bol en calculant le rapport  $\frac{s^2}{\bar{x}}$  ou variance relative. Les résultats obtenus sont consignés dans le Tableau 18. Chaque échantillonnage comporte cinq relevés réalisés au phyto-isolateur. Les échantillons sont prélevés dans deux herbiers de même nature (I et II) distants l'un de l'autre de quelques centaines de mètres.

Quel que soit le biotope considéré, la valeur  $\frac{s^2}{\bar{x}}$  est pour toutes les espèces largement supérieure à l'unité. Nous sommes donc en présence à nouveau d'une distribution contagieuse, les individus ayant fortement tendance à se grouper en agrégats.

Sans vouloir a priori rejeter l'existence d'un comportement grégaire des larves, cependant bien improbable, il faut plutôt rechercher la raison de cette agrégation des individus dans la modalité particulière du recrutement larvaire dans les herbiers immergés. Autant que nous ayons pu l'observer directement, les pontes déposées

dans ces biotopes ne sont jamais libres mais fixées à la partie affleurante des végétaux. Une fois les larvules libérées de la gangue de la ponte, elles demeurent un certain temps photosensibles positives et planctoniques mais leurs déplacements sont d'autant plus limités que la densité de l'herbier est grande. La dispersion sera alors typiquement centrifuge depuis le point de fixation de la ponte et l'agrégat d'autant plus resserré que l'herbier est compact. Il y a véritablement limitation mécanique de la dispersion des larvules compte tenu, bien sûr, des compétitions spatiale et trophique dont l'incidence est exactement inverse.

**Tableau 18**  
Moyenne des effectifs et coefficient de dispersion  
calculés pour quelques espèces de Chironomides des herbiers immergés

Espèces	<i>Potamogeton I</i>		<i>Potamogeton II</i>		<i>Ceratophyllum I</i>		<i>Ceratophyllum II</i>	
	$\bar{x}$	$\frac{s^2}{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$\frac{s^2}{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$\frac{s^2}{\bar{x}}$	$\bar{x}$	$\frac{s^2}{\bar{x}}$
<i>Dicrotendipes fusconotatus</i>	—	—	—	—	81	97,2	303	22,7
<i>Strictochironomus puripennis</i>	18	33,0	—	—	107	235,1	—	—
<i>Rheotanytarsus ceratophylli</i>	197	72,4	133	39,2	7358	427,1	2606	306,0
<i>Cricotopus sp.</i>	22	15,0	42	24,0	63	132,1	73	67,5
<i>Polypedilum sp C13</i>	—	—	94	151,7	85	121,4	424	136,8
<i>Polypedilum sp C20</i>	—	—	37	9,4	43	49,0	134	51,2

Nous pouvons tester l'écart des valeurs du rapport  $\frac{s^2}{\bar{x}}$  à l'unité par une méthode définie par ANDREWARTHA et BIRCH (1955). Cet écart sera significatif avec un risque de 5% quand :

$$\frac{s^2}{\bar{x}} - 1 > 1,96 \sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}} \quad (\text{où } n \text{ est le nombre d'échantillons}).$$

Soit dans notre cas quand  $\frac{s^2}{\bar{x}} > 2,57$ . Cette condition est toujours vérifiée pour les espèces du Tableau 18. Par ailleurs, l'amplitude de l'écart par rapport à la valeur seuil est beaucoup plus importante quand on passe d'un herbier de type serré (*Ceratophyllum*) à un herbier de type lâche (*Potamogeton*). Ceci confirme donc l'effet mécanique des végétaux, freinant d'autant plus la dispersion larvaire qu'ils sont plus denses.

Comme les échantillons récoltés dans les herbiers à l'aide du Phyto-isolateur comprenaient de nombreuses espèces et des effectifs plus élevés que les prélèvements de faune benthique, nous avons pu dans chaque biotope classer les effectifs en distribution de fréquences afin de rechercher quel modèle théorique pouvait le mieux rendre compte de la structure des peuplements de ces milieux.

Après avoir classé les effectifs  $q_i$  des  $i$  espèces prélevées dans deux biotopes végétaux différents par valeurs décroissantes, nous avons calculé les logarithmes correspondants à chaque effectif. En reportant sur un graphique les  $n$  points-espèces ayant pour abscisse le rang  $i$  et pour ordonnée la valeur du logarithme de l'abondance  $\log q_i$ , nous avons pu en première approximation déterminer que dans ces deux biotopes les distributions d'abondances se rapprochaient du type log-normal (Fig. 24). Dans chaque cas, en effet, les points obtenus sont approximativement distribués sur une courbe intégrale de Gauss.

Il semble donc que les peuplements Chironomidiens des herbiers immergés, soumis à l'influence de mêmes facteurs écologiques et distribués selon un profil spécifique proche d'un modèle log-normal constituent une association d'espèces qui répond à la définition de nomocénose donnée par DAGET *et al.* (1972).

Avant d'étudier le peuplement présent dans les *Ceratophyllum* de Bol en janvier 1970, il faut tout d'abord noter que malgré le grand nombre d'individus récoltés, l'échantillonnage ne porte que sur 20 relevés. Il y a donc de fortes chances pour que quelques espèces rares n'aient pas été capturées.

L'analyse de la distribution des 31 espèces récoltées (Tableau 19) montre immédiatement qu'elle est dissymétrique et comporte davantage d'octaves au-dessus de l'octave médiane qu'au dessous.

La somme des logarithmes de base 2 est de 181,252 et la moyenne 5,846 est trop élevée. Telle qu'elle est, la distribution comporte huit octaves au-dessus de la moyenne et seulement six au-dessous, c'est donc une distribution tronquée. Il est toutefois possible de déduire par symétrie la partie manquante qui correspond aux octaves les plus basses. Il faut pour cela calculer la valeur approximative de la moyenne, la méthode consistant à retrancher un certain nombre de logarithmes en commençant par les plus élevés jusqu'à ce que la moyenne calculée sur les logarithmes restants donne une distribution s'étendant sur le même nombre d'octaves, de part et d'autres de l'octave médiane (DAGET, 1970).

Dans le cas présent, la suppression des trois espèces les plus abondantes aboutit à une somme de  $\log_2 q_i$  égale à 144,234 ayant pour moyenne 5,151. La distribution des 28 espèces restantes est alors symétrique (Tableau 20). Afin d'obtenir la distribution complète symétrique, il est nécessaire de reporter à la partie inférieure de la distribution initiale le même nombre d'espèces et d'octaves que nous avons provisoirement retiré de la partie supérieure. Le peuplement total devait alors comprendre  $31 + 3 = 34$  espèces, les trois plus rares ayant échappé lors de l'échantillonnage, en raison de la taille trop faible de l'échantillon.

Nous avons vu (Fig. 24) que les logarithmes se distribuaient sur une courbe plus proche d'une courbe intégrale de Gauss que d'une droite, il convient donc

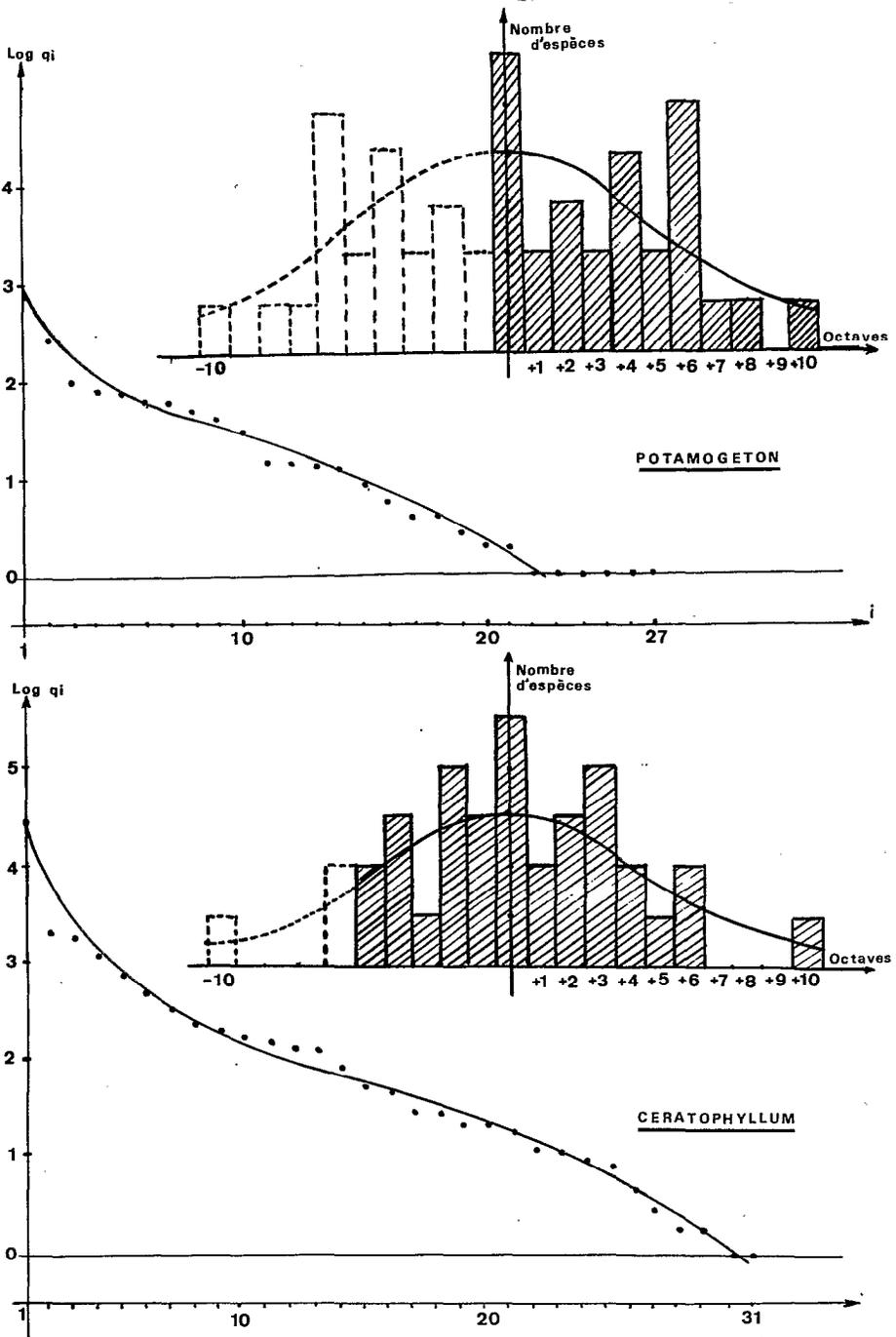


Fig. 24 – Nomocénoses lognormales des Chironomides des herbiers immergés.  
Histogrammes de distribution des espèces.

Tableau 19  
Distribution log-normale tronquée des 31 espèces de Chironomides  
récoltées dans les *Ceratophyllum* de Bol en janvier 1970

Espèces	i	qi	log qi	log <sub>2</sub> qi
C <sub>8</sub> <i>Rheotanytarsus ceratophylli</i>	1	28655	4,45720	14,807
C <sub>2</sub> <i>Polypedilum sp. cf. abyssiniae</i>	2	2416	3,38310	11,239
C <sub>18</sub> <i>Ablabesmyia dusoleili</i>	3	2008	3,30276	10,972
C <sub>14</sub> <i>Dicrotendipes fusconotatus</i>	4	1359	3,13322	10,409
C <sub>20</sub> <i>Polydeditum sp.</i>	5	667	2,82413	9,383
C <sub>38</sub> <i>Chironominae</i>	6	503	2,70157	9,041
C <sub>7</sub> <i>Cricotopus sp.</i>	7	372	2,57054	8,539
C <sub>39</sub> <i>Polypedilum sp.</i>	8	269	2,42975	8,072
C <sub>15</sub> <i>Stictochironomus puripennis</i>	9	240	2,38021	7,907
C <sub>23</sub> <i>Cladotanytarsus sp.</i>	10	208	2,31806	7,700
C <sub>11</sub> <i>Cricotopus scottae</i>	11	173	2,23805	7,435
C <sub>4</sub> <i>Cryptochironomus sp.</i>	12	151	2,17898	7,239
C <sub>32</sub> <i>Dicrotendipes sudanicus</i>	13	146	2,16435	7,189
C <sub>27</sub> <i>Polypedilum sp.</i>	14	97	1,98677	6,597
C <sub>16</sub> <i>Cricotopus sp.</i>	15	58	1,76343	5,858
C <sub>12</sub> <i>Polypedilum griseoguttatum</i>	16	48	1,68124	5,585
C <sub>33</sub> <i>Polypedilum melanophilus</i>	17	30	1,47712	4,906
C <sub>28</sub> <i>Cryptochironomus sp.</i>	18	29	1,46240	4,858
C <sub>9</sub> <i>Cryptochironomus nudiforceps</i>	19	24	1,38021	5,585
C <sub>17</sub> <i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	20	24	1,38021	4,585
C <sub>35</sub> <i>Ablabesmyia nilotica</i>	21	20	1,30103	4,322
C <sub>30</sub> <i>Cryptochironomus sp.</i>	22	12	1,07918	3,585
C <sub>6</sub> <i>Orthocladiinae</i>	23	11	1,04139	3,459
C <sub>34</sub> <i>Cladotanytarsus sp.</i>	24	10	1,00000	3,322
C <sub>1</sub> <i>Nilodorum brevibucca</i>	25	9	0,95424	3,169
C <sub>31</sub> <i>Tanytarsus bifurcus</i>	26	5	0,69897	2,322
C <sub>43</sub> <i>Cricotopus cf. albitibia</i>	27	3	0,47712	1,584
C <sub>25</sub> <i>Tanytarsus sp.</i>	28	3	0,47712	1,584
C <sub>26</sub> <i>Tanytarsus sp.</i>	29	2	0,30103	1,000
C <sub>5</sub> <i>Dicrotendipes sp.</i>	30	1	0,00000	0,000
C <sub>21</sub> <i>Orthocladiinae</i>	31	1	0,00000	0,000
			T = 37,553	T = 181,252

d'ajuster les données à un modèle log-normal. Pour obtenir la droite d'ajustement transformée de la courbe de Gauss, il est tout d'abord nécessaire de calculer les pourcentages cumulés de la variable  $i$  et d'en prendre les probits  $\pi_i$  (Tableau 21). Pour le calcul des pourcentages cumulés, on convient d'ajouter 0,5 à chaque extrémité de la distribution des espèces pour obtenir 35 au total, afin de tenir compte du fait que la distribution observée est limitée à l'intervalle 0,000 - 14,807 alors que la distribution normale complète s'étend de  $+\infty$  à  $-\infty$ .

La moyenne des logarithmes de la distribution reconstituée (Tableau 21, 1ère colonne) est égale à 5,651 et l'écart type  $\sigma_1$  à 6,055. Les probits ont une moyenne de 5,0894 et un écart type  $\sigma_2 = 1,309$ . L'écart type de la distribution log-normale est la pente de la droite soit :

$$\frac{\sigma_1}{\sigma_2} = \frac{6,055}{1,309} = 4,63.$$

En prenant l'axe majeur réduit, on a l'équation de la droite d'ajustement :

$$\frac{x - 5,651}{6,055} = \frac{y - 5,094}{1,309}$$

et la moyenne définitive est la valeur de  $x$  qui correspond à  $y = 5$ , soit  $m = 5,237$ .

En résumé, il apparaît que les espèces peuplant les *Ceratophyllum* de Bol en janvier 1970 présentaient une distribution de leurs effectifs de type log-normal. Cette nomocénose log-normale était toutefois tronquée, le peuplement devant, en réalité, comporter 34 espèces au lieu des 31 récoltées. La moyenne des effectifs avait pour valeur (exprimée en  $\log_2 q_i$ ) 5,237, soit une valeur inférieure à celle calculée sur l'échantillon récolté (5,846).

La valeur élevée de l'écart-type de la distribution laissait supposer une diversité du peuplement relativement faible. Nous l'avons calculée à l'aide de la formule de Shannon qui s'exprime par relation ;  $D = \sum p_i \log_2 p_i$  bits/espèce, où  $p_i$  est l'abondance relative de l'espèce de rang  $i$  que nous avons exprimée en pourcentage des effectifs totaux. Dans ce cas, la diversité du peuplement est égale à 1,523 bits/espèce.

En calculant l'information maximale qui peut être contenue dans notre échantillonnage et qui correspond à la diversité maximale théorique du peuplement si toutes les espèces avaient le même effectif ( $D_{\max} = \log_2 n$ , avec  $n$  égal au nombre d'espèces récoltées), nous trouvons une valeur de 4,954 bits/espèce.

La diversité du peuplement échantillonnée est donc faible, en raison du nombre élevé d'octaves couvertes par la distribution. De même, l'équitabilité, qui est égale au rapport de la diversité observée à la diversité maximale théorique ( $E = \frac{D}{\log_2 n}$ ), est faible puisque égale à seulement 30,7 %.

Il est, en fait, fort probable que notre échantillonnage ait porté sur un peuplement déséquilibré dans lequel *Rheotanytarsus ceratophylli* était une espèce surabondante puisque représentant à elle seule 76 % des effectifs. En fait, cette espèce, nouvelle pour la science (DEJOUX, 1973 a) a été trouvée en abondance uniquement à cette époque. Elle s'est ensuite rapidement raréfiée puis a totalement disparu de nos récoltes un an plus tard.

**Tableau 20**  
Limite des octaves et répartition des espèces dans la distribution symétrique

10,651 .....	1	
9,651 .....	2	
8,651 .....	4	12 espèces en 5 octaves
7,651 .....	3	
6,651 .....	2	
5,651 .....	octave médiane avec 3 espèces	
4,651 .....	3	
3,651 .....	4	
2,651 .....	1	13 espèces en 5 octaves
1,651 .....	3	
0,651 .....	2	
0,349		

**Tableau 21**  
Nomocénose log-normale : peuplement de Chironomides des herbiers à *Ceratophyllum* de Bol

Limites supérieures	Nombre des espèces	% cumulés	Probits, P
15,651	1	4,28	3,2809
14,651	0	4,28	3,2809
13,651	0	4,28	3,2809
12,651	0	4,28	3,2809
11,651	2	10,00	3,7184
10,651	1	12,86	3,8670
9,651	2	18,57	4,1062
8,651	4	30,00	4,4756
7,651	3	38,57	4,7094
6,651	2	44,28	4,8561
5,651	3	52,87	5,0720
4,651	3	61,53	5,2906
3,651	4	72,86	5,6086
2,651	1	75,71	5,6970
1,651	3	84,28	6,0061
0,651	2	90,00	6,2816
- 0,349	2	95,72	6,7191
- 1,349	0	95,72	6,7191
- 2,349	0	95,72	6,7191
- 3,349	0	95,72	6,7191
- 4,349	1	98,57	8,1890

Ceci est difficile à expliquer car s'il est concevable que la baisse du niveau du lac, liée à une certaine compétition entre espèces, entraîne la raréfaction de l'une d'entre elles, une disparition complète et relativement rapide ne peut être liée qu'à l'action brutale d'un facteur léthal ou bien à l'hypersensibilité de l'espèce vis-à-vis des variations lentes de certaines caractéristiques du milieu. Aucune donnée ne nous permet malheureusement de pencher pour l'une ou l'autre de ces deux hypothèses étant donné que, lorsque le dépouillement de nos récoltes a été réalisé, la disparition de l'espèce était presque achevée.

Tableau 22  
Nomocénose log-normale tronquée des peuplements  
de Chironomides des herbiers à *Potamogeton* de Bol

Limites supérieures des octaves	Nombre d'espèces	% cumulés	Probits
10,500	1	0,0306	3,1279
9,500	0	0,0306	3,1279
8,500	1	0,0510	3,3648
7,500	1	0,0714	3,5345
6,500	5	0,1735	4,0595
5,500	2	0,2143	4,2084
4,500	4	0,2959	4,4638
3,500	2	0,3367	4,5785
2,500	3	0,3980	4,7415
1,500	2	0,4388	4,8476
0,500	6	0,5612	5,1540
0,500	2	0,6020	5,2585
1,500	3	0,6633	5,4215
2,500	2	0,7041	5,5362
3,500	4	0,7857	5,7916
4,500	2	0,8266	5,9408
5,500	5	0,9286	6,4655
6,500	1	0,9490	6,6352
7,500	1	0,9694	6,8721
8,500	0	0,9694	6,8721
9,500	1	0,9898	7,3189

Ce déséquilibre est beaucoup moins marqué dans le faciès à *Potamogeton*, à la même époque, malgré que *Rheotanytarsus ceratophylli* y représente encore 47 % des effectifs. La diversité maximale théorique du peuplement de ce faciès était de 4,753 bits/espèces (27 espèces récoltées) et la diversité observée de 2,781 bits/espèces, soit près de deux fois supérieure à celle du peuplement des *Ceratophyllum*, avec une équitabilité égale à 49,5 %. En analysant le peuplement de la même façon que pour les *Ceratophyllum*, il apparaît que nous sommes en présence d'une distri-

bution fortement tronquée et que la symétrie ne peut être rétablie qu'en supprimant toutes les octaves, excepté la dernière qui a donc de fortes chances d'être l'octave médiane. En prenant 0,000 comme moyenne provisoire, c'est-à-dire  $-0,500$  et  $+0,500$  comme limites de l'octave médiane, celle-ci comprend six espèces et la distribution observée comprenant dix octaves s'étend jusqu'à 10,500. La distribution complète, obtenue par symétrie couvrirait donc 21 octaves et comprendrait 48 espèces (Tableau 22).

La droite d'ajustement entre les logarithmes (moyenne 0,500, écart type 6,055) et les probits (moyenne 5,1105, écart type 1,252) a pour équation :

$$\frac{x - 0,500}{6,055} = \frac{y - 5,1105}{1,252}$$

La pente de la droite est l'écart type de la distribution log-normale  $= \frac{6,055}{1,252} = 4,836$ . La moyenne définitive est obtenue par la valeur de  $x$  quand  $y = 5$  soit  $m = 0,500 - 0,1105 \times 4,836 = 0,034$ .

Les résultats obtenus pour le peuplement des *Potamogeton* sont très voisins de ceux obtenus pour les *Ceratophyllum* et, dans chaque cas, les distributions théoriques s'étendent sur 21 octaves. Le peuplement des *Potamogeton* est toutefois plus riche en espèces si l'on compare les deux nomocénoses (48 espèces contre 34 pour les *Ceratophyllum*). Notre échantillonnage, bien que présentant le même nombre de relevés, est plus complet pour les *Ceratophyllum*, la distribution des espèces  $y$  couvrant 16 octaves sur 21 au lieu de 11 sur 21 dans les *Potamogeton*.

**En conclusion, le biotope benthique présente d'une manière générale des peuplements chironomidiens distribués de façon contagieuse et pouvant être représentés par un modèle binomial négatif. Le degré d'agrégation des espèces  $y$  est toutefois très variable et peu différer, pour un même taxon, d'un substrat à un autre.**

Dans le milieu beaucoup plus fermé que représente le biotope phytique immergé, la tendance à l'agrégation des espèces est beaucoup plus forte. Les densités larvaires étant par ailleurs souvent élevées, il s'en suit des équilibres plus structurés, la distribution des effectifs suivant en général une loi log-normale.

*III*

*ÉVOLUTION  
DES PEUPLEMENTS*

## 1 – ÉVOLUTION SAISONNIÈRE

### 1 a – Variations saisonnières des peuplements benthiques

Cette évolution a été suivie durant un cycle hydrologique complet, de février 1966 à février 1967, et fait partie des observations recueillies dans une étude plus vaste concernant tout le macro-benthos. Couvrant toute la partie est du lac Tchad, ce travail a consisté en un échantillonnage mensuel de 12 stations réparties en fonction des milieux naturels : 4 stations dans la zone de l'archipel, 1 dans les Ilots bancs, 2 dans les eaux libres, 2 dans la zone marécageuse du sud-est et enfin 3 dans le delta du Chari. Cinq relevés étaient pratiqués à chaque station.

Les résultats ont été schématisés sur la Figure 25 qui regroupe douze diagrammes polaires (un par station) d'évolution des densités larvaires moyennes par mètre carré, durant douze mois. Nous avons gardé la même échelle pour chaque diagramme afin de mieux mettre en évidence les richesses relatives de chaque station.

Tous les diagrammes, sans exception, sont excentriques, la dissymétrie étant orientée vers la période fraîche de l'année. Les densités larvaires sont, en effet, maximales de novembre à mars puis décroissent très rapidement dès le début de la saison chaude pour présenter un minimum centré en juillet-août-septembre, cœur de la saison des pluies. Si sur un graphique unique couvrant un cycle hydrologique, on reporte la courbe des températures des eaux du lac à Bol, celle du niveau du lac à cette même station et enfin l'évolution moyenne des densités larvaires au mètre carré pour l'ensemble de la partie est (égale pour chaque mois à la somme des densités moyennes de chaque station, divisée par 12), il apparaît que niveau de l'eau et densités larvaires sont distribués sur deux courbes exactement parallèles alors que les courbes exprimant la température et les densités larvaires sont opposées (Fig. 26).

Afin de vérifier si cette situation n'était pas seulement passagère dans l'évolution des peuplements du lac, nous avons réalisé quelques sondages en 1970-71 dont les résultats sont regroupés dans le Tableau 23. Trois zones ont été retenues, la zone I située au nord du lac et s'étendant au-dessus du parallèle passant par Malamfatori, la zone II, centrale et limitée au nord par ce même parallèle, et au

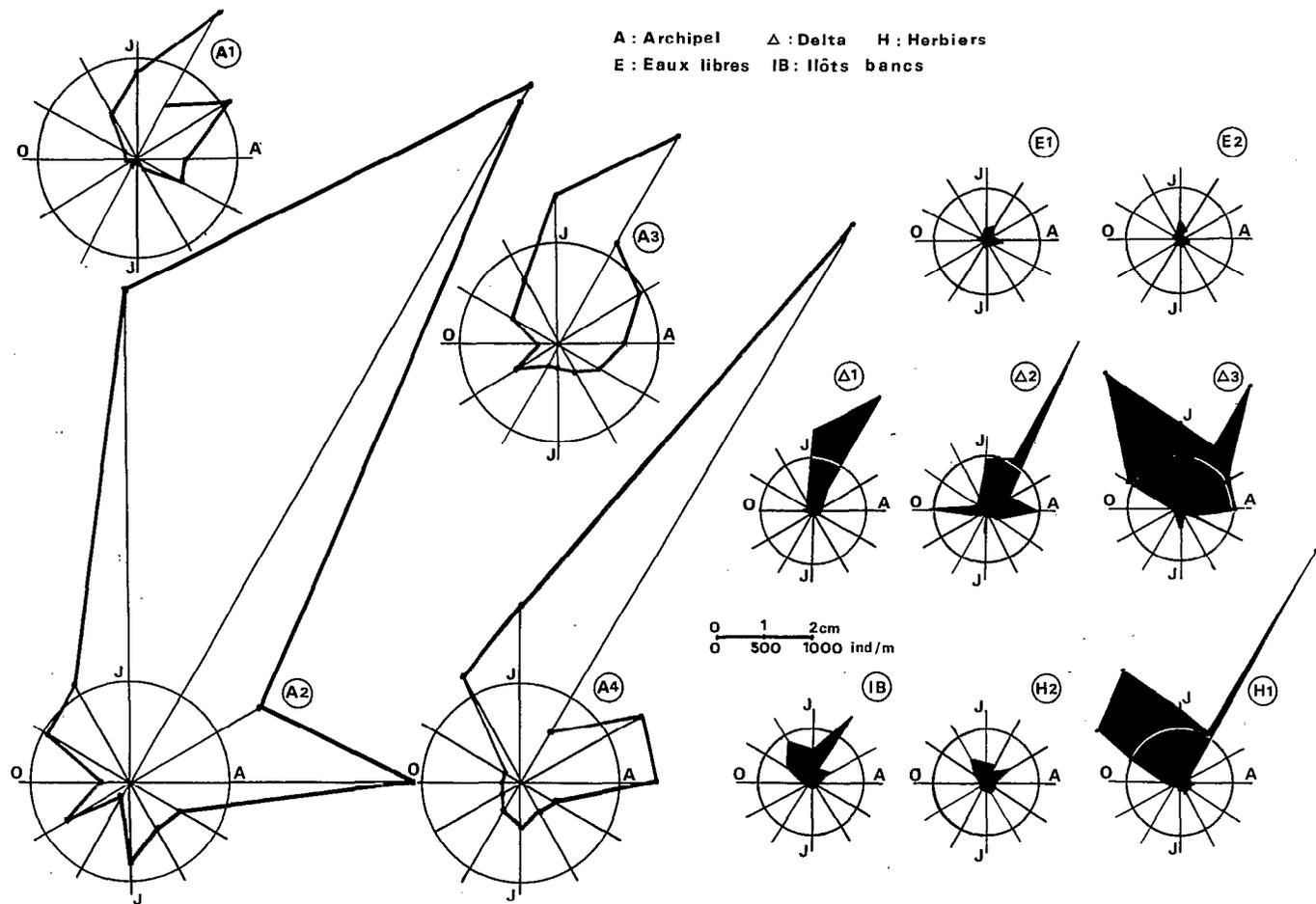


Fig. 25 – Diagrammes de l'évolution annuelle des densités moyennes de larves de Chironomides dans 12 stations de l'est du lac Tchad

sud par une ligne passant par Baga Kawa et la grande barrière ; enfin, la zone III comprenant les parties sud et est du lac. Les sondages ont été faits sous la forme d'un échantillonnage à la benne d'Ekman comprenant, au total, 905 relevés distribués sur 181 stations réparties sur les trois zones. Ils ont, par ailleurs, été réalisés à quatre époques différentes : mars, juillet et novembre 1970, puis mars 1971. Si le schéma observé en 1966 était respecté, nous devions, quatre années plus tard, retrouver une évolution des densités larvaires présentant deux maximums (mars 1970 et 1971), un minimum (juillet 1970) et une situation intermédiaire (novembre 1970).

