

Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun

II - Comportement et rythmes d'activité des principales espèces

Vincent BÉNECH (1) et Jacques QUENSIÈRE (1)

RÉSUMÉ

L'El Beïd draine vers le lac Tchad une partie importante des eaux du Grand Yaéré, plaine d'inondation du Logone dans le Nord Cameroun (fig. 1). Les jeunes poissons qui ont effectué leur première croissance dans la plaine empruntent l'El Beïd pour gagner un milieu permanent.

Ces dévalaisons de poissons ont été régulièrement échantillonnées entre 1974 et 1979 selon un protocole déjà exposé (Bénech, Quensièrre, 1982). L'échantillonnage permet de mettre en évidence trois types d'organisation du peuplement de dévalaison correspondant à trois échelles de temps: saisonnière, lunaire et nycthémérale.

L'organisation saisonnière se résume en une série de migrations spécifiques plus ou moins chevauchantes, regroupées en deux vagues distinctes. La seconde vague pouvant se confondre partiellement avec la première lorsque les crues du Logone sont de faible importance (fig. 3). La structure saisonnière de dévalaison est rapprochée des mécanismes de l'inondation exposés dans l'étude hydrologique du Yaéré (BÉNECH, QUENSIÈRE, VIDY, 1982).

Les organisations nycthémérale et lunaire sont étudiées tant au niveau du peuplement global qu'au niveau spécifique. L'influence lunaire est plus facilement perçue au niveau global (fig. 7 et 8) qu'au niveau spécifique (fig. 9 et 10). L'influence nycthémérale apparaît clairement aux deux niveaux (fig. 11 et 13). On distingue quatre groupes d'espèces en fonction de leurs rythmes d'activité nycthémérale: les espèces diurnes, nocturnes, crépusculaires, crépusculaires et nocturnes. Il semble que, contrairement aux deux autres échelles de temps, la lunaison n'affecte pas toutes les espèces.

Les interactions entre les différentes structures temporelles sont également étudiées. On note des changements du rythme nycthéméral et du rythme lunaire selon la phase hydrologique considérée (fig. 14). Le rythme nycthéméral semble modifié en fonction des phases lunaires (fig. 16); cet effet n'est pas évident comme celui résultant de l'hydrologie.

MOTS-CLÉS : Afrique — Bassin tchadien — Poissons — Plaines inondées — Migrations — Rythme d'activité — Influences lunaires — Rythme nycthéméral.

ABSTRACT

FISH MIGRATIONS TOWARDS LAKE CHAD DURING THE FALL OF THE NORTHERN CAMEROONS FOOD PLAIN.
II — BEHAVIOUR AND RHYTHMS OF ACTIVITY IN THE MAIN SPECIES

The El Beïd river drains towards Lake Chad an important part of water from the "Yaéré" which is the floodplain of the Logone river in the Northern Cameroons (fig. 1). The young fishes which have achieved their first growth in the plain use El Beïd to join a permanent water area.

These downstream fish migrations were subject to regular samplings from 1974 to 1979 according to a method already presented (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982). This sampling makes it possible to reveal three types of organization concerning the downstream fish community, they correspond to three time scales: seasonal, lunar and diurnal.

(1) Chargé de recherche à l'O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris.

The seasonal organization amounts to a series of more or less overlapping specific migrations which are grouped into two different waves. The second wave can be partially assimilated with the first one when the Logone floods are low (fig. 3). This downstream seasonal organization can be related to the flooding mechanisms which are presented in the hydrological study about the Yaéré (BÈNECH, QUENSIÈRE, VIDY, 1982).

The diel and lunar organizations are studied both at the level of the whole fish community and at the specific level. The lunar influence is more easily observed at the global level (fig. 7 and 8) than at the specific level (fig. 9 and 10). The diel influence appears clearly at both levels (fig. 11 and 13). Four groups of species can be distinguished according to their rhythms of diel activity: the diurnal species, the nocturnal species, the crepuscular species, both crepuscular and nocturnal species. It seems that unlike the other time scales, lunar influence does not affect all the species.

The interactions between the different temporal structures are also studied. Changes in the diel rhythm and in the lunar rhythm are observed in relation to hydrological period under consideration (fig. 14). The diel rhythm seems to be modified in relation to moon phases (fig. 16); this effect is not obvious like that owing to hydrology.

KEY WORDS : Africa — Lake Chad basin — Fish — Flood plains — Migrations — Activity patterns — Moon phases — Circadian rhythms.

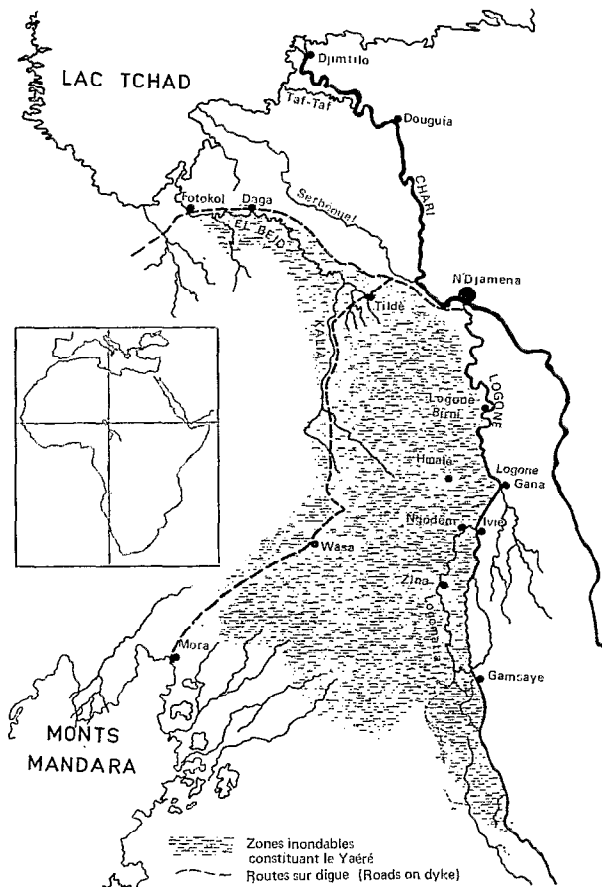


FIG. 1. — Carte de situation du Yaéré et de l'El Beid.
Situation of the Yaéré and the El Beid. Floodplain or
"Yaéré" is hachured.

INTRODUCTION

Après avoir présenté, dans deux précédentes notes, la description du milieu et son hydrologie (BÈNECH, QUENSIÈRE, VIDY, 1982), la méthodologie d'échantillonnage et les résultats généraux auxquels elle permet d'accéder (BÈNECH, QUENSIÈRE, 1982), nous abordons ici l'étude de la structure temporelle intra-annuelle des migrations de poissons dans l'El Beid. Nous nous appuyons sur les observations de DURAND (1970, 1971) qui montrent ou suggèrent l'influence de la saison, de la lunaison et du nyctémère sur la structuration de ces dévalaisons. Pour décrire ces structures, nous utiliserons les propriétés de répétitivité et de continuité du protocole d'échantillonnage demeuré constant pendant toute la durée de l'étude. Nous évoquerons ensuite les interactions entre ces diverses influences.

1. VARIATION D'ABONDANCE ET TENDANCE SAISONNIÈRE

L'étude des courbes de capture suggère que la plupart des dévalaisons spécifiques se produisent de façon groupée. Les *Hyperopisus bebe*, par exemple, sont principalement capturés lors du maximum de crue. Cependant, la mise en évidence et la comparaison des déplacements spécifiques saisonniers sont malaisées à partir des données brutes car la variabilité des captures, liée aux aléas de l'échantillonnage et à d'autres modalités du comportement du poisson, constitue un bruit de fond qui se superpose au phénomène saisonnier. Nous avons utilisé les propriétés de régularité et de répétitivité de l'échantillonnage pour effectuer un lissage par la méthode des moyennes

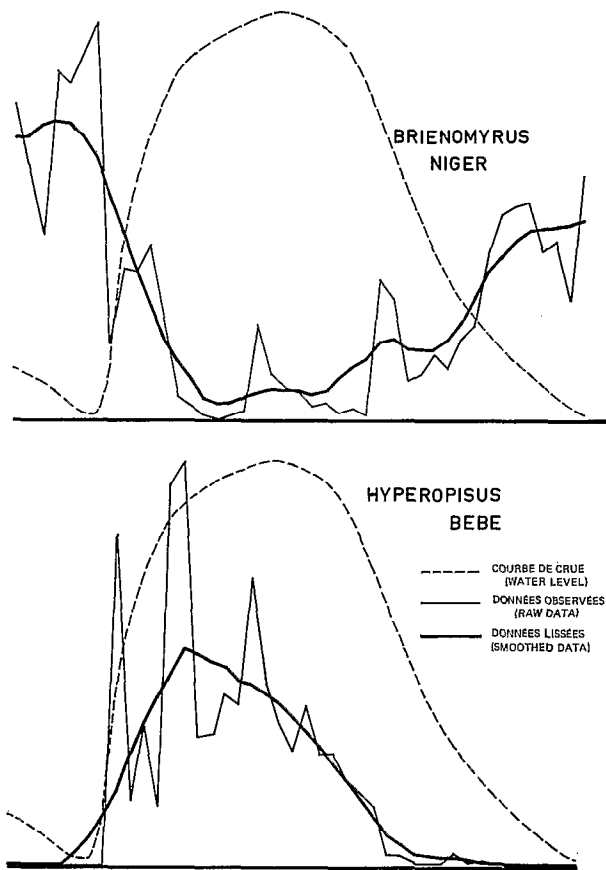


FIG. 2. — Profils saisonniers types (voir explications § 1 dans le texte).

Typical seasonal profiles (see explanations § 1).

mobiles ; on schématise ainsi la variation saisonnière d'abondance de chaque espèce au cours du cycle hydrologique (fig. 2).

1.1. Les tendances saisonnières

Les courbes de capture spécifiques ainsi lissées se répartissent en deux types de profils (fig. 3) :

— Le premier, caractérisé par des modes précoces et bien marqués, regroupe les courbes spécifiques à tendance unimodale (*Alestes baremoze*, *Hyperopisus bebe*) avec, certaines années, un second mode rapproché (*Alestes dentex*, *Distichodus rostratus*, *Alestes nurse*).

En dehors de ces pics d'abondance, les espèces sont rares, voire absentes des relevés. *Mormyrus rume* fait exception avec un second mode plus ou moins accentué selon les années, lors de l'étiage.

— Le second groupe comprend des courbes spécifiques à tendance unimodale moins marquée. On observe généralement un mode principal lors de la période de décrue, souvent accompagné de modes secondaires soit au tout début des observations, à la montée des eaux (*Petrocephalus* spp.), soit à l'étiage (*Brachysynodontis batensoda*). En dehors de ces périodes d'abondance maximale les espèces de ce second groupe sont rarement absentes des relevés.

Qu'elles soient de l'un ou l'autre type, les courbes de tendance saisonnière montrent le regroupement des individus d'une même espèce en une ou plusieurs vagues successives de dévalaisons. Nous avons tenté de préciser la stabilité et le déterminisme de ces déplacements en masse — que l'on a coutume d'appeler « migration » — en étudiant d'une part les affinités entre profils spécifiques saisonniers et, d'autre part, les relations probables entre ces profils et les descripteurs environnementaux dont la description détaillée figure dans une précédente note (BÉNECH, QUENSIÈRE, VIDY, 1982).

1.2. Affinités inter-spécifiques d'après les profils saisonniers

La recherche des affinités entre profils spécifiques (tendances saisonnières) a été réalisée par une classification hiérarchique indicée calculée de façon ascendante à partir de la distance du χ^2 et du critère de maximisation du moment centré d'ordre deux (JAMBU et LEBEAUX, 1978). Ce traitement a été effectué sur le tableau des données recueillies entre 1975 et 1978, lissées année par année, et exprimées en pourcentages afin d'éliminer un éventuel effet de taille. Les données recueillies au cours de la campagne 1974-75 n'ont pas été prises en considération parce que la proximité de la période de sécheresse pouvait altérer cette année-là le comportement habituel des espèces (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982). La hiérarchie ainsi obtenue met en évidence deux ensembles fortement disjoints correspondant aux deux types de courbes précédemment décrits (fig. 4) :

— Le premier ensemble (nœud 37) comprend les espèces abondantes de l'étiage de l'El Beïd à l'étalement de hautes eaux : *Alestes baremoze*, *Alestes dentex*, *A. nurse*, *Marcusenius cyprinoïdes*, *Mormyrus rume*, *Pollimyrus isidori*, *Distichodus rostratus*, *Labeo senegalensis*.

— Le second ensemble (nœud 38) regroupe les espèces abondantes de la décrue à l'étiage : *Schilbe mystus*, *Barbus* spp., *Sarotherodon niloticus*, *S. galilaeus*, *S. aureus*, *Tilapia zillii*, *Siluranodon auritus*, *Brachysynodontis batensoda*, *Brienomyrus niger*, *Petrocephalus* spp., *Clarias* spp.

