

50376
1987
373-2



50376
1987
373-2

QUATRIEME PARTIE

SYNTHESE ECOLOGIQUE ET EXPLOITATION DU MILIEU

Le milieu et les peuplements de poissons viennent d'être abordés sous l'aspect descriptif (1ère et 2ème parties) puis explicatif (3ème partie). Dans la quatrième partie, nous essaierons de comprendre la formation et l'organisation de l'ensemble ichthyologique tchadien d'un point de vue adaptatif et évolutif, les propriétés qui en résultent et leurs conséquences pour l'exploitation. Schématisant les descriptions précédentes, nous nous attacherons aux interactions entre les principaux intervenants que nous venons de présenter et ferons largement appel aux données bibliographiques.

Après une présentation de différents lacs plats africains et une synthèse de leurs caractéristiques communes, nous essaierons de dégager l'originalité du lac Tchad pour comprendre les adaptations au niveau des espèces et des communautés des poissons.

Au niveau de l'espèce, nous aborderons deux aspects de la biologie des poissons (respiration et reproduction) pour montrer l'intégration des espèces au milieu par des compromis forgés par la sélection naturelle ou stratégies adaptatives.

A un niveau d'organisation supérieur dans l'écosystème, on peut considérer que le peuplement ichthyologique s'est constitué en entité structurée et qu'il correspond à une stratégie coenotique adaptée à l'exploitation d'un biotope particulier. Nous verrons si cette conception est applicable au lac Tchad.

La pêche traditionnelle est aussi une adaptation de l'Homme au milieu et aux peuplements ichthyologiques. Cette adaptation apparaît dans les différentes techniques utilisées et les changements de mode de vie avec l'évolution du milieu. Mais actuellement, l'adéquation entre le milieu et le peuplement ichthyologique est "remise en question" par l'amplification et les modifications des activités humaines ; celles-ci comprennent l'intensification de l'effort de pêche mais aussi des aménagements d'envergure qui affectent les poissons par le biais de la transformation du milieu. Cet aspect de l'intervention de l'Homme sera abordé dans le dernier chapitre.

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

De par sa morphologie, le lac Tchad appartient à l'ensemble des lacs plats. Le concept de lac plat ("shallow lake") correspond davantage à une perception intuitive qu'à une caractérisation universellement admise. Aussi, est-il nécessaire de préciser que nous utiliserons ce terme dans son acception la plus générale qui définit les lacs plats comme l'ensemble des lacs ne dépassant pas dix mètres de profondeur moyenne.

Existe-t-il des caractéristiques environnementales communes à ces lacs ? Le Tchad présente-t-il une spécificité particulière par rapport aux autres lacs plats ? Quelle est cette spécificité ? Autant de questions que nous allons aborder dans les pages qui suivent (§ 8.2 et 8.3).

Pour mieux en comparer les caractéristiques écologiques, nous rappellerons tout d'abord, pour quelques-uns d'entre eux, les résultats des études dont ils ont fait l'objet (§ 8.1).

Le souci de comparer les lacs entre eux a conduit les limnologues à s'interroger sur les liens pouvant exister entre certaines caractéristiques abiotiques (profondeurs, taille des bassins versants, etc...) et la productivité lacustre. Ces aspects seront abordés dans une dernière partie (§ 8.4).

8.1 - ETUDES DE CAS (cf carte fig. 8.1)

Parmi les lacs plats certains sont situés dans des régions où les pluies, concentrées sur quelques mois de l'année, constituent l'apport principal en eau, les pertes résultant surtout de l'évaporation. Des milieux de ce type existent surtout dans la zone sahélienne (mares, chotts,...) ainsi qu'au nord de l'Afrique du sud (pans). L'assèchement saisonnier y est la caractéristique essentielle et conditionne la nature des peuplements. Seules quelques rares espèces comme les Protopterus et les Nothobranchius présentent les adaptations biologiques nécessaires à leur maintien. Ces milieux présentent des caractéristiques environnementales trop éloignées de celles du Lac Tchad pour permettre des comparaisons profitables. Seuls seront pris en compte ici, les lacs pérennes appartenant à la région inter-tropicale africaine ayant fait l'objet d'études approfondies. Pour chaque lac cité, nous rappellerons, outre leurs caractéristiques environnementales, quelques aspects coenotiques qui seront utilisés à des fins de comparaison dans les chapitres suivants.

8.1.1 - LE LAC DE GUIERS

Le lac de Guiers (170 km² ; profondeur moyenne : 2.0 m) se trouve dans l'ancienne vallée du Ferlo dont le fond est par endroit à 2.5 m sous le niveau de la mer. Il est entièrement tributaire du fleuve Sénégal auquel il est relié par la Tawey.

Auparavant, les eaux du fleuve remplissaient le lac lors de la crue puis refluaient à la décrue. A l'étiage, il y avait remontée et pénétration d'eau salée dans le bassin. Pour permettre la mise en place de casiers rizicoles, un barrage a été construit en 1948 à Richard-Toll. Les vannes sont ouvertes dès que les eaux du Sénégal ont une cote supérieure à celle du lac et refermées à l'amorce de la décrue.

Afin que l'eau ne remonte pas trop loin dans l'ancienne vallée du Ferlo, une digue a été construite en 1956 à une soixantaine de kilomètres de Richard-Toll, limitant ainsi l'extension du lac. Ces aménagements ont profondément modifié les conditions lacustres et ont permis l'installation d'un plan d'eau constant.

En crue moyenne, le volume d'eau entrant dans le lac est d'environ 315 millions de mètres cubes et, chaque année, plus de la moitié des eaux du lac sont renouvelées. Les pertes en eau, essentiellement dues à l'évaporation, correspondent à 250 millions de mètres cubes pour la période sèche, de décembre à juin (Maheut, 1961). Le lac subit de ce

fait des variations saisonnières de volume et de surface, la cote du plan d'eau variant en moyenne de 1.5 m par an. Il en résulte que, chaque année, plusieurs milliers d'hectares de prairie sont inondés.

Les rives du lac sont également bordées de végétation aquatique dont la zonation a été détaillée par Reizer (1974).

Aux hautes eaux, les Typha qui composent une part importante de la végétation de bordure sont partiellement déracinés et entraînés par le vent. Il se forme alors de grands îlots-bancs qui rendent la pêche difficile.

Les eaux du lac sont fortement chargées en matières humiques et présentent une teinte brunâtre prononcée limitant fortement la transparence.

Le nombre d'espèces répertorié est assez faible et ne dépasse pas 30, réparties en 16 familles (Maheut, 1961). Les régimes alimentaires sont diversifiés, avec la présence d'herbivores (Distichodus rostratus), de microphages (Heterotis niloticus, Labeo senegalensis), de pelophages (Citharinus citharus, Brachysynodontis batensoda), d'ichtyophages (Gymnarchus niloticus, Hydrocynus somonorum, H. brevis, Bagrus bayad macropterus), etc ...

Il existe des migrations latérales, du centre vers le littoral, au cours des crues et du littoral vers le centre au cours des décrues. Ainsi, la plus grande partie des Tilapia gagne les prairies inondées au moment de la crue (Maheut, 1961). Des migrations longitudinales assez complexes existent également entre le fleuve Sénégal et le lac, via la Tawey. Pendant la période de fermeture du barrage, les migrations vers la Tawey elle-même sont possibles, mais assez rares. Au début de la période d'ouverture, une partie des adultes du lac remontent la Tawey jusqu'au fleuve. L'espèce la plus caractéristique de cette migration est Citharinus citharus. A partir de la mi-septembre, le débit devient trop fort et les migrations s'interrompent. Par contre, on observe dans le sens fleuve-lac, le passage de jeunes alevins de 1 à 2 mois qui contribuent à enrichir la faune lacustre. L'appauvrissement de la faune fluviale qui en résulte reste bénéfique pour la pêche car les conditions lacustres permettent une meilleure croissance (Reizer, 1974).

8.1.2 - LES LACS DE LA " RIFT VALLEY "

En Afrique de l'Est, dans la portion nord du Rift, il existe toute une série de lacs présentant une très grande diversité de conditions écologiques : lacs marécageux ou plus ou moins profonds, lacs salés, lacs de barrage volcanique, lacs de cratère, etc ...

8.1.2.1 - Lacs d'Ethiopie

En Ethiopie, dans la portion nord du Rift, trois lacs seulement peuvent être assimilés à des lacs plats : le lac Zway, le lac Awasa et le lac Tana. Les autres lacs éthiopiens sont plus profonds (lacs Langanon, Abyata Schala) à l'exception du lac de barrage de Kotra.

Ces trois lacs plats ont un peuplement ichtyologique relativement pauvre, constitué, pour les lacs Tana et Awasa, par Sarotherodon niloticus, Clarias mossambicus et quelques espèces de Barbus et Garra. La pauvreté faunistique du lac Zway est encore plus grande puisqu'on n'y trouve pas de Clarias ; elle s'oppose à la relative richesse des lacs Abaya et Shamo situés plus au sud, abritant une vingtaine d'espèces (Riedel, 1962), et qui présentent des peuplements plus diversifiés ; 50% de leur ichtyofaune est constituée de prédateurs (Lates niloticus, Bagrus docmac, Hydrocynus forskalii, Clarias gariepinus).

Les lacs Zway et Awasa, très comparables du fait d'une végétation immergée abondante et de fonds vaseux, sont actuellement les deux lacs les plus productifs d'Ethiopie. Le lac Tana, par contre, pauvre en végétation aquatique, est réputé posséder une ichtyomasse faible (Bini, 1940 ; Brunelli, 1940).

8.1.2.2 - La vallée est du Rift (lacs du Kenya)

A/ **Lac Baringo**

Le lac Baringo est de type endoréïque. Il est alimenté principalement par la Molo et l'Olarabe, deux petites rivières débouchant vers son extrémité sud. Les eaux du lac sont limoneuses, légèrement basiques (pH 8.7 à 8.9 ; Worthington, 1932) et douces (416 umhos/cm, Talling et Talling, 1965), malgré des apports substantiels en substances dissoutes. Les Cyanophycées sont abondantes. Les berges sont diversifiées depuis les rives sablonneuses jusqu'aux falaises rocheuses. La partie sud du lac est bordée de marécages. Les fonds sont vaseux et riches en larves de chironomides.

La faune ichtyologique du lac Baringo est simple, assez proche de celle des lacs éthiopiens, avec un Cichlidae (Sarotherodon niloticus), un Claridae (Clarias mossambicus) et deux Cyprinidae (Labeo cylindricus et Barbus gregori) (Worthington et Ricardo, 1936). Les adultes de Barbus et les Clarias sont prédateurs mais demeurent plus ou moins omnivores. Les jeunes Barbus et Sarotherodon sont planctophages et consomment principalement le phytoplancton très dense à Cyanophycées (Microcystis). Labeo est bentophage. De manière générale, les régimes sont donc assez peu spécialisés.

Il semble que les conditions lacustres ne soient pas particulièrement favorables aux espèces en place. Ainsi les Clarias sont en

mauvaise condition et la croissance des Sarotherodon niloticus est moins bonne que dans les autres lacs d'Afrique de l'Est où ils sont présents (Ssentongo, 1974).

B/ Lac Naivasha

C'est également un lac endoréïque possédant une régulation saline. D'origine volcanique, le lac Naivasha est de taille comparable au précédent (158 km²). Sa profondeur n'est grande que dans le cratère volcanique de Crescent qui borde sa rive sud-est (18 mètres). Le principal tributaire du lac est la rivière Malewa (90% des apports) sur la rive nord ; elle se perd dans une large zone marécageuse au peuplement végétal très diversifié (108 espèces dénombrées par Gaudet, 1977). Les pertes se produisent essentiellement par évaporation (80%), mais également par infiltration et pompage pour l'irrigation. Les apports maximums de la Malewa se situent généralement vers les mois de septembre-octobre, mais le régime de la rivière ne semble pas suffisamment marqué pour créer des variations saisonnières régulières du niveau du lac. Ce dernier peut également présenter des variations interannuelles importantes, en relation avec les tendances sèches ou humides du climat local (Gaudet, 1978).

La faune actuelle du Naivasha est exclusivement constituée d'espèces introduites : Sarotherodon leucostictus introduit en 1956, Tilapia zillii introduit la même année. Micropterus salmoides introduit en 1925 pour la pêche sportive. L'espèce endémique du lac, Aplocheilichthys antinorii (Worthington, 1932), encore signalée en 1962 (Elder et al., 1971) a disparu depuis, probablement en raison de la prédation exercée par Micropterus. Poecilia spp. et Gambusia spp. introduits pour lutter contre les moustiques ont également disparu pour des causes identiques (Siddiqui, 1979). Introduite en 1925, Sarotherodon spirulus niger s'était bien établie et dominait en abondance entre 1950 et 1960, mais elle n'est plus signalée depuis 1971. Des hybrides de S. leucostictus et de S. s niger, abondants également dans les années 60, ont fortement régressé et perdu leurs caractères intermédiaires décrits par Elder et al. (1971) pour acquérir des caractères de S. leucostictus par back-crossing (Siddiqui, 1979).

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

La disparition de S.s niger pourrait être imputée à la remontée brutale des eaux du lac qui, à partir de 1964 a détruit les zones de fraie. En effet, l'espèce se reproduit près des rives, dans les zones dépourvues de vase et de végétation qui étaient fréquentes pendant la

période de basses eaux. La remontée du lac a déplacé la ligne de rivage et favorisé la création d'herbiers. Le développement de zones vaseuses peu profondes a, par contre, favorisé S. leucostictus qui se nourrit préférentiellement de chironomides (Siddiqui, 1979).

Les trois espèces de poissons rencontrées actuellement sur le lac vivent dans les herbiers et les zones de bordure. S. leucostictus a une préférence pour les herbiers à Papyrus, alors que T. zillii est plus fréquemment rencontré dans les herbiers à Nymphaea. Micropterus salmoides vit dans les herbiers à Papyrus mais peut également se rencontrer dans les eaux libres qui demeurent malgré tout peu fréquentées. Il y a donc peu de compétition pour l'espace, ainsi que pour l'alimentation puisque S. leucostictus se nourrit essentiellement d'algues planctoniques sédimentées et de larves de chironomides lorsqu'elles sont abondantes, T. zillii de macrophytes et M. salmoides strictement insectivore quand il est jeune, consomme, lorsqu'il est adulte, aussi bien des oeufs (qui peuvent d'ailleurs être les siens) que des écrevisses à pied rouge (Procambarus clarkii) qu'il semble préférer aux Cichlidae (Litterick et al., 1979).

C/ Lac Nakuru

C'est un lac salé dont la conductivité oscille entre 1200 et 162000 umhos/cm (Vareschi, 1979). Deux espèces de poissons sont susceptibles de se maintenir dans de telles conditions de salinité : Tilapia alcalina endémique du lac Natron et Tilapia grahami originaire du lac Nakuru ; cette dernière espèce consomme essentiellement des algues bleues (Spirulina platensis) très abondantes dans le lac.

L'écologie de T. grahami a été étudiée dans le lac Nakuru par Vareschi (1979) qui a montré l'existence d'un gradient de distribution vers le large. Les poissons les plus jeunes se concentrent près du bord alors que les plus gros se situent vers 250 m du rivage. Vareschi a également montré que les poissons avaient une distribution en agrégat près du bord alors que, vers le centre du lac, la répartition est plus aléatoire. Les poissons effectuent des migrations journalières en se rapprochant des berges le jour et en s'éloignant la nuit. Ce comportement, qui pourrait être dû à une préférence pour les températures élevées, a également été observé pour cette espèce dans le lac Magadi (Coe, 1966). Ce comportement que ne justifie pas un besoin en oxygène - T. grahami est très résistant à l'hypoxie -, facilite une forte prédation par les oiseaux. La biomasse estimée par Vareschi est de 9 +/- 1.3 g/m² (poids frais).

D/ Le lac Turkana

Le lac Turkana (ex lac Rudolph ; S = 7500 km²) s'étend dans la

partie la plus basse de la branche est du Rift, à une altitude d'environ 375 m. Il occupe deux cuvettes séparées par un haut fond. La partie sud, plus profonde atteint 120 m alors que la partie nord, plus vaste, ne dépasse pas 80 m de profondeur. Il ne s'agit donc pas à proprement parler d'un lac plat. Cependant, situé à l'extrême nord ouest du Kénya dans une région particulièrement chaude et aride, entouré de vastes étendues semi désertiques, il présente de nombreuses similitudes environnementales et faunistiques avec le lac Tchad (cf. chapitre 10) et, à ce titre, mérite d'être présenté dans cette brève revue. Le fleuve Omo*, son seul tributaire permanent, contribue à son alimentation pour 98 %. Deux autres tributaires temporaires, le Kairo et le Turkwel, présentent dans leurs cours inférieurs des régimes comparables aux rivières sahariennes, avec des crues subites, aussi violentes qu'éphémères. L'alimentation du lac est donc sous la dépendance du climat tropical prédominant dans le sud-ouest éthiopien (bassin de l'Omo). Les fluctuations saisonnières du niveau d'eau sont de l'ordre de 0.5 m à 1 m. Les variations inter-annuelles sont, à ce jour, les plus importantes observées dans un lac naturel : plus de 20 m entre 1895 et 1960. Ces changements de niveau sont à l'origine de variations importantes de superficie. En période d'extension, le lac couvre de vastes plaines situées le long de ses rives nord et nord-ouest. L'étude des fossiles, découverts en abondance dans ces régions, a complété les données stratigraphiques et permis de reconstituer les grandes lignes de l'histoire lacustre depuis le Miocène (cf. chapitre 10). Après plusieurs phases de transgression, le lac Turkana est maintenant dépourvu de tout exutoire de surface depuis au moins 6 000 ans. Cet endoréisme le distingue de tous les autres grands lacs africains, à l'exception du lac Tchad. Une autre caractéristique majeure -d'ailleurs liée à la précédente- réside dans la forte salinité des eaux. Celle-ci est cependant plus faible que celle estimée à partir de la seule prise en compte de l'évaporation (Beadle, 1932) ; des infiltrations sont possibles mais des néo-formations argileuses, du type de celles décrites au Tchad, sont également invoquées. La dernière caractéristique environnementale majeure est l'existence de vents suffisamment fréquents et puissants pour assurer le brassage de la masse d'eau sur toute sa hauteur. Il en résulte des teneurs en oxygène toujours supérieures à 70 % de saturation au fond du lac et une bonne remise en circulation des substances nutritives. Les variations saisonnières de la production primaire s'observent cependant sous l'effet des apports de crue de l'Omo (Harbott, 1978). Sous son faciès actuel, les zones d'herbiers sont peu abondantes et relativement circonscrites à quelques régions côtières comme le Golfe de Fergusson et la région péri-deltaïque. La rareté des zones abritées peu profondes serait également responsable de la relative pauvreté spécifique de la flore macrophytique (Beadle, 1981).

* fig. 10-3

La faune ichthyologique actuelle comprend 47 espèces de poissons dont dix sont endémiques et 30 communes à l'ensemble de la région soudanienne. Hopson et Hopson (1982) distinguent quatre grands types de communautés :

- **Les peuplements littoraux** comprenant entre autres espèces Sarotherodon niloticus, Clarias lazera, Sarotherodon galilaeus, Micralestes acutidens, Alestes nurse, etc
- **Les peuplements benthiques côtiers** colonisant les fonds de 4 m à 15 m : Labeo horie, Citharinus citharus, Distichodus niloticus, (fonds meubles), et Bagrus docmac (fonds rocheux).
- **Les peuplements benthiques** occupant les zones les plus profondes du lac : Bagrus bayad, Haplochromis macconeli, Barbus turkanae.
- **Les peuplements pélagiques** de surface avec les deux espèces de crevettes rencontrées dans le bassin (Macrobrachium niloticus et Caridina nilotica), ainsi que Alestes baremoze, Hydrocynus forskalii, etc... Les peuplements pélagiques profonds comprennent pour les profondeurs intermédiaires Alestes minutus, A. ferox, Lates longispinis, etc., et pour les grandes profondeurs Engraulicypris stellae ainsi que les adultes de crevettes.

Alors que les espèces soudanienne sont plutôt caractéristiques des habitats riverains et pélagiques de surface, les espèces endémiques sont inféodées pour leur majorité aux habitats de profondeur qu'ils soient pélagiques ou benthiques.

Comme dans le système tchadien, de nombreuses espèces séjournant dans le lac effectuent des migrations de reproduction en réseau fluvial, soit dans la proche région deltaïque comme Alestes nurse et Synodontis schall, soit plus en amont comme Alestes baremoze et A. dentex. Certaines espèces soudanienne, ainsi que toutes les espèces endémiques, se reproduisent dans la cuvette lacustre, éventuellement à la suite de migrations latérales vers les régions littorales.

8.1.2.3 - La vallée ouest du Rift : le lac George

La chaîne des lacs situés dans la vallée ouest du Rift débute au nord par le lac Albert, lac profond, généralement considéré comme très proche du lac Turkana (ex Rudolph), tant par ses caractéristiques abiotiques que biotiques.

Plus au sud, et séparé du précédent par les monts Ruwenzori, se trouvent les lacs Edward et George qui, dans un passé relativement récent (4000 ans), constituaient un seul plan d'eau (Vimer et Smith, 1973). Actuellement, les deux lacs sont distincts mais demeurent réunis par le canal de Kazinga. Alors que le lac Edward est profond (112m), le lac George est typiquement un lac plat de 250 km² (Lock, 1973) et de

faible profondeur (2.5m). Situé sous l'équateur, il bénéficie des conditions climatiques particulièrement stables tout au long de l'année. La proximité des monts Ruwenzori lui assure une alimentation quasiment constante en eau de pluie et les apports annuels correspondent à 2.8 fois le volume lacustre. L'excédent est évacué vers le lac Edward par le canal de Kazinga et les eaux du lac George restent très douces (200 umhos/cm) mais assez peu transparentes (26 à 46 cm) du fait d'une très forte concentration en Cyanophycées.

Les fonds sont plats, recouverts d'une épaisse couche de vase molle, facilement remise en suspension par les coups de vent. A proximité des herbiers, la vase fait place à des sédiments détritiques.

Les herbiers sont fréquents et variés : herbiers immergés dans les zones d'eau claire au débouché des tributaires, îlots-bancs dans les eaux libres, groupements végétaux semi-flottants situés sur fonds vaseux peu profonds. Enfin, il faut noter l'existence d'une stratification thermique pendant le jour (25° C au fond, 35° C en surface) ; elle disparaît la nuit sous les actions des vents dont le régime est très régulier. La variabilité nyctémérale des conditions écologiques est donc plus importante que la variabilité saisonnière qui demeure toujours très faible.

Le lac George héberge 32 espèces de poissons avec une forte dominance des Cichlidae dont deux espèces de Sarotherodon et 16 espèces endémiques d'Haplochromis. Ces derniers, de taille généralement inférieure à 12 cm, représentent 52% de l'ichtyomasse. Les poissons sont généralement plus abondants près des berges qu'au large mais il y a des différences de répartition selon les espèces : Astatoreochromis allaudi, Barbus kersteni, B. neglectus, Haplochromis limax, H. schubotzi, H. elegans, H. mylodon, H. eduardianus ne se rencontrent guère au-delà de 50 à 100 mètres du bord. Par contre, H. augustifrons, H. nigripinnis et H. papenheimi semblent avoir une densité maximale vers 100 mètres du bord (Gwahaba, 1975). A de très rares exceptions près (S. niloticus, Bagrus docmac, Clarias gariepinus), les espèces de bordure restent confinées dans ces zones. Par contre, tous les Haplochromis, quelle que soit leur aire de répartition, viennent se reproduire dans les zones de bordure.

Les régimes alimentaires représentés dans le lac sont très diversifiés ; on note la présence d'ichtyophages, de zooplanctophages, d'insectivores, de benthophages, etc... La plupart des espèces présentent cependant des régimes de remplacement ainsi que des changements de régime au cours de leur croissance (écophases) (Greenwood, 1976).

Effectifs et biomasses sont largement dominés par les Cichlidés (Gwahaba, 1975). La biomasse moyenne, estimée à partir des échantillons réalisés avec des sennes tournantes, est de 290 kg/ha, soit environ 50 000 poissons par hectare. Les valeurs les plus basses (63 kg/ha) ont

été observées au milieu du lac, les plus fortes (905 kg/ha) près des berges.

8.1.3 - LE LAC TUMBA

Situé dans la région centrale du bassin du Congo, le lac Tumba présente une superficie d'environ 765 km² (Matthes, 1964). Il reçoit plusieurs affluents importants, surtout au sud (Lolo, Bituka, Lolambo), et à l'ouest (Nganga). Il est en liaison constante avec le fleuve Congo par le chenal d'Irebu, au nord. De faible profondeur moyenne (2.5m), le lac Tumba présente des rives très découpées et diversifiées.

Les variations saisonnières de niveau correspondent au régime bimodal comprenant une crue principale de la fin août au début décembre et une décrue principale de décembre à mars. Viennent ensuite une petite crue entre avril et juin suivie d'une petite décrue de juin à août. Ce régime est synchrone avec celui du fleuve, dont la montée des eaux contrarie l'écoulement des eaux du lac et crée même un courant à contre-sens qui remonte le chenal d'Irébu. L'inversion du courant favorise le passage de nombreux poissons du fleuve vers le lac et la forêt inondée. L'importance et la périodicité des crues et décrues ne sont pas constantes d'une année à l'autre. L'amplitude saisonnière des variations de niveau est en moyenne de 2.4m, mais peut atteindre jusqu'à 4.75m comme en 1961, lors d'une crue exceptionnelle.

Les eaux du lac, fortement colorées par des composés organiques, demeurent assez pauvres en substances dissoutes comme le prouve leur faible conductivité (24 à 32 umho/cm, (Dubois, in Matthes, 1964). Les transparences sont de l'ordre de 1m dans le lac, mais peuvent atteindre 4m dans les régions de bordure et dans les tributaires. Ces eaux plus transparentes sont également plus colorées par les composés organiques (eaux noires).

A l'exception de quelques espèces qui se reproduisent toute l'année, pratiquement tous les poissons de la cuvette congolaise fraient au début des hautes eaux, vers le mois de septembre-octobre. Les pontes peuvent continuer jusqu'en décembre. Certaines espèces se reproduisent également lors des hautes eaux d'avril-juin.

Les poissons susceptibles de se reproduire toute l'année sont essentiellement des Cichlidae (Hemichromis, Tilapia, Nannochromis, ...)

A part quelques espèces pélagiques (Clupeidae, certains petits Cyprinidae et Schilbeidae) et quelques grosses espèces benthiques (Bagridae, Mochocidae), toutes les espèces effectuent dès le début de la crue, des migrations anadromes dans les tributaires, puis latérales dans les zones inondées en forêt où elles vont chercher une zone de fraie ainsi qu'une nourriture abondante et variée.

Les frayères répertoriées par Matthes se situent dans les fonds de baie abrités et bordés de forêt inondée et de prairies flottantes, dans les criques et surtout les bras morts de rivière envahis de végétation, dans les mares permanentes en communication avec les rivières aux eaux calmes et chaudes, et enfin dans certaines zones particulièrement favorables en forêt inondée (les marais saisonniers riches en végétation par exemple).

A la décrue, les juvéniles quittent ces milieux temporaires en même temps que leurs géniteurs pour regagner le lit mineur des rivières, mais on en trouve également un grand nombre dans les mares résiduelles, soit parce qu'ils y sont adaptés, soit parce qu'ils s'y sont laissés surprendre par le retrait des eaux. Les habitants typiques de ces milieux sont : Protopterus dolloi, Polypterus spp., Xenomystus, Stomatorhinus, et de nombreux Claridae et Anabantidae. Parmi ces espèces, la grande majorité possède des organes respiratoires annexes permettant une respiration aérienne.

Dans le lac proprement dit, Matthes distingue trois autres types de communautés ichthyologiques, respectivement dans les eaux libres, les zones de bordure, et au-dessus des fonds rocheux. La diversité des milieux et des ressources offertes par le lac Tumba explique la richesse spécifique de la faune ichthyologique qui s'y maintient. La diversité des niches sur une étendue relativement faible permet la coexistence d'espèces aux exigences écologiques très proches comme certains Mormyres (Petrocephalus christyi et P. grandoculis), certains Characins et Citharinidae (Distichodus noboli et D. affinis), certains Silures, etc...

La gamme des régimes alimentaires représentés dans le lac Tumba est très diversifiée. On compte des pélophages, comme Citharinus, des détritiphages (Petrocephalus, Chrysichthys,...), des polyphages, etc... Matthes distingue une dizaine de grands types de régimes qui demeurent cependant assez souples ; en effet, "l'instabilité inhérente du milieu explique l'absence de formes hautement spécialisées telles qu'on en trouve par exemple dans le lac Tanganyika ou dans les océans" (Matthes, 1964).

L'eurythermie est encore une caractéristique importante de la faune ichthyologique congolaise relevée par Matthes. La plupart des espèces supportent très bien des changements de température, parfois brusques, de l'ordre de 5 à 10° C.

8.1.4 - LAC CHILWA

A l'opposé du lac George, le lac Chilwa présente des conditions beaucoup plus instables. Situé à 620 mètres d'altitude, au sud-est du lac Malawi (ex Nyassa) avec lequel il n'a probablement jamais communiqué, le lac Chilwa a été par le passé en communication avec le lac Chuita. Une formation de sable dunaire a séparé les deux bassins il y a quelques 10 000 ans, transformant le lac Chilwa en lac endoreïque.

Les tributaires du lac ont une crue annuelle de novembre à avril. En raison des pertes dues à l'évaporation, le niveau du lac baisse en moyenne d'un mètre entre deux crues, entraînant un accroissement sensible de la concentration en sels dissous des eaux (Morgan et Kalk, 1970). La conductivité varie ainsi selon les lieux et les saisons de 500 umhos/cm à 2500 umhos/cm (Bourn, 1973). A ces variations saisonnières importantes, se surajoutent des variations interannuelles qui peuvent aller jusqu'à l'assèchement, comme ce fut le cas en 1967-68. A l'inverse, le bassin peut se remplir rapidement à l'issue d'une forte saison des pluies, comme ce fut le cas en 1969 où il retrouva une profondeur de plus de deux mètres.

Pour un niveau moyen, le lac Chilwa se compose d'une surface d'eaux libres d'environ 7000 km², entourée d'une surface équivalente de zones moins profondes encombrées de végétation (Bourn, 1973). Les eaux libres sont turbides (transparence mesurée au disque de Secchi : DS = 13.5 cm) alors que les eaux des marais périphériques sont plus transparentes (DS >22 cm) et colorées en brun par les acides humiques.

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

Cette répartition est moins tranchée en saison des pluies, mais les espèces palustres et fluviatiles se maintiennent à la périphérie du lac, ne faisant des incursions dans les eaux libres qu'avec les eaux de crue. En fin de saison sèche les eaux libres deviennent particulièrement inhospitalières ; les Barbus et les Clarias migrent alors vers les marécages pour se reproduire.

La faune d'eaux libres apparaît comme une faune relictive d'une faune antérieure plus riche qui se partageait entre le Chilwa et le Chuita avant leur séparation (Kirk, 1967). La trentaine d'espèces

communes dans les deux systèmes actuels est généralement cantonnée dans les marais et rivières du Chilwa alors qu'elle vit dans les eaux libres du Chuita. Ce dernier (400 umhos/cm) plus profond, plus clair et plus froid que le lac Chilwa, possède une flore immergée occupant une bonne partie des fonds (Ceratophyllum et Nymphaea). Les marais du Chilwa sont plus salés mais ces plantes se rencontrent dans les chenaux et lagunes quand les eaux sont moins turbides et plus fraîches que celles de la partie découverte du lac. Furse (1979 et al.) en déduit que les marais du Chilwa offrent de meilleures conditions qui permettent à la faune d'origine de persister.

Le régime alimentaire des trois espèces d'eaux libres a été étudié de façon détaillée par Bourn (1973). D'après cet auteur, les régimes peuvent être qualifiés de non spécialisés à tendance opportuniste. Ils sont également variables avec la saison et avec les baisses périodiques de niveau qui affectent la flore et la faune du lac. Par comparaison, les autres espèces du bassin ont des régimes beaucoup plus spécialisés.

8.2 - CONSEQUENCES DE QUELQUES TRAITS ENVIRONNEMENTAUX COMMUNS AUX LACS PLATS

La comparaison des caractéristiques mésologiques des quelques exemples précédents fait apparaître la fréquence, dans les écosystèmes lacustres peu profonds, de certains traits environnementaux tels que l'importance des herbiers, l'absence de stratification permanente des eaux (polymictiques), la variabilité hydrologique saisonnière et annuelle.

8.2.1 POLYMICTISME

Dans les lacs plats, la circulation verticale des eaux est favorisée par la faible épaisseur de la couche d'eau, ainsi que par l'action du vent et l'absence de stratification thermique permanente. Selon les milieux, ces phénomènes de stratification s'observent accidentellement et localement (lac Tchad), ou encore régulièrement pendant la journée, comme dans le cas du lac George ou des petits lacs de la vallée du Nyawarondo étudiés par Damas (1954). Ils peuvent également ne pas s'observer du tout au lac Tumba (Matthes, 1964) ou au lac Upemba (Van Meel, 1953). Lorsqu'elle existe, la stratification thermique est ordinairement de courte durée. Il semble donc que le polymictisme soit général à tous les lacs plats tropicaux.

La circulation verticale des eaux favorise la pénétration de l'oxygène en profondeur et la remontée des éléments minéraux vers la zone euphotique où ils sont utilisés, deux phénomènes essentiels au métabolisme lacustre.

L'oxygénation de toute la colonne d'eau permet le développement d'une flore et d'une faune benthique aérophile assurant une décomposition plus rapide et plus efficace de la matière organique sédimentée. Bien que Wetzel (1979) estime que l'utilisation des détritiques organiques par la faune benthique ait un rôle limité sur l'ensemble du métabolisme lacustre, la possibilité d'une colonisation de l'ensemble des fonds par le zoobenthon constitue une amélioration trophique pour les lacs plats par rapport aux lacs profonds où l'absence de faune benthique dans les eaux anoxiques de l'hypolimnion limite les possibilités trophiques aux seules chaînes planctoniques. Lorsqu'elles sont estimées, les biomasses de zoobenthos s'avèrent d'ailleurs loin d'être négligeables. Ainsi, Monakov (1969) a enregistré des valeurs comprises entre 0.98 g/m^2 et 4.7 g/m^2 dans quatre lacs du Sudd, au Soudan (*in* Welcomme, 1979). Dans le lac Tchad, des estimations effectuées en période de Tchad Normal

indiquent, pour l'ensemble du lac, une biomasse de plus de 71000 tonnes (en poids frais) correspondant à des biomasses moyennes de 33 kg/ha pour les mollusques (poids sec), 2.9 kg/ha pour les vers et 1.2 kg/ha pour les insectes.

Les substances nutritives nécessaires à la production primaire sont issues, pour l'essentiel, du recyclage de la matière organique dont la décomposition s'effectue principalement dans les couches sédimentaires du fond. Leur utilisation par les algues dans la zone euphotique nécessite donc un brassage des eaux. Alors que, dans les régions tempérées, ce brassage s'effectue chaque hiver lors du refroidissement des eaux de surface, les conditions thermiques sont défavorables à ces mouvements dans les lacs tropicaux profonds. Les échanges entre hypolimnion et épilimnion ne sont que partiels et encore assez mal compris. Dans le lac Kiwu par exemple, la stratification des eaux est permanente. La majeure partie des substances nutritives, sédimentées dans la partie profonde du lac est perdue pour la biocénose. Dans de tels lacs, la productivité est faible, sauf dans les régions les moins profondes comme les extrémités nord et sud du lac Tanganyika dont les fonds situés dans l'épilimnion permettent le recyclage des produits de décomposition de la matière organique.

Dans les lacs plats, le polymictisme contribue à accroître la production. Ainsi, dans le lac George dont les eaux sont quotidiennement brassées par les vents du soir, la production primaire se maintient à un taux très élevé ($5.4 \text{ g. C/m}^2 \cdot \text{jour}$) (Ganf, 1975). Cependant, si l'action des vagues favorise le recyclage des substances nutritives dans la zone euphotique, elle peut également diminuer la profondeur de pénétration de la lumière en accroissant la turbidité des eaux. Dans le cas du lac Tchad, Lemoalle (1979) considère que les éléments nutritifs n'imposent pas de contraintes à l'activité photosynthétique optimale. En revanche, la forte turbidité minérale contribue à limiter de façon notable la production. Les cellules planctoniques elles-mêmes contribuent à l'atténuation de la lumière. Dans le lac George, la faible transparence des eaux (0.6 à 0.7 m) est essentiellement due à la forte biomasse algale. Avec des concentrations maximales de chlorophylle a de 280 mg/m^2 les eaux du lac sont proches de la limite physique de $200\text{-}300 \text{ mg/m}^2$ au-dessus de laquelle la lumière constitue un facteur limitant (Steeman Nielsen, 1962). Des phénomènes comparables ont été observés dans les lacs hypersalés alcalins du Rift et à certaines périodes de l'évolution lacustre du Tchad.

8.2.2 - LE ROLE DES ZONES D'HERBIERS

Les macrophytes colonisent les zones littorales depuis les sols saturés en eau jusqu'à des profondeurs de l'ordre de 10 mètres. Au-delà, et pour des raisons encore mal élucidées, mais probablement liées à l'influence de la pression sur la diffusion intracellulaire des gaz, on n'observe jamais d'angiospermes en eaux douces (Wetzel, 1979). Les macrophytes sont donc susceptibles de coloniser la totalité ou la quasi totalité de la superficie benthique des lacs plats. Ils en occupent généralement une part importante : 20% pour le lac Naivasha (Watson et Parker, non publié), 50 à 60% pour le lac Chilwa (Bourn, 1973 ; Morgan, 1971), 12 à 15% pour le Tchad Normal (Carmouze et al., 1972) par exemple. Les herbiers se rencontrent le plus souvent le long des côtes, au niveau des embouchures des rivières, dans les baies protégées des vagues et du vent. Cependant, il faut que les sédiments permettent aux plantes de s'enraciner, et la trop grande fluidité des boues du lac George expliquerait l'absence d'herbiers immergés (Lock, 1973). La trop forte salure des eaux limite également les herbiers aquatiques dans certains lacs d'Afrique de l'Est.

La profondeur, la variation saisonnière de niveau, l'exposition au vent et aux vagues, l'importance des courants influent sur la répartition des espèces végétales dont on peut distinguer quatre à cinq grands types :

- Les plantes émergées telles que Cyperus, Phragmites, Vossia dont la charpente de tissus lignifiés permet de résister aux vents et aux vagues et dont certaines peuvent former des radeaux flottant librement lorsque les hautes eaux provoquent le déchaussement des racines dans les fonds meubles.
- Les plantes flottantes telles que Lemna, Pistia, Echhornia qui n'abondent que dans les zones abritées et sont beaucoup plus sensibles à la richesse des eaux en substances nutritives que les espèces enracinées.
- Les plantes submergées à feuilles flottantes (Nymphaea,...), sensibles aux courants, ne se rencontrent que dans les eaux calmes de profondeur inférieure à 3 m.
- Les plantes submergées telles que Potamogeton, Ceratophyllum, etc.. adaptées à des éclaircissements faibles par une forte abondance de chloroplastes, un amincissement des feuilles et une simplification de la structure tissulaire, peuvent atteindre des profondeurs de 10 mètres lorsque la transparence des eaux le leur permet.

L'importance des macrophytes en milieu aquatique tropical est surtout connue à travers les descriptions qualitatives qui en ont été faites. On s'accorde cependant à reconnaître que leur production est loin d'être négligeable ; ainsi, dans le lac Turkana, des prairies de

Potamogeton produisent entre 0.93 g.C/m².jour et 4.6 g.C/m².jour (Hartbott, 1978). Welcomme (1979) indique des productions annuelles de 11 à 33 t/ha pour des herbiers flottants à Echhornia crassipes et cite des estimations de 10 à 20 t/ha.an pour des radeaux flottants de Papyrus. La végétation émergente, installée dans les zones vaseuses peu profondes des zones inondées et des rives lacustres (Typha, Scirpus, Phragmites, etc...) est considérée par Westlake (1963) comme l'une des associations végétales les plus productives avec des taux annuels supérieurs à 75 t/ha.

Les macrophytes agissent enfin de façon directe ou indirecte sur la production primaire algale en fournissant notamment un support à une flore épiphyte dont la production photosynthétique peut parfois dépasser celles des macrophytes (Wetzel, 1975). Mais elles peuvent également ralentir la production phytoplanctonique en filtrant les cellules planctoniques de l'eau qui les traverse (Lemoalle, 1979) ou en contraignant la pénétration de la lumière dans la masse d'eau (Schepherd, 1976).

L'importance écologique des herbiers en milieu lacustre a été plusieurs fois soulignée. La variété des formes végétales et de leurs exigences écologiques contribue à structurer le milieu aquatique en sous-ensembles diversifiés. Par ailleurs, des études récentes ont également mis en évidence leur influence sur les caractéristiques physico-chimiques des eaux (Wetzel, 1979) en retenant les substances nutritives (Ca, K, N combiné,...) par assimilation directe ou encore par absorption sur des composés inorganiques tels que CaCO₃ produits par l'activité photosynthétique. Ils favorisent la sédimentation des argiles et modifient l'action des vents, des vagues et des courants sur les masses d'eau. Les végétaux flottants en tapis denses contribuent à diminuer le taux d'oxygène dissous et à accroître la température des masses d'eau qu'ils surplombent. Bonetto et al. (1969) rapportent des températures supérieures à 40° C des eaux situées sous un couvert de Salvinia. L'élévation de température est due à une conjonction de phénomènes induits par le feutrage végétal (accroissement de l'absorption d'énergie solaire, réduction de l'évaporation, diminution du brassage des eaux sous l'effet des vagues et du vent,...)

8.2.3 - VARIABILITE SAISONNIERE ET INSTABILITE INTERANNUELLE

En raison de leur faible profondeur, les lacs plats sont très sensibles aux variations hydrologiques et notamment aux volumes des eaux amenées par leurs tributaires. C'est le cas, en particulier, pour tous les bassins endoréïques dont les pertes par évaporation sont très importantes et peuvent représenter 80% des pertes totales dans le cas du lac Naivasha (Litterick et al., 1979) ou 90 à 95% dans le cas du lac Tchad (Carmouze, 1976).

Le cas du lac George est assez exceptionnel. Situé sous l'équateur, les apports en eau sont continus et les excédents sont évacués vers le lac Edouard par le canal de Kazinga. Il en résulte que le niveau du lac demeure remarquablement stable (+/- 0.1m) (Greenwood, 1976).

Plus généralement, il y a modulation des apports et des pertes en fonction de l'alternance des saisons sèches et humides, ce qui entraîne des variations saisonnières de la hauteur du plan d'eau.

- 0.5m pour le lac Naivasha (Litterick et al., 1979) ;
- plus d'un mètre pour le lac Chilwa (Morgan, 1971), le lac Mweru (De Kimpe, 1964) et le lac Tchad (Carmouze et al., 1972) ;
- plus de 1.5m pour le lac Alaotra (Moreau, 1979) et le lac de Guiers (Maheut, 1961).

Des variations de plus de 2 mètres ont été observées dans le lac Tchad pendant la période aride de 1971-73.

Ces variations de niveau ont des conséquences marquées sur l'aspect du milieu lacustre. Lors de la crue, il y a inondation de marais ou de prairies côtières, favorable au développement des alevins (lacs de Guiers, Alaotra, Mweru ainsi que dans les complexes lacs/marais du Bangwelu, du delta central du Niger, de la vallée de l'Ahagera). A l'étiage, on peut voir apparaître des conditions palustres : fortes augmentations de la température, phénomènes d'anoxie, augmentation de la turbidité par remise en suspension du sédiment sous l'action des vagues (lac Chilwa).

A ces fluctuations saisonnières se surajoutent fréquemment des variations de niveau dont la périodicité pluriannuelle résulte de lents changements climatiques qui peuvent conduire temporairement à l'assèchement partiel ou total d'un lac. La pauvreté faunistique actuelle du lac Naivasha serait due à de tels phénomènes dont le plus récent daterait de 1894 (Barton in Litterick et al., 1979).

Sans conduire forcément à l'assèchement, les récessions lacustres ont des conséquences marquées sur les caractéristiques physico-chimiques des eaux : augmentation de l'amplitude thermique journalière et annuelle, accroissement de la conductivité par concentration des eaux.

Ainsi, les eaux du lac Chilwa, dont les conductivités se situaient aux environs de 4 000 umho/cm en juin 1966, atteignirent des valeurs proches de 17 000 umho/cm en 1977-78 au plus fort de la dernière période d'assèchement. Des températures de 40° C ont été observées alors dans les eaux résiduelles du lac.

Les lacs plats sont donc en général des milieux de forte instabilité hydrologique, ce qui n'est pas sans conséquences sur les biocénoses qu'ils abritent comme nous le verrons au chapitre 10.

8.3 - LES PARTICULARITES ENVIRONNEMENTALES DU SYSTEME TCHADIEN

Le lac Tchad partage avec les autres lacs plats un certain nombre de caractéristiques environnementales liées à la faible profondeur des eaux : polymictisme, variabilité saisonnière, instabilité interannuelle, etc. Cependant, ces différents traits ne décrivent pas complètement l'environnement lacustre tchadien qui présente, outre sa grande dimension, deux particularités : l'extension de sa ligne de rivage et la présence, à proximité immédiate, de vastes superficies inondables.

8.3.1 - EXTENSION DES ZONES DE RIVAGE

L'alimentation des lacs en nutriments ne s'effectue pas uniquement par l'intermédiaire du réseau fluvial. Les apports en matière particulaire et dissoute s'effectuent également par ruissellement et ravinement des eaux de pluie sur les berges. Par ailleurs, dans les lacs profonds, le recyclage des substances nutritives s'effectue dans les zones littorales à l'interface eau/sédiment (Fee, 1979). Dans les lacs plats où les variations de niveau sont importantes, l'inondation de superficies riveraines plus ou moins vastes conduit à un enrichissement des eaux par mobilisation des sels nutritifs issus du recyclage de la matière organique en milieu aérobie, des déjections animales, etc...

Pour ces raisons, l'extension des zones littorales ou encore le développement de la ligne de rivage(*), une fois rapportés au volume lacustre, sont considérés comme des grandeurs étroitement liées à la productivité des lacs (Ryder, 1982).

Très généralement, le rapport du périmètre à la surface lacustre décroît lorsque la surface augmente et les grands lacs ont relativement moins de zone de rivage que les petits. Cependant, la longueur de rivage dépend du relief de la cuvette lacustre ainsi que du pourcentage de surface occupé par des îles (A_i = insulosity)(Hutchinson, 1957).

Sous son faciès de Tchad Normal, le lac présente la particularité

(*) La longueur du rivage dépendant de l'échelle d'observation, il convient d'effectuer des comparaisons à la même échelle. Dans l'absolu, il conviendrait mieux de considérer la dimension fractale qui seule peut en décrire la sinuosité. Les fractales constituent cependant un développement mathématique trop récent (Mandelbrot, 1982) pour avoir pu être pris en compte par les auteurs cités ici.

de posséder tout à la fois une très grande longueur de rive et un fort pourcentage de sa superficie en archipel. Le relief dunaire de la cuvette lacustre confère aux rives nord et est un tracé très indenté qui accroît de façon considérable les zones de rivages. Par ailleurs, le relief dunaire occupe 63 % de la superficie lacustre avec 28 % d'archipel vrai et 32 % d'archipel immergé (îlots-bancs) pour la cote 281.5 m (Carmouze et al., 1983). Les eaux libres n'occupant que 37 % de la surface lacustre, le Tchad aurait mérité de figurer dans l'inventaire que fit Hutchinson (1957) des rares lacs pour lesquels l'indice A_1 dépasse 30 %. Cette particularité se traduit au plan de la production primaire par la très forte biomasse macrophytique des régions d'archipel et une biomasse phytoplanctonique notablement plus importante dans la partie est du lac que dans les eaux libres (tabl. 1-3).

8.3.2 - ROLE DES ZONES INONDEES

En Afrique, seul le Nil présente davantage de plaines inondées associées à son cours que le réseau fluvial tchadien (tabl. 8-1). L'ensemble du Bassin Tchadien compte près de 63 000 km² de plaines inondables par les crues dont 35 000 dans le bas réseau fluvial, à proximité du Lac. Il y a 6 000 ans, ces régions composées du Yaéré, de la plaine inter-fluviale et de la dépression de Massénya étaient submergées par le Paléo-Tchad. Il est très probable qu'une partie des matériaux argileux qui les tapissent actuellement soient d'origine lacustre. Si ces plaines sont désormais distinctes du Lac Tchad, elles ne continuent pas moins à influencer de façon notable sur l'hydrologie et l'hydrogéologie lacustre. Le Lac Tchad est en effet le seul grand lac d'Afrique associé à de si vastes étendues inondables qui, par ailleurs, ne sont pas mises en eau par les débordements du lac comme c'est généralement le cas (marais riverains des lacs de Guiers, Alaotra, Chilwa, Tumba, Mweru,...) mais directement par le réseau fluvial.

En année moyenne, 16 % des eaux du Logone et du Chari submergent les 3 plaines où les pertes par évaporation sont sévères puisqu'elles correspondent à l'équivalent en eau des apports météoriques augmenté de 60 % (4.05×10^9 m³) des eaux fluviales déversées.

Près de 50 % (1.68×10^6 tonnes) des matériaux détritiques hérités de l'érosion des hauts bassins sont détournés vers les plaines d'inondations qui n'en restituent que 0.6×10^6 tonnes. Ces pertes concernent tout particulièrement les matériaux fins et, si la sédimentation actuelle dans ces régions est principalement d'origine mécanique il existe également des processus de transformation chimique aboutissant à

des formations de calcite et de montmorillonite (Gac, 1979).

Par ailleurs, près de 15 % (0.40×10^6 tonnes) des apports en sels dissous du Logone et du Chari gagnent ces zones déprimées. Dans le Yaéré, la plus grande des trois zones mais également la mieux étudiée, des travaux hydrogéologiques montrent que l'El Beïd ne restitue que 82 % des substances dissoutes apportées au Yaéré par les crues soit des pertes de 38 % de silice, de 14 % de magnésium, de 11 % de calcium, etc (Gac, 1979). En revanche, le potassium présente un accroissement de 6 % dans l'El Beïd et caractérise un enrichissement des eaux en substances nutritives acquises au cours de leur traversée de la plaine. Cet enrichissement provient du lessivage des cendres, des déchets organiques d'origine animale et de l'accumulation de substances humiques dans les dépressions de la plaine entre deux crues (Roche, 1973).

Les zones inondées, dont le rôle majeur sur l'ichtyocoenose a été évoqué dans les chapitres précédents, ont également une influence de premier ordre sur l'hydrologie et l'hydrogéologie lacustre en régularisant les apports en eau et en matières en suspension lors des fortes crues, mais également en redistribuant vers le lac moins de substances minérales dissoutes mais davantage de substances organiques qu'elles en reçoivent par les eaux de crue.

8.4 - LE ROLE DES FACTEURS ABIOTIQUES SUR LA PRODUCTION LACUSTRE

Les lacs plats se partagent un ensemble de traits environnementaux communs qui résultent de la faible hauteur d'eau et influent à divers degrés sur la productivité lacustre. Cependant, à l'instar du lac Tchad, chacun présente également des particularités qui lui sont propres (altitude, climat, nature géologique de la cuvette,...) et qui viennent compliquer la compréhension des mécanismes responsables de la plus ou moins grande richesse biologique des eaux.

L'importance des facteurs abiotiques sur la productivité lacustre a depuis longtemps attiré l'attention des limnologues mais la hiérarchisation de leur rôles respectifs, voire même leur prééminence sur les facteurs biotiques, posent encore problème.

8.4.1 - LES GRANDS TYPES DE FACTEURS ABIOTIQUES IDENTIFIES POUR LEUR ACTION SUR LA PRODUCTIVITE LACUSTRE

La profondeur moyenne est l'un des premiers facteurs abiotiques dont le rôle sur la production lacustre ait été pressenti (Thieneman, 1927). Il apparaît assez vite que la simple morphologie ne suffit pas à rendre compte de la variabilité de production observée d'un lac à l'autre (Northcote et Larkin, 1956). Ainsi, l'ensemble des lacs plats africains est loin de présenter une gamme de productivité aussi étroite que la similitude de leurs formes pourrait le laisser prévoir. De nombreux autres facteurs abiotiques, nous l'avons vu, peuvent intervenir. Depuis Rawson (1939, 1942), on distingue deux grandes familles de facteurs abiotiques influant sur la productivité lacustre : les facteurs liés à la morphologie et à la géochimie du bassin versant et les facteurs climatiques.

Ainsi, la nature alcaline et la forte salinité de certains lacs kényans résultent de la nature volcanique de leurs bassins. Le lac Nakuru, par exemple, présente une salinité de 122 mg/l et une productivité de 2.0 à 3.2 g C/m².jour. Des productivités du même ordre ont été observées dans le lac Elmenteita de caractéristiques géologiques comparables. De même, les eaux oligotrophes du lac Tana s'expliquent par la faiblesse des apports allochtones que lui procurent ses tributaires, rivières torrentueuses dont les eaux dévalent des régions montagneuses - entre 3000 et 1500 m - pauvres en sols, en végétation et en vie animale. De même, la très grande pauvreté en algues planctoniques et la quasi absence de végétaux supérieurs du lac Tumba résultent de la forte acidité et de la faible conductivité (entre 24 et 32 $\mu\text{mho/cm}$, (Matthes, 1964)) des eaux. Ces caractéristiques, partagées par toutes les masses d'eau des grandes forêts tropicales humides, proviennent de la pauvreté des sols lessivés, podzoliques, et de la surabondance d'acides

humiques issus d'une décomposition incomplète de la matière organique.

L'influence du climat qui conditionne l'ensoleillement, le régime des vents, l'importance et la répartition saisonnière des pluies et des crues, etc... apparaît également dans les exemples cités. La productivité forte et constante du lac George s'explique en grande partie par sa situation équatoriale et la régularité du climat qu'il subit. A l'inverse, le climat tropical induit des variations saisonnières d'hydrologie, de température, d'apports solides et dissous, etc.. qui sont d'une grande influence sur le métabolisme du lac Tchad (chap. 1).

Ces différentes observations sont cohérentes avec la théorie thermodynamique des écosystèmes. Comme tout système biologique, une biocénose lacustre est maintenue par les flux d'énergie et de matière qui la traversent en empruntant la structure trophique : assemblage d'espèces interconnectées en un ou plusieurs réseaux par des liens de consommation. Les flux incidents pénètrent la structure trophique au niveau de la production primaire où ils sont stockés sous forme de composés organiques utilisables par les niveaux d'ordres supérieurs. La biomasse lacustre et sa productivité dépendent donc, en premier lieu, des apports en énergie lumineuse et en substances allochtones, en second lieu de la structure environnementale qui régit la capacité du système à optimiser plus ou moins l'utilisation de ces flux. Cet ensemble théorique devrait conduire à l'établissement d'un modèle permettant la comparaison des lacs entre eux. Cependant, la diversité des facteurs impliqués, la complexité de leurs interrelations et la difficulté où l'on se trouve encore de les échantillonner correctement font qu'il n'existe pas de modèle analytique de portée générale. C'est encore à des approches empiriques telle que l'indice morpho-édaphique que l'on doit ces comparaisons.