Tableau 23  
Évolution saisonnière des densités larvaires moyennes  
sur l'ensemble du lac Tchad en 1970 et 1971

	Zone I	Zone II	Zone III
mars 1970	1574,0	482,4	368,6
juillet 1970	97,1	26,6	17,4
novembre 1970	539,7	297,6	119,2
mars 1971	763,2	386,1	47,1

Les résultats obtenus sont très nets et confirment notre hypothèse de départ, la faune chironomidienne présente bien un minimum de densité en saison des pluies. La situation en mars 1971 n'est toutefois pas identique à celle observée un an plus tôt car tout le milieu avait déjà sensiblement changé au début de 1971 et à l'évolution cyclique annuelle, se superposait l'incidence de l'évolution à moyen terme provoquée par la baisse générale du niveau lacustre.

Les densités moyennes des larves benthiques de *Chironomides* évoluent donc selon un cycle saisonnier très marqué, étroitement lié à l'hydrologie du milieu et identique sur l'ensemble du lac Tchad. D'autres études (DEJOUX *et al.*, 1972) ont par ailleurs montré que les *Chironomides* ne sont pas les seuls à être soumis à ce rythme saisonnier de variations, les autres insectes benthiques, d'une part, et les *Oligochètes*, d'autre part, sont dans le même cas. Ce phénomène, bien que de façon moins nette, affecte également les Mollusques, principalement les *Corbicula*.

Cette quasi constance dans l'évolution des groupes d'organismes benthiques rend l'explication du phénomène particulièrement délicate. Il est pratiquement certain que plusieurs facteurs entrent en jeu avec une incidence variable et certains sont probablement spécifiques d'un groupe comme, par exemple, les périodes de reproduction, la durée de vie, la vitesse de développement en fonction de la température du milieu. Il est par contre nécessaire qu'un ou plusieurs de ces facteurs soient indépendants de la spécificité des organismes, et en même temps suffisamment marqués, pour que des animaux aussi éloignés que *Chironomides* et *Corbicula* y soient sensibles.

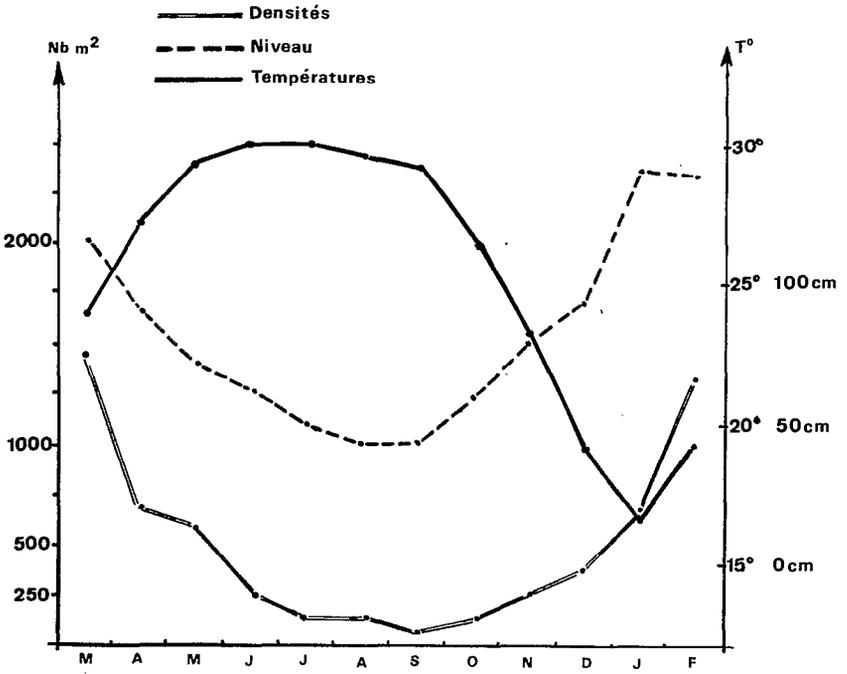


Fig. 26 – Variation annuelle des densités de Chironomides dans l'est du lac. Températures et niveau de l'eau à l'échelle de Bol.

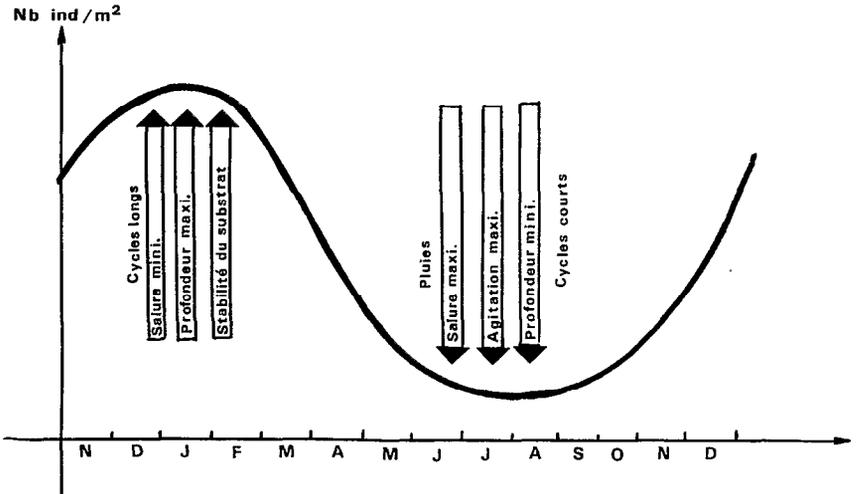


Fig. 27 – Schématisation de l'antagonisme des facteurs favorables et défavorables aux Chironomides benthiques.

L'hypothèse la plus vraisemblable nous paraît être celle de l'effet combiné de la baisse annuelle du niveau du lac avec l'installation des tornades et des vents de mousson durant la saison des pluies. Nous avons vu, en effet, au paragraphe II-3 comment ces vents forts qui soufflent à une période où la profondeur est très faible (le minimum de niveau du lac se situe généralement chaque année vers le 21 juillet), peuvent entretenir une agitation notable du sédiment et, de ce fait, nuire à l'installation et même au maintien des organismes benthiques déjà en place. Cependant, si ces deux facteurs peuvent expliquer le minimum constaté de juin à septembre, ils n'expliquent pas par contre les diminution et augmentation progressives des densités qui se situent respectivement de février à mai et de septembre à décembre car, en fait, le phénomène observé est régulier mais non brutal.

En définitive, nous pensons qu'il existe à chaque instant deux ensembles de facteurs contraires, l'un favorable, l'autre défavorable aux peuplements benthiques. Ces facteurs à composantes multiples varient au cours de l'année de façon diamétralement opposée comme nous avons tenté de le schématiser Figure 27. La résultante provoque nécessairement l'existence de deux périodes extrêmes pour le benthos, l'une optimale en janvier-février, l'autre défavorable en juillet-août. Ces facteurs évoluant de manière régulière dans un sens puis dans l'autre tout au long de l'année, la «réponse» des organismes benthiques varie elle-même de façon régulière et non brutale.

En admettant une telle hypothèse, il devient aisé de comprendre que les insectes, et particulièrement les *Chironomides* avec leur cycle de développement court et leur phase de vie aérienne qui ajoute à leur vulnérabilité, sont plus sensibles que les Mollusques, par exemple, à l'évolution des facteurs que nous venons de voir et y répondent de façon plus marquée.

### 1 b – Variations saisonnières dans un faciès végétal immergé

Nous avons montré l'importance non négligeable des peuplements de *Chironomides* des biotopes végétaux aussi était-il intéressant de rechercher comment évoluaient les densités larvaires tout au long de l'année dans ces milieux.

La macrofaune des herbiers à *Potamogeton* de la région de Sangaria a été suivie durant une année au rythme d'un échantillonnage tous les 15 jours. A chaque fois, dix prélèvements étaient récoltés dans la portion supérieure de l'herbier à l'aide du phyto-isolateur. Nous avons schématisé Figure 28 l'évolution annuelle de l'ensemble des espèces de *Chironomides* récoltées dans ce milieu. Sans entrer dans le détail de cette évolution, il apparaît tout de suite qu'elle se fait de manière différente de celle des espèces benthiques. Trois maximums se distinguent (mai, août et novembre) ainsi que trois minimums (février, juin et septembre).

Le minimum de septembre est le seul point commun avec l'évolution dans le biotope benthique mais comme dans les *Potamogeton* il est précédé d'un

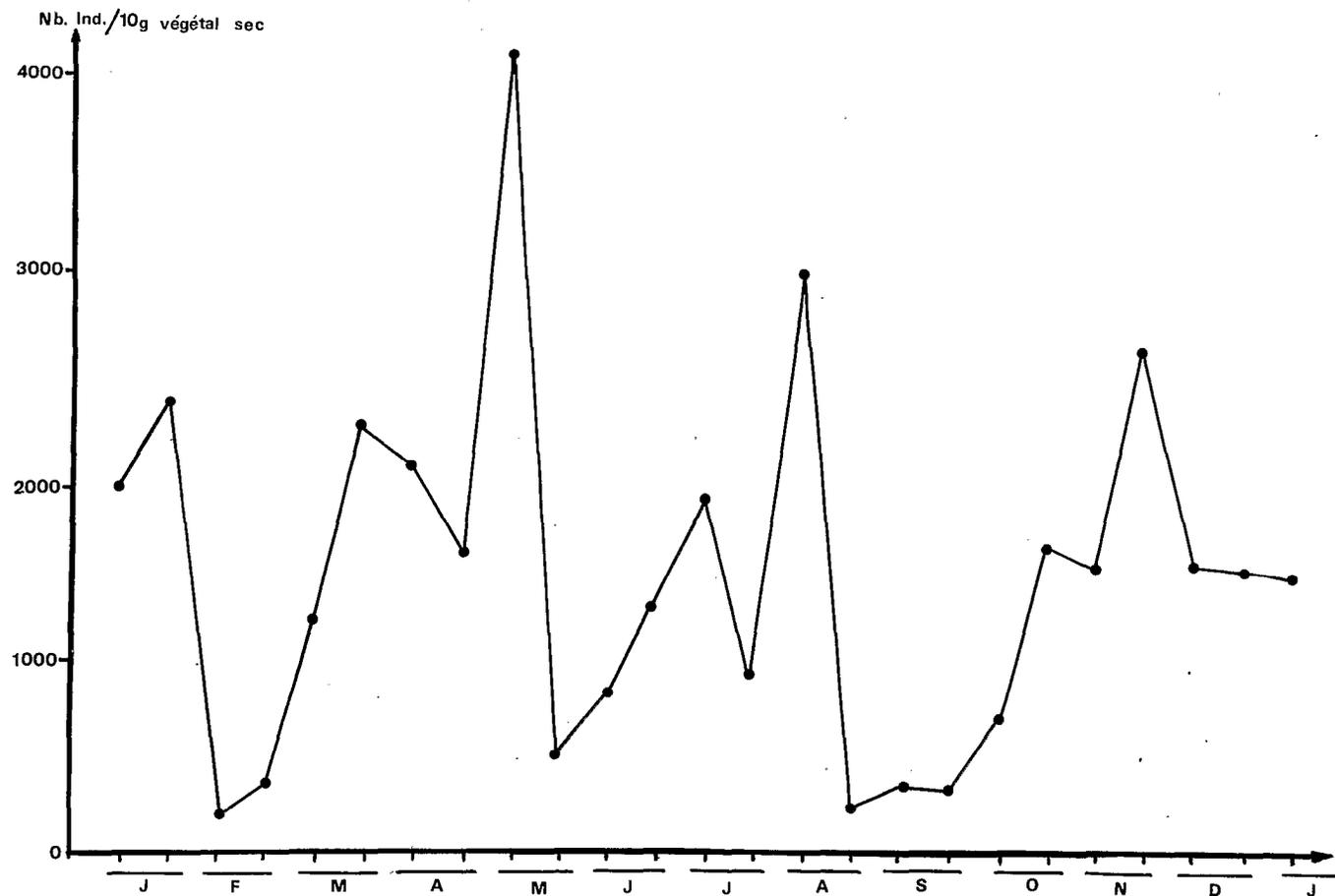


Fig. 28 – Variation annuelle du peuplement chironomien des *Potamogeton* à Sangaria (sud-est du lac Tchad).

maximum en août, alors que la faune benthique est déjà dans sa période de plus grande pauvreté, cette coïncidence semble fortuite. Par ailleurs, au maximum de saison fraîche rencontré dans le benthos, correspond le minimum de février dans le faciès végétal.

Ces observations confirment plusieurs de nos hypothèses. Tout d'abord, le rôle d'abri des herbiers est à nouveau mis en évidence et l'apparition des vents de mousson ne perturbe pas outre mesure les peuplements périphytiques. Si une forte agitation des eaux «lave» les herbiers d'une grande partie de leur périphyton végétal accumulé pendant la période d'inversion des vents, le zooperiphyton n'est, par contre, pas directement affecté. En corollaire, ceci confirme notre hypothèse de l'action néfaste des vents remaniant les sédiments comme étant l'une des principales causes de la pauvreté du benthos en saison des pluies, pauvreté qui est bien, tout au moins pour les Chironomides, indépendante de la spécificité des organismes puisque herbiers immergés et benthos présentent des espèces communes qui évoluent différemment.

Si nous reprenons la courbe de la Figure 28, le premier relèvement de densité qui s'amorce fin février et atteint son maximum début mai correspond à la première végétation des *Potamogeton* qui, de petites touffes éparses et sous-aquatiques, atteignent rapidement la surface, s'étalent, fleurissent et fructifient. Aussitôt après, c'est-à-dire fin mai, l'herbier pérécite très rapidement, les feuilles se décomposent en place et les Chironomides en subissent les conséquences, les densités chutant brutalement. De juin à août, une seconde végétation des *Potamogeton* s'accompagne d'une deuxième «remontée» des densités larvaires et seul un léger décrochement fin juillet traduit l'effet du minimum de niveau du lac. Fin août, l'herbier pérécite à nouveau et tout aussi brutalement les densités de Chironomides redeviennent très basses.

Le refroidissement des eaux limitant la repousse rapide de l'herbier, celui-ci va alors reprendre plus lentement son expansion, demeurant sous-aquatique pendant plusieurs mois en raison de la remontée des eaux, puis il cessera vraisemblablement de croître en décembre avant de dégénérer une troisième fois. La repousse reprendra rapidement en janvier mais le peuplement larvaire subit début février, donc avec un certain retard cette fois, le contre-coup de ce troisième dépérissement.

Les variations de densité constatées dans les *Potamogeton* sont donc en fait très dépendantes du cycle évolutif du végétal, ce qui, une fois de plus, montre l'importance du support pour les organismes sessiles ou parasessiles, c'est-à-dire ceux qui, malgré leurs possibilités de déplacement, sont étroitement liés à leur support par leur éthologie.

Ces quelques observations montrent une nouvelle fois le rôle important joué par les biotopes végétaux vis-à-vis des peuplements chironomidiens. Ces milieux sont à la fois abri et source de nourriture et jouent, pourrions-nous dire, un rôle tampon dans le milieu aquatique, modérant les actions trop brutales de certains facteurs écologiques (écarts thermiques, oxygénation, agitation...). Bien que perméables aux échanges avec les biotopes benthiques ou pélagiques qui les bordent, ils constituent à eux seuls une unité écologique particulière et bien individualisée à tel point que l'on peut parler d'une biocoenose phytique du lac Tchad.

## 2 – ÉVOLUTION PLURI-ANNUELLE DES PEUPEMENTS CHIRONOMIDIENS

### 2 a – Évolution à court terme

Les analyses de la faune benthique réalisées à trois époques de l'année 1970 nous ont permis, en plus de la confirmation de l'existence d'un cycle annuel d'évolution numérique des peuplements, de réaliser une zonation écologique du lac Tchad basée sur la répartition des espèces, soit dominantes, soit caractéristiques. C'est ainsi que nous avons distingué les grandes zones suivantes :

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* ;
6. zone à *Cricotopus scottae*.

#### ■ Zone 1

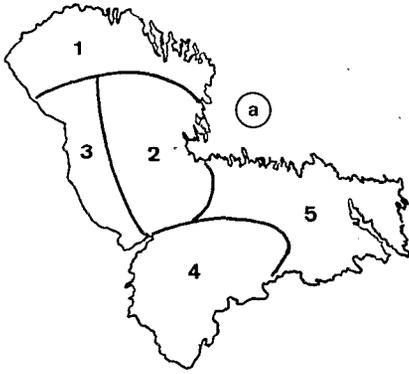
Très nette et couvrant une grande superficie en mars 1970, cette zone s'étend approximativement sur toute la région du lac située au nord de la latitude 13°45 N (Fig. 29 a). Deux Chironomides Tanytarsini y représentent 82 % des peuplements alors qu'ils sont pratiquement absents du reste du lac à cette époque.

En juillet, les effectifs deviennent très faibles, *Cladotanytarsus lewisi* n'a pas été récolté une seule fois et *Tanytarsus nigrocinctus* représente 16,7 % du peuplement en Chironomides. Le reste du peuplement se distribue entre cinq espèces dont *Polypedilum fuscipenne* et *Clinotanypus claripennis* sont les plus abondantes. Cette zone est donc réduite à une portion de l'archipel nord du lac (Fig. 29 b) et il est quasiment impossible de la délimiter autrement que par la présence de *T. nigrocinctus*, absent ou rare dans les autres régions du lac à cette époque.

En novembre, au contraire, tout en restant de faible superficie, la zone 1 s'individualise à nouveau beaucoup mieux, bien que sa localisation se soit légèrement décalée vers l'ouest (Fig. 29 c). *T. nigrocinctus* et *C. lewisi* représentent 50 % des peuplements, le reste étant constitué par les effectifs d'une dizaine d'autres espèces.

#### ■ Zone 2

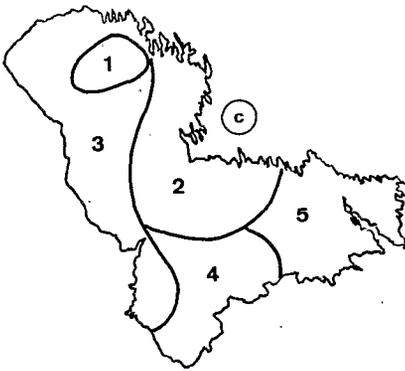
Elle possède en mars des limites ouest assez floues et on peut la définir à cette époque comme couvrant une partie des eaux libres du nord, de l'archipel nord-est et de la grande barrière (Fig. 29 a). La dominance de *Polypedilum fuscipenne* y est alors très nette, cette espèce représentant plus de 60 % du peuplement. *Cryptochironomus stilifer*, espèce accompagnatrice, en représente 13,7 %. En juillet, l'étendue de la zone s'est réduite à l'archipel nord-est du lac et à la bordure d'eaux libres jouxtant l'archipel à ce niveau. *P. fuscipenne* ne



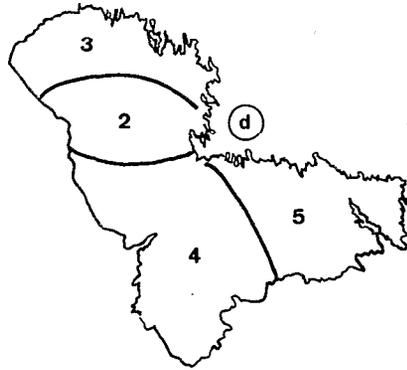
MARS 1970



JUILLET 1970



NOVEMBRE 1970



MARS 1971

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*

Fig. 29 – Zonation du lac Tchad basée sur la répartition des Chironomides.

représente plus que 22,8% du peuplement chironomidien alors que *Clinotanypus claripennis*, tout en ayant des effectifs peu élevés, représente en valeur relative 47,6%. *C. stilifer* a disparu de la zone.

En novembre, elle s'étendra à nouveau vers le sud débordant la grande barrière vers l'est ainsi que vers le nord et le sud (Fig. 29 c). La dominance de *P. fuscipenne* et *C. stilifer* réapparaît nettement avec respectivement 66,6% et 27% du peuplement.

### ■ Zone 3

Cette zone occupait au début de 1970 la bande côtière située entre Baga Kawa et Malamfatori, s'étendant vers l'est sur une distance de 25 à 30 km. Au cours de l'année, sa largeur s'est accrue et elle s'est également étendue vers le nord et le sud (Fig. 29 a, b, c). Caractérisée par l'abondance de *Clinotanypus claripennis* cette région du lac présente aussi, tout comme la zone 2, une densité notable de *C. stilifer*.

### ■ Zone 4

Fluctuant peu en position et superficie, c'est la zone la plus pauvre du lac. *Cryptochironomus diceras* et *Ablasbesmyia* sp. s'y rencontrent toute l'année de façon caractéristique mais les valeurs maximales de leurs effectifs dépassent rarement 100 individus par mètre carré.

### ■ Zone 5

Elle englobe les archipels, les îlots bancs et les eaux libres de la partie du lac. Ne comportant pratiquement pas d'espèce dominante, la présence régulière de *Chironomus formosipennis* et de trois espèces de *Nilodorum* y est toutefois caractéristique.

### ■ Zone 6

N'appartenant pas au domaine benthique proprement dit, c'est une zone à la fois très diffuse par son morcellement sur l'ensemble du lac et aussi très homogène par la composition de son peuplement. Elle est formée, en effet, par l'ensemble des herbiers immergés qui, s'ils étaient regroupés, représenteraient une très grande superficie. Deux espèces la caractérisent : *Cricotopus scottae* et *Dicrotendipes fusconotatus*, la première étant largement dominante. Les fluctuations de superficie de cette zone sont liées au cycle végétatif des hydrophytes dont certains ont un développement continu (*Ceratophyllum*, *Najas*) et d'autres, au contraire, présentent des périodes de développement succédant à des périodes de dépérissement (*Potamogeton*, *Vallisneria*).

Si nous considérons l'évolution observée en 1970 comme étant caractéristique des changements saisonniers affectant tous les ans les peuplements chironomidiens, nous devions, a priori, retrouver en mars 1971 une situation analogue à celle observée en mars 1970. En fait, un remaniement important s'est produit et la situation observée est la suivante (Fig. 29 d).

- La zone 1 n'existe plus et seuls quelques *T. nigrocinctus* se retrouvent dans le nord, de façon erratique ;
- La zone 2 s'est étendue vers l'ouest et atteint la côte du Nigéria. Son amplitude latitudinale a, par contre, bien diminué ;
- La zone 3 s'est déplacée vers le nord et occupe l'ancienne zone 1 de mars 1970 ;
- La zone 4 s'est étendue vers le nord également et un Tanypodinae du genre *Procladius* remplace *Ablabesmyia* sp. comme espèce caractéristique ;
- La zone 5 garde toujours son aspect hétérogène, cependant on note l'apparition de *P. fuscipenne* autrefois pratiquement absent de cette partie du lac ;
- La zone 6 seule demeure pratiquement inchangée, *C. scottae* étant toujours l'espèce caractéristique et dominante des herbiers.

Il semble donc qu'il y ait eu, à un an d'intervalle, une sorte de translation des peuplements au cours des saisons sans qu'il y ait retour à une situation initiale. Cette translation s'est effectuée curieusement dans le sens du déplacement des grandes masses d'eaux, sans qu'il nous soit cependant possible de dire si ces deux phénomènes sont liés ou non.

Bien que nous soupçonnions la baisse du niveau du lac d'être responsable des changements survenus, il est bien difficile sur une aussi courte période de déterminer si ce facteur seul est en cause. Cette étude à court terme met toutefois en évidence la grande plasticité des peuplements de Chironomidae qui, au gré de l'évolution des facteurs écologiques du milieu, sont susceptibles de modifier leur structure dans un temps très bref. Il est pratiquement certain que la rapidité des cycles de développement des espèces (cf. chapitre suivant) est déterminante et ce n'est pas par hasard que les espèces dominantes sont toutes des espèces ubiquistes ayant de grandes facultés d'adaptation.

La possibilité d'un changement dans les peuplements après une durée de seulement un an étant ainsi mise en évidence, nous avons tenté de montrer quelle était la répercussion sur ces mêmes peuplements de la baisse du niveau du lac durant les neuf dernières années. Pour cela, nous avons repris l'analyse de toutes nos récoltes de Chironomides adultes réalisées sur le lac Tchad entre 1965 et 1973 et nous avons confirmé nos hypothèses par quelques sondages, en étudiant un petit nombre de captures réalisées en avril et juin 1974.

## 2 b – Évolution à moyen terme

Si, en 1965, l'examen de la courbe reproduite sur la Figure 2 au début de ce travail laissait supposer que le niveau du lac, après avoir atteint un maximum en 1963, allait baisser pendant quelques années, rien ne nous autorisait à penser que cette baisse se poursuivrait jusqu'en 1974 à un rythme accéléré, pas plus qu'à l'heure actuelle il n'est possible de dire si le point le plus bas est désormais atteint. La poursuite de la baisse devint, à partir de 1971, d'autant plus impro-

nable que les observations hydrologiques des cinquante dernières années, qui prennent facilement valeur de loi sur un plan local, laissent supposer à cette date l'apparition de la crue décennale exceptionnellement forte du Chari !

Dans un tel contexte «optimiste», l'établissement d'un programme de récolte spécialement conçu pour mettre en évidence les effets de l'assèchement progressif du lac Tchad ne se justifiait pas et ceci explique que nous soyons maintenant obligé de mettre ces effets en évidence avec des données parfois disparates, récoltées à l'occasion d'autres travaux.

Nous nous sommes basé sur les récoltes d'adultes faites au piège lumineux pour analyser les variations des peuplements dans trois régions du lac. La première est la région de Bol qui présente des peuplements caractéristiques de l'archipel sud-est où les facteurs écologiques ont varié lentement mais régulièrement au fur et à mesure de la baisse des eaux. A l'opposé, la région du delta du Chari, soumise aux apports directs du fleuve est restée plus semblable à elle-même au cours des années, mise à part l'exondation de quelques grandes zones sableuses en 1973-74. La troisième région enfin est représentée par la partie du lac située au nord d'une ligne Malamfatori-Liva. Stable et homogène jusqu'en 1972, cette zone est le siège d'une évolution physico-chimique rapide depuis qu'elle n'est plus alimentée par les eaux de la cuvette sud.