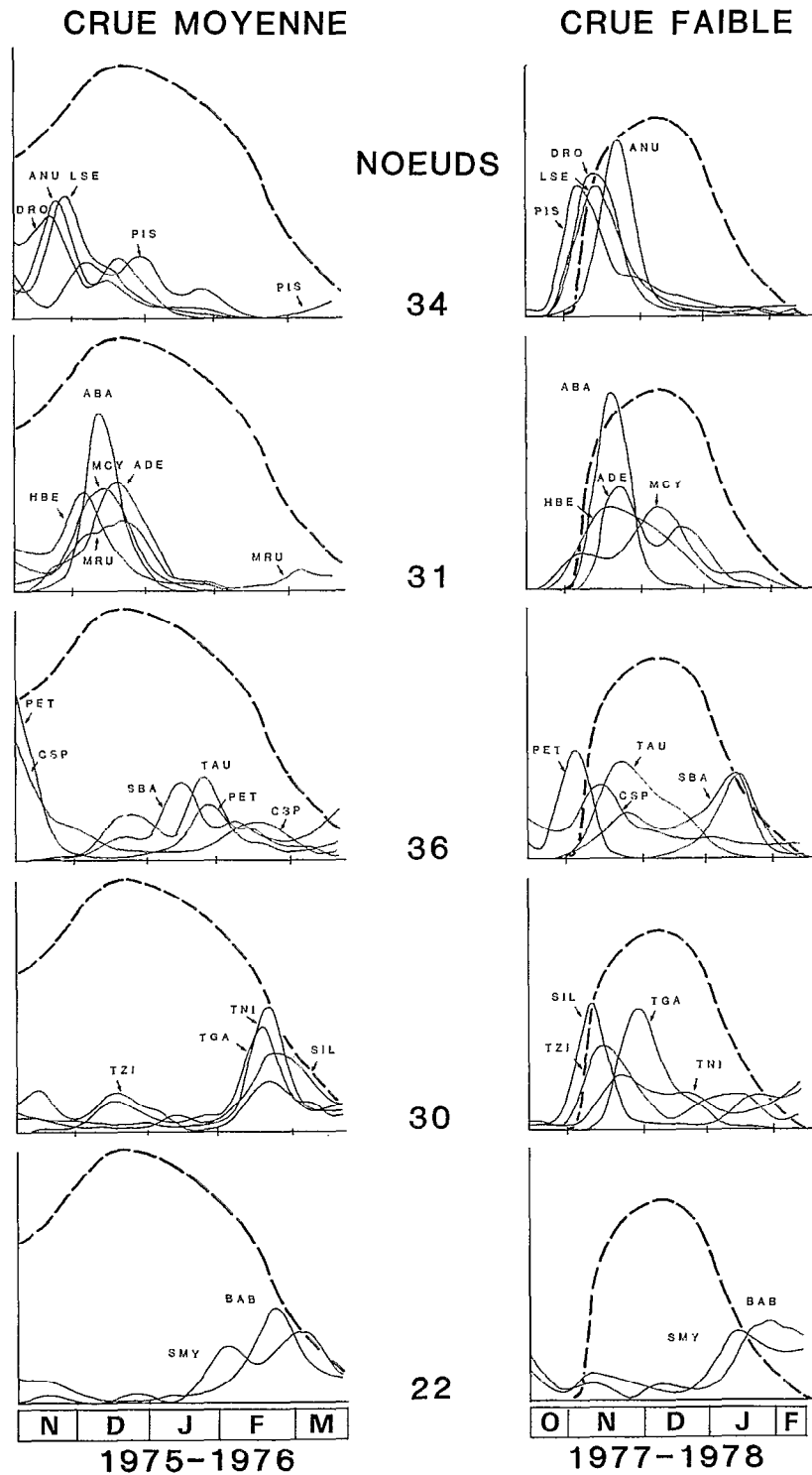


FIG. 3. — Profils saisonniers lissés regroupés en fonction des résultats de la classification hiérarchique (cf. fig. 4) pour deux crues dissemblables.

Smoothed seasonal profiles concerning two different floods, grouped according to the results of the hierarchical ascending classification (fig. 4).

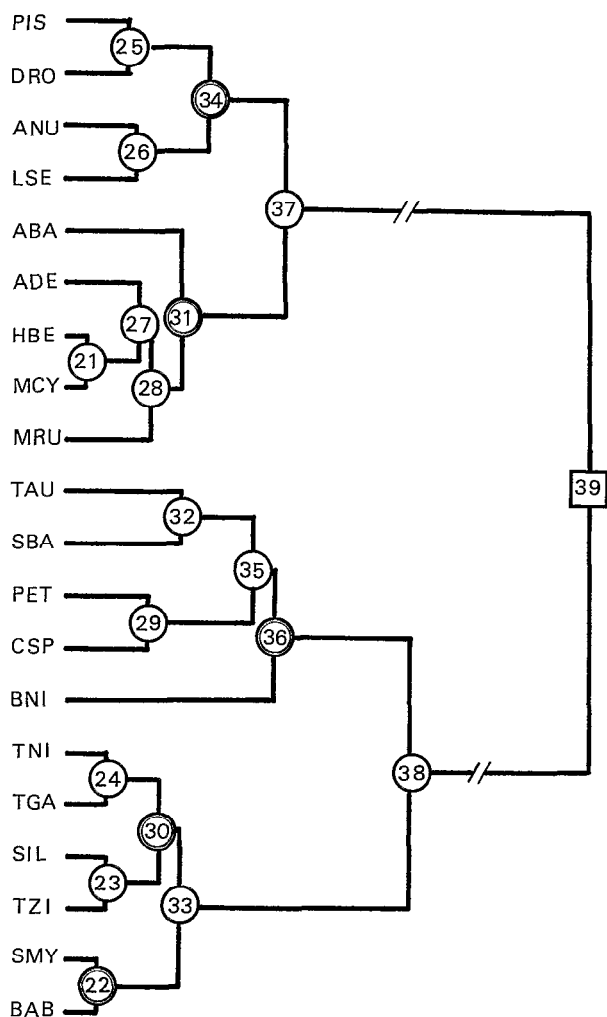


FIG. 4. — Classification hiérarchique ascendante des espèces en fonction de leurs profils saisonniers (cf. fig. 3). Abréviations, tabl. VII.

Hierarchical ascending classification of the species in relation to their seasonal profiles (Fig. 3). Abbreviations, tabl. VII.

Chacun de ces ensembles se décompose à son tour en deux sous-ensembles, respectivement les nœuds 31 et 34 et les nœuds 33 et 36, avec une plus grande homogénéité des profils spécifiques du premier ensemble (nœud 37) que du second (nœud 38), comme l'indiquent les indices respectifs (ou diamètres) des nœuds.

1.3. Relations entre migrations et caractéristiques environnementales

Pour faire apparaître les liaisons pouvant exister entre les tendances spécifiques saisonnières et l'évolu-

tion des caractéristiques environnementales, nous avons réalisé un tableau de contingence croisant les modalités des descripteurs physico-chimiques et hydrologiques observés avec les abondances spécifiques. Pour ce faire, chaque descripteur du milieu (hauteur d'eau à Daga, conductivité, transparence, débit, température moyenne et écart journalier de température) a été décomposé pour chaque année en cinq classes ou modalités équiprobables. Les fréquences spécifiques lissées ont été fragmentées en trois classes équiprobables; la première correspond à l'absence ou à une faible présence, la seconde à une abondance moyenne et la troisième à une forte abondance pour l'espèce et l'année considérées.

Les résultats de cette analyse indiquent qu'un très important pourcentage d'inertie est restitué par les deux premiers axes ($\lambda_1 = 0,23317$; 58,83 % d'inertie et $\lambda_2 = 0,08119$; 20,48 % d'inertie) fortement structurés par les descripteurs hydrologiques. La conductivité et la température ont des contributions négligeables à ces axes (la température n'intervient pas du tout dans la définition du premier axe). Ce ne sont pas des variables structurantes des groupements décrits par l'analyse.

Le premier axe oppose les forts débits et les fortes hauteurs d'eau (coordonnées positives), aux faibles débits et aux faibles hauteurs d'eau (coordonnées négatives), et suffit à décrire les affinités des espèces vis-à-vis des conditions hydrologiques. Les espèces les plus fortement corrélées à cet axe sont celles du nœud 37 de la classification hiérarchique (tabl. I et fig. 4), ainsi que trois espèces qui appartiennent au nœud 38. Toutes ces espèces sont corrélées par leurs classes 1 (absence ou rareté) et par leurs classes 3 (fortes abondances). Les autres espèces, soit la totalité du nœud 36 et trois espèces du nœud 33 sont beaucoup plus faiblement corrélées à l'axe 1.

Cette analyse suggère donc 1) une forte dépendance des migrations des espèces du nœud 37 avec le pic de crue de l'El Beïd, 2) une forte dépendance des *Barbus* spp., *Schilbe mystus* et *Siluranodon auritus* vis-à-vis des basses eaux, ainsi que 3) une certaine indifférence des autres espèces vis-à-vis de l'évolution des facteurs hydrologiques, du moins tels qu'ils sont décrits dans l'analyse.

1.4. Discussion

En ce qui concerne les espèces du nœud 37 les conclusions de cette analyse sont parfaitement confirmées par un retour aux données et la comparaison des tendances spécifiques saisonnières avec la courbe de crue de l'El Beïd (fig. 3). On observe, quelle que soit l'année, une concordance entre la

TABLEAU I

Analyse factorielle des correspondances du tableau de contingence croisant les classes d'abondance spécifique avec les caractéristiques mésologiques de l'El Beïd.

Coordonnées (Coord) sur le premier axe pour les classes d'abondance (modalités) les mieux corrélées à cet axe (Correl).

Correspondence analysis on the contingency table relating specific classes of abundance with the hydrology and physical water characteristics of the El Beïd river.

Coordinates (Coord) on the axis 1 of classes of abundance (modalities) the best correlated with this axis (Correl).

		MODALITÉ 1 (ABSENCE OU RARETÉ DE L'ESPÈCE)		MODALITÉ 3 (ABONDANCE DE L'ESPÈCE)	
		Correl	Coord	Correl	Coord
Nœud 37 (cf. fig. 4)	Espèce				
	HBE.....	862	— 853	819	755
	MRU.....	761	— 558	681	593
	MCY.....	836	— 844	868	754
	PIS.....	883	— 839	792	700
	ADE.....	932	— 680	895	788
	ABA.....	818	— 519	827	878
	ANU.....	704	— 481	826	784
	DRO.....	942	— 651	699	603
LSE.....	752	— 677	572	420	
Nœud 38	SIL.....	817	621	711	— 667
	SCH.....	777	510	883	— 774
	BAB.....	861	673	852	— 826

période des hautes eaux et les migrations des espèces des nœuds 31 et 34. Les espèces du nœud 34 ayant tendance à migrer vers la fin de la période de crue et celles du nœud 31 lors de l'étalement des hautes eaux et le début de la décrue. Ces espèces évoluent donc dans le Yaéré à la même vitesse que le flot de débordement. Elles suivent le réseau de drains par où il s'écoule, ou du moins s'en écartent peu. Ces espèces qui affectionnent les eaux relativement claires, faiblement conductrices et bien oxygénées qui s'écoulent par les drains, sont caractéristiques des peuplements de grand lac Tchad.

En ce qui concerne les espèces des nœuds 33 et 36, on observe (fig. 3) les années de crue moyenne, des migrations nettement plus tardives. Les modes d'abondance des espèces du nœud 36 correspondent à la phase de décrue et celles du nœud 33 à la fin de la décrue et au début de l'étiage. Cependant, étant donné la correspondance entre l'accroissement des fréquences de capture des espèces du nœud 36 et surtout de celles du nœud 33 avec les basses eaux et l'étiage, on peut s'interroger sur la réalité des migrations de ces espèces. De telles courbes pourraient également résulter d'un accroissement de la vulnérabilité d'un peuplement résiduel dans un milieu en

cours d'assèchement. Les observations effectuées lors de crues faibles permettent de lever cette ambiguïté. On constate ces années-là un déplacement de la majorité des modes de capture des espèces du nœud 38 ; elles apparaissent en même temps que les espèces du nœud 37, lors du maximum de la crue. Il ne peut donc s'agir de captures effectuées au dépens d'un peuplement résiduel. Il faut noter cependant la différence de comportement apparent de quatre espèces du nœud 38 en 1977-78 : *S. mystus*, *Barbus* spp., *B. batensoda* et *Petrocephalus* spp.

Schilbe mystus et *Barbus* spp. présentent un seul pic d'abondance, mais à l'étiage. Il pourrait donc s'agir d'espèces réellement non migratrices. Il est possible que l'abondance de *Barbus* spp. soit en partie due à un biais d'échantillonnage car ces espèces ne sont capturées au broulou que dans le lit mineur de l'El Beïd. Une ambiguïté subsiste donc sur la réalité des migrations des espèces de ce genre, encore assez mal connues parce que mal définies d'un point de vue systématique. WHITEHEAD (1959) considère *Schilbe mystus* comme une espèce migratrice. De nombreuses observations effectuées en différents points de l'ensemble fluvio-lacustre tchadien permettent de penser

qu'elle y est également migratrice, bien qu'elle ne se déplace dans l'El Beïd qu'en début de crue et/ou lors de l'installation de l'étiage, comme DURAND (1971) l'avait déjà remarqué.

La présence tardive de *Schilbe mystus* et *Barbus* spp. explicite les positions de leurs projections sur l'axe 1 (tabl. I). Ce sont les seules espèces dont l'abondance est toujours en relation avec l'étiage.

Brachysynodontis batensoda et *Petrocephalus* spp. présentent en 1977-78 un second pic à l'étiage qui peut s'expliquer par un étalement de leur migration, lié à leur abondance cette année-là : 16 438 individus capturés pour *Petrocephalus* spp. et 10 678 pour *B. batensoda*, soit quatre à cinq fois plus que les années précédentes.

