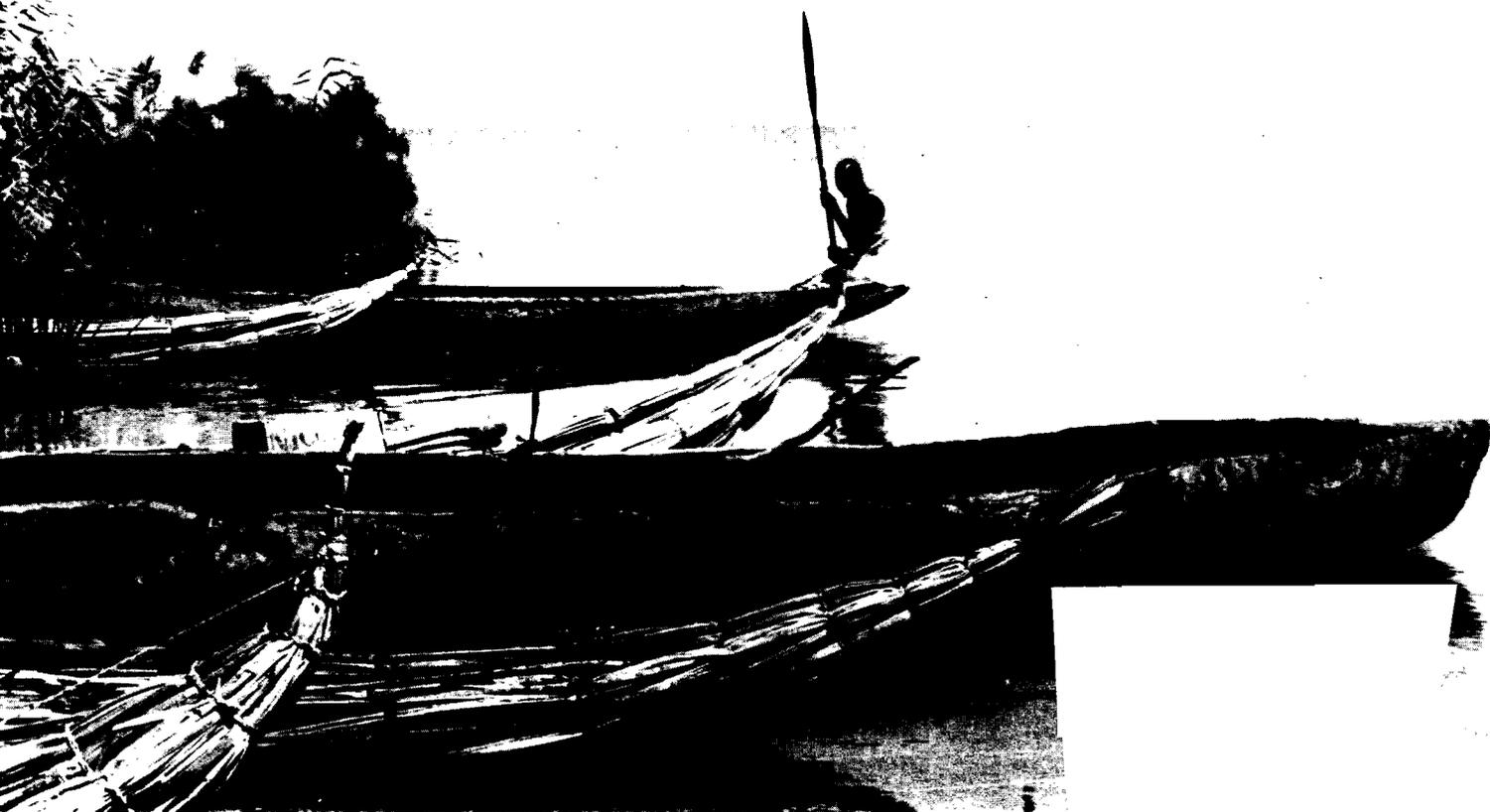


**LA FAUNE BENTHIQUE
DU LAC TCHAD :
Écologie, peuplements et biomasses**

C. Lévêque

C. Dejoux

L. Lauzanne



**RÉUNION DE TRAVAIL SUR
LA LIMNOLOGIE AFRICAINE**

Nairobi, 16-23 décembre 1979



LA FAUNE BENTHIQUE DU LAC TCHAD
ÉCOLOGIE; PEUPELEMENTS ET BIOMASSES

**LA FAUNE BENTHIQUE
DU LAC TCHAD :
Écologie, peuplements et biomasses**

C. Lévêque
C. Dejoux
L. Lauzanne

Ce travail est une synthèse des travaux réalisés sur le benthos du lac Tchad. Avec d'autres articles, il est destiné à être repris dans le cadre d'un travail général sur la limnologie du lac Tchad, qui devrait être publié en 1980. Pour toute citation éventuelle, il sera donc préférable de se référer au texte définitif.

SUMMARY

Studies were made of the benthic fauna of Lake Chad, in particular between 1968 and 1971, but some observations were carried out after the fall of the level occurring in 1972.

The macrobenthos consists of a few species of worms and molluscs, insects being represented by numerous species. The nature of the bottom plays a very important role in the composition of the worm and mollusc communities, but appears to have less influence on insects. Distribution of the Alluroididae is limited by conductivity in the north of the lake, for they disappear beyond 420 μ mhos. This is also true for molluscs beyond 550 μ mhos. A seasonal abundance rhythm has been observed in worms and insects, reaching a maximum in the cool season when the waters are high (January to March) and a minimum at the time of the low waters (August and September) during the hot season. For each group of benthic invertebrates, large ecological zones have been defined as a function of the main distribution factors (fig. 4, 5 and 6). The distribution of the biomasses has also been studied (fig. 8, 9, 10).