### *Situation dans la région de Bol*

L'existence d'un petit laboratoire de terrain ainsi que l'accès relativement facile de cette station sont certainement deux des raisons pour lesquelles cette région du lac a été et demeure particulièrement étudiée. Dès 1965, nous y avons réalisé des récoltes intensives au piège lumineux. Près de 70 000 individus y ont alors été récoltés, se répartissant en 58 espèces parmi lesquelles deux dominaient très nettement : *Polypedilum deletum* et *Polypedilum abyssiniae*, formant respectivement 34 et 42,1 % du peuplement. Peut-être étions-nous en présence d'une dominance passagère ou de la fin d'une période d'abondance de ces deux espèces, toujours est-il qu'en 1966 ils ne représentent plus que 0,1 et 0,5 % des captures puis disparaissent totalement par la suite. En 1973, ils étaient toujours absents des captures et les plus récentes récoltes faites en avril 1974 n'en comportaient aucun. Un résumé de ces données est présenté dans le Tableau 24.

Tout au long des années, les dominances ont évolué de façon très sensible et il est remarquable que la même espèce domine rarement deux années de suite (sauf *C. stilifer* en 1971 - 1972). Certaines espèces, abondantes une année, disparaissent parfois complètement les années suivantes (*P. deletum*, *P. abyssiniae*). Les récoltes que nous avons faites n'étant pas quantitativement directement comparables, nous avons estimé pour chaque année la diversité spécifique du peuplement en nous basant sur les pourcentages des espèces et en utilisant la formule de SHANNON. Pour comparer l'évolution de cet indice, nous avons ensuite calculé l'équitabilité qui est, comme nous l'avons déjà vu, égale au rapport de l'indice de diversité spécifique au logarithme de base 2 du nombre

d'espèces récoltées, c'est-à-dire à la diversité spécifique maximale. Nous voyons que l'équitabilité qui oscille entre 40 et 70 % de 1965 à 1971 tombe brutalement à 23 % en 1972 et demeure à ce niveau en 1974.

Ceci laisse à penser qu'à partir de 1972, les effets de la baisse se sont fait sentir d'une manière très sensible, notamment en ce qui concerne le nombre des espèces présentes dans la région de Bol qui a subi une forte réduction.

Tableau 24  
Évolution des peuplements chironomidiens de la région de Bol de 1965 à 1974

Espèces récoltées	1965	1966	1971	1972	1974
<i>Polypedilum deletum</i>	34 %	0,1 %	0 %	0 %	0 %
<i>Polypedilum abyssiniae</i>	42,1 %	0,5 %	0 %	0 %	0 %
<i>Procladius brevipetiolatus</i>	0 %	62,4 %	1,6 %	0 %	0,05 %
<i>Polypedilum longicrus</i>	3,4 %	6,8 %	15,5 %	0 %	0 %
<i>Ablasbesmyia dussoleili</i>	0,1 %	0,2 %	36,1 %	0 %	0,05 %
<i>Cryptochironomus stilifer</i>	0 %	0 %	34,9 %	88,1 %	0 %
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>	0,3 %	0 %	0 %	0 %	14,3 %
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	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 %

Par ailleurs, il est remarquable que des espèces abondantes dans le nord du lac, et que nous pouvions jusqu'en 1971 considérer comme caractéristiques de cette région, se retrouvent brutalement dominantes à Bol (*C. stilifer* en 1972, *T. nigrocinctus* en 1974).

### *Situation dans la région du delta du Chari*

Si l'on en juge par les équitabilités, les peuplements de la zone du delta du Chari ont été, d'une manière générale, peu affectés par la baisse du niveau lacustre. La chute brutale constatée en 1972 correspond très certainement à l'exondation de grandes zones sableuses survenue à cette époque, phénomène qui s'est accompagné d'une abondance de *C. melutensis*, aussi marquée qu'éphémère. En 1974, un nouvel équilibre semble à nouveau s'être établi et l'équitabilité est revenue à un niveau voisin de celui de 1971 (Tableau 25).

**Tableau 25**  
Évolution des espèces dominantes des peuplements chironomidiens  
du delta du Chari de 1965 à 1974

Espèces récoltées	1965	1966	1968	1971	1972	1973	1974
<i>Polypedilum abyssiniae</i>	12,6 %	1,2 %	0 %	0 %	0 %	17,3 %	1,3 %
<i>Ablabesmyia pictipes</i>	18,0 %	6,6 %	0 %	0 %	0 %	0,5 %	0 %
<i>Polypedilum griseoguttatum</i>	23,3 %	2,7 %	23,3 %	0 %	0 %	2,4 %	8,6 %
<i>Cryptochironomus dewulfianus</i>	0,3 %	28,5 %	0 %	0 %	1,2 %	0,4 %	2,1 %
<i>Polypedilum longicrus</i>	3,4 %	52,6 %	0 %	40,2 %	0,7 %	9,6 %	22,6 %
<i>Procladius maculosus</i>	0 %	0 %	19,5 %	0 %	0 %	0 %	0 %
<i>Clinotanytus claripennis</i>	1,5 %	0,6 %	19,5 %	0 %	0 %	0 %	0 %
<i>Ablabesmyia dusoleili</i>	1,2 %	1,3 %	15,6 %	2,4 %	0,3 %	3,2 %	0,4 %
<i>Cryptochironomus melutensis</i>	0 %	0 %	0 %	0 %	73,1 %	0 %	0 %
<i>Cryptochironomus nudiforceps</i>	0,1 %	0 %	0 %	8,5 %	0,4 %	22,1 %	0,05 %
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>	0,4 %	0 %	0 %	0 %	9,2 %	29,6 %	25,0 %
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	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 %

Il est pratiquement certain que l'influence du Chari joue un rôle «tampon» dans l'évolution des peuplements du delta qui sont formés d'un mélange d'espèces provenant du lac et du fleuve. Ce dernier milieu présente cependant des biotopes plus stables et des espèces comme *P. longicrus* et *P. griseoguttatum* s'y développent en permanence. Ceci explique que de telles espèces puissent être trouvées en abondance, plusieurs années de suite dans nos récoltes, même si elles ont disparu du lac.

A l'opposé, la brutale apparition d'une espèce dominante puis sa disparition les années suivantes (*Procladius maculosus*, *Cryptochironomus melutensis*...) caractérise sa provenance du milieu lacustre. Nous retrouvons là le phénomène déjà observé à Bol qui traduit l'instabilité des peuplements de cette région.

L'examen du Tableau 25 permet enfin de mettre en évidence la soudaine dominance de *Tanytarsus nigrocinctus* en 1974, dominance que nous retrouvons également dans la région de Bol et dans le nord du lac à la même époque. Cette espèce était autrefois limitée à la partie nord du lac et ne se rencontrait que très sporadiquement ailleurs. A un moindre titre puisque ne représentant en 1974 que 4 % du peuplement du delta, *Polypedilum fuscipenne* présente le même phénomène.

Nous avons vu (cf. III 2 a) que cette espèce qui était en 1970 caractéristique du nord-est de la grande barrière, avait tendance à s'étendre dans l'archipel de la cuvette sud. On la retrouve en nombre notable à Bol en 1971 (7 % du peuplement) puis elle disparaît de cette station pour réapparaître en 1974 au delta, région où nous ne l'avions jamais récoltée.

Nous pouvons faire des remarques analogues pour *Cryptochironomus stilifer*, hormis que cette espèce est encore absente de la région du delta. Il semble donc que se dessine au fur et à mesure de la baisse des eaux du lac, c'est-à-dire d'une évolution uni-directionnelle de certains facteurs écologiques (augmentation de la salure globale par exemple), une extension de l'aire de répartition des espèces autrefois caractéristiques de la zone nord du lac. Autant que nos données nous permettent de suivre avec précision les modalités de cette extension, elle semble s'effectuer en sens inverse du gradient de salinité.

### *Situation dans la région nord du lac Tchad*

Nous avons déjà mis en évidence la stabilité relative de cette zone principalement en raison de sa plus grande profondeur, par rapport au reste du lac. Ceci se traduit au niveau des peuplements chironomidiens par une certaine persistance des espèces dominantes tout au long des années (cf. Tableau 26) et pour les principales espèces, l'apparition ou la disparition de leur dominance se fait rarement brutalement d'une année sur l'autre, comme c'est le cas dans la région de Bol. C'est à partir de 1973 que la zone nord s'est isolée du reste de la cuvette lacustre et jusqu'à cette date l'équitabilité est demeurée relativement élevée.

Les données récentes que nous venons d'obtenir en 1974 laissent présager un changement profond dans les peuplements qui n'est, tout au moins jusqu'à maintenant, pas entièrement celui auquel nous nous attendions. Les récoltes de juin 1974 comportaient en effet 20 214 individus appartenant à 6 espèces, ce qui représente un indice de diversité spécifique très faible et surtout, étant donné la répartition des effectifs, une équitabilité de seulement 38 %.

Une telle évolution était à prévoir car le niveau baisse actuellement très vite dans cette cuvette nord non alimentée et les eaux se concentrent de plus en plus en sels, tendant à donner au milieu un caractère extrême. Ceci doit, et c'est ce que nous constatons, se traduire par une diminution du nombre d'espèces liée à la présence d'un grand nombre d'individus.

Le fait surprenant réside dans la dominance soudaine de *Chironomus imicola*, espèce que nous considérons jusqu'alors comme rare dans le lac Tchad. Deux espèces halophyles, que nous pensions trouver dans les récoltes : *Chironomus calipterus* et *Cryptochironomus deribae*, sont par contre totalement absentes. Il est toutefois possible que l'assèchement de cette partie du lac ne soit pas encore suffisamment avancé pour que des conditions écologiques optimales se rencontrent pour ces deux espèces. *C. imicola* serait peut-être une espèce transitoire mais le recul est encore trop faible pour en être certain.

Un dernier fait remarquable enfin qui apparaît dans le Tableau 26 est la disparition complète en 1974 de *Polypedilum fuscipenne* que nous retrouvons par contre dans la région du delta. Il est fort probable que cette espèce supporte très mal les conductivités élevées (500 à 2 000  $\mu\text{mhos}$ ) qui sont actuellement celles de cette partie du lac.

**Tableau 26**  
Évolution des peuplements chironomidiens de la région nord du lac Tchad, de 1967 à 1974

Espèces dominantes récoltées	1967	1968	1970	1971	1972	1973	1974
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	50,7 %	12,1 %	27,0 %	9,3 %	9,3 %	36,1 %	0,004 %
<i>Cryptochironomus dicerus</i>	31,7 %	2,0 %	71,2 %	1,8 %	13,3 %	2,* %	0 %
<i>Cryptochironomus stilifer</i>	0 %	15,1 %	0 %	20,2 %	4,0 %	36,1 %	56,4 %
<i>Ablabesmyia dusoleili</i>	0 %	20,4 %	0 %	1,0 %	0 %	0,6 %	0 %
<i>Tanytarsus bifurcus</i>	0 %	13,7 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
<i>Tanytarsus balteatus</i>	1 %	9,9 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %
<i>Cladotanytarsus lewisi</i>	0,5 %	0 %	0 %	19,2 %	15,5 %	0,7 %	0 %
<i>Polypedilum longicrus</i>	0 %	0 %	0 %	18,9 %	0 %	0 %	0 %
<i>Procladius brevipetiolatus</i>	3,2 %	2,5 %	0 %	15,1 %	0,2 %	3,2 %	0 %
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>	0,2 %	0 %	0 %	0,9 %	26,2 %	0,3 %	0,001 %
<i>Cryptochironomus dewulfianus</i>	0,2 %	3,3 %	0 %	1,6 %	9,2 %	0,1 %	0 %
<i>Polypedilum laterale</i>	0 %	0 %	0 %	0 %	1,9 %	10,6 %	0 %
<i>Chironomus imicola</i>	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %	43,1 %
<i>Polypedilum fuscipenne</i>	1,5 %	3,3 %	0,5 %	0 %	4,0 %	1,4 %	0 %
Effectifs récoltés dans l'année	4443	3273	1523	25252	12769	328316	20214
Nombre d'espèces récoltées	21	27	7	35	24	29	6
Indice de diversité spécifique	1,791	3,469	0,962	3,169	2,873	2,443	0,990
Equitabilité	0,407	0,729	0,342	0,617	0,626	0,503	0,383

En conclusion, nous voyons que les peuplements chironomidiens du lac Tchad peuvent évoluer extrêmement vite dans une même région en suivant les variations des conditions générales de milieu, elles-mêmes très fluctuantes au cours d'un cycle annuel. Il est difficile de parler de migration des espèces, ce qui impliquerait un caractère intentionnel à l'évolution constatée. Nous pensons plutôt que les déplacements des zones de dominance des principales espèces sont le résultat de multiples tentatives d'implantation larvaire favorisées comme nous le verrons plus loin par de courtes durées de cycles de développement.

Il y aurait translation des zones de densités maximales par colonisation du milieu de proche en proche. La présence momentanée de conditions de milieu optimales serait alors associée à un développement rapide des espèces les mieux adaptées et le peuplement ainsi établi demeurerait stable dans la mesure où les conditions écologiques seraient constantes.

Devant une telle situation, on peut se demander la signification d'une étude portant sur un seul cycle annuel et il est certain qu'en dehors de la mise en évidence du caractère d'instabilité des peuplements, un cycle portant sur une phase d'assèchement du lac, ou de remise en eau, est mieux adapté à l'analyse de la réponse des espèces au changement des conditions écologiques.

*IV*

***IMPORTANCE***

***DES CHIRONOMIDES DANS***

***L'ÉCOSYSTÈME DU LAC TCHAD***

Dans tout écosystème aquatique, qu'il soit fermé (étang) ou largement ouvert (zone d'inondation d'un fleuve...), les interrelations entre espèces ou entre groupes d'organismes ne sont pas anarchiques et nous venons de voir, par exemple, comment la répartition de quelques grands facteurs écologiques déterminait la présence ou l'absence de certaines espèces ou bien leur distribution spatiale dans le milieu.

Il est, par ailleurs, bien connu que dans les milieux aquatiques, aussi bien que dans les milieux terrestres, les organismes vivants sont étroitement dépendants les uns des autres pour leur nourriture. Chacun représente un maillon d'une chaîne alimentaire plus ou moins longue partant d'organismes autotrophes capables d'utiliser l'apport initial d'énergie et aboutissant aux organismes hétérotrophes supérieurs qui sont les consommateurs secondaires ou même tertiaires. Cet agencement complexe de groupes d'organismes forme ce que l'on a coutume d'appeler la pyramide trophique d'un écosystème aquatique. Chaque espèce y trouve théoriquement sa place et participe ainsi par le jeu de ses relations alimentaires amont et aval à ce que nous pourrions appeler «l'économie du milieu aquatique». Tous les organismes n'ont cependant pas la même importance, certains représentant en quelque sorte des impasses trophiques en tant que consommateurs eux-mêmes inexploités ou peu exploités.

Dans ce transfert d'énergie conduisant aux ressources naturelles directement exploitables par l'homme, il était intéressant de situer la place des Chironomides et d'essayer de déterminer s'ils jouent un rôle important ou secondaire. Nous abordons ainsi la notion de production d'un groupe animal et un certain nombre de paramètres sont alors nécessaires à connaître. Il faut, par exemple, être en mesure d'estimer la vitesse de croissance des espèces, leur rythme de reproduction, la mortalité naturelle et la mortalité par prédation, les liaisons trophiques amont et aval. Ce sont autant de paramètres difficiles à déterminer dans le milieu naturel et, bien souvent, il devra être fait appel à l'expérimentation, soit au laboratoire, soit dans des conditions semi-naturelles.

## 1 — DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET VITESSE DE CROISSANCE

Environ 80 % des espèces récoltées dans le lac Tchad sont de très petite taille, la larve au dernier stade ne mesurant guère plus de 5 mm de longueur. Seuls, les genres *Nilodorum* et *Chironomus* renferment des espèces atteignant ou dépassant un centimètre au dernier stade. Afin de déterminer la vitesse de croissance et la forme de la courbe la traduisant, nous avons choisi *Chironomus pulcher* comme matériel d'étude. Cette espèce de grande taille a en plus l'avantage d'être très abondante durant la saison des pluies et c'est une espèce ubiquiste qui se rencontre dans presque toute l'Afrique au sud du Sahara.

Nous n'insisterons pas sur la morphologie des stades préimaginaux que nous avons décrits en détail par ailleurs (DEJOUX, 1968 d). Bien que nous n'ayons pas observé d'accouplements, cette espèce se reproduit aisément en aquarium et nous avons pu ainsi réaliser des élevages en laboratoire durant plusieurs mois.

Afin de déterminer la vitesse de croissance, nous sommes partis, soit de pontes récoltées sur les parois des aquariums d'élevage, soit de pontes provoquées. Cette dernière méthode, quand elle est possible, donne d'ailleurs les meilleurs résultats car elle permet de noter exactement le moment de la ponte et d'avoir un temps origine précis. La technique est extrêmement simple et consiste à prélever, le soir de préférence, des femelles provenant des élevages ou simplement choisies parmi celles attirées naturellement par toute source lumineuse. En limitant au minimum les manipulations, ces femelles vivantes sont placées dans des flacons de 250 ml contenant environ 100 ml d'eau provenant d'un milieu naturel. Chaque flacon est fermé par un grillage, une seule femelle est emprisonnée par flacon. Dans les cas de succès (30 à 40 % en général), la ponte se produit dans l'heure suivant l'emprisonnement, de telle sorte qu'on peut l'observer sans longues attentes. La plupart du temps, la femelle se pose ou tombe à la surface de l'eau et, après quelques séries de contractions abdominales, libère une ponte « sèche » entourée d'un mucus qui gonfle presque immédiatement au contact de l'eau.

Nous avons appliqué cette méthode à de nombreuses espèces avec un fort pourcentage de réussite, les échecs se situant le plus souvent en cours d'incubation. La forme des pontes et l'agencement des œufs à l'intérieur de la gangue de mucus sont caractéristiques de groupes d'espèces ou de genres. C'est ainsi que la ponte de *C. pulcher* est caractéristique du genre *Chironomus*, en forme de haricot allongé et cylindrique, retenue à un support flottant par un petit filament muqueux. Les œufs sont disposés à l'intérieur de la ponte en chapelet torsadé (Fig. 30, 1).

Après avoir noté l'heure d'émission des œufs, les pontes sont transférées dans de petites coupelles contenant la même eau que les flacons et ainsi mises en observation jusqu'à éclosion. A 29°C, l'incubation de *C. pulcher* dure en moyenne 40 heures avec une variation en plus ou en moins d'environ 2 heures. Ce temps est celui qui s'écoule entre l'émission des œufs et la première naissance

observée dans la ponte. En Europe où la température des eaux est souvent plus basse, cette durée peut varier selon les espèces entre 2,5 et 5 jours. Par ailleurs, tous les œufs d'une même ponte ne présentent pas la même durée d'incubation et plusieurs heures s'écoulent entre le début et la fin des éclosions (des durées extrêmes de 3 et 5 heures ont été observées). Un certain nombre d'œufs n'arrive par ailleurs jamais à éclosion (1 % environ). Le nombre d'œufs pondus peut varier d'une femelle à l'autre, il est de l'ordre de 300 à 400 par ponte et nous n'avons jamais observé de femelles émettant leurs œufs en plusieurs fois comme c'est fréquemment le cas chez le genre *Tanytarsus* qui présente une ponte rubannée.

La larvule est réellement active à l'intérieur de l'œuf environ 1/2 heure avant l'éclosion. Les mouvements s'accroissent jusqu'à ce que l'enveloppe ovigère s'ouvre longitudinalement. La larvule sort de l'œuf l'abdomen le premier, mais reste encore prisonnière à l'intérieur de la ponte. Les jeunes larves à peine écloses sont incolores, très actives et «broutent» littéralement le mucilage de l'intérieur de la ponte par un constant mouvement des mandibules jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'une enveloppe vide qu'elles finissent par percer. Libres, elles nagent alors par ondulations de tout le corps, restant souvent plusieurs minutes au sein de l'eau avant de se laisser tomber sur le fond.

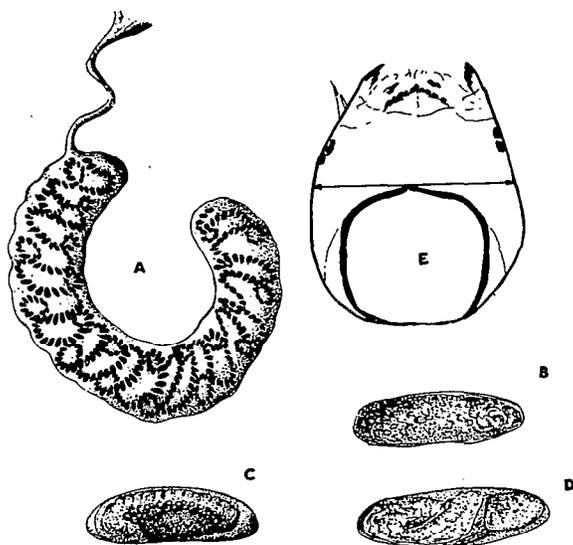


Fig. 30.1 — A, vue d'ensemble de la ponte ; B, œuf après 10 heures d'incubation ; C, œuf après 24 heures d'incubation ; D, œuf 2 heures avant l'éclosion ; E, niveau de mesure de la largeur de la capsule céphalique.

Dans les dernières heures de la vie embryonnaire, avant l'éclosion, la taille des larves est d'environ 0,35 mm, la capsule céphalique est large de 0,09 mm, largeur relativement importante par rapport au reste du corps ; les branchies

anales et ventrales ne sont pas perceptibles ; les pseudopodes sont invaginés. Aussitôt après l'éclosion, il se produit un léger durcissement des téguments au niveau de la tête, s'accompagnant d'une réduction du volume céphalique. La largeur moyenne de la capsule est alors de 0,08 mm seulement.

La croissance en longueur des larves est de type continu, l'élasticité des téguments abdominaux permettant un allongement du corps en dehors des périodes de mue. Seule, la croissance de la capsule céphalique et des éléments fortement sclérifiés présente le schéma classique de la croissance par paliers qui caractérise les arthropodes (Fig. 30, 2 et 3).

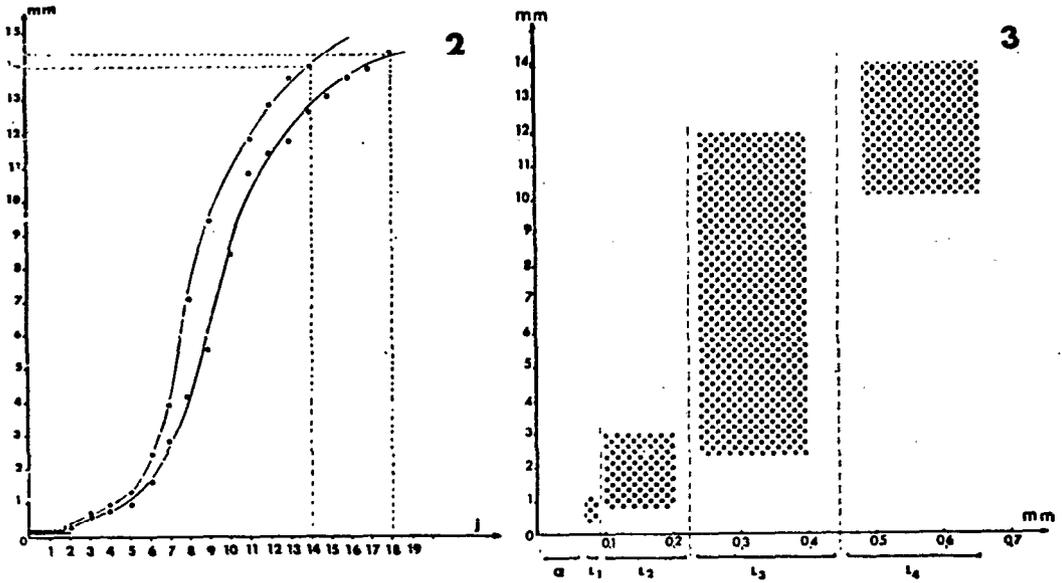


Fig. 30. 2 – Courbes de croissance en longueur pour deux périodes de l'année.

\* : période chaude, temp. = 30°C ; ●, période fraîche, temp. = 26°C.

3 – Plages de répartition des mesures de la largeur de la capsule céphalique en fonction de la longueur totale des larves.

Les plages sont distinctes pour chaque stade larvaire.

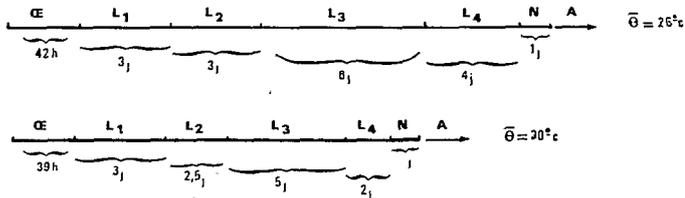


Fig. 30. 4 – Schéma de l'évolution du cycle de développement (durées relatives de chaque stade) pour deux périodes de l'année.

Le développement larvaire se fait en quatre stades de durée inégale, le 3ème étant le plus long. La température influe sur leurs longueurs relatives mais particulièrement sur les deux derniers stades qui de 4 et 6 jours à 26° C peuvent être réduits à 2 et 5 jours à 30° (Fig. 30, 4). Les durées moyennes du cycle complet (œuf à adulte) ont été recherchées à 26° C et 30° C. Les valeurs obtenues sont respectivement 17,4 jours et 13,3 jours soit, si tant est qu'il y ait une relation linéaire entre la durée du cycle et l'augmentation de la température, un raccourcissement du cycle d'environ 1 jour pour une élévation de température de 1° C.

Bien qu'il soit toujours hasardeux d'extrapoler les observations faites en laboratoire à la situation existant dans le milieu naturel, nous pensons toutefois que les durées de développement y sont du même ordre de grandeur ou même légèrement plus courtes à température égale, en raison de meilleures qualités de l'environnement des larves et particulièrement de la plus grande diversité des apports trophiques. Si l'on prend donc la valeur 15 jours comme durée moyenne du cycle de développement, *C. pulcher* peut présenter une succession d'au moins 20 générations par an.

En février 1973, nous avons repris le même type d'expérimentation sur *Tanytarsus nigrocinctus*, espèce extrêmement abondante dans la partie nord du lac Tchad. Nous avons utilisé cette fois-ci l'eau du lac et le substrat tamisé dans lequel vit cette espèce. Notre but étant de connaître la durée globale du cycle, nous n'avons tout d'abord pas recherché la durée de chaque stade. Si nous perdions ainsi une certaine information, notre expérience avait, par contre, l'avantage de se dérouler dans des récipients de grande capacité et les larves n'étaient pas dérangées jusqu'à l'émergence. Les conditions étaient ainsi très proches de celles rencontrées dans le milieu naturel.

Nous avons réalisé treize observations et les durées trouvées, exprimées avec une précision de 1/2 jour se répartissent de manière très groupée autour d'une valeur modale de 18,5 jours.

17,5 - 17,5 - 17,5 -	
18 - 18 - 18 -	
18,5 - 18,5 - 18,5 - 18,5	$\bar{M} = 18,4$ jours
19,5 - 19,5 -	
20	

La moyenne calculée étant sensiblement égale au mode de nos mesures, la valeur 18,4 jours peut être considérée comme une bonne approximation de la durée du cycle de *T. nigrocinctus* pendant la période fraîche de l'année. Cette valeur est peu éloignée de celle trouvée pour *C. pulcher* à 26°.

Au cours des observations, la température des récipients d'élevage a varié entre les limites suivantes : 16° C à 17 h 00 et 22° C à 18 h 00 en début d'expériences et 18° C et 23,5° C aux mêmes heures en fin d'expériences. Pendant la même période, la température des eaux du lac a varié entre 17° C - 20° C et 18,5° C - 22° C ; ces limites sont plus étroites étant donné la grande masse d'eau amortissant les variations dans le milieu naturel. Comme il y a tout lieu de

penser que le cycle devient plus court avec l'augmentation de température, et étant donné que notre présent résultat est valable pour la période fraîche de l'année, on peut prévoir l'existence de 19 à 20 générations de *T. nigrocinctus* par an.