Des pêches au poison effectuées en juin 1976 en amont de la Kalia et dans des mares du Yaéré

indiquent un peuplement résiduel à base essentiellement de *B. niger* et *Clarias* spp., secondairement de *T. zillii* et *S. auritus* (fig. 5-B). Par ailleurs, les années où les observations ont démarré en tout début de crue (1975-76 et 1977-78), on note une certaine abondance des espèces du nœud 36 (*Clarias* spp., *Petrocephalus* spp.), mais surtout du nœud 33 (*S. auritus*, *T. zillii*, *Barbus* spp.). Ce sont donc les espèces du nœud 38 qui constituent l'essentiel du peuplement résiduel du Yaéré à la saison sèche.

Dans d'autres stations d'observation du bassin tchadien, les espèces constituant le nœud 36 sont habituellement rencontrées dans des milieux palustres. Les espèces du nœud 33, bien que moins rustiques que les précédentes, peuvent prospérer dans des milieux comparables, sans toutefois se maintenir si les conditions d'oxygénation ou de

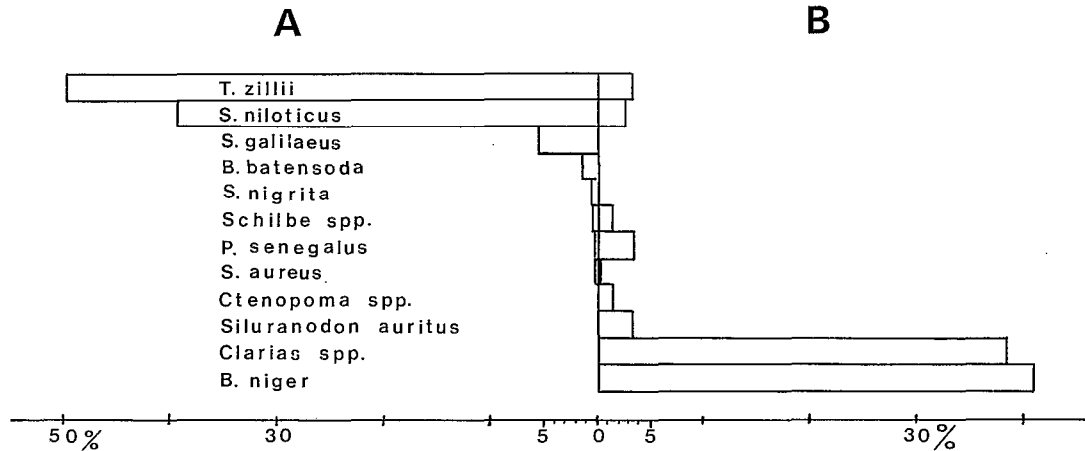


Fig. 5. — Abondance des espèces constituant le peuplement résiduel : A — dans les mares du lit mineur de l'El Beïd ; B — dans les mares résiduelles du Yaéré.

Abundance of the species representing the residual population : A — of the ponds in the low flow channel of the El Beïd ; B — of the residual ponds of the Yaéré.

turbidité deviennent particulièrement mauvaises. On trouve généralement peu d'espèces de ce groupe dans les mares du Yaéré ; on les rencontre dans les mares résiduelles de l'El Beïd où elles se laissent piéger par la décrue (fig. 5-A).

En conclusion les espèces du nœud 38 effectuent, pour une part de leur population au moins, des migrations catadromes comparables à celles du nœud 37, bien qu'une partie de ces populations soit susceptible de se maintenir sur place.

Pour les crues moyennes, le décalage dans le temps

des deux groupes ne s'explique simplement que par une différence de comportement. Les espèces du nœud 38 colonisant les plaines latérales qui ne se vident que lorsque le flot de crue s'est écoulé par les drains ; le groupe 37, au contraire, traversant plus ou moins directement le Yaéré en empruntant le réseau de drainage.

Les années de crue faible les plaines latérales ne sont pas inondées et les espèces du nœud 38 sont contraintes de dévaler avec celles du nœud 37.

2. RYTHMES LUNAIRES

Les tendances saisonnières spécifiques étant définies, il est possible d'analyser les résidus ou différences entre valeurs lissées et valeurs observées afin de définir s'ils comportent une composante systématique ou si, au contraire, ils ne reflètent que les hasards de l'échantillonnage. L'analyse de la variabilité systématique des résidus est habituellement menée à l'aide de méthodes statistiques adaptées : corrélogrammes, périodogrammes, etc. L'application de telles méthodes nécessite de longues séries dont nous ne disposons pas ici du fait de la brièveté de la durée de mise en eau de l'El Beïd. Brièveté encore accrue par les phénomènes migratoires puisque seule la période de migration de chaque espèce permet la mise en évidence d'une éventuelle variabilité systématique. Faute de pouvoir mener une étude statistique rigoureuse, nous chercherons des éléments de discussion sur les rythmes lunaires.

Une périodicité d'abondance des captures associée au mois lunaire a déjà été observée chez des poissons en migration (DAGET, 1957 ; BLACHE et GOOSEN, 1954) et DURAND (1971) a pressenti le même phénomène au cours de ses premières études des pêcheries de l'El Beïd. Une activité accrue semble favoriser la capture des poissons par les engins de pêche passifs utilisés. Elle peut correspondre à un rythme biologique qui module de façon très générale la vitalité du poisson. La succession des couches otolithiques révèle en effet une périodicité métabolique cyclique du même type (PANELLA, 1973).

2.1. Le peuplement de dévalaison et le rythme lunaire

Après extraction de la tendance saisonnière, les résidus — recalés et positifs — sont débarrassés du bruit de fond par un filtrage des hautes fréquences. On optimise ainsi, en valeur relative, la mise en évidence des variations de périodicité lunaire comme le montre le spectre des périodes filtrées (fig. 6). Chaque série de données annuelles ainsi transformées est traitée par l'AFC.

TABLEAU II

Analyse factorielle sur les résidus lissés. Inertie expliquée par les axes 1 et 2 (en %).

Correspondence analysis made on the smoothed residues. Inertia explained by axes 1 and 2 (in terms of %).

	AXE 1	AXE 2	TOTAL
1974-75.....	46.97	27.58	74.55
1975-76.....	37.49	23.99	61.48
1976-77.....	39.52	24.96	64.48
1977-78.....	52.40	22.40	74.80

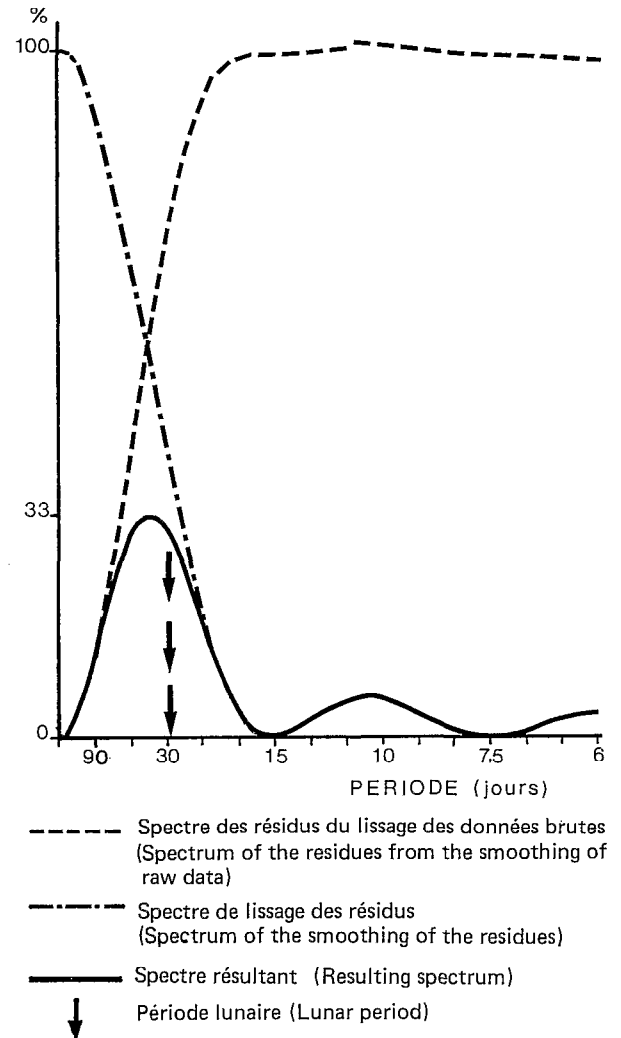


FIG. 6. — Spectres des périodes filtrées.
Spectrum of filtered periods.

Pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage, une opposition entre phases lunaires se traduit sur les deux premiers axes qui, selon les années, rendent compte de 61 % à 75 % de l'inertie totale.

Sur les plans de projection (fig. 7 a et 8 a), on observe une opposition entre les prélèvements de pleine lune et ceux de nouvelle lune, mais la réponse globale du peuplement aux phases lunaires apparaît plus clairement sur les graphiques retraçant l'évolution dans le temps des coordonnées factorielles des points observation (fig. 7 b et 8 b). Le premier axe restitue toujours l'opposition entre phases lunaires au cours de la montée des eaux. C'est pour cette phase hydrologique que le phénomène est le plus marqué.

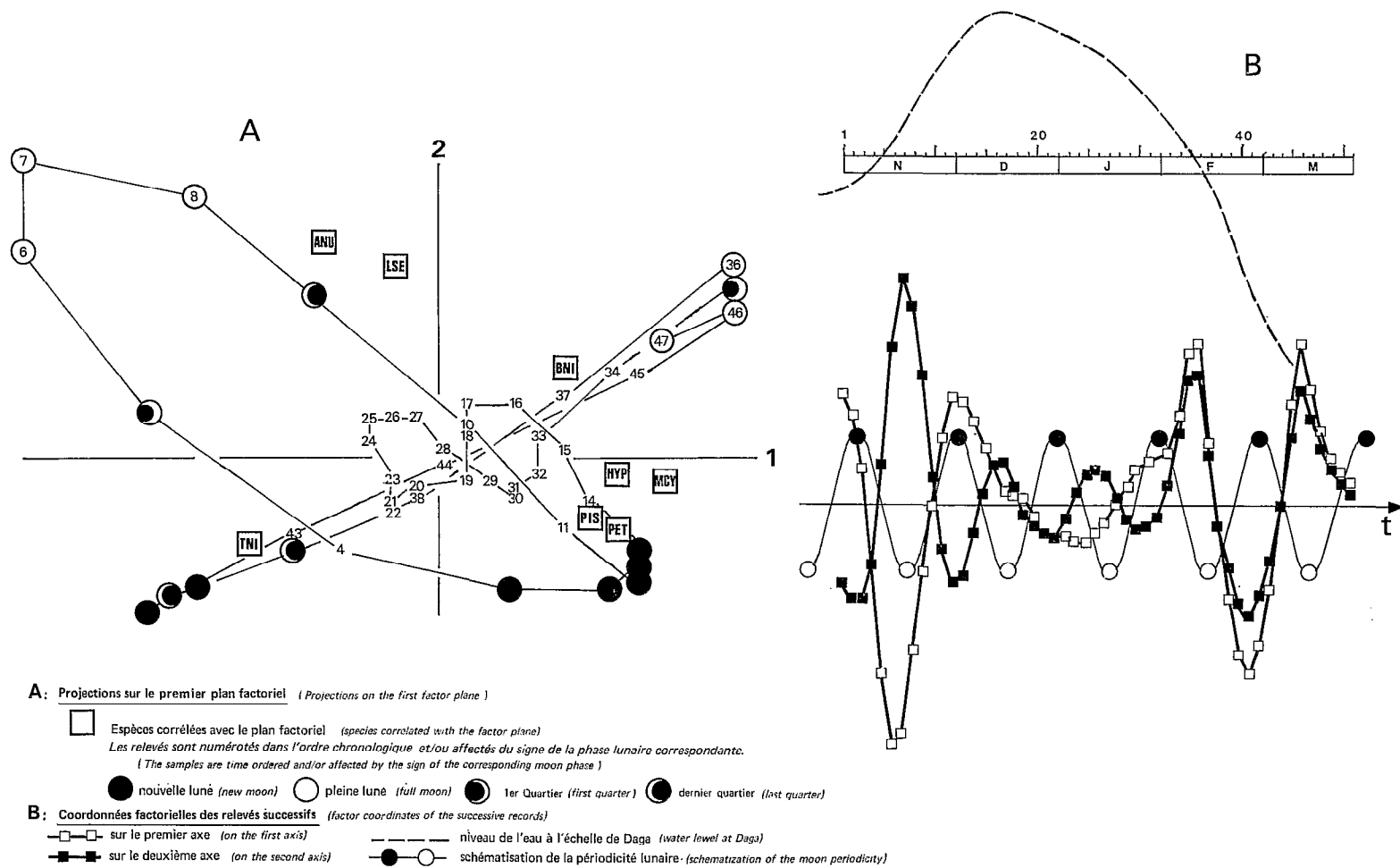


Fig. 7. — Influence des phases lunaires sur les captures de 1975/76. Analyse factorielle des correspondances sur les captures de 24 h après extraction de la tendance saisonnière (cf. § 21).

Moon influence on the catches of the 1975-76 period. Correspondence analysis on the diel catches after extraction of the seasonal trend (cf. § 21).