8.4.2 - L'INDICE MORPHO-EDAPHIQUE

L'indice morpho-édaphique (Ryder, 1961, 1965) est l'un des modèles les plus largement utilisés pour comparer les lacs entre eux. Initialement élaboré pour permettre l'estimation rapide de la production halieutique potentielle d'un ensemble de lacs Nord-Américains non exploités, l'IME repose sur l'usage de deux descripteurs limnologiques à la fois simples à acquérir et très synthétiques, résumant respectivement les caractéristiques édaphiques du bassin et la morphométrie du lac : le total des solides dissous et la profondeur moyenne. L'indice étant initialement destiné à être utilisé dans une même région, les variables climatiques, considérées comme homogènes ne sont pas prises en compte.

Bien qu'il puisse être corrélé avec des indices de production ou

de biomasse de n'importe quel niveau trophique, l'IME a surtout été utilisé pour étudier ou pour prévoir la production halieutique des lacs pour des raisons économiques évidentes, mais également parce que la mobilité des poissons, leur durée de vie et leur diversité font de l'ichtyomasse un estimateur plus stable que les biomasses ou les productions primaires et secondaires du plancton ou du benthos. Lorsqu'elle est équilibrée et calculée sur de longues périodes, la production halieutique peut être utilisée comme estimateur à la place de l'ichtyomasse. Ainsi, Rawson (1952) utilisa 50 ans de statistiques de pêches pour mettre en évidence le rôle de la profondeur moyenne sur la productivité des lacs des Laurentides tous exploités de façon comparable.

La situation des pêches africaines est très différente. Le taux et les modalités d'exploitation très différents d'un lac à l'autre sont davantage gouvernés par le contexte socio-économique local que par les ressources disponibles. Ainsi l'estimation de 20 000 t/an utilisée par Henderson et Welcomme (1974) (fig. 8-2 ; tabl. 8-2) pour le Tchad correspond à une période où le lac était très faiblement exploité et ne rend absolument pas compte du potentiel halieutique de Tchad Normal plus proche de 80 kg/ha.an que des 14 kg/ha.an retenus par ces auteurs. Par ailleurs, les estimations fiables de la production halieutique sont souvent difficiles à obtenir dans ces régions et ne constituent que rarement de longues séries. Enfin, on peut se demander si la prise en compte dans une même régression, de lacs soumis à des climats aussi différents que le lac George et le lac Tchad par exemple correspond bien aux principes d'homogénéité énoncés par Ryder.

Pour imprécises qu'elles soient, les corrélations établies entre l'IME et un descripteur de la production lacustre ont permis de hiérarchiser quantitativement l'influence des facteurs abiotiques (Henderson et al., 1973). Le facteur essentiel est évidemment le climat qui régit les apports en énergie lumineuse et calorifique. Les courbes prédictives de six ensembles de lacs naturels situés dans six régions climatiques distinctes montrent (fig. 8-3) qu'en milieu polaire et subarctique la production lacustre est dix fois moindre qu'en milieu tempéré et cent fois moindre qu'en milieu tropical. Après les variables climatiques viennent les variables édaphiques. Enfin, la morphologie lacustre, et tout particulièrement sa profondeur moyenne, agissent sur l'efficacité du système à utiliser les ressources en énergie et en matière.

Les relations établies pour les lacs africains (Henderson et Welcomme, 1974 ; Henderson et al., 1973) permettent de constater que la productivité des lacs plats oligotrophes forestiers comme le lac Tumba ou le lac Bangwelu serait du même ordre que celle des lacs profonds d'Afrique de l'Est eux-mêmes environ dix fois moins productifs que le groupe des lacs plats eutrophes où vient se placer le lac Tchad une fois sa production halieutique corrigée (fig. 8-2 ; tabl. 8-2).

CONCLUSION

L'étude comparative d'une dizaine de lacs plats tropicaux parmi les mieux étudiés en Afrique fait apparaître un ensemble de traits environnementaux communs tels que l'absence de stratification thermique et chimique, l'extension des zones d'herbiers, la variabilité hydrologique saisonnière et annuelle,... Chacun de ces traits environnementaux résulte de la faible profondeur des systèmes limniques considérés. Tous contribuent à un accroissement de la productivité lacustre. Cependant, leurs influences sont modulées, dans chaque système lacustre, par d'autres caractéristiques environnementales spécifiques. Ainsi, le Lac Tchad présente, outre ces traits environnementaux communs aux lacs plats, des particularités telles que la grande étendue des zones d'Archipel et des zones inondables associées aux biefs inférieurs des tributaires, qui en font un système original et rendent difficile toute comparaison directe avec d'autres systèmes limniques.

Depuis le début du siècle, l'une des principales préoccupations de la limnologie est de définir des lois générales reliant certaines caractéristiques abiotiques à un indice de productivité lacustre. Parmi tous les descripteurs environnementaux identifiés comme influant sur la productivité, des approches empiriques ont permis d'en isoler deux, la profondeur moyenne et le total des solides dissous qui, associés sous le nom d'indice morpho-édaphique (Ryder, 1964), rendent compte de l'essentiel de la variabilité observée d'un lac à l'autre dans une même région climatique, ou encore pour un même lac au cours de son évolution. Ainsi, des corrélations entre la biomasse algale et l'indice morpho-édaphique (IME) ont été faites pour différentes régions du lac Tchad entre 1968 et 1974 (Lemoalle, 1979). Moyennant certaines précautions consistant notamment à éviter d'intégrer des périodes ou des régions lacustres pour lesquelles le développement des macrophytes influe sur la dynamique planctonique, Lemoalle obtient, par l'évolution de l'IME, une bonne description de l'évolution de la biomasse algale.

Outre son intérêt pratique pour comparer les lacs entre eux, voire prédire la productivité d'un lac non étudié, l'IME suggère que la capacité biotique d'un lac - exprimée en biomasse ou en productivité - est pour le moins peu dépendante des facteurs biotiques. Ainsi, dans l'exemple précédent, l'évolution de la biomasse algale est expliquée par l'évolution des conditions abiotiques indépendamment de la composition spécifique et de la structure des peuplements algaux qui ont été pourtant profondément perturbés pendant la période de changement du faciès lacustre tchadien (Compère et Iltis, 1983). Nous reviendrons sur cette importante remarque dans les conclusions générales.

CHAPITRE 9 - LES STRATEGIES ADAPTATIVES DES ESPECES

L'étude des peuplements ichtyologiques du bassin fluvio-lacustre tchadien (chap. 3 et 4) montre qu'il y a cohabitation constante de deux ensembles d'espèces : schématiquement, l'un adapté aux milieux de faible profondeur, l'autre aux espaces de pleine eau. Ces deux groupes possèdent des caractéristiques biologiques différentes mises en évidence pour la respiration (chap. 5) et la reproduction (chap. 6 et 7). Dans ces deux domaines, nous reconsidérerons les caractères spécifiques dans une optique évolutive et adaptative. Mais il ne s'agira que d'une individualisation artificielle de problèmes biologiques fondamentaux qui, en fait, se trouvent imbriqués dans la stratégie globale d'un cycle biologique. Dans le système fluvio-lacustre tchadien, cette stratégie globale doit exploiter les diverses formes de la variabilité du milieu, dans un compromis qui prend en compte toutes les contraintes d'une niche écologique.

Chaque espèce développe ainsi une "stratégie adaptative" en réponse aux diverses pressions de son habitat (fig 9-1). Il s'agit d'un produit génétique résultant des processus évolutifs sous l'influence de facteurs "ultimes" du milieu ("ultimate factors"). L'expression phénotypique de ce génome, plus ou moins diversifiée (différentes "tactiques"), confère aux individus un potentiel d'adaptation plus ou moins grand aux variations du milieu, c'est-à-dire aux facteurs "immédiats" de l'environnement ("proximate factors").

Au-delà de l'originalité de chaque stratégie qui correspond à la relation unique entre une espèce et sa niche écologique, nous essaierons de dégager les traits communs aux stratégies d'espèces d'un même milieu et éventuellement une caractéristique commune à l'ensemble de l'ichtyofaune du Bassin Tchadien.

9.1 - LES STRATEGIES DE RESPIRATION

De nombreux biotopes du Bassin Tchadien présentent un risque hypoxique. La communauté ichtyologique comprend à la fois des espèces qui n'assument pas du tout ce risque, et d'autres qui l'assument complètement ou partiellement (cf chap. 5).

Dans le premier cas, la respiration est strictement dépendante de l'oxygène dissous dans la masse d'eau. La stratégie adoptée consiste simplement à fréquenter les milieux les moins sujets aux crises hypoxiques et, le cas échéant, à se déplacer vers des milieux mieux oxygénés.

Cette réaction d'évitement dénote la capacité de s'orienter dans un gradient de concentration lorsque les teneurs en oxygène du milieu s'abaissent en dessous d'un certain seuil propre à chaque espèce. Des expériences récentes (Beitinger et Pettit, 1984) montrent que, pour une majorité d'espèces, aucune réaction d'évitement n'est induite jusqu'à des concentrations de 2 à 3 mg/l.

Pour ces espèces à respiration aquatique stricte, la disponibilité en oxygène des eaux constitue un facteur de répartition de première importance. Welcomme (1964) en fournit un très bel exemple avec la distribution de 5 espèces de Tilapia (Sarotherodon et Oreochromis) dans le lac Victoria et une petite plaine adjacente (fig. 9-2). De même, l'évolution de la répartition des espèces dans le lac Tchad est très largement dépendante de l'évolution régionale des concentrations en oxygène dissous et de leur variabilité (cf chap. 4 et 5)

Chez les espèces qui assument le risque hypoxique, des adaptations anatomiques, comportementales ou physiologiques permettent de pallier la pénurie d'oxygène. Nous évoquerons ces différents aspects adaptatifs pour en souligner la diversité.

9.1.1 - LES ADAPTATIONS RESPIRATOIRES

Les espèces se montrant particulièrement résistantes à l'hypoxie possèdent des organes respiratoires accessoires permettant une respiration aérienne plus ou moins efficace. Cependant, certaines espèces ne présentent pas de dispositifs anatomiques particuliers pour une respiration aérienne et sont pourtant capables d'une remarquable résistance à l'hypoxie grâce à des qualités physiologiques particulières et/ou des adaptations morphologiques et comportementales leur permettant d'utiliser la couche d'eau superficielle.

Il est habituel de distinguer deux grands types de respiration : la respiration unimodale basée sur la stricte utilisation de l'oxygène dissous et la respiration bimodale basée sur la double utilisation de l'oxygène de l'air et de l'eau (fig. 9-3). Cette distinction plus anatomique qu'écologique est de peu d'intérêt dans une étude comparée des adaptations à l'hypoxie. En effet, parmi les espèces à respiration unimodale, il en est qui fuient les conditions hypoxiques (Characidae) et d'autres qui s'y adaptent (Cichlidae). Il existe une plus grande diversité des comportements chez les espèces à respiration unimodale. Quelque soit leur type d'adaptation, lorsqu'elles sont confrontées à la raréfaction de l'oxygène dissous, les espèces n'ont d'autre alternative que d'aller respirer en surface (*).

Dans le cas de la respiration bimodale, l'alternative sera bien sûr l'utilisation de l'oxygène de l'air ; dans celui de la respiration unimodale, ce sera l'utilisation de l'oxygène dissous dans la pellicule d'eau de surface : c'est la respiration aquatique de surface (RAS) (fig. 9-3). Certaines espèces ne se limitent pas à l'écumage de la pellicule d'eau de surface mais captent aussi des bulles d'air qu'elles maintiennent dans leur bouche ("air gulping") ; ce comportement constitue un intermédiaire entre l'utilisation directe des deux formes de l'oxygène, gazeuse et dissoute.

On dénombre des adaptations anatomiques, morphologiques, physiologiques, comportementales et sociales propres aux deux milieux d'approvisionnement complémentaire en oxygène en période hypoxique (oxygène dissous dans la couche superficielle et oxygène gazeux de l'air ;

(*) L'originalité des Protoptères enkystés et des oeufs de durée des Nothobranchius qui subsistent dans les milieux asséchés sont des cas extrêmes. Certains poissons présentent aussi la capacité de survivre quelques heures en anoxie en produisant de l'énergie de façon anaérobie (Dickson et Graham, 1986).

fig. 9-3). Les adaptations anatomiques sont plus particulièrement représentées dans le cadre de la respiration aérienne, les adaptations morphologiques et comportementales dans celui de la respiration aquatique de surface. Se prêtant facilement à l'expérimentation, les adaptations physiologiques (objet de nombreux travaux approfondis) contribuent à faciliter l'accomplissement de l'approvisionnement en oxygène ; elles s'adressent soit à l'oxygène dissous, soit à l'oxygène gazeux ; ainsi, les poissons à respiration bimodale présentent-ils des adaptations physiologiques soit identiques, soit opposées à celles des poissons à respiration aquatique stricte.

9.1.1.1 - La respiration aérienne

L'air ayant une teneur en oxygène plus élevée que celle de l'eau, une densité et une viscosité plus faibles, le coût énergétique de la ventilation est moindre pour les poissons qui utilisent la respiration aérienne. Cet avantage, amplifié en eau hypoxique, montre l'intérêt énergétique de l'utilisation de l'air en tant que ressource complémentaire d'approvisionnement en oxygène.

Les organes destinés à cette fonction ont été largement décrits (Bertin, 1958 ; d'Aubenton, 1956). Nous rappellerons simplement qu'ils sont d'origines variées et que ce mode de respiration doit donc être considéré comme un phénomène de convergence et non pas comme une tendance évolutive unique. En effet, les Clariidae possèdent un organe respiratoire dérivé des branchies ; chez les Dipneustes et les Polypteridae il s'agit d'un organe oesophagien comparable à un véritable poumon ; enfin, chez plusieurs familles de physostomes, c'est la vessie gazeuse modifiée qui joue ce rôle (cas des Heterotis, des Gymnarchus et de certains Mormyridae).

La fréquence d'utilisation de la respiration aérienne conduit Graham et Baird (1982) à effectuer une distinction entre les espèces qui utilisent la respiration aérienne de façon facultative lorsque les conditions deviennent hypoxiques et d'autres qui l'utilisent régulièrement et qui s'adaptent à l'hypoxie en augmentant leur taux de respiration aérienne. Parmi les espèces présentes au Tchad, les Protopterus appartiennent à la catégorie qui nécessite une respiration aérienne quelle que soit la concentration en oxygène du milieu (Babiker, 1979). En revanche, chez les espèces qui n'ont pas d'organes de respiration aérienne très élaborés (Heterotis, Gymnarchus, certains Mormyridae), la respiration aérienne apparaît comme une solution de secours.

Tous les stades du cycle biologique ne sont pas pourvus des mêmes

possibilités respiratoires. Ainsi, Babiker (1984) a mis en évidence une utilisation croissante de la respiration aérienne au cours du développement chez P. senegalus, Clarias et Protopterus (fig. 9-4). Les jeunes n'ont pas les mêmes capacités respiratoires que les adultes et ces derniers doivent choisir des zones de reproduction plus oxygénées ou mettre en oeuvre des comportements particuliers pour oxygéner leurs oeufs et leurs jeunes. Les Polypterus adultes mâles gardent et ventilent les oeufs (Balon, 1975) et les jeunes de plusieurs espèces (Gymnarchus, Heterotis, Polypterus et Protopterus) disposent de branchies externes très développées.

9.1.1.2 - La respiration aquatique de surface

La respiration aquatique de surface (RAS) est une solution spécifique à l'hypoxie et non une réponse générale de fuite ou d'orientation caractéristique de tous les poissons. Kramer et McClure (1982) insistent sur le fait que la RAS n'est pas un prélude à la suffocation, mais qu'elle est, pour beaucoup d'espèces, une composante d'une stratégie bien intégrée pour le maintien en vie et en activité au cours de périodes d'hypoxies sévères. D'après leurs expérimentations, la RAS est initiée pour un seuil de concentration en oxygène précis et croît ensuite rapidement pour occuper plus de 75% et habituellement 90% du temps (fig. 9-5). Cette alternative à la respiration subaquatique est donc coûteuse en temps et en énergie.

L'utilisation de la RAS s'intègre particulièrement bien aux caractéristiques des eaux tropicales car, si la concentration en oxygène de la colonne d'eau est plus réduite à température élevée, le film de surface bénéficie d'un taux de diffusion de l'oxygène de l'air accru. Parmi les facteurs du milieu susceptibles d'intervenir, le vent doit s'avérer néfaste à la RAS en limitant les capacités des poissons à se maintenir dans une position efficace à la RAS. Dans cette optique, une perturbation minimale de la surface de l'eau des zones hypoxiques doit être recherchée. C'est sans doute une des raisons qui explique, en période de Petit Tchad, la présence de très nombreux jeunes Tilapia pratiquant la RAS en bordure des îles de l'Archipel Sud-Est, dans une zone peu profonde bien protégée du vent par le cordon littoral de végétation (zone C de la figure 1-35).

Lewis (1970) remarque l'importance de la morphologie pour l'utilisation efficace de la couche d'eau superficielle oxygénée et son intérêt adaptatif pour les espèces d'habitats hypoxiques. Pour les poissons du Tchad, c'est le cas des espèces de petite taille du genre Epiplatys.

9.1.1.3 - Adaptations physiologiques

L'hémoglobine étant le médiateur des échanges d'oxygène entre l'organisme et le milieu, on doit s'attendre à ce qu'une adaptation à l'hypoxie concerne la richesse du sang en hémoglobine et/ou l'affinité de celle-ci pour l'oxygène. Cette hypothèse a été vérifiée en comparant des espèces voisines - ou, au sein d'une même espèce, des groupes d'individus - d'habitats différents par la concentration en oxygène.

A/ Richesse en hémoglobine

Les résultats de Green (1977) montrent que la concentration d'hémoglobine et l'hématocrite varient considérablement au sein d'une même espèce, notamment lorsque les populations comparées sont bien séparées comme c'est le cas pour Synodontis schall, espèce très ubiquiste dans la zone soudano-sahélienne. La concentration en hémoglobine des individus du Nil Blanc était seulement les 2/3 de celle des individus capturés au barrage de Kainji (Nigéria) (fig. 9-6) dont certaines localités sont caractérisées par de fortes fluctuations de la concentration en oxygène tandis que les eaux de la station du Nil sont bien aérées. La valeur trouvée au Tchad (1.6×10^6 cell./mm³) est comparable à celles du Nil ce qui s'accorde bien avec l'habitat fluvial (Chari) des poissons que nous avons utilisés pour cette numération.

Les différences observées chez Synodontis schall peuvent être déterminées par l'environnement. L'induction d'une plus grande synthèse d'hémoglobine par la réduction d'oxygène est un phénomène communément observé dans différents groupes d'animaux. Une hypoxie de quelques heures suffit à provoquer des changements assez importants dans la concentration en hémoglobine. Ainsi, chez les Oreochromis niloticus soumis expérimentalement à des conditions hypoxiques, la concentration en hémoglobine passe de 6.2 g à 9.4 g de Hb/100 ml de sang en 72 h (D'Suze, à paraître ; fig. 9-8).

Green (1977) a également constaté des différences hématologiques entre espèces de Synodontis de la même localité. Il propose deux explications non exclusives :

- les espèces présentent des différences génétiques d'où résultent des capacités différentes pour la synthèse de l'hémoglobine.
- les espèces occupent dans la même localité des habitats qui diffèrent par la concentration en oxygène.

Cette dernière explication est parfaitement illustrée par trois espèces (fig. 9-7). Les caractéristiques hématologiques de Hemisynodontis membranaceus pélagique et zooplanctophage s'opposent à celles S. nigrita et S. schall benthiques. Sur le graphique 9-7, Brachysynodontis batensoda occupe une position intermédiaire qui correspond bien à son

comportement partagé entre une activité benthique et pélagique suivant les potentialités trophiques du milieu.

La mise en oeuvre de l'adaptation physiologique à l'hypoxie peut être très rapide comme nous venons de le voir dans l'exemple d'Oreochromis niloticus (D'Suze, à paraître). Par ailleurs, les situations hypoxiques étant souvent périodiques, l'adaptation physiologique peut en suivre la périodicité. Dans son étude sur les Synodontis, Green (1977) avait observé des variations de la concentration en hémoglobine dans la même station en fonction de la date de capture (fig. 9-6) et il avait émis l'hypothèse de variations saisonnières chez Synodontis schall. Les études de Saint-Paul (1984) sur Colossoma macroponum mettent très clairement en évidence ce type de variations saisonnières : l'hémoglobine et le nombre d'érythrocytes du sang augmentent pendant les périodes de l'année où ce poisson amazonien est soumis à de basses concentrations en oxygène (<0.5 mg/l).

Les hypoxies saisonnières influencent également les caractéristiques hématologiques de certains poissons à respiration aérienne, mais toutes les espèces ne réagissent pas avec une uniformité comparable à celle des espèces à respiration aquatique (Graham, 1985). Cela dépend des risques de perte de l'oxygène au niveau de leurs branchies, notamment lorsque l'usage de celles-ci demeure nécessaire pour l'élimination du gaz carbonique.

B/ L'affinité hémoglobine-oxygène (Hb-O₂)

Généralement, l'affinité Hb-O₂ dépend de la température et du pH (effet Bohr). Elle est habituellement évaluée par la P₅₀, pression partielle d'oxygène pour laquelle on atteint expérimentalement 50% de saturation de l'hémoglobine (fig. 9-9).

L'affinité intrinsèque Hb-O₂ résulte de la configuration de la molécule d'hémoglobine déterminée génétiquement. Pour Powers (1980), ce niveau d'adaptation est une stratégie "évolutionnelle" (evolutional strategy) qui optimise les propriétés intrinsèques de l'hémoglobine avec l'oxygène disponible dans l'environnement.

Johansen et Lenfant (1972) considèrent que le développement évolutif a favorisé une diminution de la sensibilité à la température de l'affinité Hb-O₂ chez les espèces qui supportent de grandes variations thermiques. Powers (1980) conteste cette conclusion, prétendant qu'une théorie générale concernant l'hémoglobine, l'habitat et la stabilité thermique n'apparaît pas justifiée. Effectivement, les Cichlidae paraissent se singulariser par une stratégie différente concernant la réaction à l'effet Bohr et à la température.

D'après Wilhem et Weber (1983), les qualités spécifiques des hémoglobines des Cichlidae sont une affinité intrinsèque élevée pour

l'oxygène et une dépendance thermique et de pH également élevée (fig. 9-9). D'après ces auteurs, les propriétés d'oxygénation des systèmes d'Hb des Cichlidae représentent une double adaptation. Les affinités élevées pour l'oxygène aux basses températures favorisent le chargement de l'oxygène pendant la nuit et à l'aube quand la tension de l'oxygène dans l'eau est basse, conséquence des processus respiratoires et de décomposition. Les Cichlidae sont habituellement inactifs à ce moment-là et dans un état de torpeur qui réduit la demande en oxygène lorsqu'il est moins disponible. Pendant le jour, lorsque les Cichlidae sont actifs, les concentrations d'oxygène s'élèvent à cause de la photosynthèse et l'hyperoxie est fréquemment rencontrée en bordure des mares et des rivières ; par ailleurs, l'élévation de température entraîne une demande accrue d'oxygène. Dans ce cas, la sensibilité thermique élevée inhérentes aux hémoglobines des Cichlidae facilite la libération de l'oxygène dans les tissus au moment où la demande en oxygène augmente, cependant la prise en charge de l'oxygène dans les branchies ne sera pas compromise du fait de la concentration élevée d'oxygène dissous.

Parmi les espèces de Cichlidae que nous avons rencontrées dans le Bassin Tchadien, seule Oreochromis niloticus a fait l'objet d'études physiologiques approfondies. Les propriétés de l'hémoglobine de cette espèce sont très semblables à celles rencontrées chez d'autres Cichlidae d'Afrique et d'Amérique du Sud (Verheyen et al., 1985). L'hémoglobine montre des affinités extrêmement élevées pour l'oxygène ($P_{50} = 1,08$ mm Hg à pH 8,2 et à 20°C), un large effet Bohr au-dessous de pH 7,5 (fig. 9-9). La sensibilité thermique de l'hémoglobine de O. niloticus est élevée comparativement à celle des autres hémoglobines de poissons, mais en accord avec les résultats publiés sur les Cichlidae. Ces auteurs rejoignent l'hypothèse de Wilhem et Weber (1983) exposée précédemment montrant une adaptation moléculaire assurant l'oxygénation des tissus dans des conditions de variations drastiques jour/nuit de la disponibilité de l'oxygène, de la température et des niveaux d'activité des Cichlidae. Ces performances physiologiques des Oreochromis niloticus expliquent le maintien de cette espèce dans le lac Tchad au cours de la période d'assèchement et notamment dans la cuvette nord où, dans la couche d'eau résiduelle, régnait une hypoxie nocturne et une hyperoxie diurne, ainsi qu'une très grande amplitude thermique nycthémérale.

9.1.2 - CONCLUSION

Face aux risques d'hypoxie, les stratégies respiratoires des espèces tchadiennes se répartissent selon deux options opposées. La première est de se maintenir sur le site quitte à se doter de moyens de pallier les déficits en oxygène dissous lorsqu'ils se produisent. La seconde est de se maintenir dans des eaux suffisamment oxygénées pour que la respiration branchiale permette de satisfaire aux besoins du métabolisme. Les types de ces deux tendances pourraient être Protopterus annectens et Alestes dentex où Micralestes acutidens (cf chap. 5). Entre les deux, on observe une tolérance, une adaptabilité plus ou moins grande des caractéristiques physiologiques de l'espèce complétées ou non par des adaptations comportementales, morphologiques ou anatomiques.

Les espèces dotées de ces adaptations ne présentent pas de convergence particulière vers une solution - qui pourrait apparaître optimale - comme la respiration aérienne qui offre un avantage énergétique important, l'air étant bien supérieur à l'eau en tant que milieu respiratoire. On constate au contraire la disparition fréquente de la respiration aérienne au cours de l'évolution (Smith, 1931), sa variabilité chez des espèces proches (Graham et al., 1978) et l'absence de respiration aérienne importante chez les organismes possédant les deux modes respiratoires. Enfin, les stades jeunes ont tous une respiration aquatique prépondérante. Il doit donc exister des avantages à la respiration aquatique ou des désavantages à la respiration aérienne.

La respiration aérienne entraîne une vulnérabilité plus grande aux prédateurs aériens. Kramer et Graham (1976) considèrent que l'augmentation du risque de prédation aérienne constitue une pression sélective responsable de certaines adaptations comportementales et sociales telles que le synchronisme de la prise d'air pour les poissons d'une même localité et l'espacement de temps variable de ces prises d'air. La respiration synchrone semble capable de produire un effet de confusion chez les prédateurs ; elle est présentée comme un groupement dans le temps aux fonctions analogues à celles des bancs de poissons. Chez les espèces africaines, ce comportement a été signalé par Svensson (1933) pour Polypterus senegalus et nous l'avons observé chez Brienomyrus niger en aquarium. La variabilité de l'espacement des prises d'air, démontrée expérimentalement chez Clarias lazera (Abdel-Magid, 1971), peut être considérée comme un comportement de protection car le prédateur devient incapable de prédire la prochaine apparition de sa proie.

La respiration aérienne exige par ailleurs un déplacement vers la surface qui demande d'autant plus de temps et d'énergie que l'espèce exploite un habitat de profondeur.

Ces différents inconvénients valent également pour la RAS qui,

comme nous l'avons vu, est encore beaucoup plus consommatrice de temps. Ainsi, pour une espèce, le coût de la respiration aquatique de surface (ou de la respiration aérienne) peut être exprimé en termes d'énergie dissipée, de temps perdu et de risque de prédation. Kramer (1983) qui développa ce raisonnement, en déduit que la distance à la surface est un facteur aussi important que l'hypoxie aquatique dans l'évolution de la respiration aérienne chez les poissons. Si l'on admet que l'adaptation est d'autant meilleure qu'elle réduit les coûts de la respiration, il est clair que l'optimisation de la fonction respiratoire ne peut s'établir sur la seule base de la disponibilité en oxygène. L'orientation stratégique imprimée par la sélection naturelle dépendra autant des caractéristiques de l'environnement physique et biotique que des autres fonctions vitales de l'espèce.

9.2 - STRATEGIES DE REPRODUCTION

La saison de ponte et sa durée, le comportement migrateur, que nous avons abordés dans cette étude (chap. 6) ne sont que quelques aspects de la reproduction des téléostéens. Ils suffisent cependant à mettre en évidence la grande diversité des réponses adaptatives rencontrées dans le Bassin Tchadien, comme d'ailleurs dans la majorité des systèmes fluvio-lacustres tropicaux dotés de zones inondables (Daget, 1954 ; Matthes, 1964 ; Lowe-McConnell, 1964 ; Whitehead, 1964 ; Lowe McConnell, 1975 ...).

Malgré cette diversité, on constate des similitudes entre espèces vivant dans un même type d'environnement. On distingue habituellement deux grands types de stratégies de reproduction, l'un basé sur l'aspect prévisible des conditions de milieu - variations régulières ou stabilité de l'environnement -, l'autre adapté aux irrégularités d'apparition et de durée des conditions favorables à la reproduction.

Dans le premier cas, l'espèce utilise des conditions favorables qui se réalisent, bon an mal an, dans le même lieu et à la même période de l'année. Les espèces qui adoptent cette stratégie sont souvent des migrateurs. Elles ont une reproduction saisonnière, une fécondité relative élevée et une seule ponte annuelle. Les oeufs, abandonnés dans le milieu naturel, sont habituellement pondus dans des eaux fortement oxygénées. Ils donnent naissance à des alevins entraînés vers des zones abritées aux ressources alimentaires abondantes. Ce type de stratégie correspond à des espèces telles que Alestes dentex et Brachysynodontis batensoda.

Le second type de stratégie est basé sur l'utilisation de processus qui confèrent aux espèces une plus grande tolérance vis-à-vis de l'environnement. Ces espèces ont généralement une période de ponte très étalée, des pontes fractionnées ou multiples avec relativement peu d'oeufs à chaque fois. Le plus souvent, elles possèdent un comportement territorial et prodiguent des soins à leur progéniture (construction d'un nid, aération des oeufs, incubation buccale, protection des jeunes). On en trouve de nombreux exemples chez les Cichlidae mais également chez les Mormyridae. Ainsi, Brienomyrus niger, sédentaire, se reproduit dans les Yaérés dès le début de l'inondation et aussi longtemps que leur mise en eau maintient des conditions favorables à sa reproduction.

Entre ces deux groupes, il existe un ensemble d'espèces difficiles à classer du fait que certaines de leurs modalités de reproduction les apparentent au premier type de stratégie alors que d'autres modalités sont caractéristiques du second. Ainsi, Lates présente une période de ponte étalée, une fécondité relative élevée mais ne pratique

pas de pontes fractionnées et ne s'occupe pas de ses oeufs qui sont pélagiques et de très petite taille (Hopson, 1969). Certains Mormyridae (Hyperopisus bebe, Marcusenius cyprinoïdes et Pollimyrus isidori) présentent des comportements parentaux plus ou moins élaborés et une reproduction induite par les facteurs physico-chimiques du lieu de ponte (Kirschbaum, 1984) ; cependant, ils effectuent des migrations de grande amplitude pour une reproduction fluviale prédominante.

Chaque espèce est susceptible de modifier une ou plusieurs de ses caractéristiques de reproduction en fonction du milieu dans lequel elle vit. Nous avons déjà longuement fait état de l'adaptabilité de la durée d'activité sexuelle de certaines espèces en fonction du milieu (chap. 6) ; de même, le nombre de pontes peut varier de façon importante sous l'influence de facteurs d'environnement. Nous avons indiqué que certains Mormyridae présentent, les années de faible crue, une seule ponte localisée en zones inondées et les années de fortes crues deux ou trois pontes successives. Les expériences effectuées en laboratoire par Kirschbaum (1975 ; 1984) montrent que, lorsque les conditions environnementales sont proches de l'optimum, ces mêmes espèces peuvent se reproduire de façon ininterrompue. La fécondité est également connue pour varier de façon importante selon l'âge mais également selon les facteurs biotiques (nourriture, densité de population, compétition,...) et/ou les facteurs abiotiques (espace vital, température, oxygène,...) que subissent les individus (Kartas et Quignard, 1984).

Cette souplesse adaptative des modalités de reproduction est cependant limitée génétiquement dans le cadre de la stratégie de l'espèce. L'expression de cette stratégie dans tel ou tel milieu correspond à autant de tactiques distinctes. Toutefois, il est rare d'observer plusieurs "tactiques" différentes simultanément et dans un même milieu. Ce polymorphisme, décrit pour d'autres phénomènes adaptatifs, a pris le nom de stratégies ou tactiques alternatives selon que sa notion est génotypique ou seulement phénotypique (Pott et Wootton, 1984). Nous en examinerons trois exemples identifiés dans le Bassin Tchadien. Les deux premiers concernent le comportement migrateur lié à la reproduction d'Alestes baremoze et d'Hydrocynus forskalii. Le troisième concerne le polymorphisme démographique d'Alestes nurse.

9.2.1 - POLYMORPHISME DE LA REPRODUCTION D'ALESTES BAREMOZE EN TCHAD NORMAL

Au Delta, les deux sous-populations "A" et "B" d' A. baremoze identifiées par Durand (1978) présentent des périodes de migration légèrement décalées. La troisième sous-population ("C") identifiée par Hopson (1972) est encore plus différente puisqu'elle ne migre pas (chap. 6). Cette variabilité n'est d'ailleurs pas limitée à l'échelle de la sous-population puisqu'à l'intérieur de l'une d'entre elles on observe, dans l'Archipel, trois comportements distincts :

- maturation et migration de reproduction,
- maturation et reproduction sans migration,
- pas de maturation ni de migration (Durand, 1978).

Si l'on met de côté ce dernier cas qui paraît assez fréquent chez les migrateurs (Welcomme, 1979), on constate qu'au sein d'un même stock coexistent deux ensembles de comportements reproducteurs, l'un basé sur la reproduction lacustre et l'autre sur la reproduction fluviale.

9.2.1.1 - Avantages et inconvénients de la migration fluvio-lacustre

Toutes les espèces tchadiennes sont fluviatiles, donc initialement adaptées - au sens évolutionniste du terme - à l'exploitation de la variabilité spatio-temporelle des ressources fluviales, notamment par la migration. Secondairement les stocks se sont développés dans le lac qui, du point de vue hydrologique, peut être considéré comme une extension du réseau fluvial (Daget, 1967). Sorte de vaste zone inondée permanente, le lac offre dans certaines de ses portions, des conditions environnementales comparables aux nurseries fluviales constituées par les zones inondées. L'existence de tels sites lacustres peut donc avoir favorisé l'émergence d'un nouveau comportement de reproduction excluant la migration fluviale qui comporte de nombreux inconvénients :

- elle provoque une dépense énergétique accrue,
- elle écarte pour une longue période, sinon définitivement, les géniteurs d'un milieu favorable à leur survie et à leur croissance,
- elle favorise le regroupement des adultes et, par là, accroît la vulnérabilité du stock aux prédateurs, à commencer par l'Homme.

En toute logique, l'expression du comportement migrateur devrait être progressivement éliminée des stocks lacustres au bénéfice d'une reproduction in situ, beaucoup plus économique pour les adultes et pour les jeunes qui sont également l'objet d'une prédation importante lors

de leur dévalaison vers le Lac.

Comme cette logique est loin de correspondre aux observations, on doit supposer que les inconvénients de la migration sont compensés par des avantages encore plus grands.

- D'une façon générale, la dissociation des zones de nurserie et de grossissement (feeding grounds) constitue pour une espèce une adaptation favorable à l'abondance du stock, dans la mesure où les caractéristiques de chaque milieu répondent à un besoin particulier du poisson qu'il est difficile de trouver réunies dans un même endroit. C'est l'explication fournie par Nikolsky (1963) pour le saumon.

- Dans le Bassin Tchadien, fleuves et lac sont des milieux complémentaires en ce sens que la survie des oeufs démersaux d'Alestes baremoze est mieux assurée dans le courant en bordure des zones d'inondation fluviales qu'au fond des eaux lacustres où des désoxygénations passagères peuvent se produire en cours de journée (Lemoalle, 1979). Inversement, les ressources alimentaires nécessaires au développement d'un stock important sont mieux représentées dans le lac que dans le réseau fluvial.

La migration accroît donc notablement, pour les géniteurs, dépense énergétique et risque de prédation, mais elle favorise le succès de la ponte et la croissance des jeunes. Par contre, la sédentarité expose davantage le frai à une mortalité importante en cas de crise anoxique.

La simultanéité des deux comportements de reproduction est durable. Elle a été observée de 1966 à 1971 dans l'Archipel Sud-est (Durand, 1978). Il n'est cependant pas possible de décider, à partir des données disponibles, si le développement d'un second comportement reproducteur correspond à une différence génotypique (deux stratégies) ou seulement phénotypique (deux tactiques d'une même stratégie qu'un individu pourrait éventuellement utiliser successivement au cours de son existence). Tout juste peut-on constater qu'une telle diversification des comportements reproducteurs correspond pour une espèce à un accroissement de la zone utile pour le frai ainsi qu'à un étalement des risques.

Cette dualité de comportement migrateur que nous venons de décrire chez Alestes baremoze, se retrouve chez plusieurs migrants qui se reproduisent aussi partiellement dans l'Archipel (tabl. 6-1). Des exemples comparables de stratégies ou tactiques alternatives ont été décrits dans d'autres milieux. Gross (1984) en a fait l'étude théorique d'après les exemples de comportement de frai des mâles chez le saumon du Pacifique et la perche-soleil. Chez le saumon atlantique, les comportements migratoires alternatifs qui compenseraient la variabilité interannuelle des conditions de recrutement (Billard, comm. pers.), présentent une signification adaptative comparable à celle d'Alestes baremoze.

9.2.1.2 - Aspects énergétiques

D'un point de vue bio-énergétique, la stratégie adaptative d'une espèce est la résultante d'un partage de l'énergie assimilée entre les différents besoins de l'organisme : maintenance, croissance et reproduction (Barbault & Blandin, 1980). On constate ainsi une adaptation des caractéristiques de la reproduction en fonction de la disponibilité des ressources : la fécondité, l'âge de première maturation, le nombre des pontes peuvent être modifiés de façon importante selon l'abondance de la nourriture disponible (Mann et al, 1984 ; Kirschbaum, 1984 ; Kartas et Quignard, 1984).

Une migration de reproduction nécessite des disponibilités énergétiques suffisantes et une espèce ne peut débiter une migration sans avoir, au préalable, accumulé les réserves nécessaires pour couvrir les dépenses occasionnées par son déplacement et sa ponte. Nikolsky (1963) montre que les teneurs moyennes en lipides des aloses de la Caspienne sont en corrélation étroite avec la longueur de la migration anadrome qu'effectue chaque espèce dans la Volga (tabl. 9-1). Les différents comportements migratoires d'Alestes baremoze mettent-ils en oeuvre une adaptation similaire ?

Pour établir l'importance respective des investissements de chaque sous-population d'A. baremoze en matériel génétique d'une part et en réserves d'autre part, nous avons calculé un indice gonado-somatique et un coefficient de condition somatique pour les femelles d'un même stade de maturation ovarienne. Les résultats de ces calculs (tabl. 9-2) montrent :

1/ que le coefficient de condition est toujours plus faible en amont qu'au Delta. Les géniteurs qui ne se nourrissent pas pendant la migration anadrome (Lauzanne, 1976), vivent aux dépens de leurs réserves.

2/ qu'au Delta comme en amont dans le fleuve, la sous-population "A" présente des coefficients de condition nettement supérieurs à ceux de la sous-population "B" mais, par contre, des indices gonado-somatiques plus faibles.

La sous-population "A" investit davantage dans les réserves nécessaires à une longue migration, alors que la sous-population "B" consacre davantage de ressources à l'élaboration de son matériel génétique. Les femelles non migratrices de l'Archipel Sud-Est montrent des coefficients de condition en moyenne plus faibles que ceux des femelles "B" capturées au Delta et très inférieurs à ceux des femelles "A".

Il existe donc pour les Alestes baremoze du Bassin Tchadien, tout comme pour les aloses de la Caspienne, une relation proportionnelle entre la longueur de la migration et la quantité de réserves accumulées

pendant la période de repos sexuel. Ces différences peuvent résulter de génotypes différents, mais pourraient également correspondre à des étapes de la vie de chaque femelle. On observe en effet que les femelles "A" non migratrices sont, tout comme les femelles de la sous-population "B", de taille inférieure aux femelles migratrices de la sous-population "A". On observe par ailleurs que les tailles moyennes des femelles mûres sont plus élevées en amont qu'en aval dans le réseau fluvial. Au sein de chaque sous-population, il n'est donc pas impossible qu'au cours de leur vie sexuelle, les femelles d'Alestes baremoze accroissent progressivement la quantité de leurs réserves adipeuses et, par là, la longueur de leur migration anadrome.

9.2.2 - POLYMORPHISME DE LA REPRODUCTION D'HYDROCYNUS FORSKALII

Dans la cuvette sud et le bas réseau fluvial, il existe, en période de Tchad Normal, deux régions où l'abondance des poissons est particulièrement grande : la zone d'Archipel et d'îlot-bancs et surtout la zone deltaïque au moment des migrations. Il n'est donc pas surprenant de constater qu'à la même période, Hydrocynus forskalii, prédateur ichtyophage pélagique, soit plus particulièrement implanté dans ces deux régions où les proies abondent. Il s'y reproduit (cf fig. 6-2), cependant les taux de femelles mûres ou en maturation sont plus faibles dans l'Archipel qu'au Delta. Dans le Delta, on observe deux périodes de recrudescence de l'activité sexuelle d'Hydrocynus forskalii, l'une fait suite à la migration des géniteurs des espèces proies et l'autre à la dévalaison de leurs juvéniles. La plus importante de ces deux périodes de reproduction correspond pour l'essentiel à une migration d'adultes provenant de l'Archipel ; située entre février et avril, elle paraît surprenante car elle se trouve complètement décalée par rapport aux périodes de reproduction de la majorité des autres espèces.

Cette originalité dans la période de reproduction a été également observée chez d'autres ichtyophages et interprétée comme une adaptation propre aux espèces de cette catégorie trophique (Keast, 1985). Keast discute et reconnaît la nature adaptative de la reproduction précoce de deux espèces ichtyophages du Canada (Esox et Micropterus) par rapport à celle de leur proie. Ces espèces qu'il qualifie d'ichtyophages "primaires" sont comparables à Hydrocynus forskalii en ce sens qu'elles deviennent piscivores dès les premiers mois de leur vie et qu'elles sont morphologiquement adaptés à la prédation. Les ichtyophages "secondaires" qui ne consomment pas de poissons la première année ont généralement une reproduction plus tardive.

Miller et Storck (1984) ont observé une croissance supérieure des jeunes Micropterus salmoïdes nés en début de saison de reproduction. Ils associent cette différence à la possibilité qu'ont les jeunes plus

précoces d'effectuer la transition du régime d'invertébrés au régime ichtyophage. En outre, ces auteurs ont constaté que la variation annuelle de l'abondance des larves de poisson-proie détermine l'ampleur de la différence de croissance entre les prédateurs précoces et tardifs.

En période de Tchad Normal, la migration d'Hydrocynus forskalii vers le Delta et la reproduction précoce qui lui est associée peut-être interprétée comme une adaptation de ces ichtyophages aux caractéristiques du système fluvio-lacustre de Tchad Normal, adaptation bénéfique à la fois aux adultes et aux juvéniles :

- La migration des géniteurs d'Hydrocynus forskalii débute en fin d'année, au moment où la dévalaison des jeunes des autres espèces fournit une abondance de proies pour ces ichtyophages stricts. Les contenus stomacaux confirment une augmentation de la prédation des jeunes poissons à cette saison (Lauzanne, 1975).
- Dans le fleuve, les jeunes H. forskalii passent du régime zooplanc-ton/invertébrés au régime ichtyophage entre 30 et 45 mm. A partir de 50 mm ils sont strictement ichtyophages (Lauzanne, 1975). Ce changement de régime des jeunes H. forskalii nés en début d'année - ils atteignent 35 mm en juin - paraît synchronisé avec l'apparition des larves de la plupart des autres espèces.

En période de Petit Tchad, les îlots-bancs ayant disparu et les conditions environnementales de l'Archipel étant devenues défavorables à de nombreuses espèces à commencer par H. forskalii, celle-ci disparaît de cette région. En revanche, elle accroît ses effectifs dans la région des Eaux-Libres où se constitue, à partir de 1974-75, un peuplement lacustre comprenant une proportion plus grande d'espèces sédentaires ainsi que de fortes densités de Pollimyrus isidori, une des proies favorites d'H. forskalii (Lauzanne, 1975). On observe alors au Delta la disparition du pic de reproduction précoce (cf fig. 6-8). Non pas que cette dernière ait disparu complètement puisqu'on observe, en janvier, jusqu'à 60 % de femelles en fin de gamétogénèse dans les Eaux Libres du Sud-Est, mais bien parce qu'elle n'est plus liée à un comportement migrateur vers la zone fluviale deltaïque.

En période de Petit Tchad, la stratégie de reproduction d'H. forskalii se simplifie par perte de sa composante migratrice. En l'absence d'une connaissance génétique des populations d'H. forskalii, on ne peut pas plus attribuer ce changement à l'anéantissement du stock précédemment migrateur (facteur ultime) qu'à une modification de l'environnement biotique et abiotique de l'espèce (facteurs proximaux). Cependant, si en Tchad Normal la correspondance entre la répartition spatio-temporelle des pontes et celle des plus grandes abondances de proies n'est pas fortuite, on peut penser qu'elle se perpétue en Petit

Tchad et que la migration au Delta destinée à exploiter la forte concentration des proies qui s'y trouvent alors réunies ne présente plus, pour H. forskalii, un intérêt aussi grand en Petit Tchad. En effet, les stocks de migrateurs ayant fortement décliné, l'importance des passages de géniteurs au Delta devient également plus faible (cf. supra, évolutions de A. baremoze, B. batensoda et S. schall), ainsi que l'abondance des juvéniles en dévalaison (Bénech & Quensière, 1984).

La migration anadrome de reproduction paraît s'intégrer à une stratégie d'exploitation visant à optimiser l'utilisation des ressources disponibles.

9.2.3 - POLYMORPHISME DEMOGRAPHIQUE CHEZ ALESTES NURSE

En 1960, Blache et Miton décrivaient Alestes dageti comme la première espèce endémique du lac. Découverte dans un faciès lacustre de Tchad Normal, Alestes dageti se différencie d'Alestes nurse par son régime strictement zooplanctophage, une coloration légèrement différente et surtout par des tailles minimales de première maturation très faibles, aux environs de 45 mm, alors qu'Alestes nurse se reproduit à une taille au moins double.

A. dageti était rencontrée dans tous les milieux lacustres de Tchad Normal (cf. § 3.2) mais semblait plus abondante dans les îlots-bancs et les eaux libres où elle constituait l'une des principales proies des prédateurs - Lates tout particulièrement - (Lauzanne, 1977 ; Robinson & Robinson, 1969). A. nurse, en revanche, était plutôt caractéristique des milieux fluviaux mais se rencontrait également dans les régions lacustres péri-deltaïques et dans les îlot-bancs.

A partir de la période d'assèchement (fin 1973), on ne rencontre plus A. dageti mais, dans l'Archipel Sud-Est, apparaît une forme intermédiaire entre les descriptions d'A. nurse et d'A. dageti : Alestes nurse-dageti. La distribution des tailles des femelles A. nurse-dageti pubères recouvre toute la gamme de taille des femelles pubères des deux autres espèces (fig. 9-10). En outre, la période d'activité sexuelle de A. nurse-dageti est beaucoup plus étalée que celle d'A. nurse et ne se limite pas à la saison des pluies. Pendant l'assèchement, la période d'activité sexuelle d'A. nurse observée au Delta reste de même amplitude qu'en Tchad Normal (4 à 5 mois) ; par contre, dans l'Archipel Sud-Est, la période d'activité sexuelle de A. nurse-dageti s'étend de février à septembre (fig. 9-10).

Après 1973, A. nurse-dageti se maintient dans l'Archipel Sud-Est ; cependant, à partir de l'établissement du Petit Tchad, la taille de puberté des femelles s'élève de façon significative et l'espèce n'aura présenté de maturité précoce que pendant la phase d'assèchement

(tabl. 9-3).

Ces faits tendent à montrer que A. nurse, A. dageti et A. nurse-dageti ne sont pas des espèces distinctes mais constituent des phénotypes (différenciation écologique) ou peut-être des sous-espèces (différenciation génétique) adaptés chacun à un environnement particulier. On se doit en effet de rapprocher ces observations d'un autre exemple de nanisme lacustre d'A. nurse. Dans le lac Turkana, une variété naine, A. nurse nana, a également été identifiée par Pellegrin (1935). Dans une révision du genre Alestes, Paugy (1986), en absence de tout critère systématique permettant une distinction spécifique de nurse et dageti, assimile dageti, tout comme nana, à des sous-espèces de Brycinus nurse (nouvelle dénomination d'Alestes nurse). D'après Birgi (comm. pers.) la présence sur dageti d'un parasite très commun de A. nurse (Annulotrema alestesnursi) semble appuyer la mise au point de Paugy. Sans précision génétique sur une éventuelle différenciation des formes, nous choisirons pour notre part de parler d'écophénotypes, tout comme Daget (1983) à qui cette "espèce" fut dédiée. Reste à tenter d'expliquer ce polymorphisme selon les critères écologiques dont nous disposons.

En période de Tchad Normal, A. nurse (lato sensu) trouve, dans le comportement pélagique et un régime zooplanctophage, l'opportunité de développer des populations importantes dans les régions d'îlot-bancs et d'eaux libres. Cependant, éloigné de la protection des herbiers qu'il affectionne en milieu fluvial (pauvre en ressources planctoniques) il est soumis à une prédation intense qui peut le conduire à développer une tactique de reproduction de type "r", la maturité précoce permettant de compenser la faible espérance de vie des individus en raccourcissant le temps de génération. En milieu fluvial, les ressources sont plus limitées et la compétition dans les herbiers plus forte. La prédation, en revanche, est plus facile à éviter ; les individus sont plus grands et moins abondants, le régime alimentaire plus diversifié.

Jusqu'en novembre 1973, les Alestes nurse (lato sensu) sont relativement rares dans les pêches de l'Archipel et la structure de la population en place est très comparable à celle observée en 1971, avant la sécheresse (fig. 9-11). C'est en décembre 1973, au maximum des hautes eaux, que la forme A. nurse-dageti apparaît en grande abondance. Les captures, très nombreuses jusqu'en avril, se raréfient avec l'arrivée de l'étiage et disparaissent avec la remontée des eaux en 1974. A. nurse ayant été défini expérimentalement comme très sensible à l'hypoxie (Bénech et Lek, 1981), cette extinction doit être imputée aux conditions anoxiques provoquées par l'arrivée de la crue de 1974. Début 1975, l'espèce réapparaît avec une nouvelle distribution de taille où les petits individus, qui représentaient l'essentiel des captures en 1974, sont absents. Cette nouvelle population semble se maintenir dans l'Archipel jusqu'à la fin des observations, en mai 1977, bien qu'en

septembre-octobre 1976, au moment de la crue, l'espèce disparaît temporairement des captures.

Les changements brutaux d'abondance au moment des crues et les solutions de continuité dans l'évolution des distributions de tailles, laissent à penser que les Alestes nurse capturés dans l'Archipel, à partir de décembre 1973, ne sont pas issus d'une population autochtone mais proviennent d'immigrations successives. Il semble d'ailleurs qu'à partir de 1973, l'Archipel ne constitue pas un milieu très favorable à l'espèce si on en juge par la faiblesse ou l'absence de croissance apparente en 1974 et 1975, la raréfaction progressive des captures d'avril à octobre 1974, et finalement l'extinction des immigrants par la crue de 1974 (peut-être également par celles de 1975 et 1976).

Compte tenu de la répartition lacustre d'A. nurse (lato sensu) avant la période de sécheresse, il est probable que les différentes vagues d'immigrations observées dans l'Archipel proviennent de l'ancienne région des îlot-bancs. Là, en 1973, en bordure des Eaux Libres, à proximité des hauts fonds qui s'exondent et se couvrent d'une jeune végétation palustre, de vastes régions de faible profondeur doivent constituer, des biotopes favorables à l'espèce. Cette dernière bénéficie, pendant une brève période, d'un ensemble de facteurs favorisant une explosion démographique tels que : la vitesse de renouvellement que lui confère une maturité précoce alliée à une longue période d'activité sexuelle, la raréfaction des prédateurs de grand Lac et des ressources alimentaires encore abondantes en 1973 - remplacement des zooplanctons d'eau libre par des espèces littorales (cf. § 1.3.5) également prisées par la forme "dageti" (Robinson & Robinson, 1969) -.

Par la suite, l'extension rapide de la couverture de macrophytes, l'évolution des associations végétales tout particulièrement à partir de la fin 74 (cf. § 1.3.3), l'instabilité plus grande du Petit Tchad après cette date (cf. § 1.3.5), la raréfaction notable des biomasses zooplanctoniques en 1974 et 1975, sont autant de facteurs défavorisant la forme naine dans la région des îlot-bancs. Pour se maintenir dans un milieu d'herbiers à forte variation saisonnière de hauteur d'eau il est probable que l'espèce ait dû reprendre la stratégie qui était la sienne en milieu fluvial. D'où la disparition des formes naines et l'augmentation de taille à la première maturation observée à partir de 1975 sur les immigrants, dans l'Archipel.

Le développement d'un couvert végétal dense dans la région des îlot-bancs contribue aussi de façon indirecte à la sélection de la forme normale (nurse) aux dépens de la forme naine (dageti) par le biais des fortes variations nyctémérales et saisonnières des teneurs en oxygène dissous qu'elle induit. Le métabolisme des petits individus, plus élevé que celui des grands entraîne en effet une demande accrue en oxygène. Ce phénomène très classique a été quantifié expérimentalement

chez les Cichlidae (Pullin, 1982): 1 kg de petits Tilapia de 10 g (poids individuel moyen) exige environ deux fois plus d'oxygène que 1 kg de gros Tilapia de 200 g. Dans les rivières de Côte d'Ivoire, les A. nurse fréquentent les eaux calmes et les herbiers alors que les jeunes - jusqu'à une taille d'environ 70 mm - se tiennent volontiers dans les eaux plus rapides et moins profondes des radiers (Paugy, comm. pers.)

9.2.4 - DISCUSSION

Le polymorphisme d'Alestes nurse n'est pas un exemple isolé dans le Bassin Tchadien. Eutropius niloticus en est un autre cas avec une population bimodale de femelles matures dans le lac et unimodale dans le fleuve (fig. 9-12). Là encore, l'existence d'une forme lacustre naine pourrait être rapprochée de la forte pression de prédation exercée sur cette espèce par Hydrocynus brevis et Lates niloticus en période de Tchad Normal (Lauzanne 1976).

Le nanisme est un phénomène commun, fréquemment décrit chez les Cichlidae dont il complique souvent l'élevage. Il est souvent interprété au niveau proximal en relation avec le concept de bifurcation (ou "switch" ; Gross, 1984 ; Pullin, 1982) entre la croissance somatique et la gamétogénèse conduisant à la première maturation. La capacité de bifurquer et le choix du moment de la vie du poisson où elle se réalise, constitue un fort potentiel adaptatif, tout particulièrement dans les lacs à assèchement périodique tels que les lacs Rukwa et Chilwa où les poissons migrent dans les tributaires quand se produit l'assèchement. Le nanisme qu'ils présentent alors leur confère un potentiel colonisateur qui leur permet de repeupler rapidement le lac lorsqu'il se remplit à nouveau (in Pullin, 1982). Les exemples connus de nanisme s'accordent aux principes fondamentaux de la dynamique des populations et de la sélection naturelle qui consistent, pour une espèce, à adapter son effort reproductif aux changements environnementaux - dans la mesure où ses facteurs génétiques le permettent -, de manière à assurer la survie de la population.