Parallèlement à ces observations, nous avons réalisé deux élevages de *T. nigrocinctus* en employant la même technique que pour *C. pulcher*, c'est-à-dire en sacrifiant toutes les 24 heures dix larves de chaque élevage pour mesurer l'accroissement en longueur durant ce laps de temps et pour trouver la durée moyenne de chaque stade. Bien que nos résultats ne soient que la moyenne de deux séries d'observations, nous avons retrouvé une durée globale du cycle de 19,5 jours. La légère différence avec la moyenne trouvée pour nos treize observations signalées ci-dessus est très certainement due aux effets des manipulations quotidiennes qui dérangent plus ou moins les larves de leur substrat. Il faut cependant noter que cette différence est très faible et que trois observations sur treize avaient donné des résultats du même ordre ; ceci tendrait à prouver que les valeurs obtenues par voie expérimentale sont dans ce domaine très proches de celles acquises en conditions semi-naturelles.

La durée moyenne du développement embryonnaire a été d'environ deux jours et demi avec des pertes de 6 %, donc un peu plus élevées que dans le cas de *C. pulcher* (1 à 3 % en moyenne). Les durées moyennes des stades de développement, exprimées en jours sont respectivement de : 1er stade, 3,5 jours — 2ème stade, 3 jours — 3ème stade, 5 jours — 4ème stade, 6 jours — nymphe, une vingtaine d'heures.

Ces résultats diffèrent légèrement de ceux obtenus pour *C. pulcher* mais sont toutefois du même ordre de grandeur, ce qui dénote, malgré la différence de taille des deux espèces, d'une certaine constance dans le déroulement des processus biologiques.

Malgré de multiples essais tentés avec d'autres espèces prises parmi celles qui dominent dans le lac Tchad, nous n'avons pu mettre en évidence d'autres durées de développement en employant cette méthode. Le plus souvent, les œufs arrivent à éclosion mais les larvules meurent rapidement avant d'atteindre le 2ème stade.

## 2 — ÉMERGENCE ET SUCCESSION DES GÉNÉRATIONS

### 2 a — Présentation du phénomène

Le cycle de développement des Chironomides des régions tempérées ou froides est un cycle long qui peut, selon les espèces, être annuel ou pluri-annuel. Sous les climats tropicaux, les processus biologiques sont, comme nous venons de le voir, très accélérés et pour certaines espèces le cycle complet peut s'effectuer en quelques dizaines de jours seulement. Par ailleurs, l'absence d'un hiver rigoureux bloquant

le développement au stade larvaire fait que les générations se succèdent toute l'année à un rythme plus ou moins rapide, dépendant principalement de la température des eaux.

L'émergence qui représente une phase très importante du développement d'un Chironomide, puisqu'elle marque le passage de la vie larvaire aquatique à la vie adulte aérienne, est donc un phénomène cyclique, de durée brève et qui se reproduit à chaque génération. Il va donc de soi que l'étude de la succession des émergences dans l'année rend compte du nombre de générations produites. Ce schéma, extrêmement simple quand on est en présence d'une seule espèce et d'une même lignée, devient beaucoup plus complexe quand on étudie un peuplement naturel multi-spécifique. De plus, deux facteurs rendent, au lac Tchad, particulièrement ardue la recherche du nombre de générations qui se sont succédées : l'absence d'espèces présentant des pontes sociales et les arrêts momentanés de croissance dûs au comportement de recherche.

— Aucune espèce du lac Tchad ne présente, en effet, de pontes sociales. Nous avons observé une seule fois en 1966 une espèce d'un petit lac permanent du Kanem qui présentait de telles pontes, regroupées à la base des tiges de *Phragmites*. Cette espèce, nouvelle pour la science (*Nilodrum n. sp.*), n'a d'ailleurs plus été retrouvée par la suite. L'intérêt des pontes sociales est très grand car, ayant lieu en un ou deux jours et en grande abondance, les individus évoluent sensiblement pendant le même laps de temps et les émergences qui se trouvent ensuite bloquées dans un temps très court sont donc faciles à mettre en évidence.

— Nous avons vu, dans les chapitres précédents que de nombreux facteurs agissent sur la distribution larvaire et qu'un développement optimum ne s'effectue que dans des zones où les larves trouvent des conditions de milieu elles-mêmes optimales (nature du substrat, abris, nourriture, salure du milieu, absence de surpeuplement...). La présence d'une ou plusieurs conditions défavorables provoque systématiquement l'apparition du comportement de recherche durant lequel la larve ne s'alimente plus et voit sa croissance stoppée ou ralentie. La durée du cycle peut ainsi être perturbée dans des limites qui, bien que difficiles à préciser, peuvent certainement atteindre quatre à cinq jours, ce qui représente, étant donné sa brièveté, un allongement de 20 à 30%. Dans une même population, nous aurons donc des larves se développant rapidement et d'autres, au contraire, qui mettront beaucoup plus de temps à atteindre la mue imaginaire.

De ces différences individuelles qui peuvent se cumuler d'un cycle à l'autre, et qu'aucun comportement social ne vient atténuer, il résulte un chevauchement de multiples générations, favorisé par une reproduction continue durant toute l'année. Devant cette situation en apparence inextricable, il pouvait paraître aberrant de rechercher la périodicité des émergences pour estimer la longueur des cycles de développement. En fait, quelques études réalisées en Afrique ont montré que pour certaines espèces cette périodicité n'était pas tout à fait anarchique et que le rythme lunaire influait sur l'apparition de ce phénomène biologique.

Ceci se traduisait au niveau de l'observation par des périodes favorables à l'émergence et d'autres moins favorables (CORBET, 1958 ; FRYER, 1959 ; TJONNELAND, 1958 ; 1962...).

Nous sommes donc parti de l'hypothèse que, malgré l'enchevêtrement des générations et les cycles plus ou moins longs pour une même espèce, et si effectivement le rythme lunaire jouait un rôle dans la périodicité d'apparition des émergences, ceci devait se traduire par des périodes où un très grand nombre d'adultes pouvaient être capturés et d'autres où ce nombre diminuait de manière significative. Étant donné la courte durée de vie des adultes (deux à quatre jours environ), nous pouvions espérer mettre en évidence, sur un diagramme des émergences en fonction du temps, des pics traduisant ces périodes d'intensité maximale. L'écartement entre deux pics nous donnerait alors, pour une même espèce, une estimation de la durée de vie larvaire.

En fait, l'interprétation des résultats s'est avérée beaucoup plus difficile que prévu et, pour tenter de l'exposer de façon claire, nous présenterons tout d'abord une rapide synthèse des résultats obtenus en Afrique par d'autres auteurs, puis nos propres résultats, et enfin une discussion dans laquelle nous essayerons de conclure.

## 2 b — Résultats actuellement obtenus en Afrique

D'une manière générale, les résultats publiés proviennent d'observations d'assez longue durée mais portent sur un très petit nombre d'espèces.

■ TJONNELAND, en 1958, trouve un pic d'émergence bien marqué pour *Tanytarsus balteatus* et *Clinotanytus claripennis* entre les 6ème et 9ème jours de la lune, c'est-à-dire juste au moment du 1er quartier. En 1962, travaillant toujours au lac Victoria, il montre que *Chironomus acutistilus* présente deux pics d'émergence par cycle lunaire, ceci grâce à une étude journalière portant sur neuf cycles lunaires. Le 1er pic se situe durant le 1er quartier et le 2ème durant le second quartier. A l'opposé, deux minimums s'observent à la pleine lune et à la conjonction.

■ CORBET, en 1958, réalisant une étude voisine de celle de TJONNELAND, obtient des résultats similaires pour *T. balteatus* et *C. claripennis* avec un pic pour chaque espèce situé pratiquement en même temps pour l'une et l'autre mais légèrement plus tôt (entre le 3ème et le 5ème jour de la lune au lieu des 6ème et 9ème jours). Ces études réalisées dans le même lac et la même année tendraient à prouver que le phénomène est susceptible de légères variations dans son apparition.

■ FRYER, en 1959, travaillant en Zambie, sur le lac Bangweulu, trouve que *Chironomus (Nilodorum) brevibucca* présente un seul pic par lunaison, situé 2 à 5 jours après la pleine lune.

■ FRANK, en 1963, montre qu'au Transwaal, *Procladius brevipetiolatus*, sur une période de neuf mois (récoltes faites tous les 5 jours) présente un maximum d'émergence pendant la conjonction et un minimum à la pleine lune. Toutefois, l'apparition du pic d'émergence varie très sensiblement autour de la conjonction,

ce qui laisse supposer une durée du développement assez variable. Il montre, par ailleurs, que *Dicrotendipes cambiensis* émerge en plus grande quantité juste avant le début de la saison sèche alors que quatre autres espèces (*Tanytus guttatipennis*, *Procladius brevipedatus*, *Pentaneura teesdalei* et *Tanytarsus pallidulis*) se reproduisent avec une intensité quasi-constante toute l'année.

Bien que les auteurs se gardent de conclure sur la durée des cycles de développement et le nombre de générations produites annuellement, leurs résultats confirment, d'une part, la continuité de la reproduction des espèces étudiées et donnent, d'autre part, quelques renseignements sur le problème qui nous occupe. En effet, l'apparition **régulière**, chaque mois lunaire, d'un pic d'émergence, même avec des fluctuations de quelques jours par rapport à l'âge de la lune, implique une durée de développement voisine de 29 jours ou multiple de cette durée. Dans ce dernier cas, toutefois, il est nécessaire d'admettre, bien que ce soit assez improbable, qu'un fractionnement des peuplements ait eu lieu au cours de l'évolution des espèces afin que, à **chaque cycle lunaire**, une partie seulement des individus arrive à métamorphose, ceci justifiant l'absence de mois sans émergence.

Une durée voisine de 29 jours paraît donc être plus probable et, si l'on admet que la reproduction n'a pas lieu immédiatement après l'émergence mais un ou deux jours plus tard, nous aboutissons à un cycle de développement larvaire de 27 à 28 jours et à la succession de douze générations par an. Une telle régularité et un tel synchronisme des émergences tout au long d'une année suppose, par ailleurs, la présence de facteurs écologiques très stables et notamment des écarts de température de faible amplitude. Ces conditions sont probablement réunies pour les lacs Victoria et Bangweulu qui présentent des écarts thermiques de surface de respectivement 5° et 8° C ; elles ne le sont plus pour le lac Tchad où ces mêmes écarts atteignent en moyenne 17° C.

## 2 c — Résultats obtenus au lac Tchad

Notre étude a porté sur 29 récoltes journalières au cours desquelles ont été capturés plus de 350 000 Chironomides appartenant à 30 espèces. Chaque récolte correspondant à la somme de 4 captures d'une heure chacune, réalisées à l'aide de deux pièges lumineux identiques au modèle de la Figure 6 à droite. Les pièges ont été placés en bordure du rivage sur une île de l'archipel nord du lac Tchad. Espacés l'un de l'autre d'une dizaine de mètres, ils éclairaient, par le jeu de «pare-vents» verticaux, selon deux angles complémentaires de 90°. La source lumineuse de chacun d'eux était une lampe de 75 watts alimentée par un groupe électrogène.

Aucun piège lumineux ne réalise de récoltes véritablement quantitatives, aussi ne peut-on les utiliser pour connaître, par exemple, la quantité absolue des adultes émergés. Cependant, si l'on procède régulièrement de la même manière

(dans notre cas, chaque piège fonctionnait quotidiennement de 18 h 30 à 19 h 30 et de 19 h 30 à 20h 30), les résultats obtenus sont comparables entre eux et l'évolution numérique des récoltes est directement liée à la quantité des adultes émergents.

Les effectifs récoltés chaque jour pour chaque espèce ont été consignés dans le Tableau 27. Nous avons souligné d'un trait plein les maximums d'émergence pour chaque espèce et de tirets les pics secondaires dans le cas où deux ou trois périodes de forte émergence apparaissent nettement dans la distribution des relevés. Les périodes d'émergence maximale ont, par ailleurs, été reportées sur une représentation graphique du cycle lunaire, pour les espèces étudiées au lac Tchad ainsi que pour celles étudiées en Afrique par d'autres auteurs (Fig. 31).

Il faut tout de suite dire que les deux types de données ainsi réunies sont insuffisants pour conclure sans hésitation. Les données de la littérature concernent un très petit nombre d'espèces et des effectifs souvent très faibles dont l'amplitude des écarts entre maximum et minimum d'émergence est parfois de quelques dizaines d'individus, si bien qu'il est hasardeux de qualifier de «pic» d'émergence ce qui n'est peut-être qu'une simple ondulation des diagrammes. Nos données, malgré leur ampleur, ne concernent malheureusement qu'une seule lunaison et la reproduction de nos observations tout au long de l'année demeure très hypothétique. Une étude d'aussi longue durée, certes nécessaire, représentait cependant un programme matériellement irréalisable dans le cadre de notre travail.

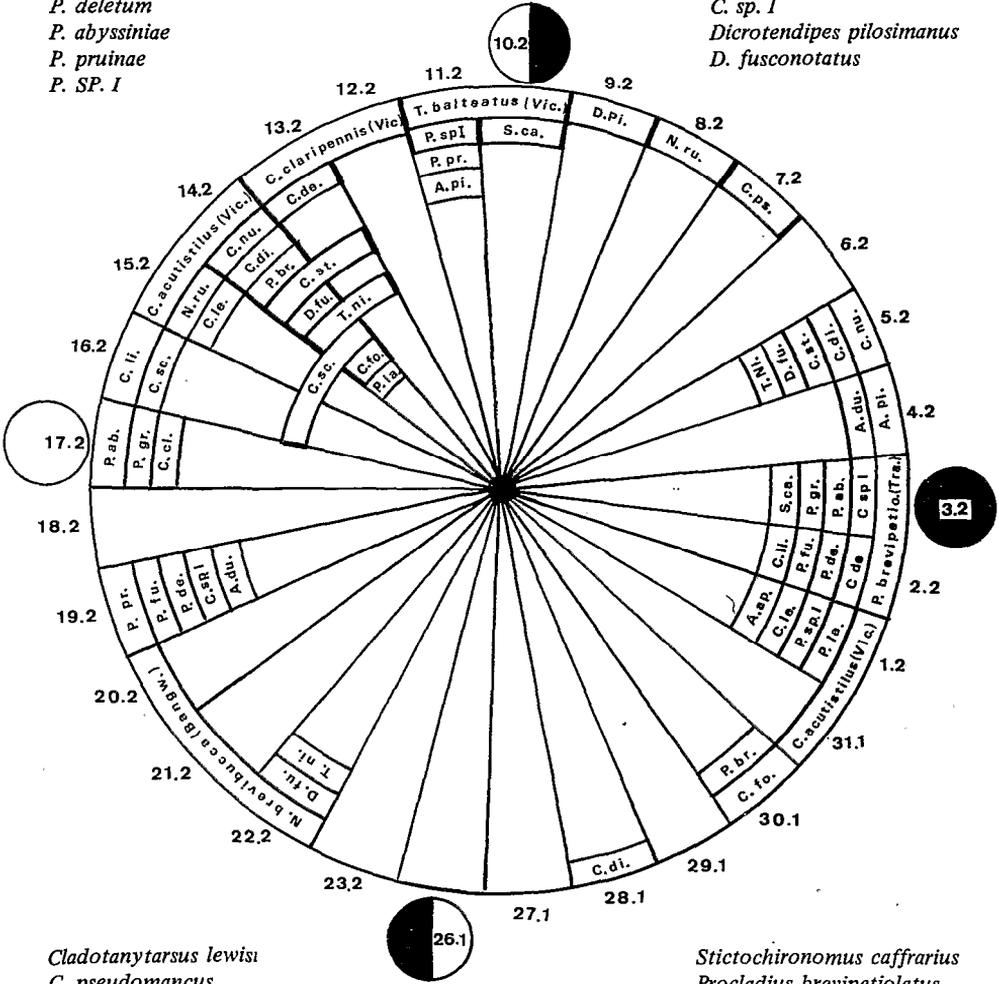
L'examen de la Figure 31 permet de conclure à un regroupement des pics d'émergence en deux périodes, l'une étalée sur 6 jours et centrée sur la conjonction, l'autre, plus longue (11 jours), débordant légèrement la phase située entre le premier quartier et l'opposition. Cette distribution présente un aspect trop particulier pour être due au hasard, cependant rien ne prouve que l'action de la lune soit seule en cause.

En ce qui concerne les deux espèces étudiées au lac Victoria et au Transwaal et présentes également dans notre étude : *Clinotanypus claripennis* et *Procladius brevipetiolatus*, nous retrouvons pour la première l'apparition d'un seul pic dans la lunaison, situé à la pleine lune au lieu d'être au premier quartier, ce qui tendrait à confirmer que cette espèce présente une génération par mois lunaire. Le décalage de dates s'explique aisément par la situation géographique différente, fait souvent mis en évidence pour les Polychètes marins par exemple. En ce qui concerne la seconde espèce qui présente au Transwaal un seul pic d'émergence, nous trouvons au Tchad : deux pics symétriques par rapport à la lunaison, l'un situé entre le premier quartier et l'opposition, le second entre le dernier quartier et la conjonction. Ceci implique, soit l'existence dans le peuplement de deux populations distinctes ayant chacune un cycle d'une durée voisine d'une lunaison ou bien l'existence d'une seule population ayant un cycle de seulement une demi-lunaison. Si l'on se rappelle que pour *C. pulcher* la durée du cycle varie entre 13 et 17 jours, cette dernière hypothèse est très plausible.

Un dernier élément nous permet enfin de mieux comprendre la signification de la répartition des pics d'émergence. Si nous reprenons les résultats concernant

*Chironomus formosipennis*  
*Nilodorum rugosum*  
*Polypedilum laterale*  
*P. griseoguttatum*  
*P. fuscipenne*  
*P. deletum*  
*P. abyssiniae*  
*P. pruinae*  
*P. SP. I*

*Cryptochironomus diceras*  
*C. nudiforceps*  
*C. stilifer*  
*C. dewulfianus*  
*C. lindneri*  
*C. sp. I*  
*Dicrotendipes pilosimanus*  
*D. fusconotatus*



*Cladotanytarsus lewisi*  
*C. pseudomancus*  
*A. dusoleili*  
*A. pictipes*  
*A. appendiculata*

*Stictochironomus cafferarius*  
*Procladius brevipetiolatus*  
*Clinotanytarsus claripennis*  
*Cricotopus scottae*

Fig. 31 – Répartition des pics d'émergence de 26 espèces de Chironomides du lac Tchad en fonction des phases de la lune.

Tableau 27 — Détail des récoltes faites au piège lumineux dans la partie nord du lac Tchad, du 22.1 au 19.2.1973.

Espèces récoltées	22-1	23-1	24-1	25-1	26-1	27-1	28-1	29-1	30-1	31-1	1-2	2-2	3-2	4-
<i>Chironomus formosipennis</i>	-	-	7	-	2	-	4	5	<u>13</u>	2	2	5	1	
<i>Nilodorum rugosum</i>	-	1	-	-	2	-	4	8	8	7	3	5	3	1
<i>N. brevivuoca</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Polypedilum laterale</i>	370	183	129	811	70	40	1301	2711	706	183	<u>6965</u>	1194	2429	131
<i>P. griseoquattatum</i>	1	-	1	-	1	1	1	6	9	-	1	3	<u>23</u>	
<i>P. fuscipenne</i>	25	63	9	3	-	-	5	3	10	2	5	<u>32</u>	30	1
<i>P. deletum</i>	17	11	6	12	6	4	59	105	124	35	45	<u>207</u>	83	11
<i>P. abyssiniae</i>	2	6	10	6	3	5	70	102	40	39	157	175	<u>622</u>	8
<i>P. melanophilus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>P. pruinæ</i>	12	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>P. sp I.</i>	6	2	-	-	-	-	1	34	8	-	<u>61</u>	52	19	
<i>Cryptochironomus dicerus</i>	267	221	193	25	18	2	<u>646</u>	461	293	42	33	629	318	30
<i>C. nudiforceps</i>	196	99	39	617	96	9	437	119	415	199	141	367	674	47
<i>C. stillifer</i>	3620	2430	3467	1903	160	42	1195	2833	1439	228	180	6096	4782	1022
<i>C. dewulfianus</i>	-	-	-	-	-	-	-	7	7	1	4	<u>53</u>	17	
<i>C. lindneri</i>	93	56	-	7	-	-	28	53	39	-	3	<u>412</u>	71	
<i>C. subovatus</i>	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	
<i>C. sp I.</i>	102	124	160	98	13	-	27	139	113	82	171	109	<u>659</u>	13
<i>Dicrorandipes fusconotatus</i>	144	378	<u>401</u>	13	9	6	301	137	209	37	95	263	<u>251</u>	16
<i>D. pilosimanus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Tanytarsus nigrocinotus</i>	3617	3881	<u>7352</u>	<u>6295</u>	81	29	3736	3666	3470	695	4311	7464	5114	542
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>	-	1	4	-	13	-	2	40	46	-	45	59	43	4
<i>C. lewisi</i>	19	26	3	54	26	8	131	58	54	33	<u>257</u>	35	18	5
<i>Stictochironomus cafferarius</i>	-	1	30	5	50	-	79	97	88	9	43	<u>345</u>	270	17
<i>Ablabesmyia pictipes</i>	4	3	-	-	-	2	-	22	2	-	5	38	36	11
<i>A. dusoleili</i>	104	88	110	21	-	5	199	136	45	17	105	<u>371</u>	93	29
<i>A. appendiculata</i>	-	-	-	4	-	9	9	3	3	2	<u>18</u>	-	-	
<i>Procladius brevipetiolatus</i>	302	241	172	102	22	4	240	375	<u>1114</u>	92	136	843	89	61
<i>Clinetanypus claripennis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	
<i>Cricotopus scottae</i>	20	27	4	14	3	1	25	45	62	8	18	5	<u>83</u>	6
TOTAL	8922	7843	11269	9990	575	171	8500	11166	8368	1713	12804	1876	228	1981

5-2	6-2	7-2	8-2	9-2	10-2	11-2	12-2	13-2	14-2	15-2	16-2	17-2	18-2	19-2
-	16	10	-	-	5	17	3	2	<u>33</u>	22	2	2	1	-
9	9	4	<u>22</u>	20	-	2	-	2	€	<u>33</u>	1	-	1	6
-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1971	1254	594	153	114	581	867	896	1578	<u>2313</u>	1274	1154	<u>9€2</u>	1907	1443
6	10	-	1	-	1	9	4	10	€	-	-	<u>20</u>	12	-
24	15	3	-	-	10	19	32	24	71	70	2	<u>23</u>	69	<u>116</u>
26	46	39	9	25	18	63	107	96	14€	81	1	16	3	<u>179</u>
222	67	25	8	33	118	69	108	194	110	117	128	<u>319</u>	167	<u>179</u>
-	-	<u>3</u>	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	1	1	1	<u>11</u>	-	-	-	5	-	-	25	-	<u>44</u>
6	7	1	2	-	16	<u>67</u>	28	39	59	35	28	€2	35	47
<u>886</u>	207	64	34	18	137	393	678	781	<u>846</u>	337	271	5€1	520	435
<u>1122</u>	478	388	215	110	225	628	383	475	<u>1007</u>	929	323	379	402	432
<u>2027</u>	6327	529	44	18	4643	6575	5416	<u>9731</u>	8817	4411	6961	7310	7633	5558
21	9	2	1	-	5	41	10	<u>58</u>	38	23	22	25	43	7
206	29	4	-	3	5	9	61	84	181	40	<u>245</u>	40	82	103
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	105	29	3	5	13	148	69	110	113	58	13	9	116	<u>196</u>
<u>446</u>	202	80	74	44	186	248	199	315	<u>432</u>	212	82	117	230	36
-	-	1	-	<u>16</u>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>9886</u>	3122	2018	604	638	4142	9248	6666	<u>11258</u>	9619	3221	4682	3838	5120	4993
61	20	<u>191</u>	-	36	123	94	22	76	41	22	29	-	49	-
36	72	55	46	21	<u>280</u>	229	40	69	64	<u>299</u>	44	23	11	-
179	186	86	60	21	<u>719</u>	75	134	244	110	175	80	109	429	-
4	4	-	-	1	38	<u>67</u>	12	-	25	20	36	15	30	36
99	47	44	7	4	49	25	50	44	47	99	27	42	44	<u>170</u>
-	2	3	6	-	1	2	-	-	-	8	-	-	12	-
721	359	241	28	17	124	332	582	532	<u>995</u>	391	515	444	601	375
-	<u>4</u>	3	-	-	-	1	1	-	-	8	-	<u>13</u>	1	-
46	15	2	1	2	41	21	37	47	105	72	<u>115</u>	81	70	78
28015	12612	4421	1319	1149	11493	19239	15538	25769	25189	11957	14761	14455	17588	14527

le développement de *Tanytarsus nigrocinctus*, nous avons trouvé une durée de développement moyenne de 18,4 jours. L'analyse des émergences, réalisée à la même époque et au même endroit, montre que cette espèce présente trois pics bien individualisés dans la lunaison, espacés d'environ neuf jours. Les deux résultats se recoupent et il est évident qu'une durée de développement proche de dix-huit jours se traduit durant quelques lunaisons par la présence de trois pics d'émergence régulièrement espacés.

Si nous nous replaçons sur un plan théorique, la réapparition régulière tout au long de l'année de pics d'émergence situés, à quelques jours près, à la même époque par rapport aux phases de la lune, implique que la durée du développement pro-imaginal soit sensiblement égale à la durée d'une lunaison ou bien à un sous-multiple de cette durée (un multiple donnerait automatiquement des mois sans pic d'émergence). Les durées suivantes sont donc envisageables 7,3 jours (4 pics par lunaison) ; 9,8 jours (3 pics) ; 14,7 jours (2 pics) ; 19,6 jours (3 pics) ; 29,4 jours (1 pic).

Reprenant les relevés du Tableau 27, nous avons tenté de raisonner selon l'hypothèse ci-dessus, ce qui nous a permis de dresser le Tableau 28. Il est évident que ces données sont à vérifier en réalisant des élevages complets comme nous avons pu le faire pour *C. pulcher* et *T. nigrocinctus* et, tant que ce travail ne sera pas réalisé, elles devront uniquement être considérées comme base de recherche.

Tableau 28

Essai d'estimation de la durée du cycle larvaire de quelques espèces de Chironomides du lac Tchad, basé sur le rythme des émergences durant une lunaison, en saison fraîche

Espèces	A	B	Espèces	A	B
<i>Nilodorum brevibucca</i>	1	12	<i>Cryptochironomus dewulfianus</i>	2	?
<i>Polypedilum melanophilus</i>	1	12	<i>C. lindneri</i>	2	24
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>	1	12	<i>C. sp. I</i>	2	24
<i>Clinotanytus claripennis</i>	1	12	<i>Ablabesmyia pictipes</i>	2	?
<i>Cryptochironomus subovatus</i>	1	12	<i>A. dusoleili</i>	2	?
<i>Dicrotendipes pilosimanus</i>	1	12	<i>A. appendiculata</i>	2	?
<i>Chironomus formosipennis</i>	2	24	<i>Procladius brevipetiolatus</i>	2	24
<i>Nilodorum rugosum</i>	2	?	<i>Cryptochironomus diceras</i>	3	19-38
<i>Polypedilum laterale</i>	2	24	<i>C. nudiforceps</i>	3	19-38
<i>P. griseoguttatum</i>	2	24	<i>C. stitifer</i>	3	19-38
<i>P. fuscipenne</i>	2	24	<i>Dicrotendipes fusconotatus</i>	3	19-38
<i>P. deletum</i>	2	24	<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	3	19
<i>P. abyssiniae</i>	2	24	<i>Stictochironomus cafrarius</i>	3	?
<i>P. pruinae</i>	2	?	<i>Cladotanytarsus lewisi</i>	3	?
<i>P. sp. I</i>	2	?			
<i>Cricotopus scottae</i>	2	24			

A = nombre de pics d'émergence constaté ;  
B = estimation du nombre possible de générations/an.