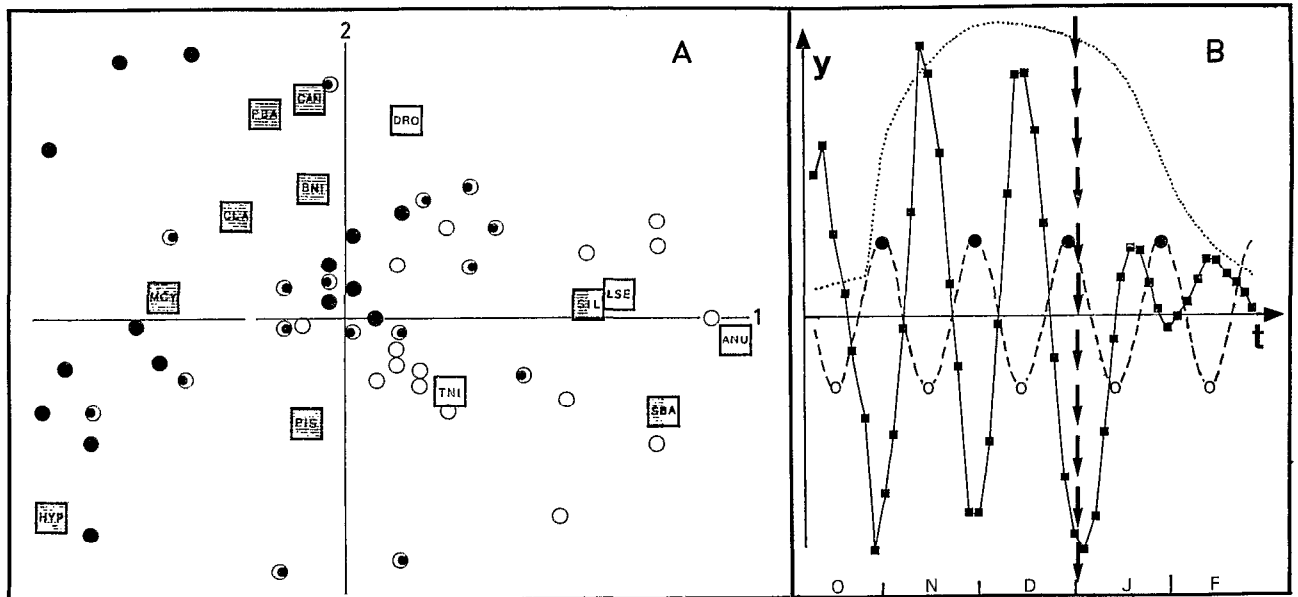


FIG. 8. — Influence des phases lunaires sur les captures de 1978/79. Analyse factorielle des correspondances sur les captures de 24 h après extraction de la tendance saisonnière (cf. § 21) : A — Projections sur le premier plan factoriel. Chaque point prélèvement est représenté par le signe de la phase lunaire correspondante (● nouvelle lune ; ○ pleine lune). Seules les espèces contribuant le plus à l'un des axes sont indiquées (cf. abréviations des noms d'espèces, tabl. VII). Les carrés hachurés indiquent les espèces nocturnes, les carrés semi-hachurés les espèces crépusculaires, les carrés blancs les espèces diurnes. B — Coordonnées des prélèvements successifs sur l'axe 1 (■) et comparaison avec l'alternance des phases lunaires (○ - - - ● - - - ●) et les phases hydrologiques (.....). Les flèches indiquent la date de perturbation du rythme nyctéméral.

Moon influence on the catches of the 1978/79 period. Correspondence analysis on the diel catches after extraction of the seasonal trend (cf. § 21) : A — Projection on the first factor plane. Each sample is mentioned by the closest moon phase (cf. fig. 7). Only the species bringing the greatest contribution to one of the axes are mentioned. Abbreviations, tabl. VII. The shaded squares show the nocturnal species, the half-shaded squares the crepuscular species and the white squares the diurnal species. B — Coordinates of the successive samples on axis 1 (■) and comparison with lunar periodicity (○ - - - ● - - - ●) and water level. Arrows indicate the date of the disturbance of diurnal activity.

Au moment de la décroissance, le synchronisme entre phases lunaires et coordonnées factorielles sur le premier axe est perturbé. Nous reviendrons ultérieurement sur ces changements dans l'étude des interactions entre cycles d'activité (§ 4-2). Le synchronisme entre les coordonnées factorielles et le cycle lunaire est très régulier sur l'axe 2 (fig. 7 b).

2.2. Abondances spécifiques et rythme lunaire

Nous pouvons faire une première vérification de ces tendances lunaires en revenant aux données de base (fig. 9). La comparaison de l'évolution chronologique des captures de *P. isidori* et de *A. nurse* montre effectivement une alternance des pics d'abondance de ces deux espèces en relation avec les phases lunaires, essentiellement pendant la crue et l'étape, au moment de l'abondance maximale de ces espèces. Une analyse de variance confirme l'influence des phases lunaires sur les captures par une valeur de F hautement significative bien que,

dans le cadre de séries temporelles, il soit très délicat d'appliquer les statistiques usuelles qui supposent l'indépendance des observations.

	F observé	F au seuil de 1 %
<i>Pollimyrus isidori</i>	4.17	3.91
<i>Alestes nurse</i>	7.30	4.20

La comparaison des résultats des différentes analyses (fig. 7, 8 ; cf. § 2.1) montrent certaines affinités spécifiques constantes pour une phase lunaire déterminée. C'est le cas de *A. nurse* pour la pleine lune et de *P. isidori* pour la nouvelle lune et le dernier quartier. Ces deux espèces présentent de fortes contributions aux axes. On rencontre également des espèces de contribution moindre, constamment liées à la même phase lunaire : *M. cyprinoides* pour la nouvelle lune, *B. batensoda* et *A. baremoze* pour la pleine lune. Les autres espèces présentent suivant les années des réactions contradictoires.

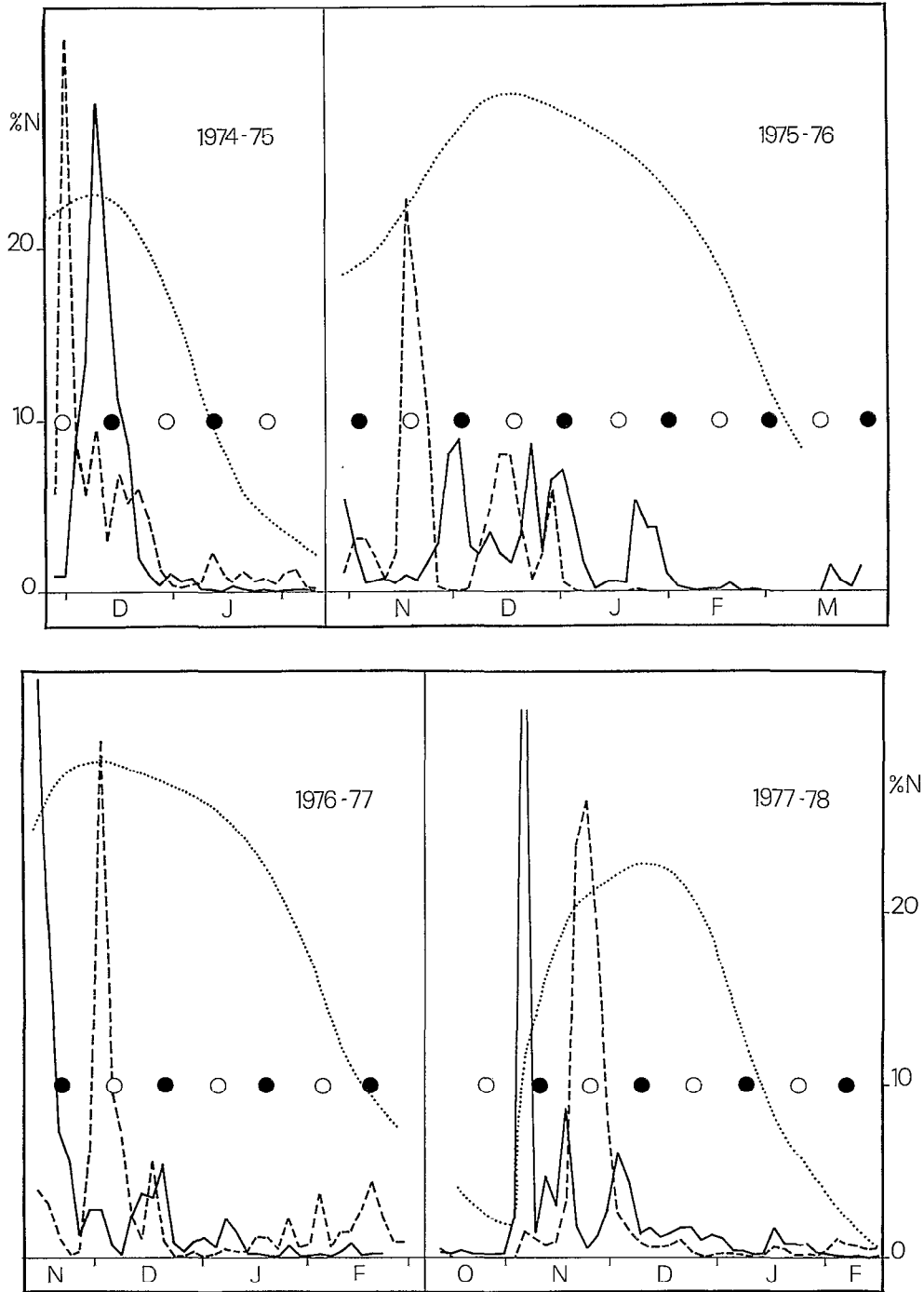


FIG. 9. — Répartition dans le temps des captures de *Pollimyrus isidori* (—) et *Alestes nurse* (---). Les captures spécifiques sont exprimées, pour chaque année, en % du nombre total des captures de l'espèce.

..... niveau d'eau à l'échelle de Daga.

● nouvelle lune.

○ pleine lune.

*Time distribution of the catches of *Pollimyrus isidori* (—) and *Alestes nurse* (---). The specific catches are expressed in terms of % of the whole catches of the species per year.*

..... water level.

● new moon.

○ full moon.

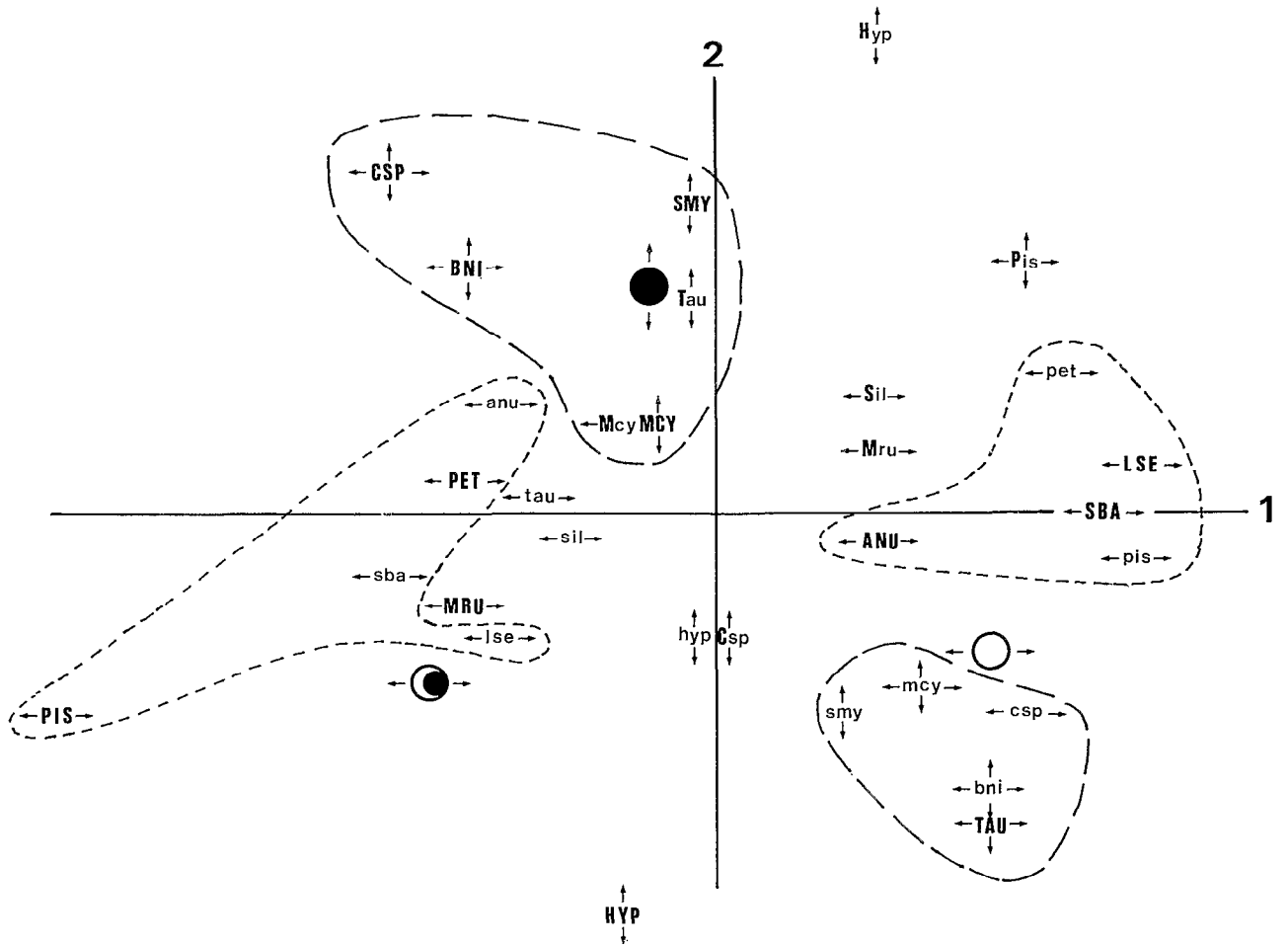


FIG. 10. — Analyse factorielle des correspondances d'un tableau de contingence croisant les résidus spécifiques recodés en trois classes et les phases lunaires (cf. § 22).