Le cas d'A. nurse est certes plus complexe que la majorité de ceux rencontrés dans la littérature dans la mesure où les deux formes - "naine" et "normale" - sont sympatriques dans le lac. La présence de formes naines ne peut donc s'expliquer par des contraintes environnementales menaçant la survie de l'espèce. Il ne s'agit pas, comme dans les exemples donnés par Pullin, d'une solution de repli dans l'attente de conditions meilleures, mais d'une adaptation à une nouvelle niche. Chaque tactique correspond à l'exploitation d'un biotope et de ressources différents, essentiellement d'herbier pour la forme

nurse, de rivage et d'eau libre pour la forme dageti.

Les autres types de polymorphisme présentés ici aboutissent à des résultats comparables. Le développement d'une forme sédentaire chez Alestes baremoze, le développement d'une forme migratrice chez Hydrocynus forskalii peuvent être interprétés comme une diversification des modes d'exploitation des ressources utilisables pour la reproduction. Stratégie nécessairement gagnante puisqu'en cas de succès la forme alternative permet l'accroissement de la population par diversification des ressources utilisées, alors qu'en cas d'échec la survie de l'espèce, toujours assurée par la forme initiale, n'est pas menacée.

Il convient de remarquer ici que ce type de polymorphisme ne se développe que pendant les périodes favorables. La reproduction in situ d'A. baremoze disparaît alors que les caractéristiques lacustres de Petit Tchad ne permettent ni l'entretien d'un stock important, ni la survie d'éventuelles pontes in situ (cf chap. 4 et 6). La migration d'H. forskalii disparaît également alors que les dévalaisons des juvéniles des espèces migratrices ne présentent plus pour l'espèce un potentiel trophique supérieur à celui du lac.

De ces quelques observations, on peut conclure avec Mayr (1974) que "le polymorphisme, ou toute autre sorte de diversité des formes sympatriques, accroît l'efficacité de l'exploitation des ressources de l'environnement par la matière vivante". Ceci explique sans doute la relative fréquence de ce genre d'adaptation au sein des espèces tchadiennes placées dans un environnement caractérisé par la variabilité interannuelle de ses potentialités.

CONCLUSION

L'adaptation des espèces à leur environnement peut être perçue à différents niveaux qu'on pourrait situer sur un arbre de parenté écologique regroupant les espèces en fonction de caractères communs de plus en plus généraux du niveau de la niche écologique (espèce) à celui de l'écosystème (ichtyocénose). Entre ces deux extrémités, on peut définir des groupements d'espèces qui correspondent à des types d'habitats. A chacun de ces trois niveaux, nous essaierons de dégager les particularités de l'adaptation pour les espèces du bassin fluvio-lacustre tchadien.

1er niveau : la niche écologique

Chaque espèce développe une stratégie adaptative en réponse aux diverses pressions de son habitat. L'ensemble des traits démographiques, écologiques, éthologiques et physiologiques qui composent l'histoire naturelle des populations n'ont pas d'existence indépendante mais sont coadaptés (Stearns 1976, 1980). La sélection naturelle n'agit pas sur la valeur adaptative de telle ou telle fonction d'un organisme mais sur celle de l'organisme tout entier, pour un habitat donné. Une population doit réaliser une solution viable au niveau de l'individu par des interrelations entre stratégies fonctionnelles adaptées aux ressources du milieu (fig. 9-13). Cette coordination est bien évidente pour la respiration et la reproduction, au niveau proximal et au niveau ultime.

- Au niveau proximal, Brungs (1971) a montré, par exemple, l'effet de l'hypoxie sur la reproduction ; elle se traduit, en particulier, par une réduction de la fécondité. Les théories de Williams (1966 a et b) et Pauly (1984) proposent un mécanisme explicatif. Pour Williams, chaque individu dispose d'une quantité limitée de ressources énergétiques qu'il se doit de répartir entre ses différents besoins vitaux (maintenance, croissance et reproduction). Pauly considère l'oxygène disponible par unité poids comme le régulateur de ce partage.

- Les coadaptations au niveau proximal correspondent à une coévolution des stratégies fonctionnelles au niveau ultime. On peut en voir un exemple dans les relations qui existent entre stratégies de respiration et stratégies de reproduction. Ainsi, les adultes choisissent des zones de reproduction bien oxygénées, ou mettent en oeuvre des comportements parentaux particuliers pour oxygéner le frai dépourvu de moyens de résistance à l'hypoxie. L'interpénétration des stratégies fonctionnelles pourrait être un obstacle à leur souplesse évolutive car elle provoque inévitablement une complexification croissante qui devrait

limiter les possibilités évolutives.

2ème niveau : le type d'habitat

La complexité des mécanismes adaptatifs ainsi que l'importance essentielle des caractéristiques de l'habitat sur ces mécanismes font qu'une espèce développe une stratégie adaptative distincte de toutes les autres. Cependant, certains facteurs de l'environnement affectent plus que d'autres la structure des populations et sont plus importants pour le potentiel évolutif de l'espèce. Ainsi donc, si le détail de l'adaptation est propre à chaque espèce, l'appartenance à tel ou tel type de milieu conduit à des tendances adaptatives communes qui permettent de regrouper les espèces en catégories. On distingue au Tchad deux grands groupes d'espèces qui correspondent aux "blackfishes" et aux "whitefishes" définis par Welcomme (1979). Le premier groupe est ici qualifié tantôt de "sédentaire" tantôt de "palustre" ou "d'eau peu profonde" (milieu instable) ; le second est qualifié de "migrateur" ou "de pleine eau" (milieu "stable"). Chacune des espèces de ces deux groupes sont adaptées aux caractéristiques de leur habitat, essentiellement l'imprévisibilité pour les sédentaires et la régularité pour les migrants. Il est probable que, dans ces deux catégories, l'adaptation se déroule suivant des critères et des processus différents.

- Les poissons vivant en milieu instable développent des adaptations fonctionnelles beaucoup plus complexes, d'un coût élevé pour l'économie de l'organisme, ce qui implique une optimisation plus parfaite, donc une relation plus étroite avec le biotope, c'est-à-dire une spécialisation plus grande que dans le cas des espèces migratrices. Ainsi, du fait de la complexité de leurs adaptations, les espèces sédentaires sont plus spécialisées et davantage liées à un type particulier d'habitat que ne le sont les espèces migratrices. L'efficacité devrait donc être plus grande chez les premières que chez les secondes. On pourrait parler d'une exploitation des potentialités du milieu intensive pour les unes et extensive pour les autres.

- Le brassage génique doit être plus important chez les espèces de milieu stable, plus mobiles et souvent migratrices, que chez les espèces de milieu instable, le plus souvent sédentaires. Or, on sait que l'accroissement du brassage génique contribue à accroître la variabilité génétique procurant le maximum de plasticité écologique et de flexibilité évolutive. A l'inverse, un faible brassage génique évite la formation de génotypes inférieurs et favoriserait la spécialisation des sédentaires.

- Le processus d'adaptabilité diffère selon le type d'habitat des

espèces tchadiennes. L'adaptation aux milieux instables conduit à l'acquisition d'une large tolérance de chaque individu, de telle sorte qu'il puisse faire face aux conditions extrêmes de l'environnement à l'intérieur du domaine de l'espèce. L'adaptation aux milieux stables conduit, tout au contraire, à une diversification des phénotypes aboutissant fréquemment, au Tchad tout au moins, à des phénomènes de polymorphisme. Apparaissant pendant les périodes d'abondance, ce polymorphisme contribue à accroître le succès d'une espèce en lui permettant de diversifier les ressources qu'elle est susceptible d'exploiter.

3ème niveau : le type d'écosystème

Dans l'adaptation des espèces d'un même écosystème, on découvre des constantes liées aux caractéristiques mésologiques globales de cet écosystème. Qu'elles soient sédentaires ou migratrices, les espèces des milieux variables sont amenées à exploiter des ressources trophiques fluctuantes. La souplesse du régime alimentaire constatée dans la plupart des lacs plats (Lévêque et Quensièrè, 1987) est un trait assez général pour l'ichtyofaune tchadienne. Lauzanne (1977) insiste sur l'opportunisme des poissons du Bassin Tchadien qui tendent à consommer la nourriture la plus accessible.

- Ainsi, Brachysynodontis batensoda qui est détritivore et limnivore dans le réseau fluvial tchadien (Blache, 1964) tout comme dans le Nil (Sandon et Al Tayib, 1953) et le Niger (Daget, 1954), est exclusivement zooplanctophage dans le lac Tchad avant 1972 (Lauzanne, 1972 ; Tobor, 1972). B. batensoda est capable de changer son régime alimentaire et son comportement en fonction des disponibilités alimentaires du biotope où il vit, tout en restant microphage filtreur. Cette capacité d'adaptation a été démontrée par Bishai et Abu Gideiri (1965) sur des poissons maintenus en aquarium. Si la nourriture est composée de zooplancton et d'organismes flottants, B. batensoda adopte une nage sur le dos et filtre la nourriture en surface ; au contraire, si la nourriture est composée de vase et de débris benthiques, il reprend une nage normale et filtre le sédiment. En 1974, dans le lac Tchad, le zooplancton s'étant raréfié, les B. batensoda ont utilisé simultanément les deux modes de nutrition (Im, 1977).

- Un autre exemple d'éclectisme alimentaire est fourni par Alestes baremoze qui, dans les rivières de Côte d'Ivoire, consomme 53% d'invertébrés aquatiques, 32% d'invertébrés terrestres et 15% de végétaux divers (Vidy, 1976). Dans le Niger, cette espèce se nourrit essentiellement de graines, d'insectes et, à un moindre degré, de végétaux pendant la période des hautes eaux ; à l'étiage, ces poissons s'alimentent de phytoplancton (Daget, 1952). Dans le réseau fluvial tchadien,

les A. baremoze en migration se nourrissent très peu pendant l'étiage et deviennent phytophages à la crue ; dans le lac, ils sont strictement zooplanctophages (Lauzanne, 1976). Cette nourriture essentiellement zooplanctonique a été également constatée dans le lac Albert (Verkebe, 1959) et dans le lac Turkana (Hopson, 1975). Cependant, on note aussi une quantité non négligeable d'insectes consommés lors de l'émergence : éphémères dans le lac Albert, chironomides dans le lac Turkana.

Lowe-McConnell (1975) souligne l'intérêt de l'euryphagie dans les possibilités adaptatives des espèces alors que les spécialisations alimentaires conduisent à l'extinction dans le cas de changements environnementaux. L'éclectisme alimentaire est d'autant plus fréquent que les biotopes considérés sont instables. Dans les Eaux libres du Chilwa, les régimes des trois espèces qui constituent le peuplement (Barbus paludinosus, Clarias gariepinus et Sarotherodon shiranus chilwae) sont qualifiées par Bourn (1973) de non spécialistes opportunistes et comprennent toute source de nourriture susceptible d'être ingérée. Ces espèces présentent des adaptations anatomiques (filtres branchiaux fins) et physiologiques (enzymes digestives) qui leur permettent de faire face à la variabilité des ressources alimentaires du milieu.

Il s'ensuit que la même espèce peut s'intégrer dans des guildes différentes suivant les moments ou les secteurs de l'écosystème. On peut concevoir que si la stratégie de l'espèce est optimale dans certaines situations, elle l'est beaucoup moins dans d'autres cas, mais elle permet néanmoins son maintien dans l'écosystème. Ainsi, dans l'exemple d'Alestes baremoze, le régime zooplanctophage lui permet une efficacité bien supérieure au régime végétarien. Par contre, l'ichtyophage Hydrocynus forskalii change de proie sans faire varier son efficacité. Ceci explique des réactions différentes au changement d'état lacustre pour des espèces présentant une stratégie comparable mais appartenant à des guildes différentes. D'une façon générale, après la régression lacustre, les ichtyophages ont conservé un coefficient de condition identique tandis que celui-ci a baissé chez les espèces spécialisées en Tchad Normal sur un régime zooplanctophage ou benthophage.

Les espèces du bassin fluvio-lacustre tchadien sont dotées de stratégies qui leur permettent de répondre aux variations de l'environnement pour bénéficier des années favorables et survivre dans les années médiocres. Elles présentent ainsi une forte résilience ce qui rend ces communautés ichtyologiques très intéressantes pour les pêcheurs.

CHAPITRE 10 - STRATEGIES ICHTYOCOENOTIQUES

La comparaison des caractéristiques environnementales des lacs plats permet de dégager des constantes propres à ce type particulier d'environnement (chap. 8). Au plan spécifique, ces constantes transparaissent dans les adaptations et/ou les comportements particuliers des poissons peuplant ces milieux.

Au plan coenotique, en revanche, la simple comparaison des communautés actuelles ne permet pas d'identifier des structures spécifiques aux lacs plats. En effet, la nature et l'organisation des ichtyocoenoses ne dépend pas seulement des caractéristiques actuelles des systèmes lacustres mais également de leur histoire passée, somme des événements géologiques, climatiques et de l'évolution coenotique qu'ils ont subis.

Dans la première partie de ce chapitre nous accordons une large place à cette dimension historique pour tenter de mieux comprendre les causes de la richesse spécifique tchadienne en la comparant à celle du lac Turkana qui vient d'être l'objet d'études approfondies (Hopson, 1982). Le choix du lac Turkana à des fins de comparaison résulte de l'origine nilotique de sa faune, ainsi que de la relative similitude de son histoire hydrologique et climatique, passée et présente.

Dans la seconde partie, nous discuterons des structures coenotiques décrites aux chapitres 3 et 4 à la lumière des théories écologiques actuelles et des études trophiques réalisées par Lauzanne (1977).

10.1 - ORIGINES DES POISSONS DES LACS TCHAD ET TURKANA

10.1.1 - PALEO-BIOGEOGRAPHIE DE LA FAUNE ICHTYOLOGIQUE TCHADIENNE

L'histoire géologique de l'Afrique repose à l'heure actuelle sur plus d'hypothèses que de certitudes. On s'accorde cependant à penser qu'au Mio-Pliocène, après une longue période de stabilité tectonique, le continent africain, entièrement pénéplainé, était essentiellement drainé vers de grands lacs endoréïques (Howell et Bourlière, 1964)(fig. 10-1). Les fleuves se jettant dans la mer tels que le Nil et la Bénoué étaient alors de plus faible importance que maintenant. On suppose qu'à l'époque, la séparation des bassins était moins nette et que des connexions plus ou moins marécageuses permirent de nombreux échanges faunistiques. Ce schéma d'irrigation aurait ensuite été remanié et, des grands lacs endoréïques du Miocène, seul le Tchad, situé dans une région de faible activité tectonique, subsisterait.

Au fur et à mesure qu'on se rapproche du présent les données deviennent plus nombreuses et plus fiables. Des travaux récents (Servant, 1973 ; Servant & Servant, 1983 ; Maley, 1981) ont permis de mieux connaître l'histoire géologique et climatique de la région tchadienne pendant le quaternaire. Au cours des quarante derniers millénaires, on distingue trois grands cycles climatiques :

- * De 40 000 BP à 18 000 BP, le Bassin Tchadien est occupé par un ensemble de petits lacs dont beaucoup ont laissé des sédiments calcaires comportant ostracodes et diatomées. Ces dépôts sont souvent alternés avec des dépôts sableux d'origine éolienne ou des fissures de dessiccation indiquant des assèchements répétés.

- * De 18 000 BP à 13 000 BP l'Afrique traverse une période sèche (interpluvial). La limite du Sahara est déplacée d'au moins 500 km vers le sud. Les lacs disparaissent complètement et le fond du Bassin Tchadien est remodelé par le vent. C'est à ce moment que se forme l'Erg du Kanem.

- * De 13 000 BP à maintenant on observe des alternances de périodes humides et de périodes sèches. L'analyse comparée des différentes formes lacustres observées dans le Bassin permettent de préciser l'évolution hydrographique régionale. Par exemple, entre 8 000 BP et 6 000 BP une remontée des eaux est observée dans toutes les dépressions du bassin quelle que soit l'importance de leurs drainages. Il s'agit alors d'un accroissement de la pluviosité. Avant 7 000 BP la flore des lacs interdunaires est caractéristique de milieux oligotrophes très probablement alimentés par la nappe et les précipitations. Après 7 000 BP la flore change, les milieux deviennent eutrophes indiquant une alimentation fluviale. L'accroissement du niveau d'eau provoque la réunion des

différents lacs entre eux. Vers 6 000 BP le Tchad atteint la cote 320-325 m, son altitude résulte de la présence du seuil de Dana (324 m) au Mayo-Kebbi qui servait alors de déversoir vers la Bénoué. La constance du niveau favorise la formation du cordon littoral qui a permis de définir le contour et la superficie du Paléo-Tchad : 330 000 km² soit sensiblement la surface de l'actuelle mer Caspienne.

Après cette période de grande extension, le Tchad subit une première régression jusqu'à 4 000 BP. La dernière transgression lacustre importante se situe entre 3 500 et 3 000 BP avec un niveau maximum de 285-290 m.

En considérant la faune nilotique dans son ensemble et en se référant tout particulièrement à ses affinités au niveau spécifique avec la faune des provinces occidentales, Greenwood (1976) en vient à la conclusion qu'elle constitue l'un des segments persistants d'une ancienne faune ichthyologique qui aurait été très largement distribuée au nord de la latitude 10° S. En effet, sur les 115 espèces constituant la faune nilotique actuelle, 74 se retrouvent dans le bassin du Niger et 22 dans le bassin du Congo. La majorité des espèces communes au Nil et au Niger sont également rencontrées dans les autres bassins occidentaux (Volta, Sénégal, Gambie). Par ailleurs, les espèces endémiques de chaque fleuve (26 dans le Nil et 24 dans le Niger) ont des liens de parenté étroits avec les espèces de l'autre bassin indiquant ainsi l'existence très probable d'ancêtres communs.

Il y aurait donc initialement une faune soudanienne commune à l'ensemble de la province soudano-nilotique qui se serait ensuite différenciée indépendamment dans chaque bassin après leur isolement. La longue période de sécheresse du dernier interpluvial (18 000 BP à 13 000 BP) serait cause de l'extinction d'une faune endémique tchadienne alors que les faunes respectives du Nil et du Niger auraient en grande partie été préservées dans des refuges montagneux tels que le Nil Bleu et la Bénoué (Roberts, 1975).

Le statut de relicté semble établi pour au moins cinq espèces nilotiques : Oreochromis niloticus, Protopterus aethiopicus, Polypterus bichir, P. senegalus, et Ichthyoborus besse. Toutes ces espèces se retrouvent dans la province occidentale à l'exception de P. aethiopicus que l'on trouve au Congo (Greenwood, 1976). En outre, les espèces suivantes sont actuellement communes aux lacs Tchad, Turkana, Albert et aux systèmes fluviaux du Nil, du Niger et de la Volta : Polypterus senegalus, Heterotis niloticus, Hydrocynus forskalii, Citharinus citharus, Malapterurus electricus, Lates niloticus, Alestes baremoze, A. dentex, Synodontis schall, Clarias gariepinus, Tilapia zillii, Sarotherodon galilaeus.

L'actuelle faune tchadienne est composée en partie par cette faune relictée, et en partie par des émigrations postérieures à la différenciation des faunes nilotique et nigérienne, donc bien après l'isolement du Nil des régions occidentales. Ainsi, huit espèces initialement nilotiques ne dépassent pas le bassin du Tchad et au moins dix-sept espèces tchadiennes proviennent du Niger occidental. La majorité des espèces communes au Tchad et au Congo sont des espèces soudanaises. Les quelques autres strictement communes aux deux bassins sont rhéophiles et ne concernent donc pas les biefs inférieurs des fleuves ni le lac (Blache, 1964).

Les déversements du Paléo-Tchad vers la Bénoué auraient pu constituer une voie d'échange entre les deux bassins. Encore à l'heure actuelle, lors de très fortes crues, les eaux du Logone débordent vers le Mayo-Kebbi et rejoignent la Bénoué après avoir franchi les chutes Gauthiot. Une autre connexion entre les deux bassins s'est probablement établie au sud du massif de Termit, dans la dépression suivant les lits actuels de la Yobé et du Goulbi Kaba (fig. 10-2).

Les liaisons entre le Tchad et le Nil sont moins évidentes dans la mesure où les deux systèmes sont actuellement séparés par près de 1 000 km de régions désertiques dont les remaniements éoliens ont très probablement estompé les traces d'une ancienne connexion. Il existe deux voies possibles de liaison entre les deux bassins :

- au nord de l'Ennedi par la dépression de Mourdi, ou encore au sud du même massif par l'Oued Hawa via les Pays-Bas du Tchad.
- entre le haut bassin du Chari et les Bahrs El-Ghazal et El-Arab de l'actuel Sudd.

Quoiqu'il en soit, ces liaisons se sont très certainement produites. Quelques genres et quelques espèces tels que Lates niloticus, Clarias spp., Heterobranchus sp., Chrysichthys furcatus, Clarotes laticeps, Arius gigas, Auchenoglanis occidentalis, Bagrus docmac, Synodontis schall, S. nebulosus, S. ocellifer, et des espèces de Tilapia et de Sarotherodon ont été largement distribués dans la province saharienne pendant le Pléistocène récent. Même maintenant, on trouve dans l'Ennedi un petit Cyprinidae, Barbus apleurogramma (Daget, 1968) qui ne se retrouve que dans le bassin du Nil et en Tanzanie ainsi que huit espèces nilo-occidentales (Cyprinidae, Claridae, Cyprinodontidae et Cichlidae) (Daget, 1959).

10.1.2 - PALEO-BIOGEOGRAPHIE DE L'ICHTYOFAUNE DU LAC TURKANA

Par bien des aspects environnementaux et faunistiques le lac Turkana apparaît comme très proche du lac Tchad (cf. chap. 8). Situé lui aussi dans une région sub-désertique, son alimentation est assurée pour l'essentiel par un fleuve tropical : l'Omo. Bien que beaucoup plus profond que le lac Tchad, le lac Turkana est également polymictique. L'histoire récente des deux lacs est très comparable.

Le lac Turkana, plus récent que le Tchad, est contemporain de la formation du Rift. La morphologie actuelle du bassin se serait établie au Pléistocène entre 1 800 000 BP et 130 000 BP. Vers 130 000 BP le niveau du lac se situait à 60-70 m au-dessus du niveau de 1970 (+ 60 à + 70). Le delta de l'Omo était alors beaucoup plus au nord et des connexions avec le bassin du Nil existaient probablement.

Entre 35 000 BP et 9 500 BP, le lac traverse une période très aride qui aurait pu conduire à son assèchement ou tout au moins à une contraction telle que la salinité de ses eaux aurait conduit à l'extinction de la faune précédemment installée. Entre 9 500 BP et 7 500 BP le niveau remonte à une cote de + 60 à + 80. On pense qu'alors la hauteur d'eau était suffisante pour permettre l'inondation des marais de Alubilab et Lotagipi et communiquer avec le bassin du Nil via le système fluvial du Pibor-Sobat (Hopson, 1982 ; fig. 10-3). La superficie du lac, le "Méga-Turkana" est alors estimée à plus de 33 000 km². Cette transgression est suivie d'une récession qui conduit le lac vers son niveau actuel. Une nouvelle transgression avec un niveau maximum de + 65 à + 70 m est enregistrée entre 6 200 BP et 4 400 BP. Après une régression, le lac effectue sa dernière transgression (+ 70 m) vers 3 500 BP. On ignore encore si des liaisons avec le Nil se sont produites entre 6 200 et 3 500 BP, mais de toute évidence, la hauteur d'eau fut suffisante pour permettre des liaisons temporaires.

La faune ichtyologique actuelle du bassin est composée de 47 espèces dont 10 sont endémiques et 37 soudaniennes. Parmi ces dernières, 33 sont communes avec le Tchad et seulement 4 ont une distribution nilotique. Une seule Chelaethiops bibie n'a pour l'instant été décrite que dans le Nil et le bassin du Turkana.

10.1.3 - COMPARAISON QUALITATIVE DES ICHTYOFAUNES DES LACS TCHAD ET TURKANA

Comme nous venons de le voir, les lacs Tchad et Turkana qui ont eu leurs ichtyofaunes initiales décimées au cours du dernier interpluvial, ont pris l'un et l'autre une grande extension au début du pluvial récent entre 7 000 BP et 6 000 BP ; ils ont pu ainsi restaurer une faune lacustre par des contacts avec le système nilotique (et nigérien pour le Tchad). Au cours de leur récession subséquente, interrompue par une courte transgression vers 3 500 BP, ils sont devenus l'un et l'autre endoréïques. Les deux lacs présentent donc des histoires climatologiques récentes très semblables. Par ailleurs, leurs faunes ichtyologiques, de même origine soudanienne, montrent une grande similitude de composition et s'apparentent davantage aux peuplements fluviaux qu'à ceux des autres grands lacs africains (Beadle, 1981 ; fig. 10-4). Tous ces points communs qui permettent, dans une certaine mesure, la comparaison des deux ichtyocoenoses, font ressortir leurs dissemblances majeures. Nous en relèverons deux dont la discussion peut, à notre sens, permettre une réflexion sur l'originalité des peuplements ichtyologiques tchadiens : la richesse spécifique et le taux de spéciation.

10.1.3.1 - La richesse spécifique

La faune actuelle du lac Tchad comprend environ 80 espèces soit sensiblement le double de celle du lac Turkana (47 espèces). Une telle différence peut difficilement être imputée à la plus grande variété des apports faunistiques du bassin du Tchad. En effet, les apports du Congo ne concernent que les hauts bassins et seulement 7 espèces seraient initialement nigériennes, encore que, sur ce nombre, seulement 5 fréquentent le bas réseau fluvial et le lac Tchad et une seule (Ctenopoma murei) y est vraiment fréquente. Déduction faite de ces espèces, la différence de richesse entre les deux bassins reste importante.

A/ Richesse spécifique et liaison fluvio-lacustre

Il ne semble pas exclu que depuis son contact avec le Nil certaines espèces ayant colonisé le lac Turkana se soient éteintes. On sait par exemple qu'au moins cinq espèces de mollusques, dont les coquilles ont été retrouvées dans la plaine à quelques kilomètres de la côte ouest, et qui vivent actuellement dans le lac Albert, ont peuplé le lac Turkana lorsque son niveau était plusieurs mètres au-dessus de l'actuel. L'accroissement de salinité provoqué par la récession lacustre pourrait être cause de leur disparition. La faune ichtyologique étudiée récemment par l'équipe de l'O.D.A (Overseas Development Administration ; Hopson, 1982) comprend une espèce très rare dans le lac

(Malapterurus electricus) et 15 autres confinées dans les réseaux fluviaux et leurs abords immédiats. Parmi celles-ci Hydrocynus lineatus avait été observée dans le lac en 1931 (Worthington et Ricardo, 1936) ainsi que Synodontis frontosus et Auchenoglanis occidentalis en 1964 (Mann, 1964). Leur actuel confinement au réseau fluvial serait donc lié à une évolution récente de la salinité lacustre. Ce facteur a également été invoqué pour expliquer la relative rareté des Mormyridae. Il est certain que l'accroissement de la conductivité électrique doit avoir des effets importants sur les caractéristiques du champ électrique émis par ces poissons (Squire et Moller, 1982). En période de Tchad Normal, on n'observe pas de Mormyre dans les eaux de conductivité supérieure à 400 umho/cm. Cependant, il serait hâtif d'inférer de cette observation une limite de tolérance électrique ou physiologique. En effet, outre le fait que certains poissons électriques sont marins, les mêmes espèces de Mormyres ont été observées dans des eaux beaucoup plus salées lors de la phase d'assèchement du lac Tchad. De toutes façons, une éventuelle sensibilité des Mormyres à un accroissement de salinité des eaux lacustres ne suffit pas à expliquer leur rareté dans le Turkana, dans la mesure où les récessions du Tchad n'ont pas eu de conséquences comparables sur la richesse de la famille. En période de Petit Tchad, les populations lacustres de Mormyres - mais cela est également vrai pour d'autres espèces - trouvent refuge dans le réseau fluvial ou, du moins, peuvent se reconstituer ultérieurement à partir de stocks fluviaux.

La faune soudanienne est composée d'espèces à préférence lénétique. Adaptées à des milieux lotiques de courants faibles ou moyens, ces espèces sont susceptibles de coloniser facilement des milieux limniques ou, du moins, leurs bordures, mais conservent un comportement typiquement fluvial qui s'exprime notamment par des migrations anadromes de reproduction. Ces migrations, qui ont fait l'objet d'une étude détaillée pour le Tchad (cf. chap. 6 & 9), sont également fréquentes dans le lac Turkana. Parmi les espèces commercialement importantes, Alestes baremoze, A. dentex, Citharinus citharus, Distichodus niloticus, Barbus bynni, Schilbe uranoscopus, Alestes nurse, Labeo horie, Clarias gariepinus, Synodontis schall, et une partie des Lates niloticus sont décrites par Hopson (1982) comme effectuant des migrations anadromes de reproduction dans le fleuve Omo. Le caractère lénétique - c'est-à-dire de milieu lotique à courant faible ou moyen - des espèces soudanienues apparaît également par un comportement de fuite vers les milieux fluviaux lors de la péjoration des conditions lacustres. Dans le Tchad, plusieurs migrations de Mochocidae observées pendant la phase d'assèchement s'apparentent à ce comportement (Quensière, 1976).

Il semble donc que l'extinction ou le maintien des espèces ne puisse être considérés à partir d'une analyse des seules conditions environnementales lacustres. La présence dans un bassin de biefs péren-

nes présentant des caractéristiques lotiques semble déterminante dans le maintien des espèces, tout particulièrement dans le cas des lacs plats à forte instabilité hydrologique. Le phénomène de fuite vers le milieu fluvial, au demeurant assez fréquemment observé, n'est d'ailleurs pas spécifique de la faune soudanienne. Ainsi Sarotherodon chiranus chilwae et Barbus sp. se regroupent dans les marais de bordure et dans les tributaires du lac Chilwa lorsque les conditions lacustres deviennent mauvaises (Kalk et al., 1979). De même, certaines espèces telles que Labeo cylindricus, Barbus lincomaculatus et même Clarias mossambicus se réfugient dans les biefs inférieurs des tributaires du lac Baringo (Ssentongo, 1974). L'absence de refuges fluviaux pérennes est probablement en grande partie responsable de l'extinction de toute ichtyofaune du lac Nakuru qui s'est asséché trois fois depuis le début du siècle, ou encore du lac Naivasha dont l'assèchement le plus récent daterait de 1894 (Barton in Litterick et al., 1979), et qui ne possédait plus qu'une seule espèce endémique en 1925 lors des premières tentatives d'introduction d'espèces allochtones.

B/ Richesse spécifique et superficie de l'écosystème.

La comparaison des écosystèmes entre eux a conduit à la mise en évidence du rôle de certains facteurs globaux sur la richesse spécifique. On observe ainsi que, quelque soit le groupe taxinomique considéré, la richesse spécifique des écosystèmes s'accroît à mesure qu'on se rapproche de l'équateur (Blondel, 1979). Le lac Turkana, dont le bassin s'étend entre 2° et 9° de latitude nord devrait donc être légèrement plus riche que le bassin du Tchad situé entre 5 et 25° N. Cette règle générale ne semble donc pas pouvoir être invoquée pour expliquer les différences de richesses entre les deux bassins.

Un autre fait d'observation est que la richesse d'un territoire dépend tout à la fois de son isolement et de sa surface. Le rôle de l'isolement a été mis en évidence par la comparaison de peuplements insulaires plus simples à définir que ceux des biotopes continentaux moins nettement délimités dans l'espace. Les bassins fluviaux, a fortiori lorsqu'ils sont endoréïques comme ceux auxquels nous nous intéressons ici, constituent des "îles" et relèvent de la théorie générale développée par Mac Arthur et Wilson (1967) qui postule que toute communauté insulaire est ou tend vers un équilibre dynamique entre deux processus opposés : (1) l'immigration de propagules provenant de l'extérieur de l'écosystème et dont le taux est d'autant plus important que le système est en début de colonisation et/ou que son éloignement des sources de propagules est faible (rôle de l'isolement) et (2) l'extinction des populations qui relève de la dynamique interne de l'écosystème (productivité, stabilité, compétition, prédation, potentiel démographique de chaque espèce,...) et dont le taux est d'autant plus

élevé que le nombre d'espèces déjà présentes est grand.

Pour des "îles" d'isolement comparable, la richesse s'accroît avec la superficie. Plusieurs relations empiriques entre ces deux grandeurs ont été proposées (Gleason, 1922 ; Darlington, 1957). Le modèle de Mac Arthur et Wilson (1967) s'applique plus particulièrement aux communautés dont le nombre d'espèces est grand et qui répondent de ce fait au modèle Log-Normal de Preston (1962) :

$$N = k \cdot S^a$$

avec N = nombre d'espèces à l'équilibre

k = constante d'ajustement variant avec le groupe taxinomique considéré

S = surface de l'"île"

^a = pente de la droite de régression entre Log(N) et Log(S)

Le modèle de Mac Arthur et Wilson a été appliqué par Daget et Iltis (1965) aux fleuves côtiers d'Afrique de l'Ouest. Après ajustement empirique des constantes k et a sur un petit nombre de bassins considérés comme bien connus au plan systématique, la relation fut appliquée aux rivières de Côte d'Ivoire. Les richesses spécifiques ainsi prédites sont très proches de celles réellement observées, les plus grands écarts correspondant aux bassins les moins bien échantillonnés.

La nature soudanienne des fleuves ayant servi à définir les paramètres du modèle, la forte dépendance soulignée précédemment des faunes lacustres respectives des lacs Tchad et Turkana vis-à-vis de leurs principaux tributaires nous autorisent à utiliser la relation définie par Daget à des fins de comparaison de la richesse des deux systèmes. Qu'on se limite aux seules cuvettes lacustres ou à l'ensemble cuvette plus bassin des principaux tributaires, on constate (tabl. 10-2) une surabondance d'espèces au Tchad par rapport aux valeurs prédictives (respectivement 121% et 136%). A l'inverse, la faune actuelle du Turkana présente un déficit d'espèces par rapport aux prédictions du modèle. L'importance de l'écart entre le nombre d'espèces prédit (85-87) et le nombre d'espèces actuellement connues dans le bassin du lac Turkana (50) doit cependant être tempéré par l'ancienneté des inventaires ichtyologiques effectués sur le fleuve Omo (Pellegrin, 1935). Comme il est cependant peu probable que pratiquement la moitié des espèces soient passées inaperçues des systématiciens, il demeure donc que la différence de richesse entre les deux systèmes ne peut être expliquée par la seule différence de leurs superficies respectives.

La relative pauvreté du lac Turkana peut en grande partie s'expliquer par sa récession actuelle et l'augmentation concomitante de la

salure des eaux. Un tel accroissement de salinité peut-il être responsable de l'extinction d'espèces de poissons comme cela a été le cas pour les mollusques (cf. supra) ? Bien que cela n'ait pas été démontré depuis la dernière transgression lacustre, le phénomène est possible, sinon probable. Cependant, la comparaison des relevés faunistiques effectués au début du siècle avec ceux de Hopson (1982) indiquent plutôt une fuite temporaire de certaines espèces vers les biefs fluviaux. Dans ces conditions, et bien que la relation richesse/surface établie par Daget ne puisse, en toute rigueur, être appliquée à la seule étendue lacustre, le nombre d'espèces décrites récemment (31 lacustres + 15 réfugiées actuellement dans le réseau fluvial) correspondrait assez étroitement à l'ordre de grandeur de la richesse prédite (tabl. 10-2). La différence de richesse entre les lacs Turkana et Tchad proviendrait donc essentiellement d'une surabondance d'espèces dans ce dernier. Ce phénomène ne semble pas d'ailleurs être le seul fait de l'ichtyocoenose. Dumont (1982) relève également, dans une étude comparative, une richesse excessive des eaux du Tchad en crustacés planctoniques et suppose qu'une telle communauté doit, sur le long terme, évoluer vers une simplification. Dumont explique la surabondance actuelle par un effet de la prédation par les poissons. Cette dernière, qui - point important - s'effectue de façon opportuniste, prévient les compétitions inter-spécifiques en maintenant les diverses populations zooplanctoniques en deçà de leurs densités de saturation. Cette hypothèse, établie par Slobodkin (1964) et illustrée par Paine (1966), a également été utilisée dans le cas de certains groupes de poissons. Fryer (1959) explique ainsi la richesse en Cichlidae du lac Nyassa.

Si le rôle de la prédation est plausible dans le cas du zooplancton, il est peu probable qu'il agisse seul et demeure de toutes façons difficilement transposable à l'ensemble de l'ichtyocoenose tchadienne (cf. infra). Le fait que la surabondance planctonique soit également relevée dans le Delta central du Niger oriente logiquement la réflexion sur les caractéristiques environnementales communes de ces deux systèmes à savoir l'instabilité temporelle que nous aborderons ultérieurement et l'hétérogénéité spatiale .

C/ Richesse spécifique et hétérogénéité spatiale.

De nombreuses observations portant sur des groupes taxinomiques très différents tendent à montrer que la richesse et la diversité spécifique des peuplements croissent avec la complexité structurale du milieu (Barbault, 1981, pour revue). Comment cette complexité structurale peut-elle agir sur la richesse spécifique ? Smith (1972) montre, qu'à l'échelle d'un biotope, elle modifie les effets de la prédation et de la compétition inter-spécifique.

Dans le cas d'une relation entre un prédateur monophage et sa

proie, l'hétérogénéité spatiale contribue à diversifier la vulnérabilité individuelle des proies. Cette dernière n'est alors plus uniquement liée à la densité résiduelle des proies comme dans les modèles homogènes - par exemple celui de Lotka-Volterra (1925) - mais également à l'hétérogénéité des abris que les proies fréquentent pour se protéger de la prédation. Au fur et à mesure que la densité résiduelle des proies diminue sous l'effet de la prédation, les refuges sont de plus en plus sûrs et les proies de moins en moins vulnérables. En accroissant la difficulté d'accès à la ressource à mesure que la demande s'accroît, l'hétérogénéité spatiale contribue à stabiliser les relations prédateurs-proies.

Smith démontre également que l'hétérogénéité spatiale peut contribuer au maintien de deux (ou plusieurs) populations partageant la même ressource au même endroit et au même moment. Une telle situation, dans un modèle de système homogène, aboutit à des phénomènes de compétition et d'exclusion dès qu'on fait varier l'abondance de la ressource dans le temps. Si, dans un environnement hétérogène, deux espèces, dotées de stratégies alimentaires distinctes, partagent la même proie, chacune de ces espèces contribuera à réduire la disponibilité des proies davantage pour elle-même que pour l'autre espèce. Seules seront donc en compétition, non pas les espèces partageant les mêmes ressources mais celles partageant la même stratégie. Or, l'hétérogénéité spatiale contribue également à la diversification des stratégies et donc la cohabitation de plusieurs espèces partageant la même place dans le réseau trophique. En contribuant à accroître la compétition intraspécifique plutôt que la compétition inter-spécifique l'hétérogénéité spatiale augmente, à l'échelle du biotope, la probabilité de cohabitation des espèces entre elles.

A l'échelle de l'écosystème tout entier, l'hétérogénéité spatio-temporelle se traduit par une diversification des biotopes. Cette dernière présente deux conséquences majeures :

- chaque espèce aura tendance à se répartir au sein de la mosaïque de biotopes et donc à constituer des sous-populations distinctes (Den Boer, 1968). Cette répartition des espèces conduit, au sein de chaque motif de la mosaïque, à l'établissement d'une organisation trophique plus ou moins indépendante des organisations voisines.

- par ailleurs, l'effet mosaïque permet la coexistence dans l'écosystème d'espèces potentiellement compétitrices. Chacune d'entre elles, pour éviter une compétition directe, pouvant soit modifier sa fonction au sein de la structure trophique où elle se trouve, soit se déplacer vers une autre structure trophique où ses compétiteurs sont peu ou pas représentés. Les hasards de la colonisation de chaque biotope peuvent jouer ici un rôle important. Par une sorte d'effet fondateur, les

premières espèces installées influenceront davantage la composition et la structure du peuplement que les espèces s'implantant tardivement (Levin, 1974). Blandin et al (1976) montrent qu'une telle structure en mosaïque accroît la résilience de l'écosystème.

Cette hétérogénéité, fréquemment rencontrée dans les lacs plats (cf chap. 8), est plus particulièrement caractéristique de l'écosystème tchadien. Le "Tchad Normal" est constitué de deux cuvettes au sein desquelles se répètent les mêmes grands types de biotopes (zones de rivage relativement pentues sur les côtes est, eaux libres, zones d'îlot-bancs, zones d'archipel,...) auxquels se surajoutent les régions pérideltaïques (cf. chap. 1). Au sein de chaque biotope, et selon sa nature, on trouve un second niveau d'hétérogénéité : variété des fonds dans les eaux libres, imbrication d'îles et de chenaux, de zones profondes et peu profondes dans les régions d'archipel et d'îlot-bancs, ... Dans ces mêmes régions, à une échelle encore plus fine, on note la variété des herbiers (immergés, flottants, fixés) des associations qui les composent, etc...

A cette hétérogénéité lacustre renforcée par la présence de divers gradients de conductivité, d'exposition au vent , ... se surajoute l'hétérogénéité des biefs fluviaux inférieurs qui, d'un point de vue fonctionnel, font partie intégrante de l'écosystème. Là encore, on trouve de grands motifs plus ou moins imbriqués (eaux libres courantes, bras morts, végétation rivulaire, zones inondées, ...) présentant eux-mêmes un fort degré d'hétérogénéité. En outre, la grande variabilité saisonnière des conditions météorologiques (température, hydrologie, etc) contribue à modifier la répartition des divers éléments de ce patchwork en accroissant temporairement l'importance de certains biotopes, en modifiant la répartition de certains autres.

Si donc l'hétérogénéité environnementale joue un rôle dans l'accroissement de la richesse spécifique, le système fluvio-lacustre tchadien de "Tchad Normal" constitue sans nul doute l'un des cadres les plus propices à son expression. Son rôle dans la répartition des espèces et la constitution de sous-ensembles fonctionnels apparaît également très nettement et contribue effectivement, dans une certaine mesure, à éviter la cohabitation d'espèces ou d'écophases potentiellement compétitrices conformément au modèle de Blandin et al. (1976). Pour illustrer ce propos on peut rappeler que l'utilisation des zones temporairement inondées pour le grossissement des juvéniles évite une surcharge saisonnière de consommateurs phyto et zooplanctophages dans le lac.

Si, à l'échelle de l'écosystème, l'installation d'une faune diversifiée semble nécessiter la préexistence d'une hétérogénéité spatio-temporelle (Blandin et al. , 1976), cette dernière présente une dynami-

que propre qui tend à son accentuation. Smith (1972) souligne à ce sujet que l'hétérogénéité est contagieuse puisque le maintien de la richesse spécifique à un niveau trophique accroît l'hétérogénéité subie par le niveau supérieur. L'un des éléments les plus importants de cette cascade est évidemment le niveau primaire ; l'hétérogénéité physique favorise la diversité végétale qui influe fortement sur la structuration des biotopes pour tous les niveaux trophiques de la zoocoenose.

Au niveau évolutif, on imagine assez facilement, compte tenu du relief du bassin, qu'une telle hétérogénéité existait déjà, probablement sous une forme assez comparable, dans le Paléotchad et qu'elle se serait donc maintenue, malgré la baisse des eaux depuis 6500 ans. Par comparaison, la récession du lac Turkana a contribué à la perte, pour le milieu lacustre, de toutes les zones peu profondes qui s'étendaient sur les rives nord et ouest et qui, comme on le suppose, permettaient la liaison du Méga-Turkana au bassin du Nil (fig. 10-3). L'évolution de ce lac a conduit à un appauvrissement de sa diversité en biotopes et peut avoir contribué, indépendamment de la pression sélective que constitue l'accroissement de la salure des eaux, à un appauvrissement de la richesse spécifique. Dans son état actuel, les zones peu profondes ainsi que les herbiers sont peu abondants et géographiquement très limités (région deltaïque, golfe de Ferguson, ...).

D/ Hétérogénéité spatiale et diversité génétique

L'hétérogénéité spatiale contribue à maintenir la diversité génétique à l'échelle du peuplement en favorisant la richesse spécifique. De même, à l'échelle de la population, elle contribue au maintien, voire à l'accroissement, de la diversité génétique.

Dans un milieu homogène donné, la sélection naturelle provoque, au sein du pool génique d'une population, l'accroissement de la fréquence des allèles conférant la meilleure adaptation. Les autres formes géniques, contre sélectionnées, auront tendance à disparaître progressivement pour peu que le sens de la pression de sélection exercée par l'environnement soit constant. Ce processus qui confère une plus grande valeur adaptative "immédiate" à l'espèce est, à terme, défavorable à sa survie puisqu'elle contribue à appauvrir ses possibilités d'adaptation en cas de modification de l'environnement. En fait, le taux d'hétérozygotie reste élevé chez les poissons (7.8 % d'après Ayala, 1980) car il existe plusieurs mécanismes génétiques prémunissant les espèces d'une telle évolution (viguer hybride, supériorité hétérozygotique, variants sélectivement neutres,...). Parmi ceux-ci, les conditions environnementales peuvent également jouer un rôle important.

On sait que chaque espèce, compte tenu de ses caractéristiques biologiques, a tendance à coloniser préférentiellement un certain type d'habitat. Dans un système hétérogène comme le système tchadien, une

même espèce aura tendance à se répartir selon la mosaïque de biotopes en sous-populations distinctes. Ainsi, lorsqu'une espèce occupe simultanément plusieurs milieux légèrement différents, la sélection naturelle agit en différenciant le pool de gènes de façon à ce que chaque sous-population soit mieux adaptée au micro-environnement où elle vit. Le rôle de la "sélection diversifiante" des milieux hétérogènes, évoquée par Den Boer (1968), a été justifiée mathématiquement par de nombreux auteurs tels que Levins (1962) et Gillespie (1974) avant d'être démontrée par des études chromatographiques (Ayala, 1980, pour revue).

10.1.3.2 - La spéciation en milieu lacustre.

Pour qu'un phénomène de spéciation puisse se réaliser dans un écosystème trois conditions semblent devoir être réunies :

- l'isolement génétique
- l'existence de ressources en quantités suffisantes
- la pérennité des facteurs sélectifs au moins pendant la durée du phénomène de spéciation.

A/ **L'isolement génétique**

La reproduction sexuée conduisant au brassage du pool génique de l'ensemble de chaque population, deux espèces ne pourront se former à partir d'une seule si un isolement génétique n'est pas assuré. Comment peut être assurée cette nécessaire ségrégation ? L'hypothèse la plus généralement invoquée est celle des barrières géographiques de grande ampleur. Une même population se trouve par les hasards de l'évolution hydrologique ou géologique séparée en deux populations qui, sous l'effet de conditions environnementales devenues différentes, seront susceptibles d'évoluer de façon divergente jusqu'à ne plus pouvoir se reproduire entre elles. Cette hypothèse a été développée par Myers (1960) puis par Roberts (1972) pour expliquer la richesse spécifique du Zaïre. Dans le passé le bassin aurait été divisé en de nombreux lacs où une diversification spécifique se serait produite. La faune actuelle résulterait de l'amalgame de ces différentes faunes lacustres (in Greenwood, 1976).

Cependant un tel schéma de spéciation allopatrique paraît difficilement applicable dans certains cas, tout particulièrement dans les lacs d'eau douce où l'on observe un fort taux d'endémisme. Au Cameroun par exemple, le petit lac de cratère de Barombi Mbo présente actuellement 17 espèces de poissons dont 12 sont endémiques bien qu'aucune barrière physique n'ait permis l'isolement de sous populations à l'intérieur de la cuvette lacustre, par ailleurs totalement isolée des

autres collections d'eau.

On a donc envisagé un mode de spéciation ne reposant pas sur un isolement physique d'une partie de la population, mais basé, au contraire, sur des mécanismes biologiques pouvant se développer entre différents sous-ensembles sympatriques d'une même population. L'hypothèse de ce type de spéciation a été émise pour la première fois par Wallace, biologiste contemporain de Darwin auquel il soumit cette idée (in Dunbar, 1972). Elle fut reprise par Pimentel et al (1967) sous la forme d'un modèle comportant deux étapes : (1) la formation de "races" au sein de sous-populations sympatriques et (2) leur évolution vers l'isolation reproductive.

La formation de variants se conçoit aisément dans le cas d'un écosystème hétérogène (cf. supra). Le problème que pose la spéciation sympatrique se résume donc à savoir comment un polymorphisme peut aboutir sous l'effet de la sélection naturelle à la rupture du panmixtisme par isolement reproductif d'un sous-ensemble de la population.

Pour clarifier cette question Soans et al. (1974) ont effectué une expérimentation sur la mouche domestique (Musca domestica L.) afin de comparer le taux d'évolution de populations sympatriques et de populations allopatriques soumises au même type de sélection divergente (géotaxie positive et négative). Les résultats de l'expérience, poursuivie sur 38 générations, montrent que, dans les deux cas (sympatrie et allopatrie), les populations divergent rapidement. En outre, le marquage des individus de chaque population a montré que l'isolement reproductif apparaît de façon plus marquée dans les conditions de sympatrie et renforce ainsi l'idée de Dobzhansky (1970 in Soans et al., 1974) selon laquelle la sélection naturelle affaiblit les échanges génétiques entre deux sous-populations en cours de divergence par le biais de l'infériorité adaptative des hybrides (isolement post-zygotique).

Nul ne conteste qu'une sélection diversifiante puisse aboutir à l'établissement d'un polymorphisme au sein d'une population, ni même qu'un tel polymorphisme puisse préparer le terrain d'une évolution divergente de deux morphes en cas d'isolement ultérieur. Là où les avis divergent, c'est dans la possibilité de voir une telle sélection conduire deux sous-ensembles d'une même population à un isolement génétique suffisant pour permettre une spéciation sympatrique. Il n'entre pas dans le cadre de ce travail de soutenir une argumentation détaillée pour ou contre la spéciation sympatrique ; cependant, on ne peut s'empêcher de rapprocher certaines caractéristiques des espèces endémiques du lac Turkana des exemples de polymorphisme observés au Tchad.

Les espèces endémiques du lac Turkana ont toutes - sauf Aplocheilichthys jeanneli qu'on ne retrouve plus actuellement et qui semblait

fluviatile - une reproduction lacustre, alors que la majeure partie des espèces nilotiques de leurs genres respectifs se reproduisent dans les fleuves, plus particulièrement dans l'Omo, au terme de migrations. On peut imaginer que, dans le cadre d'un écosystème relativement stable, des polymorphismes reproductifs du type de celui d'Alestes baremoze puissent être à l'origine de l'isolement de deux fractions d'une population et conduire à des spéciations en milieu lacustre.

B/ Ressources disponibles

Une espèce, quelle qu'elle soit, doit, pour se maintenir dans un écosystème, répondre à certaines contraintes. Elle doit, entre autre, maintenir le nombre de reproducteurs au-delà d'un seuil en-dessous duquel la survie de sa population est compromise. Compte tenu de ses caractéristiques adaptatives et des conditions environnementales, le respect de ce nombre minimal de géniteurs nécessite, pour l'espèce, de disposer d'une certaine quantité minimale d'énergie au niveau trophique où elle se situe.

Deux situations peuvent alors être successivement envisagées. Dans la première, une nouvelle espèce se présente mais la disponibilité de ressource ne permet pas une augmentation de la richesse spécifique à son niveau trophique. Deux solutions sont possibles, (1) ou bien l'espèce est rejetée par la communauté déjà en place, (2) ou bien, mieux adaptée (ou plus adaptable) qu'une espèce présente avec qui elle se trouve en compétition, elle s'installe à ses dépens. Cette première situation correspond à un système à l'équilibre où les taux de colonisation et d'extinction se compensent. L'évolution de la communauté se fait par l'accroissement de l'adaptation des espèces présentes à leur environnement ou par le remplacement d'espèces moins "efficaces" par d'autres "plus efficaces" conformément aux théories de Mac Arthur (1972, *in* Blondel, 1979).

Si maintenant la disponibilité de ressources permet une augmentation de la richesse spécifique, une nouvelle espèce pourra s'implanter, quitte à provoquer un ajustement des niches des différentes espèces occupant le même niveau trophique par coadaptation. Seule cette dernière situation peut correspondre à un phénomène de spéciation.

Alors qu'il est difficile de parler de "niches vides" dans la mesure où c'est l'espèce qui définit la niche et non l'inverse, il est raisonnable d'envisager l'existence, dans un écosystème, de ressources peu ou pas utilisées. Ces dernières fournissent à de nouvelles espèces des possibilités d'insertion dans la structure coenotique. C'est ce qui semble être le cas dans le lac Turkana.

Les espèces nilotiques ayant colonisé le Méga-Turkana sont initialement peu adaptées à l'exploitation de masses d'eau profondes et de leurs ressources trophiques. A l'heure actuelle, seules quelques es-

pèces ont su évoluer vers l'utilisation de ces ressources: Bagrus bayad, espèce benthique fréquente à partir de 15 m et jusque dans les eaux les plus profondes, et Schilbe uranoscopus, espèce pélagique fréquentant les régions côtières ainsi que les eaux profondes. Il est donc tout à fait caractéristique de constater que la grande majorité des espèces endémiques du lac - dont la différenciation est postérieure à l'installation des précédentes - sont inféodées non pas aux zones de rivage mais aux portions plus profondes du lac. Alestes ferox et A. minutus sont des pélagiques occupant des profondeurs comprises entre 5 et 30 m selon l'éclairement, alors que A. dentex et A. nurse sont caractéristiques des zones de rivage abritées. Barbus turkanae est une espèce benthique comme B. bynni mais, alors que la répartition de cette dernière se limite aux eaux côtières, B. turkanae n'apparaît qu'à partir de 10 m pour devenir commune sur tous les fonds meubles en dessous de 15 m. Haplochromis macconneli, démersale, est ubiquiste en dessous de 20 m de profondeur et reste commune dans les parties les plus profondes du lac en dessous de 110 m. L'ajustement des niches entre espèce primitive et espèce endémique est particulièrement net chez les Lates. Les deux espèces du Turkana se répartissent dans tout le lac, mais alors que L. niloticus est surtout présent au-dessus de 10 m L. longipinnis fréquente préférentiellement les eaux profondes en-dessous de 10-15 m.

C/ Durée des phénomènes conduisant à la spéciation

La spéciation, au sens systématique du terme, est la constitution de deux populations identifiables par leur impossibilité de se croiser, mais également par des différences anatomiques et/ou physiologiques et/ou éthologiques, etc... Il convient de distinguer tout d'abord les deux étapes qui conduisent à cette spéciation.

La première étape a pour origine l'interruption des échanges de gènes entre deux populations d'une même espèce.

Dans le cas d'un isolement géographique (spéciation allopatrique), Ayala (1979) distingue deux stades vers la spéciation. D'abord, établissement des mécanismes d'isolement post-zygotiques (mortalité ou stérilité des hybrides) résultant de la divergence progressive des deux populations sous l'influence de conditions environnementales auxquelles elles doivent respectivement s'adapter. Ce phénomène est progressif et peut être réversible, tout au moins au début, lorsque l'aptitude des hybrides est encore forte. Elle se produit le plus souvent à l'occasion de profondes modifications du génome provoquées par la spéciation ; l'isolement post-zygotique en serait le plus souvent la conséquence fortuite sans signification évolutive ou adaptative dans le cas d'une spéciation allopatrique. Lorsque ces mécanismes sont installés, la

sélection naturelle s'emploie alors à établir des mécanismes d'isolement pré-zygotiques qui constituent une valeur sélective supérieure dans la mesure où ils épargnent une dépense d'énergie inutile et un gaspillage de gamètes pour des accouplements voués à l'échec.