La présence de points d'interrogation correspond à des espèces pour lesquelles l'espacement constaté entre deux pics d'émergence ne correspond pas à une des

durées théoriques mentionnées dans notre hypothèse. Si nous considérons les résultats du Tableau 28 comme proches de la réalité, nous avons donc une grande partie des espèces qui peuvent accomplir leur cycle en une quinzaine de jours et moins. Si l'on compare ces chiffres avec d'autres obtenus pour des groupes voisins sous des climats identiques (9 jours pour *Simulium danosum*, 10 à 11 jours pour *Culex pipiens*), ils ne sont pas aberrants et témoignent de l'extrême rapidité des cycles biologiques dans les pays tropicaux.

Un problème reste toutefois posé : le rôle du cycle lunaire. La brièveté de notre étude des émergences ne nous permet pas de savoir si au lac Tchad comme dans les lacs Victoria et Bengwelu par exemple, la position des pics demeure stable toute l'année par rapport à la succession des phases lunaires. Nous avons vu, cependant, que selon la température, la durée de développement pouvait varier dans de grandes proportions et ce facteur est incompatible avec des périodes d'émergences fixes. D'autre part, des émergences ont lieu quotidiennement pour une même espèce avec une intensité qui est loin d'être négligeable, ce qui se traduit au niveau des peuplements larvaires par un constant mélange des stades de développement. Faut-il en conclure que certains individus ou certaines espèces ont un cycle totalement indépendant des phases de la lune et que d'autres, aux pics d'émergence mieux individualisés, lui sont plus étroitement assujettis ? Il serait alors nécessaire d'admettre pour ces dernières l'action de cette sorte d'horloge interne invoquée par TJONNELAND (1958) et similaire au processus interne qui provoque l'apparition du comportement migratoire chez les oiseaux.

Beaucoup d'éléments nous manquent encore pour conclure avec certitude, toutefois il semble bien que dans des milieux stables comme le lac Victoria, la biologie des espèces puisse être fortement sous la dépendance de l'influence lunaire. Dans un milieu aussi instable que le lac Tchad, cette influence cède probablement le pas à l'action beaucoup plus marquée de facteurs écologiques généraux très fluctuants qui viennent perturber un rythme interne qui demeure à l'état latent.

### 3 — RÉPARTITION DES DENSITÉS ET BIOMASSES SUR L'ENSEMBLE DU LAC

Les précédents chapitres ont montré à la fois l'hétérogénéité du lac Tchad et l'instabilité des facteurs écologiques dans cet écosystème. Il n'est guère concevable dans un tel cadre d'étude de vouloir estimer les densités ou les biomasses d'organismes sans les situer à une date précise. Cependant, en dehors de ces sortes de bilans valables pour de courtes périodes, se dégagent des traits généraux qui caractérisent les peuplements lacustres.

De plusieurs études extensives couvrant l'ensemble du lac Tchad, il est rapidement ressorti que les différentes espèces de Chironomides y étaient très inégalement réparties tant en effectif qu'en biomasse. En dehors des variations saisonnières

qui affectent les peuplements, certaines régions lacustres sont plus favorables que d'autres au développement de quelques espèces et peuvent, à ce titre, être considérées comme des zones riches. A l'opposé et en dépit des variations hydrologiques observées pendant les huit dernières années, d'autres régions sont demeurées extrêmement pauvres.

Nous prendrons comme base les observations faites durant les années 1970 et 1971, en les considérant comme représentant une situation moyenne.

### 3 a — Méthodologie

Les densités que nous exprimerons en nombre de larves par mètre carré sont obtenues par comptage des larves contenues dans des échantillons de substrat benthique représentant une surface de 225 cm<sup>2</sup>. Elles sont pratiquement toujours sous-estimées car, malgré l'utilisation de tamis fins (350  $\mu$  de vide de maille), un certain nombre de larves des petites espèces passent au travers quand elles sont à leur premier stade de développement. D'autre part, lors du tri du matériel à la loupe binoculaire, d'autres larves du même stade peuvent échapper à l'attention du trieur, mêlées aux innombrables débris végétaux qui forment le refus des tamis. Cette sous-estimation peut toutefois être considérée comme négligeable car la plus grande partie des larves du premier stade demeurent planctoniques et ce n'est qu'au second stade qu'elles deviennent toutes benthiques. Il serait même possible à la limite, bien que nous ne l'ayons pas fait, de ne pas prendre en considération le stade larvule.

Les biomasses sont beaucoup plus difficiles à estimer. Les pesées directes sont pratiquement impossibles étant donné, d'une part, la petitesse du matériel et, d'autre part, la rapidité de l'évaporation sous les climats tropicaux secs où le taux d'humidité extérieur tombe parfois à 5 %. Enfin, le plus souvent, le matériel est fixé après récolte et analysé plusieurs jours ou semaines plus tard. Selon le fixateur employé, une partie des constituants organiques des larves (principalement lipides) est dissoute, ce qui est une cause supplémentaire d'erreur.

Afin de pallier tous ces inconvénients, nous avons toujours procédé par estimation du volume des larves en posant l'hypothèse que leur densité était voisine de celle de l'eau et qu'une larve pouvait, de ce fait, être assimilée à un cylindre d'eau ayant pour diamètre celui de l'abdomen mesuré au milieu du corps et pour hauteur la longueur de cette larve. En fait, nous surestimons ainsi légèrement le volume larvaire mais cette erreur est compensée par la sous-estimation faite sur la densité puisque celle des larves est légèrement supérieure à celle de l'eau.

Nous avons pu vérifier l'exactitude de notre hypothèse sur de très grosses larves du genre *Chironomus* et les différences entre le poids calculé par cette méthode et par pesée directe étaient de l'ordre de seulement  $\pm 3\%$ .

Le nombre souvent important de larves récoltées rend pratiquement impossible le calcul du poids individuel de chacune. Étant donné le mélange permanent

des générations et la reproduction continue, tous les stades peuvent se rencontrer en même temps dans les prélèvements. Nous avons donc, une fois pour toutes calculé le poids moyen d'une larve de chacune des espèces dominantes en procédant de la manière suivante :

— dans un lot de larves de la même espèce, provenant d'un rassemblement de plusieurs récoltes, nous avons prélevé cent larves au hasard et mesuré pour chacune la longueur et le diamètre. En prenant la longueur et le diamètre moyens, nous avons pu calculer le volume moyen d'une larve, que nous avons converti en poids selon le principe énoncé plus haut. Cette opération était répétée deux ou trois fois pour une même espèce, ce qui nous donnait, en prenant la moyenne des résultats, une estimation correcte du poids d'une larve. Les biomasses par mètre carré étaient ensuite obtenues en multipliant ce poids par le nombre de larves habitant cette surface. Il est évident que pour les prélèvements comprenant un très petit nombre de larves, l'erreur commise pouvait être notable si, par hasard, ces larves étaient toutes du 1er ou du 4ème stade ; cependant, dès que les effectifs dépassaient une centaine d'individus par mètre carré, notre estimation était très proche de la réalité.

Dans le Tableau 29, nous donnons à titre de référence les poids frais de quelques espèces de Chironomides du lac Tchad, calculés par cette méthode.

**Tableau 29**  
Poids frais de quelques espèces de Chironomides du lac Tchad

Espèces	Poids frais (en mg)
<i>Chironomus formosipennis</i> .....	3,08
<i>Cryptochironomus stilifer</i> .....	0,56
<i>C. diceras</i> .....	2,41
<i>Polypedilum fuscipenne</i> .....	2,35
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i> .....	0,45
<i>Cladotanytarsus lewisi</i> .....	0,27
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i> .....	0,25
<i>Rheotanytarsus ceratophylli</i> .....	0,40
<i>Dicrotendipes fusconotatus</i> .....	0,78
<i>Cricotopus scottae</i> .....	0,84
<i>Ablabesmyia dusoleili</i> .....	0,35
<i>Procladius brevipetiolatus</i> .....	1,42
<i>Clinotanytus claripennis</i> .....	2,50

### 3 b — Résultats

Nous avons schématisé Figure 32 la répartition des densités des larves de Chironomides sur l'ensemble du lac Tchad et mentionné pour chaque grande zone la biomasse moyenne correspondante. A nouveau, le cycle évolutif annuel des peuplements apparaît avec un minimum extrêmement marqué en juillet, tant pour les densités que pour les biomasses. En novembre, la situation s'est déjà

inversée et la distribution trouvée se rapproche de celle du mois de mars précédent. Malgré une composition spécifique parfois fort différente des peuplements, dans deux zones de même densité moyenne, la distribution des biomasses suit de près celle des densités. Toutefois, une nette différence apparaît entre la cuvette nord et la cuvette sud. En mars, par exemple, dans les zones présentant de 100 à 500 larves par mètre carré, la biomasse est de 180 mg en moyenne dans la cuvette nord contre seulement 100 mg dans la cuvette sud. C'est encore plus net pour les zones supportant de 500 à 1 000 larves au m<sup>2</sup> où les biomasses en novembre tombent de 1 300 mg dans le nord à 475 mg dans le sud.

Le lac présente donc trois grandes régions nettement distinctes :

- Les Ilots bancs et l'Archipel est que l'on peut considérer comme moyennement riche avec des densités ne dépassant 1 000 larves au mètre carré que dans des milieux très limités (quelques fonds d'argile granulaire ou des fonds de sable supportant des herbiers à *Vallisneria*). Les biomasses y sont faibles et dépassent rarement une moyenne de 500 mg/m<sup>2</sup> (poids frais).
- Les eaux libres de l'est et du sud, région la plus pauvre du lac avec des densités de moins de 100 larves au m<sup>2</sup> et des biomasses de l'ordre de 20 à 30 mg seulement. Cette zone s'étend légèrement dans la cuvette nord (Fig. 32).
- La cuvette nord, hormis la portion mentionnée ci-dessus, représente la région riche du lac avec au nord-ouest de la grande barrière une zone particulièrement riche où les densités peuvent dépasser 3 000 larves au m<sup>2</sup> avec des biomasses atteignant plus de 8 grammes au m<sup>2</sup>.

Deux facteurs sont, à notre avis, responsables de cette situation : la profondeur et la prédation. Nous avons vu, en effet, que la présence de vents quasi constants, liée à une profondeur faible, remettait constamment les sédiments meubles en suspension et nuisait fortement à l'implantation larvaire. Cette situation est très nette dans les eaux libres du sud et de l'est. Si on ajoute à cela une prédation qui, sans être intense, n'est certainement pas négligeable, on aboutit à cette zone de grande pauvreté qui caractérise cette région lacustre.

A l'opposé, toute la région nord, plus profonde, est sous bien des rapports la partie la plus stable du lac tant que la communication entre les deux cuvettes demeure ouverte. Par ailleurs, la prédation par les Mormyridae y est faible et même nulle au-dessus de 500 à 550  $\mu$ mhos car à partir de ce seuil ces poissons disparaissent. La conductivité relativement élevée limite par ailleurs le développement de nombreuses espèces mais favorise celui d'un grand nombre d'individus. Ces trois facteurs, agissant dans un sens favorable, suffisent à expliquer que cette région soit la plus riche du lac.

L'Archipel et les Ilots bancs de l'est présentent une situation intermédiaire car si cette région est abritée des vents, ce qui est un facteur favorable, les Mormyridae y sont très abondants et la prédation est importante. Par ailleurs, les conditions physico-chimiques y sont telles que le développement de nombreuses espèces y est possible mais le nombre d'individus reste faible.

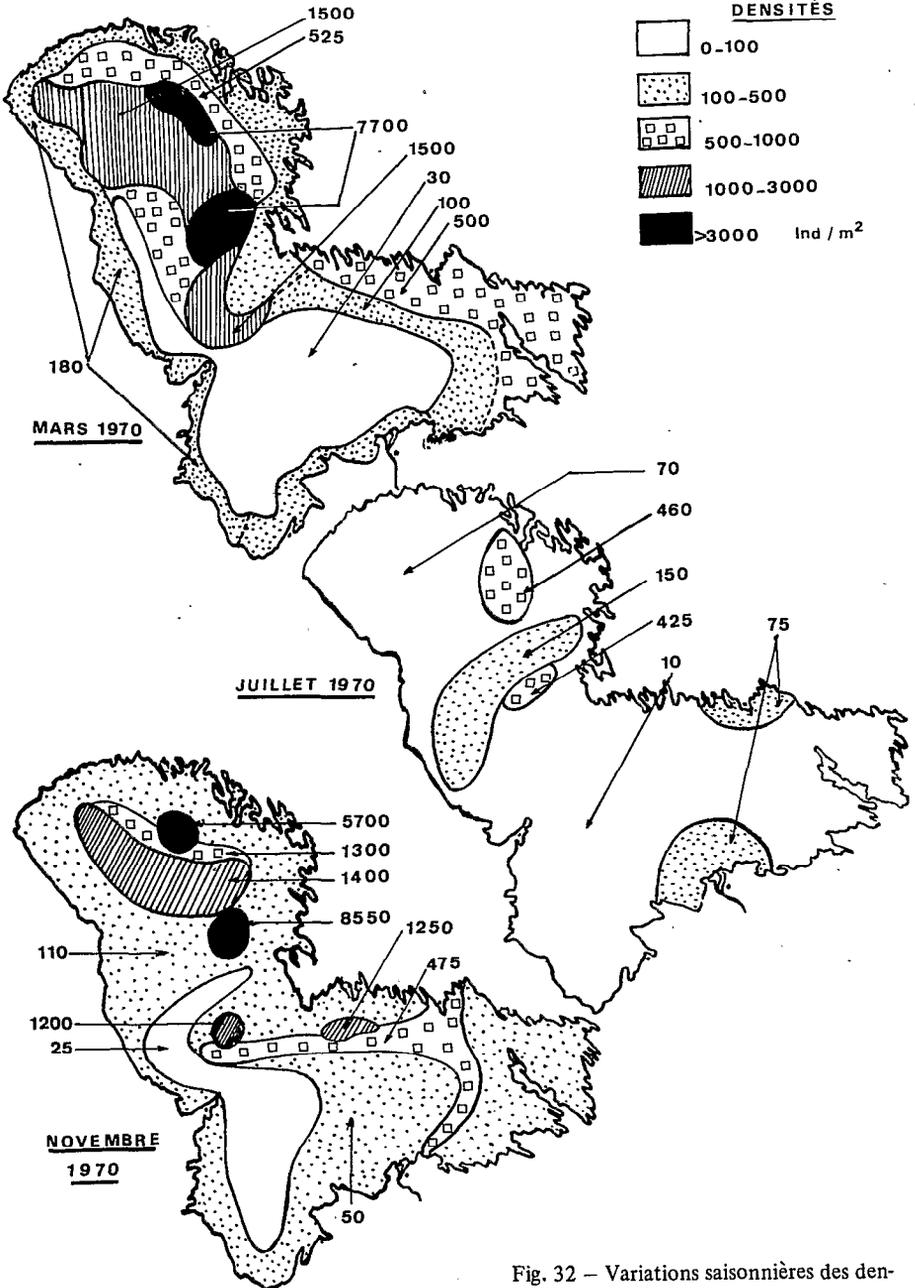


Fig. 32 – Variations saisonnières des densités (trames) et des biomasses (mg de poids frais par m<sup>2</sup>) des Chironomides du lac Tchad.

### 3 c – Comparaison avec d'autres milieux

Afin de mieux situer quantitativement la faune chironomidienne du lac Tchad il était intéressant de comparer nos résultats avec ceux obtenus dans d'autres lacs, soit en Afrique, soit ailleurs dans le monde. Nous avons donc dressé le Tableau 30 où sont regroupées un certain nombre de données de la littérature.

**Tableau 30**  
Comparaison des densités et biomasses en Chironomides du lac Tchad  
avec les estimations faites pour d'autres lacs

Référence	Nom du lac et situation	Densité en nombre par m <sup>2</sup>	Biomasse par m <sup>2</sup> en poids frais
DEJOUX (présent travail)	Lac Tchad cuvette sud	0 - 1 000	0,21 g
	Lac Tchad cuvette nord	500 - 3 000	2,5 g
DEJOUX (non publié)	Lac Rombou (Tchad)	13 000	37 g
DEJOUX (non publié)	Polder de Djiboulboul (Tchad)	11 000	25,8 g
DEJOUX <i>et al.</i> 1971	Lac de Léré (Tchad)	2 400	3,4 g
Mc LACHLAN 1968	Lac Kariba (Rhodésie)	1 500	0,2 - 14 g
Mc LACHLAN 1970	" " "	1 200	5 g
Mc LACHLAN 1971 b	" " "	1 500	4,5 g
Mc LACHLAN 1968	Lac Chilwa (Malawi)	10 000 - 15 000	—
Mc LACHLAN 1969 c	(Phase d'assèchement du même lac)	2	0,02 g
Mc GOWAN 1969	Lac George (Ouganda)	200 - 600	
PETR 1969	Lac Volta (Ghana)		
	(Pour Z = 1-3 m)	4 000 - 8 000	12 - 22 g
MOTHES 1966	Lac Stechlin (Allemagne de l'Est)	235	
BERCZIK 1966	Lac Czeke (Hongrie)	150 - 2 500	
BERCZIK 1971	Lac Velenceer (Hongrie)	200 - 2 530	
BERCZIK 1961	Lac Oree (Hongrie)	250 - 2 250	3 - 41,8 g
ENTZ 1965	Lac Balaton (Hongrie)	100 - 4 000	5 - 60 g
KUGLER-CHEN 1968	Lac Tiberiade (Israël)	150 - 2 200	—
KAJAK 1961	Lacs Taity et Grasewko (Pologne)	60 - 1 160 ( $\bar{x}$ = 830)	—
KAJAK 1964	Lac Sniardwy (Pologne)	200 - 700	—
BURBANK-MOZLEY 1961	Lac Lullwatter (USA)	55	0,26 g
JONASSON 1961	Lac Esrom (Danemark)	15 000 - 45 000	—

La comparaison de ces valeurs permet de situer le lac Tchad comme étant de richesse moyenne par rapport à des lacs présentant des situations extrêmes très souvent dues à des conditions locales particulières. C'est le cas, par exemple, de la grande pauvreté du lac Chilwa en voie d'assèchement ou de la grande richesse du lac Esrom extrêmement riche en sels nutritifs et matière organique. Nous n'avons volontairement mentionné que les données relatives à des lacs car il est très fréquent d'obtenir en Europe, dans des étangs de pisciculture ou des réservoirs artificiels, des densités

de larves dépassant 15 à 20 000/m<sup>2</sup>. Sur le plan africain, les données sont trop éparpillées pour permettre une comparaison intéressante, cependant un certain nombre de milieux semblent plus riches (lac de Léré, lac Kariba...) sans tenir compte de biotopes particuliers comme certains polders en formation ou des mares temporaires qui peuvent être le siège d'une colonisation larvaire intense mais dont l'instabilité rend cette abondance le plus souvent éphémère.

En conclusion et si nous nous bornons à comparer des valeurs instantanées de biomasse ou de densité, le lac Tchad est à considérer comme abritant un peuplement chironomidien moyennement riche, comparable à celui de nombreux lacs oligotrophes des régions tempérées. Par contre, si l'on raisonne en terme de production brute de matière vivante, la rapidité des cycles de développement liée à la succession d'un grand nombre de générations par an, sont deux facteurs qui placent le lac Tchad dans la catégorie des lacs les plus riches, au même niveau que les milieux eutrophes surpeuplés des régions tempérées.

#### 4 — ESSAI D'ESTIMATION DE LA MORTALITÉ PAR PRÉDATION

Nous verrons dans les pages suivantes que certains poissons peuvent exercer une prédation importante sur les Chironomides et que leur absence explique partiellement les grandes densités larvaires présentes dans quelques zones du lac. La simple étude des contenus stomacaux permet de mettre rapidement en évidence, soit les principaux prédateurs des Chironomides, soit, si l'on part d'une espèce de poisson, les différentes espèces d'insectes qui ont été ingérées. Les estimations quantitatives de la prédation d'une espèce sont par contre beaucoup plus difficiles à réaliser *in situ* et nous avons dû avoir recours à l'expérimentation en conditions semi-naturelles afin d'aborder ce problème.

Nous avons pour cela choisi une anse abritée de la cuvette nord du lac et y avons construit, à l'aide de filets de 8 mm de maille, deux grandes enceintes adjacentes de 10 mètres de côté (Fig. 33 a). Les filets, tendus sur des tubes de fer haubannés, descendaient jusqu'au fond. Leur partie inférieure lestée par des tiges de fer à béton s'enfonçait dans le substrat de sorte que toute fuite ou accès était interdit aux poissons (mis à part quelques jeunes *Micrasteles* planctonophages dont la présence n'était pas gênante). Nous avons mis en place les côtés A, B et C en premier, puis nous avons fait « glisser » le côté D de v en w afin de chasser de l'enceinte les poissons qui y seraient éventuellement demeurés. A l'aide d'un filet (E) placé au milieu de la grande enceinte ainsi constituée, nous avons finalement réalisé deux enceintes adjacentes de 10 mètres de côté et de 2,60 m de profondeur.

Une fois le système en place, nous avons entrepris l'étude quantitative des peuplements chironomidiens selon le plan suivant :

a - Pendant 5 jours, 8 prélèvements quotidiens ont été réalisés dans chaque enceinte et immédiatement à l'extérieur, à l'aide d'un carottier de 8 cm de diamètre.

b - Le sixième jour, nous avons introduit dans une enceinte deux *Hyperopisus bebe* (Mormyridae) de 420 et 475 g.

c - Pendant 21 jours nous avons quotidiennement prélevé 8 échantillons dans l'enceinte contenant les poissons, 8 dans celle sans poissons et, enfin, 8 à l'extérieur.

Les échantillons ont été prélevés selon un plan bien précis, de sorte que deux ne puissent être récoltés au même endroit durant toute l'étude. De même, et tant à l'extérieur qu'à l'intérieur des enceintes, aucun échantillon n'a été prélevé à moins de 50 cm de distance des parois pour éviter un éventuel effet de bordure.

Nous désignerons par x l'enceinte sans prédation, par y celle où nous avons introduit les deux Mormyridae et par z le milieu extérieur, à proximité des enceintes. Trois zones d'étude se trouvent ainsi délimitées, lesquelles présentent pratiquement le même taux de recrutement larvaire. Après dépouillement de tous les échantillons récoltés chaque jour, nous avons calculé quotidiennement les densités larvaires par mètre carré dans chacune des zones d'étude. Les résultats obtenus ont été reportés sur le graphique de la figure 33 b.

Durant les cinq premiers jours, c'est-à-dire avant l'introduction des poissons, les trois courbes se maintiennent pratiquement à un même niveau et les écarts entre les densités dans chacune des zones ne sont pas significatifs, bien que la légère augmentation de densité à l'extérieur des enceintes soit presque paradoxale, étant donné qu'il devrait y avoir une faible diminution des densités due à la prédation naturelle. L'hypothèse d'une certaine fuite des poissons à l'approche des filets n'est cependant pas à rejeter et pendant ces premiers jours la prédation naturelle a pu être inexistante. La raison de l'absence d'une exacte superposition des deux courbes dans les zones x et y doit être essentiellement recherchée dans le mode de distribution plus ou moins en agrégat des larves des espèces présentes et le hasard de l'échantillonnage.

Les Mormyridae ayant été introduits le même jour, ce n'est qu'une semaine plus tard que les différences de densité entre les zones x et y ont pu être décelées sur le graphique. En dehors des «creux et pics» provenant de l'échantillonnage et de l'évolution naturelle des peuplements (mortalité naturelle, émergences et recrutement), les deux courbes traduisant l'évolution des densités en x et y sont nettement détachées, les densités dans la zone x étant plus élevées que celles de la zone y.

Quand on compare, par contre, les courbes des densités en y et z la différence est très peu marquée, ce qui laisse à penser que le niveau de prédation exercé par les deux Mormyridae équivaut sensiblement à celui de la prédation naturelle.

Douze à treize jours après l'introduction des poissons, se situe une nette remontée des trois courbes. L'analyse détaillée des échantillons montra que cette brusque augmentation des densités provenait de jeunes larves des deux premiers stades qui, probablement écloses deux à trois jours auparavant mais, soit demeu-

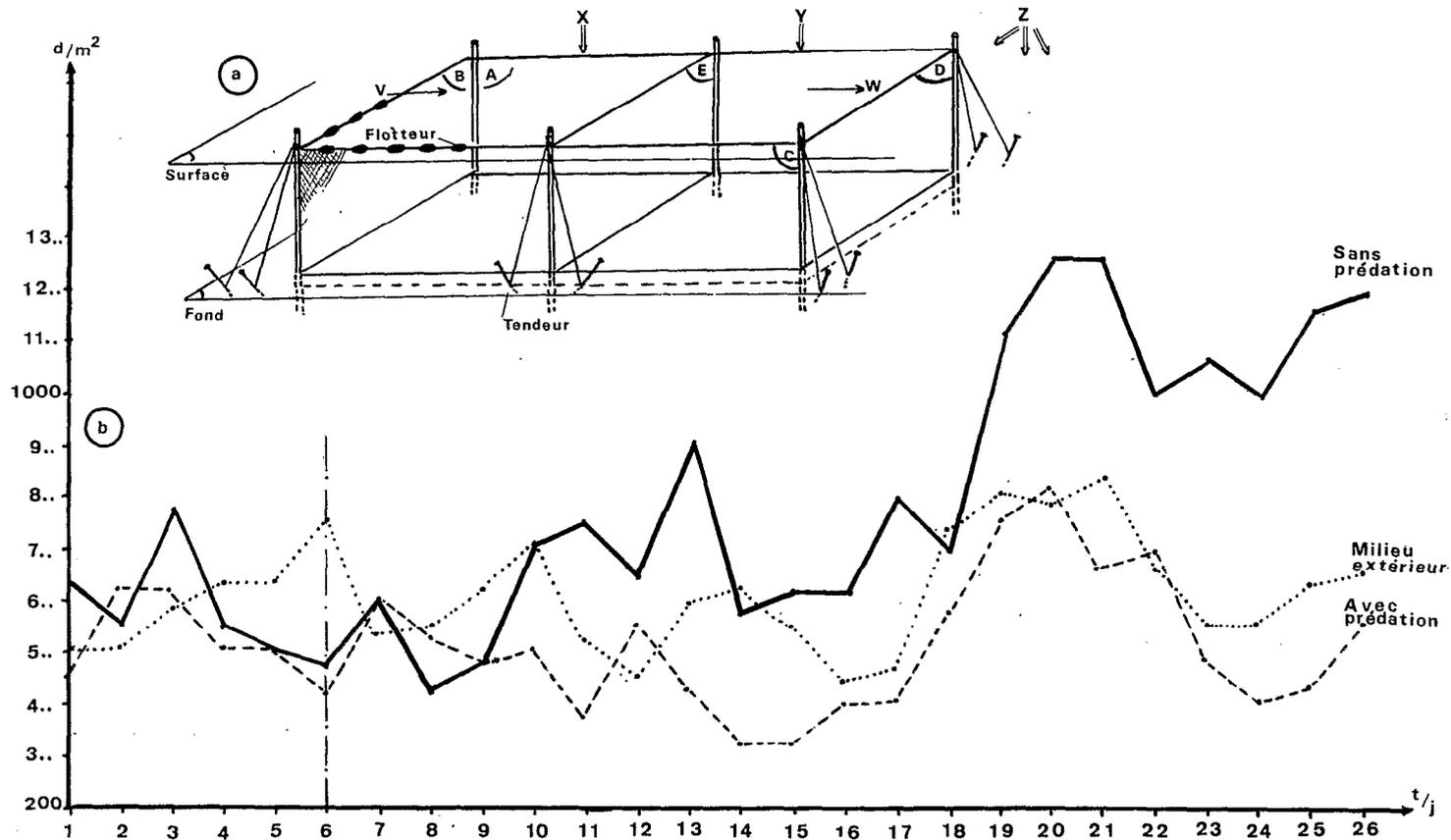


Fig. 33 – a. Schéma des enceintes d'étude de l'ichtyopredation.  
b. Graphiques de l'évolution des densités dans 3 milieux.

rées planctoniques, soit ayant passé au travers des tamis, n'avaient pas encore été récoltées. A partir de ce moment, les différences entre les zones x et y s'accroissent fortement et l'effet de la prédation est nettement évident. Les deux courbes relatives aux zones y et z évoluent cependant toujours de façon identique, ce qui confirme notre hypothèse d'une prédation naturelle peu importante puisque comparable à celle des deux Mormyridae.