- pis : classe 1 (minimums des captures).
- PIS : classe 3 (pics des captures).
- Abréviations des noms d'espèces, tabl. VII.
- ↑ : contribution importante à l'axe vertical.
- ↔ : contribution importante à l'axe horizontal.

Correspondence analysis of the contingency table which relates the moon phases with the residues coded into 3 classes (cf. § 22).

- pis minimum of the catches.
- PIS maximum of the catches.
- ↔ important contribution to the definition of axis 1.
- ↑ important contribution to the definition of axis 2.

Toutefois, il semblerait que *Labeo senegalensis* soit lié à la pleine lune et *Clarias* spp. à la nouvelle lune.

Afin de préciser l'influence lunaire au niveau spécifique, nous compléterons ces recherches par une analyse factorielle d'un tableau de contingence croisant les classes des résidus de chaque espèce avec

les quatre phases lunaires. Pour chaque campagne, après extraction de la tendance saisonnière, les résidus subissent une translation pour être tous positifs, puis ils sont recodés en trois classes équiprobables. Les classes 1 correspondent aux minimums et les classes 3 aux pics des captures — l'absence de

lissage des résidus évite ici la discussion quant à l'amplification artificielle des corrélations entre données successives —.

La signification de chaque axe d'inertie est déterminée par les plus fortes contributions des phases lunaires (tabl. III) ; les points espèce sont considérés en fonction de leurs corrélations avec ces axes. Nous avons retenu ceux dont la corrélation est supérieure à la corrélation moyenne (fig. 10). Le premier axe (47 % d'inertie) oppose la pleine lune au dernier quartier. Le deuxième axe (31 % d'inertie) oppose la nouvelle lune aux deux phases qui caractérisent le premier axe.

La répartition des maxima et des minima des différentes espèces sur le plan factoriel permet de distinguer deux groupes :

— Le premier groupe comprend d'une part *Petrocephalus* spp. et *Pollimyrus isidori* dont les abondances maximales, proches du dernier quartier, s'opposent aux abondances minimales proches du premier quartier et de la pleine lune ; d'autre part, *Labeo senegalensis*, *Alestes nurse* et *Brachysynodontis batensoda* dont les abondances maximales et minimales sont réparties de façon inverse.

— Le deuxième groupe comprend *Clarias* spp., *Schilbe mystus*, *Brienomyrus niger*, et *Marcusenius cyprinoides*. Leurs abondances maximales jouxtent la nouvelle lune et leurs abondances minimales sont proches de la pleine lune. Ce deuxième groupe comprend également *Sarotherodon aureus* qui, à l'inverse, présente des abondances maximales pendant la pleine lune et est rare pendant la nouvelle lune et le dernier quartier.

Le comportement des autres espèces vis-à-vis des phases lunaires est beaucoup moins net ce qui se traduit dans l'analyse par une ségrégation peu tranchée des classes d'abondance sur le plan factoriel ou encore par une très mauvaise corrélation avec l'un ou l'autre des axes, voire des deux.

TABLEAU III

Contributions et corrélations des phases lunaires aux axes définis par l'analyse factorielle des correspondances (cf. fig. 10) du tableau de contingence décrit au § 22.

Contributions and correlations of the moon phases to the axes defined by the correspondence analysis made on the contingency table described in § 22 (cf. fig. 10).

PHASE LUNAIRE	1 ^{er} AXE		2 ^e AXE		3 ^e AXE	
	COR	CTR	COR	CTR	COR	CTR
Pleine lune.....	623	360	232	200	145	177
Dernier quartier.	727	475	255	250	18	25
Nouvelle lune....	116	55	584	482	200	200
Premier quartier.	252	110	103	67	644	598

3. RYTHMES NYCTHÉMÉRAUX

3.1. Caractérisation des rythmes spécifiques

Une différence dans la composition des captures entre le jour et la nuit apparaît d'emblée sur le terrain. Les pêcheurs savent tirer parti de ces différences nycthémerales en concentrant leur effort de pêche quotidiennement aux heures les plus favorables à la capture des espèces qu'ils apprécient (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982). La mise en évidence des différents rythmes spécifiques peut être effectuée par regroupement des captures de chacune des douze périodes de deux heures de pêche qui composent un cycle d'observation. Pour chaque espèce la distribution des fréquences ainsi calculée a ensuite été transformée en distribution de pourcentage des captures totales pour l'espèce. On obtient alors un ensemble de profils spécifiques relatant la répartition moyenne des captures au cours du nycthémère pour les quatre années d'observation. L'ordination de ces profils par l'analyse factorielle des correspondances fait apparaître sur le premier plan (88 % de l'inertie du nuage) quatre groupes d'espèces selon leurs périodes d'activité au cours du nycthémère.

Le premier groupe, situé sur la figure 11 à l'extrémité gauche du premier axe, est constitué d'espèces diurnes. *Labeo senegalensis* en est l'exemple type ; son profil de capture se caractérise par :

— une grande rareté pendant la nuit ;

— une croissance rapide du pourcentage des captures dès la fin de la nuit. L'abondance est maximale dès le lever du jour ;

— une grande abondance relative tout le jour suivie d'une raréfaction brusque au crépuscule.

Les espèces du second groupe sont également diurnes sont à dominance crépusculaire comme le montre le profil des captures de *Polypterus senegalus*.

Le troisième groupe est constitué d'espèces surtout crépusculaires et nocturnes, rares en fin de nuit et dans la journée. Le type en est *Schilbe mystus*.

Le quatrième groupe comprend les espèces nocturnes. Le profil d'abondance de *Brienomyrus niger* illustre ce type de rythme d'activité partagé par la plupart des *Mormyridae*.

La démarche adoptée pour mettre en évidence les rythmes nycthémeraux des différentes espèces n'est pas licite d'un point de vue statistique. En effet, comme nous l'avons relevé dans la discussion du protocole d'échantillonnage (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982), la variabilité des captures d'une heure à l'autre peut être influencée par l'alternance des deux mêmes pêcheurs. Une analyse de variance effectuée sur la totalité des captures regroupées par tranche horaire montre que l'effet pêcheur est très probable

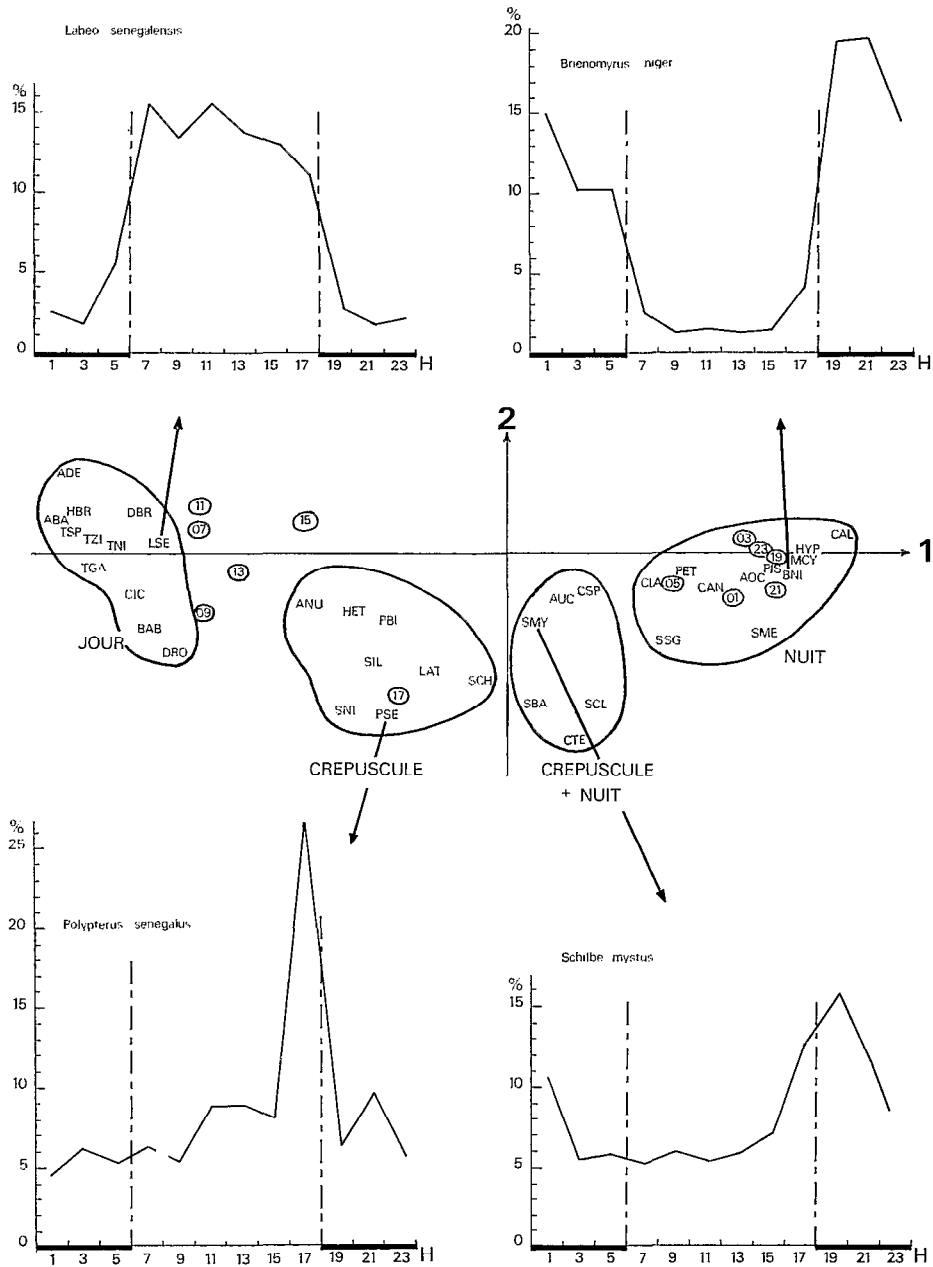


FIG. 11. — Au centre : distinction des périodes d'activité des espèces capturées sur l'El Beid d'après le premier plan de projection d'une analyse factorielle des correspondances sur les captures horaires. Les points espèce sont représentés par des abréviations de 3 lettres (cf. tabl. VII), les périodes horaires sont encadrées. Quatre schémas illustrent l'activité type de chacun des groupes d'espèces distinguées par l'analyse.

In the centre, distinction of the periods of activity of the species caught in the El Beid according to the first projection plane of a correspondence analysis made on the hourly catches. The species are represented by abbreviations of three letters (Table VII) and the hourly periods are encircled. Four diagrams represent the typical activity of each group of species revealed by the analysis.

(tabl. IV). Nous avons donc repris l'analyse précédente après avoir regroupé deux par deux les pourcentages horaires de deux tranches horaires successives. Les résultats, tout à fait identiques aux précédents, indiquent que la variance liée à l'effet pêcheur est globalement très inférieure à celle liée à l'effet nycthéral.

3.2. Rythme nycthéral et activité alimentaire

Nous avons comparé les rythmes d'activité des jeunes poissons de l'El Beïd aux rythmes d'activité alimentaire des adultes de trois espèces étudiées par LAUZANNE (1969) dans l'Archipel Sud-Est du lac Tchad : *S. galilaeus*, *B. batensoda* et *A. baremoze* (les

rythmes alimentaires ont été déduits des données concernant le pourcentage de réplétion et la vitesse de transit stomacal).

Bien que ces données aient été obtenues dans des milieux très dissemblables, et à partir d'observations effectuées sur des individus d'âges différents, on constate une bonne concordance entre les deux rythmes (fig. 12). On remarque que, grâce à des rythmes nycthéraux différents, deux espèces zooplanctophages du lac Tchad (*A. baremoze* et *B. batensoda*) peuvent se côtoyer dans ce milieu sans pour autant entrer directement en compétition.

Ces observations vont dans le sens des remarques de MÜLLER (1978) pour qui, toutes les parties d'un écosystème seraient structurées aussi bien en fonction de la dimension temporelle qu'en fonction de la

TABLEAU IV

Comparaison de l'efficacité des pêcheurs
Comparison made on the efficiency of the fishermen.

Sources de variation	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	F
Entre pêcheurs.....	1	8 165	8 165	29.3
Entre observations.....	14 914	4 159 272	278.9	
Totaux.....	14 915	4 167 437		

$$F_{0.01} = 6.7$$

dimension spatiale. MANTEIFEL *et al.* (1978) précisent que le profil nycthéral d'activité des poissons est une adaptation comportementale à l'environnement ; les périodes plus ou moins favorables à la découverte et la capture de la nourriture déterminant les rythmes journaliers.

4. INTERACTIONS ENTRE RYTHMES D'ACTIVITÉ

Après avoir considéré chacun des rythmes saisonnier, lunaire et nycthéral isolément, nous terminerons l'étude de l'organisation intra-annuelle des dévalaisons de juvéniles par l'El Beïd en étudiant les diverses interactions que peuvent exercer ces rythmes entre eux.