Cette étape conduisant deux populations à ne plus avoir d'échanges génétiques ne les conduit pas obligatoirement à présenter des différences morphologiques qui permettent de les distinguer. Stebbin et Ayala (1985) citent à ce sujet l'exemple des nombreuses espèces de drosophiles du continent Nord-Américain qui sont morphologiquement semblables mais génétiquement isolées (espèces jumelles ; Mayr, 1954).

Chalène (1985) considère qu'à ce stade, la spéciation n'est pas achevée mais se poursuit tout au long de la vie de l'espèce et des modifications adaptatives qu'elle développera pour assurer sa survie dans un environnement lui-même en changement. On sait, aujourd'hui, que la modification morphologique et l'installation de l'isolement génétique sont des phénomènes distincts pouvant se produire simultanément ou de façon séparée.

L'essentiel des travaux de systématique à partir desquels nous travaillons repose sur une approche typologique, à savoir l'identification et la description de morphes distinctes, le plus souvent à partir d'échantillons formolés. Or, de très nombreux exemples montrent qu'il n'y a pas d'équivalence entre la notion d'espèce typologique et la notion d'espèce biologique. En effet, deux espèces parfaitement isolées peuvent partager la même morphe (espèces jumelles). A l'inverse, une même espèce peut présenter des morphes très dissemblables, toutes interfécondes (cf Mayr, 1974).

Dans l'hypothèse optimiste (et probablement fausse) que chacune des morphes identifiées comme espèce est reproductivement isolée des autres, on doit donc admettre que, lorsque deux espèces sont distinguées, leur spéciation remonte suffisamment loin dans le temps pour qu'une différence ait eu le temps de s'installer.

On sait encore peu de choses de la vitesse de réalisation de ces différentes étapes. Les progrès récents de la génétique mitochondriale tendraient à confirmer que ces vitesses ne sont pas constantes d'un cas à l'autre. Quelle que soit sa durée, la spéciation doit bénéficier de conditions relativement stables : stabilité des ressources nécessaires au maintien des populations divergentes, stabilité de la pression de sélection divergente.

Le lac Nabugabo séparé du lac Victoria par la formation d'un cordon littoral depuis seulement 4 000 ans présente, avec ses cinq espèces endémiques d'Haplochromis, l'exemple de spéciation ichthyologique la plus brève que l'on connaisse. Si l'on admet cette période comme indicative de la durée minimale nécessaire à l'identification macroscopique d'un phénomène de spéciation, on peut admettre qu'une stabilité

relative des conditions environnementales et la coaction des différentes espèces au sein du peuplement ont dû se maintenir pendant une grande partie de ces 4 000 ans.

De ces quelques comparaisons, on peut tirer deux remarques concernant les peuplements ichtyologiques des lacs Tchad et Turkana :

- La première est que leurs 6 000 à 7 000 ans d'existence n'est peut-être pas une explication suffisante pour expliquer l'absence d'endémisme dans le premier et le faible taux d'endémisme du second.

- La seconde est que des conditions environnementales relativement stables doivent se maintenir pendant une durée suffisante (au moins 4 000 ans ?) pour que l'isolement puis la divergence génétique puissent s'exercer au point de permettre la distinction de nouvelles espèces.

Que peut-on dire de la stabilité des deux lacs ? A priori, qu'elle est aussi mauvaise dans l'un que dans l'autre. Le Turkana, par exemple, détient le record des lacs naturels avec une amplitude de variation de plus de 20 mètres en l'espace de 65 ans (de 1895 à 1960). A ces variations de niveau sont associées des variations de superficie : entre 1888 et 1895 la superficie lacustre s'est accrue de 200 km², mais a ensuite diminué de 800 km² entre 1898 et 1955 pour de nouveau s'accroître de 350 km² entre 1962 et 1965. Des variations importantes de salinité ont également dû se produire au cours de ces phases de contraction et d'extension. Cependant, malgré ces fortes variations, le lac Turkana est toujours resté en eau et, dans son état actuel, avec une conductivité supérieure à 4 000 umho/cm, il se présente sans doute sous un de ses jours les plus défavorables. En outre, si ses spectaculaires variations de niveau ont notablement affecté la diversité de ses biotopes d'eau peu profonde, elles ont probablement été d'une moindre influence sur les biotopes de profondeur où s'est effectuée la spéciation.

L'instabilité du lac Tchad est toute autre puisque les dernières observations effectuées en 1984 indiquaient sa quasi disparition avec une superficie en eau de moins de 2 000 km² de marécages à l'embouchure du Chari (Chouret, comm. pers.). Par ailleurs, si l'on remonte dans le temps, les reconstitutions de Servant (1983) montrent que dans l'état actuel de nos connaissances, le lac n'a jamais présenté de faciès stable plus de 1 000 à 2 000 ans (fig. 10-5). Ceci constitue sans doute une raison majeure à l'absence de spéciation observée dans ses eaux.

CONCLUSION

La différence de richesse entre les deux lacs ne résulte pas uniquement de la plus grande variété d'apports faunistiques dont le Tchad a pu bénéficier (apports nilotique, nigérien, congolais). La capacité de chaque système à maintenir une faune diversifiée joue ici un rôle essentiel. Dans le cas de milieux isolés et instables tels que les systèmes tchadiens et turkaniens, l'existence de zones refuge pérennes dans le bas réseau fluvial est nécessaire à la survie des espèces lors de récessions lacustres. Ainsi, une part importante des espèces du lac Turkana, peu aptes à supporter la forte charge saline de ses eaux, se sont actuellement réfugiées dans les biefs inférieurs de l'Omo.

Ces "sanctuaires" qui permettent la sauvegarde des espèces en période défavorable ont nécessairement un rôle transitoire dont l'efficacité dépend de la capacité du milieu fluvial à maintenir, même à de faibles densités, les différentes espèces qui y cherchent refuge. Les caractéristiques respectives de l'Omo et du Chari (taille de bassin, débits, ...) laissent à supposer que la capacité d'accueil du premier est très inférieure à celle du second (Livingstone *et al.*, 1982) et qu'à l'occasion de récessions lacustres importantes, certaines espèces turkaniennes auraient pu s'éteindre tout comme les nombreuses espèces de mollusques dont on a retrouvé les restes dans les plaines sédimentaires à l'ouest du lac.

En période favorable, l'hétérogénéité spatiale du système lacustre est très probablement l'un des facteurs essentiels, au maintien de la richesse spécifique. Là encore, le système tchadien est très supérieur à celui du lac Turkana, la plus vaste superficie lacustre et l'existence des archipels contribuant à accroître fortement cette hétérogénéité spatiale.

Dans les systèmes endoréiques, seule la spéciation peut compenser les phénomènes d'extinction pour maintenir la richesse spécifique. Pour se produire cette spéciation nécessite une disponibilité de ressources et une stabilité environnementale pendant une période suffisante pour que des phénomènes de divergence génétique puissent se réaliser au sein des populations. Comparativement, le lac Turkana réunit mieux ces conditions que le lac Tchad qui est soumis à des assèchements périodiques.

10.2 - STRUCTURE DES PEUPELEMENTS ET ENVIRONNEMENT

10.2.1 - TCHAD NORMAL

En période de "Tchad Normal", les faunes lacustre et fluviatiles ne sont pas totalement similaires. En effet, si toutes les espèces échantillonnées dans le lac sont présentes dans les milieux fluviaux, certaines espèces comme Ichthyoborus besse ou Siluranodon auritus sont plus strictement fluviatiles, et quelques autres sont inféodées à des biotopes fluviaux particuliers tels Nothobranchius spp. (mares temporaires) ou Barilius (bancs de sable). Il s'agit d'espèces généralement peu abondantes mais il n'en demeure pas moins que la région fluviale abrite une ichthyofaune plus riche que la région lacustre. La même observation a été faite par Matthes (1964) au sujet de la faune du lac Tumba.

Toutes les espèces colonisant le lac ont une large répartition à l'intérieur du bassin. Cependant, très peu sont totalement ubiquistes (comme Alestes baremoze). La majorité d'entre elles se répartit préférentiellement dans certains biotopes ce qui permet de différencier un ensemble de peuplements distincts par leur localisation, leur structure et leur composition faunistique (cf chap. 3 et 4).

Cela revient-il à dire qu'il existe un lien étroit entre chacun de ces ensembles et l'environnement où on les observe ? Il n'en est pas toujours ainsi. Dans les biefs fluviaux considérés, il existe une grande variété de cas depuis les associations très structurées de certains habitats particuliers comme les bancs d'Aetheria jusqu'aux groupements conjoncturels sans relations avec l'environnement mais plus ou moins structurés par des événements extérieurs aux biotopes où ils sont observés. C'est le cas des peuplements des biefs deltaïques, des biefs riverains des zones inondées ou encore de l'El Beïd. La présence d'espèces dans ces milieux n'est pas dépendante de ressources qui leur soient adaptées. D'ailleurs, les migrateurs, pour la plupart, ne se nourrissent pas ou peu pendant leurs déplacements.

En milieu lacustre, par contre, la répartition des espèces, plus stable, s'explique par un nombre réduit de descripteurs environnementaux tels que le "paysage", l'éloignement du réseau fluvial, ou encore le gradient de conductivité (cf. chap. 4). Pour mieux comprendre ce que sous-tendent ces variables au plan trophique Lauzanne (1983) a effectué l'étude des régimes alimentaires des espèces les plus abondantes du Lac ainsi qu'une étude comparative des caractéristiques trophiques respectives de deux régions lacustres adjacentes : l'Archipel et les Eaux-Libres du Sud-Est. Il a ainsi montré qu'à l'échelle annuelle, les consommateurs primaires présentent une faible part de l'ichtyomasse dans l'une et l'autre région mais que des différences marquées appa-

raissent aux autres niveaux : les consommateurs secondaires semblent dominer dans l'Archipel alors que dans les Eaux-Libres ce sont plutôt les consommateurs terminaux. En outre, quel que soit le niveau trophique considéré, la richesse des guildes de l'Archipel est très supérieure à celle des Eaux-Libres.

Comparé à la monotonie des Eaux-Libres, l'Archipel constitue un milieu hautement diversifié. Mieux protégée de l'action du vent et des vagues, sa mosaïque de biotopes héberge une plus grande abondance et une plus grande diversité d'organismes. Lauzanne y distingue neuf grandes sources de nourritures (poissons proies, crevettes, insectes aquatiques, insectes terrestres, benthontes, zooplanctontes, phytoplanctontes et macrophytes) auxquelles on peut ajouter le périphyton consommé, entre autres, par les petits poissons d'herbiers (Barbus, Haplochromis bloyeti, Synodontis nigrita).

Dans les Eaux-Libres, plusieurs de ces sources de nourriture sont indisponibles. On n'y trouve pas de macrophytes donc pas de périphyton, pas de crevettes et moins d'insectes aquatiques. Certaines espèces de poissons proies d'herbiers y sont également absentes. Enfin les phyto- et zooplanctontes ainsi que les débris de poissons utilisés par certains petits prédateurs (Schilbe, Eutropius, etc...) y sont plus rares.

A l'échelle saisonnière, la variabilité des ressources dans l'Archipel concerne davantage l'espace que la nourriture. Les variations de niveau du Lac (0.5 à 0.7 m en Tchad Normal) ont un effet plus sensible pour les espèces riveraines (modification périodique des habitats) que pour les espèces de pleine eau. Les variations saisonnières d'abondance des ressources vivantes sont par contre beaucoup plus accusées dans les Eaux-Libres qui subissent directement l'influence des crues du Chari (cf. chapitre 1.3) ; l'effet de la plus faible abondance et la plus faible diversité des ressources y est renforcée par une variabilité saisonnière accrue. Il en résulte des régimes alimentaires moins diversifiés au niveau des peuplements comme au niveau des espèces. En effet, d'une part la richesse spécifique des Eaux-Libres est plus faible et d'autre part la chaîne détritique y est nettement dominante alors que, dans l'Archipel, la chaîne planctonique est d'égale importance (fig. 10-6). En outre, le régime alimentaire des espèces présentes dans les Eaux-Libres est simplifié. Par exemple, trois espèces benthophages (Synodontis clarias, Synodontis schall et Hyperopisus bebe) étudiées par Lauzanne (1975b) se nourrissent d'ostracodes de larves d'insectes et de mollusques dans l'Archipel alors que, dans les eaux libres, leurs régimes tendent à devenir presque exclusivement malacophages.

Finalement, le réseau trophique des Eaux-Libres est notablement plus simple que celui de l'Archipel (fig. 10-7 et 10-8). Il fait également plus largement appel à des ressources allochtones : insectes terrestres consommés par les Eutropius, eux-mêmes soumis à une forte

prédation, mais également juvéniles de passage dans les Eaux-Libres au moment des migrations, consommés par les ichthyophages (Lauzanne, 1976).

Ce comparatif montre clairement que l'abondance et la richesse des peuplements ichthyologiques de Tchad Normal correspondent assez étroitement à l'abondance et à la diversité des ressources ainsi qu'à leur variabilité saisonnière.

L'organisation des peuplements fait actuellement l'objet de nombreuses publications où s'affrontent deux grands courants de pensée donnant respectivement la prééminence aux facteurs intrinsèques (principalement la compétition et la prédation) et aux facteurs extrinsèques (principalement l'imprévisibilité environnementale). A partir des données disponibles sur les peuplements de Tchad Normal, nous tenterons sinon de définir précisément le déterminisme des peuplements, du moins d'indiquer quelques-uns des facteurs les plus vraisemblablement impliqués dans leur organisation.

10.2.1.1. - Les facteurs intrinsèques

Depuis les expériences de Gause et les publications de MacArthur et de Hutchinson, l'une des principales approches de l'organisation des peuplements est basée sur la théorie du partage des ressources qui postule que deux espèces ne peuvent simultanément présenter au même endroit la même fonction de façon durable. Un affrontement doit nécessairement se produire qui conduira à l'élimination de l'un des deux compétiteurs, le moins bien adapté à la situation présente.

Dans le Lac Tchad, chacune des ressources trophiques identifiées par Lauzanne est exploitée par plusieurs espèces simultanément. Nous avons cité précédemment le cas de trois espèces malacophages des Eaux-Libres. Il existe de nombreux autres cas semblables du simple fait que plus de 80 espèces doivent se partager la dizaine de types de ressources trophiques existantes. Ainsi on rencontre au moins cinq espèces détritivores (Labeo senegalensis, L. coubie, Distichodus rostratus, Citharinus citharus, C. distichodoïdes) et quatre espèces zooplanctophages (Alestes baremoze, A. dentex, Hemisynodontis membranaceus et Brachysynodontis batensoda) abondantes dans l'Archipel de Tchad Normal.

Dans de telles conditions, une compétition intense devrait exister au sein des peuplements lacustres. Elle pourrait expliquer, par exemple, le développement des populations de Brachysynodontis batensoda dans l'Archipel Sud-Est à la suite du départ des Alestes baremoze en 1971. Les deux espèces étant zooplanctophages et donc potentiellement compétitrices, le départ de l'une aurait permis le développement de l'autre, ou encore, le développement de la seconde aurait provoqué la récession de la première.

Comme la coexistence durable de plusieurs espèces au sein d'une

même guildes n'est pas exceptionnelle, la théorie du partage des ressources l'admet dans la mesure où des différences suffisantes entre espèces existaient initialement ou encore sont apparues sous la forte pression de sélection qu'impose la compétition : c'est le principe de la ressemblance limitée et de l'ajustement coévolutif des niches écologiques (MacArthur, 1972). Dans la pratique, le degré de recouvrement compatible avec la cohabitation demeure assez difficile à formaliser et encore plus à prévoir. Dans le cas évoqué précédemment les niches de A. baremoze et de B. batensoda présentent des différences notables : la première espèce est diurne, la seconde nocturne (cf. chapitre 7), en outre A. baremoze consomme principalement des crustacés planctoniques de grande taille (à partir de 0.8 mm pour des poissons de 230 à 250 mm de longueur standard) alors que B. batensoda est plutôt microzooplanctophage avec une consommation importante de rotifères et de nauplii (Lauzanne, 1977). Ces différences sont-elles suffisantes pour éviter une compétition ?

Pour qu'il y ait partage des ressources il faut que celles-ci soient limitantes. Ceci n'est pas forcément le cas : soit la quantité de ressources disponibles est supérieure aux besoins actuels des différentes populations (cas d'un écosystème en cours de colonisation), soit les populations concernées ne parviennent pas à se développer suffisamment pour atteindre les limites de la capacité d'accueil du milieu. Ceci peut résulter d'une forte prédation à la seule condition qu'elle soit opportuniste. Le rôle de la prédation évoquée précédemment au sujet des crustacés planctoniques (Dumont, 1982) a été considérée par certains (Connell, 1978) comme l'interaction majeure (cf § 10.1.3.1). Un schéma d'action combinant les effets de la prédation avec ceux de la compétition, tel celui développé par Hairston et al. (1960), semble cependant plus vraisemblable : la compétition prévaut chez les consommateurs terminaux alors que la prédation supportée par les guildes des niveaux trophiques inférieurs empêche les espèces d'atteindre les limites de la capacité d'accueil. La prédation prévient ainsi les phénomènes de compétition qui peuvent cependant réapparaître au niveau des producteurs primaires dans la mesure où le broutage n'est plus suffisamment intense pour prévenir la confrontation des différentes espèces végétales.

Pour séduisant qu'il soit, ce schéma ne s'applique pas très bien à ce qu'on sait des peuplements d'Archipel et d'Eaux-Libres. D'une part, le régime alimentaire des ichtyophages le montre bien (tabl. 10-3), la prédation n'est pas aléatoire mais concerne plus particulièrement certaines espèces. Certains groupes tels que les consommateurs secondaires benthiques semblent, par contre, largement épargnés dans l'Archipel comme dans les Eaux-Libres (Lauzanne, 1983). D'autre part, la guildes des consommateurs terminaux n'est pas elle-même à l'abri de

la prédation. Les jeunes Hydrocynus forskalii sont consommés par les Lates niloticus. Tous les prédateurs non stricts (Bagrus bayad, Schilbe uranoscopus, Eutropius niloticus) subissent la prédation des Lates niloticus, H. forskalii et H. brevis. En outre, il existe des différences marquées quant au mode de chasse respectif des ichthyophages stricts qui influe sur la gamme de proies de chacun, de telle sorte que leur compétition n'est pas certaine. Ainsi, la stratégie de prédation du Lates diffère de celle des Hydrocynus tant dans son degré de spécialisation et son évolution au cours de la croissance que dans la taille des proies capturées et dans le mode de capture : préférence de la chasse solitaire à l'affût pour le premier et de la chasse devant soi seul ou en banc pour le second.

On remarquera enfin que ni la plus grande abondance des prédateurs, ni la plus grande spécialisation des régimes alimentaires observés dans les Eaux-Libres ne correspondent aux théories du partage des ressources ou de la prééminence de la prédation. En effet, la prédation devrait être plus intense dans l'Archipel où les proies sont plus abondantes et la plus faible disponibilité des ressources dans les Eaux-Libres devrait aboutir à un élargissement des niches.

L'importance majeure des facteurs intrinsèques, principalement démontrée dans des environnements stables ou au laboratoire, est probablement réduite ici du fait de la variabilité saisonnière des ressources, à l'échelle lacustre et surtout, à l'échelle du bassin. Variabilité mise à profit par une fraction importante de l'ichtyomasse de Tchad Normal par le biais des migrations (cf. chap. 6).

10.2.1.2 - Facteurs extrinsèques

Pour des raisons totalement indépendantes des peuplements (raisons climatiques, ...), l'environnement varie dans le temps et présente des successions de périodes d'abondance et de disette. Wiens (1977) après Andrewartha et Birch (1954) considère que ces facteurs extrinsèques sont d'une plus grande importance sur les peuplements que les facteurs intrinsèques tels que la compétition ou la prédation. Pendant les périodes d'abondance, les populations sont souvent bien en deçà de la capacité d'accueil du milieu. La compétition et l'ajustement sélectif, qui doivent en résulter sont alors peu marqués, voire totalement inexistantes. Par contre, pendant les périodes de disette, une compétition intense peut se produire et une sélection sévère oriente l'évolution des espèces. Mais les effets génétiques de cette sélection, noyés dans le polymorphisme qui se réinstalle dès que les conditions redeviennent favorables, ont de fortes chances de passer totalement inaperçus (Wiens, 1977 ; Schoener, 1982).

En période de Tchad Normal, la variation saisonnière de ressource

ces alimentaires n'est pas d'une amplitude suffisante pour créer des périodes de disette. La disponibilité de l'espace aux basses eaux peut, par contre, être source de compétition pour les espèces sédentaires dotées d'un comportement territorial. Ainsi, la plus grande abondance des pontes de Sarotherodon galilaeus observée par Lauzanne (1977), au début de la remontée des eaux, pourrait être liée à l'indisponibilité des sites de ponte pendant la période de basses eaux du cycle hydrologique 1971-72.

En période de Tchad Normal, les facteurs extrinsèques agissent cependant moins sur les peuplements par la pénurie, que par la surabondance saisonnière qu'offrent les zones inondables du réseau fluvial. Les migrations, caractéristiques adaptatives visant à exploiter les ressources temporaires fluviales soit à des fins trophiques, soit à des fins génésiques, induisent une variation saisonnière d'abondance d'un grand nombre d'espèces au sein des différents peuplements fluviaux et lacustres (cf chap. 3, 4 et 6).

10.2.2 - ASSECHÈMENT ET PETIT TCHAD

Au cours de la période de sécheresse, l'évolution des peuplements lacustres est très nettement dominée par les modifications environnementales (cf. chapitre 4) tout particulièrement :

- **Les changements d'abondance des ressources trophiques.** A savoir : la forte augmentation de la biomasse algale dans toutes les régions lacustres à l'exception des Eaux-Libres du Sud-Est, la forte diminution des biomasses zooplanctoniques (divisées par 6 entre 1971 et 1976 dans l'Archipel) accompagnée d'un appauvrissement de la richesse, la réduction de l'aire de répartition et de l'abondance des mollusques dont la densité décroît considérablement sur substrat meuble et enfin la diminution notable de la diversité des insectes aquatiques.

- **La restructuration de l'espace lacustre** déjà amorcée avant 1972 (le volume lacustre de 1971 est deux fois plus faible que celui de 1965) mais fortement accentuée à partir de la fragmentation du lac. L'évolution hydrologique pendant la période d'assèchement induit un appauvrissement de la diversité environnementale, caractérisé par une réduction importante des surfaces d'eaux libres, l'extension des zones couvertes de végétation dense et peu diversifiée, la disparition des îlots-bancs et des extensions fluviales inondables.

- **L'accroissement de l'imprévisibilité lacustre.** La faiblesse des crues de 1972 et 1973 conduit à un remplacement de la variabilité saisonnière "prévisible" par une évolution chaotique causée par un abaissement rapide de niveau et des crises dystrophiques auxquels se superposent un accroissement de la variabilité nyctémérale des tempé-

ratures et des taux d'oxygène dissous.

Pendant la phase d'assèchement, l'évolution des peuplements lacustres résulte de la sensibilité respective des espèces aux nouvelles conditions écologiques. Les espèces défavorisées, qui sont des espèces de pleine eau (pélagiques et benthiques), réagissent en milieu ouvert par des déplacements vers des milieux plus favorables : déplacements des Alestes baremoze de l'Archipel vers la cuvette Nord en 1971, regroupement progressif des Alestes, Lates, Eutropius, Hydrocynus vers le centre de la cuvette nord à mesure que ses marges deviennent plus palustres, fuite des Mochocidae vers le réseau fluvial en 1972-73, etc...

Dans les milieux fermés d'où la fuite n'est plus possible, l'appauvrissement spécifique des peuplements résulte de l'extinction progressive des espèces, à commencer par les plus sensibles et les moins aptes à faire face à une compétition croissante dans des environnements où les ressources en espace, en oxygène et en nourriture se font de plus en plus rares (évolution finale de la station B en Cuvette Nord, évolution du peuplement d'Archipel jusqu'à la crue de 1974). Les espèces se maintenant le plus longtemps sont celles qui présentent la plus grande tolérance quant aux conditions d'oxygénation et quant à la diminution des ressources trophiques. C'est le cas, tout particulièrement, des Mochocidae (Synodontis schall, Brachysynodontis batensoda).

A la différence des précédentes, les espèces favorisées au moins temporairement par l'évolution lacustre sont celles qui présentent une affinité marquée pour les habitats d'herbiers. Parmi les milieux lacustres régulièrement échantillonnés, leur développement est surtout sensible dans l'Archipel Sud-Est où l'on peut distinguer deux groupes. Le premier est constitué d'espèces de petite taille, à cycle court, responsables des successions observées au cours de la phase d'assèchement. Ces populations (Pollimyrus isidori, Alestes nurse, Petrocephalus bane) se développent entre 1972 et 1974, en bordure d'eaux libres, et apparaissent, soudainement, en grand nombre dans l'Archipel. Mal adaptées pour la plupart, aux conditions qui prévalent dans ce milieu, elles disparaissent le plus souvent aussi vite qu'elles sont apparues ; leur succession correspond à divers états transitoires que traverse la région sud-est au cours de l'assèchement.

Le second groupe est celui des espèces de Petit Lac, au développement plus lent mais à l'installation plus durable (Brienomyrus niger, Polypterus senegalus, Clarias spp., ...). Parmi ces espèces, celles appartenant aux Cichlidae réagissent certainement le plus rapidement aux changements environnementaux par un accroissement de leur population. Bien que très abondantes dans l'Archipel, elles y sont moins vulnérables aux engins de pêche et, par là, moins bien échantillonnées que dans la Cuvette Nord en 1973-74, plus pauvre en végétation macro-

phytique.

En Petit Tchad, l'ichtyocoenose lacustre présente des caractéristiques très différentes pour ne pas dire opposées aux caractéristiques de Tchad Normal. L'amplitude de la gamme des tailles est fortement réduite par la disparition des individus de grande taille. Dans les milieux d'Archipel, la variété et l'abondance des juvéniles a fortement diminué, elle aussi. La variabilité intra et inter spécifique s'est fortement atténuée. Les tailles de première maturité décroissent pour pratiquement toutes les espèces, les polymorphismes démographiques et éthologiques ont disparus. La dominante migratrice des peuplements a fait place à une dominante sédentaire.

Tout comme pour l'évolution des peuplements pendant la phase d'assèchement, l'analyse des caractéristiques environnementales suffit à expliquer les grands traits des peuplements lacustres en période de Petit Tchad. L'évolution du faciès lacustre aboutit à une perte de diversité géographique. Seuls deux grands types de biotopes subsistent : les eaux libres et les régions d'herbiers, ces derniers présentant le faciès le plus favorable dans la région de Bol située dans l'Archipel. Dans chacun de ces milieux, l'abondance et la diversité des ressources trophiques ont fortement décliné. Une partie importante des nutriments disponibles est monopolisée par les macrophytes dont l'essentiel de la biomasse est peu exploitable par les poissons. En outre, l'épaisseur et la densité du couvert végétal atténuent les effets du vent, des vagues et des courants et contribuent, ainsi, à diminuer le brassage des eaux favorisant la création d'horizons anoxiques en profondeur.

Le succès des espèces de pleine eau en Tchad Normal résulte de la conjonction de deux facteurs favorables. D'une part, inondation des basses plaines fluviales qui, par les ressources trophiques et les abris qu'elles offrent aux juvéniles, optimisent le taux de renouvellement des espèces migratrices. D'autre part, l'existence en milieu lacustre, de vastes régions où des ressources trophiques énergétiques sont présentes en abondance. En période de Petit Tchad, les zones inondées reprennent leurs fonctions à partir de 1974, mais le lac ne présente plus la même capacité d'accueil pour les migrants qui se maintiennent à faible densité. Seules quelques espèces telles que A. baremoze et A. dentex exploitent saisonnièrement les ressources de l'Archipel.

Le confinement des eaux de crue, dans la Cuvette Sud, accroît la variabilité saisonnière des ressources trophiques dans les Eaux-Libres, de l'espace et surtout des conditions anoxiques dans les régions envahies par la végétation.

Perte d'hétérogénéité spatiale et accroissement de la variabilité

saisonnaire se conjuguent pour contribuer à une diminution de la richesse spécifique des peuplements lacustres (MacArthur et Wilson, 1967). Cette perte de richesse, alliée à une diminution des ressources, contribue théoriquement à un élargissement des niches et peut conduire à une compétition inter-spécifique plus forte. Mais nous n'avons malheureusement pas d'indices pouvant confirmer ces hypothèses, du fait des contraintes environnementales et de l'accroissement de la mortalité qu'elles suscitent chez la plupart des espèces.

CONCLUSION

En conclusion, on doit, pour évoquer les facteurs responsables de la structure observée des peuplements lacustres de Tchad Normal, dissocier le cas des espèces sédentaires de celui des espèces migratrices. Ce qui revient pratiquement à dissocier les critères d'organisation des peuplements riverains de ceux des peuplements de pleine eau. Pour les premiers, l'espace, plus que les ressources, doit jouer un rôle limitant, du moins au moment de la reproduction où bon nombre d'espèces développent un comportement territorial. D'une façon générale, la compétition territoriale est très certainement un puissant facteur de régulation des populations sédentaires en période de Tchad Normal. Le développement exceptionnel des populations de "Tilapia" dans le Yaéré lors de la crue de 1974 en constitue certainement une bonne illustration (cf. chapitre 7). Pour mémoire, les crues de 1972 et 1973 n'ayant pas permis la mise en eau des Yaérés, leur faune pérenne avait été totalement décimée lors de l'arrivée de la crue de 1974. Cette année-là, l'absence de compétition a permis une pullulation de Cichlidae, principalement Oreochromis niloticus et Sarotherodon aureus, qui a conduit à un doublement de la production halieutique des barrages de l'El Beïd par rapport à la production escomptée à partir de l'indice de crue.

La prédation doit également influencer sur l'organisation des peuplements riverains ; Sarotherodon galilaeus constitue la principale proie des Lates niloticus de l'Archipel Sud-Est (Lauzanne, 1977). Cependant, il est probable que la prédation joue un rôle plus important dans la structure et la dynamique des peuplements de prairies immergées que dans ceux des peuplements d'herbiers émergés qui offrent une protection plus sûre aux espèces qui les colonisent.

Le problème des peuplements de pleine eau est beaucoup plus complexe. La nature de l'habitat et la plus grande mobilité des espèces leur confèrent une plus grande indépendance vis-à-vis des conditions de milieu. Le rôle de la prédation ne semble probable que chez quelques espèces comme Alestes nurse. On pense, en effet, que le nanisme de la forme pélagique zooplanctophage (dageti) est lié à une pression de prédation importante en bordure des Eaux-Libres.

Par ailleurs, la dynamique des populations de pleine eau n'est pas seulement régulée dans le Lac mais également, en bordure des zones inondées au moment de la fraie, dans les zones inondées au cours du développement des juvéniles, ainsi que dans les fleuves et à l'embouchure de l'El Beïd où la pression de prédation est certainement la plus forte pour les espèces migratrices. L'importance réelle des conditions lacustres sur l'abondance respective des espèces est donc difficile à estimer en période de Tchad Normal.

La convergence des espèces vers l'Archipel se rapporte à l'abondance des ressources trophiques. Elle s'accompagne, le plus souvent, d'un changement de régime alimentaire. Ainsi les Alestes baremoze abandonnent un régime granivore et insectivore pour devenir zooplanctophages stricts. Brachysynodontis batensoda tout comme Hemisynodontis membranaceus, est un microphage filtreur en milieu fluvial (Blache, 1964 ; Daget, 1954). En milieu lacustre, ils deviennent tous deux zooplanctophages. Hydrocynus forskalii, ichtyophage strict dans les Eaux-Libres, préfère consommer des crevettes et des insectes aquatiques dans l'Archipel, plutôt que de rechercher de petites proies lorsqu'aux basses eaux celles-ci sont moins abondantes. Pour chaque cas, les ressources alimentaires utilisées dans l'Archipel sont à la fois plus énergétiques, moins coûteuses en recherches, et plus abondantes. Il est donc probable que les phénomènes de compétition sont moins marqués au sein des guildes qui se forment dans le lac et tout particulièrement dans l'Archipel en période de Tchad Normal.

En Tchad Normal, les variables extrinsèques influent tout à la fois sur les caractéristiques physico-chimiques des biotopes lacustres et sur la nature, l'abondance et la diversité des ressources trophiques utilisables par les poissons. Le rôle de ces variables est donc déterminant dans la répartition lacustre des espèces et leur organisation en peuplements. L'importance majeure des variables extrinsèques apparaît encore plus clairement dans l'évolution des peuplements lacustres à partir de 1972. Les successions rapides qui sont alors observées dans les différentes portions de l'ichtyocoenose sont de nature allogènes. Elles aboutissent, après stabilisation du lac dans son faciès de Petit Tchad, en 1975, à l'émergence de peuplements notablement simplifiés tant au niveau de leur richesse spécifique qu'au niveau de leur richesse intra-spécifique (perte de diversité phénotypique). Une telle perte de richesse induite par la plus grande rigueur des facteurs physiques du milieu a déjà été mise en évidence à plusieurs reprises, tout particulièrement dans le cas de communautés intertidales sur substrat rocheux (Barbault, 1981). L'importance majeure des caractéristiques extrinsèques sur la richesse, sur l'organisation et l'évolution des peuplements lacustres constitue sans nul doute une particularité des ichtyocoenoses limniques. Nous reviendrons sur les conséquences d'une telle situation, au niveau proximal et au niveau ultime, dans la discussion qui suit.

DISCUSSION SUR LA SYNTHÈSE ÉCOLOGIQUE (chap. 8, 9 et 10)

Au cours de la quatrième partie, nous avons tenté de situer les principales caractéristiques du système tchadien par rapport à d'autres systèmes lacustres qui lui sont comparables. La comparaison des différents lacs plats africains fait apparaître certaines potentialités que confère la faible profondeur d'eau : forte productivité, diversité des biotopes, fréquence des zones inondables associées, instabilité à différentes échelles de temps. Cependant, il est rare que dans un même lac ces différents traits environnementaux s'expriment simultanément ; le lac George est parfaitement stable dans le temps, le lac Tana est oligotrophe, ... Le lac Tchad, premier lac plat africain par son étendue, est le seul à associer l'ensemble de ces caractéristiques environnementales à une ichtyocoenose riche et abondante.

Nous résumerons ici les principaux traits adaptatifs de la faune ichtyologique lacustre en distinguant comme le conseille Dunbar (1977) le niveau spécifique du niveau coenotique et le niveau proximal du niveau ultime.

NIVEAU SPÉCIFIQUE

A/ **Au niveau proximal**, les réponses adaptatives des espèces aux caractéristiques de l'environnement, qu'elles soient physiologiques, comportementales ou, plus globalement, démographiques, dépendent des potentialités que chaque espèce a acquise au cours de son évolution. On retrouve, dans la faune tchadienne comme dans beaucoup d'autres faunes ichtyologiques (Welcomme, 1979 ; Kapetsky, 1974 a et b, 1977), deux grands types de stratégies adaptatives. La première est basée sur l'exploitation de la variabilité prévisible de l'environnement, c'est-à-dire la variabilité saisonnière. Cette stratégie est plus particulièrement adoptée par les migrants. Ces espèces sont assez peu tolérantes aux variations du milieu, leur fécondité est généralement forte. Le second type de stratégie est basé sur une exploitation opportuniste des ressources ; il se caractérise par une mobilité généralement réduite et un ensemble de caractéristiques comportementales et physiologiques conférant aux espèces une grande tolérance vis-à-vis du milieu, tout particulièrement au niveau des ressources en oxygène. Par opposition à la stratégie précédente, la fécondité est habituellement plus faible mais les pontes le plus souvent multiples ou fractionnées sont associées à des comportements territoriaux et de protection du frai vis-à-vis de l'environnement et de la prédation. Ce type de stratégie fait donc appel à des processus adaptatifs d'une plus grande complexité ;

il est également moins sujet à des variations phénotypiques.

Face à une variabilité environnementale de nature imprévisible, seules les populations partageant la seconde stratégie sont susceptibles de se maintenir de façon durable. Les autres sont contraintes soit à changer de milieu, soit à disparaître temporairement des milieux lacustres, bien qu'elles présentent une variabilité phénotypique plus grande.

B/ Au niveau ultime, l'environnement tchadien agit principalement sur l'évolution des espèces par son imprévisibilité. Les phases d'extension lacustre permettent aux espèces de coloniser de grandes étendues lacustres dont la structure en mosaïque favorise l'individualisation de sous-populations et accroît la variété phénotypique.

A l'inverse, les phases de récession induisent la contraction des populations. Ce phénomène, observé pour les migrateurs pendant la période 1971-77, s'exprime de deux façons distinctes. La première est l'extinction complète de certaines sous-populations qui s'étaient précédemment individualisées pendant la phase de Tchad Normal. La seconde conduit à un regroupement des individus dans des zones refuge, principalement fluviales ; elle s'accompagne également d'une mortalité accrue au moment de la fuite des biotopes devenus défavorables, et très certainement aussi, du fait d'une surpopulation transitoire des zones refuge dont la capacité biotique ne permet pas le maintien de tous les migrants.

Les phases de récession lacustre ont donc pour conséquence un brassage accru du pool génique des populations, éventuellement accompagné d'une perte de diversité génétique. Cette dernière est probable lorsque la récession lacustre est à la fois très forte et de longue durée comme ce fut le cas entre 1971 et maintenant. A surface égale la capacité biotique de la région fluviale étant notablement plus réduite que celle du lac, il est à craindre que certaines populations soient actuellement à un très bas niveau d'abondance et qu'elles puissent être le théâtre d'un effet fondateur lors de la prochaine extension lacustre.

Alors qu'en phase de Tchad Normal l'abondance des ressources lacustres autorise une diversification des comportements et des régimes, les périodes de récession imposent nécessairement une sélection sévère orientée vers l'exploitation optimale des ressources fluviales. L'instabilité lacustre conduit donc, par différentes voies complémentaires (extinction des variants phénotypiques, brassage accru du pool génique, sélection accrue), à l'entretien et au renforcement d'une adaptation, non pas aux biotopes lacustres, mais aux biotopes fluviaux. Cela explique des aspects, au premier abord surprenants, de la biologie des espèces tchadiennes. La migration anadrome des Alestes ne constitue

pas un "relict behaviour pattern of these primarily riverine species" comme le suggère Welcomme (1979), mais bien un trait comportemental vivace et entretenu par la sélection naturelle au sein du génome de ces espèces. De même, cette sélection des adaptations fluviatiles explique l'opportunisme alimentaire des espèces (les spécialistes lacustres sont régulièrement contre-sélectionnés) et, plus généralement, l'absence de spéciation. Ces mécanismes ne concernent pas seulement les espèces migratrices mais l'ensemble des espèces colonisatrices du lac. En effet, la phase de Petit Tchad, observée de 1975 à 1977, et qui semble favoriser les sédentaires opportunistes n'étant ici qu'une étape provisoire d'une récession qui, fin 1984, avait conduit à la disparition quasi complète du lac (Chouret, comm. pers.).

NIVEAU COENOTIQUE

A/ Niveau proximal

On constate, dans le Bassin Tchadien, que seule une partie de la faune fluviale colonise les milieux lacustres, sans pour autant avoir pu définir précisément les critères rendant certaines espèces plus aptes que d'autres à coloniser ces milieux. Cependant, on ne retrouve pas dans le lac les espèces plus particulièrement adaptées à certains milieux fluviaux tels que les zones inondées (Protopterus, Ctenopoma), les mares temporaires (Nothobranchius), les bancs d'huîtres (Petrocephalus simus, Nannocharax fasciatus, Synodontis filamentosus), etc... Les espèces qui colonisent le lac sont toujours des espèces communes présentant une vaste aire de répartition en milieu fluvial. En outre, et sans qu'on puisse affirmer que ce soit là une caractéristique qui leur soit propre, ces espèces présentent toutes une grande adaptabilité de leurs stratégies démographiques qui leur confère un potentiel colonisateur important. Elles présentent également des régimes alimentaires diversifiés les rendant aptes à exploiter des ressources variées (Lauzanne, 1983).

L'organisation des peuplements lacustres ne correspond de façon satisfaisante à aucun des deux types (stochastique et déterministe) que la grande majorité des travaux d'écologie reconnaissent actuellement. Si on peut considérer qu'en période d'assèchement l'organisation des peuplements est de type stochastique, il n'en va pas de même pour les périodes que nous avons qualifiées de Tchad Normal et de Petit Tchad. Les différents peuplements ichtyologiques montrent alors une certaine stabilité saisonnière, du moins au niveau de leur composition spécifique, mais leur organisation n'est pas déterministe pour autant. Le terme déterministe, dans son acception générale sous-entend en effet

l'existence de processus coenotiques assurant la coexistence des espèces entre elles tels que :

- le partage actif des ressources (Schoener, 1974)
- l'existence d'une pression de prédation prévalant la compétition directe (Paine, 1966)
- l'instauration de réseaux non linéaires de compétition démontrée par Buss et Jackson (1979) pour la faune cryptique des récifs coraliens.

Les peuplements de pleine eau qui constituent l'essentiel de l'ichtyomasse lacustre en période de Tchad Normal, ne sont structurés ni par la compétition ni par la prédation lacustres - ce qui ne signifie pas pour autant que ni la compétition, ni la prédation soient absentes des peuplements de pleine eau.

Les modèles stochastiques et déterministes, tels qu'ils sont formulés actuellement, ne permettent pas de rendre compte de la complexité écologique tchadienne dont la dynamique se rapproche davantage du modèle de Wiens (1977) repris et complété par Schoener (1982) : dans un système soumis à des variations imprévisibles (à l'échelle d'un individu), la pression sélective ne s'exerce probablement pas de façon forte et constante comme le prétend la théorie du partage des ressources. Peu importante, voire inexistante pendant les périodes d'abondance, la sélection peut s'exercer avec force pendant les périodes de disette. En s'appuyant sur une liste de 30 cas empruntés à la littérature (tabl. 10-4), Schoener montre que le taux de recouvrement des niches spécifiques varie selon l'abondance des ressources - que celles-ci varient de façon prévisible ou non -. En période de disette, une sélection forte - liée à un accroissement des contraintes et de la compétition - conduit chaque espèce à exploiter les ressources qui lui sont le plus appropriées en évitant au maximum un recouvrement avec ses voisines. En période d'abondance, les différents types de ressources s'accroissent. Il peut alors être plus profitable, pour chaque espèce, de faire preuve d'opportunisme et d'utiliser d'autres ressources que celles pour lesquelles elle a précisément été sélectionnée.

On retrouve ici l'alternance des périodes d'extension lacustre où nombre d'espèces convergent vers des ressources lacustres plus accessibles et plus énergétiques que celles qu'elles exploitent en milieu fluvial, et des périodes de récession lacustre où, en dernier ressort, chaque espèce est conduite à reprendre, sous une forte pression de sélection, sa niche fluviale.

Un tel schéma conduit à deux remarques d'importance en ce qui concerne l'organisation des peuplements lacustres :

La première est que la convergence des espèces sur certaines ressources ne crée pas pour autant des guildes, dans ce sens qu'il n'y a pas de compétition pour le partage ; la pression de sélection s'exerce lors

des périodes de récession et conduit à un renforcement des adaptations et un ajustement des niches fluviales. De même qu'au niveau spécifique l'instabilité lacustre interdit la divergence génétique et la spéciation, au niveau coenotique elle inhibe la coévolution lacustre et, au cas où celle-ci se produirait en période d'extension, elle la contre sélectionne lors des récessions.

La seconde remarque concerne la régulation des populations migratrices. Si, en période d'extension lacustre, la convergence de ces populations vers des ressources lacustres indique une absence de compétition et si la pression de prédation n'est pas structurante, on doit admettre que d'autres processus maintiennent ces populations en deçà des limites d'accueil des biotopes lacustres.

L'étude des migrations catadromes de l'El Beïd (chapitre 7) montre que l'abondance des dévalaisons, estimées par les taux de capture annuels, est directement proportionnelle à la superficie inondée et à la durée de l'inondation. L'importance du recrutement dépend donc moins de l'importance du stock de reproducteurs que de l'abondance de la crue, facteur hydrologique qui, par d'autres processus, agit également sur la capacité biotique et le devenir des biotopes lacustres (le volume des eaux de la crue détermine l'organisation lacustre et son évolution jusqu'à la crue suivante).

Si le lac n'existait pas, on rencontrerait, au Tchad, une situation décrite aussi bien dans les systèmes fluviaux Africains que Sud-Américains (Lowe-McConnell, 1975) où les hautes eaux constituent le moment principal de l'alimentation et du grossissement de la majorité des espèces. Lorsque le niveau baisse, les ressources alimentaires de ces mêmes espèces diminuent rapidement dans un environnement en cours de contraction. La plupart des espèces fluviales pondant en début de crue, l'ichtyomasse est maximale à la fin des pluies. Surviennent alors d'énormes pertes résultant de la prédation, de la diminution des ressources et de la réduction de l'espace vital.

La présence du lac Tchad modifie radicalement ce processus en fournissant espace et ressources trophiques en abondance pendant l'étiage des fleuves. Il permet donc d'éviter une perte importante d'ichtyomasse dont le mode de renouvellement reste cependant soumis aux contraintes fluviales.

B/ niveau ultime

D'après Odum (1971), l'évolution à long terme d'un écosystème est définie à la fois par des forces allogéniques (externes) telles que les changements géologiques et climatiques, et par des processus autogéniques (internes) résultant de l'activité des composants vivants de l'écosystème. En effet, les écosystèmes sont supposés acquérir au cours de leur évolution des propriétés homéostatiques dont les plus

couramment admises sont : l'accumulation de matière organique, le recyclage de plus en plus effectif des éléments minéraux, l'augmentation de la production brute, l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale, etc... (Odum, 1971 ; Margalef, 1968). D'après Frontier (1977) "la stabilité d'un écosystème jeune est étroitement liée à celle des apports trophiques (...) remplacée, dans les écosystèmes mûrs par une stabilité homéostatique autorisant sinon une constance de la biomasse, du moins son adaptation sans à-coups aux fluctuations à long terme du milieu. Le contrôle "physique" est remplacé par le contrôle "biologique" (Boesch, 1974).

Les ichtyocénoses limniques présentent certaines caractéristiques qui leur confèrent une dynamique évolutive particulière. Nous en rappellerons ici quelques-unes concernant l'accroissement de la richesse spécifique et de la complexité ichtyocénotique d'une part et l'acquisition de processus homéostatiques d'autre part.

1/ l'accroissement de la richesse spécifique

Depuis les travaux de MacArthur et Wilson, on convient d'expliquer la diversité des organismes dans un milieu donné par un équilibre dynamique entre un taux d'immigration de "propagules" et un taux d'extinction des populations présentes.

Les ichtyocénoses limniques se distinguent de ce schéma général par certaines caractéristiques telles que la très forte irrégularité des taux d'immigration et d'extinction. Les milieux lacustres subissent en effet des périodes de colonisation massive séparées par de longues périodes d'isolement durant lesquelles l'immigration de nouvelles espèces de poissons est très faible, voire nulle. La variabilité de ces taux d'immigration ne dépend pas - ou tout à fait secondairement - des comportements spécifiques. Elle résulte de phénomènes physiques tels que la morphologie du bassin, les variations climatiques, etc... Ainsi les lacs Tchad et Turkana ont été envahis voilà 6000 à 7000 ans par un pool d'espèces provenant d'autres bassins soudanais puis, le climat ayant changé, leurs faunes respectives n'ont plus subi d'apports allochtones jusqu'à présent.

Le moteur de la diversification des biocénoses limniques est donc principalement la spéciation, phénomène nécessitant une certaine stabilité environnementale sur de longues périodes. Ainsi, l'enrichissement et la complexification de l'ichtyofaune des grands lacs du Rift résulte d'un taux élevé de spéciation. Le lac Tanganyika par exemple, qu'on suppose isolé et relativement stable sur plus d'un million d'années après sa formation, recèle 176 espèces endémiques sur un total de 214 (Beadle, 1974). La stabilité des conditions environnementales des lacs plats étant généralement précaire, l'endémisme y est rare et l'ichtyocénose le plus souvent limitée aux espèces colonisatrices des périodes

hydroclimatiques favorables.

Les taux d'extinction présentent une irrégularité comparable à celle des taux d'immigration. Quasiment nul sur de longues périodes, le taux d'extinction des populations dans un environnement lacustre donné peut s'élever brutalement sous l'action d'une perturbation brutale ou d'une modification durable de l'environnement physique et conduire à une simplification, voire à la disparition complète de la zoocénose. Ainsi, les assèchements du lac Tchad et du lac Turkana au cours du dernier inter-pluvial, les assèchements répétés du lac Naivasha, ont causé l'extinction de la totalité de leurs faunes respectives. De même, l'accroissement de la salinité des lacs Nakuru et Turkana, dû à leurs récessions depuis plus de 3000 ans, est cause d'un appauvrissement de leurs zoocénoses.

Il apparaît ainsi que les taux d'immigration, de spéciation et d'extinction des populations lacustres dépendent en premier lieu des contraintes externes et que le taux de complexification et l'accroissement de la richesse spécifique ne résultent que secondairement d'une dynamique coenotique.

2/ Acquisition de processus homéostatiques

A l'échelle saisonnière, bien qu'en région tropicale les conditions de température et d'ensoleillement demeurent favorables sur la quasi totalité sinon sur la totalité du cycle annuel, il existe deux composantes climatiques influant de façon notable sur la production lacustre : le vent et les pluies. Ces dernières, par le biais des crues, apportent une part importante des ressources en nutriments et conduisent à un accroissement significatif et immédiat des taux de production. L'influence saisonnière des apports de crue, dépend davantage des dimensions du bassin d'alimentation et du rapport entre volume des crues et volume lacustre que de la structure coenotique présente. Particulièrement sensible dans les lacs plats dont le taux de renouvellement annuel est important, l'influence des apports de crue reste net dans les très grands lacs au voisinage du débouché des tributaires. Le ravinement des berges ou leur inondation temporaire peut dans certains cas (lac Victoria) jouer un rôle comparable dans l'accroissement de la productivité lacustre, de même que la mise en eau des zones inondées associées au système lacustre.

A une échelle de temps plus grande - pluriannuelle ou géologique -, il y a bien accumulation de matière organique dans les écosystèmes limniques, mais cela ne signifie pas pour autant qu'elle participe à une régulation des apports en nutriments. Dans les lacs profonds, la majeure part de la matière organique sédimentée dans l'hypolimnion est perdue pour la biocénose. Dans les lacs peu profonds, la réutilisation des substances nutritives dépend en grande partie du

régime des vents par le brassage de la masse d'eau et éventuellement de la surface du sédiment.

D'une façon générale, et la comparaison des lacs entre eux le montre bien (chap. 8), les facteurs clés de la productivité lacustre sont d'origine externe (forme de la cuvette, étendue des zones de rivage, profondeur moyenne, etc...) et sont indépendants - ou peu dépendants - de la structure et de la composition des communautés.

Ainsi, en milieu lacustre, les processus de régulation biologique des ressources nécessaires à la biocénose paraissent le plus souvent d'une importance trop faible pour contrebalancer efficacement l'instabilité des conditions externes lorsqu'elles se produisent. Doit-on pour autant considérer les systèmes limniques comme des écosystèmes jeunes ? Selon les critères énoncés précédemment, la maturité correspondrait alors, le plus souvent, à une phase évolutive proche de leur disparition, par comblement, ou encore à des cas exceptionnels comme le lac George. Parmi les écosystèmes lacustres étudiés dans le chapitre 8, c'est le seul qui corresponde précisément au schéma général des écosystèmes résumé précédemment : une forte endémicité, une forte production brute, mais également un fort taux de respiration et par là, une très faible production nette. L'accumulation de matière organique y est importante, et, comme ce lac est également peu profond, cette nécromasse participe à la régularisation des flux. Sa biocénose diversifiée comprend un grand nombre de niches distinctes. Bref, le lac George, lac plat atypique, est le seul à correspondre à la description habituellement faite des écosystèmes dans leur phase d'équilibre. C'est également le seul à bénéficier de conditions environnementales d'une parfaite stabilité.

Alors que l'étude de certains écosystèmes a permis de développer l'idée d'une prédominance croissante des facteurs autogéniques sur les facteurs allogéniques, conduisant même à l'idée d'une stratégie coenotique, il semble que les écosystèmes limniques tropicaux ne permettent pas de considérer ces concepts comme ayant une portée générale. Les facteurs allogéniques tels que les changements climatiques, géologiques, voire les changements d'origine anthropique - même lorsqu'ils sont passagers - présentent une importance déterminante dans la persistance d'une structure coenotique. Dans ces cas précis, le fonctionnement et le devenir de l'écosystème dépendent en premier lieu des fluctuations plus ou moins grandes des conditions externes. Dans la mesure où ces dernières leur laissent le temps nécessaire pour s'exprimer, des caractéristiques coenotiques peuvent s'affirmer.

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

Il paraît difficile de clore l'étude des ichtyocoenoses sans évoquer l'un de leurs principaux prédateurs: l'Homme. Dans le Bassin Tchadien, la pêche constitue une activité fort ancienne possédant une structure, un savoir-faire, une tradition propres aux nombreuses ethnies riveraines. Ainsi, les ressources ichtyologiques considérables du Bassin sont exploitées de longue date.

L'ancienneté des pratiques halieutiques transparait plus particulièrement dans les technologies développées. Très diversifiés et souvent fort élaborés, les engins de pêche qui furent ou qui sont encore utilisés dans les différentes parties du Bassin montrent le haut niveau de connaissance empirique des pêcheurs sur les caractéristiques écologiques et éthologiques des différentes espèces présentes.

L'introduction de technologies telles que le fil nylon, les moteurs hors-bord, ont permis à la pêche un développement important au cours des trente dernières années, aboutissant à des productions en protéines du même ordre que celles produites par l'élevage.

Nous présenterons ici les principaux traits de cette activité et de son évolution entre 1926 et 1977 en nous appuyant sur nos observations ainsi que sur les principaux travaux parus sur la pêche : Monod (1928), Blache et Miton (1962), Couty et Duran (1968), A.J. Hopson (1968), J. Hopson (1969 et 1972), Durand (1970 et 1970b, 1973b, et 1980), Loubens (1973), Quensièrre (1976), Vidy (1983).

Nous exposerons ensuite les estimations de la production et quelques exemples de l'influence de l'effort de pêche sur les stocks. En nous appuyant sur ces estimations de la production halieutique pour différentes situations hydrologiques observées au cours de la période d'étude, nous terminerons par quelques considérations sur la coexistence de la pêche et des aménagements hydro-agricoles dans le cadre des projets de développement de cette région.

11.1 - LES PECHEURS (fig. 11-1)

Les premières observations de Monod (1928) rapportent que la pêche est assez largement pratiquée par les populations riveraines.

En amont, les groupes Massa (Kirdis, Toubouris, Bananas, Mousgoums,...), traditionnellement tournés vers l'agriculture et/ou l'élevage, pratiquent une pêche de subsistance généralement plus active en période de hautes eaux lorsque les champs et les pâturages sont inondés par les crues des fleuves.

Plus au Nord, les tribus islamisées ont également pour la plupart une activité principale distincte de la pêche. Les Arabes Schoa, les Boudoumas, les Kouris sont essentiellement tournés vers l'élevage, alors que les Kanouris et les Bornouans sont surtout agriculteurs. Tous cependant pratiquent occasionnellement la pêche.