En nous basant sur les différences de densité constatées quotidiennement, nous avons estimé un taux moyen de différence journalière entre les zones prises deux à deux

$$\bar{\Delta N}/j = \frac{\sum_1^{20} (\Delta N)}{20}$$

où 20 est le nombre de jours d'expérimentation et  $\Delta N$  la différence constatée chaque jour entre les densités de chaque zone (par exemple  $\Delta N = N_z - N_y$ ).

Pour la seule période à partir de laquelle les Mormyridae ont été introduits dans l'enceinte y, la densité dans cette zone était journellement et en moyenne moins élevée de 81 individus par rapport à la zone z extérieure aux enceintes. Ceci tendrait à montrer que le niveau de prédation y est même moindre que dans la zone y contenant les deux poissons.

Les écarts entre zone x et y sont par contre beaucoup plus marqués puisque la différence moyenne ramenée à un jour est d'environ 330 individus, soit environ quatre fois plus.

Si nous étions partis de populations identiques et présentant la même évolution (même recrutement, même émergence, même mortalité naturelle...), il serait possible de calculer une valeur moyenne de la prédation journalière des deux poissons sujets de l'expérimentation. En fait, dans ce milieu semi-ouvert, la structure des peuplements tout en étant quantitativement voisine d'une zone à l'autre peut être qualitativement différente et nos estimations sont bien hasardeuses.

Dans l'enceinte sans prédation, le nombre d'individus trouvé par mètre carré au bout de 20 jours est égal au nombre d'individus initial augmenté du nombre de jeunes larves écloses pendant cette période et diminué du nombre de nymphes ayant effectué leur mue imaginale ainsi que de la mortalité larvaire naturelle. Nous pouvons donc écrire ceci sous la forme

$$N_x = N_0 + \sum_1^{20} R - (\sum_1^{20} E + \sum_1^{20} M_n) \quad (1)$$

où  $R$  est le recrutement larvaire,  $E$  l'émergence et  $M_n$  la mortalité naturelle.

Dans l'enceinte contenant les deux poissons, il faut ajouter un terme négatif ( $-\sum_1^{20} P$ ) pour représenter l'ichtyoprédation

$$N'_x = N'_0 + \sum_1^{20} R' - (\sum_1^{20} E' + \sum_1^{20} M_n) - \sum_1^{20} P \quad (2)$$

Le recrutement provenant de l'éclosion des pontes venues de l'extérieur du système, nous pouvons admettre qu'il est le même pour l'ensemble de la zone d'étude, soit que

$$\sum_1^{20} R = \sum_1^{20} R'$$

Dans chaque enceinte enfin, nous avons pu grossièrement estimer la quantité d'adultes émergents en comptant chaque jour les nymphes dans nos prélèvements et en supposant qu'elles auraient libéré un adulte avant l'échantillonnage suivant, c'est-à-dire le lendemain matin.

Nos estimations ont ainsi donné les valeurs suivantes :

$$\text{Enceinte x : } \sum_1^{20} E = 200/\text{m}^2 \quad ; \quad \text{Enceinte y : } \sum_1^{20} E' = 175/\text{m}^2$$

En reportant les différentes valeurs connues dans les équations 1 et 2, nous obtenons :

$$1200 = 474 + \sum_1^{20} R - 200 - \sum_1^{20} Mn \quad (3)$$

$$574 = 424 + \sum_1^{20} R - 175 - \sum_1^{20} Mn - \sum_1^{20} P \quad (4)$$

que nous pouvons écrire :

$$1200 - 574 = 474 + \sum_1^{20} R - 200 - \sum_1^{20} Mn - (424 + \sum_1^{20} R - 175 - \sum_1^{20} Mn - \sum_1^{20} P) \quad (5)$$

ce qui permet d'éliminer  $\sum_1^{20} R$ , et finalement nous obtenons :

$$\sum_1^{20} P = 601 + \sum_1^{20} M - \sum_1^{20} M' \quad (6)$$

Bien que nous n'ayons aucune évaluation de la mortalité naturelle, on peut supposer qu'elle n'est pas très importante sur une période de temps assez courte pendant laquelle aucune variation brutale des conditions de milieu n'est intervenue. Ceci rend donc la valeur de  $\sum_1^{20} M - \sum_1^{20} M'$  assez faible. Afin d'avoir une estimation du minimum de prédation, nous pouvons donner à cette différence une valeur nulle, nous aurions alors  $\sum_1^{20} P = 601 \text{ ind}/\text{m}^2$  soit, pour toute la surface de l'enceinte, une prédation d'environ 60 000 larves en vingt jours, ce qui, ramené à un poisson, représente une consommation d'environ 1500 larves par jour. Étant donné que nous avons affaire à des larves de petites espèces (*T. nigrocinctus*, *C. stilifer*, *P. laterale*), ceci représente un poids moyen journalier ingéré d'environ 675 mg de matière vivante, ce qui est relativement peu.

En comparant de la même manière l'évolution des peuplements de l'enceinte sans prédation avec le milieu extérieur soumis à la prédation naturelle, nous estimons cette dernière à environ 552 larves/m<sup>2</sup> pour 20 jours soit donc une valeur légèrement inférieure à celle trouvée pour les deux Mormyridae. Ceci est très plausible car notre expérimentation se situait dans la zone limite de présence des Mormyridae qui y étaient donc peu abondants, les autres poissons susceptibles de se nourrir de Chironomides étant uniquement des *Synodontis schall*, eux mêmes présents en faible densité.

Il est évident que de telles estimations ne peuvent être que très approximatives car beaucoup de facteurs entrent en jeu et sont susceptibles de variations très étendues. Une approche du problème par le biais des contenus stomacaux des poissons prédateurs rendrait probablement mieux compte, moyennant des pêches nombreuses et régulières, des quantités de Chironomides ingérés journallement. Une telle étude, d'ailleurs plus ichtyologique qu'entomologique, aurait dépassé le cadre de notre travail et nous l'avons simplement esquissée dans les pages suivantes (cf. IV, 6).

## 5 – PRODUCTION

Dans une récente communication à l'occasion du cinquantenaire de l'Association internationale de Limnologie, EDMONSON (1974) tentait de faire le point sur les connaissances actuelles de la production secondaire en milieu aquatique continental.

Parlant des différentes méthodes d'estimation de cette production, il dit entre autre :

*«Many different presentations have been made of formulae by which to calculate production from measurements of numbers and weight of animals taken at intervals through the year or growing season. Many of the very different looking formulae turn out to be of the same general form when put into a uniform set of symbols and rearranged to a uniform format».*

Il est évident que si l'on applique très simplement un tel principe nous aboutissons à la formule de base

$$P = \frac{\Delta W}{t} N,$$

ou à une formule analogue :

$$P = (B_t - B_0) = W_t N_t - W_{t_0} N_{t_0}$$

dans lesquelles W est l'accroissement en poids, B est la biomasse et N le nombre d'individus, t étant naturellement la durée de la période pour laquelle la production est calculée.

Bien rare, en fait, sont les cas où cette formule simple peut être employée et la complexité des peuplements naturels liée aux aléas de leur évolution sous l'influence des différents facteurs écologiques ont incité de nombreux auteurs à introduire dans leurs calculs des termes de correction afin de tenter de se rapprocher le plus possible de la réalité.

En ce qui concerne les Chironomides, deux grands cas sont envisageables selon que les espèces présentent une ou plusieurs générations par an. Dans le premier cas, il est possible de suivre tout au long de son évolution une population déterminée

depuis son éclosion jusqu'à son émergence. A chaque instant, la structure d'âge de la population reflète son évolution et sa croissance. Le second cas, beaucoup plus complexe, est représenté par une population soumise à un recrutement permanent et à une mortalité continue. C'est le cas notamment des Chironomides des pays tropicaux et nous retrouvons à nouveau les difficultés occasionnées par le chevauchement des générations.

Afin de nous placer en premier lieu dans un cas simple, nous avons commencé par étudier la production d'une espèce en laboratoire avant de transposer nos recherches sur le terrain.

### 5 a — Production de *C. pulcher* en laboratoire

Nous avons à nouveau utilisé *C. pulcher*, espèces maintes fois citée dans notre travail, afin de calculer sa production en laboratoire. Nous nous sommes placé dans un cas simple en suivant l'évolution d'une seule ponte jusqu'à l'apparition des imagos. De cette façon, il n'y avait aucun recrutement et seule la mortalité naturelle affectait notre élevage. Il est bien évident que de telles conditions existent rarement dans la nature où il faut tenir compte de la prédation ou bien de l'allongement de la durée du cycle pour des causes multiples comme, par exemple, le surpeuplement dans le cas de recrutements trop importants. En fait, la situation dans laquelle nous nous sommes placé permet d'évaluer le niveau de production potentielle de l'espèce.

Nous sommes donc parti d'une ponte provoquée qui, examinée au microscope stéréoscopique, contenait 263 œufs. Leur poids au temps  $t_0$ , estimé par analogie avec un même volume d'eau, c'est-à-dire légèrement sous-estimé car leur densité est un peu plus élevée, était de 0,16 mg, gangue mucilagineuse comprise. Nous avons ensuite conduit l'élevage de façon classique en isolant tout d'abord les larvules par groupes de 10 dans des boîtes de Pétri (isolement à l'aide d'un compte-goutte). Une fois les larves parvenues au stade II de leur développement, les boîtes de Pétri ont été placées dans des petits cristallisoirs de 500 ml afin que le volume d'eau disponible soit suffisant. Nous avons chaque jour noté les mortalités, en nombre et poids, et retiré les individus morts des élevages. L'alimentation des larves était exclusivement constituée d'un broyat de feuilles de *Potamogeton* en voie de décomposition.

Dans le Tableau 31, nous avons noté tous les éléments nécessaires à l'estimation de la production de notre élevage.

Les mues imaginaires ayant été échelonnées sur trois jours en raison de légères différences dans les durées de développement des larves, notre élevage a duré 22 jours. La ponte qui a servi à notre expérimentation contenait 263 œufs et nous avons seulement récolté 47 adultes (26 ♂ et 21 ♀) en fin d'élevage. Les mortalités ont été particulièrement fortes au premier stade larvaire et au stade nymphé.

Cependant, il est pratiquement certain que la mortalité naturelle des larvules est plus élevée dans la nature qu'en laboratoire et des pertes de 80 à 90 % ne sont pas rares (LAVILLE, 1971).

**Tableau 31**  
Éléments pour l'estimation de la production d'un élevage de *C. pulcher*

Stades	œufs	I	II	III	IV	nymphes	adulte
Durée moyenne du stade .....	2 jours	3 jours	3 jours	6 jours	4 jours	1 jour	
Nombre initial .....	263	256	102	82	65	63	47
Poids moyen d'un individu (mg)	0,00061	0,00103	0,0353	1,143	3,66	3,54	2,81
Mortalité Nb.	7	161	20	17	2	16	/
naturelle %	2,6	63	20	20,7	3	25,4	/
Biomasse des éléments morts (mg)	0,00427	0,166	0,706	19,431	7,32	56,64	
Biomasse des adultes éclos .....							132,07

En reprenant les différentes biomasses mentionnées dans le Tableau 31, nous pouvons estimer la production nette de notre élevage à :

$$P = B_{22} - B_0 = 132,07 - 0,16 = 131,91 \text{ mg}$$

où  $B_{22}$  est la biomasse des 47 adultes éclos et  $B_0$  celles des 263 œufs initialement pondus. Le taux de mortalité naturelle entre les deux stades extrêmes a été de 81,4 %, ce qui représente une perte importante. Il est toutefois à remarquer que tous les individus morts restent dans l'écosystème et participent ne serait-ce qu'en servant de nourriture aux bactéries, à la chaîne alimentaire.

En tenant compte de cette biomasse de matière organique qui a été produite et qui se recycle dans le milieu, nous pouvons établir la formule suivante :

$$P = \left( \sum_0^2 M_{\text{œuf}} + \sum_0^3 M_I + \sum_0^3 M_{II} + \sum_0^6 M_{III} + \sum_0^4 M_{IV} + \sum_0^1 M_N \right) + (B_A - B_{\text{œuf}})$$

dans laquelle les termes  $\sum_0^2 M_{\text{œuf}}$  .....  $\sum_0^1 M_N$  expriment en poids frais la biomasse d'individus morts à chaque stade (œufs, stade I, ... nymphes) et mesurée pendant la durée de chaque stade (2 jours pour les œufs... 6 jours pour le stade IV, etc.)  $B_A$  et  $B_{\text{œuf}}$  sont respectivement les biomasses des adultes éclos et des œufs pondus.

En remplaçant dans cette formule les termes par leur valeur (cf. Tableau 31), nous obtenons ce que nous appellerons la production brute de notre élevage

$$P = 216,177 \text{ mg.}$$

Le terme de production brute est en fait impropre car nous négligeons un certain nombre d'échanges métaboliques (respiration, excréments, déjections...) qui, par les produits libérés, participent à l'enrichissement du milieu. Cet apport productif est toutefois très difficile à mesurer et demande, pour être estimé, des techniques relevant de la microphysiologie. Nous avons enfin négligé les apports constitués par les exuvies larvaires et nymphales qui représentent des biomasses infimes et qui constituent un gain énergétique pratiquement nul pour le milieu.

La production de *C. pulcher* en laboratoire peut être considérée comme élevée, particulièrement si le rapport P/B demeure de l'ordre de 1,64 ( $P/B = \frac{216,177}{132,07}$ ) et quand on sait qu'une vingtaine de générations peuvent se succéder dans l'année !

### 5 b – Essai d'estimation de la production de *T. nigrocinctus* in situ

Passant des conditions particulières du laboratoire aux conditions naturelles, nous nous trouvons en présence d'une espèce ayant une reproduction continue dont les générations se chevauchent en permanence. L'estimation de la production de telles populations requiert des méthodes qui ne demandent pas la reconnaissance d'une cohorte particulière ni de suivre dans le temps l'évolution de cette même cohorte.

La plupart des méthodes, d'ailleurs peu nombreuses, actuellement utilisées dans un tel cas, réclament la connaissance de la courbe de croissance en poids de l'espèce entre la naissance et la mort ainsi que la structure en classes de tailles ou d'âge de la population étudiée lors de chaque prélèvement.

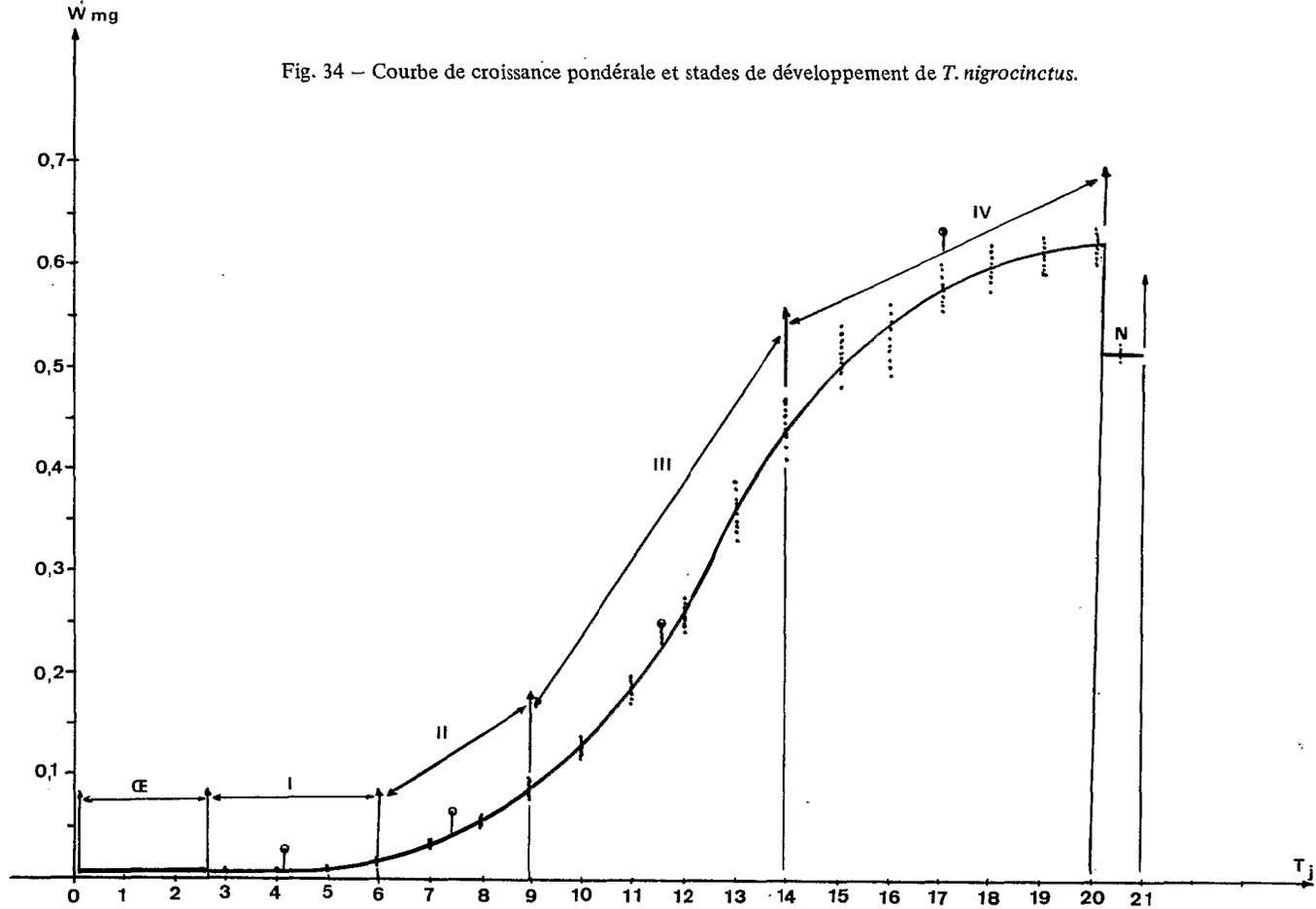
Reprenant les données déjà utilisées afin de calculer la durée globale du cycle de développement de *T. nigrocinctus*, dans la cuvette nord du lac Tchad, nous avons dressé la courbe de croissance en poids de cette espèce (Fig. 34). La reconnaissance des stades larvaires a été réalisée grâce à des mensurations de la largeur de la capsule céphalique et nous avons obtenu les résultats suivants :

- stade I : largeur comprise entre 0,075 et 0,078 mm
- stade II : " " " 0,142 et 0,150 mm
- stade III : " " " 0,192 et 0,200 mm
- stade IV : " " " 0,250 et 0,270 mm.

Le stade nymphal ne présente bien entendu aucune difficulté à reconnaître.

Afin d'estimer la production de *T. nigrocinctus*, nous avons utilisé une méthode déjà employée par LEVEQUE (1972 b), laquelle avait donné de bons résultats dans le cas des Mollusques benthiques du lac Tchad présentant une reproduction plus ou moins continue. Sans entrer dans le détail des calculs, il faut savoir cependant que cette méthode est basée sur l'évaluation du taux instantané de croissance pondérale de la population étudiée.

Fig. 34 – Courbe de croissance pondérale et stades de développement de *T. nigrocinctus*.



A chaque prélèvement (j), les cinq stades de développement pouvant être présents dans le peuplement étudié, la biomasse totale par unité de surface est  $B_j = \sum_1^5 N\bar{W}$  ou N et  $\bar{W}$  sont respectivement les nombre et poids des individus à chaque stade. Il est alors nécessaire de poser l'hypothèse que la biomasse  $B_j$  trouvée au temps t est la moyenne entre la biomasse  $B''_j$  qui était celle de la population au temps t - 1 et  $B''_j$  qui sera celle de la population au temps t + 1, cela bien entendu en l'absence de mortalité et de recrutement.

Nous avons alors  $B'_j = \sum_1^5 N W'$  et  $B''_j = \sum_1^5 N W''$  où  $W'$  et  $W''$  sont les poids moyens des individus de chaque stade aux temps t - 1 et t + 1.

Ces deux estimations de biomasse permettent le calcul de G, taux instantané de croissance pondérale de la population étudiée grâce à la relation :

$$G = \frac{\log B''_j - \log B'_j}{(t+1) - (t-1)}$$

Si l'intervalle de temps entre deux prélèvements est très court, il est théoriquement possible d'avoir durant cette période un recrutement et une mortalité nuls. Dans la pratique cependant et dans le cas présent, il n'était guère possible de réaliser plus d'une série de prélèvements par jour, aussi est-il nécessaire de poser l'hypothèse que la mortalité, le taux de recrutement et la production varient durant ce laps de temps de façon linéaire. On a alors  $P_j = G_j B_j$ .

La production journalière durant l'intervalle de temps t et t + 1 jour sera donc :

$$P = \frac{(P_j + P_{j+1})}{2} (t_j + 1 - t_j).$$

Si l'on considère une période beaucoup plus longue de x jours par exemple, la production pendant cette période sera égale à la somme des croissances en poids de la population pendant ces x jours, soit :

$$P = \sum_1^x \frac{(P_j + P_{j+1})}{2} (t_j + 1 - t_j)$$

Où (t<sub>j</sub> + 1 - t<sub>j</sub>) est l'intervalle de temps entre deux prélèvements.

Notre expérimentation a donc consisté à réaliser des prélèvements chaque matin durant 21 jours. Après dépouillement, nous avons estimé quotidiennement la biomasse de chaque stade de développement pour une surface d'un mètre carré. En fait, les larves du premier stade ont été récoltées en très petit nombre pour des raisons que nous avons déjà vues (taille extrêmement petite, fixation sur le substrat non encore réalisée pour un grand pourcentage). Étant donné la biomasse infime de ces larvules (0,0015 mg en moyenne), l'erreur commise par une mauvaise estimation de leur densité est minime.

Les prélèvements ayant été réalisés dans le système d'enceintes déjà utilisé pour évaluer l'ichtyoprédation, nous avons pu déterminer la production de *T. nigrocinctus* en absence et en présence de prédation, ce qui indirectement nous

a permis d'évaluer l'impact de la nutrition de deux Mormyridae sur la production de cette espèce.

Tableau 32

Éléments pour le calcul de la production de *T. nigrocinctus* dans l'enceinte sans prédation

Dates	B'j	Bj	B''j	G/j	Pj	Pg	P/ $\bar{B}$
31.1.1973	56,25	60,07	73,50	0,272	16,34		0,27
1.2	102,75	108,10	114,55	0,108	11,67	14,00	0,10
2.2	116,17	166,22	179,94	0,438	72,80	42,23	0,43
3.2	124,10	131,42	147,32	0,172	22,60	47,70	0,17
4.2	48,37	56,29	68,54	0,348	19,58	21,09	0,34
5.2	70,47	77,10	86,72	0,207	15,96	17,77	0,20
6.2	47,90	53,02	60,35	0,208	11,02	13,48	0,20
7.2	56,42	60,29	65,21	0,144	8,68	9,85	0,14
8.2	42,30	45,79	50,54	0,178	8,15	8,41	0,17
9.2	114,05	121,93	133,84	0,183	22,31	15,23	0,18
10.2	14,15	14,54	14,71	0,038	0,55	11,15	0,03
11.2	14,05	16,79	21,19	0,410	6,88	3,71	0,41
12.2	70,47	82,11	99,05	0,340	27,91	17,39	0,34
13.2	121,84	135,98	154,88	0,246	33,45	30,68	0,21
14.2	21,88	27,96	37,04	0,526	14,69	24,07	0,52
15.2	62,57	68,50	76,52	0,201	13,76	14,22	0,20
16.2	69,92	78,54	89,28	0,244	19,16	16,46	0,24
17.2	42,83	47,71	54,91	0,248	11,83	15,49	0,24
18.2	49,00	54,97	63,35	0,256	14,07	12,95	0,25
19.2	42,92	44,47	45,34	0,054	2,40	8,23	0,05
20.2	15,70	19,72	25,87	0,499	9,84	6,12	0,49
				Gj = 0,253	T = 350,23 mg		P/ $\bar{B}$ = 0,24

B'j et Bj sont respectivement les biomasses de la population au temps t - 12 heures et t + 12 heures ; B'j et B''j sont calculées en utilisant la courbe de croissance pondérale de l'espèce (Fig. 32). G/j est le taux instantané de croissance pondérale de la population calculé pour 1 jour et Pj est la production correspondante. Pg représente la production moyenne journalière et P/ $\bar{B}$  est le rapport calculé quotidiennement de la production Pj à la biomasse Bj.

A titre d'exemple, nous avons dressé le Tableau 32 où sont mentionnés les différents éléments numériques ayant permis le calcul de la production dans l'enceinte sans prédation. Un tableau analogue a été dressé afin de réaliser la même estimation dans l'enceinte avec prédation. Il apparaît ainsi que pour une période de 21 jours, située durant la saison fraîche, la production de *T. nigrocinctus* dans l'enceinte sans prédation a été d'environ 350 mg par mètre carré. Dans l'enceinte avec ichtyoprédation, cette valeur est tombée à 287,57 mg pour une même surface. Ceci repré-

sente une diminution de la production d'environ 18 %, essentiellement due à une baisse du stock larvaire résultant de l'impact trophique des deux Mormyridae.

Nous avons vu que le niveau de prédation naturelle dans cette partie nord du lac Tchad était sensiblement du même ordre que celui des deux poissons expérimentés. Nous pouvons donc considérer la valeur 287,57 ou pour simplifier 290 mg comme étant l'ordre de grandeur de la production de *T. nigrocinctus* en présence de prédation naturelle. S'il est toujours hasardeux de faire des extrapolations sur de telles valeurs qui multiplient les éventuelles erreurs d'estimation, les chiffres ainsi obtenus sont cependant souvent plus « à l'échelle » du milieu étudié. Dans le cas présent, la production journalière moyenne de l'espèce étudiée serait donc de  $290/21 = 13,8$  mg par m<sup>2</sup>, soit 138 grammes par hectare et par jour ou enfin environ 50 kg/ha pour une année (poids de matière organique fraîche). Notre expérimentation ayant eu lieu en saison fraîche, donc avec un taux de croissance plus lent que durant les mois d'avril à octobre par exemple, cette valeur extrapolée est certainement sous-estimée.

En dehors de la différence de production totale existant entre les deux enceintes, il est remarquable de constater la relative constance de termes qui traduisent le potentiel biologique de l'espèce et de la population. C'est ainsi que le taux instantané de croissance pondérale moyen ( $G/j$ ) de la population est de 0,253 dans l'enceinte sans prédation et de 0,257 dans celle avec prédation. Le rapport  $P/\bar{B}$  moyen journalier est, quant à lui, identique dans les deux enceintes et égal à 0,24.

ZAÏKA (1970) et LEVEQUE (1972 b) ont montré, sans toutefois définir de loi, qu'il existait une relation entre la valeur de  $G/j$  et la longévité des populations naturelles de Mollusques benthiques. L'augmentation de  $G/j$  étant liée à une diminution de la longévité des espèces. La valeur trouvée pour *T. nigrocinctus* étant plus élevée que toutes celles trouvées jusqu'à maintenant pour des Mollusques aquatiques, notre présent résultat est donc en accord avec cette hypothèse, ce qui laisse à penser que cette relation n'est peut-être pas limitée aux seuls Mollusques aquatiques mais représente une loi biologique beaucoup plus générale.

En reprenant à titre de comparaison les valeurs de production trouvées par LEVEQUE en 1970 dans la même zone du lac, et concernant l'ensemble des Mollusques benthiques (5 espèces), il apparaît que leur production annuelle y est de l'ordre de 19,6 g/m<sup>2</sup>. Sachant que pour *T. nigrocinctus*, nous avons la relation Poids sec = 0,09 x Poids frais, sa production moyenne exprimée en poids sec par mètre carré et par an est de l'ordre de 0,45 g. Ces chiffres sont malheureusement difficilement comparables car, dans un cas, nous avons 5 espèces en présence et, dans l'autre, une seule. Par ailleurs, la zone que nous avons étudiée est l'une des plus productrices du lac Tchad pour les Mollusques. LEVEQUE (1972 b) estime que la production moyenne pour le lac Tchad des 5 espèces de Mollusques benthiques étudiés était, en 1970, d'environ 11 g/m<sup>2</sup>/an (Poids sec, sans coquilles), soit - si tant est que l'on ait le droit de diviser par 5 - une production moyenne de 2,2 g/m<sup>2</sup>/an et par espèce ! Sans préjuger de l'exactitude de ce chiffre, ce

raisonnement nous permet cependant de conclure que si le stock instantané moyen de Mollusques peut être de 40 à 50 fois plus élevé que celui des Chironomides, la rapidité du développement de ces derniers est telle que leur production annuelle est du même ordre de grandeur que celle de la matière vivante des Mollusques benthiques, dans toutes les régions où leur densité dépasse 500 larves/m<sup>2</sup>.