4.1. Influence des phases hydrologiques sur le rythme circadien

Le rythme d'activité nycthéral des espèces présente des variations saisonnières. Pour les mettre

en évidence, nous considérerons les résultats d'une analyse factorielle appliquée aux données de 1978-79, année d'hydrologie moyenne pour laquelle toutes les phases hydrologiques ont été échantillonnées. Le traitement a été effectué à partir des captures spécifiques par période de deux heures des 53 espèces les plus abondantes. La figure 13 montre l'évolution des captures totales (NT) et des coordonnées factorielles des 564 relevés successifs sur les deux premiers axes d'inertie.

Le premier axe traduit l'opposition entre captures nocturnes (principalement les *Mormyridae*) et diurnes (*Tilapia* — *Sarotherodon* et *Labeo* ; tabl. V). Sur l'axe 1, l'alternance nycthérale des différents relevés se manifeste avec régularité à partir de l'arrivée de la crue et jusqu'à l'amorce de la décrue. Elle s'atténue alors et dérive vers le pôle des espèces diurnes (en dessous de l'axe des temps). La prédominance des espèces diurnes en décrue est confirmée par l'évolution chronologique des captures totales (fig. 13) ; les maximas des captures plutôt nocturnes

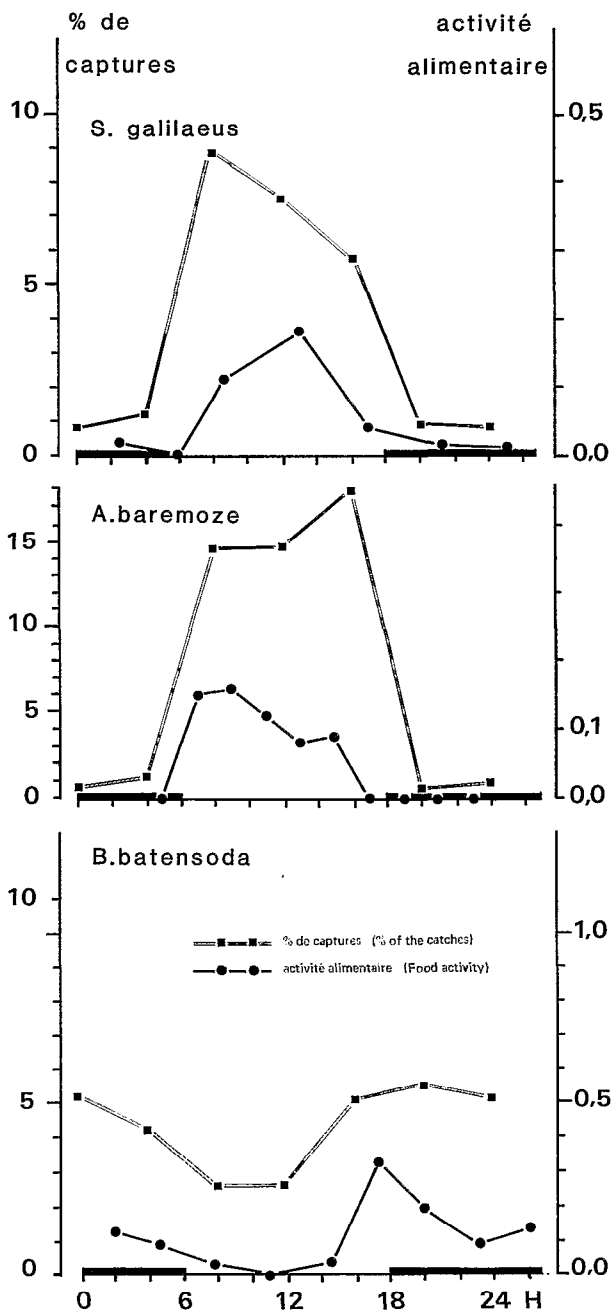


FIG. 12. — Correspondance entre les rythmes d'activité alimentaire calculés d'après les données de Lauzanne (1969) et les rythmes d'activité observés sur l'El Beïd au cours du nyctémère.

Correspondence between the rhythms of food activity calculated according to Lauzanne's data (1969) and the rhythms of activity observed in the El Beïd during the diel cycle.

aux hautes eaux s'observent principalement de jour au cours de la décrue.

Les arythmies constatées avant la crue et en début de décrue (fig. 13) dépendent pour la première du confinement du milieu limité au lit mineur, pour la seconde de la seule variation de l'éthologie des espèces aux premiers signes de la décrue au cours de la pêche dans le lit majeur. Nous détaillerons ce phénomène par l'exemple d'*Hyperopisus bebe*.

Cette espèce présente globalement le schéma d'activité nocturne typique des *Mormyridae* (fig. 11). On retrouve ce schéma pendant la crue et la période d'étalement où l'abondance de l'espèce est maximale ; cependant, avant l'arrivée de la crue et à l'amorce de la décrue *Hyperopisus bebe* présente un autre type de profil nyctéméral complètement arythmique (fig. 14).

Avant l'arrivée de la crue la pêche s'effectue dans le lit mineur. La masse d'eau disponible au voisinage du barrage est faible et les possibilités de déplacement nyctéméral sont limitées. La variation d'abondance ne peut se traduire par une variation de densité. La pêche ne permet donc pas de montrer une quelconque rythmicité quand bien même elle existerait.

En début de décrue les mêmes arguments ne peuvent être invoqués. En effet, le changement de rythme est très brutal ; il se produit du jour au lendemain. La variation du niveau d'eau n'est pas suffisante pour induire des modifications de la pêche. Il s'agit donc bien d'une modification du comportement du poisson que l'on peut interpréter comme une fuite vers le lac aux premiers signes de la décrue. Ce mouvement de fuite est confirmé par la quasi disparition de l'espèce après cette période (fig. 14). Ce changement de rythme nyctéméral apparaît toujours en début de décrue (fig. 15), plus régulièrement cependant pour les crues moyennes que pour les crues faibles.

L'arythmie de décrue affecte tous les *Mormyridae* ainsi que *Brachysynodontis batensoda*, *Clarias lazera*, *Schilbe mystus*, *Siluranodon auritus*... Cette liste comprend aussi bien des espèces de basses eaux que des espèces de hautes eaux, aussi bien des migrateurs que des sédentaires. Toutefois les premières espèces à réagir sont surtout les migrateurs.

Les variations du rythme nyctéméral permettent de repérer précisément la succession de deux peuplements différents que le deuxième axe de l'analyse met en opposition :

L. senegalensis, *M. cyprinoïdes*, *H. bebe*, *B. batensoda*, *A. nurse*, *A. baremoze* d'une part et *S. auritus*, *B. niger*, *S. mystus*, *P. bovei*, *S. niloticus*, *Clarias anguillaris* d'autre part (tabl. VI et fig. 13).

TABLEAU V

Contributions et coordonnées des espèces contribuant le plus à la définition de l'axe 1 défini par l'AFC réalisée sur le tableau des captures horaires de 1978-79.

Contributions and coordinates of the species which bring the greatest contribution to the definition of axis 1 through the correspondence analysis made on the table of hourly catches in 1978/79.

ESPÈCE		CONTRIBUTIONS (en ‰)	COORDONNÉES
NOCTURNES	<i>Marcusenius cyprinoïdes</i>	132	831
	<i>Hyperopisus bebe</i>	78	777
	<i>Pollimyrus isidori</i>	56	700
DIURNES	<i>Sarotherodon niloticus</i>	395	— 1245
	<i>Labeo senegalensis</i>	85	— 1206
	<i>Tilapia zillii</i>	40	— 1167
	<i>Sarotherodon aureus</i>	34	— 1038

TABLEAU VI

Contributions et coordonnées des espèces contribuant le plus à la définition de l'axe 2 extrait par l'AFC sur les données horaires des pêches de l'El Beid.

Contributions and coordinates of the species which bring the greatest contribution to the definition of axis 2 through the correspondence analysis made on the hourly data of the catches from the El Beid in 1978/79.

ESPÈCE	CONTRIBUTION A L'AXE 2 (en ‰)	COORDONNÉE SUR L'AXE 2	ESPÈCE	CONTRIBUTION A L'AXE 2 (en ‰)	COORDONNÉE SUR L'AXE 2
LSE.....	184	1517	SIL.....	76	— 862
MCY.....	100	617	BNI.....	52	— 748
HYP.....	83	683	SMY.....	49	— 883
SBA.....	56	837	PBO.....	45	— 679
ANU.....	49	1233	TNI.....	42	— 346
ABA.....	37	1807	CAN.....	40	— 737

Il s'agit des peuplements de hautes eaux et de basses eaux dont les limites chronologiques de présence correspondent exactement aux repères découverts sur le premier axe. L'opposition est naturellement plus accentuée pour les espèces diurnes spécifiques de la période de hautes eaux (cf. *Labeo senegalensis*, tableau VI et les prélèvements de jour, fig. 13, axe 2) puisque, comme on l'a vu, les captures de décrue sont principalement diurnes.

4.2. Influence des phases hydrologiques sur les rythmes lunaires

Comme nous l'avons montré au paragraphe 2.1., les analyses factorielles permettent de mettre en évidence l'influence des phases lunaires sur le peuplement de dévalaison. Influence traduite essentiellement par le synchronisme entre la périodicité lunaire et les coordonnées factorielles des points observation

sur le 2^e axe de l'analyse. Sur le premier axe, le synchronisme existe également dès la montée des eaux, mais il disparaît à partir de la décrue lente marquant une désorganisation et/ou une restructuration de la composition du peuplement (fig. 7 b et 8 b). Les années de crue moyenne, vers la fin des observations on observe la réapparition de ce synchronisme, mais en opposition de phase. Ce changement de réponse du peuplement dans son ensemble aux phases lunaires apparaît de façon plus démonstrative sur les projections factorielles (fig. 7 a). Les prélèvements étant reliés entre eux dans l'ordre chronologique, on met ainsi en évidence deux périodes successives d'opposition entre phases lunaires. La première période correspond à la montée des eaux jusqu'à l'étalement. Les prélèvements de cette période s'organisent suivant une ellipse. Pendant la phase de décrue lente les coordonnées factorielles des prélèvements se désorganisent ; ils réforment

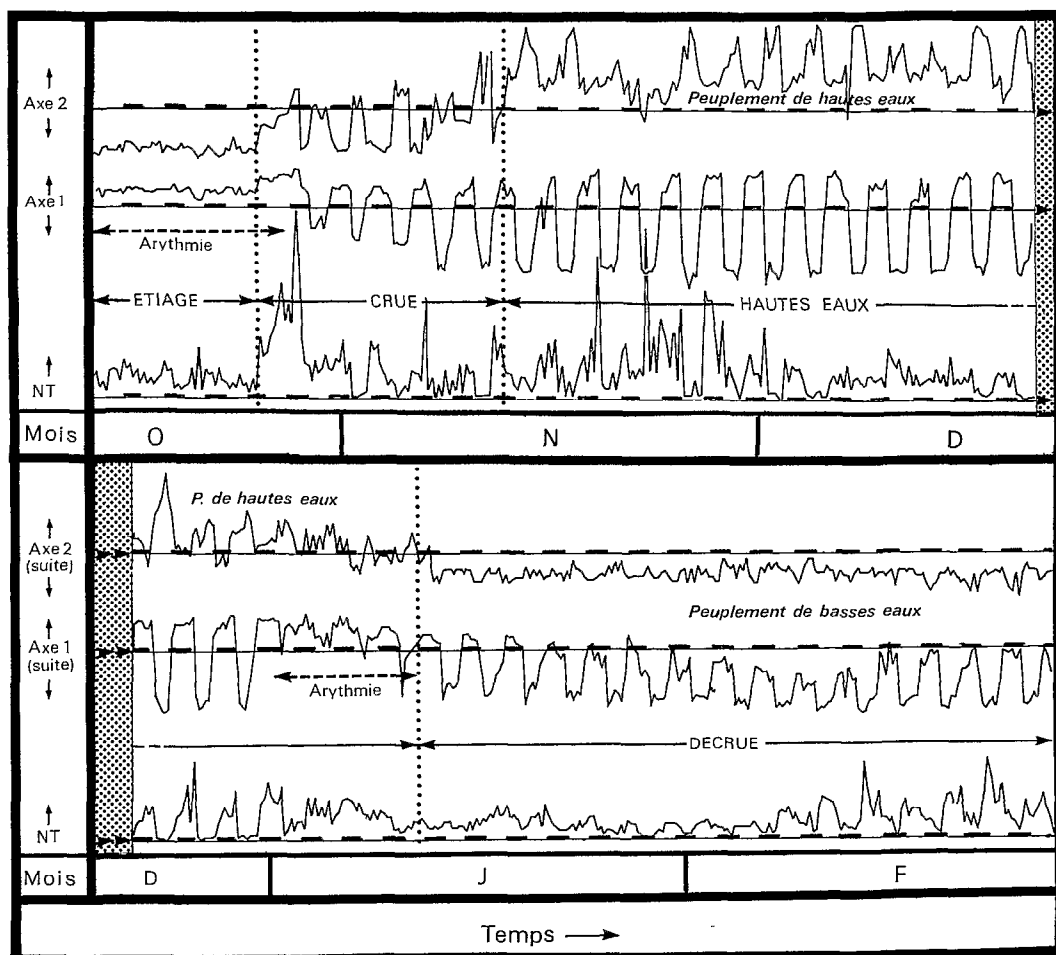


FIG. 13. — Évolution chronologique des captures totales (NT) dans les pêches de deux heures et des coordonnées de ces prélèvements multisécifiques sur les deux premiers axes extraits par une analyse factorielle des correspondances sur les données brutes de 1978/79. Les phases hydrologiques sont indiquées. Les périodes nocturnes sont signalées par un épaississement de l'axe des temps.