Les Boudoumas et les Kouris sont des insulaires du lac, les Kanouris et les Bornouans occupent la région nord-ouest du Cameroun mais sont surtout nombreux au Nigéria, les Schoas se rencontrent plus particulièrement dans le Sultanat de Goulfeï mais, peu sédentarisés, ils se déplacent sur des territoires beaucoup plus vastes. Sur les bords du Logone et du Chari, à la frontière septentrionale des Kirdis, les Kotokos occupent tout le Yaéré et, au nord de celui-ci, les territoires entre l'El Beïd et Logone - Chari où ils ont construit sur l'emplacement d'anciennes citées Sao, des villes souvent fort importantes fréquemment protégées par de hautes murailles d'argile (Logone-Gana, Zina,....).

Le groupe Kotoko constitue la seule ethnie comprenant traditionnellement de vrais professionnels. Monod décrit, en amont de Logone-Gana, des villages entiers constitués de pêcheurs de métier qui ne pratiquent pas d'autres activités et commercialisent les produits de leur art pour s'approvisionner en denrées agricoles. Bien que leurs activités deviennent progressivement plus diversifiées à mesure qu'on se rapproche du lac - et qu'on s'éloigne des grands marchés Foulbé - la pêche demeure une activité essentielle des Kotokos.

Par la suite, lors de l'intensification de l'effort de pêche industrielle, entre le début des années 60 et 1975, le professionnalisme ne sera plus l'exclusivité du groupe Kotoko. On observera une diversification ethnique importante des pêcheurs dans la région du Bas-Chari et sur le lac. Cette intensification d'une activité déjà pratiquée occasionnellement touchera surtout les Arabes, Bornouans, Haoussas et Boudoumas ainsi que certains groupes Massa. Inversement, lorsque les rendements deviendront médiocres dans le réseau fluvial on observera

des reconversions de pêcheurs professionnels vers d'autres activités. Les Kotokos notamment se tourneront vers le commerce. Là encore il s'agit d'une activité qui n'est pas entièrement nouvelle puisque Monod citait déjà leurs dispositions particulières pour le commerce et l'artisanat.

Malgré une structure traditionnelle bien établie, le domaine de la pêche montre donc une élasticité certaine des comportements et des activités des populations riveraines du Chari et du Lac. Les pêcheurs, tout comme les espèces qu'ils capturent, sont capables d'une certaine souplesse adaptative, modifiant leurs activités en fonction de l'environnement.

Pratiquée en tant qu'activité principale, ou en tant qu'activité de complément, la pêche présente deux finalités qu'il convient de dissocier: la pêche d'autoconsommation, destinée à l'approvisionnement de la famille et des proches et la pêche dite industrielle dont le produit est destiné à la commercialisation. Alors que la première est souvent pratiquée à proximité du lieu d'habitation et demeure difficilement quantifiable, la seconde justifie fréquemment des déplacements saisonniers vers des zones réputées plus productives. Ce fut le cas, par exemple, des migrations saisonnières de Bananas ou de Mousgoums vers la confluence Logone-Chari à la décrue, ou encore celui des Boudoumas qui jusqu'à la fin des années 60, s'installaient provisoirement dans le Delta pendant l'étiage. Génératrice d'une concentration parfois importante des efforts de pêche, la pêche industrielle est à l'origine d'un réseau de distribution et de commercialisation complexe dont les dimensions dépassent celles du bassin (cf. fig. 11-8).

Partout où la pêche s'exerce de longue date, la réglementation coutumière de ses activités reste très vivace. Basée sur une connaissance empirique des cycles biologiques et soucieuse de préserver une ressource considérée comme un patrimoine du village, la réglementation coutumière garantit une gestion raisonnable des ressources. Ainsi, la date de la Grande pêche de Logone-Gana (fig. 11-6) est établie par le Marabout et les sages du village. Avant son ouverture la pêche dans la Koulambou est interdite. Les dévalaisons de juvéniles sont ainsi épargnées et le profit à long terme préservé aux dépens du profit immédiat.

Dans le milieu lacustre, par contre, les activités halieutiques sont récentes et ne bénéficient donc pas de l'encadrement d'une organisation coutumière. La multiplication des ethnies impliquées dans la pêche, la pression économique exercée par les marchés nigériens font que l'exploitation s'y développe de façon sauvage. Les connaissances de tous ordres (bio-écologiques et socio-économiques) qu'exige une réglementation moderne étant encore pour beaucoup à acquérir, une réglemen-

tation commune aux différents pays riverains n'était pas établie. Les pêcheurs livrés à eux-mêmes sans aucun frein ont privilégié leur intérêt immédiat aux dépens de l'avenir. Si un tel comportement était souhaitable au moment de l'assèchement (1972-74), les stocks de Tchad Normal étant de toutes façons appelés à disparaître, il est à craindre qu'un développement anarchique de la pêche ait pu contrarier par la suite la restauration de nouveaux stocks.

11.2 - LES ENGINES

Initialement, chaque ethnie possède des techniques et des engins de pêche préférentiels adaptés tout à la fois à la capture des espèces cible et aux milieux traditionnellement exploités. Ces engins sont généralement très élaborés et dénotent un savoir-faire et une bonne connaissance de la répartition et du comportement des espèces. Cependant, parmi tous les groupes ethniques cités, ce sont les Kotokos qui utilisent les engins et les techniques de pêche les plus divers. Il n'est pas de notre propos de reprendre dans le détail leur inventaire qui figure de façon très complète dans les ouvrages de Monod et de Blache et Miton, d'autant que ces détails sont quelque peu dépassés, bon nombre d'engins étant progressivement tombés en désuétude. Nous nous limiterons à rappeler ici la forme et le maniement de quelques-uns d'entre eux parmi les plus caractéristiques et les plus fréquemment utilisés au cours de la période 1926-1978.

11.2.1 - LES FILETS

11.2.1.1 - Les filets triangulaires (fig. 11-2)

Un grand nombre de filets triangulaires a été décrit par Blache et Miton (1962). Seuls les "boulous" et les "sakamas" sont encore en usage. Le boulou est un filet triangulaire supporté par deux perches et mis en oeuvre par un pêcheur à pied, généralement devant un barrage (El Beïd). Le filet est plongé dans l'eau et relevé à intervalles réguliers. Les poissons capturés glissent dans le fond du filet composé de mailles plus fines où ils sont récupérés avec une calebasse.

"Sakama" est un terme Kotoko désignant un boulou de grande taille utilisé à partir d'un bateau dirigé par un piroguier. L'extrémité de la poche est placée dans la pirogue et maintenue ouverte par deux pièces de bois. A chaque relève, les poissons glissent dans le fond du bateau. Les sakamas sont encore en usage sur le Logomatia et dans la région du Ba-Illi. Les "Sakamas à cornes" constituent une variante de grande taille utilisée par les Kims, Gambayes et Kabalaïs.

On trouve de larges descriptions des "zémy" dans les ouvrages de Monod (1928) et Blache et Miton (1962). Il s'agit d'un vaste filet triangulaire basculant supporté par deux longues antennes (10 à 11 m) et mis en oeuvre à partir d'une embarcation spécialement construite à cet effet. Ces engins, dont le coût est élevé, appartiennent à des patrons de pêche qui embauchent des équipes de pêcheurs qui travaillent pour eux. Très abondantes jusqu'à la fin des années 50, les zémys ont

complètement disparu après l'avènement du nylon.

11.2.1.2 - Les éperviers (fig. 11-3)

Ce sont des filets coniques de 4 à 6 m de diamètre pour 3 à 4 m de hauteur. Plombés sur le pourtour, ces engins sont lancés du bord ou à partir d'une pirogue. Introduits par les pêcheurs de la Bénoué, leur usage est resté assez confidentiel jusqu'à l'introduction du nylon. Ils sont désormais confectionnés soit par montage de nappes préfabriquées soit par filochage. Les tailles de mailles varient de 15 mm à 30 mm noeud à noeud. On les rencontre dans tous les milieux à l'exception des zones inondées. Certains engins de très grande taille - leur diamètre peut dépasser 10 m - sont utilisés dans les fleuves pour la captures des Lates, leur taille de maille peut alors atteindre 60 mm de côté.

11.2.1.3 - Les filets maillants

Les fibres synthétiques apparues au début des années 60 sont responsables du succès que connaît ce type d'engin auprès des pêcheurs du Bassin. Cette technique est cependant très ancienne puisqu'elle fut déjà citée par Monod pour le delta du Chari et probablement par Boyd Alexander (1907, in A.J. Hopson, 1968) pour l'embouchure de la Yobé. Elle demeurera cependant assez secondaire jusqu'à la fin des années 50, probablement du fait des piètres qualités mécaniques des fibres textiles utilisées jusque-là.

La nappe de filet est montée le plus souvent directement sur les ralingues (l'usage d'une sous-ralingue est rare) par le pêcheur lui-même. La hauteur du filet est adaptée à la hauteur d'eau dans laquelle la pêche s'effectue, elle est donc variable. La longueur dépend surtout du prix de revient et de mise en oeuvre. Les flotteurs le plus souvent confectionnés en "ambatch" (Aeschynomene elaphroxylon) sont fixés directement à la ralingue supérieure. Les poids en plomb de récupération ou plus souvent en terre cuite, sont ligaturés à la ralingue du bas lors du montage. Limités auparavant aux grandes mailles dans le delta (Monod, 1928) ou aux mailles moyennes vers Logone-Gana (Blache et Miton, 1962), les filets maillants, depuis l'avènement des nappes synthétiques, présentent une grande diversité de mailles depuis 18.5 mm jusqu'à 155 mm. Le taux de montage de ces filets est très généralement voisin de 50%, à l'exception des très grandes mailles qui sont destinées à capturer des poissons plats (Citharinus) et ont un taux de montage de 30%.

Quelque soit le type d'engin, deux méthodes de pêche sont également en usage :

- Pêche au filet dormant. Les filets sont disposés à poste fixe dans le lac ou le long des berges fluviales et sont visités une fois par jour, en général le matin. Cette méthode est peu pratiquée dans le fleuve et uniquement en période d'étiage.

- Pêche au filet dérivant. Le filet est déployé perpendiculairement au sens du courant. Le pêcheur laisse dériver son engin en veillant à ce qu'il demeure bien perpendiculaire aux berges. La durée de l'action de pêche (dérive) dépend de l'abondance des prises. Cette méthode est uniquement pratiquée dans les fleuves, surtout à l'époque des migrations.

Blache et Miton (1962) décrivent des pêches aux filets maillants pratiquées autrefois sur le Logone, mais qui ne le sont plus actuellement. Il s'agit de dérives effectuées à l'aide d'un filet dépourvu de ralingue inférieure et de plombage. Cette pratique s'observe encore dans des régions d'Afrique où l'on capture de très gros individus, par exemple dans la cuvette congolaise. Le "flou" du filet est maximum, son inertie très faible le rend moins repérable par le poisson (peu de vibrations) qui s'y emmêle plus qu'il ne s'y maille.

11.2.2 - LES SENNES (fig. 11-3)

11.2.2.1 - Les sennes de rivage

Les sennes de rivage, surtout utilisées sur le Logone par les Kotokos avant les années 60, sont réapparues vers la fin des années 70 dans les pêches d'étiage. Il s'agit alors d'engins de fortune pour la plupart. Les ailes sont confectionnées dans de vieilles nappes de filet (mailles de 20 à 25 mm). La poche centrale est taillée dans un filet plus robuste à petites mailles (14 mm). On pouvait également trouver des sennes taillées dans une seule nappe de petites mailles ou encore des engins pourvus d'une poche centrale formée de deux nappes superposées. La hauteur en pêche varie entre 1,8 m et 3 m, la longueur entre 100 et 120 m. La ralingue supérieure est pourvue de flotteurs, la ralingue inférieure est plombée. Les deux ralingues sont prolongées par des cordes de halage d'une longueur d'environ 20 m. Ces engins sont principalement utilisés pour épuiser les mares et les bras morts qui s'isolent lors de la décrue. Leur mise en oeuvre se fait donc plus souvent à pied qu'en pirogue. L'efficacité de ces engins s'est également accrue par l'adjonction fréquente devant la poche d'une nappe qui racle le fond, reliée à la ralingue inférieure et halée en même temps que les ailes. Les rendements observés, très variables d'une équipe à l'autre, semblent dépendre étroitement du savoir-faire des pêcheurs et de l'état

des filets.

11.2.2.2 - Les sennes à bâtonnets

L'engin est constitué d'éléments de filets tendus verticalement sur des bâtons fixés à leurs extrémités et régulièrement espacés. Il s'agit d'une pêche collective se pratiquant sur fond sableux. Les pêcheurs ramènent au rivage plusieurs nappes accolées en raclant le fond. Cette pratique, très courante à l'étiage avant les années 60 pour capturer les bancs d'Alestes en migration, est quelque peu tombée en désuétude. Elle est encore utilisée dans les environs de la confluence pour produire du poisson frais.

11.2.3 - LIGNES, PIEGES, NASSES ET CHAMBRES DE CAPTURE (fig. 11-4)

11.2.3.1 - Les lignes

Il s'agit de lignes de 100 à 200 m de long pourvues d'hameçons de 3 à 4 cm de long montés sur des avançons d'une dizaine de centimètres et distants les uns des autres d'une quinzaine de centimètres. Les lignes sont pourvues ou non de flotteurs et, selon les cas, sont tendues au fond ou entre-deux-eaux. Cette pratique de pêche d'origine Haoussa est très largement utilisée dans le lac et dans les fleuves. Fixés, à l'une ou aux deux extrémités, à un piquet fiché dans la berge, ces engins sont inspectés en général une fois par jour, sans être relevés.

11.2.3.2 - Abris-pièges

Un amas de branchage de trois à cinq mètres de diamètre est disposé dans une zone d'eau calme et peu profonde afin que les poissons (principalement les Cichlidae) viennent s'y abriter. Lorsqu'au bout de quelques jours la colonisation par les poissons semble suffisante, les branchages sont encerclés par des claies. L'espace ainsi isolé est ensuite débarrassé des branches qu'on y avait disposées. Les poissons sont récoltés à l'aide d'une épuisette.

11.2.3.3 - Nasses et paniers pièges

Ces engins sont fabriqués à l'aide de tiges de graminées ligaturées par des bandelettes d'écorce. Posés dans les déversoirs des bourrelets de berge, ils sont utilisés au moment du débordement de la crue pour capturer les poissons en migration latérale.

Ces nasses sont également utilisées entre Logone-Birni et Logone-Gana pour capturer les migrateurs qui remontent le fleuve en crue. Elles sont disposées près des rives, en surface dans la journée et à mi-profondeur pendant la nuit.

11.2.3.4 - Chambres de capture

Ces engins sont fabriqués à partir de claies assez hautes pour empêcher les échappements par saut. Ils sont utilisés en période de hautes eaux et de décrue, seuls ou associés à des barrages ou à des nasses comme pendant la pêche de Logone-Gana (fig. 11-5A et 11-6).

Les Moumans sont des chambres de capture de petite dimension associées à des barrages en claies pour capturer des poissons en dévalaison dans les chenaux de drainage creusés dans le Yaéré par les pêcheurs. Les moumans peuvent également être utilisés seuls et appâtés dans les plaines d'inondation pendant les hautes eaux.

11.2.4 - LES PECHES DE BARRAGE

Les pêches de barrage sont rencontrées dans les plaines d'inondation bordant le cours du Logone.

11.2.4.1 - La grande pêche traditionnelle de Logone-Gana (fig. 11-5A & 11-6)

En amont de Logone-Gana, l'exutoire principal des zones inondées de la rive droite du Logone, dénommé Koulambou ou N'Gourkoula selon les ethnies, draine les régions des Ba-Illi. A la décrue, vers la fin décembre, la rivière est entièrement barrée d'une série de claies et plusieurs techniques de pêche sont alors associées. Les poissons qui regagnent le Logone se heurtent au barrage. Certains tentent de rebrousser chemin vers l'amont, mais ils ont alors de fortes chances de pénétrer dans les grandes nasses Kotoko dont l'ouverture est dirigée vers l'aval et qui occupent tout le lit du fleuve. D'autres réussissent à sauter l'obstacle (Hydrocynus, Labeo,...) et retombent alors dans les pirogues placées en aval. Les poissons échappant à ces deux obstacles aboutissent dans les grandes chambres de capture Kim et Kabalaï disposées en aval du premier barrage et occupant, elles aussi, toute la largeur de la rivière. Pour compléter le tout, de nombreux filets maillants sont mis en oeuvre pendant la première semaine.

Cette pêche de décrue ne concerne que les poissons adultes dont une forte proportion d'Alestes et tout particulièrement d'Alestes dentex pendant les premiers jours de pêche.

Les nasses ne restent posées qu'environ une semaine ; en revan-

che, les chambres de capture persistent pendant un à deux mois. Les eaux résiduelles du bief sont encore exploitées par des filets mail-lants dormants et des lignes à hameçons multiples non appâtées. Les captures peuvent être très appréciables : 250 tonnes environ ont été capturées pendant les trois premiers jours de pêche, en 1969.

11.2.4.2 - Les pêcheries de l'El Beïd (fig. 11-5B & 11-7)

Nous n'évoquerons que succinctement cette pêcherie dont le mode de fonctionnement est largement détaillé dans le chapitre 7. L'El Beïd est une rivière saisonnière qui draine une part importante des eaux du Yaéré directement vers le lac Tchad (cf. chap. 1). L'El Beïd revêt une grande importance pour les stocks de poissons lacustres : il assure un alevinage direct du lac à partir des frayères fluviales du Nord Cameroun où les jeunes naissent et grandissent à l'abri des prédateurs pendant la crue.

Les pêcheries de l'El Beïd sont basées sur l'usage de barrages de pêche associés à l'utilisation d'un filet triangulaire de type haveneau : le boulo. Lors des observations de Monod, les barrages étaient peu abondants et situés dans la partie aval de la rivière entre Fotokol et Wulgo, là où les berges sont franches et le lit nettement délimité. Ce type de barrage, construit en chevron, pointe orientée vers l'amont, a pour but de réduire la largeur du chenal emprunté par les poissons en dévalaison, à deux étroits goulets placés de part et d'autre, près des rives. Là viennent se placer les pêcheurs qui récoltent les poissons en dévalaison à l'aide de boulo.

Si ce type de barrage existe toujours il en existe un autre basé sur des principes légèrement différents. Comme les précédents ils sont constitués d'un entrelacs de branchages maintenu en place par une rangée de piquets solidement enfoncés dans le lit de la rivière. Assez large dans le lit mineur pour résister à la force des eaux de crue, ces barrages se poursuivent dans le lit majeur par une ou deux ailes selon la conformation des berges. Dans les ailes, des loges sont aménagées où viennent s'installer les pêcheurs. Environnés de branchages, ces derniers capturent au boulo les poissons qui viennent longer la construction pour y chercher, plus qu'un passage, nourriture et abri (cf chap. 7 pour plus de détails).

L'observation aérienne montre que ces barrages permanents (270 environ en janvier 1969 ; Durand, 1970b) sont répartis tout le long de la rivière, de Tildé au lac. En 1968-69, la pêche était active pour 167 barrages sur 200 susceptibles d'être utilisés normalement. La densité des seuls barrages actifs était de 1.2 au km, soit un barrage de pêche tous les 800 m environ. Leur répartition est en fait assez inégale, les deux tiers d'entre eux se trouvant dans la moitié inférieure du cours

de l'El Beïd. Leur densité maximale se rencontre à 100 km environ des zones inondées, où 150 m seulement les séparent les uns des autres.

11.3 - REPARTITION SPATIO-TEMPORELLE DES EFFORTS DE PECHE

11.3.1 - SITUATION ANCIENNE (1926-1960)

Jusqu'au début des années 60, la pêche est rare en milieu lacustre. "Le lac reste très peu exploité et ne l'est que dans sa bordure sud-ouest et dans la région des îlots-bancs de la bordure nord-est", écrivent Blache et Miton (1962). Essentiellement pratiquée en milieu fluvial, la pêche est fortement influencée par le rythme des saisons hydrologiques. Dans le lit des fleuves, la pêche est surtout pratiquée en saison sèche et en début de crue. Pendant les hautes eaux, les débits deviennent trop importants pour la plupart des engins utilisés. Quelques techniques sont encore employées mais l'essentiel de l'effort de pêche est reporté vers les zones inondées. A la décrue, enfin, on exploite les migrations latérales des poissons cherchant à regagner des milieux permanents.

L'essentiel des captures s'effectue aux dépens des migrateurs : bancs de géniteurs en migration anadrome pendant l'étiage et le début de crue, bancs de juvéniles (et d'adultes dans certains cas) lors de la décrue. Ces migrations induisent une modulation saisonnière des efforts de pêche déployés. Ces derniers sont maximums à la période de hautes eaux et à la décrue ainsi qu'au plus fort de l'étiage du fait de la participation plus importante des pêcheurs occasionnels, mais aussi des rendements plus importants obtenus à ces moments.

La répartition géographique des efforts résulte, quant à elle, de l'interaction des conditions environnementales d'une part (régions plus ou moins faciles à exploiter, lieux de concentration et/ou de déplacement des poissons,...), et de la proximité des débouchés commerciaux d'autre part (la pêche industrielle étant naturellement plus développée là où les produits de la pêche sont plus faciles à écouler).

11.3.1.1 - Le Bas-Chari de la confluence au Delta

Ce bief est très exploité. Dépourvu d'extensions latérales et de zones inondables, il constitue un lieu de passage obligatoire pour les migrateurs venant du lac.

Le delta est largement colonisé par les campements des pêcheurs occasionnels venant du lac comme les Kouris, les Boudoumas, les Haoussas et les Bornouans. Les produits de la pêche sont commercialisés sur les marchés nigériens tout proches. Les engins les plus couramment utilisés sont les lignes à hameçons multiples non appâtés. On trouve également diverses sortes de filets (filets montés du type épuisette ou

haveneau ou encore filets maillants).

La diversité des engins est plus grande en amont, entre le delta et la confluence. Dans ce bief, l'essentiel de la pêche est assuré par les Kotokos. Les pêcheurs occasionnels sont les Arabes Schoa, les Bornouans et secondairement les Haoussas. On y trouve initialement très peu de pêcheurs d'origine Massa mais ces derniers s'implantent progressivement à partir des années 50.

Chaque ethnie important ses propres techniques, la diversité des engins utilisés est très grande mais l'un des plus spectaculaire demeure la "zémy" dont le nombre augmente notablement entre l'époque de Monod (1925) et celle de Blache(1955).

C'est aux alentours de la confluence que l'intensité des efforts de pêche est la plus grande du fait de la présence des marchés importants de la capitale tchadienne sur la rive droite du Chari et de la sous-préfecture camerounaise de Kousseri qui lui fait face. Les Kotokos partagent l'exploitation de cette région avec d'autres ethnies islamisées (Bornouans, Schoas,...) qui utilisent des palangres non appâtées et différentes sortes de filets et des pêcheurs du groupe Massa (Kims, Kabalaïs, Bananas, Mousgoums,...) qui pratiquent surtout des pêches d'étiage à la senne à bâtonnets et des pêches de décrue à l'aide de barrages associés à des pièges, nasses et chambres de capture dans les fractures des bourrelets de berge. Les zémys, et les sakamas sont également employées aux basses eaux.

Les méthodes de pêches utilisées alors par les différentes ethnies se complètent et font qu'en amont du delta jusqu'à la confluence la pêche est exercée toute l'année.

Le Serbewel et le Taf-Taf qui constituent les premiers bras du delta sont le théâtre d'une activité halieutique moins importante. Probablement parce que leur extrémité septentrionale se perdant dans la ceinture papyracée du lac, ces deux rivières sont beaucoup moins fréquentées par les migrants. D'après Blache et Miton leurs zones de déversement sont exploitées plus intensivement par les riverains (Schoas, Kotokos et Bornouans).

11.3.1.2 - Les fleuves en amont de la confluence

En amont de la confluence, le cours du Logone est exploité beaucoup plus intensivement que celui du Chari. Les raisons les plus importantes semblent d'une part l'étendue des zones inondées en bordure du Logone et d'autre part la rareté, voire l'absence, de pêcheurs professionnels Kotokos sur le cours du Chari en amont de N'Djaména.

Entre la confluence et le Logomatia, le Logone traverse les territoires Kotoko. La présence de Kousseri et N'Djaména en aval, la

proximité des grands axes commerciaux desservant le Nigéria, Bangui et Moundou en font une région favorable à la commercialisation des produits de la pêche. Les deux vastes zones inondables de part et d'autre du Logone lui confère un potentiel halieutique élevé.

La zone inondée de rive droite alimente la grande pêcherie de Logone-Gana basée sur la capture des adultes regagnant le Logone lorsque la décrue s'amorce. En rive gauche, dans le Yaéré, la pêche s'effectue surtout dans les drains (barrages et nasses, pièges appâtés). Dans la région du Logomatia qui draine la portion sud des eaux du Yaéré, des pièges faits de claies ferment les chenaux de drainage creusés à la main dans les rives de la rivière. Ces pêcheries capturent essentiellement des juvéniles.

Dans l'El Beïd, qui draine l'essentiel du Yaéré, on utilise des sakamas seules ou en association avec un barrage en chevron dans la partie terminale du cours, à partir de Fotokol, là où les rives sont nettes et élevées. Cette pêcherie prendra par la suite une extension beaucoup plus grande.

Dans les plaines inondées, la pêche est pérenne, diversifiée et intense. On y trouve toutes les techniques et tous les engins utilisés dans l'ensemble du bassin. Pêches permanentes à l'aide de palangres non appâtées, de grandes sakamas à cornes,... Pêches saisonnières telles que pêches d'étiage à l'aide de zémys et de sennes à bâtonnets, pêches de hautes eaux à l'aide de pièges appâtés dans les zones inondées. Pêches de décrue à l'aide de nasses, de pièges, de barrages. Pêches individuelles, mais aussi pêches collectives comme les pêches de barrage sur le fleuve à l'étiage, la grande pêche de Logone-Gana,...

En résumé, de 1926 jusqu'au début des années 60, la pêche dans le Bassin Tchadien présente trois caractéristiques majeures :

- elle constitue déjà une activité industrielle,
- elle est essentiellement fluviale,
- elle fait appel à une très grande diversité technologique.

Au cours de cette période, on note certaines tendances évolutives qui sont :

- l'accroissement progressif de l'effort de pêche dans les biefs fluviaux
- une participation accrue des pêcheurs du groupe Massa qui tendent à une spécialisation dans la pêche et qui recherchent les rendements les plus élevés en se rapprochant progressivement du delta et du lac d'où proviennent les stocks de géniteurs en migration.

11.3.2 - PERIODE 1960-1971

Le fil de nylon apparaît dans le bassin vers 1958 (A.J. Hopson, 1968) mais, en 1961, la plupart des filets utilisés sur le lac sont encore fabriqués localement par les pêcheurs (Mann, 1962). Ce n'est donc qu'à partir de 1962-63 que cette nouvelle fibre devient courante.

L'introduction du nylon va considérablement modifier les caractéristiques de la pêche. Auparavant, les filets étaient fabriqués localement à partir de fibres naturelles telles que le coton, l'Hibiscus, le Calotropis,... Le nylon en fils et surtout sous forme de nappes de filet fabriquées industriellement et commercialisées à bas prix va conduire au développement de la pêche au filet maillant. Cette technique connaîtra un essor considérable et sera en partie responsable de l'accroissement rapide des efforts de pêche pendant les années 70.

Le développement de la pêche au filet maillant s'accompagne d'une diversification des mailles utilisées ainsi que des techniques de pose.

Parallèlement au développement des filets maillants, on observe une diminution de la diversité des engins utilisés dans les milieux fluviaux. Les filets triangulaires perdent beaucoup de leur importance, tout particulièrement les zémys, probablement à cause de leur coût élevé de fabrication, d'entretien et du nombre de personnes nécessaires à leur maniement, au regard des rendements très moyens qu'elles permettent, relativement à d'autres engins plus simples.

Cependant, l'évolution de la pêche au cours de cette période ne résulte pas seulement de l'introduction du nylon. Deux autres phénomènes vont également influencer de façon importante :

- La crue du lac. L'extension lacustre qui atteint son maximum en 1962-63 et la force des crues fluviales pendant cette période (la crue de 1962-63 est la plus forte enregistrée depuis le début des observations hydrologiques) sont favorables à l'accroissement des populations de migrants qui constituent l'essentiel des captures en milieu fluvial.

- L'extension du marché. Le développement progressif de la demande nigériane absorbe sans difficultés l'accroissement de production et incite les pêcheurs à intensifier leurs efforts.

Pendant les années 60, on observe donc tout à la fois une amélioration des outils, un accroissement des rendements et l'ouverture de nouveaux débouchés. Toutes les conditions sont réunies pour favoriser une intensification des activités de pêche dans le Bassin.

11.3.2.1 - Les fleuves

A/ **Du delta jusqu'à la confluence**, les quatre principales méthodes de pêche sont les filets dormants, les filets dérivants à grandes mailles ou à petites mailles et les palangres non appâtées. Contrairement à la pêche lacustre, l'essentiel des captures provient des filets à petites mailles.

Un recensement des pêcheurs effectué en décembre 1963 par Couty et Duran (1968) indique le maintien de la dominance Kotoko au Delta et dans les biefs inférieurs du Chari. Cependant, les Arabes sont en nette progression et pratiquent désormais la pêche comme activité principale et non plus comme un simple complément. En progression rapide également, les Haoussas et les Bornouans (Kanouris) venus du Nigéria. Ces derniers qui ne représentaient que 6% des pêcheurs en 1925 (Monod, 1928) et 10% en 1954 (Blache et Miton, 1962) doublent d'importance en moins de 10 ans et représentent 20% des pêcheurs actifs en 1963.

Tous les pêcheurs de la zone deltaïque et supra-deltaïque conditionnent leur poisson sous forme de "banda" (cf § 11.4.1) pour le commercialiser vers le Nigéria.

Les groupes Massas s'implantent entre le Delta et la confluence. Les sédentarisés sont toujours peu nombreux mais ils accueillent de nombreux migrants qui constituent le groupe dominant pendant l'étiage. Leur pêche est encore basée sur l'usage de la senne à bâtonnets et se limite vers le nord à l'entrée du Taf-Taf car, plus en aval, les bancs de sable ne sont pas suffisamment découverts pour permettre l'usage de cet engin.

La confluence reste un pôle important mais les activités de pêche glissent progressivement vers la région deltaïque. Deux raisons à cela, d'une part le développement de la demande Nigériane et, d'autre part, la préoccupation déclarée des pêcheurs d'accroître leurs rendements en s'approchant des lieux d'origine des migrants. Ce dernier argument est peu justifié sur le plan biologique ; les fuites latérales des migrants vers les zones inondées sont insignifiantes en aval de la confluence. Il s'agit davantage d'un problème de compétition entre pêcheurs, ceux situés en amont craignant de voir leur production amoindrie par l'activité de ceux situés en aval.

B/ **En amont de la confluence**, les techniques de pêche saisonnière restent plus diversifiées. Les filets maillants à grandes et petites mailles, les lignes à hameçons multiples y sont également rencontrés et viennent remplacer les zémys pendant les pêches d'étiage. On note également un développement de l'usage de l'épervier introduit par les pêcheurs de la Bénoué. Les pêches de hautes eaux dans les zones inondées conservent leurs caractéristiques.

Parmi les pêches de décrue il faut noter, pendant cette période, un développement important de la pêche de l'El Beïd. Comme dans la région deltaïque, l'extension de cette pêche est très certainement liée à l'augmentation des rendements pendant les années 60, ainsi qu'à la proximité des grands axes de commercialisation vers Fotokol et Wulgo d'une part, et vers Maroua via Tildé d'autre part (fig. 11-8).

11.3.2.2 - Le lac

A/ **Cuvette sud**

Jusqu'en 1972, la pêche reste peu importante dans la cuvette sud. Pratiquement nulle dans toute la partie tchadienne du lac, c'est seulement dans la bordure méridionale et dans la région de Baga-Kawa que les activités sont notables avec deux types d'engins : le filet maillant à grandes mailles et les lignes à hameçons multiples non appâtés simplement posées au fond ou tendues entre-deux-eaux.

Au cours de cette période, la répartition des efforts de pêche dans la cuvette sud n'est pas liée à la répartition des stocks lacustres. Au contraire, on s'accorde à trouver (Bouchardeau et Lefèvre, 1957 ; Blache et Miton, 1962 ; Couty et Duran, 1968) dans la région tchadienne du lac (Archipel et Ilots-bancs), une richesse et une biomasse plus grandes que sur les côtes camerounaises et nigérianes. La répartition des pêcheurs résulte de l'attraction des marchés nigériens et des tracasseries douanières du Tchad qui découragent les pêcheurs. Ces mêmes tracasseries expliquent la répartition des campements de pêche presque tous situés sur la rive camerounaise au Delta et le long du Chari.

L'accroissement des efforts de pêche dans la cuvette sud résulte d'un afflux de pêcheurs nigériens - Kanouris et Haoussas qui, pour les raisons invoquées plus haut, ne dépassent pas la zone deltaïque dans leur déploiement vers l'est -, mais également de la reconversion des Boudoumas de l'Archipel en pêcheurs. D'après Couty et Duran (1968), la crue du lac est probablement responsable de l'abandon de leur activité traditionnelle (élevage) et de certaines activités annexes comme le transport du natron vers le Bornou. L'intensification des activités halieutiques au Delta qu'ils fréquentent régulièrement a pu les inciter à se consacrer à la pêche qu'ils vont pratiquer le long des côtes bornouanes, près des circuits de distribution et loin de l'administration tchadienne.

B/ **Cuvette nord**

Bien que la pêche gagne de nouvelles ethnies dans la cuvette sud, les activités halieutiques sont plus importantes dans la cuvette nord, avec une prédominance très nette des filets à grandes mailles (60 mm à

130 mm , avec un mode pour les filets de 90 mm). D'abord limités aux zones d'îlots-bancs et de la côte occidentale avec les eaux libres du nord, les filets dormants à grandes mailles sont peu à peu répandus dans l'ensemble de la cuvette, ceci grâce à l'utilisation de plus en plus courante des moteurs hors-bord. Toutefois, l'archipel nord-est n'était pratiquement pas exploité, probablement du fait de la relative rareté des poissons de grande taille.

Les captures de poissons de taille moyenne étaient relativement modestes avant 1970. L'essentiel était fourni par les sennes de la rivière Yobé. Installées juste en amont de l'embouchure, ces pêches saisonnières s'effectuaient entre septembre et février et utilisaient des filets de 20 mm fabriqués localement (J. Hopson, 1972).

Des filets maillants étaient également utilisés le long de la côte occidentale, près de la Yobé. Comme pour les filets à grandes mailles, l'utilisation de nouvelles embarcations et de moteurs hors-bord a permis l'extension de ces pêcheries qui, en 1969, étaient installées dans les îlots-bancs du nord-est avec des mailles de 25 mm à 30 mm (J. Hopson, 1972) sans que la production totale soit notable.

En conclusion, la diversité des activités de pêche qui apparaît dans la description que nous venons de faire ne doit pas cacher que les filets maillants dominent et que ce sont les pêcheries correspondantes du lit mineur des fleuves, du delta et du lac Tchad qui fournissent la majeure partie de la production.

Cette situation est tout à fait nouvelle par rapport à celle décrite par Blache et Miton, les filets maillants n'apparaissaient alors que comme une technique parmi d'autres. L'augmentation de l'effort total de pêche à partir de la fin des années 60 correspond à l'introduction du nylon pour la fabrication des filets maillants. On peut rappeler ici, pour situer cette évolution que, selon les estimations de Durand (1973b), l'effort total de pêche dans la cuvette nord a été multiplié par 50 environ entre 1967 et 1971-72, alors que dans le même temps la production totale quintuplait (cf. § 11-5).

Cette intensification correspond, par ailleurs, à l'accroissement de la population de pêcheurs par reconversion, comme dans le cas des Boudoumas et des Arabes du Delta, ou encore par immigration : immigration Bornouane et Haoussa venant de l'ouest, immigration des groupes Massa descendant du sud vers les régions lacustres. L'accroissement du nombre d'engins, l'accroissement du nombre de pêcheurs, leur concentration progressive vers le lac, annoncent le développement explosif des activités halieutiques dans le bas réseau fluvial et dans le lac, développement qui caractérisera les années 70.

11.3.3 - EVOLUTION DE LA PECHE PENDANT LA SECHERESSE

11.3.3.1 - L'invasion lacustre

Alors que l'extension lacustre et l'importance des crues caractérisait le début des années 60, la fin de la décennie et le début de la suivante voient se succéder les crues déficitaires qui conduisent à une récession lacustre et à des taux de migrations probablement moins importants. Jusqu'en 1971, le déplacement progressif des lieux de pêche vers les régions deltaïques s'est effectué indépendamment de la baisse du lac, puis les captures dans les fleuves diminuent notablement et les pêcheurs s'installent de plus en plus près du lac. Le phénomène culmine en 1972-73 avec deux crues particulièrement médiocres.

Dès 1972, la raréfaction des lignes à hameçons multiples dans la région deltaïque indique la défection des pêcheurs nigériens. Les autres professionnels s'installent au plus près du lac. Sur la rive tchadienne, le village de Djimtilo est abandonné au profit de celui de Hadidé à l'extrémité nord des terres exondées aux hautes eaux. De là, un nombre croissant de pêcheurs vont poser leurs filets directement dans le lac, à proximité du Delta.

En 1973, l'arrivée de la deuxième crue centennale sèche et la faiblesse des rendements conduisent à un arrêt complet de la pêche. Une partie des professionnels va s'installer dans la cuvette sud mais la majorité d'entre eux quittent le delta avec engins et pirogues pour se rendre en camion dans la cuvette nord qui vient de s'isoler (Quensière, 1976). Dans cette région se trouvent emprisonnés les plus importants stocks lacustres qui vont faire l'objet d'une pêche d'épuisement avant l'assèchement complet de la région en 1975. L'ensemble de la production est drainée par un réseau de collecteurs - pour la plupart d'origine Haoussa - qui approvisionnent également les équipes de pêche en produits de première nécessité. De véritables convois de pirogues chargées de sacs de poisson fumé sont ainsi acheminés vers le Nigéria en 1973-74. A la même époque, des phénomènes comparables, bien que de moindre ampleur, sont observés dans la cuvette sud. L'ensemble du lac est l'objet d'une exploitation intensive.

Après s'être déplacés massivement vers le nord, les pêcheurs refluent à nouveau vers la cuvette sud à partir de 1975. Depuis, c'est cette région qui fournit l'essentiel des captures bien que des prises non négligeables soient effectuées dans les zones marécageuses de la cuvette nord lors de sa remise en eau temporaire chaque année.

11.3.3.2 - Evolution des technologies

Il convient ici de mettre l'accent sur le rôle de la motorisation dans l'intensification de la pêche à partir des années 60. Tout d'abord la motorisation des moyens de transports qui permet à la fois l'écoulement de plus grandes quantités et la diminution des durées d'acheminement. D'où l'importance de marchés tels que Boulangoa, Fotokol ou Baga-Kawa (Tildé, dans une moindre mesure) situés sur des routes praticables en toutes saisons. Motorisation également des embarcations : les moteurs hors-bord utilisés d'abord dans la cuvette nord pour le transport du poisson le furent progressivement pour la pêche elle-même. Dans le delta, jusqu'en 1972 la motorisation n'était pas nécessaire, la pêche s'effectuant dans le fleuve à proximité des campements. Les moteurs hors-bord n'apparaîtront qu'à partir de 1976 et marqueront la réorientation de la pêche du fleuve vers le lac.

Les techniques de pêche n'ont pas connu de changements particuliers entre 1965 et 1977. Ce sont toujours les filets maillants qui fournissent la quasi totalité de l'effort de pêche dans la région du lac. Les mailles par contre, ont beaucoup évolué. Il y avait initialement deux types principaux de filets :

- les filets à grandes mailles (80 mm à 155 mm de côté) utilisés surtout en filets dormants dans les fleuves à l'étiage et dans la cuvette nord toute l'année. Ces filets capturaient la plupart des espèces de grande taille: Lates niloticus, les Labeo, les Citharinus, Hydrocynus brevis, Bagrus, Heterotis, Hemisynodontis membranaceus, etc

- les filets maillants à petites mailles (25 à 30 mm de côté) ou filets à salanga, le salanga désignant globalement les Alestes dentex et A. baremoze, espèces de tailles moyennes (25 à 30 cm) auxquelles viennent se mêler des Hydrocynus forskalii, Brachysynodontis batensoda, ainsi que divers Schilbeidae, Mormyridae,...

La quasi absence de mailles inférieures à 25 mm d'une part, et de celles comprises entre 40 et 70 mm environ d'autre part, garantissait que, pour l'essentiel, les captures s'effectuaient aux dépens d'individus adultes.

Depuis 1971, la pêche des Alestes a pratiquement cessé avec la disparition du stock qui fournissait auparavant de huit à dix mille tonnes de poisson frais par an. Les grandes mailles, de leur côté, ont progressivement laissé place à des mailles de plus en plus petites : 70 mm puis 60 mm et 50 mm. Lors d'observations effectuées les 15 et 16 novembre 1977 dans le delta du Chari, nous avons pu constater que les mailles s'étagaient entre 40 mm et 75 mm de côté, avec une dominante vers 50 mm.

11.3.3.3 - Exploitation du système fluvio-lacustre en période de Petit Tchad

Dans le réseau fluvial, la pêche industrielle s'arrête complètement en 1972-73. Elle ne reprend que fin 1974, assez timidement, dans les biefs situés en amont de la confluence, lors de la reprise d'une hydrologie normale. Dans la région deltaïque on n'observe plus que des pêches occasionnelles de complément (Quensière, 1976).

Pendant l'assèchement, bon nombre de pêcheurs se sont reconvertis à d'autres activités. Les Kotokos du Yaéré, par exemple, sont partis nombreux, qui vers le Nigéria, qui vers l'intérieur du Cameroun pour se livrer au commerce. Si bien qu'en 1974-75, les pêches de l'El Beïd sont peu importantes et bon nombre de barrages ne sont pas restaurés. L'exploitation des zones inondées pendant les hautes eaux et la décrue ne reprendra un aspect sensiblement normal que vers 1976-77. Comme les pêches de l'El Beïd, la grande pêche de Logone-Gana est maintenue mais avec des rendements notablement plus faibles qu'avant 1972.

Dans les fleuves, à l'étiage, on n'observe pratiquement plus de sennes à bâtonnets. En revanche, après 1975, l'usage de la senne de plage et les abris-pièges se développe dans le Chari, au-dessus du confluent (Franc et Vidy, com. pers.). Au cours d'un recensement effectué en mai 1977, une cinquantaine de sennes de plage et plus de 1000 abris-pièges ont été dénombrés sur les 160 km séparant N'Djaména de Guélangdeng. La pêche à la senne est alors pratiquée par de petits groupes de pêcheurs Saras (Gambayes) comprenant 4 à 6 hommes et leurs familles établis en campements. Les engins de taille réduite (100 à 150 m) pour pouvoir être maniés par trois ou quatre pêcheurs, sont construits, tout ou partie, dans des nappes de 14 mm. Les captures sont composées essentiellement de poissons de petite taille.

Les abris-pièges sont également utilisés à l'étiage par des pêcheurs du même groupe ethnique pratiquant une pêche itinérante. Le succès de la méthode et le peu de soins qu'elle exige ayant rapidement intéressé les villageois riverains du Chari, le nombre d'abris-pièges triple entre 1975 et 1977. Malgré l'abaissement concomitant des rendements (de 18 kg à 4 kg par abri et par jour), cette pêche demeure une activité de complément pour les sédentaires. En 1977, à Morkou, quelques cinquante kilomètres en amont de N'Djaména, près de 50 abris étaient exploités au rythme des passages des taxi-brousse, le poisson étant destiné à être vendu frais au marché de la capitale.

11.4 - TRANSFORMATION ET COMMERCIALISATION DU POISSON

11.4.1 - TRANSFORMATION

La consommation de poisson frais est localisée aux environs immédiats du lac et des fleuves, ainsi que dans les deux grands centres urbains de N'Djaména et Maïduguri. Recherché par les consommateurs du sud, le poisson frais est de toutes façons assez peu apprécié par les gens du nord qui lui préfèrent le poisson transformé par fumage ou séchage. Le séchage au soleil est utilisé pour les poissons de petite taille (pêcheurie de l'El Beïd par exemple) et certains poissons de taille moyenne commercialisés sous le nom de "salanga". Cette catégorie correspond en fait presque uniquement aux Alestes baremoze et A. dentex qui sont toujours séchés soit entiers (rive nigériane du lac) soit éviscérés et mis à plat (Logone et Chari). Pour la plupart des poissons de grande taille, (Lates niloticus, Heterotis niloticus, Citharinus spp., Distichodus rostratus, etc...) la transformation la plus usitée est celle qui conduit au produit connu sous le nom de "banda" préparé pour les marchés du Sud-Nigéria. Les poissons sont écaillés, éviscérés et coupés en morceaux. Seules certaines pièces osseuses (tête pour certaines espèces, épines,...) sont rejetées. Après fumage ou même souvent brûlage superficiel, le poisson sèche encore une semaine, après quoi il est emballé et acheminé vers le Nigéria. Le fumage, qui n'existait pas lors du passage de Monod en 1926 - seul le séchage était alors pratiqué -, reste très étroitement lié au développement des exportations vers le Nigéria. Lorsque le produit ne correspond pas aux normes de commercialisation il est fréquemment fumé une seconde fois par l'intermédiaire (grossiste ou détaillant) avant d'être vendu.

Le problème majeur des opérations de transformation est la qualité du séchage. Un poisson très bien séché donne moins de prise aux attaques des insectes ichtyophages. Or, celles-ci sont considérables puisqu'il arrive que 50% à 70% du poids sec initial soit perdu en cours de transport entre les lieux de production et de vente (Durand, 1978). Le séchage insuffisant résulte d'un conditionnement trop hâtif ou de mauvaises conditions climatiques (humidité relative entre juin et octobre).

Pour pallier ce manque à gagner, diverses tentatives ont été faites pour améliorer les procédés de conservation. Ainsi, le Centre Technique Forestier Tropical a entrepris, dans le courant des années 60, de promouvoir le poisson salé-séché, mais sans grand succès, les consommateurs estimant peu ce produit qu'ils ne savaient pas bien préparer (dessalage insuffisant). Plus récemment, une autre tentative de vendre du poisson frais, sous glace ou congelé, a été parrainé par la FAO. La conservation par le froid présente l'inconvénient de néces-

siter une infrastructure lourde (circuits de collecte, usines à glace, distribution de containers adaptés, etc...) et d'être finalement peu adaptée aux conditions de pêche artisanale dispersée. La vente sous glace est pratiquée au Nigéria mais reste peu importante en regard des modes de préparations traditionnels. La préservation du poisson par trempage dans un bain d'insecticide non dangereux pour l'Homme commençait à devenir une pratique courante vers la fin des années 70 et demeurait alors l'amélioration la plus efficace apportée à la conservation du poisson.

Un autre inconvénient majeur du fumage, tel qu'il est encore pratiqué, est de consommer d'importantes quantités de bois dans des pays où les risques certains de désertification devraient conduire à une gestion plus économe des arbres. Les forêts-galerie qui bordaient encore les cours du Logone et du Chari au début des années 60 ont pratiquement disparu. Les arbres abattus pour la consommation domestique des riverains et la préparation du banda n'ont pas été remplacés par de nouvelles plantations. Dans ce contexte, la seule amélioration des fours de fumage ne constitue pas une solution suffisante. Des procédés de conservation différents du banda devront être rapidement envisagés pour épargner le bois devenu rare dans une région où les arbres poussent lentement et difficilement.

11.4.2 - COMMERCIALISATION

Banda et salanga empruntent des circuits de distribution assez différents depuis les lieux de production. La seule description approfondie qui en ait été faite se rapporte aux années 1963-64 (Couty et Duran, 1968).

La configuration de la cuvette lacustre et l'énorme demande de poisson du marché nigérian ont pour conséquence un schéma relativement simple du poisson fumé (banda) qui transite presque totalement par la ville de Maïduguri (fig. 11-8). Les camions chargés de sacs de banda arrivent à Maïduguri, soit par la route de N'Djaména qui draine la production du bas réseau fluvial du delta et de la cuvette sud, soit par la route de Baga-Kawa qui correspond aux captures de la cuvette nord. Ce trafic de banda correspond à l'essentiel de la pêche des filets à grandes mailles qui doit, elle-même, représenter 80% à 90% de la production lacustre totale.

Jusqu'à la fin des années 60, le salanga était pêché dans les fleuves, surtout dans le Logone en amont du confluent. La quasi totalité de la production gagnait directement le Nord-Cameroun ou le sud du Tchad. Avec le déplacement de la pêche vers l'aval, la route de N'Djaména à Maïduguri a pris de l'importance mais, en général, il ne s'agis-

sait pas de poissons ayant transité par N'Djaména car les débarquements de poissons au Cameroun, dans la région sud du lac, ou même directement au Nigéria via Wulgo, permettaient d'éviter les taxes tchadiennes.

A partir de 1967 environ, la cuvette nord du lac devient productrice de salanga qui transite par la route Baga-Kawa / Maïduguri. Le Cameroun reste la principale destination du poisson séché, soit directement par Maltam et Maroua, soit via le Nord-Nigéria (fig. 11-8). Aucune donnée ne permet d'avancer d'hypothèses en ce qui concerne d'éventuels circuits tchadiens. A partir de la mi 1975, le commerce de salanga cesse totalement avec l'épuisement du stock d'Alestes.

Au-delà de Maïduguri vers où convergent les deux principales routes du poisson, le banda est dirigé vers le Sud-Nigéria via Jos et Kaduna. Lagos, Enugu, Benin-City, Onitsha et Kano représentent suivant les années la destination de 60% à 80% du tonnage total (Stauch, 1977).

L'évolution du milieu lacustre à entraîné des modifications dans les voies d'acheminement en amont de Maïduguri:

- Depuis 1975, la route de Baga-Kawa ne correspond plus exclusivement à du poisson pêché dans la cuvette nord. La production de celle-ci diminue très nettement mais est relayée partiellement par la pêche pratiquée dans la région nigériane de la cuvette sud. Le banda rejoint la route de Baga-Kawa depuis le sud notamment via Mogonu.

- Le développement d'un peuplement très dense de macrophytes immergés dans la cuvette sud oblige les pêcheurs à se cantonner dans les eaux libres de celle-ci et le delta. Par ailleurs, la densité de la végétation est telle que les chenaux traditionnels de Wulgo et de la côte camerounaise ne peuvent être empruntés. C'est ce qui explique le développement du centre de Boulangoa (fig. 11-8) qui s'est établi depuis 1973 et par où passait, en 1977, l'essentiel du poisson pêché dans la cuvette sud.

11.5 - ESTIMATION DE LA PRODUCTION

La convergence vers Maïduguri des deux principales routes du poisson (fig. 11-8) conduit Stauch (1977) à y installer des postes de contrôle qui, de 1969 à 1977, permettent de suivre l'évolution du "salanga" et du "banda" (cf § 11.4.1), les deux principaux produits de la pêche de cette région.

Les circuits commerciaux (fig. 11-8) montrent que le poste de contrôle de la route de Baga Kawa permet d'estimer une production lacustre provenant essentiellement de la cuvette nord, et le poste de la route de N'Djaména une production fluvio-lacustre provenant à la fois de la cuvette sud et du delta du Chari. A partir de ces statistiques, Durand (1980) reconstitue la production en poids frais en utilisant des coefficients de conversion poids sec/poids frais et des corrections pour l'autoconsommation et les pertes (attaque des insectes etc...).

11.5.1 - LA PRODUCTION DE SALANGA

On observe une périodicité saisonnière marquée des arrivées de salanga par la route de N'Djaména (fig. 11-9). Le maximum se situe au troisième trimestre. En tenant compte du décalage dû au temps de transformation du produit, ce cycle de commercialisation correspond bien à une intensification de l'exploitation des migrations d'Alestes baremoze et A. dentex au niveau du delta du Chari en fin d'étiage et en début de crue. La périodicité disparaît à partir de 1973 lorsque l'évolution lacustre et les faibles crues empêchent le déroulement normal des migrations fluvio-lacustres.

Les pêcheries deltaïques disparaissent alors et tout l'effort de pêche se déplace sur le lac. On assiste au passage d'une exploitation partielle qui reposait presque exclusivement sur les migrateurs, à une exploitation massive de l'ensemble du stock justifiée par sa destruction probable consécutive à l'assèchement de la cuvette nord. Après cet évènement, à partir de 1975, la production de salanga devient pratiquement insignifiante.

Si les statistiques obtenues à Maïduguri montrent bien les tendances générales de l'évolution des productions de salanga, la part relative de chacune des deux origines semble biaisée. Cette appréciation de Durand (1980) s'appuie sur une estimation de la production de salanga dans le delta du Chari (Loubens, 1973). Durand (1980) en a déduit que les quantités contrôlées à Maïduguri sur la route de N'Djaména ne représentaient qu'un quart de la production réelle. Ces corrections faites, il aboutit à des estimations en poids frais pour trois

années consécutives : 9280 tonnes pour 1970 et 5000 t/an environ pour 1971 et 1972. Pour ces mêmes années, dans la cuvette nord, la production de salanga n'atteignait que 240, 610 et 800 tonnes (tabl. 11-1).

Nous retiendrons donc que la production de salanga disparaît en période de Petit Tchad et, qu'en période de Tchad Normal, c'est une production saisonnière, surtout deltaïque, ne pouvant excéder 10000 tonnes en poids frais, sachant que l'effort de pêche déployé est alors au maximum d'une progression réalisée au cours de la décennie précédente, grâce à la vulgarisation des filets en nylon.

11.5.2 - LA PRODUCTION DE BANDA

Contrairement au salanga, la production de banda montre une prédominance lacustre (fig. 11-10). Les données n'indiquent pas de tendance saisonnière. En revanche, on note une augmentation constante de la production annuelle, surtout pour la cuvette nord où s'intensifient les pêches d'épuisement de 1970 à 1974. Leur arrêt explique la baisse brutale de la production en 1975. On observe alors une stabilisation du banda correspondant à plus de 100 000 tonnes de poisson frais pêché sur l'ensemble du lac.

Au cours de cette évolution, la composition du banda a complètement changé. Les Lates sont devenus très rares vers la fin 1973, les Tilapia ont pris de l'importance en 1974 et, en 1975, ils dominaient avec les Clarias et d'autres espèces plus ou moins adaptées aux conditions marécageuses.

Donc, après un état de transition durant lequel les pêches d'épuisement permettent d'atteindre un maximum de 200 000 tonnes en poids frais, la production de banda ne s'effondre pas en Petit Tchad, contrairement à ce que la destruction massive des peuplements de Tchad Normal aurait pu laisser présager. L'exploitation des espèces caractéristiques du Petit Tchad a pris le relais et la production s'est stabilisée autour de 100 000 tonnes, un niveau supérieur à celui de Tchad Normal (65 000 t en 1970).

11.5.3 - LA PRODUCTION DES PECHERIES FLUVIALES DES ZONES D'INONDATION

Les pêcheries fluviales des zones d'inondation ne fournissent qu'une faible proportion de la production totale de l'ensemble fluvio-lacustre tchadien. Cependant, cette ressource présentant un grand intérêt économique pour les populations de la zone inondée nord-camerounaise, nous avons tenté d'estimer la production de deux pêcheries

traditionnelles de juvéniles, parallèlement aux études biologiques que nous y menions.