## 6 – POSITON DES CHIRONOMIDES DANS LA CHAÎNE TROPHIQUE DU LAC TCHAD

Dans un travail de synthèse récent que nous avons déjà signalé concernant les Mollusques benthiques du lac Tchad, C. LEVEQUE (1972 b) concluait de la manière suivante :

*« Bien qu'ils soient le groupe d'invertébrés le mieux représenté dans la Biomasse, les Mollusques ne paraissent cependant pas constituer une source de nourriture très importante pour les poissons prédateurs en particulier..... A l'intérieur de l'écosystème représenté par le lac Tchad, les Mollusques occuperaient donc une place originale, une impasse trophique par rapport aux autres groupes.... »*

Bien que les biomasses instantanées en Chironomides soient beaucoup plus faibles que celles des Mollusques, le taux de renouvellement rapide des populations leur confère, toutefois, une importance énergétique non négligeable et il était intéressant de rechercher leur position dans la chaîne alimentaire, tant en amont qu'en aval.

### 6 a – Rôle prédateur des Chironomides

Deux grands types de régimes alimentaires peuvent être distingués chez les larves de Chironomides du lac Tchad : les carnivores, essentiellement rencontrés parmi les Tanypodinae, et les détritivores. Ces derniers peuvent être divisés en détritivores stricts (*Chironomus*, *Tanytarsus pro parte*, *Nilodorum*) et périphytophages (*Tanytarsus*, *Dicrotendipes*, *Orthocladinae...*).

L'examen des contenus stomacaux des formes benthiques non prédatrices a montré que, selon la composition du substrat, la proportion entre algues et détritus ingérés peut varier grandement. Sur les substrats meubles riches en matière organique en voie de décomposition, ce matériau forme l'essentiel du bol alimentaire (environ 90 %), le reste étant constitué de diatomées (3 à 6 %) mélangées à des débris minéraux et à des restes animaux. Les formes vivant sur des substrats plus durs, comme les sables peu profonds par exemple, présentent des proportions inverses et les algues filamenteuses et diatomées constituent au moins 75 % de leur bol alimentaire contre environ 20 % de débris organiques plus ou moins ligneux

provenant de la décomposition des végétaux supérieurs ou des macrophytes aquatiques. Les diatomées représentent toujours le groupe d'algues le plus fréquemment ingéré, sauf dans le cas où le substrat est recouvert d'*Anabaena* provenant d'une fleur d'eau fraîchement déposée sur le fond. Il semble donc, comme l'a montré KAJAK (1968), qu'il y ait une sélection de la nourriture et que les larves recherchent plus particulièrement certains éléments du substrat.

Bien qu'il n'était pas dans notre propos d'étudier en détail la nutrition des Chironomides, nous avons toutefois, à défaut d'expérimentation *in situ*, réalisé quelques observations en laboratoire. Travaillant sur des larves de *Chironomus pulcher* de 12 mm de longueur et uniquement nourries avec des feuilles de *Potamogeton* finement broyées, nous avons tenté d'estimer la quantité de nourriture transitant dans le tube digestif en 24 heures. Pour une larve de cette longueur, le volume du tube digestif depuis le niveau postérieur de la capsule céphalique jusqu'à l'anus est d'environ 2,8 mm<sup>3</sup>.

Afin de mesurer la vitesse du transit stomacal, nous avons fait jeûner des larves plusieurs heures puis les avons alimentées à nouveau. Ce procédé permettait d'obtenir un vide dans le tube digestif, séparant l'ancien bol alimentaire du nouveau provenant de la reprise de l'alimentation. Il était ainsi aisé de suivre à la loupe et par transparence le déplacement de ce nouveau bol alimentaire tout au long du tube digestif jusqu'à déjection de la partie non assimilée.

Nos observations ont montré que *C. pulcher* s'alimentait en permanence avec un rythme toutefois plus lent la nuit que le jour. Il fallait en moyenne 17 minutes au bol alimentaire pour traverser tout le tube digestif durant la journée et de l'ordre de 26 minutes la nuit. En présence de lumière, *C. pulcher* présente un rythme d'activité assez régulier, s'alimentant activement durant 20 à 30 secondes puis cessant environ 10 à 15 secondes pendant lesquelles il s'emploie à créer un courant d'eau autour de ses branchies par une ondulation permanente du corps selon un plan vertical.

Si nous raisonnons sur des valeurs moyennes, on peut estimer que le tube digestif se vide (ou se remplit) une fois toutes les  $\frac{17+26}{2} = 21,5$  minutes. C'est-à-dire que 2,8 mm<sup>3</sup> de nourriture sont ingérés durant ce laps de temps, ce qui correspond à une prise de nourriture journalière de l'ordre de 185 mm<sup>3</sup>. En admettant que nos observations soient transposables *in situ*, un peuplement de 1 000 larves ingèrera journalièrement environ 185 cm<sup>3</sup> de «substrat», étant donné que la pellicule détritique du fond constitue également leur habitat et que les éléments organiques ingérés sont le plus souvent mélangés aux éléments inorganiques du sédiment.

Dans les quelques régions du lac où les densités larvaires sont très élevées et peuvent dépasser 4 à 5 000 individus par mètre carré, les quantités de matière détritique qui transitent dans les tubes digestifs des Chironomides peuvent être très grandes. L'accumulation des déjections qui se présentent sous forme de petits granulés sub-circulaires de quelques dixièmes de millimètres de diamètre peut

devenir si importante que l'on peut parler d'une formation d'un «sol chironomidien» de plusieurs centimètres d'épaisseur (2 à 8 en général). Ce substrat particulier, assez fluide, formé par la stratification des déjections, renferme également de nombreuses algues mortes, des débris d'organismes et des particules argilo-sableuses sédimentées. Les larves le «rebroutent» en permanence si bien que les mêmes particules peuvent transiter plusieurs fois dans un tube digestif larvaire. La plupart du temps, d'ailleurs, les tubes habités par les larves sont réalisés par l'agglomération des déjections, ce qui prouve que la «copro-architecture» n'est point l'apanage de quelques races humaines déshéritées ou de certains insectes coprophages !

## 6 b — Rôle des Chironomides dans le régime alimentaire des vertébrés aquatiques du lac Tchad

Il est bien connu que les vertébrés aquatiques ne sont pas les seuls prédateurs des Chironomides et ce qui est la règle ailleurs l'est aussi dans le lac Tchad. C'est ainsi que les Hémiptères aquatiques, certains Trichoptères, et surtout les Odonates peuvent en faire une abondante consommation. Si nous n'abordons pas un tel aspect du problème c'est en fait qu'une telle prédation est géographiquement limitée. En effet, les Trichoptères du lac Tchad sont pratiquement tous détritivores ou herbivores d'une part ; d'autre part, Hémiptères et Odonates ne sont abondants que dans les zones encombrées de végétation. Il est donc pratiquement certain que les Chironomides benthiques n'ont pas d'ennemis invertébrés hormis peut-être les larves des deux premiers stades qui peuvent éventuellement être la proie d'un petit Hémiptère parfois abondant sur le fond : *Micronecta scutellaris*.

Dans les végétaux immergés, la prédation sur l'entomofaune est certainement notable mais difficilement appréciable de façon quantitative.

Parmi les vertébrés se nourrissant de Chironomides, ceux dont l'impact prédateur est le plus grand sont certainement les poissons et les oiseaux (Anatidae et Limicoles). Les travaux de L. LAUZANNE (1972) ont montré que dans l'archipel est du lac Tchad environ 45 % du peuplement ichthyologique étaient représentés par des espèces strictement ou partiellement insectivores. Parmi les poissons exerçant leur prédation à ce niveau trophique, les Mormyridae occupent une toute première place.

Afin d'essayer d'estimer la part revenant aux Chironomides dans l'alimentation des Mormyridae, nous avons analysé un certain nombre de contenus stomacaux de sept espèces d'entre eux. Des résultats consignés dans le tableau, il apparaît nettement que, mis à part *Hyperopisus bebe* qui consomme une grande quantité de Mollusques, les autres espèces étudiées exercent essentiellement leur prédation sur l'entomofaune et toutes, hormis *Mormyrops deliciosus* semble-t-il, bien que le petit nombre d'estomacs étudiés rende incertaine notre conclusion, consomment pour une large part des larves de Chironomides.

Tableau 33  
Analyse des contenus stomacaux de quelques espèces de Mormyridae du lac Tchad

Espèces étudiées	<i>Marcusenius cyprinoides</i>		<i>Hippopotanythus harringtoni</i>		<i>Mormyrops deliciosus</i>		<i>Mormyrus rume</i>		<i>Pollimyrus istidori</i>		<i>Petrocephalus bane</i>		<i>Hyperopsis bebe</i>	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Nombre d'individus étudiés	51		3		2		9		35		28		32	
<b>CHIRONOMIDES</b>														
<i>Chironomus formosipennis</i>	20	13,7					110	66,6						
<i>C. sp.</i>	3	15,6			1	50,0					1	3,5	5	3,1
<i>Nilodorum brevibucca</i>	1	2,0					110	22,2						
<i>N. brevipalpis</i>			53	33,3										
<i>N. fractilobus</i>	238	7,8	95	66,6			6	11,1	1	20,0	7	10,7	2	6,2
<i>N. rugosum</i>	1	2,0					3	33,3						
<i>N. sp.</i>	13	17,6	45	33,3	4	50,0	1	11,1	2	2,8	1	10,7	6	3,1
<i>Cryptochironomus stilifer</i>	164	35,2					13	44,4	1	20,0	9	28,5	1	9,3
<i>C. dewulfianus</i>	25	7,8	33	33,3										
<i>C. diceras</i>	4	11,7					1	11,1	1	2,8				
<i>C. nudiforceps</i>	5	2,0	1	33,3			39	11,1	1	5,7	1	3,5		
<i>C. subovatus</i>									2	2,8				
<i>C. sp. I</i>	24	29,4					1	11,1						
<i>C. sp.</i>	18	52,9					1	11,1	1	5,7	17	17,8		
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	218	17,6	1	33,3					3	2,8				
<i>T. sp.</i>	35	29,4					1	11,1						
<i>Cladotanytarsus sp.</i>	7	2,0												
<i>Stictochironomus sp.</i>			1	33,3			39	11,1	1	5,7	1	3,5		
<i>Polypedilum fuscipenne</i>	13	17,6					55	77,7	1	17,1	6	3,5		
<i>P. sp.</i>	2	3,9	15	33,3					3	11,4			13	6,2
<i>Clinotanytus claripennis</i>	58	2,0					1	11,1			1	3,1		
<i>Ablabesmyia pictipes</i>	9	17,6												
<i>A. sp.</i>	29	54,9	4	66,6			2	44,4	1	20,0	2	47,8	2	6,2
<i>Cricotopus scottae</i>	4	2,0									1	3,5		
<b>AUTRES INSECTES</b>														
<i>Baetidae</i>	14	41,1	1	33,3			15	22,2	1	5,7	4	28,5		
<i>Povilla adusta</i> (Mandibules)	114	23,5	23	66,6	106	50	6	11,1	3	20,0	3	42,8	6	34,3
<i>Eatonica shoutedeni</i>							3	11,1						
<i>Chaoborus sp.</i>	6	5,8					6	55,5			2	32,1	1	3,1
Ceratopogonidae	3	11,7					3	33,3			5	21,4		
<i>Anisops sp.</i>									1	2,8				
<i>Micronecta scutellaris</i>	3	29,4			32	50	1	22,2	1	28,5	100	60,7	3	18,7
Gerridae													1	3,1
<i>Dipseudopsis capensis</i>	2	3,9					4	11,1						
<i>Ecnomus sp.</i>	3	11,7					1	11,1	1	2,8			1	3,1
<i>Orthotrichia sp.</i>	6	17,6	1	33,3	4	50	14	11,1	1	2,8	1	7,1	2	34,3
Agrionidae	1	2,0					4	22,2						

Espèces étudiées	<i>Marcusenius cyprinoïdes</i>	<i>Hippopotamysus haringtoni</i>	<i>Mormyrops deliciosus</i>	<i>Mormyrus rume</i>	<i>Pollimyrus isidori</i>	<i>Petrocephalus bane</i>	<i>Hyperopisus bebe</i>
<hr/>							
<b>CRUSTACÉS—ARACHNIDES</b>							
<i>Macrobrachium sp.</i>	1	2,0					1 3,1
<i>Caridina africana</i>						2	21,4
Copépodes					x 8,4		
Cladocères	1	7,8			x 22,8		x 9,3
Ostracodes	13	11,7	x 66,6			1	7,1 106 59,3
Hydracariens	3	5,8					3 12,5
<b>MOLLUSQUES</b>							
<i>Gabbia</i>							6 9,3
<i>Bellamyia</i>							56 9,3
<i>Corbicula</i>							16 18,7
<i>Biomphalaria</i>							8 9,3
<i>Bulinus</i>							10 15,5
<i>Melania</i>							2 3,1
<i>Anisus</i>							1 3,1

N = nombre moyen de chaque organisme dans les estomacs où ils étaient présents.

Pourcentage d'estomacs qui en contenaient.

Il est difficile de mettre en évidence des préférences pour une espèce plutôt que pour une autre, et la prédation s'exerce pratiquement toujours, et en premier lieu, sur les espèces abondantes dans la région de capture des poissons. Ceci implique donc que les Mormyridae ne parcourent pas de grandes distances pour se nourrir et également qu'ils choisissent peu, voire même pas du tout, les espèces qu'ils ingèrent.

La présence dans les estomacs de certains éléments faunistiques typiquement inféodés aux biotopes végétaux (*Baetidae*, *Orthotrichia*, *Povilla*...) implique que les Mormyridae viennent assez systématiquement rechercher leur nourriture dans les herbiers. Il est alors remarquable de constater que peu d'espèces de Chironomides caractéristiques de ces milieux subissent leur prédation, seules quelques larves de *C. scottae* et de *C. dewulfianus* ont été récoltées. Ceci confirme une fois de plus le rôle d'abri joué par les végétaux immergés pour les larves de Chironomides qui les peuplent.

Si l'on considère les pourcentages globaux en nombre des Chironomides ingérés par rapport aux autres proies, ils représentent respectivement 84 % du bol alimentaire de *Marcusenius cyprinoïdes*, 90 % pour *Hippopotamysus haringtoni*,

3,5 % pour *Momyrops deliciosus*, 87 % pour *Mormyrus rume*, 70 % pour *Pollimyrus isodori*, 28,4 % pour *Petrocephalus bane* et enfin 13 % pour *Hyperopisus bebe*. Il est bien évident que si l'on raisonnait en termes énergétiques, il faudrait considérer les pourcentages en poids car, si l'on tient compte du rapport des biomasses, celle d'un *Povilla adusta*, par exemple, équivaut environ à 25 fois celle d'un *Tanytarsus nigrocinctus*.

Si l'on compare les valeurs moyennes mentionnées dans le Tableau 33 aux estimations des densités larvaires supportées par les fonds dans différentes régions du lac, il apparaît que la prédation exercée par les Mormyridae est loin d'être négligeable dans toute la cuvette sud. Dans la cuvette nord, par contre, il y a nettement disproportion entre les densités larvaires et les nombres moyens de larves trouvés dans les estomacs. Quand on sait que les Mormyridae sont absents ou très rares au-dessus de 550  $\mu$ mhos, il devient très vraisemblable qu'en plus des conditions écologiques générales favorables régnant dans cette partie du lac, l'absence de prédation par ces poissons favorise un développement larvaire important.

Les Mormyridae ne sont d'ailleurs pas les seuls poissons à consommer des Chironomides et, parmi les espèces qui les recherchent, il faut citer *Heterotis niloticus* ainsi que *Synodontis schall*. La prédation exercée par *Alestes macrolepidotus* (poisson de surface), si elle porte uniquement sur les adultes émergents ou retombés dans le milieu aquatique, peut parfois ne pas être négligeable.

En ce qui concerne la prédation de l'avifaune sur les peuplements chironomidiens du lac Tchad, nous reprendrons ici quelques remarques issues d'un important travail réalisé en collaboration avec J. VIELLIARD, actuellement en cours de publication et concernant l'impact trophique de l'avifaune tchadienne sur les différents écosystèmes aquatiques de cette région.

Cette étude ayant été réalisée en 1970-1971, c'est-à-dire à une époque où la baisse de niveau du lac n'avait pas encore occasionné le découverture de grandes vasières, les limicoles étaient d'une manière générale peu abondants sur les rivages du lac Tchad ou de ses archipels, et les Anatidae se rencontraient uniquement sur les herbiers immergés ou bien dans des zones à morphologie particulière comme, par exemple, les polders en formation des rives nord-est du lac. En conséquence, trois zones de prédation pouvaient se distinguer :

#### — Prédation aérienne à l'émergence ou dans les essaïms

Relativement indépendante des conditions hydrologiques du lac, cette prédation était le fait d'un nombre réduit d'espèces. Par temps calme, en fin d'après-midi, des concentrations de sternes (*Sterna leucoptera*) et d'hirondelles (*Hirundo smithii*) étaient très fréquentes au-dessus des zones d'émergence des *Nilodorum*, par exemple. Les concentrations d'oiseaux et la localisation de leur vol de capture étaient parfois telles qu'elles reflétaient pour ainsi dire une image de l'étendue sous-aquatique du substrat d'où provenaient les Chironomides émergents. Il était, par exemple, très fréquent, lors des éclosions importantes

de *Nilodorum rugosum* de repérer grâce à l'étendue des vols d'hirondelles, les limites exactes des fonds d'argile molle située à la pointe de l'île de Berim près de Bol (cf. Fig. 14).

Les vols de Chironomides cherchant refuge dans la végétation subaquatique subissaient la prédation de petits passereaux inféodés à ces biotopes, notamment fauvettes et gobe-mouches. Les grosses espèces de Chironomides arrachés aux essaims par le vent (*C. diceras*, par exemple) étaient souvent la proie des sternes mais aussi des vanneaux armés (*Vanellus spinosa*) qui les chassaient à pied le long des berges sableuses.

#### — Prédation sur herbiers immergés

A certaines époques de l'année, en fonction de leurs migrations, quelques espèces d'Anatidae visitent les herbiers à *Ceratophyllum* et *Potamogeton*. Beaucoup s'y nourrissent de graines mais certaines espèces ont un régime incluant des insectes aquatiques dont quelques Chironomides. C'est ainsi qu'il faut citer *Nettapus auritus* (sarcelle à oreillons) et surtout *Anas hottentota* (sarcelle hottentote). Les Chironomides adultes émergeants des herbiers sont la proie des petites fauvettes qui, en raison de leur poids, peuvent se poser sur les feuilles flottantes des *Potamogeton* ou s'agripper aux inflorescences. Bien que moins nombreux, les jacanas (*Actophilornis africana*), dans leur recherche des insectes terrestres peuplant la partie aérienne des herbiers, ne négligent pas les Chironomidae.

#### — Prédation sur les polders en formation et les vasières

Il est évident que ce sont les Chironomides de ces biotopes qui paient le plus lourds tribut à l'avifaune. En 1969-70, les vasières étaient pratiquement absentes du lac lui-même mais, par contre, quelques polders en formation dans la partie nord-est du lac voyaient le rassemblement de milliers de limicoles et Anatidae. Les conditions écologiques extrêmes qui régnaient dans ces milieux à rapide évolution se prêtaient fort mal au développement de nombreuses espèces de Chironomides. Cependant, deux espèces halophiles et suffisamment eurhythmes pour supporter les écarts thermiques importants qui sévissaient dans ce milieu peu profond, y trouvaient leur optimum de développement : *Chironomus calipterus* et *Cryptochironomus deribae* (DEJOUX, 1970 c et 1971 c). C'est ainsi que nous avons relevé des peuplements larvaires de plus de 11 000 individus par mètre carré comprenant uniquement ces deux espèces. La prédation par l'avifaune était à la même époque extrêmement importante, tant par les limicoles (bécasseaux, avocettes, échasses, barges) peuplant les vasières de bordure que par différents Anatidae évoluant sur tout le plan d'eau peu profond. Le plus grand prédateur étant, sans conteste, *Anas capensis* (sarcelle du Cap) : dans les jabots d'exemplaires capturés par J. VIELLIARD sur le polder de Djiboulboul, nous avons trouvé jusqu'à 15 000 larves de Chironomides appartenant aux deux espèces mentionnées ci-dessus (VIELLIARD, 1972).

Pour conclure ces quelques observations et réflexions concernant la place des Chironomides dans la chaîne trophique, on peut dire que

si ces Diptères n'ont pas une place prépondérante dans «l'économie énergétique» du lac Tchad, à la différence des éléments phyto-ou zooplanctoniques par exemple, ils n'en jouent pas moins un rôle important dans *les zones où ils abondent*. Il est bien évident que le peuplement des eaux libres de la cuvette sud, par exemple, est si peu dense qu'il en est négligeable. Par contre, nous avons vu que la situation dans la cuvette nord était toute autre et, si dans cette région ils représentent un faible apport énergétique pour les animaux prédateurs, leur rôle dans la transformation de la matière organique est considérable. Le passage dans leur système digestif de grandes quantités de matière organique en cours de décomposition accélère les processus de réduction et facilite d'autant l'action des bactéries. Quand on connaît l'importance des masses de matières végétales qui sont annuellement en cours de décomposition dans le lac Tchad, il devient évident que la participation des larves de Chironomides aux processus de recyclage des sels minéraux ne peut, en aucun cas, être négligée.

S'ils constituent un apport trophique certain pour l'ichtyofaune, on ne peut pas dire, par contre, qu'ils lui sont indispensables, et les études concernant les régimes alimentaires des poissons du lac Tchad ont montré la diversité des proies ingérées chez les insectivores et la grande plasticité des régimes en fonction des sources disponibles de nourriture.

En ce qui concerne l'avifaune, il faut remarquer que les polders en formation représentaient en 1969-70 un modèle réduit du processus actuel d'assèchement du lac. Déjà en 1973, alors que les limicoles y étaient autrefois pour ainsi dire absents, nous avons vu les immenses vasières récemment formées se peupler lentement. Si de telles conditions écologiques se maintiennent encore quelques années, il n'est pas impensable que le lac, ou tout au moins ce qui en restera, devienne une étape recherchée par les migrateurs. Au lieu de l'utiliser comme simple reposoir, ils y trouveront alors une nourriture qui, à l'image de celle des polders, sera d'une faible richesse spécifique mais très abondante.

## CONCLUSION

S'il nous fallait qualifier les peuplements chironomidiens du lac Tchad en quelques mots, nous choisirions sans hésiter richesse spécifique et instabilité.

La richesse spécifique provient essentiellement de la position géographique du lac qui représente non seulement une zone de confluence faunistique mais qui a très certainement été le lieu, au quaternaire récent, d'une explosion de la faune d'origine nilotique. Ce milieu extrêmement vaste en période de pluviométrie normale ne renferme très certainement pas d'espèces endémiques. Nous venons, en effet, de retrouver au Sénégal *Rheotanytarsus ceratophylli* Dejoux que nous avons décrit du lac Tchad et, très récemment, nous avons trouvé en Haute-Volta une espèce nouvelle de *Polypedilum* que nous mentionnons du lac Tchad sous le nom de *Polypedilum sp.I*. Actuellement, seul *Cryptochironomus sp. I*, espèce qui semble devenir abondante dans le lac, n'a pas encore été retrouvé ailleurs. Le peu de récoltes réalisées jusqu'à maintenant en Afrique ne nous autorise toutefois pas à la considérer comme endémique.

Il est certain que la diversité des biotopes présents dans le lac Tchad est un facteur extrêmement favorable au développement de nombreuses espèces et il faut souligner une nouvelle fois le rôle très important joué par les végétaux aquatiques ou semi-aquatiques. Possédant leur faune propre, ils ne peuvent être considérés uniquement comme des réservoirs faunistiques pouvant éventuellement servir de base au repeuplement des milieux benthiques après remise en eau, mais ils abritent cependant un nombre suffisant d'espèces ubiquistes pour qu'on puisse les considérer comme des réserves naturelles.

Par ailleurs, la faible profondeur du lac Tchad qui le rend assimilable à une vaste zone littorale est, en dehors de la période de sécheresse extrême que nous connaissons actuellement, un facteur bénéfique pour l'installation de peuplements

diversifiés qui y trouvent de grandes surfaces colonisables et une oxygénation partout suffisante.

En contre partie de ces facteurs écologiques favorables, les variations hydrologiques du milieu vont être responsables de l'instabilité de tout cet écosystème et, par conséquence directe, de l'instabilité des peuplements chironomidiens eux-mêmes. Que ce soient les écarts thermiques, les variations du gradient de salinité, les changements extrêmement rapides du niveau, les assèchements périodiques, la remise en suspension des sédiments, tous ces facteurs concourent par leurs variations brutales à rendre chaque situation observée, éphémère.

D'une très grande plasticité, favorisés par la présence dans leur cycle de développement d'une phase aérienne pendant laquelle a lieu la reproduction, les peuplements chironomidiens évoluent extrêmement vite. Profitant de conditions momentanément favorables, on verra une espèce se développer en très grande abondance puis, quelques mois plus tard, disparaître presque complètement pour se redévelopper ailleurs. Dans de telles conditions, il est difficile de mettre en évidence des constantes écologiques qui soient valables pour de longues années ; plus intéressantes sont alors les études portant sur des phénomènes écologiques comme les relations liant les différentes espèces à leurs biotopes, ou biologiques comme les cycles de développement et les rythmes d'émergence.

Dans ces domaines, nous avons pu caractériser les peuplements chironomidiens très particuliers qui sont ceux des climats tropicaux et mettre en évidence la rapidité du déroulement des processus biologiques sous l'action d'un facteur essentiel : la température élevée résultant de l'énorme apport d'énergie calorifique. On aboutit alors aux notions très complexes de production et de productivité qui demandent pour être abordées une connaissance parfaite de la biologie des espèces. Dans les rares cas où cette connaissance existe, il est alors possible d'estimer la quantité de matière organique produite annuellement pour une espèce et l'on s'aperçoit que, malgré la petitesse des organismes en cause, cette biomasse peut être très importante, dépassant de loin les stocks instantanés en raison d'un rapport P/B, c'est-à-dire de la production annuelle à la biomasse moyenne instantanée, qui peut être de 30 à 40 ! Il devient évident que la seule constitution de la matière organique produite demande un transfert d'énergie considérable et dans le milieu très particulier qu'est le lac Tchad, c'est peut-être à ce niveau que se situe la véritable place des Chironomides. Plus important que leur rôle direct dans la nutrition des poissons insectivores, le fait qu'ils participent activement à la transformation des masses de matière organique végétale produites dans le lac Tchad, leur confère une position de premier plan dans l'équilibre de cet écosystème complexe.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABREU (E.J.) – 1923 – Essayo de une monografia de los Tendipedides de los islas Canarias. *Mem. R. Acad. Barcelona*, 14, 159-326.
- ALLANSON (B.B.) – 1961 – Investigations into the ecology of polluted inland waters in the Transvaal. Part. I, *Hydrobiologia*, 18, 1-76.
- ANDREWARTHA (H.G.), BIRCH (L.C.) – 1964 – The distribution and abundance of animals, *University of Chicago Press*, 783 p.
- ARMITAGE (P.D.) – 1968 – Some notes on the food of the Chironomid larvae of a shallow woodland lake in South Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, 5, 6-13.
- BERCZICK (A.) – 1961 – Einige Beobachtungen bezüglich der horizontalen Verteilung des Makrobenthos seichter «pannonischer» Seen. *Acta Zool. Hung.*, 7, 49-72.
- BERCZICK (A.) – 1965 – Die Chironomiden larven aus dem Periphyton der Landungsmolen im Donauabschnitt zwischen Budapest und Mottacs. *Acta Zool. Acad. Sc. Hung.*, 11, 3/4, 226-236.
- BERCZICK (A.) – 1968 – Über die Wasserfauna im Anland des ungarischen Donauabschnittes. *Opusc. Zool. Budapest*, 6, 79-91.
- BONNET (L.) – 1964 – Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. sol.* I, 2, 123-408.
- BOUCHARDEAU (A.), LEFEVRE (R.) – 1957 – Monographie du lac Tchad. *Comité inter-africain d'études hydrauliques*, Paris, 114 p.
- BURBANK (W.D.), MOZLEY (S.C.) – 1969 – Laboratory and field studies of Chironomids from a shallow, five hectare lake of South-eastern United States. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 17, 895-899.
- CARMOUZE (J.P.) – 1969 – La salure globale et les salures spécifiques des eaux du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, V, 3/4, 191-212.
- CARMOUZE (J.P.), DEJOUX (C.), DURAND (J.R.), GRAS (R.), ILTIS (A.), LAUZANNE (L.), LEMOALLE (J.), LEVEQUE (C.), LOUBENS (G.), SAINT-JEAN (L.) – 1972 – Grandes zones écologiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VI, 2, 103-169.