Chronological evolution of the total catches (NT) in the two hour fishing periods and of the coordinates of these multispecific samples on the first two axes from a correspondence analysis in the raw data 1978/79. The hydrological phases are mentioned. The sampled nocturnal periods are mentioned by a thickening of the time axis.

ensuite une ellipse dont le grand axe est sensiblement perpendiculaire au précédent. La restructuration du peuplement est en cause car ces deux périodes sont caractérisées par des espèces différentes et nous savons déjà par ailleurs que le changement qualitatif des captures avec les phases hydrologiques est le phénomène le plus important de la pêcherie (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982).

5. DISCUSSION

Le principe de la pêche au « boulou » (BÉNECH, QUENSIÈRE, 1982) consiste à attendre que les poissons viennent se placer d'eux-mêmes dans l'engin

sans chercher à les attirer par un appât, un leurre ou de la lumière. La variabilité des captures fournit donc une bonne information sur les rythmes d'activité des espèces capturées.

Les variations d'abondance des captures effectuées sur l'El Beïd peuvent être interprétées à trois échelles de temps et permettent de montrer trois types d'organisation des dévalaisons de juvéniles.

5.1. L'influence lunaire sur l'activité des poissons

L'hypothèse de l'influence de la lunaison sur l'activité des poissons a déjà été émise. Dans le delta central du Niger, DAGET (1952) décrit une migration

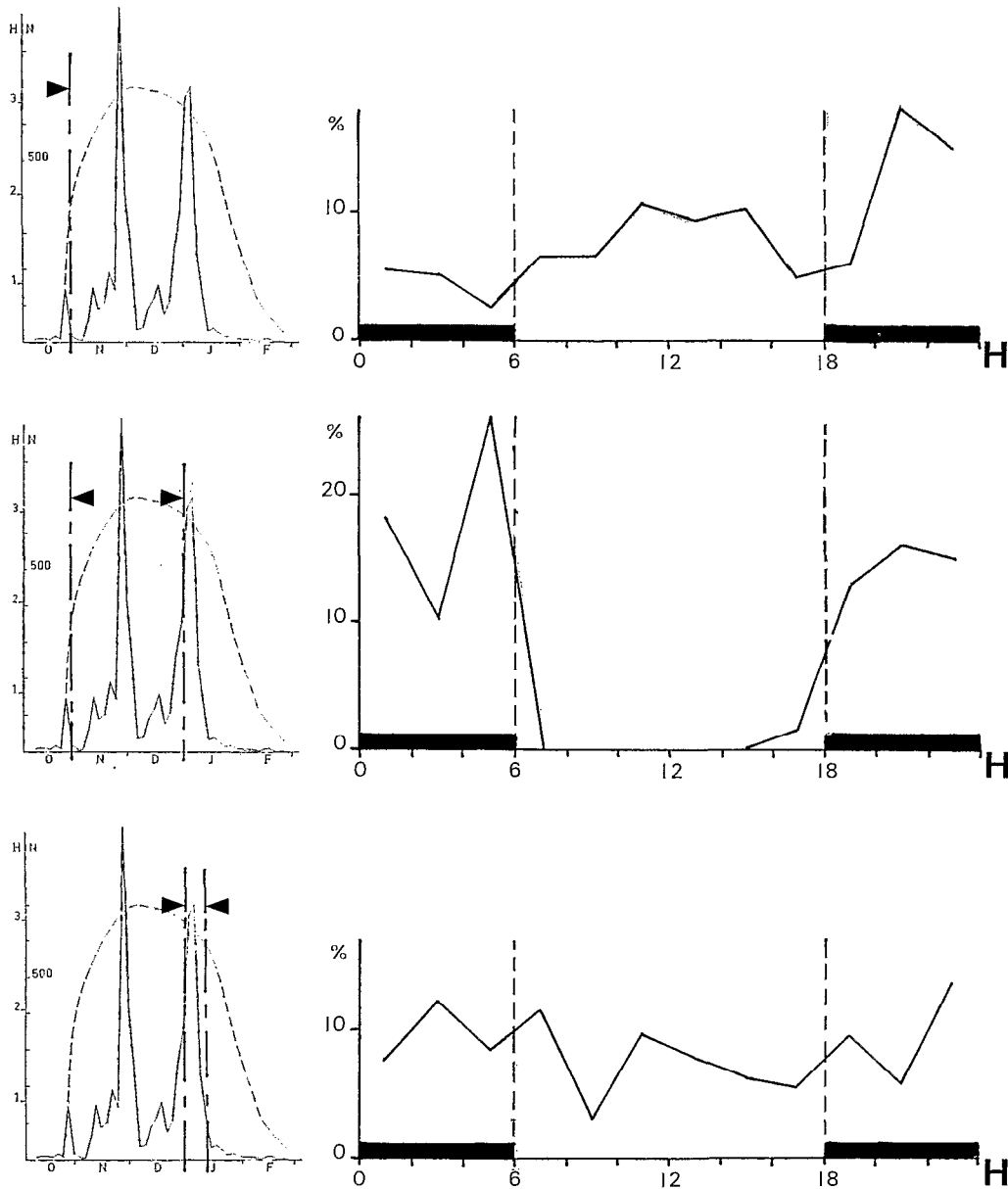


FIG. 14. — Variation du cycle nyctéméral des captures d'*Hyperopisus bebe* en fonction des phases hydrologiques de l'El Beid. Les figures de gauche décrivent les variations du niveau d'eau (H ; tireté) et de l'abondance des captures (N ; trait plein) ; les traits verticaux délimitent la période correspondant au schéma nyctéméral adjacent.

Variation in the diel cycle of the catches of *Hyperopisus bebe* in relation to the hydrological phases of the El Beid. The left figures describe the variations in the water level H (broken line) and in the abundance of the catches N (continuous line). The vertical lines define the period corresponding to the adjacent diel diagram.

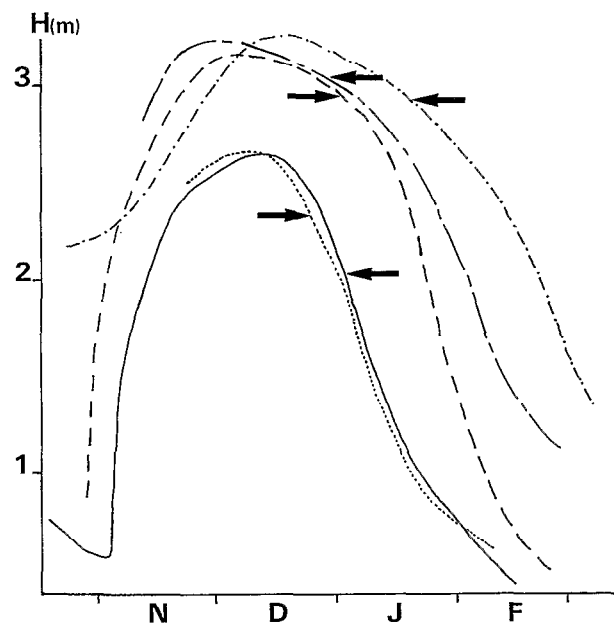


FIG. 15. — Localisation des perturbations du rythme nycthé-
méral par rapport au niveau d'eau.

..... 1974/75 ; — · — · 1975/76 ; - - - - 1976/77 ;
—— 1977/78 ; - - - - 1978/79.

Localization of the changes in the diel rhythm in relation to
water level.

..... 1974-75 period ; — · — · 1975-76 period ;
- - - - 1976-77 period ; —— 1977-78 period ;
- - - - 1978-79 period.

d'*Alestes leuciscus* dont les bancs se dissocient vers les derniers jours du mois lunaire pour se reformer au début de la lunaison suivante. Les pêches de décrue du Tonle Sap au Cambodge sont également décrites comme étant en étroite dépendance avec le rythme lunaire (BLACHE et GOOSEN, 1954 ; D'AUBENTON, 1965). En Europe, les anguilles argentées sont capturées en plus grande abondance pendant le dernier quartier de la lune (TESCH, 1977 ; DEELDER, 1970). Cependant, l'absence d'influence lunaire a également été décrite. Ainsi, au Kenya, VANSOMEREN (1962) signale une autre espèce d'anguille dont les dévalaisons ne sont pas modulées par les lunaisons. De telles discordances dans les observations apparaissent également sur l'El Beïd ; les différentes espèces échantillonnées présentent des réactions diverses aux phases lunaires (voire pas de réactions du tout). La réalité même de l'influence lunaire sur les poissons n'est pas générale et elle est controversée.

BLAXTER et HOLLIDAY (1963) considèrent que l'influence lunaire sur les captures peut aussi bien refléter le comportement des pêcheurs que celui des poissons, l'éclairement lunaire pouvant jouer un rôle

non négligeable sur l'efficacité des pêcheurs travaillant de nuit. Si cette constatation nous paraît tout à fait justifiée, nous ne la retiendrons cependant pas pour les pêches de l'El Beïd car la turbidité des eaux ne permet jamais au pêcheur de savoir si des poissons sont venus se placer dans le filet, ni en quelle abondance ils s'y trouvent. Reste donc à tenter d'expliquer les mécanismes par lesquels la lune peut influencer l'activité des poissons. Dans la même publication, BLAXTER et HOLLIDAY tentent d'expliquer celle-ci en évoquant les effets possibles de la lumière sur les clupéidés qu'ils étudient. Bien que d'autres travaux aient montré que l'effet direct de l'éclairement n'était pas à retenir (DEEDLER, 1954 ; TESCH, 1977 ; DEELDER, 1970) nous avons tenté de distinguer une éventuelle influence de la lune sur les rythmes nycthémeraux de certaines espèces apparemment plus sensibles aux lunaisons.

On note une certaine correspondance entre le rythme nycthémeral et le rythme lunaire (fig. 8 a). Les espèces diurnes ou crépusculaires sont sensibles aux phases de pleine lune. Les espèces nocturnes, au contraire, sont sensibles à la nouvelle lune. On peut donc penser que la lune influe sur la durée d'activité des espèces pendant le nycthémer. Nous prendrons deux exemples :

— *Labeo senegalensis* (fig. 16) est une espèce diurne typique. Les captures nocturnes — toujours peu nombreuses — sont, sauf celles de fin de nuit, relativement plus importantes en période de pleine lune où la luminosité nocturne est plus grande.

— *Marcusenius cyprinoïdes* et *Hyperopisus bebe* sont deux espèces nocturnes dont la période d'activité se situe respectivement en fin et en début de nuit. *M. cyprinoïdes* présente un cycle nycthémeral invariant quelle que soit la phase lunaire, en revanche *H. bebe* présente un maximum des captures au cours de la première partie de la nuit à la nouvelle lune et dans la seconde partie de la nuit à la pleine lune.

Si la lumière lunaire joue un rôle dans le comportement des poissons, on peut penser qu'en prolongeant le crépuscule elle inhibe l'activité de *H. bebe* en début de nuit et provoque ainsi le déplacement de l'activité maximale vers la deuxième partie de la nuit.

5.2. L'influence nycthémerale sur l'activité des poissons.

Les variations nycthémerales de l'activité des migrateurs ont été plus fréquemment observées. Ainsi, au Cambodge, BLACHE et GOOSEN (1954) distinguent le groupe diurne de *Cyprinidae* migrateurs du groupe nocturne des *Siluridae*. En Guyane, LOWE-Mc DONNELL (1964) constate que les espèces se déplacent à des périodes différentes du nycthémer.

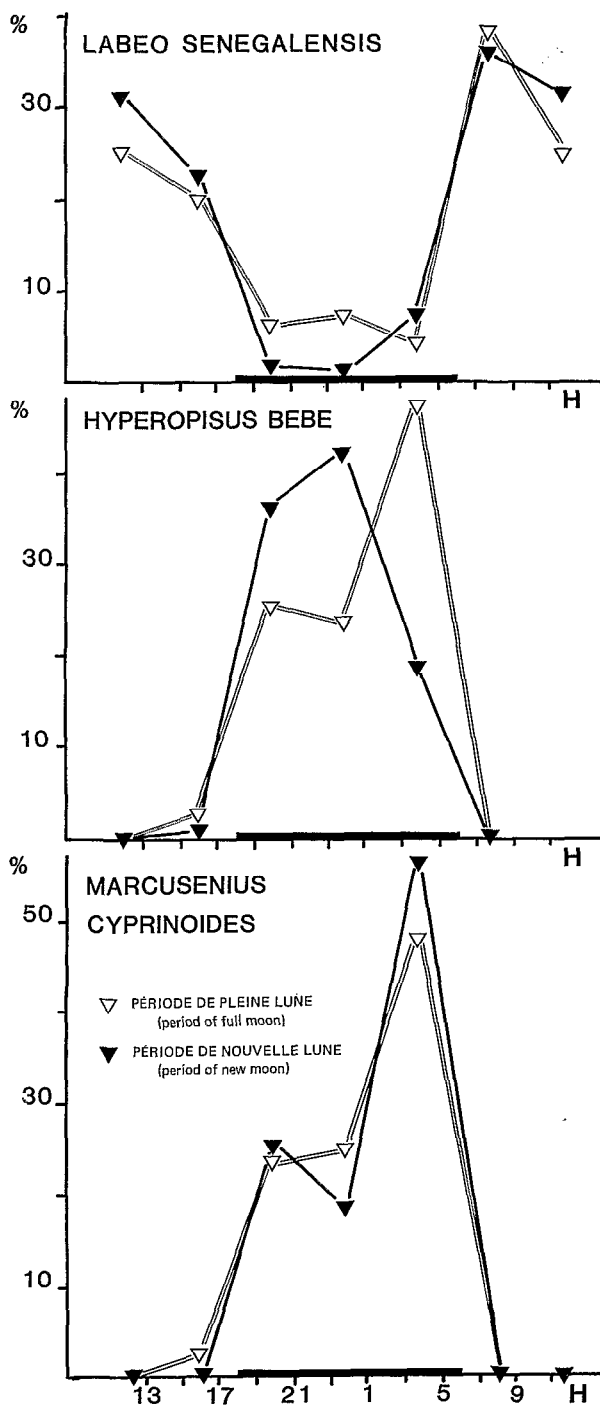


FIG. 16. — Influence lunaire sur les rythmes d'activité nyctémérale de trois espèces.