La production annuelle des barrages de l'El Beïd, proportionnelle à l'importance de la crue du Logone, se situe autour de 1400 tonnes. Celle des pêcheries du Logomatia, évaluée par Vidy (1983) à quelques 300 tonnes en 1977 et en 1978, paraît être indépendante de l'hydrologie étant donné l'importance très différente de ces deux crues successives.

En conclusion, quelle que soit la phase lacustre considérée, la production halieutique du système fluvio-lacustre tchadien est basée sur le banda. Le salanga qui est pourtant un produit très recherché, représente au plus 13% de la production totale en période de Tchad Normal et disparaît en Petit Tchad. La production totale plus élevée en Petit Tchad pourrait s'expliquer par une meilleure répartition de l'effort de pêche, l'ensemble du lac devenant plus accessible (navigation en pirogue moins dangereuse). Enfin, les espèces dominantes dans le nouveau faciès lacustre sont peut-être plus productives d'un point de vue halieutique que celles du peuplement de Tchad Normal. Les Clarias et les Tilapia sont en effet des espèces à croissance rapide bien exploitées par la pêche.

11.6 - INFLUENCE DE LA PECHE SUR LES STOCKS

L'effort de pêche exercé sur ce bassin a subi d'importantes modifications résultant d'une part d'innovations techniques telles que l'introduction du fil nylon à partir des années 60 et, d'autre part, des migrations de pêcheurs depuis les zones fluviales vers le lac. Il s'ensuit une intensification de la pression halieutique sur les stocks lacustres pratiquement inexploités au début des années 60.

Nous examinerons les conséquences de ces modifications, d'abord sur les stocks lacustres de la Cuvette Nord, puis sur les juvéniles exploités par les pêcheries de l'El Beïd.

11.6.1 - LE CAS DES STOCKS DE LA CUVETTE NORD

Les statistiques de pêche recueillies au Nigéria, dans la cuvette nord, avant 1970, permettent d'identifier une influence de la pêche sur les stocks lacustres. Ces statistiques correspondent à la pêcherie des filets maillants à grandes mailles dont les captures fournissent le banda qui représentait, à cette époque-là, 90 à 95% de la production.

Durand (1973b) a comparé les premières statistiques recueillies par Mann (1962) et Hopson (1964) en 1961/63 à celles de Stauch (1977) recueillies de 1969 à 77. Il constate une baisse rapide de la P.U.E. de 1963 à 66 (18,3 à 4,6 kg), une relative stabilité entre 1967 et 69, puis une baisse significative en 1971 (0,7 kg) (tabl. 11-2). L'unité d'effort de ces engins correspond à une nuit de pêche pour un filet de 100 m².

Quelques espèces seulement constituent la quasi totalité des captures, ce sont : Lates niloticus, Heterotis niloticus, Citharinus citharus et C. distichodoïdes, Distichodus rostratus et Labeo coubie. On constate une baisse générale jusqu'en 1967, puis la composition des prises se simplifie avec une dominance progressive des Lates, une baisse continue des Citharinus et Heterotis et une disparition presque complète des Labeo coubie (tabl. 11-2).

Il y a deux types d'évolutions spécifiques bien marquées : d'une part celle des Labeo coubie qui passe d'une prépondérance dans les prises de 1963 à des PUE négligeables en 1967, d'autre part celle des Lates qui suit d'abord une évolution parallèle à Labeo puis se stabilise à partir de 1966 et se maintient ensuite vers 0,5 kg (fig. 11-11).

Entre 1963 et 67, le changement de superficie lacustre n'est pas sensible (23 500 à 22 000 km²) alors que les PUE passent de 15 à 1,5 kg environ. C'est probablement l'augmentation de l'effort de pêche qui explique cette évolution, spectaculaire dans le cas des Labeo coubie.

dont les stocks devaient être à peine exploités en 1963 : leur disparition dès 1967 ne peut s'expliquer que par la faible résilience de cette espèce qui n'a pas supporté une prédation humaine trop intense.

11.6.2 - LE CAS DES JEUNES POISSONS DE L'EL BEID

La production des barrages de l'El Beïd a été estimée à plus de 1200 tonnes pour la saison 1968/69 (Durand, 1970b). Nos observations pour les années suivantes (1974/79) nous ont conduits à une évaluation du même ordre de grandeur (1400 t) en année hydrologique moyenne..

Contrairement aux tendances des autres pêcheries du bassin, on observe ici une certaine stabilité de la production qu'on peut attribuer à la structure particulière de cette pêcherie traditionnelle. Le nombre de barrages de pêche est en effet définitivement fixé. L'effort de pêche présente ainsi une limite supérieure et ce sont les conditions hydrologiques qui influencent le plus la variabilité d'un effort de pêche relativement constant à l'échelle interannuelle. Le problème n'est donc pas ici de s'interroger sur les conséquences d'une intensification de l'effort de pêche, mais sur les répercussions d'une importante ponction de juvéniles pour la production des autres pêcheries exploitant le poisson à un âge plus avancé.

Dans le cas d'Alestes baremoze, les rapports des rendements pondéraux des pêcheries relatives au même nombre initial de poissons pêchés soit au stade jeune soit adulte, se situent entre 2 et 6. Dans la mesure où Alestes baremoze pourrait être assimilé à un cas moyen, l'augmentation des captures totales qui résulteraient de la non exploitation des juvéniles de l'El Beïd se situerait entre 5000 et 15000 tonnes (Durand, 1980), soit environ 5 à 15% de la production totale du lac. Ceci bien évidemment dans l'hypothèse où les fleuves et le lac pourraient accueillir ce nombre de recrues supplémentaires sans augmentation de la mortalité naturelle.

On peut aussi apprécier l'importance de cette ponction de juvéniles en la considérant par rapport au rendement halieutique des plaines inondées. Les prélèvements de l'El Beïd ne sont pas négligeables, mais ne paraissent pas considérables si on les rapporte à la superficie des yaérés (4kg/ha/an). En prenant en compte la production des autres pêcheries de ces zones inondées, on atteint seulement 14 kg/ha, ce qui est très inférieur aux chiffres fournis par Welcomme (1979) pour ce type de milieu (40 à 60 kg/ha).

Enfin, l'absence de différence entre les rendements des barrages de pêche situés en amont et en aval du cours de l'El Beïd, tend à confirmer que les prélèvements de ces pêcheries traditionnelles ne constituent pas une forte ponction sur ces stocks de juvéniles.

La vulgarisation des filets maillants en nylon a donc favorisé le développement de l'effort de pêche encouragé par l'accroissement de la demande de poissons, notamment par le Nigéria. Cette intensification de l'effort de pêche est restée contenue dans le cadre de pêcheries traditionnelles bien réglementées, comme celles de l'El Beïd, et ces stocks sont ainsi protégés d'une surexploitation (peut-être sous-exploités) ; en revanche, les stocks lacustres, soumis à un effort de pêche non contrôlé, sont exposés à une surexploitation susceptible d'abaisser la production ichtyologique de l'écosystème lacustre.

11.7 - AMENAGEMENTS HYDRO-AGRICOLES ET PECHERIES

La mise en valeur agricole de tous les milieux cultivables s'inscrit dans les différents plans de développement visant à assurer l'auto-suffisance alimentaire d'une population toujours croissante. Les surfaces inondables sont les premières visées et leur aménagement implique des transformations hydrauliques qui doivent prendre en compte les impératifs des différents usages de l'eau souvent en opposition, en particulier avec ceux de la production halieutique.

Dans le Bassin Tchadien, des projets ambitieux de régulation des crues du Logone existent depuis plusieurs décennies. Des aménagements plus modestes tels que ceux du projet SEMRY fonctionnent déjà et constituent un bon support de réflexion sur l'intégration de la pêche dans les schémas d'aménagement hydro-agricoles.

11.7.1 - LA PECHE, POTENTIEL DE DEVELOPPEMENT

La production de la pêche du lac Tchad et des biefs inférieurs, estimée à 100 000 tonnes de poisson frais, représente 1% de la production mondiale des pêches intérieures (10 millions de tonnes en 1980 ; source FAO). Dans cette zone géographique déshéritée, c'est une ressource en protéines considérable dont il paraît aberrant de laisser perdre 30 à 50% à cause de mauvaises conditions de conservation. Cette ressource, pourtant intimement liée à la vie des sociétés autochtones, n'a été prise en compte qu'assez récemment par l'aide internationale dans un accord pour le développement de la pêche au Sahel (communiqué de presse de la FAO du 28/4/78).

Dans le Bassin Tchadien, la pêche est une réalité technologique et sociologique qui représente un potentiel de développement important, rendant inutiles et prétentieux bien des aspects de certains programmes de développement pour "l'amélioration technique de la pêche". Ce potentiel halieutique se traduit dans des aspects techniques et humains déjà évoqués :

- des engins de pêche très diversifiés adaptés à toutes les situations hydrologiques
- une mobilité des communautés de pêcheurs qui connaissent bien les mouvements migratoires de poissons
- une exploitation de nouvelles potentialités de pêche comme la montrent plusieurs exemples :
 - pêches d'épuisement de la cuvette nord du lac au cours de son assèchement
 - exploitation des mortalités de poissons massives à la suite des orages

- dans les fleuves, passage d'une exploitation des stocks de migrateurs à une exploitation plus intensive des stocks de sédentaires par le développement de la technique des "acadjas" (cf § 11.3.3.3).
- exploitation du lac de Maga nouvellement créé dans le Yaéré (projet SEMRY cf § 11.7.2).
- une assimilation rapide de nouvelles techniques lorsqu'elles s'intègrent au contexte socio-économique, (utilisation des filets de nylon, des moteurs hors-bord pour le transport du poisson ou des insecticides pour la conservation).

Dans tous les projets de développement qui comprennent l'aménagement d'un milieu aquatique de cette région, il paraît donc indispensable de prendre la pêche en considération, en tant que potentialité à la fois de protéines et de travail humain, comme nous allons le voir avec l'exemple du projet SEMRY.

11.7.2 - AMENAGEMENT DES YAERES : LE PROJET SEMRY

Depuis la sécheresse 1972/73, le Cameroun mène une politique pour une autosuffisance en riz qui fut à l'origine du projet SEMRY implanté dans les Yaérés pour promouvoir le développement de la région de Yagoua (fig. 11-12).

Les opérations se sont déroulées en deux temps. L'aménagement de SEMRY 1 terminé en 1978 comprend 5300 ha de rizières irriguées par pompage dans le Logone. Celui de Semry 2 a débuté en 1978 par la construction d'une digue de 27 km perpendiculaire au Logone en fin de cours du Guerléou, digue destinée à créer un plan d'eau de 35000 ha - le lac de Maga -, devant alimenter par gravité 7000 ha de rizières.

D'après Arditi et al. (1983), les populations Massas et Mousgoums des territoires concernés par ces aménagements, n'ont pas adhéré comme prévu à la riziculture intensive. A SEMRY 1, une partie des casiers n'a pu être mise en culture que par des fonctionnaires ou des commerçants de Yagoua utilisant des salariés agricoles. A SEMRY 2, seulement la moitié de la population estimée se retrouva dans les nouveaux villages et on dut avoir recours à l'immigration d'agriculteurs des régions voisines : les Toubouris.

Ce désintérêt des autochtones s'explique par les perturbations créées par les impératifs de la riziculture intensive. Avant l'introduction de la riziculture irriguée, les Massas et les Mousgoums pratiquaient en effet une combinaison d'activités équilibrées : production vivrière, élevage et pêche. Cette diversification constituait une bonne

adaptation à un milieu écologique caractérisé par des aléas climatiques et se traduisait par un système alimentaire équilibré lui aussi, basé sur la consommation de sorgho préparé en bouillie ou en pâte (la boule), accompagné d'une sauce de poisson frais ou séché et de temps en temps de viande.

Avec l'introduction de la riziculture irriguée à deux cycles annuels, l'équilibre entre les diverses activités est remis en question. La production de paddy exigeant 200 jours de travail annuel rend difficile la culture du sorgho et la poursuite des autres activités telles que la pêche et l'élevage. La participation irrégulière à la production rizicole s'explique par le choix fait par les unités familiales de répartir leur force de travail entre la production vivrière (mil et sorgho) et celle du paddy dans les aménagements.

L'intérêt des Mousgoums pour la riziculture est d'autant plus faible qu'ils ont trouvé, grâce à la création du lac de Maga, l'opportunité de développer leur activité halieutique qui rapporte en moyenne trois fois plus. Il s'est ainsi instauré une division "ethnique" des activités, les Mousgoums pratiquent la pêche alors que les Toubouris allochtones se consacrent à l'exploitation rizicole.

D'après de Kimpe (1981), le développement spontané de la pêche fut assez rapide. En novembre 1981, il note l'augmentation impressionnante du nombre de pirogues, passé en 2 ans de quelques dizaines à 250. A cette époque, il rapporte un rendement quotidien de 10 à 20 kg de poisson pour un pêcheur utilisant des filets maillants de 20 à 35 mm. Ces captures paraissaient assez diversifiées. Les espèces les plus fréquentes étaient Tilapia, Synodontis, Alestes, Labeo, Auchenoglanis, Marcusenius, Schilbe, Hydrocynus, Distichodus et Lates. Occasionnellement Tetraodon, Bagrus, Clarias et des Siluranodon parfois en grande quantité. Les zones de pêche les plus productives étaient situées en amont du barrage dans les zones de marnage herbeuses.

En janvier 1983 (de Kimpe, 1983), les Lates avaient pris une importance considérable par rapport à novembre 1981. Les nombreux individus de 10 à 20 kg indiquaient qu'il n'y avait pas surexploitation. Les Labeo (500 à 600 g) étaient abondants ainsi que les Oreochromis niloticus et les Sarotherodon galilaeus (350 g). Les Alestes constituaient l'essentiel des captures des filets maillants à petites mailles. Les Heterotis semblaient fréquents saisonnièrement. Les Hydrocynus et les Bagrus étaient communs et les Tetraodon plus abondants qu'en 1981. On recensait alors 300 pêcheurs en activité chaque jour, mais 3000 personnes s'intéressaient à la pêche, la plupart des riziculteurs pêchant occasionnellement.

A partir d'une estimation de production de 2800 tonnes/an - soit 80 kg/ha - pour une superficie maximale de 35000 ha ou 102 kg/ha pour une superficie annuelle moyenne de 27000 ha -, Arditi et al. estiment

la "filiale poisson" à 10% de la valeur des productions engendrées par le projet SEMRY (70% pour la filière riz, 13% pour la filière paddy et 7% pour la production vivrière et l'élevage). N'ayant pas vocation piscicole, la SEMRY a d'abord interdit aux riziculteurs de quitter leurs champs pour aller pêcher le matin. En octobre 1983, elle a essayé de récupérer cette activité par la mise en place d'un service de pêche et de pisciculture. D'après le rapport d'une société d'aménagement, le barrage de Maga peut ainsi devenir le premier exemple d'un aménagement piscicole réussi lié à un barrage d'irrigation. Il reste cependant évident qu'une intégration de l'activité piscicole dans la conception de départ aurait certainement permis des économies par rapport à ce qu'il va être maintenant nécessaire d'engager pour cette réalisation.

Le caractère spontané de l'exploitation du lac de Maga à la fois par les poissons et les pêcheurs - il n'y a eu ni alevinage ni directives de pêche -, fournit encore une preuve du potentiel ichtyologique et halieutique de cette région pour l'exploitation de tous ses milieux aquatiques. Le contexte socio-culturel et la rentabilité économique de cette production montrent la nécessité de sa prise en considération dans la conception des aménagements hydro-agricoles. Cela non seulement au niveau local - où des solutions pragmatiques spontanées peuvent parfois compenser un tel oubli -, mais également au niveau régional, car nous avons vu qu'une originalité ichtyologique du Bassin Tchadien réside pour beaucoup d'espèces dans l'exploitation conjuguée des trois milieux : fleuves - zones inondées - lac.

Une bonne gestion de l'eau doit permettre d'accroître la richesse globale d'une région et non pas le développement d'un secteur d'activité aux dépens des autres. Nous tenterons de situer les principaux problèmes que pose la prise en compte de la productivité halieutique dans l'aménagement hydro-agricole de l'ensemble fluvio-lacustre tchadien.

11.7.3 - RECHERCHE D'UNE UTILISATION OPTIMALE DES RESSOURCES ENEAU

La régulation des crues du Logone envisagée dans les projets d'aménagements régionaux et la transformation des modalités de l'inondation qu'elle implique, paraissent à priori défavorables à la production halieutique car la biologie de nombreuses espèces est réglée sur l'hydrologie naturelle du bassin. Cependant, la maîtrise de l'eau, nécessaire à la mise en valeur agricole de ces régions, s'imposera sans doute dans les années à venir. Cette tendance est déjà engagée comme en témoignent le développement des périmètres irrigués tels que ceux du projet SEMRY décrit ci-dessus, ainsi que ceux du Nord Nigéria. Un problème essentiel est ici de déterminer des modalités d'aménagement permettant de développer l'agriculture irriguée sans compromettre le patrimoine halieutique, richesse déjà existante et parfaitement intégrée à la vie socio-économique de cette région.

Les variations hydrologiques exceptionnelles provoquées par la sécheresse sur l'état lacustre et sur les modalités habituelles du processus d'inondation du Yaéré, nous fournissent une expérimentation naturelle pour tester certaines conséquences possibles d'une maîtrise de la crue. Nous avons comparé la situation de Petit Tchad à celle de Tchad Normal en ce qui concerne les productions halieutiques et leur coût en eau, respectivement pour le lac et le Yaéré.

11.7.3.1 - Cas du lac Tchad

D'après Lemoalle (1979), un Tchad Normal de 18000 km² - cas du lac Tchad en 1970 - est stabilisé par un apport annuel de 37 km³ d'eau. De 1964 à 1977 cet apport n'a été réalisé qu'une année sur trois (cf fig. 1-24).

Pour le cas d'un Petit Tchad de 9000 km³ (superficie du lac en 1977/78), l'apport d'eau annuel nécessaire à l'équilibre est obtenu par la relation suivante (Lemoalle, 1979) :

$$A = 0.002 (S+s)$$

A : apport d'eau par le Chari (en km³)

S : superficie totale du lac (en km²)

s : superficie de végétation semi-immersée (en km²).

En considérant qu'il y a approximativement 50% de couverture végétale semi-immersée, un apport annuel de 27 km³ permet de stabiliser le plan d'eau. Hormis les années exceptionnellement sèches de 1972 et 73 (A < 20 km³) cet apport est toujours réalisé et on dispose alors d'un surplus moyen annuel d'environ 5 km³ d'eau (cf fig. 1-24).

Pour chaque système lacustre, nous avons calculé le rendement de la production halieutique par rapport à la surface du lac et par rapport au volume d'eau nécessaire (tableau ci-dessous) :

Système lacustre	Production en milliers de tonnes			Surface lacustre en km ²	Apport d'eau nécessaire en km ³	Rendement		
	Banda	Salanga	Total			Kg/ha	1000t/km ³	
Tchad Normal en 1970	a	65,5	9,5	75,0	18000	37	41,0	2,0
	b	131,0	9,5	140,5	18000	37	78,0	3,8
Petit Tchad en 1977		104,0	0	104,0	9000	27	115,5	3,9

(Estimations des productions fournies par Durand, 1979/80 ; cf S 11.5)

- Le rendement halieutique est plus important en Petit Tchad qu'en Tchad Normal (cas a), 2 fois plus pour l'eau consommée et près de trois fois plus pour le rendement à l'hectare.

- Pour prendre en compte une sous-exploitation possible du Tchad Normal, nous avons également considéré le cas où la production de banda pourrait être doublée (cas b). Sans présumer d'une éventuelle surexploitation, on atteint un rendement comparable à celui de Petit Tchad.

La diminution, voire la suppression, en Petit Tchad, de la production des pêcheries du bas réseau fluvial basées principalement sur les migrations anadromes (salanga), a été incluse dans ce bilan lacustre. Nous envisagerons maintenant les répercussions du maintien du système Petit Tchad sur les autres pêcheries fluviales, notamment celles qui se situent au niveau des plaines d'inondation du Yaéré nord-camerounais.

11.7.3.2 - Cas du Yaéré

L'étude des pêcheries du Yaéré nord-camerounais (El Beïd et Logomatia) a permis de mettre en évidence certaines relations entre leur production, l'hydrologie fluviale et le faciès lacustre.

La comparaison des résultats des pêches de l'El Beïd en période de Tchad Normal (1968/69) et en période de Petit Tchad (1974/78) semble montrer que leur production est quantitativement indépendante de l'état lacustre (§ 7.3). Ceci nous conduit à ne considérer la production de ces pêcheries qu'en fonction de l'environnement fluvial, et notamment des conséquences d'une réduction des déversements du Logone dans le Yaéré (eau stockée pour une utilisation agricole).

Les pêcheries du Logomatia ne paraissent pas sensibles aux variations des déversements puisque en 1977 et 78, la production fut pratiquement la même malgré un indice d'inondation beaucoup plus élevé en 1978 qu'en 77 (§ 11.5.3).

En revanche, la production des pêcheries de l'El Beïd est d'autant plus élevée que les déversements du Logone sont importants (§ 7.3.2.2). Toute réduction d'inondation serait donc préjudiciable à cette pêcherie, ce fait pouvant aller jusqu'à annuler la production en l'absence d'écoulement de l'El Beïd comme en 1972 et 73. Cependant, l'hydrologie très déficitaire de ces deux années qui s'est traduite par une inondation très limitée du Yaéré (cf § 1.2.3.2), a eu une conséquence halieutique inattendue. Nous avons constaté que la corrélation positive entre l'importance de l'inondation et le rendement de la pêche n'est pas vérifiée pour l'année 1974 qui fait suite à deux années d'assec du Yaéré. Le rendement de 1974 s'avère environ deux fois plus élevé que l'estimation fournie par la relation déjà citée (cf fig. 11 in § 7.3). Chez toutes les espèces, la croissance paraît particulièrement bonne et laisse supposer des conditions de milieu plus favorables qu'en régime de crues successives normales. Ces conditions sont bien utilisées par les Tilapia-Sarotherodon dont l'exploitation du Yaéré par une colonisation à partir du fleuve ne serait pas, comme en année normale, contrecarrée par l'exploitation centrifuge des sédentaires et des prédateurs qui subsistent dans les mares résiduelles du Yaéré. Ce phénomène comparable aux effets de l'évolage dans la gestion des étangs de la Dombes, mérite d'être retenu pour les opérations d'aménagements hydrauliques.

11.7.3.3 - Discussion

Les éléments qui précèdent sont partiels mais permettent d'apprécier grossièrement certains effets possibles d'une réduction artificielle des apports fluviaux au lac et des déversements du Logone dans le Yaéré.

Il ressort qu'en fixant un prélèvement d'eau qui n'entame pas l'apport annuel nécessaire au lac pour l'entretien de son état Petit Tchad, la production halieutique demeurerait relativement élevée du fait de la plus grande productivité de ce système lacustre et d'une exploitation plus facile. L'économie d'eau ainsi réalisée atteindrait en moyenne 5 km³ par an. Outre les productions agricoles qui en résulteraient, les retenues de stockage du type de celle du lac de Maga pourraient fournir une production halieutique supplémentaire bien intégrée aux activités socio-économiques de cette région. L'extrapolation de la production du lac de Maga aux 5 km³ d'eau stockée indique une

production halieutique potentielle équivalente à 50% de celle du Petit Tchad.

L'impact d'une réduction des surfaces du Yaéré inondées naturellement ne serait sensible qu'au niveau des pêcheries de l'El Beïd. L'alternance des années d'assec et d'inondation, en augmentant la productivité piscicole du Yaéré les années d'inondation, pourrait atténuer la perte des années d'assec. Mais cette perte serait largement compensée par la production piscicole régulière des retenues d'eau si l'on en juge par celle du lac de Maga (2800t/an ; § 11.7.2) nettement supérieure à celle de l'El Beïd (1400t/an ; § 11.5.3).

Doit-on en conclure que le maintien du lac dans son faciès de Petit Tchad permettrait de combiner harmonieusement exploitation halieutique et mise en valeur agricole ? Une telle transformation des milieux aquatiques tchadiens doit être envisagée avec la plus grande prudence car elle peut engendrer des effets néfastes sans forcément produire, de façon durable, les bénéfices escomptés.

Les nouvelles conditions hydrologiques moins favorables à l'évaporation tant au niveau des zones inondées qu'au niveau du lac, sont susceptibles d'avoir sur le climat régional une incidence dont on ignore l'amplitude et les conséquences.

La réduction des zones inondées diminuerait d'autant la fonction de filtre qu'elles jouent en favorisant la décantation des eaux fluviales (Gac, 1979). Il en résulterait un alluvionnement plus rapide du lac et la suppression d'une fertilisation des plaines avec des répercussions possibles sur la végétation et la faune des Yaérés qui constituent un patrimoine naturel à protéger pour son intérêt écologique et économique (Parc naturel de Waza).

Le maintien du Petit Tchad serait particulièrement néfaste aux migrateurs fluvio-lacustres du bassin dont la stratégie est basée sur l'exploitation conjuguée des trois milieux du système : lac, fleuves et zones inondées. On ne peut garantir actuellement que le maintien des stocks de migrateurs à un très bas niveau puisse être compensé de façon durable par une productivité accrue des autres espèces. Les 100 000 tonnes annuelles produites de 1975 à 77 correspondent-elles à un palier ou à un phénomène de surproduction momentané comparable à celui rencontré dans les nouveaux réservoirs artificiels ?

Nous n'avons pas de statistiques pour répondre à cette question bien que l'état de Petit Tchad persiste naturellement depuis une dizaine d'années. On peut cependant avancer quelques considérations sur la gestion de l'eau qui paraît la mieux adaptée à cette configuration fluvio-lacustre, du moins du point de vue halieutique.

On sait notamment que la production lacustre des migrateurs

anadromes (salanga en particulier) est négligeable car leur stratégie d'exploitation du système lac-fleuves-zones inondées n'est optimale que dans les conditions de Tchad Normal. Il n'est donc pas utile de favoriser le recrutement lacustre de ces espèces en privilégiant leur dévalaison par l'El Beïd grâce à une inondation régulière et suffisante du Yaéré. L'absence de recrutement par l'El Beïd en 1972 et 73 n'ayant pas eu de répercussion quantitative sur la production lacustre, soutient ce point de vue. De surcroît, l'évaporation proportionnelle à la surface inondée entraîne une perte d'eau importante (les deux tiers des déversements du Logone dans le Yaéré sont perdus par évaporation et évapotranspiration ; cf § 1.2.3.2).

La réduction de la superficie inondée est donc justifiée en Petit Tchad. A cette fin, l'utilisation de retenues du type de celle du lac de Maga paraît être un moyen d'optimiser l'usage de l'eau, autant du point de vue agricole qu'halieutique. Pour ce dernier point en effet, nous savons que la biomasse et la production de la pêche d'un système fleuve-zones inondées ne dépendent pas seulement de la surface inondée mais aussi de la quantité d'eau retenue dans le système pendant la saison sèche (Welcomme, 1979). Les retenues jouent ce rôle, comparable à petite échelle à celui du Tchad Normal car, d'après la composition et l'importance des captures du lac de Maga, cette retenue héberge en abondance des espèces caractéristiques des peuplements de Tchad Normal telles que Lates, Alestes, Hydrocynus, Schilbe... (cf § 11.7.2). Ainsi, une telle gestion de l'eau en période de Petit Tchad apparaît aussi comme une mesure de conservation de la diversité des stocks préservant la potentialité de reconstitution d'un système de Tchad Normal.

Le système des petites retenues dans le Yaéré recréent les conditions qui favorisent la productivité des systèmes fleuves-zones inondées, à la différence de l'option d'aménagement qui réaliserait le stockage de l'eau dans un barrage de grande capacité. Les spécialistes reconnaissent d'ailleurs que les grands barrages ne s'avèrent pas rentables à longue échéance. Arnold (1975, in Welcomme 1979) considère que l'aménagement qui conserve une plaine inondée sans structure de contrôle de crue est la seule méthode effective à long terme.

En conclusion, le système des petites retenues paraît être un bon compromis pour l'aménagement hydro-agricole des Yaérés car il s'intègre au mécanisme naturel de la productivité de ces milieux en compensant la réduction des surfaces inondées par une augmentation des réserves d'eau de saison sèche. En outre, il peut se concevoir en unités d'aménagement modulables qui, à la différence des opérations de grande envergure, ont l'avantage de ne pas exposer les milieux à des perturbations irréversibles.

CONCLUSION

La pêche, exercée de longue date dans le Bassin Tchadien, est une activité initialement fluviale. Le partage des biefs fluviaux et des zones inondables entre les différents villages riverains, font des poissons un revenu foncier géré par un ensemble de règles coutumières qui garantissent la sauvegarde de ce patrimoine.

La pêche est exercée à l'aide d'une grande diversité de techniques et d'engins correspondant à la variété des espèces visées, des milieux exploités, des saisons hydrologiques et des différentes ethnies.

Jusqu'au début des années 60, les stocks, gérés prudemment, sont probablement très sous-exploités, tout particulièrement dans la cuvette lacustre où les activités halieutiques demeurent embryonnaires. Surviennent alors deux événements qui vont concourir à accroître progressivement l'effort de pêche : l'introduction du nylon et des nappes manufacturées tout d'abord, puis l'accroissement de la demande liée à l'évolution démographique des pays riverains, tout particulièrement le Nigéria.

On assiste alors à une simplification progressive de la gamme des techniques utilisées. La pêche au filet maillant prend une importance de plus en plus prépondérante aux dépens des autres méthodes, plus particulièrement les pêches collectives. Parallèlement, l'effort de pêche s'intensifie et glisse progressivement vers le lac. L'évolution technologique des engins ne s'accompagne pas d'une évolution comparable des embarcations. Le lac reste dangereux à sillonner dans les pirogues monoxyle en usage sur le fleuve et le développement des activités halieutiques n'atteint pas encore la cuvette lacustre.

Vers le début des années 70, la sécheresse permet aux pêcheurs de franchir cette dernière étape et favorise leur concentration dans la Cuvette Nord du lac. En effet, l'une des premières conséquences de l'assèchement est de faire chuter les rendements halieutiques fluviaux en contrariant la migration des géniteurs, principale cible des pêcheurs. La baisse de niveau du lac conduit d'une part à l'isolement, puis à la concentration des très importants stocks de la Cuvette Nord, et, d'autre part, à l'exondation de nombreuses îles qui, en raccourcissant les trajets, facilitent les déplacements en pirogues dans cette même région. On constate alors une augmentation du nombre des pêcheurs. Ce phénomène, favorisé par la facilité d'utilisation et le faible coût des filets maillants, était déjà amorcé dans le courant des années 60. A partir de 1972, il s'accroît notablement du fait de la récession de l'agriculture et de l'élevage causée par la sécheresse et l'évolution concomitante des cours du poisson sur les marchés régionaux.

A partir de 1972, l'installation de fortes concentrations de pêcheurs sur le Lac, la multiplication des ethnies impliquées dans les

activités halieutiques lacustres, l'absence de tradition de pêche dans cette région du Bassin, le partage incertain des territoires lacustres entre communautés mais également entre états - les incidents causés par des contestations de frontières se multiplient avec l'apparition de nouvelles îles non cartographiées -, font que, privée d'un cadre administratif - les codes de pêche des différents états riverains ne sont pas appliqués - et d'un cadre traditionnel qui n'a jamais réellement existé sur le lac, l'exploitation halieutique se développe alors sans aucune retenue dans la Cuvette Nord, puis, à partir de son assèchement, en 1975, dans la Cuvette Sud. Dans un premier temps, cette intensification de l'effort de pêche n'est pas mauvaise, puisqu'elle permet l'épuisement de stocks appelés à être détruits par la sécheresse. Par la suite, à partir de l'instauration du faciès "Petit Tchad", elle présente un danger certain de surexploitation des stocks fluvio-lacustres.

Dans le Bassin Tchadien, l'industrie de la pêche passe donc, en l'espace d'une décennie, d'une exploitation prudente, fortement codifiée et structurée par la tradition et le partage foncier, à une exploitation probablement excessive - tout au moins, à partir de 1975 - se développant sans aucun cadre juridique, qu'il soit administratif ou coutumier, essentiellement régie par le souci d'un profit immédiat. Cette évolution rapide de l'exploitation ne s'accompagne pas d'un changement comparable dans le mode de préparation et de conservation du poisson. D'où un gaspillage certain des ressources dont une part encore trop importante (au moins 50 %) est encore perdue à la fin des années 70. Tous les biotopes et toutes les écophases sont désormais exploités de façon intensive : jeunes dans les zones inondées, adultes en grossissement dans le lac, géniteurs en migration dans les fleuves. La gestion traditionnelle qui ne repose pas sur une vision d'ensemble de la dynamique des échanges d'ichtyomasses entre les différents compartiments du Bassin, atteint ses limites et doit être complétée par une politique moderne de gestion des stocks multispécifiques exploités, basée sur une connaissance approfondie de la dynamique du bassin et de la bio-écologie des composantes majeures des peuplements. C'est dans ce cadre que s'inscrivent les travaux de l'ORSTOM au Tchad et plus particulièrement les développements du présent travail.

A partir de 1975, le développement de projets agricoles contribue à accentuer les effets naturels de la sécheresse sur les stocks ichtyologiques, en détournant une partie des eaux du Bassin à des fins d'irrigation : pompage et retenues d'eau sur le cours moyen du Logone, transformation de zones de fraie en casiers rizicoles, pompage des eaux du Lac vers les exploitations agricoles de la région de Baga-Kawa, etc... Ces divers aménagements et d'autres projets tels que la régula-

risation des crues du Logone par l'établissement de retenues dans le haut bassin posent le problème du partage des ressources en eau entre les différents secteurs d'activité humaine. Dans l'élaboration d'une politique de gestion des ressources en eau, tout à fait indispensable dans les pays sahéliens, la priorité est la plupart du temps accordée à l'agriculture, l'élevage et la production d'énergie. Le secteur halieutique, mal connu et sous-estimé, s'en trouve souvent sacrifié. Il constitue pourtant, en particulier dans cette région du globe, une richesse tant du point de vue des ressources alimentaires que de celui de l'économie : le Bassin Tchadien, avec une production annuelle de plus de 100 000 t/ an (en poids frais), produisait au cours des années 70 autant de protéines animales que l'élevage. Aménager les ressources en eau pour mieux les gérer nécessite fréquemment un choix entre des secteurs d'activité aux exigences parfois contradictoires. Pour maximiser l'accroissement global de richesse, l'importance respective des choix d'aménagement et leurs impacts sur les autres secteurs d'activité doivent pouvoir être quantifiés. Là encore, la connaissance des ressources naturelles, apportée par des études bio-écologiques précises, s'impose.

CONCLUSION GENERALE

Un milieu diversifié et instable

L'originalité du système fluviolacustre tchadien réside dans la diversité et l'instabilité des milieux aquatiques (cf chap. 1). Ces caractéristiques, déterminantes pour la dynamique des peuplements ichtyologiques, résultent de la morphologie du bassin (lac endoréique plat) et de la situation géographique soudano-sahélienne.

Le climat soudano-sahélien est saisonnièrement très contrasté avec des variations annuelles importantes d'où résultent des périodes de sécheresse chroniques. Le déplacement latitudinal du Front Inter Tropical (F.I.T.) détermine l'alternance saison sèche/saison des pluies. La saison des pluies engendre une crue unique de précocité et d'amplitude décroissante du haut réseau fluvial vers le lac Tchad. Dans ce bassin au relief peu marqué, le flux saisonnier provoque l'inondation des plaines adjacentes favorables à la croissance des jeunes poissons. La surface inondée peut varier largement suivant le volume de la crue et donc l'importance des pluies qui dépend de la remontée du F.I.T. vers le nord, irrégulière d'une année à l'autre. Cette irrégularité interannuelle est un autre trait climatique régional déterminant la dynamique du faciès lacustre.

Lac endoréique plat soumis à une forte évaporation, le lac Tchad est très dépendant des fluctuations des apports fluviaux. La crue du Chari lui fournit 93% de son alimentation soit environ 40 milliards de m³/an. Ces apports, déficitaires à partir de 1965, ont entraîné une baisse régulière du niveau du lac et les deux années exceptionnellement sèches 1972 et 1973 ont précipité la baisse permettant le passage rapide d'un faciès de Tchad Normal à celui de Petit Tchad.

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

L'invasion du lac par les macrophytes est le phénomène le plus marquant du passage en Petit Tchad. Cette abondante végétation

engendre des conditions physico-chimiques tout à fait particulières, notamment dans l'Archipel Sud-Est soumis à des hypoxies de longue durée. On assiste à une simplification du milieu lacustre qui ne comprend plus que deux types de paysages (eaux libres et végétation semi-immergée). Seule la cuvette sud persiste avec une affinité fluviale encore plus accusée. Ainsi, en période de récession, la pérennité lacustre n'est assurée que par des conditions de type fluvial ; il s'agit là d'un point essentiel pour comprendre les caractéristiques de l'ichtyofaune tchadienne.

En bref, de par la diversité et l'instabilité de ses milieux, le lac Tchad peut accueillir une flore et une faune très diversifiées mais soumises à des fluctuations importantes. La dynamique des peuplements qui en résulte s'exprime de façon spectaculaire au moment du passage de Tchad Normal en Petit Tchad.

Le sujet d'étude

L'étude de la dynamique des peuplements ichtyologiques de la région du lac Tchad revêt un intérêt régional évident. Elle présente en outre un intérêt ichtyologique général en tant qu'étude d'un système fluvio-lacustre tropical, des stratégies adaptatives des espèces dans ces milieux instables, des comportements migratoires et enfin des problèmes d'échantillonnage.

Au cours de la transformation lacustre, la dynamique des peuplements ichtyologiques apparaissait comme un fait écologique qu'il était exceptionnel de pouvoir suivre. Nous avons essayé de le décrire au mieux puis de l'expliquer par l'étude des caractéristiques biologiques qui nous paraissaient les plus susceptibles d'influencer cette évolution.

Les travaux ichtyologiques antérieurs, notamment ceux de Blache, Daget, Durand et Loubens, avaient souligné la complémentarité des trois milieux principaux du système (lac, fleuves, zone d'inondation) pour le cycle biologique de nombreuses espèces de poissons : les adultes remontent dans le réseau fluvial pour s'y reproduire et les jeunes descendent vers le lac où ils grandissent. Ces migrations sont d'ailleurs exploitées par les pêcheries traditionnelles : au Delta du Chari pour les reproducteurs anadromes et au sortir des plaines d'inondation - notamment dans l'El Beïd - pour les juvéniles catadromes.

Du fait de l'utilisation complémentaire de ces milieux dans le cycle biologique des poissons, une étude de la dynamique des peuplements devait être envisagée à l'échelle du système fluvio-lacustre. Les stations d'échantillonnage ont donc été réparties dans le lac et le réseau fluvial. Cela devait nous permettre de voir comment évoluerait le schéma d'exploitation ichtyologique de Tchad

Normal avec la transformation du milieu.

Echantillonnage et comportement des poissons

Notre échantillonnage a été plus intensif dans deux régions, l'une lacustre : l'Archipel Sud-Est, l'autre fluviale : l'exutoire de la plaine d'inondation nord-camerounaise. Nous avons adopté un échantillonnage adapté à chaque milieu (cf chap. 2), respectivement les filets maillants et la pêche traditionnelle au "boulou".

Les filets maillants :

Pour suivre l'évolution des peuplements de poissons sur l'ensemble du lac Tchad en voie d'assèchement, l'échantillonnage aux filets maillants s'est avéré le plus judicieux pour disposer d'une série de prélèvements comparables. La reproductibilité des conditions de pêche est en effet mieux assurée par des engins passifs qui introduisent des biais systématiques toujours identiques (le choix de stations fixes allait dans le même sens). Le filet maillant constituant notre engin de pêche principal, les caractéristiques de ce type de pêche furent approfondies. Une telle étude se justifiait également en dehors de nos préoccupations, d'une part du point de vue appliqué car cet engin est très largement utilisé dans toutes les pêcheries continentales, d'autre part d'un point de vue fondamental car le filet maillant peut fournir de nombreuses données sur l'éthologie des poissons (situation dans la masse d'eau, période d'activité).

Les expérimentations faites avec ces engins de pêche ont révélé des points essentiels tels que des différences interspécifiques de vulnérabilité qui pourraient expliquer certains schémas d'évolution des prises par unité d'effort au cours de l'exploitation des stocks. Ainsi, la raréfaction habituellement rapide des prédateurs s'accorde avec leur vulnérabilité nettement plus élevée que celle des autres espèces.

Nous avons pourtant négligé certaines des potentialités informatives des filets maillants. Les données recueillies auraient pu soutenir une analyse plus poussée si elles avaient été accompagnées d'une information précise concernant le micro-milieu et les conditions de pêche (profondeur, nature du fond, courant, végétation, météo, situation par rapport à la rive, à l'orientation du vent...). Nous aurions pu alors approfondir l'analyse des captures comme nous l'avons fait pour celles du "boulou" dans l'El Beïd (cf ci-dessous). Il n'en demeure pas moins que les expérimentations faites sur les filets maillants ont peu d'équivalent dans le monde (cf § 2.3).

Nos études sur les conditions d'échantillonnage avaient pour but de juger de la représentativité des modifications observées dans les

captures. Ayant apprécié expérimentalement les biais d'échantillonnage des filets maillants, faute de pouvoir les réduire, nous nous sommes efforcés de maintenir ces biais constants en respectant un protocole d'utilisation bien défini et en employant toujours des filets de mêmes caractéristiques (longueur, hauteur en pêche, fil, coefficient de montage...). Dans ces conditions, les modifications observées dans les captures peuvent être considérées comme représentatives de celles du peuplement étudié. Toutefois, dans le cas des pêches lacustres, ces modifications se sont avérées si drastiques qu'il eut été peu probable qu'elles fussent le résultat d'un biais d'échantillonnage et il a suffi d'un tableau de présence-absence pour mettre en évidence les caractéristiques générales de la transformation du peuplement lacustre. Cependant, les données quantitatives ont permis de préciser l'évolution d'espèces majeures toujours présentes.

La pêche au "boulou" :

Dans le cas des pêcheries de l'El Beïd, les caractéristiques de l'échantillonnage au boulou furent encore plus approfondies (cf chap. 7). Elles permirent d'assurer des séries de prélèvements comparables et, en outre, fournirent matière à l'étude des rythmes d'activité des poissons en relation avec les facteurs du milieu, sujet rarement abordé dans les conditions naturelles, notamment à l'échelle plurispécifique.

Dépendantes de l'activité des poissons, les captures au boulou réparties sur 24 h fournissent une bonne information sur les rythmes d'activité nycthéméraux. Les espèces se répartissent suivant quatre types principaux d'activité nycthémérale (diurne, nocturne, crépusculaire, crépusculaire et nocturne) qui expliquent la plus grande part de la variabilité des captures. L'extension de ce protocole d'échantillonnage à toute la saison de pêche a permis d'apprécier l'influence de l'hydrologie et des lunaisons qui se superposent au rythme nycthéméral dans le cadre du phénomène migratoire de dévalaison dans l'El Beïd.

Pour une saison d'échantillonnage, l'analyse factorielle des données brutes fait apparaître clairement d'une part l'opposition des prélèvements de jour et des prélèvements de nuit sur le premier axe et, d'autre part, l'opposition des prélèvements de crue et de décrue sur le second axe.

Les rythmes d'activité nycthéméraux sont bien connus des pêcheurs de l'El Beïd qui savent concentrer leurs efforts quotidiennement aux périodes les plus favorables à la capture des espèces qu'ils apprécient. Ces rythmes correspondent aux rythmes d'alimentation mis en évidence par Lauzanne (1977).

L'organisation saisonnière est une caractéristique constante des

dévalaisons de l'El Beid. Quelle que soit l'importance de la crue on observe le passage des grands migrateurs lors des hautes eaux (Alestes baremoze, A. dentex, Hyperopisus bebe, Labeo senegalensis). Ces espèces traversent la plaine inondée avec le flot de crue en empruntant le réseau de drains. Le deuxième ensemble d'espèces colonise les zones latérales moins profondes et ne quitte la plaine qu'au moment de la décrue ; ces espèces n'appartiennent pas au groupe des grands migrateurs et certaines se maintiennent en partie dans les mares résiduelles entre deux crues.

Certaines espèces présentent une réponse très nette au rythme lunaire. Ainsi les pics d'abondance de Pollimyrus isidori correspondent toujours avec le dernier quartier, ceux d'Alestes nurse avec la pleine lune. Cependant, beaucoup d'autres espèces ne présentent pas un schéma aussi net. L'influence lunaire est donc beaucoup moins structurante que ne le sont les phases de crue et le nyctémère.

Evolution du milieu et dynamique des peuplements

En milieu lacustre :

En Tchad Normal (cf chap. 3), on observe une zonation ichtyologique lacustre facilement interprétable par deux facteurs de répartition très synthétiques : l'aspect général des paysages lacustres et la distance au réseau fluvial. On constate une opposition entre archipel et eaux libres d'une part, cuvette nord et sud d'autre part. L'importance relative des zones littorales dans les archipels du lac Tchad est très probablement cause de la plus grande richesse spécifique de ces régions par rapport aux zones d'eaux libres. La cuvette nord, plus stable et plus profonde, constitue en Tchad Normal un véritable milieu lacustre, tandis que la cuvette sud, directement soumise à l'influence du fleuve, peut être considérée comme une extension fluviale. Un autre aspect majeur des peuplements ichtyologiques de Tchad Normal concerne les migrations de reproduction par lesquelles les stocks lacustres dépendent des milieux fluviaux, notamment les pélagiques zooplantophages.

La période de Tchad Normal est entrée dans sa phase finale au début de 1972, à partir du moment où la libre circulation des poissons fut compromise par l'abaissement du niveau d'eau. On assiste alors à une évolution en milieu clos qui ne dépend plus des échanges avec l'extérieur, mais seulement de phénomènes locaux - tels les mortalités en masse provoquées par les orages - qui se traduisent dans l'analyse qualitative (nombre d'espèces) et quantitative (structure du peuplement). La sélection qui s'effectue au sein des peuplements pendant la phase d'assèchement favorise le développement des espèces

"palustres" dotées des adaptations de régime alimentaire, de reproduction et de respiration qui leur permettent de survivre dans un milieu instable aux dépens des espèces "lacustres" aux préférences plus strictes et généralement migratrices. Au cours de la phase d'installation du nouveau faciès lacustre de Petit Tchad, on observe à la fois le maintien du peuplement palustre et la reconstitution des stocks lacustres.

La transformation des peuplements lacustres (cf chap. 4) a été particulièrement bien suivie dans l'Archipel Sud-Est où nous avons pu la rattacher aux caractéristiques hydrobiologiques qui ont été décisives pour leur dynamique : les variations de l'oxygène dissous et le développement de la végétation.

En Tchad Normal, l'Archipel Sud-Est est un milieu riche, aux variations saisonnières atténuées. Il est caractérisé par un zooplancton diversifié et abondant (300 mg/m³ en poids sec). Les eaux libres soumises à l'action du vent sont polymictiques. A 7 h du matin on observe un profil homogène de l'oxygène dissous avec 80 à 100% de saturation. La végétation est limitée aux berges des îles et aux fonds des bras.

Le peuplement de poissons de Tchad Normal comprend une trentaine d'espèces. Des espèces ubiquistes, notamment des ichtyophages (Hydrocynus forskalii, Lates niloticus, Eutropius niloticus ...); des espèces caractéristiques des zones d'Archipel : des Cichlidae (Oreochromis niloticus, Sarotherodon galilaeus), des Mormyridae (Hyperopisus bebe, Marcusenius cyprinoïdes, Petrocephalus bane) et des zooplanctophages de différentes familles (Alestes baremoze, A. dentex, Brachysynodontis batensoda et Hemisynodontis membranaceus). La forte proportion de migrants fluvio-lacustres, notamment zooplanctophages, implique qu'en Tchad Normal une part importante de l'ichtyomasse lacustre dépend du succès de la reproduction et de la survie des alevins dans le réseau fluvial.

Le faciès de Tchad Normal persiste jusqu'en 1971/72, ensuite c'est la période d'assèchement de 1973. L'Archipel Sud-Est est isolé ce qui empêche les migrations. Les hypoxies sont fréquentes, notamment en saison des pluies car la faible hauteur d'eau favorise la remise en suspension par le vent des composés réducteurs contenus dans les sédiments. Des mortalités massives affectent le peuplement de poissons prisonniers. Mi-1973, on constate la disparition d'une douzaine d'espèces, notamment Lates et Hydrocynus, grands prédateurs très sensibles au déficit en oxygène.

A partir de 1974, ce type de mortalité disparaît à cause du développement de la végétation qui limite l'action du vent. La zone de bordure, peu profonde, est bien oxygénée (rapport surface/volume élevé);

c'est là que se tiennent les très jeunes Tilapia. On observe par contre des conditions hypoxiques dans les macrophytes semi-immergés et les zones profondes. L'absence d'oxygène en profondeur résulte d'une stratification thermique saisonnière qui s'installe en saison sèche dans les zones d'eaux libres de l'Archipel de Petit Tchad. De ce fait l'hypolimnion demeure hypoxique. Cette stratification est détruite par la crue et l'hypoxie se généralise alors dans toute la masse d'eau. Le phénomène apparaît pour la première fois fin 1974, il se renouvellera ensuite à chaque crue, imposant aux poissons une alternance de conditions écologiques très différentes. Ces hypoxies de crue éliminent une nouvelle douzaine d'espèces. Il s'agit certainement de mortalité mais on peut aussi admettre qu'il y a eu émigration car l'Archipel est à nouveau rattaché au reste de la cuvette sud. Le peuplement se réduit à 4 ou 5 espèces permanentes en période de crue. Les autres espèces proviennent d'une immigration des Eaux Libres de la cuvette sud.

Parmi les espèces qui ont disparu on dénombre la plupart des migrateurs fluvio-lacustres de Tchad Normal. Parmi celles qui demeurent ou qui apparaissent dans le peuplement - en dehors des Alestes - la résistance à l'hypoxie était déjà connue ou nous l'avons démontrée expérimentalement (cf chap. 5). L'influence prédominante de l'hypoxie est confirmée par la seule présence d'espèces à respiration aérienne au moment des crues de 1974, 1975 et 1976 (Gymnarchus, Clarias, Polypterus senegalus et Brienomyrus niger).

L'analyse quantitative a permis de compléter les explications précédentes en précisant les variations d'abondance d'espèces majeures quasiment toujours présentes : Synodontis schall, Alestes nurse et A. baremoze. L'abondance des Alestes diminue considérablement en période d'hypoxie, ce qui est en accord avec leur sensibilité au déficit en oxygène.

En résumé, le peuplement se simplifie, il passe d'une trentaine d'espèces en Tchad Normal à une dizaine en Petit Tchad, et d'une dominance d'espèces pélagiques souvent migratrices à un peuplement d'espèces plutôt sédentaires qui ont une affinité pour l'habitat végétal et sont résistantes à l'hypoxie. Ainsi, l'ichtyofaune lacustre périclité à chaque récession lacustre et se trouve soumise à des pressions sélectives de type fluvial, c'est la raison de l'absence d'espèces endémiques au lac Tchad. Cependant, l'étendue et la diversité du réseau fluvial permet la sauvegarde d'un nombre d'espèces important qui garantit le repeuplement futur du lac.

Milieu fluvial :

Pour appréhender l'influence de la sécheresse sur le milieu fluvial, nous avons suivi les pêcheries de juvéniles de l'El Beïd. Cette

étude présentait un intérêt tout particulier après l'assèchement du lac en fournissant un indice du potentiel de renouvellement des stocks décimés par la sécheresse. Par ailleurs, l'étude à long terme du recrutement dans un milieu à variabilité interannuelle aussi importante permettait d'évaluer l'incidence des facteurs du milieu sur le recrutement.

Avec des scénarios très divers de l'hydrologie du Yaéré, la période d'étude fournit un ensemble de données qui a permis d'apprécier la variabilité interannuelle. La comparaison de cinq campagnes de pêche postérieures à l'assèchement du Yaéré et une antérieure permet de distinguer l'influence de celui-ci de celle de chaque crue sur les dévalaisons de juvéniles (cf § 7.3).

- Influence de la sécheresse :

La sécheresse exceptionnelle de 1972/73 limita l'inondation du Yaéré aux abords du Logone ; elle interdit ces deux années de suite l'accès de la plus grande partie de la plaine aux juvéniles et supprima leurs migrations de décrue par l'El Beïd vers le lac Tchad ; elle entraîna aussi l'assèchement et la destruction des stocks des mares résiduelles éloignées du fleuve.

En 1974, lorsque les crues reprennent, les Tilapia-Sarotherodon présentent un développement exceptionnel, très probablement du fait de l'absence de compétition, en particulier de la part des espèces sédentaires décimées par l'assèchement. Ce phénomène s'atténue les années suivantes avec la restauration des peuplements pérennes des mares résiduelles. L'abondance des Tilapia-Sarotherodon décroît alors que la diversité des peuplements de décrue redevient plus grande.

Pour mettre en évidence l'effet du changement de faciès lacustre sur le recrutement des juvéniles, nous avons comparé les peuplements pour deux crues de même importance, l'une située avant la sécheresse (1968/69), l'autre en période de Petit Tchad (1978/79). La richesse spécifique est pratiquement identique : en milieu fluvial la période de sécheresse ne provoque donc pas de disparition d'espèces comme on l'observe dans le lac. Par contre, les diversités sont très différentes. La plus faible diversité du peuplement en 1978/79 s'explique par une plus grande rareté des grands migrateurs qui dévalent au moment des hautes eaux dans l'El Beïd et une dominance très marquée des Tilapia-Sarotherodon parmi les espèces de décrue.

- Influence de la crue :

L'importance de la crue détermine la superficie et la durée de l'inondation du Yaéré. Plus la crue est importante, plus la surface inondée est grande et plus long est l'intervalle de temps entre

l'inondation et la vidange de la plaine. Il s'ensuit que les dévalaisons des espèces liées respectivement à ces deux phénomènes sont plus ou moins nettement séparées (cf § 7.2). Les années de faible crue les espèces qui colonisent les zones marginales du Yaéré n'ont pas la possibilité de s'éloigner des drains de la plaine et parviennent dans l'El Beid en même temps ou presque que les espèces de hautes eaux.

On note une bonne correspondance entre l'importance de la crue et la production annuelle en poids établie pour un même effort de pêche, à condition d'éliminer 1974 (cf § 7.3). Cette première année de reprise des inondations du Yaéré après la sécheresse présente un très fort développement des Tilapia-Sarotherodon. Lorsqu'on élimine ces espèces de la production totale, l'année 1974 peut être intégrée à la régression.

Dans le cadre d'une succession régulière des inondations annuelles, la relation production/crue paraît indépendante de la composition spécifique du peuplement et du faciès lacustre : la production de 1968 (période de Tchad Normal) s'intègre bien à la relation définie essentiellement par des années de Petit Tchad.

La production totale en poids dépend à la fois du nombre de poissons et du poids moyen de ceux-ci. On note effectivement une corrélation positive entre le poids moyen de certaines espèces et l'importance de la crue ainsi qu'entre cette dernière et la taille moyenne atteinte par les poissons en fin de première année. En revanche, il n'existe pas de relation entre le nombre de poissons d'une espèce et l'importance de la crue.

Une ichthyofaune adaptée à la variabilité du milieu

Le lac Tchad, premier lac plat africain par son étendue, est le seul à associer l'ensemble des caractéristiques environnementales liées à la faible profondeur d'eau (forte productivité, diversité des biotopes, zones inondables associées, instabilité à différentes échelles de temps) à une ichthyocénose riche et abondante (cf chap. 8).