- CHRISPEELS (A.) – 1959 – Larves de Chironomidae (*Diptera, Nematocera*) in : Exploration des lacs Kivu, Édouard et Albert (1952-1954). *Inst. Roy. Sci. Natur.*, Bruxelles, 3, 137-188.
- CHUTTER (F.M.) – 1963 – Hydrobiological studies on the Vaal river in the Vereeniging area. Part I *Hydrobiologia*, 21, 1-2, 1-65.
- CORBET (P.S.) – 1958 – Lunar periodicity of aquatic insects in lake Victoria. *Nature*, 182, 330-331.
- DAGET (J.) – 1970 – Les modèles mathématiques en écologie. Cours du DEA d'écologie. *Fac. Sci. Paris*, 105 p., multigraphié.
- DAGET (J.), LECORDIER (C.), LEVEQUE (C.) – 1972 – Notion de nomocénose : ses applications en écologie. *Bull. Soc. Écol.*, III, 4 : 448-462.
- DAVID (F.N.), MOORE (P.G.) – 1954 – Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot.*, 18, 47-53.
- DEBAUCHE (H.R.) – 1962 – The structural analysis of animal communities in the soil. In *Progress in soil Zoology* (ed. P.W. Murphy), London, 10-25.
- DE BONT (A.F.) – 1972 – La productivité du lac Tanganyika. *Verh. Int. verein. Limnol.*, 18, 656-660.
- DEJOUX (C.) – 1968 a – Le lac Tchad et les Chironomides de sa partie est. *Ann. Zool. Fenn.*, 5, 27-32.
- DEJOUX (C.) – 1968 b – Contribution à l'étude des insectes aquatiques du Tchad. Catalogue des Chironomidae, Chaoboridae, Odonates, Trichoptères, Hémiptères, Éphéméroptères. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, II, 2, 51-78.
- DEJOUX (C.) – 1968 c – Description d'une méthode d'élevage des Chironomides, adaptée aux pays tropicaux: *Hydrobiologia*, 31, 3/4, 419-463.
- DEJOUX (C.) – 1969 a – Les insectes aquatiques du lac Tchad. Aperçu systématique et bio-écologique. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17, 900-906.
- DEJOUX (C.) – 1969 b – Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (2<sup>e</sup> note). Description de *Tanypus fuscus* et *Tanypus lacustris*. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 2<sup>e</sup> sér., 41, 5, 1152-1163.
- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.) – 1969 c – Évolution qualitative et quantitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, III, 1, 3-58.
- DEJOUX (C.) – 1970 a – Recherches sur le cycle de développement de *Chironomus pulcher*. *The Canadian entomologist.*, 103, 465-470.
- DEJOUX (C.) – 1970 b – Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (3<sup>e</sup> note). Description comparée des nymphes de *Nilodorum brevipalpis*, *N. brevibuca* et *N. fractilobus*. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 42, 1, 175-184.
- DEJOUX (C.) – 1970 c – Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (4<sup>e</sup> note). Description de *Stictochironomus puripennis*, *Chironomus formosipennis*, *C. calipterus*. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, IV, 2, 39-51.

- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.) – 1971 a – Nature des fonds et répartition des organismes benthiques dans la région de Bol (archipel est du lac Tchad). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, V, 3-4, 213-223.
- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.) – 1971 b – Prospection hydro-biologique du lac de Léré (Tchad). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, V, 2, 179-188.
- DEJOUX (C.) – 1971 c – Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (5è note). Description de *Chironomus (Cryptochironomus) deribae (Polypedilum) fuscipenne*. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, V, 2, 87-100.
- DEJOUX (C.), SAINT-JEAN (L.) – 1972 – Étude des communautés d'herbiers du lac Tchad : recherches préliminaires. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VI, 1, 67-83.
- DEJOUX (C.) – 1973 a – Contribution à l'étude des Chironomides du Tchad (6è note). Description de *Tanytarsus (Rheotanytarsus) Ceratophylli* n. sp. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VII, 2, 65-75.
- DEJOUX (C.) – 1973 b) – Données faunistiques nouvelles concernant les Chironomides (Diptères Nématocères) de la région éthiopienne. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VII, 2, 77-93.
- DUPONT (B.) – 1970 – Distribution et nature des fonds du lac Tchad (nouvelles données). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, II, 1, 9-42.
- DUPONT (B.), LEMOALLE (J.) – 1972 – Les oolithes et pseudo-oolithes ferrugineuses du lac Tchad. *C.R. Somm. S.G.F.*, 4, 309-310.
- EDGAR (W.D.), MEADOWS (P.S.) – 1969 – Case construction, movement, spacial distribution and substrata selection in the larvae of *Chironomus riparius* Meigen. *J. ex. Biol.*, 50, 247-253.
- EDMONSON (W.T.) – 1974 – Secondary production. *Mitt. Int. Verein Limnol.*, 20, 229-272.
- ELLIOTT (J.M.) – 1971 – Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Fresh. Wat. Biol. Ass.*, 25, 144 p.
- EVANS (D.A.) – 1953 – Experimental evidence concerning contagious distributions in ecology. *Biometrika*, 40, 186-211.
- FAURE (H.) – 1969 – Lacs quaternaires du Sahara. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 17, 131-146.
- FINNEY (D.J.) – 1946 – Field sampling for the estimation of wireworm populations. *Biometrics*, 2, 1, 1-7.
- FITTKAU (E.J.) – 1962 – Die Tanypodinae. *Berlin*, 1-453.
- FRANK (G.H.) – 1963 – The hatching pattern of five species of Chironomid from a small reservoir in the eastern transvaal lowveld as revealed by a new type of trap. *Hydrobiologia*, 25, 1-2, 52-68.
- FREEMAN (P.) – 1953 a – Chironomidae from western Cape Province. I. *Oroc. R. Ent. Soc. London*, B, 22, 127-135.

- FREEMAN (P.) – 1953b – Id., II, *Ibid.*, 22, 201-213.
- FREEMAN (P.) – 1954a – Id., III, *Ibid.*, 23, 17-25
- FREEMAN (P.) – 1954b – Id., IV, *Ibid.*, 23, 172-180.
- FREEMAN (P.) – 1954c – East African Chironomidae and Ceratopogonidae. *Arch. Hydrobiol.*, 48, 4, 446-448.
- FREEMAN (P.) – 1955a – Exploration du parc national Albert Chironomidae (Diptera Nematocera). Mission G.F. de Witte 1933 - 195. *Brussels*, 83, 1-40.
- FREEMAN (P.) – 1955b – Diptera (Nematocera) Chironomidae. In Hanström Brink et Rudebeck. *South. Afr. Anim. Life*, V, 2, 361-381.
- FREEMAN (P.) – 1955c - Chironomidae (Diptera Nematocera) – Exploration du parc national Ubamba (Mission de WITTE 1946-1949). *Brussels*, 35, 95-102.
- FREEMAN (P.) – 1955d – Contribution à l'étude de la faune entomologique du Ruanda Urundi (Mission P. BRASILEWSKY, 1953). XXIX, Diptera Chironomidae. *Ann. Mus. Congo Belge, Tervuren*, VIII, 36, 187-189.
- FREEMAN (P.) – 1955e – A study of the Chironomidae (Diptera) of Africa south of the Sahara. Part I. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Entomol.*, 4, 1-67.
- FREEMAN (P.) – 1956a – Id. II, *Ibid.*, 4, 385-366 .
- FREEMAN (P.) – 1956b – Some Chironomidae (Diptera) from French west Africa. *Bull. IFAN*, 18 (série A), 1, 93-96.
- FREEMAN (P.) – 1957a – A study of the Chironomidae (Diptera) of Africa south of the Sahara. Part III. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Entomol.*, 5, 321-426.
- FREEMAN (P.) – 1957b – Chironomidae (Diptera, Nematocera). Imagines. Exploration hydrobiologique des lacs Kivu, Édouard et Albert (1952-1954). *Inst. Roy. Sci. Nat., Bruxelles*, 2, 207-221.
- FREEMAN (P.) – 1958 – A study of the Chironomidae (Diptera) of Africa south of the Sahara. Part IV. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Entomol.*, 6, 261-363.
- FREEMAN (P.) – 1961 – Diptera Chironomidae. Le parc national du Nio Kolo koba: *Mem. IFAN*, 62, 273-274.
- FREEMAN (P.) – 1964 – A new species of *Diamesa* (Diptera Chironomidae) from Africa south of the Sahara. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, 67, 407-408.
- FRYER (G.) – 1959 – Lunar rythm of emergence, differential behaviour of the sexes, and other phenomena in the african midge : *Chironomus brevibucca*. *Bull. of Ent. Res.*, 50, 1-8.
- GOETGHEBUER (M.) – 1934a – Ceratopogonides et Chironomides du Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, XXV, 2, 191-205.
- GOETGHEBUER (M.) – 1934b – Ceratopogonidae et Chironomidae recueillis en Palestine. *Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., Brussels*, 74, 214-216.
- GOETGHEBUER (M.) – 1935 a – Deux Chironomides nouveaux du Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, XXVII, 3, 397-399.

- GOETGHEBUER (M.) – 1935b – Chironomides du Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, XXVII, 3, 38-53.
- GOETGHEBUER (M.) – 1936 – Id., *Ibid.*, XXVIII, 4, 453-492.
- GOETGHEBUER (M.) – 1938 – Mission Robert T.H. Dollfus en Égypte. XX Diptera. III. Chironomidae. *Mem. Inst. Égypte*, Cairo, 37, 267-272.
- GRAS (R.), ILLIS (A.), LEVEQUE-DUWAT (S.) – 1967 – Le plancton du Bas Chari et de la partie est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, I, 1 4, 25-96.
- GREEN (R.H.) – 1966 – Measurements of non-randomness in spacial distributions. *Researches Popul. Ecol. Kyoto Univ.*, 1, 1-7.
- HARRISON (A.D.), KELLER (P.), DIMOVIC (D.) – 1960 – Ecological studies on olifantsvlei, near Johannesburg. *Hydrobiologia*, 15, 1-2, 89-134.
- HARRISON (A.D.) – 1961 – Chironomidae from southern Africa. Document ronéotypé à diffusion restreinte. *National Institute for water research*. Pretoria 1-3.
- HARRISON (A.D.), KELLER (P.), LOMBARD (W.A.) – 1963 – Hydrobiological studies on the vaal river in the vreeniging area. Part II. *Hydrobiologia*, 21, 1-2, 66-89.
- HARRISON (A.D.) – 1966 – Recolonisation of a rhodesian stream after drought. *Arch. Hydrobiol.*, 52, 3, 405-421.
- HINTON (H.E.) – 1951 – A new Chironomid from Africa, the larva of which can be deshydrated without injury. *Proc. Zool. Soc. London*. 121, 2, 371-380.
- HOPSON (A.J.) – 1968 – The gillnet fisheries of lake Chad. *Federal fisheries Service, occasional paper n° 11, Lake Chad research station Mamamfatori. Lagos*, 64 p.
- JONASON (P.M.) – 1961 – Population dynamics of *Chironomus anthracinus* in the profundal of Lake Erso. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, IXV, 6, 196-203.
- KAJAK (Z.) – 1963 – Analysis of quantitative benthic methods. *Ecol. Pol.*, XI, 1, 1-56.
- KAJAK (Z.) – 1964a – Experimental investigations on benthos abundance on the bottom of Lake Sniardwy. *Ecol. Pol.*, A, 12, 11-31.
- KAJAK (Z.) – 1964b – Remarks on conditions influencing the appearance of new generations of Tendipedidae Larvae. *Ecol. Pol.*, XII, 173-183.
- KAJAK (Z.) – 1966 – Field experiment in studies on benthos density of some Mazurian lakes. *Verh. Int. Symp. über Chiro.*, 150-158.
- KAJAK (Z.) – 1968 – Feeding of benthic non predatory Chironomidae in lakes. *Ann. Zool. Fenn.*, 5, 57-64.
- KIEFFER (J.J.) – 1910 – Étude sur les Chironomides des Indes orientales avec quelques espèces d'Égypte. *Mem. Ind. Mus. Calcutta*, 2, 181-242.

- KIEFFER (J.J.) – 1914a – South African Chironomidae. *Cape Town. Ann. S. Afr. Mus.*, 259-270.
- KIEFFER (J.J.) – 1914b – Chironomides du lac Tiberiade. *Calcutta. J. As. Soc. Beng.*, 10, 369-372.
- KIEFFER (J.J.) – 1914c – A new genus of Chironomid from the Cape. *Ann. South Afr. Mus.*, 523-525.
- KIEFFER (J.J.) – 1918 – Chironomides d'Afrique et d'Asie conservés au Museum national de Budapest. *Ann. Mus. Nat. Hungarici*, XVI, 30-85.
- KIEFFER (J.J.) – 1921 – Chironomides de l'Afrique Équatoriale. 1ère partie. *Ann. Soc. Ent. France*, 90, 1-56.
- KIEFFER (J.J.) – 1922 – Id. II. *Ibid.*, 91, 1-72.
- KIEFFER (J.J.) – 1923a – Id. III. *Ibid.*, 92, 149-203.
- KIEFFER (J.J.) – 1923b – Description de quelques Chironomides exotiques. *Ann. Soc. Sci., Bruxelles*, 40, 181-186.
- KIEFFER (J.J.) – 1923c – Chironomides de l'Afrique du Sud. *Ann. Soc. Sci., Bruxelles*, XLII, 3, 382-388.
- KIEFFER (J.J.) – 1924 – Six nouveaux Chironomides d'Afrique. *Ann. Soc. Sci., Bruxelles*, XL III, 1, 255-261.
- KIEFFER (J.J.) – 1925 – Chironomides d'Égypte. *Bull. Soc. Roy. Ent. Égypte. Cairo*, 25, 244-313.
- KIEFFER (J.J.) – 1930 – A new genus of Chironomid from the Cape. *Ann. S. Afr. Mus. London*, 17, 523-525.
- KRUSEMAN (G.) – 1951 – Note on Tendipedidae of the Suez Canal. *Bijdr. Dierk., Leiden*, 28, 249-254.
- KUGLER (J.) – 1966 – Vorläufig Mitteilung über die Chironomidenfauna des Tiberiassees. *Gewässer und Abwässer*, 41-42, 70-84.
- KUGLER (J.), CHEN (H.) – 1968 – The distribution of Chironomid larvae in Lake Tiberias (Kinneret) and their occurrence in the food of fish of the lake. *Israël Journal of Zoology*, 17, 97-115.
- KUGLER (J.), WOOL (D.) – 1968 – Chironomidae (Diptera) from the Hula Nature Preserve, Israël, *Ann. Zool. Fenn.*, 5, 76-83.
- KUGLER (J.) – 1971 – The development stages of *Leptochironomus stilifer* (Diptera Chironomidae) and the characters of the genus *Leptochironomus*. *The Canadian Entomologist*, 103, 3, 341-346.
- LAUZANNE (L.) – 1972 – Régimes alimentaires des principales espèces de poissons de l'archipel oriental du lac Tchad. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 18, 636-646.
- LAVILLE (H.) – 1971 – Recherche sur les Chironomides (Diptera) lacustres du Massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). Communautés et production. *Ann. Limnol.*, 7, 3, 335-414.

- LELLAK (J.) – 1968 – Positive phototaxis des Chironomiden Larvule als regulierender Faktor ihrer Verteilung in stehenden Gewässern. *Ann. Zool. Fenn.*, 5, 84-87.
- LELOUP (E.) – 1952 – Exploration hydrobiologique du lac Tanganyika 1946-47. I. Les Invertébrés. Bruxelles, 1952, 70-100.
- LEMOALLE (J.) – 1973 – L'énergie lumineuse et l'activité photosynthétique du phytoplancton dans le lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VII, 2, 95-116.
- LENZ (F.) – Ein afrikanischer Salzwasser *Chironomus* aus dem Mageninhalt eines Flamingo. *Arch. Hydrobiol.*, 21, 447-453.
- LEONOARD (J.) – 1969 – Aperçu sur la végétation. In *Monographie hydrologique du lac Tchad.*, 11 p.
- LEVEQUE (C.) – 1972 a – Mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VI, 1, 3-45.
- LEVEQUE (C.), CARMOUZE (J.P.), DEJOUX (C.), DURAND (J.R.), GRAS (R.), ILLIS (A.), LEMOALLE (J.), LOUBENS (G.), LAUZANNE (L.), SAINT-JEAN (L.) – 1972 – Recherches sur les biomasses et la productivité du lac Tchad. *Proc. IBP. UNESCO Symp. on Prod. prob. of Freshwaters.* WARSZAWA (KRAKOW), 165-181.
- LEVEQUE (C.) – 1972 b – Mollusques benthiques du lac Tchad : Écologie, production et bilans énergétiques. *Thèse de Doctorat*, Paris, 225 p.
- LEWIS (D.J.), HENRY (A.J.), GRINDLEY (D.N.) – 1954 – Daily changes in the numbers of Chironomid midges at Khartoum. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A) 29, 124-128.
- LEWIS (D.J.) – 1956 – Chironomidae as a pest in the northern Sudan. *Acta tropica*, 13, 142-158.
- LEWIS (D.J.) – 1957 – Observations of Chironomids at Khartoum. *Bull. Ent. Res.*, 47, 723-735.
- MACDONALD (W.W.) – 1953 – Lake flies. *Uganda Journal*, Kampala, 17, 124-134.
- MACDONALD (W.W.) – 1956 – Observations on the biology of Chaoborids and Chironomids in lake Victoria and on the feeding habits of the «elephant snout fish» (*Momyrus kamume Forsk.*). *J. Anim. Ecol.*, 25, 36-53.
- McGOWAN (L.) – 1969 – Investigations into the Chironomid and Chaoborid members of the benthic fauna of Lake George, Uganda. Rapport de la réunion régionale d'hydrobiologistes d'Afrique tropicale. Nairobi, Kenya, 130-132.
- MC LACHLAN (A.J.) – 1969 a – Substrat preferences and invasion behaviour exhibited by larvae of *Nilodorum brevibucca* Freeman (Chironomidae) under experimental conditions. *Hydrobiologia*, 33, 2, 237-249.
- MC LACHLAN (A.J.) – 1969 b – The effect of aquatic macrophytes on the variety and abundance of benthic fauna in a newly created lake in the tropics (lake Karibā). *Arch. Hydrobiol.*, 66, 2, 212-231.

- MC LACHLAN (A.J.) – 1969 c – Some effects of water level fluctuation on the benthic fauna of two central african lakes. *New letter*, 13, 58-63.
- MC LACHLAN (A.J.) – 1969 d – Notes on some larval and pupal chironomids (*Diptera*) from lakes Kariba ; Rhodesia. *J. Nat. Hist.*, 3, 261-293.
- MC LACHLAN (A.J.) – 1970 – Some effects of annual fluctuations in water level on the larval Chironomid communities of lake Kariba. *J. Ann. Ecol.*, 39, 79-90.
- MC LACHLAN (A.J.) – 1971 a – Some immature stages of the subgenus *Chironomus* (Meigen) (*Diptera* : Chironomidae) from Malawi, central Africa. *Journ. of Ent.*, 40, 2, 173-178.
- MC LACHLAN (A.J.), MC LACHLAN (S.M.) – 1971 b – Benthic Fauna and sediments in the newly created lake Kariba (Central Africa). *Ecology*, 52, 5, 800-809.
- MORISITA (M.) – 1959 – Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyoshy Univ., sér. E, Biol.*, 2, 215-235.
- MOTHES (G.) – 1963 – Ein Beitrag zur Kenntnis der Chironomiden des Stechlinsees. *Verh. Int. Symp. über Chironomiden*, 85-93.
- PEARSON (E.S.), KARTLEY (H.O.) – 1966 – Biometrika tables for statisticiens. (3rd. ed.) Cambridge.
- PETR (T.) – 1968 a – Distribution abundance and food of commercial fish in the Black Volta and the Volta man made Lake in Ghana during the first period of filling (1964-1966). I. Mormyridae, *Hydrobiologia*, 32, 417-448.
- PETR (T.) – 1968 b – Population changes in aquatic invertebrates liwing on two water plants in a tropical man made lake. *Hydrobiologia*, 32, 417-448.
- PETR (T.) – 1969 – Development of bottom fauna in the man made Volta lake in Ghana. *Vehr. Int. Ver. Limnol.*, 17, 273-281.
- PETR (T.) – 1970 – Chironomidae (*Diptera*) from light catches on the man made Volta lake in Ghana. *Hydrobiologia*, 35 3-4, 449-468.
- REISS (F.), FITTKAU (E.J.) – 1971 – Taxonomie und Ökologie europäisch verbreiteter *Tanytarsus* Arten (Chironomidae, *Diptera*). *Arch. Hydrobiol.*, 40, 1-2, 75-200.
- RZOSKA (J.) – 1964 – Mass outbreaks of insects in the Sudanese Nile basin. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 15, 194-200.
- ROCHE (M.A.) – 1968 – Première estimation des apports en sels au lac Tchad par le Chari. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrol.*, V, 1, 55-59.
- ROCHE (M.A.) – 1969 – Évolution dans l'espace et dans le temps de la conductivité électrique des eaux du lac Tchad d'après les résultats de 1908, 1957, 1962 à mars 1968. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrol.*, VI, 1, 35-74.
- SAPKAREV (J.) – 1972 – Dynamics of the biomass of bottom fauna from Ohrid lake ; Macedonia. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 18, 494-504.

- SCOTT (K.M.) – 1958 – Hydrobiological studies on the great Berg, Western Cape Province, III. The Chironomidae. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 35, 277-298.
- SCOTT (K.M.) – 1967 – The larval and pupal stages of the midge *Tanytarsus (Rheotanytarsus) fuscus* Freeman (Diptera : Chironomidae). *The Journal Ent. Soc. S. Africa*, 30, 2, 174-184.
- SERRA-TOSIO (B.) – 1968 – Sels minéraux dissous et densités des populations de Chironomides dans les cours d'eau de montagne. *Trav. Lab. Hydrobiol.*, Grenoble. 59/60, 13-38.
- SYRJAMAKI (J.) – 1964 – Swarming and mating behaviour of *Allochironomus crassiforceps* Kieff. (Dipt. Chironomidae). *Ann. Zool. fenn.*, 1, 125-145.
- TAYLOR (C.C.) – 1953 – Nature of variability in trawling catches. *Fishery Bull. Fish. Wildl. Serv. U.S.*, 54, 145-166.
- THIENEMANN (A.) – 1934 – Die Tierwelt der Tropischen Pflanzengewässer. *Arch. Hydrobiol.*, 13, 1-91.
- THOMAS (J.D.) – 1966 – Some preliminary observations on the fauna and flora of a small man made lake in the west african savana. *Bull. I.F.A.N.*, 28, A, 542-562.
- TILHO – 1913 – Documents scientifiques de la mission Tilho (1903-1913). I. Paris, Imprimerie nationale. Ministère des Colonies. 411 p.
- TJONNELAND (A.) – 1958 – Observations on three species of east african Chironomidae (Diptera). *Bergen Naturvitenskapelig rekke*, 17, 1-20.
- TJONNELAND (A.) – 1962 – The nocturnal flight activity and the lunar rythm of emergence in the african midge. *Conochironomus acustistilus* (Freeman). *Zoology*, 4, 21.
- VERBEKE (L.) – 1957 – Recherches écologiques sur la faune des grands lacs de l'est du Congo Belge. *Expl. Hydrobiol. des lacs Kiwu, Edouard et Albert*, V, 3, 1-177.
- VIELLIARD (J.) – 1972 – Recensement et Statut des populations d'Anatidés du bassin tchadien. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, VI, 1, 85-100.
- WATERS (T.F.) – 1969 – The turn-over ratio in production ecology of freshwater invertebrates. *Amer. Naturalist*, 103, 30, 173-185.
- WOOL (D.), KUGLER (J.) – 1968 – Laboratory culture of Chironomid species from the Hula Nature Preserve. Israël, *Ann. Zool. Fenn.*, 5, 153-154.
- ZAÏKA (V.E.) – 1970 – Rapports entre la productivité des mollusques aquatiques et la durée de leur vic. *Cah. biol. Mar.*, 11, 1, 99-108.

*Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes, les pays qui en font partie et sur les problèmes posés par leur développement.*

**CAHIERS ORSTOM** (séries périodiques)

- **biologie**: études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale: agronomie, biologie et amélioration des plantes utiles, entomologie agricole, nématologie.
- **entomologie médicale et parasitologie**: systématique et biologie des arthropodes d'intérêt médical et vétérinaire, parasitologie, épidémiologie des grandes endémies tropicales, méthodes de lutte contre les vecteurs et les nuisances.
- **géologie**: pétrologie et cycles des éléments (géochimie) - hydrogéologie - altération et érosion - sédimentologie - stratigraphie - orogénèse continentale - métallogénèse - paléogéographie - structure et évolution des fonds océaniques.
- **hydrologie**: études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes.
- **océanographie**: hydrologie, physico-chimie, hydrodynamique, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, niveaux de production, dynamique des stocks, prospection faunistique (Sud-ouest Pacifique, Canal de Mozambique et environs, Atlantique Tropical Est).
- **hydrobiologie**: physico-chimie, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, dynamique des stocks, action des insecticides sur la faune (Bassin Tchadien, Côte d'Ivoire).
- **pédologie**: problèmes soulevés par l'étude des sols: morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels. à l'eau, à l'érosion, à la fertilité.
- **sciences humaines**: études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques.

**MÉMOIRES ORSTOM**: consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (82 titres parus).

**ANNALES HYDROLOGIQUES**: depuis 1959, deux séries sont consacrées: l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

**FAUNE TROPICALE**: collection d'ouvrages principalement de systématique, pouvant couvrir tous les domaines géographiques où l'ORSTOM exerce ses activités (19 titres parus).

**INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES**: mises au point et synthèses au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (27 titres parus).

**TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM**: cette collection, diverse dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très variés quant à leur origine, leur nature, leur portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (48 titres parus).

Les études en matière de géophysique (gravimétrie, sismologie, magnétisme...) sont publiées, ainsi que certaines données (magnétisme) dans des séries spéciales: **GÉOPHYSIQUE** et **OBSERVATIONS MAGNÉTIQUES**.

**L'HOMME D'OUTRE-MER**: cette collection, exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, est réservée à des textes d'auteurs n'appartenant pas à l'ORSTOM, mais dont celui-ci assure la valeur scientifique (co-édition Berger-Levrault) (10 ouvrages parus).

De nombreuses **CARTES THÉMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressant des domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

**BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE** (périodicité mensuelle; ancienne dénomination jusqu'en 1970: Bulletin signalétique d'entomologie médicale et vétérinaire) (XXIII<sup>e</sup> année).

O.R.S.T.O.M.

*Direction générale :*

24, rue Bayard - 75008 PARIS

*Service des Publications :*

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

---

Imp. S.S.C. Bondy  
ORSTOM Éditeur

Dépôt légal : 1e trim. 1977  
I.S.B.N. : 2-7099-0429-2