Moon influence on the rhythm of the diel activity of three species.

MÜLLER (1978) décrit des bancs de corégones qui se forment le jour et se défont la nuit, etc.

Le rythme nyctéméral semble également beaucoup mieux partagé parmi les différentes espèces de poissons. Ainsi, toutes les espèces observées sur l'El Beïd présentent des différences d'activité au cours du nyctémère. Certaines, comme *B. balensoda*, semblent moins marquées par l'alternance jour-nuit que d'autres, comme *Labeo senegalensis*; mais toutes présentent des fluctuations significatives.

Le rythme d'activité nyctéméral peut être mis en relation avec le rythme d'activité alimentaire (cf. § 3.2), mais cette concordance n'explique pas pour autant le déterminisme de ces rythmes dont la persistance dans des conditions de laboratoire constantes semble indiquer la présence d'un contrôle endogène, sorte d'horloge interne qui s'ajusterait sur l'alternance jour/nuit. En étudiant les rythmes d'activité à différentes latitudes MÜLLER (1978) constate que la force des facteurs d'initialisation de l'activité (« zeitgeber ») dépend de la durée du crépuscule. En zone tropicale cette durée étant particulièrement courte, on peut en déduire que la force d'initialisation est maximale.

Nos observations, sans être en contradiction avec ces théories, montrent que le mécanisme d'activité nyctémérale ne s'exprime pas systématiquement et peut disparaître très brutalement (fig. 14). Sa présence serait alors l'indice d'une certaine stabilité des conditions environnementales permettant une structuration des activités de la population. Il convient de rappeler également que les rythmes nyctéméraux pourraient, dans certaines conditions, être altérés par le rythme lunaire et les modifications d'éclairement qu'il induit.

5.3. Rythmes saisonniers et migrations

Les migrations catadromes de très jeunes poissons ont été décrites comme des migrations passives ou dérivées (drift des Anglo-Saxons) : BELYI (1972) pour *Lucioperca lucioperca* dans le Dnieps inférieur, CLIFFORD (1972) pour *Calastomus commersoni* en Alberta, ELOUARD et LÉVÊQUE (1977) en Côte d'Ivoire. Cette passivité a même été mentionnée pour des migrations catadromes d'adultes d'*Anguilla nebulosa* et de *Labeo cylindricus* dans une rivière du Kenya (VANSOMEREN, 1962).

Cependant cette seule explication ne semble pas satisfaisante. Les auteurs de travaux plus récents (GOULDING, 1980; HARROW et SCHLESMYER, 1980) considèrent qu'il y a un comportement actif dans le mouvement des juvéniles. Les observations effectuées sur l'El Beïd vont également dans ce sens. La stabi-

TABLEAU VII

Liste des noms d'espèces avec leurs codes et abréviations utilisés dans les figures.

Abbreviations and codes used for the different species.

CODE	SIGLE	NOM	CODE	SIGLE	NOM
1	XNI	<i>Xenomystus nigri</i>	55	SBA	<i>Brachysynodontis batensoda</i>
2	HET	<i>Heterotis niloticus</i>	56	SME	<i>Hemisynodontis membranaceus</i>
3	HYP	<i>Hyperopisus bebe</i>	57	SCL	<i>Synodontis clarias</i>
4	MHA	<i>Mormyrus hasselquisti</i>	60	SNI	<i>Synodontis nigrila</i>
5	MRU	<i>Mormyrus rume</i>	66	SSG	<i>Synodontis schall-gambiensis</i>
6	MDE	<i>Mormyrops deliciosus</i>	67	MAL	<i>Malapterurus electricus</i>
9	BNI	<i>Brienomyrus niger</i>	68	LAT	<i>Lates niloticus</i>
11	MCY	<i>Marcusenius cyprinoïdes</i>	70	TNI	<i>Sarotherodon niloticus</i>
12	PBO	<i>Petrocephalus bovei</i>	71	TAU	<i>Sarotherodon aureus</i>
13	PBA	<i>Petrocephalus bane</i>	72	TGA	<i>Sarotherodon galilaeus</i>
14	PIS	<i>Pollimyrus istidori</i>	73	TZI	<i>Tilapia zillii</i>
15	GYM	<i>Gymnarchus niloticus</i>	75	CMU	<i>Ctenopoma muriei</i>
19	HBR	<i>Hydrocynus brevis</i>	76	CPE	<i>Ctenopoma petherici</i>
21	ADE	<i>Alestes dentex</i>	79	PSE	<i>Polypterus senegalus</i>
22	ABA	<i>Alestes baremoze</i>	80	PBI	<i>Polypterus bichir</i>
23	AMA	<i>Alestes macrolepidotus</i>	82	PAN	<i>Protopterus annectens</i>
25	ANU	<i>Alestes nurse</i>	83	AND	<i>Alestes nurse-dageli</i>
26	MAC	<i>Micralestes acutidens</i>	84	TSP	<i>Tilapia et Sarotherodon spp.</i>
28	ICH	<i>Ichthyoborus besse</i>	85	CSP	<i>Clarias spp.</i>
29	CIC	<i>Citharinus citharus</i>	86	PET	<i>Petrocephalus spp.</i>
33	DRO	<i>Distichodus rostratus</i>	92	BAB	<i>Barbus spp.</i>
34	DBR	<i>Distichodus brevipinnis</i>	93	MOC	<i>Mochocus brevis</i>
37	LSE	<i>Labeo senegalensis</i>	94	EPI	<i>Epiplatys spp.</i>
38	LCO	<i>Labeo coubie</i>	96	—	<i>Mochocus niloticus</i>
39	BAR	<i>Barilius niloticus</i>	97	—	<i>Aplocheilichthys spp.</i>
41	BBA	<i>Bugrus bayad</i>	98	—	<i>Aplocheilichthys gambiensis</i>
42	CAU	<i>Chrysichthys auratus</i>	99	--	<i>Hydrocynus spp.</i>
44	ABI	<i>Auchenoglanis bisculatus</i>			
45	AOC	<i>Auchenoglanis occidentalis</i>			
46	CAN	<i>Clarias anguillaris</i>			
47	GLA	<i>Clarias lazera</i>			
48	CAL	<i>Clarias albipunctatus</i>			
49		<i>Heterobranchus spp.</i>			
50	SCH	<i>Schilbe uranoscopus</i>	25	ANU	<i>Alestes nurse</i>
51	SMY	<i>Schilbe mystus</i>	44	AUC	<i>Auchenoglanis spp.</i>
52	ENI	<i>Eutropius niloticus</i>	75	CTE	<i>Ctenopoma spp.</i>
53	SIL	<i>Siluranodon aurilus</i>	86	PET	<i>Petrocephalus spp.</i>
			85	CSP	<i>Clarias spp.</i>

Regroupements

lité interannuelle des successions d'espèces pour des conditions environnementales comparables, le déplacement des migrations de certaines espèces en fonction de l'importance de la crue (fig. 3) sont les indices d'une sensibilité des poissons aux conditions mésologiques. L'existence d'une structuration des migrations catadromes à l'échelle de la lunaison et à l'échelle du nyctémère montre également qu'il s'agit d'un phénomène organisé et non passif.

CONCLUSION

Cette étude permet de préciser, faute de pouvoir entièrement les expliquer, les diverses structures

temporelles du peuplement de poissons du Yaéré en dévalaison dans l'El Beïd. D'après les analyses factorielles, le nyctémère induit un rythme d'activité qui détermine la part la plus importante de la variance de notre échantillonnage. On constate l'influence nyctémérale chez toutes les espèces étudiées ; elle caractérise une certaine stabilité des conditions environnementales et se trouve temporairement perturbée par l'hydrologie. La variation hydrologique ou « saisonnière » s'impose comme le deuxième facteur de variation et structure très nettement la succession des dévalaisons. La lunaison module l'influence de l'hydrologie en induisant une activité accrue à certaines phases lunaires ; il s'agit

d'une influence secondaire qui n'affecte que quelques espèces de façon stable et répétée au niveau pluri-annuel.

L'étude des structures temporelles des migrations dans l'El Beïd complète notre connaissance des niches écologiques occupées par les principales

espèces tchadiennes ; elle permet ainsi de mieux comprendre l'organisation des autres peuplements ichtyologiques du bassin.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 25 octobre 1982

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBENTON (F. d'), 1965. — Compte rendu sommaire d'une mission ichtyologique au Cambodge (juin 1960-juillet 1964). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2^e série*, 37 (1) : 128-38.
- BELY (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.
- BÉNECH (V.), QUENSIÈRE (J.), VIDY (G.), 1982. — Hydrologie et physico-chimie de la plaine d'inondation du Nord-Cameroun. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrologie*, vol. XIX, n° 1 : 15-35.
- BÉNECH (V.), QUENSIÈRE (J.), 1982. — Migrations de poissons vers le lac Tchad à la décrue de la plaine inondée du Nord-Cameroun. I. Méthodologie d'échantillonnage et résultats généraux. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 15 (3) : 253-270.
- BLACHE (J.), GOOSEN (J.), 1954. — Monographie piscicole d'une zone de pêche au Cambodge. *Cybiurn*, 8, 49 p.
- BLAXTER (J. H. S.), HOLLIDAY (F. G. T.), 1963. — The behaviour and physiology of Herring and others Clupeids. In: *Advances in Marine Biology* (Russell (F. S.), Ed., Academic Press, London), vol. 1 : 261-393.
- CLIFFORD (H. F.), 1972. — Downstream movements of the White sucker, *Catostomus commersoni* fry in a brown-water stream of Alberta. *J. Fish. Res. Board of Canada*, 29 (7) : 1091-1093.
- DAGET (J.), 1952. — Biologie et croissance du genre *Alestes*. *Bull. IFAN*, 14, 1 : 191-225.
- DAGET (J.), 1957. — Données récentes sur la biologie des poissons dans le delta central du Niger. *Hydrobiologia*, 9 : 321-347.
- DURAND (J. R.), 1970. — Les peuplements ichtyologiques de l'El Beïd, première note : présentation du milieu et résultats généraux. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. IV, n° 1 : 3-26.
- DURAND (J. R.), 1971. — Les peuplements ichtyologiques de l'El Beïd, 2^e note : variations inter et intra-spécifiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. V, n° 2 : 147-159.
- DEELDER (C. R.), 1970. — Synopsis of biological data on the eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus) 1758. *F.A.O. Fisheries Synopsis*, n° 80, 1970, 8-10.
- JAMBU (M.), LEBEAUX (M. O.), 1978. — Classification automatique pour l'analyse des données. 2. Logiciels. Dunod, Paris, 399 p.
- LAUZANNE (L.), 1969. — Étude quantitative de la nutrition d'*Alestes baremoze* (Pisces, Characidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. III, n° 2 : 15-27.
- LAUZANNE (L.), 1978. — Étude quantitative de l'alimentation de *Sarotherodon galilaeus* (Pisces, Cichlidae) du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. 12, n° 1 : 71-81.
- IM BUN HORT, 1977. — Étude de l'alimentation de quelques espèces de *Synodontis* (Poissons, Mochocidae) du Tchad. Thèse Doct. Spécialité, Univ. Toulouse, 150 p.
- LEGENBRE (L.), LEGENBRE (P.), 1979. — Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques, 197 p. 2. La structure des données écologiques, 247 p. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec.
- ÉLOUARD (J. M.), LÈVÈQUE (C.), 1977. — Rythme nycthéral de dérive des insectes et des poissons dans les rivières de Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. XII, n° 2 : 179-183.
- LOWE MCCONNELL (R. H.), 1964. — The fishes of the Rupunni 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 : 103-144.
- MÜLLER (K.), 1978. — Locomotor activity of fish and environmental oscillations, p. 1-19 ; The flexibility of the circadian system of fish at different latitudes, p. 91-104 ; Locomotor activity in Whitefish-shoals, p. 225-234. In: *Rhythmic activity of fishes* edited by J. E. Thorpe, Academic Press Inc. (London) Ltd., 312 p.
- MANTEIFEL (B. P.), GIRSA (I. I.), PAVLOV (D. S.), 1978. — On rhythms of fish behaviour, p. 215-224. In: *Rhythmic activity of fishes* edited by J. E. Thorpe, Academic Press Inc. (London) Ltd., 312 p.
- PANELLA (G.), 1973. — Otolith growth patterns, an aid in age determination in temperate and tropical fishes, p. 28-39. In: *The ageing of fish*, edited by T. B. Bagenal, Unwin Brothers Limited, 1974, 234 p.
- 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.
- TESCH (F. W.), 1977. — The Eel. Biology and management of anguillid eels. Chapman and Hall, London, 434 p.
- VAN SOMEREN (V. D.), 1962. — The migration of fish in a small Kenya river. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 66 (3-4) : 375-393.