Malgré la rapidité des changements spectaculaires du milieu entre 1972 et 1975, les peuplements s'adaptent à l'enchaînement des différents faciès lacustres et on assiste à une succession d'espèces dominantes. Cette succession est particulièrement évidente dans l'Archipel Sud-Est pour les espèces de petite taille qui réagissent rapidement aux modifications du milieu dont un aspect essentiel est la variation de la disponibilité de l'oxygène. Facteur sélectif provoquant des mortalités importantes, l'hypoxie simplifie le peuplement au bénéfice des espèces possédant des adaptations respiratoires. La crue joue un rôle majeur en réglant en Petit Tchad la périodicité de l'hypoxie mais aussi en favorisant l'immigration ou l'émigration des espèces.

D'une façon générale, l'hydrologie est déterminante en régissant les relations du peuplement de l'Archipel Sud-Est avec l'ensemble des stocks fluvio-lacustres qui trouvent dans cette région en particulier et dans le lac en général, une extension provisoire pour certaines populations à stratégie d'exploitation bien adaptée aux conditions écologiques du moment.

La dynamique du peuplement ichtyologique peut se ramener à une succession d'espèces qui exploitent le milieu lacustre selon deux stratégies que nous avons essayé de préciser d'après une étude de la reproduction.

On distingue aisément deux grands groupes d'espèces selon que la période de reproduction est saisonnière ou étalée (cf chap. 6). Le premier groupe utilise les conditions favorables qui se réalisent bon an mal an dans le même lieu et à la même période de l'année. Ces espèces souvent migratrices ont une fécondité élevée et ne prennent pas soin du frai. L'autre groupe est adapté aux irrégularités d'apparition et de durée des conditions favorables à la reproduction. Ces espèces prodiguent souvent des soins à leur progéniture.

Le premier type de stratégie basé sur une moyenne saisonnière des conditions favorables présente, en outre, en période de conditions favorables, des comportements ou des phénotypes lacustres particuliers, sympatriques des comportements ou des phénotypes habituels. On citera la reproduction lacustre sédentaire d'une sous-population d'Alestes baremoze, les formes naines apparues chez Alestes nurse et mises en évidence d'après la bimodalité de la taille des femelles en maturation. Cette diversification, ces polymorphismes appelés aussi "stratégies alternatives" paraissent favoriser l'exploitation des ressources lacustres du moment. La fréquence de ce polymorphisme dans le Bassin Tchadien (Hydrocynus forskalii, Eutropius niloticus ...) s'accorde avec la variabilité interannuelle de ses potentialités. L'eclectisme alimentaire qui caractérise également la plupart des espèces tchadiennes peut s'interpréter de la même façon. On retrouve dans ces stratégies une adaptation aux deux caractéristiques de la zone soudano-sahélienne : une saisonnalité marquée et une variabilité interannuelle des milieux (cf chap. 9).

Le second type de stratégie est basé sur une exploitation opportuniste des ressources ; il se caractérise par une mobilité généralement réduite et un ensemble de caractéristiques comportementales et physiologiques conférant aux espèces une grande tolérance vis-à-vis du milieu, tout particulièrement au niveau des ressources en oxygène. Par opposition à la stratégie précédente, la fécondité est habituellement plus faible mais les pontes le plus souvent multiples ou fractionnées sont associées à des comportements

territoriaux et de protection du frai vis-à-vis de l'environnement et de la prédation. Ce type de stratégie fait donc appel à des processus adaptatifs d'une plus grande complexité ; il est également moins sujet à des variations phénotypiques.

Face à une dégradation environnementale de nature imprévisible, seules les populations partageant la seconde stratégie sont susceptibles de se maintenir de façon durable. Les autres sont contraintes soit à changer de milieu, soit à disparaître temporairement des milieux lacustres bien qu'elles présentent une variabilité phénotypique plus grande.

L'étude de la sécheresse et de ses conséquences sur les peuplements lacustres fait apparaître une caractéristique majeure de cette ichthyofaune tchadienne : la cohabitation constante de deux ensembles d'espèces, l'un plus particulièrement adapté aux basses eaux, l'autre aux hautes eaux et le remplacement très rapide de la dominance d'un ensemble par l'autre en fonction des caractéristiques du milieu lacustre.

Du point de vue évolutif, l'environnement tchadien agit sur les espèces principalement par son instabilité.

Alors qu'en phase de Tchad Normal l'abondance des ressources lacustres autorise une diversification des comportements et des régimes, les périodes de récession imposent nécessairement une sélection sévère orientée vers l'exploitation optimale des ressources fluviales. L'instabilité lacustre conduit donc, par différentes voies complémentaires (extinction des variants phénotypiques, brassage accru du pool génique, sélection accrue), à l'entretien et au renforcement d'une adaptation, non pas au biotope lacustre, mais aux biotopes fluviaux. Cette sélection des adaptations fluviales explique l'opportunisme alimentaire des espèces (les spécialistes lacustres sont régulièrement contre sélectionnés) et, plus généralement, l'absence de spéciation.

De même qu'au niveau spécifique l'instabilité lacustre interdit la divergence génétique et la spéciation, au niveau cénotique elle inhibe la coévolution lacustre et, au cas où celle-ci se produirait en période d'extension, elle la contre sélectionne lors des récessions. Contrairement aux théories écologiques, en phase d'extension lacustre, la convergence des espèces sur certaines ressources ne crée pas pour autant des guildes, dans ce sens qu'il n'y a pas de compétition pour le partage ; la pression de sélection s'exerce lors des périodes de récession et conduit à un renforcement des adaptations et un ajustement des niches fluviales (cf chap. 10).

Perspectives de recherche et liaison avec l'aménagement

Nous avons donc pu constater que les espèces disposent de solutions adaptatives pour la survie des individus ou pour l'expansion de leurs stocks suivant le devenir de leurs habitats respectifs. La juxtaposition de deux catégories d'espèces de stratégies différentes permet une dynamique des peuplements sans hiatus et une continuité dans l'exploitation des potentialités du milieu lacustre, ce que traduit l'absence d'effondrement de la production halieutique au cours du passage de Tchad Normal en Petit Tchad. Aucune espèce de la faune ichtyologique tchadienne n'étant lacustre, la reconstitution des stocks est toujours possible à partir des peuplements fluviatiles.

Bien que les migrations fluvio-lacustres se perpétuent, la sécheresse a réduit considérablement les échanges entre le lac et le réseau fluvial. Les productions de ces milieux sont devenues temporairement plus indépendantes avec l'effondrement des stocks des espèces migratrices dont la stratégie repose sur l'optimisation d'une exploitation conjuguée des trois milieux : lac, fleuves, zones inondées. Ce schéma d'exploitation du milieu, découvert et mis en exergue par les premiers travaux ichtyologiques en période de Tchad Normal, ne constitue donc qu'une des potentialités de la production naturelle du système tchadien, particulièrement bien adaptée à la période de hautes eaux.

Si le lac n'existait pas, on rencontrerait au Tchad une situation décrite aussi bien dans les systèmes fluviaux africains que sud-américains (Lowe-McConnell, 1975) où les hautes eaux constituent le moment principal de l'alimentation et du grossissement de la majorité des espèces. La présence du lac Tchad modifie radicalement ce processus en fournissant espace et ressources trophiques en abondance pendant l'étiage des fleuves. Il permet donc d'éviter une perte importante d'ichtyomasse dont le mode de renouvellement reste cependant soumis aux contraintes fluviales.

Nous avons constaté que le caractère migrateur ou sédentaire des adultes présentait une certaine souplesse chez une même espèce. Cette adaptabilité doit permettre aux poissons de s'accommoder de certaines modifications environnementales, mais les migrations demeurent un élément essentiel de la stratégie d'exploitation du milieu (alimentation, reproduction) pour de nombreuses espèces de poissons de la zone soudano-sahélienne. La prise en considération des impératifs des migrations ichtyologiques devrait donc devenir un préalable dans les opérations d'aménagement car ces déplacements optimisent la productivité de ces milieux hétérogènes dans l'espace et dans le temps.

Conscients de l'importance des migrations, et donc de l'intérêt

de ce thème de recherche, nous ne nous sommes cependant pas investis dans cette voie. D'une part parce qu'il est préférable d'aborder ce problème complexe au cours d'une période où ces phénomènes se déroulent sans perturbations - ce qui n'était pas le cas pendant l'assèchement du lac - et, d'autre part, parce que cela nécessite un plan d'échantillonnage particulier que nous n'avions ni les moyens ni le temps de mettre en oeuvre. Toutefois, dans l'avenir, on peut penser qu'un service de statistiques des pêches puisse fournir ces données.

Les observations biologiques que nous avons pratiquées peuvent paraître assez sommaires, mais une telle approche était la seule possible pour s'appliquer à la majorité des espèces. Notre stratégie fut d'analyser tout un ensemble pour en extraire les principales tendances. En ce qui concerne la reproduction, nous disposions aussi d'une masse de données dont l'utilisation ne pouvait se concevoir autrement car, hormis une ou deux espèces qui avaient fait l'objet d'une étude particulière (Alestes baremoze par exemple) on ne pouvait entreprendre une étude biologique fine à partir de chacune d'elles. Il s'ensuit que les stratégies adaptatives sont décrites assez succinctement et non pas illustrées par des données quantitatives précises, notamment sur la fécondité, la taille des oeufs, le R.G.S. ... Nous avons dû également proposer des hypothèses. On rappellera ici nos questions concernant la part des processus génétiques ou de la plasticité phénotypique responsable des différents comportements migratoires de reproduction chez Alestes baremoze ou encore le nanisme chez Alestes nurse.

L'approfondissement de ces questions nécessite une expérimentation et la collaboration de spécialistes, choses qui n'étaient pas possibles à l'époque de la phase de terrain. Nous envisageons de poursuivre maintenant ce genre de travail multidisciplinaire au sein des programmes dans lesquels nous sommes engagés au Mali.

Nous avons entrepris dans le bassin du Niger l'étude du nanisme de Chrysichthys auratus, nanisme sympatrique comparable à celui d'Alestes nurse dans le lac Tchad. L'étude du polymorphisme enzymatique devrait fournir des éléments pour éclaircir la nature du phénomène. Des élevages permettront de préciser le potentiel reproducteur des individus nains (fertilité des oeufs) par rapport à ceux qui se reproduisent à une taille plus grande. Une autre question à élucider concerne les relations entre la croissance et la maturité sexuelle. La réponse implique de déterminer l'âge des poissons avec une bonne précision, ce qui est actuellement envisageable d'après l'observation des accroissements journaliers des otolithes. Cette information permet, par ailleurs, d'étudier les variations de mortalité des alevins en fonction de leur date de naissance et de préciser ainsi l'influence des facteurs du milieu sur le recrutement.

Dans le cadre d'un approfondissement du déterminisme du recrutement qui constitue finalement le thème autour duquel gravitent tous ces projets, on remarque le peu de connaissances acquises sur les caractéristiques environnementales des frayères de la plupart des espèces. Cet environnement est pourtant un élément essentiel de la réussite du recrutement, et il est primordial de savoir quelles zones particulières et quelle superficie sont nécessaires (réserves naturelles) pour assurer de bonnes conditions de reproduction. Dans ce but, nous envisageons une étude des frayères des Mormyridae car les mâles de certaines espèces émettent des signaux électriques particuliers pendant la période de reproduction. La détection de ces signaux devrait faciliter la localisation des frayères pour en définir la géographie et les caractéristiques environnementales.

Ayant apprécié le potentiel d'adaptation de l'ichtyofaune tchadienne aux variations du milieu, on peut penser qu'elle constitue un ensemble assez robuste pour autoriser une large marge de manoeuvre dans les opérations d'aménagements susceptibles de transformer le milieu (cf chap. 11). La question qui se pose est de savoir dans quelle mesure la régulation artificielle qui serait introduite ne serait pas néfaste, à la longue, à une ichtyofaune adaptée à un milieu instable.

Nous avons dû arrêter nos observations au moment où le système de Petit Tchad se stabilisait et où l'aménagement des Yaérés semblait prendre de l'extension avec les projets du Nord-Cameroun. C'est donc avec des incertitudes que nous avons imaginé un scénario d'exploitation du système. Pour confirmer ou infirmer nos hypothèses il y aurait nécessité de reprendre l'échantillonnage de l'El Beid, les statistiques de production de l'ensemble lacustre pour contrôler s'il y a maintien ou non de la production à 100000 tonnes et quel a été le devenir de la pêcherie du lac de Maga. Enfin, dans les différents scénarios que nous avons imaginés, nous n'avons pas tenu compte de la valeur économique du poisson qui n'est pas forcément proportionnelle à la quantité produite puisqu'intervient le goût du consommateur. Toute mise en valeur doit en effet s'appuyer sur une étude socio-économique qui permet d'apprécier son opportunité et donc ses chances de réussite ou d'échec par une intégration plus ou moins bonne dans le milieu humain.

Dans tous les milieux fluviaux de la région sahéenne et leurs extensions temporaires (zones inondées) ou semi-permanentes (lacs), la pêche constitue un secteur d'activité de première importance tant pour la quantité de protéines animales produites que par le nombre de personnes qui, directement ou indirectement, vivent de cette ressource. Les études nécessaires à la gestion des pêcheries ne peuvent donc se résumer à la seule étude des stocks de poissons. La pêche est une

activité humaine et nécessite pour être appréhendée utilement, non seulement des études de biologie et d'écologie, mais également des études en sciences sociales (anthropologie, démographie, économie...).

C'est dans cette optique que nous travaillons actuellement à une meilleure connaissance de la pêche dans le Delta Central du Niger. Le programme de travail, mené dès sa conception de façon pluridisciplinaire, a pour objectif de comprendre les mécanismes majeurs de ce qu'il convient d'appeler "un système pêche" : mécanismes sociologiques, mécanismes économiques, mais aussi diversité des techniques de pêche, abondance et dynamique des stocks, rôle des facteurs environnementaux sur l'abondance de la ressource, ... On espère ainsi aboutir à une compréhension suffisante du secteur pêche pour éviter aux gestionnaires et aux aménagistes du développement des surprises dont l'usage halieutique imprévu du lac de Maga est une bonne illustration (cf § 11.7).

Pour terminer, il convient de replacer nos recherches dans le cadre d'une amélioration de la connaissance des milieux aquatiques tropicaux en vue d'une meilleure exploitation halieutique et, au-delà, d'un aménagement régional intégrant la pêche. Nos perspectives actuelles consistent d'une part à mieux cerner le type d'adaptation des espèces sahélo-soudaniennes à leur milieu par l'étude plus fine de leurs caractéristiques biologiques - tout particulièrement les modalités de la reproduction - et, d'autre part, à mieux répondre aux besoins du développement en abordant la pêche par une approche multi-disciplinaire prenant en compte aussi bien la ressource que ceux qui en vivent.

Ces perspectives se situent donc dans la continuité de la réflexion menée sur la dynamique des peuplements ichthyologiques de la région du lac Tchad.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDEL-MAGID (A.M.), 1971.** - The ability of Clarias lazera to survive without air-breathing. J. Zool. Lond., **163** : 63-72.
- ABDEL-MAGID (A.M.) & BABIKER (M.M), 1975.** - Oxygen consumption and respiratory behaviour of three Nile fishes. Hydrobiologia, **46** (4) : 359-367.
- ALBARET (J.-J.), 1979.** - Revue des recherches entreprises sur la fécondité des poissons d'eau douce africains. In Réunion de travail sur la limnologie africaine, Nairobi, 16-23 décembre 1979, ORSTOM, Paris : 1-67.
- ALBARET (J.-J.), 1982.** - Reproduction et fécondité des poissons d'eau douce de Côte d'Ivoire. Rev. Hydrobiol. trop., **15** (4) : 347-371.
- ANDREWARTHA (H.G.) & BIRCH (L.C.), 1954.** - The distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- ANG-LEK (S.), 1979.** - Biologie des petits Mormyridae du Bassin Tchadien. Thèse doct. 3e cycle, Univ. P. Sabatier. Toulouse, 117 p.
- ANTIPA (G.), 1910.** - Regiunea inundabila a Dunarii. Starea ei actuala si mijloacele de a o pune in valoare. Bucarest, Rumania, 318 p.
- ARDITI (C.), BARIS (P.) & BARNAUD (M.), 1983.** - Evaluation socio-économique du projet SEMRY au Cameroun. In Evaluations, République Française, Ministère des Relations extérieures, Coopération & Développement : 1-122.
- AUBENTON (F. d'), 1956.** - Sur le rôle de la vessie aérienne d'Heterotis niloticus Ehrenberg (Téléostéen). Comptes-rendus des séances de l'Académie des Sciences, **242** : 2780-2781.
- AUBENTON (F. d'), 1965.** - Compte-rendu sommaire d'une mission ichthyologique au Cambodge (juin 1960-juillet 1964). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2e sér., **37** (1) : 128-138.
- AUBREVILLE (A. d'), 1950.** - Flore forestière soudano-guinéenne, AOF, Cameroun, AEF. Soc. Ed. Geogr. Mar. Colon., Paris, 523 p.
- AYALA (F.J.), 1982.** - Biologie moléculaire et évolution. Collection de Biologie évolutive n 7, Masson, Paris.

- BABIKER (M.M.), 1979.** - Respiratory behaviour, oxygen consumption and relative dependance on aerial respiration in one african lungfish (Protopterus annectens) and an air-breathing teleost (Clarias lazera). Hydrobiologia, **65** (2) : 177-187.
- BABIKER (M.M.), 1984.** - Developpment of dependance on aerial respiration in Polypterus senegalus. Hydrobiologia, **110** : 351-363.
- BADAWI (H.K.) & SAID (M.M.), 1971.** - A comparative study of the blood of four Tilapia species. Mar. Biol., **8** : 202-204.
- BALON (E.K.), 1975.** - Reproductive Guilds of Fishes : A Proposal and Definition. J. Fish. Res. Bd. Canada, **32** (6) : 821-864.
- BARANOV (F.I.), 1914.** - The capture of fish by gillnets. Mater. Poznania Russ. Rybolov., **3** (6) : 56-99.
- BARBAULT (R.), 1981.** - Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits. Masson, Paris, 200 p.
- BARBAULT (R.) & BLANDIN (P.) 1980.** - La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives. Actes Colloque d'écologie théorique. BARBAULT, BLANDIN, MEYER eds. Maloine, Paris :300 p.
- BARBOUR (C.D.) & BROWN (J.H.), 1974.** - Fish species diversity in lakes. Amer. Nat., **108** : 473-489.
- BASU (S.P.), 1959.** - Active respiration of fish in relation to ambient concentration of O₂ and CO₂. J. Fish. Res. Bd. Can., **16** (2) : 175-212.
- BEADLE (L.C.), 1932.** - Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes 1930-31. 4. The waters of some East African Lakes in relation to their fauna and flora. J. Linn. Soc. (Zool.), **38** : 157-211.
- BEADLE (L.C.), 1974.** - cf BEADLE (L.C.), 1981.
- BEADLE (L.C.), 1981.** - The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology. Second edition. Longman, London and New York, 475 p.
- BEAMISH (F.W.H.), 1964.** - Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption of fishes. Can. J. Zool., **42** : 189-194.
- BEAMISH (F.W.H.) & MOOKHERJII (P.S.), 1964.** - Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption.
 I. Influence of weight and temperature on respiration of Goldfish, Carassius auratus L. Can. J. Zool., **42** : 161-175.
 III. Influence of oxygen. Can. J. Zool., **42** (3) : 355-366.
 IV. Influence of carbon dioxide and oxygen. Can. J. Zool., **42** (5) : 847-856.

- BEITINGER (T.L.) & PETTIT (M.J.), 1984.** - Comparaison of low oxygen avoidance in a bimodal breather, Erpetoichthys calabaricus and an obligate water breather Percina caprodes. Env. Biol. Fish., **11** (3) : 235-240.
- BELYY (N.D.), 1972.** - Downstream migration of the Pike-Perch, Lucioperca lucioperca L. and its food in the early development stages in the lower reaches of the Dniepr. J. of Ichtyol., **12** (3) : 465-472.
- BENECH (V.), 1974.** - Données sur la croissance de Citharinus citharus (Poissons, Characiformes) dans le Bassin Tchadien. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **8** (1) : 23-33.
- BENECH (V.), 1975a.** - Effets de la sécheresse sur les peuplements de poissons dans le lac Tchad et le Delta du Chari. Centre ORSTOM, N'Djaména, 14 p.
- BENECH (V.), 1975b.** - Croissance, mortalité et production de Brachysynodontis batensoda (Pisces, Mochocidae) dans l'Archipel Sud-est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **9** (2) : 91-103.
- BENECH (V.), 1977.** - Recherches de solutions pour l'échantillonnage quantitatif en milieu tropical. Symposium sur la pêche dans les cours d'eau et les plaines d'inondation. 3e session. CIFA/77, FAO, **29** : 1-14.
- BENECH (V.), DURAND (J.R.), QUENSIERE (J.), 1983.** - Fish communities of lake Chad and associated rivers and floodplains. In Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, CARMOUZE, J.P. et al., eds. Junk, The Hague.
- BENECH (V.), FRANC (J.), MATELET (P.), 1978.** - Utilisation du chalut électrifié pour l'échantillonnage des poissons en milieu tropical (Tchad). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **12** (3/4) : 197-224.
- BENECH (V.), LEK (S.), 1981.** - Résistance à l'hypoxie et observations écologiques pour seize espèces de poissons du Tchad. Rev. Hydrobiol. Trop., **14** (2) : 153-168.
- BENECH (V.), LEMOALLE (J.), QUENSIERE (J.), 1976.** - Mortalité de poissons et conditions de milieu dans le lac Tchad au cours d'une période de sécheresse. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **10** (2) : 119-130.
- BENECH (V.) & QUENSIERE (J.), 1982.** - Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. 1. Méthodologie d'échantillonnage et résultats généraux. Rev. Hydrobiol. Trop., **15** (3) : 253-270.
- BENECH (V.) & QUENSIERE (J.), 1983a.** - Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. II. Comportement et rythme d'activité des principales espèces. Rev. Hydrobiol. trop., **16** (1) : 79-101.

- BENECH (V.) & QUENSIERE (J.), 1983b.** - Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. III -Variations annuelles en fonction de l'hydrologie. Rev. Hydrobiol. Trop., **16** (2) : 287-316.
- BENECH (V.) & QUENSIERE (J.), 1985.** - Stratégies de reproduction des poissons du Tchad en période de "Tchad Normal" (1966-1971). Rev. Hydrobiol. Trop., **18** (3) : 227-244.
- BENECH (V.), QUENSIERE (J.), VIDY (G.), 1982.** - Hydrologie et physico-chimie des eaux de la plaine d'inondation du Nord-Cameroun. Cah. ORSTOM, sér. Hydrol., **19** (1) : 15-35.
- BENZECRI (J.P.), 1973.** - L'analyse des données. II. Analyse des correspondances. Dunod, Paris, 619 p.
- BERTALANFFY (L. von), 1973.** - Théorie générale des systèmes. Dunod, Paris.
- BERTIN (L.), 1958.** -Organes de la respiration aérienne. In : Traité de Zoologie, GRASSE (P.P.), Masson, Paris, tome 13 : 1363-1398.
- BEUKEMA (J.J.) & DEVOS (G.J.), 1974.** - Experimental tests of a basic assumption of the capture-recapture method in pond populations of carp Cyprinus carpio L.. J. Fish Biol., **6** : 317-329.
- BICAL (C.), 1979.** - Contribution à l'étude de l'activité respiratoire du bar juvénile, Dicentrachus labrax (L.) : influence de la température, de la salinité et de la teneur en oxygène du milieu. Thèse doct. 3e cycle. Univ. Paris VI, 112 p.
- BINI (G.), 1940.** - Recherche chimiche nelle acque del Lago Tana. Missione di studio al Lago Tana, **3** (2) : 7-52.
- BIRCH (L.C.), 1970.** - The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. InProc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. : 109-128.
- BISHAI (H.M.) & ABU GIDEIRI (Y.B.), 1965.** - Studies on the biology of the genus Synodontis at Khartoum. I - Age and growth. Hydrobiologia, **26** (1-2) 85-97.
- BLACHE (J.), 1962.** - cf **BLACHE (J.) & MITON (F.), 1962.**
- BLACHE (J.), 1964.** - Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo Kebbi. Etude systématique et biologique. ORSTOM, Paris, 483 p.
- BLACHE (J.) & GOOSENS (J.), 1954.** - Monographie piscicole d'une zone de pêche au Cambodge. Cybiu, **8** : 1-49.
- BLACHE (J.) & MITON (F.), 1960.** - Poissons nouveaux du Bassin du Tchad et du Bassin adjacent du Mayo-Kebbi. I. Characoidei. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, (2), **32**(1) : 100-107.

- BLACHE (J.) & MITON (F.), 1962.** - Première contribution à la connaissance de la pêche dans le bassin hydrographique Logone-Chari-Lac Tchad. ORSTOM, Paris, 143 p.
- BLANDIN (P.), 1972.** - Les problèmes conceptuels et méthodologiques en Ecologie biocénotique. Rev. des Questions scientifiques, **146** (3) : 353-373.
- BLANDIN (P.), 1975.** - Les problèmes conceptuels et méthodologiques en Ecologie biocénotique. Revue des Questions Scientifiques, **146** (3) : 353-373.
- BLANDIN (P.), BARBAULT (R.), LECORDIER (C.), 1976.** - Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. Bull. Ecol., **7** : 391-410.
- BLAXTER (J.H.S.) & HOLLIDAY (F.G.T.), 1963.** - The behaviour and physiology of Herring and other Clupeids. In Advances in Marine Biology. Vol. 1, Russel F.S. ed., Academic Press, London : 261-293.
- BLONDEL (J.), 1979.** - Biogéographie et Ecologie, Masson, Paris.
- BOESCH (), 1974.** - p. 10-37
- BONETTO (A.A.) et al., 1969.** - Limnological investigations on biotic communities in the Middle Parana River Valley. Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol., **17**, 1035-50. 45, 46, 49, 52, 55, 57, 58, 72, 76, 131.
- BOUCHARDEAU (A.) & LEFEVRE (R.), 1957.** - Monographie du lac Tchad. ORSTOM, Paris, 112 p.
- BOULENGER (G.A.), 1905.** - A serie of fishes from lake Chad and the Shari River. Proc. Zool. Soc. London, **1** : 151.
- BOULENGER (G.A.), 1918.** - On some fishes from Shari River, with description of two new species. Ann. Mag. Nat. Hist. London, **2** (9) : 426.
- BOURN (D.M.), 1973.** - The feeding of three commercially important fish species in lake Chilwa, Malawi. Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish., **3** : 135-145.
- BRETT (J.R.), 1962.** - Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish particularly salmon. J. Fish. Res. Bd. Can., **19** : 1025-1038.
- BRETT (J.R.), 1965.** - The relation of size to rate oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (Onchorhynchus nerka). J. Fish. Res. Bd. Can., **22** (6) : 1491-1501.
- BROMAGE (N.R.) et al., 1984.** - The effects of constant photoperiod on the timing of spawning in the rainbow trout. Aquaculture, **43** : 225-233

- BRUNELLI (G.), 1940.** - Le mutazione del genere Barbus del Lago Tana, 3 : 209-12.
- BRUNGS (W.A.), 1971.** - Chronic effects of low dissolved oxygen concentrations on the fathead minnow (Pimephales promelas). J. Fish. Res. Bd. Canada, 28 : 1119-1123.
- BUSS (L.W.) & JACKSON (J.B.C.), 1979.** - Competition networks : non transmissive competition relationship in cryptic coral reef environment. Amer. Nat., 113 : 223-234.
- BUTZER (R.W.), 1971.** - Recent History of an Ethiopian Delta. Univ. Chicago, Dept. of Geography, Res. Paper n 136, 184 p.
- BYE (V.J.), 1984.** - The role of environmental factors in the timing of reproduction cycles. In Fish Reproduction : Strategies and Tactics, Pott G.W. & Wotton R.J., eds, Academic Press, London : 187-205.
- CARLANDER (K.D.), 1953.** - Use of gillnets in studying fish populations Clear Lake, Iowa. Proc. Iowa Acad. Sci., 60 : 621-5.
- CARMOUZE (J.P.), 1976.** - La régulation hydrogéochimique du lac Tchad. Travaux et Documents de l'ORSTOM 58. Paris, 418 p.
- CARMOUZE (J.P.), DEJOUX (J.R.), DURAND (C.), GRAS (R.), ILTIS (A.), LAUZANNE (L.), LEMOALLE (J.), 1972.** - Grandes zones écologiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 6 (2) : 103-169.
- CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.), LEVEQUE (C.) Eds, 1983.** - Lake Chad. Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. Monographiae Biologicae 53. Dr. W. Junk Publishers, 575 p.
- CARMOUZE (J.P.) , LEMOALLE (J.), 1983.** - The lacustrine environment. In Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, Carmouze, Durand, Leveque, Junk Publishers, The Hague : 27-63.
- CHALINE(), 1985.** - Une nouvelle conception de la formation des espèces et ses conséquences dans l'interprétation de l'évolution. Le Courrier du CNRS, 59 : 23-24.
- CHOURET (A.), 1977.** - La persistance des effets de la sécheresse sur le lac Tchad. Rapp. ORSTOM, multigr., N'Djaména, 10p.
- CHOURET (A.) & DURAND (J.R.), 1972.** - Note sur la crue exceptionnellement faible du Chari à Fort-Lamy en 1972 et ses incidences sur le niveau du lac Tchad. ORSTOM N'Djaména, multigr., 33 p.
- CHOURET (A.) & LEMOALLE (J.), 1974.** - Evolution hydrologique du lac Tchad durant la sécheresse (1972-1974). ORSTOM N'Djaména, multigr., 12 p.
- CLIFFORD (H.F.), 1972.** - Downstream movements of the White sucker,

- Castostomus commersoni fry in a brownwater stream of Alberta. J. Fish. Res. Bd of Canada, **29** (7) : 1091-1093.
- COBLE (D.W.), FARABEE (G.B.), ANDERSON (R.O.), 1985. - Comparative learning ability of selected fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **42** : 791-796.
- COE (M.J.), 1966. - The biology of Tilapia grahami in Lake Magadi, Kenya. Acta tropica, **23** : 146-177.
- COLLINS (), 1979. - fig. 2-3
- COMBS (B.D.), BURROWS (R.E.) & BIGEJ (R.G.), 1959. - The effect of controlled light on the maturation of adult blueback salmon. Progve. Fish. Cult., **21** : 63-69.
- COMPERE (P.) & ILTIS (A.), 1983. - The phytoplankton. In : Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. CARMOUZE, J.P., DURAND, J.R. & LEVEQUE, C. eds, Dr Junk Publishers, The Hague : 145-197.
- CONNELL (J.H.), 1978. - Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, **199** : 1302-1310.
- COUTY (P.) & DURAN (P.), 1968. - Le commerce du poisson au Tchad. Mém. ORSTOM, **23** : 252 p.
- CURY (P.), 1983. - Etude des courbes de sélectivité des filets mail-lants dormants pour quelques espèces capturées dans l'archipel Sud-Est du lac Tchad. DEA Biomathématiques, Univ. Paris 7, 91 p.
- DAGET (J.), 1952. - Biologie et croissance des espèces du genre Alestes. Bull. IFAN, **14** (1) : 191-225.
- DAGET (J.), 1954. - Les poissons du Niger supérieur. Mém. IFAN, **36**, 391 p.
- DAGET (J.), 1957. - Données récentes sur la biologie des poissons dans le delta central du Niger. Hydrobiologia, **9** : 321-47.
- DAGET (J.), 1959. - Note sur les Distichodus (Poissons Characiformes) de l'ouest africain. Bull. IFAN, sér. A, **21** (4) : 1275-1303.
- DAGET (J.), 1959. - Note sur les poissons du Borkou-Ennedi-Tibesti. Trav. Inst. Rech. Saharienne Univ. Alger, **18** : 173-181.
- DAGET (J.), 1967. - Introduction à l'étude hydrobiologique du lac Tchad. C.R. Soc. Biogéogr., **380** : 6-10.
- DAGET (J.), 1968. - Contribution à l'étude des eaux douces de l'Ennedi. IV - Poissons (avec une note annexe de Th. Monod). Bull. IFAN, (A) **30** (4) : 1582-1589.
- DAGET (J.), 1976. - Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.

- DAGET (J.) & ILLIS (A.), 1965.** - Poissons de Côte d'Ivoire (Eaux douces et saumâtres). Mémoire IFAN, 74, 385 p.
- DAGET (J.) & DESOUTTER (M.), 1983.** - Essai de classification cladistique des Polyptéridés (Pisces, Brachiopterygii). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., section A, 5 (2) : 661-674.
- DAMAS (H.), 1954.** - Etude limnologique de quelques lacs rwandais. I - Le cadre géographique. II - Etude thermique et chimique. III - Le plancton. Mém. Acad. roy. Sci. Colon. Belge, Sect. Sci. nat. et méd., 24 (2) : 1-116 ; N.S. 1 (3) : 1-66.
- DANSOKO (F.D.), BREMAN (H.) & DAGET (J.), 1976.** - Influence de la sécheresse sur les populations d'Hydrocymus dans le delta central du Niger. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 10 (2) : 71-6.
- DARLINGTON (P.G.), 1957.** - Zoogeography ; the Geographical Distribution of Animals. Wiley, New-York and London.
- DARNELL (R.M.), 1970.** - Evolution and the ecosystem. Amer. Zool., 10 (1) : 9-15.
- DAVIS (J.C.), 1975.** - Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species : a review. J. Fish. Res. Bd. Can, 32 : 2295-2332.
- DEELDER (C.R.), 1954.** - in **DEELDER (C.R.), 1970.**
- DEELDER (C.R.), 1970.** - Synopsis of biological data on the eel Anquilla anguilla (Linnaeus) 1758. F.A.O. Fisheries synopsis, 80.
- DEJOUX (C.), 1976.** - Synécologie des Chironomides du lac Tchad (Diptères, Nématocères). Trav. Doc. ORSTOM n°56, 161 p.
- DEJOUX (C.), 1983.** - The fauna associated with the aquatic vegetation. In : Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, **CARMOUZE (J.P.) et al., eds.** Junk, The Hague : 273-292.
- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.), 1969.** - Evolution quantitative et qualitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. 3 : 3-58.
- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.), 1971.** - Nature des fonds et répartition des organismes benthiques dans la région de Bol (Archipel est du lac Tchad). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 5 (3) : 213-223.
- DELCO (E.A.), BEYERS (R.J.), 1963.** - Reduced metabolic rate of two cyprinid fishes. Copeia, : 176-178.
- DEN BOER (P.J.), 1968.** - Spreading of risk and stabilisation of animal numbers. Acta Bioth., 18 : 165-194.

- DEN BOER (P.J.), 1970.** - Stabilisation of animal numbers and the heterogeneity of environment : the problem of the persistence of sparse populations. In Proc. Adv. Study Inst. Dynamic Numbers Popul. : 77-97.
- DICKSON (K.A.) & GRAHAM (J.B.), 1986.** - Adaptation to hypoxic environments in the erythrinid fish Hoplias microlepis. Environ. Biol. Fish., **15** (4) : 301-308.
- DESSIER (A.), 1979.** - Ecologie dynamique des peuplements zooplanctoniques et plus particulièrement des Copépodes du sud du Golfe de Guinée (côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse Univ. Paris 6, 274 p.
- DOBZHANSKY (T.), 1977.** - Génétique des processus évolutifs. Flammarion, Paris.
- DODSON (S.I.), EDWARDS (C.), WIMAN (F.) & NORMADIN (J.C.), 1976.** - Zooplankton : specific distribution and food abundance. Limnol. Oceanogr. **21** : 309-313.
- DOLININ (V.A.), 1974.** - Environmental dependence of the main parameters of the respiratory function in fishes differing in their activity and oxygen requirement. J. Ichtyol., **14** (1) : 122-132.
- DOUDOROFF (P.), SHUMWAY (D.L.), 1970.** - Dissolved oxygen requirements of freshwater fish. FAO, Fisheries Tech. Paper, 86., 291 p.
- D'SUZE (G.), à paraître.** - Physiological adaptations to hypoxia conditions of Oreochromis niloticus L.
- DUDLEY (R.G.), 1972.** - Biology of Tilapia of Kafue floodplain, Zambia : predicted effects of Kafue Gorge Dam. Ph. D. Dissertation. Univ. of Idaho, Moscow, USA, 50 p.
- DUDLEY (R.G.), 1974.** - Growth of Tilapia of the Kafue floodplain Zambia : predicted effects of the Kafue Gorge Dam. Trans. Am. Fish. Soc., **103** (2) : 281-91.
- DUMONT (H.J.), 1982.** - Complexity, short-term stability and expected long-term instability of the crustacean zooplankton communities in the lakes of the internal delta of the river Niger and in lake Chad. In : Proceedings of the international scientific workshop on ecosystem dynamics in freshwater wetlands and shallow water bodies, Moscow 1982, vol. 1 : 227-241.
- DUNBAR (M.J.), 1972.** - The ecosystem as unit of natural selection. Trans. Conn. Acad. Art Sci., **44** : 112-130.
- DUNBAR (M.J.), 1977.** - p. 10-32
- DUPONT (B.), 1967.** - Nature des fonds dans la zone est du lac Tchad. ORSTOM Fort-Lamy, 8 p., miméo.

- DUPONT (B.), 1970.** - Distribution et nature des fonds du lac Tchad (nouvelles données). Cah. ORSTOM, sér. Géol., 2 (1) : 9-42.
- DURAND (J.R.), 1970a.** - Les peuplements ichthyologiques de l'El Beïd. Première note : Présentation du milieu et résultats généraux. Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol., 4 (1) : 3-26.
- DURAND (J.R.), 1970b.** - Les peuplements ichthyologiques de l'El Beïd. 2e note : observations sur les rendements. ORSTOM, Fort-Lamy, 14 p.
- DURAND (J.R.), 1971.** - Les peuplements ichthyologiques de l'El Beïd. 2e note : Variations inter et intraspécifiques. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 5 (2) : 147-159.
- DURAND (J.R.), 1973.** - Application de l'analyse des correspondances à l'étude de certains peuplements ichthyologiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 7, (1) : 55-62.
- DURAND (J.R.), 1973b.** - Note sur l'évolution des prises par unité d'effort dans le lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 7 (3/4) : 195-207.
- DURAND (J.R.), 1978.** - Biologie et dynamique des populations d'Alestes baremoze (Pisces, Characidae) du Bassin Tchadien. ORSTOM, 98, Travaux et documents, 332 p.
- DURAND (J.R.), 1980.** - Evolution des captures totales (1962-1977) et devenir des pêcheries de la région du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 13 (1) : 93-111.
- DURAND (J.R.) & LOUBENS (G.), 1967.** - Premières observations sur la biologie d'Alestes baremoze dans le bas Chari et la partie est du lac Tchad. ORSTOM, Fort-Lamy, 74 p.
- DURAND (J.R.) & LOUBENS (G.), 1970.** - Variations du coefficient de condition chez les Alestes baremoze (Pisc. Charac.) du bas Chari et du lac Tchad. Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol., 4 (1) : 27-44.
- DURAND (J.R.) & LOUBENS (G.), 1970b.** - Observations sur la sexualité et la reproduction des Alestes baremoze du bas Chari et du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 4 (2) : 61-81.
- DUSART (J.), 1963.** - Contribution à l'étude de l'adaptation du Tilapia (Pisces, Cichlidae) à la vie en milieu mal oxygéné. Hydrobiologia, 21 (3) : 328.
- ELDER (H.Y.), GARROD (D.J.) & WHITEHEAD (P.J.P.), 1971.** - Natural hybrids of the African cichlide fishes Tilapia spirulus nigra and T. leucosticta : a case of hybrid introgression. Biol. J. Linn. Soc., 3 : 103-146.
- ELKAIM (B.), 1984.** - Biocénose-Communauté-Peuplement. Bull. Ecol., 15 (4) : 266-268.

- ELLIOT (J.M.), 1971.** - Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Scient. Publ. 25, Freshwat. Biol. Assoc., 144 p.
- ELOUARD (J.M.) & LEVEQUE (C.), 1977.** - Rythme nycthéméral de dérive des insectes et des poissons dans les rivières de Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 11 (2) : 179-183.
- ERIKSSON (G.V.) & LUNDQVIST (H.), 1980.** - Photoperiod entrains ripening by its differential effects in salmon. Naturwissenschaften, 67 : 02-203.
- ERIKSSON (G.V.) & LUNDQVIST (H.), 1982.** - Circannual rhythms and photoperiod regulation of growth and smolting in Baltic salmon. Aquaculture, 28: 13-121.
- FARMER (G.F.) & BEAMISH (F.W.H.), 1962.** - Oxygen consumption of Tilapia nilotica in relation to swimming speed and salinity. J. Fish. Res. Bd. Can., 26 : 2807-2821.
- FEE (), 1979.** - 8-20
- FISH (G.R.), 1955.** - Some aspects of the respiration of six species of fish from Uganda. J. Exp. biol., 33 (1) : 186-195.
- FISHER (R.A.), 1954.** - Statistical methods for research workers. Oliver and Boyd, London, 356 p.
- FOTIUS (G.), 1974.** - Problèmes posés par l'évolution de la végétation liée à la baisse du lac Tchad. Rapport de Mission. ORSTOM, N'Djaména, 30 p.
- FOTIUS (G.) & LEMOALLE (J.), 1976.** - Reconnaissance de l'évolution de la végétation du lac Tchad entre janvier 1974 et juin 1976. ORSTOM, N'Djaména, 15 p.
- FRONTIER (S.), 1973.** - Etude statistique de la dispersion du zooplancton. J. exp. mar. Biol. Ecol., 12 : 229-262.
- FRONTIER (S.), 1977.** - Réflexions pour une théorie des écosystèmes. Bull. Ecol., 8 (4) : 445-464.
- FRONTIER (S.), 1983.** - Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson, Paris, 494 p.
- FRONTIER (S.), 1985.** - Diversity and the structure in aquatic ecosystems. Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev. : 1-71.
- FRY (F.E.J.), 1957.** - The aquatic respiration of fish. In : The physiology of fishes (vol. 1). BROWN, M.E., Academic Press, New York : 1-63.
- FRY (F.E.J.) & HART (J.S.), 1948.** - The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. Biol. Bull., 94 : 66-77.

- FRYER (G.), 1959. - The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of lake Nyasa and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. Proc. Zool. Soc. London, **132** : 153-281.
- FURSE (M.T.), KIRK (R.C.), MORGAN (P.R.) & TWEDDLE (D.), 1979. - Fishes : Distribution and biology in relation to changes. In Lake Chilwa, studies of change in a tropical ecosystem. KALK, M., McLACHLAN, A.J & HOWARD-WILLIAMS, L.C., eds. Dr W. Junk Bv Publishers. The Hague, Boston, London : 175-208.
- GAC (J.Y.), 1979. - Géochimie du Bassin du lac Tchad. Bilan de l'altération, de l'érosion et de la sédimentation. Thèse doct. d'Etat, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg 1, 249 p.
- GANF (G.G.), 1975. - Photosynthetic production and irradiance-photosynthesis relationships of the phytoplankton from a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). Oecologia, **18** : 165-183.
- GAUDET (J.J.), 1977. - Uptake, accumulation and loss of nutrients by papyrus in tropical swamps. Ecology, **58** : 415-22.
- GAUDET (J.J.), 1978. - p. 8-5
- GILLESPIE (J.), 1973. - Polymorphism in random environments. Theor. Pop. Biol., **4** : 193-195.
- GILLESPIE (J.), 1974. - Polymorphism in patchy environments. Amer. Nat., **108** : 145-151.
- GLEASON (H.A.), 1922. - On the relation between species and area. Ecology, **3** : 158-162.
- GRAHAM (J.B.), 1985. - Seasonal and environmental effects on the blood hemoglobin concentrations of some Panamanian air-breathing fishes. Env. Biol. Fish., **12** (4) : 291-301.
- GRAHAM (J.B.) & BAIRD (T.A.), 1982. - The transition to air breathing in fishes. I. Environmental effects on the facultative air breathing of Ancistrus chagresi and Hypostomus plecostomus (Loricariidae). J. exp. Biol., **96** : 53-67.
- GRAHAM (J.B.), KRAMER (D.L.) & PINEDA (E.), 1978. - Comparative respiration of an air-breathing and a non-air-breathing characoid fish and the evolution of aerial respiration in characins. Physiol. Zool., **51** : 279-288.
- GRAS (R.), 1963. - Compte-rendu de tournée à Logone-Gana du 27 décembre au 3 janvier 1963. Doc. dactylographié,, 4 p.
- GRAS (R.), ILLIS (A.) & LEVEQUE-DUWAT (S.), 1967. - Le plancton du Bas-Chari et de la partie est du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **1** : 25-100.

- GRAS (R.), LAUZANNE (L.) & SAINT-JEAN (L.), 1981.** - Régime alimentaire et sélection des proies chez Brachysynodonts batensoda (Pisces, Mochocidae). Rev. Hydrobiol. Trop., **14** : 223-231.
- GREEN (J.), 1977.** - Haematology and habits in catfish of the genus Synodontis. J. Zool., Lond., **182** : 39-50.
- GREENWOOD (P.H.), 1974.** - The Haplochromis species (Pisces, Cichlidae) of lake Rudolf, East Africa. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Zool., **27** : 139-165.
- GREENWOOD (P.H.), 1974.** - Review of coenozoic freshwater fish fauna in Africa. Ann. Geol. Surv. Egypt., **6** : 211-232.
- GREENWOOD (P.H.), 1976.** - Lake George, Uganda. Philos. Trans. R. Soc. London (B, Biol. Sci.), **274** : 375-391.
- GREENWOOD (P.H.), 1983.** - The zoogeography of African freshwater fishes : Bioaccountancy or Biogeography ? **In** : Evolution, Time and Space : The emergence of the Biosphere. Systematics Association Sp. Vol. 23 : 179-199. Academic Press, London and New-York.
- GROSS (M.R.), 1984.** - Sunfish, Salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. **In** Fish reproduction : strategies and tactics, POTTS, G.W. & WOTTON, R.J, eds. Academic Press, London : 55-75.
- GROSSMAN (G.D.), 1982.** - Dynamics and organization of a rocky intertidal fish assemblage : the persistence and resilience of taxocene structure. Amer. Nat., **119** : 611-637.
- GROSSMAN (G.D.), HARRIS (M.J.), HIGHTOWER (J.E.), 1985.** - The relationship between tilefish Lopholatilus chamaeleonticeps abundance and sediment composition off Georgia. Fish. Bull., **83** (3) : 443-447.
- GROSSMANN (G.D.), FREEMAN (M.C.), MOYLE (P.B.) & WHITAKER Jr. (J.O.), 1985.** - Stochasticity and assemblage organization in an Indiana stream fish assemblage. Am. Nat., **126** : 275-285.
- GROSSMAN (G.D.), MOYLE (P.B.) & WHITAKER Jr. (J.O.), 1982.** - Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage. Amer. Nat., **120** : 423-454.
- GULLAND (J.A.), 1969.** - Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. 1e partie : analyse des populations. FAO, 160 p.
- GWAHABA (J.J.), 1975.** - The distribution, population density and biomass of fish in an equatorial lake, lake George, Uganda. Proc. R. Soc. Lond. (B, Biol. Sci.), **190** : 393-414.
- HAIRSTON (N.G.), SMITH (F.E.) & SLOBODKIN (L.B.), 1960.** - Community structure, population control, and competition. Amer. Natur., **94** : 421-425.

- HAMLEY (J.M.), 1975.** - Review of gillnet selectivity. J. Fish. Res. Bd. Can., **32** (11) : 1943-69.
- HAMLEY (J.M.), 1980.** - Sampling with gillnets. 37-53. In Guidelines for sampling fish in inland waters. BACKIEL, T. & WELCOMME, R.L., eds. EIFAC Tech. Pap., **33** : 176 p.
- HAMLEY (J.M.) & REGIER (H.A.), 1973.** - Direct estimates of gillnet selectivity to walleye (Stizostedion vitreum vitreum). J. Fish. Res. Bd. Can., **30** (6) : 817-30.
- HANSEN (), 1974.** - fig. 2-3
- HARBOTT (B.J.), 1978.** - Studies on algal dynamics and primary productivity in Lake Turkana. In Lake Turkana, HOPSON, A.J. ed., 1982, University of Stirling, Scotland : 109-161.
- HARDEN (J.), 1968.** - Fish migration. Edward Arnold, London, 325 p.
- HENDERSON (H.F.), RYDER (R.A.), KUDHONGANIA (A.W.), 1973.** - Assessing Fishery Potentials of Lakes and Reservoirs. J. Fish. Res. Bd. Can., **30** : 2000-2009.
- HENDERSON (F.) & WELCOMME (R.L.), 1974.** - Relation entre la production, l'indice morpho-édaphique et le nombre de pêcheurs des pêcheries des eaux continentales d'Afrique. CIFA Occas. Pap., **1** : 1-19.
- HOLDEN (M.J.), 1963.** - The populations of fish in dry season pools of the river Sokoto. Fish. Publ. Colon. Off. 19., 58 p.
- HOPSON (A.J.), 1964.** - Report of the Federal Fisheries Service, Lake Chad Research Station, Malamfatori (1963-64). Fed. Min. Inform. Printing Division, Lagos, 1964 : 34 p.
- HOPSON (A.J.), 1968.** - The gill net fisheries of Lake Chad. Federal Fisheries Service, Maiduguri, 64 p.
- HOPSON (A.J.), 1969.** - A description of the pelagic embryos and larval stages of Lates niloticus (L.) (Pisces, Centropomidae). Zoo. J. Linn. Soc., **48** : 117-134.
- HOPSON (A.J.), 1972.** - A study of the Nile Perch (Lates niloticus (L.), Pisces : Centropomidae) in Lake Chad. Overseas Research Publication, **19** : 1-93.
- HOPSON (A.J.) ed., 1982.** - Lake Turkana. A report on the findings of the lake Turkana project 1972-1975. 6 vol. University of Stirling, Institute of Aquaculture.
- HOPSON (A.J.) & HOPSON (J.), 1982.** - The fishes of lake Turkana. In : Lake Turkana. A report on the findings of the lake Turkana project 1972-1975, HOPSON (A.J.) ed., 6 vol. University of Stirling, Institute of Aquaculture : 280-347.

- HOPSON (J.), 1969.** - A preliminary study on the biology of Alestes baremoze in the Malamfatori area. Ann. Rept. Malangatori, 66-67 : 51-83.
- HOPSON (J.), 1972.** - Breeding and growth in two populations of Alestes baremoze (Joannis) (Pisces, Characidae) from the northern basin of lake Chad. Overseas Res. Publ., 20 50 p.
- HOPSON (J.), 1975.** - Preliminary observations on the biology of Alestes baremoze (Joannis) in lake Rudolf. Symp. Hydr. Fish. lake Rudolf, Molo, 25-29th May 1975 : 12 p.
- HOWARD-WILLIAM (C.) & LENTON (G.M.), 1975.** - The role of the littoral zone in the functioning of a shallow tropical lake ecosystem. Freshwat. Biol., 5 : 445-459.
- HOWELL (F.C.) & BOURLIERE (F.), 1964.** - African ecology and human evolution. Aldim, Chicago, 666 p.
- HUBERT (W.A.) & SANDHEINRICH (M.B.), 1983.** - Patterns of variation in gill-net catch and diet of Yellow Perch in a stratified Iowa lake. North American Journal of Fisheries Management, 3 : 156-162.
- HUNTER (J.R.), WISBY (W.J.), 1964.** - Net avoidance behaviour of Carp and other species of fish. J. Fish. Res. Bd Canada, 21 (3) : 613-633.
- HUTCHINSON (G.E.), 1957.** - Concluding remarks ; Cold Spring Harbor Symposium Quant. Biol., 22 : 415-427.
- ILTIS (A.), 1983.** in **COMPERE & ILTIS 1983.**
- ILTIS (A.) & LEMOALLE (J.), 1983.** - The aquatic vegetation of lake Chad. In : Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.), LEVEQUE (C.) eds., Dr Junk Publishers, The Hague : 125-143.
- IN (B.H.), 1977.** - Etude de l'alimentation de quelques espèces de Synodontis (Poissons, Mochocidae) du Tchad. Thèse doct. spec., Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 150 p.
- JAMBU (M.) & LEBEAUX (M.O.), 1978.** - Classification automatique pour l'analyse des données. 2. Logiciels. Dunod, Paris, 399 p.
- JENKINS (R.M.), 1967.** - The influence of some environmental factors on standing crop and harvest of fishes in U.S. reservoirs. In Proc. Reservoir. Fisheries Symp. Southern Div. Am. Fish. Soc. : 298-321.
- JESTER (D.B.), 1977.** - Variations in catchability of fishes with color of gill-nets. Trans. Am. Fish. Soc., 102 : 109-115.
- JOB (S.V.), 1955.** - The oxygen consumption of Salvelinus fontinalis.

- JOB (S.V.), 1969.** - The respiratory metabolism of Tilapia mossambica (Teleostei). I. The effect of size, temperature and salinity. Mar. Biol., 3 (3) : 222-226.
- JOHANSEN (K.) & LENFANT (C.), 1972.** - A comparative approach to the adaptability of O₂-Hb affinity. In Oxygen affinity of hemoglobin and red cell acide base status, ASTRUP, P. & RORTH, M., eds. Academic Press, Munksgaard, Copenhagen, Denmark.
- JOHNSON (R.P.), 1974.** - Synopsis of biological data on Sarotherodon galilaeus. FAO Fisheries Synopsis, 90 : 1-47.
- KALK (M.), McLACHLAN (A.J.) & HOWARD-WILLIAMS (C.), 1979.** - Lake Chilwa. Studies of change in a tropical ecosystem. Dr Junk Publisher, The Hague, 462 p.
- KAPETSKY (J.M.), 1974a.** - The Kafue river floodplain : an example of preimpoundment potential for fish production. In Lake Kariba : a man-made tropical ecosystem in Central Africa, BALON, E.K. & COCHE, A.G., eds. W. Junk, The Hague : 497-523.
- KAPETSKY (J.M.), 1974b.** - Growth mortality and production of five fish species of Kafue river floodplain, Zambia. Ph. D. Dissertation. Univ. of Michigan, 194 p.
- KAPETSKY (J.M.) et al., 1977.** - Some ecological aspects of the shallow lakes of the Magdalena floodplain, Columbia. paper presented to the Intertropical Symposium on stability and diversity in Tropical Communities, Panama, Mar. 1977.
- KARTAS (F.) & QUIGNARD (J.P.), 1984.** - La fécondité des poissons téléostéens. Masson, Paris, 121 p.
- KEAST (A.), 1985.** - The piscivore feeding guild of fishes in small freshwater ecosystems. Env. Biol. Fish., 12 (2) : 119-129.
- KENNEDY (W.A.), 1951.** - The relationship of fishing effort by gillnets to the interval between lifts. J. Fish. Res. Board Can., 8 (4) : 264-274.
- KIMPE (P. de), 1964.** - Contribution à l'étude hydrobiologique du lac Luapula-Moreo. Ann. Mus. R. Afr. Centr., sér. 8, Sci. Zool., 128 : 1-238.
- KIMPE (P. de), 1981.** - Mission d'étude piscicole du barrage de Maga. C.T.F.T., nov. 1981, 11 p.
- KIMPE (P. de), 1983.** - Mission d'appui au projet d'aménagement piscicole du barrage de Maga. C.T.F.T., janv. 1983, 26 p.
- KIRK (R.G.), 1967.** - The fishes of Lake Chilwa. J. Soc. Malawi, 20 : 1-14.

- KIRSCHBAUM (F.), 1975.** - Environmental factors control the periodical reproduction of tropical electric fish. Experimentia, **31** : 1159-1160.
- KIRSCHBAUM (F.), 1982.** - Reproduction of the Mormyrid Pollimyrus isidori in captivity. In 4th Cong. Eur. Ichtyol., Hambourg, 20-24.9.82 : 149.
- KIRSCHBAUM (F.), 1984.** - Reproduction of weakly electric teleosts : just another example of convergent development ?. Env. Biol. Fish., **10** (1) : 3-14.
- KRAIEM (M.) & PATTEE (E.), 1980.** - La tolérance à la température et au déficit en oxygène chez le Barbeau (Barbus barbus L.) et d'autres espèces provenant des zones piscicoles voisines. Arch. Hydrobiol., **88** (2) : 250-261.
- KRAMER (D.L.), 1982.** - cf **KRAMER (D.L.) & McCLURE (M.), 1982.**
- KRAMER (D.L.), 1983.** - The evolutionary ecology of respiratory mode in fishes : an analysis based on the costs of breathing. Env. Biol. Fish., **9** (2) : 145-158.
- KRAMER (D.L.), GRAHAM (J.G.), 1976.** - Synchronous air breathing, a social component of respiration in fishes. Copeia, **4** : 689-697.
- KRAMER (D.L.), LINDSEY (C.C.), MOODIE (G.E.E.) & STEVENS (E.D.), 1978.** - The fishes and the aquatic environment of the central Amazon basin, with particular reference to respiratory patterns. Can. J. Zool., **56** : 717-729.
- KRAMER (D.L.) & McCLURE (M.), 1982.** - Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. Env. Biol. Fish., **7** : 47-55.
- KRAMER (D.L.), MANLEY (D.) & BOURGEOIS (R.), 1983.** - The effect of respiratory mode and oxygen concentration on the risk of aerial predation in fishes. Can. J. Zool., **61** : 653-665.
- LAMOTTE (M.) & BOURLIERE (F.), 1978.** - Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres.
- LARKINS (H.A.), 1963.** - Comparaison of salmon catches in monofilament and multifilament gillnets. Comm. Fish. Rev., **25** (5) : 1-11.
- LAUREC (A.) & LE GUEN (J.C.), 1981.** - Dynamique des populations marines exploitées, concepts et modèles. Rapp. Scient. Tech., CNEXO, 45, 117 p.
- LAUZANNE (L.), 1969.** - Etude quantitative de la nutrition des Alestes baremoze (Pisc., Charac.). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **3** (2) : 15-27.
- LAUZANNE (L.), 1970.** - Sélection des proies chez Alestes baremoze (Pisces, Characidae). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. **3** : 15-27.

- LAUZANNE (L.), 1972.** - Contribution à la connaissance du Bassin Tchadien. Régimes alimentaires des principales espèces de poissons de l'Archipel oriental du lac tchad. Centre ORSTOM, Fort-lamy, 19p.
- LAUZANNE (L.), 1973.** - Etude qualitative de la nutrition des Alestes baremoze (Pisces, Characidae). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 7 (1) : 3-15.
- LAUZANNE (L.), 1975.** - Régime alimentaire d'Hydrocynus forskalii (Pisces, Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 9 (2) : 105-121.
- LAUZANNE (L.), 1975b.** - La sélection des proies chez trois poissons malacophages du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 9 (1) : 3-7.
- LAUZANNE (L.), 1976.** - Régimes alimentaires et relations trophiques des poissons du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 10 : 267-310.
- LAUZANNE (L.), 1977.** - Aspects qualitatifs et quantitatifs de l'alimentation des poissons du Tchad. Thèse doct. Etat, Univ. Paris 6, MNHN, Paris, 284 p.
- LAUZANNE (L.), 1978.** - Etude quantitative de l'alimentation de Sarotherodon galilaeus (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 12 (1) : 71-81.
- LAUZANNE (L.), 1983.** - Trophic relations of fishes in lake Chad. In : Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.), LEVEQUE (C.) Eds., Dr Junk Publishers, The Hague : 489-518.
- LEGENDRE (L.) & LEGENDRE (P.), 1979.** - Ecologie numérique.
 1. Le traitement multiple des données écologiques. Masson, Pr. Univ. Québec, Paris, Québec, 197 p.
 2. La structuration des données écologiques. Masson, Pr. Univ. Québec, Paris, Québec, 247 p.
- LEGENDRE (M.) & JALABERT (B.), 1984.** - Physiologie de la reproduction Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains. LEVEQUE, BRUTON, SSENTONGO, à paraître.
- LEK (S.), 1979.** cf **ANG-LEK (S.), 1979.**
- LEK (S.) & LEK (S.), 1977.** - Ecologie et biologie de Micralestes acutidens (Peters, 1852) (Pisces, Characidae) du bassin du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 11 (4) : 255-268.
- LEK (S.) & LEK (S.), 1978.** - Ecologie et biologie d'Ichthyborus besse besse (Joannis, 1835) (Pisces, Citharinidae) du bassin du lac Tchad. Cybum, 3e sér., 4 : 65-86.
- LEK (S.), LEK (S.), 1978.** - Etude de quelques espèces de petits Mormyridae du bassin du lac Tchad. I. Observations sur la répartition et l'écologie. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 12 (3) : 225-236.

- LEMOALLE (J.), 1974.** - Bilan des apports en fer du lac Tchad (1970-1973). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **8** (1) : 35-40.
- LEMOALLE (J.), 1976.** - Eléments sur la température des eaux du lac Tchad à Bol. Centre ORSTOM, N'Djaména, 30 p.
- LEMOALLE (J.), 1978.** - Application des images LANDSAT à la bathymétrie du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **12** : 83-87.
- LEMOALLE (J.), 1979.** - Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. Thèse doct. Etat, Paris VI, ORSTOM, 311 p.
- LEMOALLE (J.), 1983.** - cf **CARMOUZE (J.P.) & LEMOALLE (J.), 1983.**
- LEONARD (J.), 1969.** - Aperçu sur la végétation aquatique. In : Monographie hydrologique du lac Tchad. ORSTOM, Fort-lamy, 11 p., miméo.
- LEONARD (J.), 1974.** - Aperçu sur la végétation de la partie est du lac Tchad. Centre ORSTOM, N'Djaména, 14 p.
- LEVEQUE (C.), 1972.** - Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, production et bilans énergétiques. Thèse doct. Etat, Univ. Paris 6, Paris, 225 p.
- LEVEQUE (C.), 1973.** - Dynamique des peuplements, biologie et estimation de la production des mollusques benthiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. **7** : 117-147.
- LEVEQUE (C.) & QUENSIERE (J.), 1983.** - Un lac tropical sous climat semi-aride. In : Problèmes d'Ecologie : Ecosystèmes limniques, LAMOTTE, M. & BOURLIERE, F., eds. Masson, Paris : 161-242.
- LEVEQUE (C.) & QUENSIERE (J.), 1987.** - Les peuplements ichtyologiques des lacs peu profonds. In : Biologie et écologie des poissons d'eau douce africains, LEVEQUE (C.), BRUTON (M.) & SSENTONGO (G.) eds. p. 303-324, ORSTOM, Paris (sous presse).
- LEVIN (S.A.), 1974.** - Dispersion and population interactions. Amer. Nat., **108** : 207-228.
- LEVIN (S.A.) & PAINE (R.T.), 1974.** - Disturbance, patch formation and community structure. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **71** : 2744-2747.
- LEVINS (R.), 1962.** - Theory of fitness in a heterogeneous environment. 1. the fitness set and adaptative function. Amer. Nat., **96** : 361-373.
- LEVINS (R.), 1968.** - Evolution in changing environment. Princeton Univ. Press, Princeton, 120 p.
- LEWIS (W.M.), 1970.** - Morphological adaptations of cyprinodonts for inhabiting oxygen deficient waters. Copéia, **2** : 319-326.

- LIPSKAYA (N.Y.), 1974.** - Metabolic rates in young of some tropical fish species. J. Ichtyol., **14** (6) : 934-943.
- LITTERICK (M.R.), GAUDET (J.J.), KALF (J.), MELACK (J.M.), 1979.** - The limnology of an African lake : Lake Naivasha, Kenya. Workshop on African Limnology. SIL-UNEP.
- LIVINGSTONE (D.A.), ROWLAND (M.), BAILEY (P.E.), 1982.** - On the size of African Riverine Fish Faunas. Amer. Zool., **22** : 361-369.
- LOCK (J.M.), 1973.** - The aquatic vegetation of Lake George, Uganda. Phytocoenologia, **1** : 250-62.
- LOTKA (A.J.), 1925.** - Elements of physical biology. Baltimore, Williams & Wilkins.
- LOUBENS (G.), 1969.** - Etude de certains peuplements ichtyologiques par des pêches au poison (1ère note). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **3** (2) : 45-73.
- LOUBENS (G.), 1970.** - Etude de certains peuplements ichtyologiques par des pêches au poison (2e note). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **4** (1) : 45-61.
- LOUBENS (G.), 1973.** - Production de la pêche et peuplements ichtyologiques d'un bief du Delta du Chari. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **7** : 209-233.
- LOUBENS (G.), 1974.** - Quelques aspects de la biologie des Lates niloticus du Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **8** (1) : 3-21.
- LOWE (R.H.), 1958.** - Observations on the biology of T. nilotica (Linné) in East Africa waters. Rev. zool. Bot. Afr., **57** : 130-170.
- LOWE-McCONNELL (R.H.), 1964.** - The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana, South America. Part 1. Ecological groupings of fish species and effects of the season cycle on the fish. J. Linn. Soc. (Zool.), **45** : 103-44.
- LOWE-McCONNELL (R.H.), 1975.** - Fish Communities in Tropical Freshwaters. Their distribution, ecology and evolution. Longman, London & New York, 337 p.
- LOWE-McCONNELL (R.H.), 1979.** - Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. In Fish phenology : anabolic adaptiveness in teleosts. Symp. zool. Soc. Lond. **44**, MILLER, P.J., ed. : 219-241.
- MAC ARTHUR (R.), 1972.** - Strong or weak interactions ?. Trans. Conn. Acad. Art Sci., **44** : 177-188.
- MAC ARTHUR (R.H.), RECHER (H.) & CODY (M.), 1966.** - On relation between habitat selection and species diversity. Amer. Nat., **913** : 319-325.

- MAC ARTHUR (R.H.) & PIANKA (E.R.), 1966.** - On optimal use of a patchy environment. Amer. Nat., **916** : 603-609.
- MAC ARTHUR (R.H.) & WILSON (E.O.), 1967.** - The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton N.J., 203 p.
- MAC ARTHUR (R.H.) & LEWINS (R.), 1967.** - The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. Amer. Nat., **101** : 377-385.
- MADAN MOHAN RAO (G.), 1971.** - Influence of activity and salinity on the weight dependant oxygen consumption of the rainbow trout Salmon gairdneri. Mar. Biol., **8** : 205-212.
- MAGID cf ABDEL-MAGID**
- MAHDI (M.A.), 1973.** - Studies on factors affecting survival of Nile fish in the Sudan. III. The effect of oxygen. Mar. Biol., **18** : 96-98.
- MAHEUT (J.), 1961.** - Etude sur la lac de Guiers (extraits du Rapport Annuel 1960 du Service des Eaux et Forêts de la République du Sénégal). CTFT 17 : 1-21.
- MALEY (J.), 1981.** - Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30.000 ans à l'époque actuelle. Trav. et Doc. ORSTOM 129,, 586 p.
- MANDELBROT (B.), 1982.** - The fractal geometry of nature. Freeman and Co, San Francisco.
- MANN (M.J.), 1962.** - Fish production and marketing from the nigerian shores of Lake Chad (60-61). Fed. Fish. Serv. Lagos, Nigeria, 50 p.
- MANN (M.J.), 1964.** - Report on a fishery survey of lake Rudolph, Kenya. E.A.F.F.R.O., Annual Report, (1962-1963) : 53-62.
- MANN (R.H.K.), MILLS (C.A.) & CRISP (D.T.), 1984.** - Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish. In : Fish reproduction : strategies and tactics. POTTS, G.W. & WOTTON, R.J, eds. Academic Press, London : 171-186.
- MANTEIFEL (B.P.), GIRSA (I.I.), PAVLOV (D.S.), 1978.** - On rhythms of fish behaviour. In Rhythmic activity of fishes, THORPE, J.E. ed., Academic Press, London : 215-224.
- MARGALEF (R.), 1968.** - Perspectives in ecological theory. Chicago series in biology, Univ. Press, 111 p.
- MARSHALL (N.B.), 1971.** - La vie des poissons. Editions Rencontre, Lausanne, 767 p.
- MATTHES (H.), 1964.** - Les poissons du Lac Tumba et de la région d'Ike-

ta. Ann. Mus. R. Afr. Cent. (sér. 8, Sci. Zool.) 126 : 1-204.
Tervuren.

- MAY (R.M.) & MAC ARTHUR (R.H.), 1972.** - Niche overlap as a function of environmental variability. Proc. Nat. Acad. Sci., 69 : 1109-1113.
- MAYNARD SMITH (J.), 1966.** - Sympatric speciation. Amer. Nat., 916 : 637-650.
- MAYR (E.), 1954.**- Change of genetic environment and evolution. In : Evolution as a process, Huxley (J.) ed., Allen and Unwin, Londres.
- MAYR (E.), 1974.** - Populations, espèces et évolution. Herman, Paris, 496p.
- METH (F.), 1970.** - Saturation in gillnets. University of Toronto, M.Sc. Thesis, 39 p.
- MILLER (S.J.) & STORCK (T.), 1984.** - Temporal spawning distribution of large mouth Bass and Young-of-year growth, determined from daily otolith rings. Transactions of the American Fisheries Society, 113 : 571-578.
- MOHR (H.), 1965.** - Auswirkung der Einstellung von Kiemennetzen auf die Fängigkeit von Varsch und Plötze. Arch. Fischereiwiss., 16 : 108-15.
- MOK (M.), 1974.** - Biométrie et biologie des Schilbe (Pisces, Siluriformes) du Bassin Tchadien. Thèse doct. spéc. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 75 p.
- MOK (M.), 1975.** - Biométrie et biologie des Schilbe (Pisces, Siluriformes) du Bassin Tchadien. II - Biologie comparée des deux espèces. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 9 (1) : 33-60.
- MONAKOV (A.V.), 1969.** - The zooplankton and the zoobenthos of the White Nile and adjoining waters in the Republic of the Sudan. Hydrobiologia, 33 : 161-85. 67,69,70,72,73,74.
- MONOD (Th.), 1928.** - L'industrie des pêches au Cameroun. Larose ed., Paris, 504 p.
- MONOD (Th.), 1968.** - Contribution à l'étude des eaux douces de l'Ennedi : III Crustacés décapodes. Bull. IFAN, 30 : 1350-1353.
- MOREAU (J.), 1979.** - Biologie et évolution des peuplements de Cichlidés (Pisces) introduits dans les lacs malgaches d'altitude. Thèse doct. Etat. Inst. Nat. Polytechn. Toulouse, 301 p.
- MOREAU (J.) & MOREAU (I.), 1982.** - Etude du cycle annuel de la gamétogénèse chez Heterotis niloticus du lac Ivakoina (zone des Pangalanes), Madagascar. Rev. Hydrobiol. trop., 15 (3) : 271-280.
- MORGAN (A.) & KALK (M.), 1970.** - Seasonal changes in the waters of Lake Chilwa (Malawi) in a drying phase, 1966-68. Hydrobiologia, 36 : 81-103.

- MORGAN (P.R.), 1971.** - The lake Chilwa Tilapia and its fishery. Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish., 1 : 51-58.
- MULLER (K.), 1978.** - In : Rhythmic Activity of fishes, THORPE, J.E. ed., Academic Press, London.
 - Locomotor activity of fish and environmental oscillations : 1-19.
 - The flexibility of the circadian system of fish at different latitudes : 91-104.
 - Locomotor activity in Whitefish-shoals (Coregonus laveretus) : 225-233.
- MURDOCH (W.W.), 1966.** - Community structure population control, and competition - a critique. Amer. Nat., 912 : 219-226.
- MYERS (G.S.), 1960.** - The endemic fish fauna of Lake Lanao, and the evolution of higher taxonomic categories. Evolution, 14 : 323-33.
- NASR EL DIEN AHMED, MAGID (A.M.), 1969.** - Oxygen consumption in Tilapia nilotica (L.). Hydrobiologia, 33 (3) : 513-522.
- NIE (N.H.), HULL (C.H.), JENKINS (J.G.), STEINBRENNER (K.) & BENT (D.H.), 1975.** - SPSS - Statistical Package for the social sciences. Second edition. Mc Graw-Hill, New-York, 675 p.
- NIKOLSKY (G.V.), 1963.** - Ecology of fishes. Academic Press, 352 p.
- NORTHCOTE (T.G.) & LARKIN (P.A.), 1956.** - Indices of productivity in British Columbia lakes. J. Fish. Res. Bd. Can., 13 : 515-540.
- ODUM (E.P.), 1971.** - Fundamentals of Ecology. 3rd edition. Saunders, Philadelphia, XIV + 574 p.
- OGILVIE (D.M.), 1982.** - Behavioral response of goldfish (Carassius auratus) to desoxygenated water. Copeia, : 434-439.
- ORSKA (J.), 1956.** - The influence of temperature on the development of the skeleton in teleost. Zool. Pol., 7 : 271-325.
- PAINE (R.T.), 1966.** - Food web complexity and species diversity. Amer. Nat., 910 : 65-75.
- PANELLA (G.), 1973.** - Otolith growth patterns, an aid in age determination in temperate and tropical fishes. In The ageing of fish, BAGENAL, T.B., Unwin Brothers Limited, : 28-39.
- PARRISH (B.B.), 1969.** - A review of some experimental studies of fish reactions to stationary and moving objects of relevance to fish capture processes. FAO Fish. Rep., 62 (2) : 233-245.
- PAUGY (D.), 1981.** - Caractères méristiques, biologie et écologie des Alestes (Pisces, Characidae) des rivières de Côte d'Ivoire. Thèse doct. 3e cycle. Univ. P. et M. Curie, Paris 6, 194 p.

- PAUGY (D.), 1986.** - Révision systématique des Alestes et Brycinus africains (Pisces, Characidae). Editions de l'ORSTOM, coll. Etudes et Thèses, Paris, 295 p.
- PAULY (D.), 1984.** - A mechanism for the juvenile-to-adult transition in fish. J. Cons. int. Explor. Mer., **41** : 280-284.
- PAVLOV (D.S.), PAKHORUKOV (A.M.), KURAGINA (G.N.) et al., 1977.** - Some features of the downstream migrations of juveniles fishes in the Volga at Kuban rivers. J. of Ichtyol., **17** (3) : 363-374.
- PELLEGRIN (J.), 1914.** - Les poissons du bassin du Tchad. Paris, 154 p.
- PELLEGRIN (J.), 1935.** - Pisces. Mission Scientifique de l'Omo. **2** : 131-139.
- PIANKA (E.R.), 1981.** - Competition and nichs theory. In Theoretical Ecology, MAY, R.M. ed., Sinauer Associates, Sunderland, MA. : 167-96.
- PIMENTEL (D.), SMITH (G.J.C.) SOANS (J.S.), 1967.** - A population model of sympatric speciation. Amer. Nat., **101** : 493-504.
- POTTS (G.W.) & WOTTON (R.J.) eds, 1984.** - Fish reproduction : Strategies and Tactics. Academic Press, London, 410 p.
- POWERS (D.A.), 1980.** - Molecular ecology of teleost fish hemoglobins : strategies for adapting to changing environments. Amer. Zool., **20** : 139-162.
- PRESTON (F.W.), 1962.** - The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, **43** : 185-215 et 410-432.
- PULLIN (R.S.V.), 1982.** - General discussion on the biology and culture of Tilapias. In : The Biology and Culture of Tilapias, PULLIN (R.S.V.) & LOWE-McCONNELL (R.H.) eds ; ICLARM Conference Proceedings, **7**. Manila, Philippines, 432 p.
- QUENSIERE (J.), 1976.** - Influence de la sécheresse sur les pêcheries du delta du Chari (1971-1973). Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., **10** (1) : 3-18.
- QUENSIERE (J.) & BENECH (V.), 1983.** - Echantillonnage d'un peuplement de poissons en migration. In : Stratégies d'échantillonnage en écologie. FRONTIER, S., ed. Masson, Paris & Presses de l'Université de Laval : 311-324.
- RANTIN (T.F.) & JOHANSEN (K.), 1984.** - Responses of the teleost Hoplias malabaricus to hypoxia. Env. Biol. Fish., **11** (3) : 221-228.
- RAWSON (D.S.), 1939.** - Some chemical and physical factors in the metabolism of lakes. Amer. Assoc. Adv. Sci. Pub., **10** : 9-26.
- RAWSON, (D.S.), 1942.** - A comparaisn of some large alpine lakes in western Canada. Ecology, **23** : 143-161.

- RAWSON (D.S.), 1952.** - Mean depth and the fish production of large lakes. Ecology **33** (4) : 513-521.
- RAWSON (D.S.), 1955.** - Morphometry as a dominant factor in the productivity of large Lakes. Verh. Inst. Ver. Limnol., **12** : 164-175.
- REGIER (H.A.), CORDONNE (A.J.) & RYDER (R.A.), 1971.** - Total fish landings from freshwater as a function of limnological variables of East Central Africa. FAO. Fish Stock Assess. Work., Pap. 3, 13 p.
- REGIER (H.A.) & HENDERSON (H.F.), 1973.** - Toward a broad ecological model of fish communities and fisheries. Trans. Amer. Fish. Soc., **102** : 56-72.
- REIZER (C.), 1974.** - Définition d'une politique d'aménagement des ressources halieutiques d'un écosystème aquatique complexe par l'étude de son environnement abiotique, biotique et anthropique. Le fleuve Sénégal moyen et inférieur. Doct. Sciences de l'Environnement. Fond. Univ. Luxembourg, Arlon, 525 p.
- RIEDEL (D.), 1962.** - Der Margheritensee (Sudabessinien) Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Abessinische Graben-See. Arch. Hydrobiol., **58** (4) : 435-466.
- ROBERTS (T.R.), 1972.** - Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. Bull. Mus. Comp. Zool., **143** (2) : 117-147.
- ROBERTS (T.R.), 1975.** - Geographical distribution of african freshwater fishes. Zool. J. Linn. Soc., **57** (4) : 249-319.
- ROBINSON (A.H.) & ROBINSON (P.K.), 1969.** - A comparative study of the food habits of Micralestes acutidens and Alestes dageti (Pisces : Characidae) from the northern basin of lake Chad. Bull. IFAN, sér. A, **31** (3) : 951-964.
- ROCHE (M.A.), 1973.** - Traçage naturel salin et isotopique des eaux du système hydrologique du lac Tchad. Thèse doct. Etat, Univ. Paris 6, 398 p.
- ROOT (R.B.), 1967.** - The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecol. Monogr., **37** : 317-350.
- RUDSTAM (L.G.), MAGNUSON (J.J.) & TONN (W.M.), 1984.** - Size selectivity of passive fishing gear : a correction for encounter probability applied to gill nets. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **41** : 1252-1255.
- RUHLAND (M.L.), 1968.** - Etude comparative de la consommation d'oxygène chez différentes espèces de Téléostéens. Bull. Soc. Zool. France, **90** (2) : 347-353.
- RUSSIER-DELOLME (R.), 1974.** - Etude comparative de la tolérance aux basses tensions d'oxygène chez deux planaires d'eau douce, Dugesia tigrina et Polycelis felina. Annls Limnol., **10** (3) : 311-322.

- RYDER (R.A.), 1961.** - Fisheries management in northern Ontario. Ont. Fish Wildl. Rev., 1 : 13-19.
- RYDER (R.A.), 1964.** - Chemical characteristics of Ontario lakes with reference to a method for estimating fish production. Ont. Dep. Lands For. Sect. Rep. (Fish.), 48 : 75p.
- RYDER (R.A.), 1965.** - A method for estimating the potential fish production of north temperate lakes. Trans. Am. Fish. Soc., 94 : 214-218.
- RYDER (R.A.), 1969.** - A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. Trans. Amer. Fish. doc., 94 : 214-218.
- RYDER (R.A.), 1982.** - The morphoedaphic-index use, abuse and fundamental concepts. Trans. Amer. Fish. doc., 3 : 154.
- SAINT-JEAN (L.), 1983.** - The zooplankton. In : Lake Chad, Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.) & LEVEQUE (C.) eds. Dr. Junk Publishers, The Hague : 199-232.
- SAINT-PAUL (U.), 1984.** - Physiological adaptation to hypoxia of a neotropical characoid fish, Colossoma macropomum, Serrasalminidae. Env. Biol. Fish., 11 (1) : 53-62.
- SALE (P.F.), 1977.** - Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. Amer. Natur., 11 : 337-359.
- SANDON (M.) & AL TAYIB (A.), 1953.** - The food of some common Nile fish. Sudan Notes Rec., 34 (2) : 205-229.
- SAUNDERS (R.L.), 1962.** - The irrigation of the gills in fishes. III. Efficiency of oxygen uptake in relation to respiratory flow activity and concentration of oxygen and carbon dioxide. Can. J. Zool., 40 : 817-862.
- SCHOENER (T.W.), 1974.** - Resource partitioning in ecological communities. Science, 185 : 27-39.
- SCHOENER (T.W.), 1982.** - The controversy over interspecific competition. Amer. Sci., 70 : 586-595.
- SERVANT (M.), 1973.** - Séquences continentales et variations climatiques. Evolution du bassin du Tchad au cénozoïque supérieur. Thèse Univ. Paris 6, ORSTOM. Paris, 348 p.
- SERVANT (M.) & SERVANT (S.), 1983.** - Paleolimnology of an upper quaternary endorheic lake in Chad Basin. In : Lake Chad : Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem. CARMOUZE, J.P., DURAND, J.R. & LEVEQUE, C., eds. Dr. Junk Publishers, The Hague : 11-26.
- SERVANT (M.) & SERVANT-VILDARY (S.), 1980.** - L'environnement quaternaire du bassin du Tchad. In : The Sahara and the Nile, WILLIAM (M.A.) &

FAURE (H.) eds., Balkena, Rotterdam : 133-162.

SHANNON (C.E.) & WEAVER (W.), 1948-1963. - The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Press, Illinois, 117-127.

SHEPARD (M.P.), 1955. - Resistance and tolerance of young speckled trout (Salvelinus fontinalis) to oxygen lack, with special reference to low oxygen acclimatation. J. Fish. Res. Bd. Can., **12** (3) : 387-446.

SHEPHERD (C.J.), ed., 1976. - Investigation into Fish productivity in a Shallow Freshwater Lagoon in Malawi 1975-76. London, Ministry of Overseas Development, 90 p.

SIDDIQUI (A.Q.), 1979. - Changes in fish species composition in Lake Naivasha, Kenya. Hydrobiologia, **64** (2) : 131-138.

SIMBERLOFF (D.S.), 1974. - Equilibrium theory of island biogeography and ecology. Animal Review of Ecology and Systematics, **5** : 161-182.

SLOBODKIN (L.B.), 1964. - Experimental population of Hydra. Brit. Ecol. Soc. Jubilee Symp. J. Ecol., **52** : : 131-140 & J. Anim. Ecol., **33** : 147-158.

SMITH (H.W.), 1931. - Observations on the african lungfish Protopterus aethiopicus, and on evolution from water to land environment. Ecology, **12** : 164-181.

SMITH (F.E.), 1972. - Spatial heterogeneity, stability and diversity in ecosystems. Trans. Conn. Acad. Arts. Sci., **44** : 309-335.

SOANS (A.B.), PIMENTEL (D.) & SOANS (J.S.), 1974. - Evolution of reproductive isolation in allopatric and sympatric populations. Amer. Nat., **108** : 117-124.

SOUSA (W.P.), 1979. - Disturbance in marine intertidal boulder fields : the non-equilibrium maintenance of species diversity. Ecology, **60** : 1225-1239.

SQUIRE (A.) & MOLLER (P.), 1982. - Effects of water conductivity on electrocommunication in the weak electric fish Brienomyrus niger (Mormyriiformes). Anim. Behav., **30** : 375-382.

SRINN (K.Y.), 1976. - Biologie d'Hydrocynus forskalii (Pisces, Characidae) du Bassin Tchadien. Thèse doct. Spéc., Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 126 p.

SSENTONGO (G.W.), 1974. - On the fishes and fisheries of Lake Baringo, East Africa. Afr. H. Trop. Hydrobiol. Fish., **3** : 95-106.

STACEY (N.E.), 1984. - Control of the timing of ovulation by exogenous and endogenous factors. In Fish reproduction : Strategies and Tactics, POTTS, G.W. & WOTTON, R.J, eds. Academic Press, London : 207-222.

- STACEY (N.E.), COOK (A.F.) & PETER (R.E.), 1979.** - Spontaneous and gonadotropin-induced ovulation in the goldfish, Carassius auratus L. : effects of external factors. J. Fish. Biol., **15** : 349-361.
- STAUCH (A.), 1977.** - Statistiques de pêche dans le bassin du lac Tchad pendant la sécheresse de 1969 à 1976. CIFA/Symp. **26**, : 1-29.
- STEARNS (S.C.), 1976.** - Life-histories tactics : a review of the ideas. Q. Rev. Biol., **51** : 3-47.
- STEARNS (S.C.), 1980.** - A new view of life history evolution. Oikos, **35** : 266-281.
- STEEMAN-NIELSEN (E.), 1962.** - On the maximum quantity of plankton chlorophyll per surface unit of a lake or the sea. Int. Rev. ges. Hydrobiol., **47** : 333-8.
- STEEMAN-NIELSEN (E.), 1962.** - On the maximum quantity of plankton chlorophyll per surface unit of a lake or the sea. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., **47** : 333-338.
- SVENSSON (G.S.O.), 1933.** - Freshwater fishes from the Gambia River. Kungl. Svenska Vetenskapacad. Stockholm, sér. 3, **12** : 1-102.
- TALLING (J.F.) & TALLING (I.B.), 1965.** - The chemical composition of African lake waters. Int. Rev. ges. Hydrobiol., **50** : 421-63.
- TAYLOR (L.R.), 1961.** - Aggregation, variance and the mean. Nature, London, **189** : 732-735.
- TEMPLETON (A.R.) & ROTHMAN (E.D.), 1974.** - Evolution in heterogeneous environments. Amer. Nat., **108** : 409-428.
- TESCH (E.W.), 1977.** - The Eel. Biology management of anguillid eels. Chapman and Hall, London, 434 p.
- TEUGELS (G.G.), 1986.** - A systematic revision of the African species of the genus Clarias (Pisces ; Clariidae). Annls. Mus. r. Afr. cent., sér. In 8, Sci. Zool., **247** : 199p.
- THIENEMANN (), 1927.** - p. 8-23
- THOMPSON (K.), 1976.** - The primary productivity of African wetlands with particular reference to the Okavango Delta. In Proc. Symp. on the Okavango Delta and its future utilisation. 30 août-2 sept. 1976, Gabasoni Botswana Society : 67-79.
- TILHO (J.), 1910.** - Documents scientifiques de la mission Tilho (1906-1908). Impr. Nat. Paris, 3 volumes.
- TILHO (J.), 1928.** - Variations et disparitions possibles du lac Tchad. Ann. Géographie, **37** : 238-260.

- TOBOR (J.G.), 1972.** - The food and feeding habits of some lake chad commercial fishes. Bull. IFAN, (A) 34 (1) : 179-211.
- TOUCHEBEUF de LUSSIGNY (P.), 1969.** - Complément à la monographie du lac Tchad. Note hydrologique sur les tributaires secondaires : l'El-Beïd et la Komadougou-Yobé. ORSTOM, Paris, 57 p.
- TREWAVAS (E.), 1983.** - Tilapiine fishes of the genera Sarotherodon, Oreochromis and Danakilia. Trustees, BMNH, London : 583p.
- ULTSCH (G.R.), 1978.** - Oxygen consumption as a function of pH in three species of freshwater fishes. Copéia, 2 : 272-279.
- VAN MEEL (L.), 1953.** - Contribution à l'étude du lac Upenba. A - Le milieu physicochimique. Explor. Parc Nat. Upemba, 9, 190 p. Inst. Parcs Nat. Congo Belge, Bruxelles.
- VAN SOMEREN (V.D.), 1962.** - River fish migration. Rep. E. Afr. fresh-water. Fish. Res. Org., E : 36-9.
- VAN SOMEREN (V.D.), 1962.** - The migration of fish in a small Kenya River. Rev. Zool. Bot. afr., 66 (3) : 375-93.
- VARESCHI (E.), 1979.** - The ecology of Lake Nakuru (Kenya). II. Biomass and spatial distribution of fish (Tilapia grahami Boulenger = Sarotherodon alcalicum grahami Boulenger). Oecologia, 37 : 321-335.
- VERBEKE (J.), 1959.** - le régime alimentaire des poissons des lacs Edouard et Albert. Expl. sci. hydrobiol. lacs Kivu, Edouard et Albert (1952-1954), IRSNB, 3 (3) : 66 p.
- VERHEYEN (E.), BLUST (R.) & DOUMEN (P.), 1985.** - The oxygen uptake of Sarotherodon niloticus L. and the oxygen binding properties of its blood and hemolysate (Pisces : Cichlidae). Camp. Biochem. Physiol., 81 (2) : 423-426.
- VERLET, 1965.** - Aspects humains de la pêche au lac Tchad. 6 vol. BDPA-CTFT, Paris.
- VIDY (G.), 1976.** - Etude du régime alimentaire de quelques poissons insectivores dans les rivières de Côte d'Ivoire. Recherche de l'influence des traitements insecticides effectués dans le cadre de la lutte contre l'onchocercose. ORSTOM, Bouaké, 2 (3) : 30 p., 15 tab.
- VIDY (G.), 1983.** - Pêche traditionnelle en bordure du Grand Yaéré nord-camerounais : le Logomatia. Rev. Hydrobiol. trop., 16 (4) : 353-372.
- VIMER (A.B.) & SMITH (I.R.), 1973.** - Geographical, historical and physical aspects of lake George's. In A discussion on the biology of an equatorial lake : lake George, Uganda, GREENWOOD P.H. & LUND J.W.G., Proc. R. Soc. Lond. B 184, London : 235-270.
- VOLLENWEIDER (R.A.), 1968.** - Scientific fundamentals of the eutrophication

of the lakes and flowing waters, with particular references to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. Organ. Econ. Coop. Dev. Rep., Paris.

- VOUTE (A.D.), 1968.** - Ecology as a teleological science. Acta. Bioth., **18** : 142-164.
- WELCOMME (R.L.), 1964.** - The habitats and habitat preferences of the young of the Lake Victoria Tilapia (Pisces : Cichlidae). Rev. Zool. Bot. afr., **70** (1) : 1-28.
- WELCOMME (R.L.), 1974.** - Quelques considérations générales et théoriques sur la production halieutique des cours d'eaux africains. CPCA, 3, 26 p.
- WELCOMME (R.L.), 1975.** - L'écologie des pêches dans les plaines inondables africaines. Doc. Techn. CPCA, 3, 51 p.
- WELCOMME (R.L.), 1979.** - Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London & New York, 317 p.
- WESTLAKE (D.F.), 1963.** - Comparison of plant productivity. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., **38** (3) : 385-425.
- WETZEL (R.G.), 1975.** - Limnology. W. B. Saunders; Philadelphia, 743 p.
- WETZEL (R.G.), 1979.** - The role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. Arch. Hydrobiol., **13** : 145-161.
- WITTENBERGER (C.), 1970.** - The energetic economy of the organism in animal evolution. Acta bioth., **19** : 171-185.
- WHITEHEAD (P.J.P.), 1959.** - The anadromous fishes of Lake Victoria. Rev. Zool. Bot. afr., **59** (3) : 329-63.
- WHITEHEAD (P.J.P.), 1964.** - p. 9-11
- WHITWORTH (W.R.), 1964.** - Oxygen requirements of thirteen species of fishes in relation to exercise. Diss. Abstr., **25** : 1430.
- WIENS (J.A.), 1977.** - On competition and variable environment. Amer. Sci., **65** : 590-597.
- WILBERT (H.), 1970.** - Cybernetic concepts in population dynamics. Acta bioth., **19** : 55-81.
- WILHEM (D.) & WEBER (R.E.), 1983.** - Functional characterization of hemoglobins from south brazilian fresh water teleosts. II. Three cichlids (Crenicichla lepidota, Aequidens portalegrensis and Geophagus brasiliensis). Camp. Biochem. Physiol., **75A** (3) : 483-489.
- WILLIAMS (G.C.), 1966a.** - Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. Amer. Nat., **100** : 687-690.

- WILLIAMS (G.C.), 1966b.** - Adaptation and natural selection. Princeton Univ. Press.
- WILLMER (E.N.), 1934.** - Some observations on the respiration of certain tropical freshwater fishes. J. Exptl. Biol., **11** : 283-306.
- WORTHINGTON (E.B.), 1929.** - A report of the fishing survey of lakes Albert and Kioga (March to July 1928). Crown Agent, London, 136 p.
- WORTHINGTON (M.A.), 1932.** - Scientific results of the Cambridge expedition to the East African Lakes, 1930-1-1. General introduction and station list. J. Linn. Soc., Zool., **38** (258) : 99-119.
- WORTHINGTON (E.B.) & RICARDO (C.K.), 1936.** - Scientific results of the Cambridge expedition to the east african lakes, 1930-31. N° 15 - the fish of Lake Rudolf and Lake Baringo. J. Linn. Soc. Zool., **39** (267) : 353-389.

TABLE DES MATIERES

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

1.3.2.5 - Salinité et régulation chimique des eaux	1-24
A/ Salinité en période de Tchad Normal	
B/ Salinité en période de Petit Tchad	
C/ Régulation saline	
1.3.3 - Les macrophytes aquatiques	1-27
1.3.3.1 - En période de Tchad Normal	1-27
1.3.3.2 - En période de Petit Tchad	1-29
A/ Cuvette Sud	
B/ Cuvette Nord	
1.3.3.3 - La faune des herbiers	1-30
1.3.3.4 - Conclusions	1-31
1.3.4 - Le phytoplancton	1-34
1.3.4.1 - Composition qualitative	1-34
1.3.4.2 - Biomasses	1-34
1.3.4.3 - Les communautés	1-35
A/ Période de Tchad Normal	
B/ Période de Petit Tchad	
1.3.5 - Le zooplancton	1-38
1.3.5.1 - Zonation et facteurs de variation en Tchad Normal (1964-1971)	1-38
1.3.5.2 - Modification du peuplement pendant l'établissement du Petit Tchad (1972-1975)	1-39
1.3.5.3 - Conclusions	1-40
1.3.6 - Le benthos	1-41
1.3.6.1 - Facteurs de répartition	1-41
1.3.6.2 - Zonation des peuplements	1-42
A/ Oligochètes et autres vers	
B/ Mollusques	
C/ Insectes	
1.3.6.3 - Biomasses d'invertébrés benthiques en 1970	1-43
1.3.6.4 - Variations annuelles	1-44
A/ Mollusques	
B/ Chironomides	
1.3.6.5 - Conclusions	1-45
<u>Conclusion</u>	1-46

DEUXIEME PARTIE - CARACTERISATION ET DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS
ICHTHYOLOGIQUES FLUVIO - LACUSTRES

CHAPITRE 2 - ECHANTILLONNAGE, CARACTERISTIQUES ET TRAITEMENT DES DONNEES	2-1
2.1 - <u>Facilités et contraintes de l'échantillonnage</u> <u>dans le Bassin Tchadien</u>	2-2
2.2 - <u>Les moyens de pêche</u>	2-4
2.2.1 - Pêches par empoisonnement	2-4
2.2.2 - Senne de rivage	2-5
2.2.3 - Filets triangulaires de l'El Beïd ou "boulous"	2-6
2.2.4 - Filets maillants	2-6
2.2.5 - Pêche électrique	2-8
2.3 - <u>Capturabilité des poissons et sélectivité</u> <u>des engins de pêche</u>	
2.3.1 - Exposé du problème	2-9
2.3.2 - Détermination de la sélectivité des filets maillants dans l'Archipel Sud-Est A/ Caractéristiques de l'expérimentation B/ Résultats	2-12
2.3.3 - Expériences de Nangoto A/ Sélectivité de la senne de rivage B/ Sélectivité des filets maillants C/ Vulnérabilité de différentes espèces aux engins utilisés	2-18
2.4 - <u>Plans d'échantillonnage et traitement des données</u>	2-26
2.4.1- Stations et périodes d'échantillonnage de l'échantillonnage	2-26
2.4.2 - Réflexion sur l'échantillonnage et l'information obtenue avec les filets maillants	2-27
2.4.3 - Traitement des données	2-29
<u>Conclusion</u>	2-34

CHAPITRE 3 - LES PEUPELEMENTS DANS LE CONTEXTE D UN LAC TCHAD "NORMAL" PERIODE 1966 - 1971	3-1
3.1 - <u>Le lac</u>	3-2
3.1.1 - Répartition des principales espèces en Cuvette Sud	3-2
3.1.1.1 - Espèces caractéristiques	3-2
A/ Région sud	
B/ Eaux Libres	
C/ Archipel	
3.1.1.2 - Espèces ubiquistes	3-4
3.1.2 - Répartition des principales espèces en Cuvette Nord	3-4
3.2 - <u>Les fleuves et leurs annexes temporaires</u>	3-6
3.2.1 - Zone deltaïque	3-6
3.2.2 - Les fleuves	3-7
3.2.3 - Milieux aquatiques temporaires	3-10
3.2.3.1 - La plaine inondée du Nord-Cameroun	3-10
3.2.3.2 - L'El Beïd	3-11
3.3 - <u>Facteurs de répartition et composition des peuplements en période de Tchad Normal</u>	3-13
3.3.1 - Zonation lacustre	3-13
3.3.1.1 - Le paysage	3-13
3.3.1.2 - Le degré d'éloignement du système fluvial	3-13
3.3.2 - Les migrations	3-14
3.3.3 - Classification écologique des espèces	3-15
<u>Conclusion</u>	3-17

CHAPITRE 4 - PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES ET SECHERESSE (1973-1978)	4-1
4.1 - <u>Assèchement de la Cuvette Nord</u>	4-1
4.2 - <u>Archipel Sud-Est</u>	4-5
4.2.1 - Aspects qualitatifs	4-5
4.2.1.1 - Période d'assèchement (1973-1974)	4-6
4.2.1.2 - Le Petit Tchad (1975-1977)	4-8
4.2.1.3 - Discussion sur l'évolution de la composition qualitative du peuplement	4-9
4.2.2 - Aspects quantitatifs	4-11
4.2.2.1 - Remarques préliminaires d'après la PUE totale	4-11
4.2.2.2 - Variations interannuelles de la structure des captures	4-12
4.2.2.3 - Variations saisonnières de la structure des captures	4-15
4.2.2.4 - Discussion sur l'évolution de la composition quantitative du peuplement	4-23
4.2.3 - Traits principaux de l'évolution du peuplement de l'Archipel Sud-Est	4-24
4.3 - <u>Les Eaux Libres du Sud-Est</u>	4-26
4.3.1 - La baisse du lac (1973-1974)	4-26
4.3.2 - Le Petit Tchad (1975-1977)	4-27
4.4 - <u>Le Delta du Chari</u>	4-28
4.4.1- Phased'assèchement (1972-1973)	4-28
4.4.2 - Période de Petit Tchad en 1976-77	4-29
4.4.2.1 - Abondances spécifiques	4-29
4.4.2.2 - Successions d'espèces au Delta A/ Le premier ensemble d'espèces B/ Le deuxième ensemble d'espèces	4-31
4.3.2 - Période de Petit Tchad (1976-1977)	4-36
<u>Conclusion</u>	4-36

TROISIEME PARTIE- FACTEURS BIOLOGIQUES EXPLICATIFS DE LA DYNAMIQUE
DES PEUPEMENTS

CHAPITRE 5 - RESISTANCE A L'HYPOXIE ET OBSERVATIONS ECOLOGIQUES POUR SEIZE ESPECES DE POISSONS DU TCHAD	5-1
5.1 - <u>Introduction</u>	5-2
5.2 - <u>Choix d'une méthode de comparaison interspécifique</u>	5-2
5.3 - <u>Caractéristiques de l'expérimentation</u>	5-3
5.3.1 - Dispositif expérimental	5-3
5.3.2 - Définition d'un critère de comparaison interspécifique	5-6
5.3.3 - Discussion	5-6
5.4 - <u>Comparaison interspécifique</u>	5-8
5.4.1 - Concentrations léthales	5-8
5.4.2 - Distribution de mortalités	5-9
5.4.3 - Courbes de consommation	5-9
5.5 - <u>Discussion et conclusion</u>	5-10

CHAPITRE 6 - REPRODUCTION ET MIGRATIONS FLUVIO-LACUSTRES DES ADULTES	6-1
6.1 - <u>La reproduction en période de Tchad Normal</u>	6-1
6.1.1 - Stations d'observation et données disponibles	6-1
6.1.2 - Périodes et zones de ponte	6-1
6.1.2.1 - Espèces à courte période d'activité sexuelle	6-3
A/ Saisons de reproduction	
B/ Zones de reproduction	
6.1.2.2 - Espèces à longue période d'activité sexuelle	6-4
A/ Saisons de reproduction	
B/ Zones de reproduction	
6.1.2.3 - Rythmes de reproduction et facteurs inducteurs	6-6
A/ Induction de la gamétogénèse	
B/ Induction de la ponte	
6.1.3 - Migrations en relation avec la reproduction	6-8
6.1.3.1 - Migrations de faible amplitude	6-9
6.1.3.2 - Migrations de moyenne amplitude	6-9
A/ Hydrocynus forskalii	
B/ Autres espèces	
6.1.3.3 - Migrations de grande amplitude	6-12
A/ Alestes dentex	
B/ Alestes baremoze	
C/ Brachysynodontis batensoda	
D/ Schilbe uranoscopus, S. mystus et Eutropius niloticus	
E/ Synodontis schall et Hyperopisus bebe	
F/ Autres espèces	
<u>Conclusion</u>	6-16
6.2 - <u>Modifications des comportements de reproduction au cours de l'évolution lacustre</u>	6-17
6.2.1 - Saisons de reproduction	6-18
6.2.2 - Lieux de reproduction	6-19
6.2.2.1 - Migrateurs en phase d'assèchement (1972-74)	6-19
6.2.2.2- Migrateurs en période de Petit Tchad (1975-77)	6-20
6.2.2.3 - Autres espèces	6-21
6.2.3 - Evolution des tailles	6-22
6.2.3.1 - Brachysynodontis batensoda	6-22
6.2.3.2 - Alestes baremoze	6-23
6.2.3.3 - Synodontis schall	6-24
6.2.3.4 - Autres espèces	6-25
6.2.4 - Bilan des effets de la sécheresse sur les modalités de la reproduction	6-26
6.2.4.1 - Espèces migratrices	6-26
6.2.4.2 - Espèces sédentaires	6-28
<u>Conclusion</u>	

CHAPITRE 7 - MIGRATIONS DES JEUNES POISSONS VERS LE LAC TCHAD A LA DECRUE DE LA PLAINE INONDEE DU NORD-CAMEROUN	7-1
7.1 - <u>Méthodologie d'échantillonnage et résultats généraux</u>	7-1
7.1.1 - Objectifs	7-2
7.1.2 - Echantillonnage	7-3
7.1.2.1 - Choix de l'engin d'échantillonnage	7-3
7.1.2.2 - La pêche traditionnelle de l'El Beid	7-3
A/ Technique de pêche	
B/ Aperçu des efforts de pêche et des rendements	
7.1.3 - Biais d'échantillonnage et significativité des données	7-7
7.1.3.1 - Biais liés à l'engin	7-7
7.1.3.2 - Biais liés à la technique de pêche	7-7
7.1.3.3 - Biais liés aux pêcheurs	7-7
7.1.4 - Protocole d'échantillonnage et de saisie	7-9
7.1.5 - Résultats généraux	7-10
7.1.5.1 - Les espèces rencontrées	7-10
7.1.5.2 - Les tendances évolutives des peuplements de dévalaison	7-11
<u>Conclusion - Discussion</u>	7-16
7.2 - <u>Comportement et rythmes d'activité des principales espèces</u>	7-18
7.2.1 - Variation d'abondance et tendance saisonnière	7-19
7.2.1.1 - Les tendances saisonnières	7-20
7.2.1.2 - Affinités interspécifiques d'après les profils saisonniers	7-20
7.2.1.3 - Relations entre migrations et caractéristiques environnementales	7-22
7.2.1.4 - Discussion	7-22
7.2.2 - Rythmes lunaires	7-25
7.2.2.1 - Le peuplement de dévalaison et le rythme lunaire	7-25
7.2.2.2 - Abondances spécifiques et rythme lunaire	7-27
7.2.3 - Rythmes nycthémeraux	7-30
7.2.3.1 - Caractérisation des rythmes spécifiques	7-30
7.2.3.2 - Rythme nycthémeraux et activité alimentaire	7-32
7.2.4 - Interactions entre rythmes d'activité	7-32
7.2.4.1 - Influence des phases hydrologiques sur le rythme circadien	7-32
7.2.4.2 - Influence des phases hydrologiques sur le rythme lunaire	7-34

7.2.5 - Discussion	7-35
7.2.5.1 - L'influence lunaire sur l'activité des poissons	7-35
7.2.5.2 - L'influence nycthémérale sur l'activité des poissons	7-37
7.2.5.3 - Rythmes saisonniers et migrations	7-38
<u>Conclusion</u>	7-39
7.3 - <u>Variations annuelles en fonction de l'hydrologie</u>	7-41
7.3.1 - Influence de la sécheresse 1972/73	7-43
7.3.1.1 - Conséquences de la destruction des stocks	7-44
A/ Les espèces de décrue	
B/ Les espèces de crue	
7.3.1.2 - Conséquences de la transformation du lac Tchad	7-47
A/ Différences globales entre 1968 et 1978	
B/ Composition spécifique	
C/ Distribution temporelle des captures	
7.3.1.3 - Discussion	7-52
A/ Les sédentaires	
B/ Les migrateurs fluvio-lacustres	
7.3.2 - Influence du volume de la crue	7-55
7.3.2.1 - Composantes du peuplement	7-55
7.3.2.2 - Production halieutique	7-56
7.3.2.3 - La taille des poissons capturés	7-59
A/ Sarotherodon niloticus	
B/ Siluranodon auritus	
C/ Brienomyrus niger	
D/ Pollimyrus isidori	
E/ Hyperopisus bebe	
F/ Alestes baremoze	
7.3.2.4 - Discussion	7-65
<u>Conclusion</u>	7-68

QUATRIEME PARTIE - SYNTHESE ECOLOGIQUE ET EXPLOITATION DU MILIEU

CHAPITRE 8 - CARACTERISTIQUES ENVIRONNEMENTALES DES LACS PLATS ET ORIGINALITE DU LAC TCHAD	8-1
8.1 - <u>Etudes de cas</u>	8-2
8.1.1 - Le lac de Guiers	8-2
8.1.2 - Les lacs de la "Rift Valley"	8-3
8.1.2.1 - Lacs d'Éthiopie	8-4
8.1.2.2 - La vallée est du Rift (lacs du Kenya)	8-4
A/ Lac Baringo	
B/ Lac Naivasha	
C/ Lac Nakuru	
D/ Lac Turkana	
8.1.2.3 - La vallée ouest du Rift : le lac George	8-8
8.1.3 - Le lac Tumba	8-10
8.1.4 - Le lac Chilwa	8-12
8.2 - <u>Conséquences de quelques traits environnementaux communs aux lacs plats</u>	8-14
8.2.1 - Polymictisme	8-14
8.2.2 - Le rôle des zones d'herbiers	8-16
8.2.3 - Variabilité saisonnière et instabilité interannuelle	8-17
8.3 - <u>Les particularités environnementales du système tchadien</u>	8-20
8.3.1 - Extension des zones de rivage	8-20
8.3.2 - Rôle des zones inondées	8-21
8.4 - <u>Le rôle des facteurs abiotiques sur la production lacustre</u>	8-23
8.4.1 - Les grands types de facteurs abiotiques identifiés pour leur action sur la productivité lacustre	8-23
8.4.2 - L'indice morpho-édaphique	8-24
<u>Conclusion</u>	8-26

CHAPITRE 9 - STRATEGIES ADAPTATIVES DES ESPECES	9-1
9.1 - <u>Stratégies de respiration</u>	9-2
9.1.1 - Les adaptations respiratoires	9-3
9.1.1.1 - La respiration aérienne	9-4
9.1.1.2 - La respiration aquatique de surface	9-5
9.1.1.3 - Adaptations physiologiques	9-6
A/ Richesse en hémoglobine	
B/ L'affinité hémoglobine-oxygène	
9.1.2 - Conclusion	9-9
9.2 - <u>Stratégies de reproduction</u>	9-11
9.2.1 - Polymorphisme de la reproduction d' <u>Alestes baremoze</u> en Tchad Normal	9-13
9.2.1.1 - Avantages et inconvénients de la migration fluvio-lacustre	9-13
9.2.1.2 - Aspects énergétiques	9-15
9.2.2- Polymorphisme de la reproduction d' <u>Hydrocynus forskalii</u>	9-16
9.2.3 - Polymorphisme démographique chez <u>Alestes nurse</u>	9-18
9.2.4 - Discussion	9-21
<u>Conclusion</u>	9-23

CHAPITRE 10 - STRATEGIES ICHTYOCOENOTIQUES	10-1
10.1 - <u>Origine des poissons des lacs Tchad et Turkana</u>	10-2
10.1.1- Paléobiogéographie de la faune ichtyologique tchadienne	10-2
10.1.2 - Paléobiogéographie de l'ichtyofaune du lac Turkana	10-5
10.1.3- Comparaison qualitative des ichtyofaunes des lacs Tchad et Turkana	10-6
10.1.3.1 - La richesse spécifique	10-6
A/ Richesse spécifique et liaison fluvio-lacustre	
B/ Richesse spécifique et superficie de l'écosystème	
C/ Richesse spécifique et hétérogénéité spatiale	
D/ Hétérogénéité spatiale et diversité génétique	
10.1.3.2 - La spéciation en milieu lacustre	10-14
A/ L'isolement génétique	
B/ Ressources disponibles	
C/ Durée des phénomènes conduisant à la spéciation	
<u>Conclusion</u>	10-20
10.2 - <u>Structure des peuplements et environnement</u>	10-21
10.2.1 - Tchad Normal	10-21
10.2.1.1 - Facteurs intrinsèques	10-23
10.2.1.2 - Facteurs extrinsèques	10-25
10.2.2 - Assèchement et Petit Tchad	10-26
<u>Conclusion</u>	10-30
<u>Discussion sur la synthèse écologique (chap. 8, 9 et 10)</u>	10-32



11.5.2 - La production de banda	11-26
11.5.3 - La production des pêcheries fluviales des zones d'inondation	11-26
11.6 - <u>Influence de la pêche sur les stocks</u>	11-28
11.6.1 - Stocks de la cuvette nord	11-28
11.6.2 - Jeunes poissons de l'El Beïd	11-29
11.7 - <u>Aménagements hydro-agricoles et pêcheries</u>	11-31
11.7.1 - La pêche potentiel de développement	11-31
11.7.2 - Aménagement des Yaérés : le projet SEMRY	11-32
11.7.3 - Recherche d'une utilisation optimale des ressources en eau	11-35
11.7.3.1 - Cas du lac Tchad	11-35
11.7.3.2 - Cas du Yaéré	11-36
11.7.3.3 - Discussion	11-37
<u>Conclusion</u>	11-40

CONCLUSION GENERALE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

TABLE DES MATIERES