The benthic biomass in 1970 was estimated at a mean 37.1 kg/ha (dry weight). The mollusc biomass (33 kg/ha dry weight, shell excluded) is 11 times more than that of worms (2.9 kg/ha) and 27 times more than that of insects (1.2 kg/ha). The biomass is not equally distributed, the open waters in the north, the northeast archipelago and the Great Barrier harbouring about 75 % (table 10).

The level of the lake dropped rather slightly until 1970, accelerating later causing profound modifications in the qualitative and quantitative composition of the communities. Thus in 1967 and 1972, *Cleopatra* is replaced by *Melania* in the southeast archipelago and a sharp decrease is seen in the malacological communities on the loose bottom sediments. Great changes have also been noticed in the composition of Chironomids caught in light traps.

A comparison has been made with benthos of other African lakes. The predominance of molluscs in the biomass seems fairly frequent in the Sahelian zone. The rather dense benthic biomass on Lake Chad may be due partly to the fact that the whole lake resembles one vast littoral zone, owing to its shallow depths.

SOMMAIRE

Introduction	1
1) Composition de la faune benthique	1
2) Facteurs de répartition et d'abondance des espèces	3
2-1 - Nature des fonds	
2-2 - Conductivité des eaux	
2-3 - Rythmes saisonniers d'abondance	
3) Les peuplements et les grandes zones écologiques	10
3-1 - Vers	
3-2 - Mollusques	
3-3 - Insectes	
3-4 - Conclusions	
4) Caractéristiques des peuplements	18
4-1 - Répartition des organismes	
4-2 - Distribution d'abondance	
4-3 - Espèces caractéristiques de biotopes	
4-4 - Liaisons interspécifiques	
5) La biomasse benthique	21
5-1 - Poids moyen des principales espèces et facteurs de conversion	
5-2 - Répartition des biomasses benthiques dans le lac Tchad	
5-3 - Estimation des biomasses d'invertébrés benthiques en 1970	
6) Evolution interannuelle des peuplements	27
6-1 - Mollusques	
6-2 - Chironomides	
7) Conclusions. Comparaisons avec d'autres lacs de zone intertropicale	35
Références bibliographiques	39

INTRODUCTION

Le benthos est l'ensemble des organismes aquatiques liés, de quelque manière que ce soit, au substrat qui constitue le fond. Nous ne traiterons donc ici que des organismes et des peuplements habitant les sédiments lacustres, réservant pour un autre chapitre l'étude du périphyton qui vit sur les plantes aquatiques supérieures. Ce périphyton, dont l'importance est loin d'être négligeable dans le lac Tchad où les franges végétales et les herbiers immergés sont nombreux, est d'ailleurs généralement constitué d'espèces différentes que l'on peut cependant retrouver occasionnellement dans le benthon, lorsque les prélèvements sont effectués à proximité des masses végétales.

La majeure partie des observations sur les peuplements et les biomasses benthiques a été réalisée entre 1968 et 1971, soit en période de Tchad moyen, et une zonation générale du lac a été établie en 1970 (Carmouze et *al.*, 1972). Les schémas de répartition obtenus à cette époque ont été complètement bouleversés par la suite, en raison de la baisse rapide du niveau du lac survenue à partir de 1972, baisse qui a entraîné l'assèchement partiel de certaines zones et des modifications importantes des conditions écologiques. L'évolution des peuplements benthiques n'a pu être que partiellement étudiée au cours de cette phase d'assèchement du lac Tchad.

Tous les prélèvements ont été réalisés à la benne d'Ekman. Pour les vers et les insectes, cinq échantillons ont été recueillis à chaque station avec une benne de 15 x 15 cm de côté. Le prélèvement, lavé dans un tamis de 0,3 mm de vide de maille, était ensuite fixé au formol à 10 %, pour être trié au laboratoire. Une benne de 30 x 30 cm de côté a été utilisée pour les mollusques, ainsi qu'un tamis de 0,8 mm de vide de maille et six échantillons, au minimum, étaient récoltés à chaque station.

1 - Composition de la faune benthique

L'essentiel de la faune benthique du lac Tchad est représenté par trois groupes de macroinvertébrés - vers, mollusques, insectes - qui ont fait l'objet d'études intensives durant plusieurs années.

Nous donnons ci-dessous la liste des espèces les plus communes sur les fonds. Des études systématiques plus détaillées ont été publiées par Dejoux (1968, 1969, 1970, 1971, 1973) pour les insectes, Lauzanne (1968) pour les oligochètes, Lévêque (1968, 1974) pour les mollusques.

OLIGOCHETES

Alluroïdidae

Alluroïdes tanganyikae

Tubificidae

Aulodrilus remex, *Euilodrilus* sp.

Naididae

Branchiodrilus cleistochaeta, *Allonais paraguayensis ghanensis*,
Pristina synclites, *Nais* sp.

Seuls les Alluroïdidae et les Tubificidae sont abondants sur les fonds où l'on ne rencontre qu'accidentellement les Naididae qui vivent de préférence dans les herbiers.

MOLLUSQUES

Prosobranches

Melania tuberculata, *Bellamyia unicolor*, *Cleopatra bulimoides*.

Lamellibranches

Corbicula africana, *Caelatura aegyptiaca*, *Caelatura terrestriuscula*,
Pisidium pirothi, *Eupera parasitica*, *Mutela dubia*, *Mutela rostrata*.

Les trois espèces de Prosobranches, ainsi que *C. africana* et *C. aegyptiaca* sont très abondantes et ont une vaste répartition. Les autres espèces sont plus rares ou plus localisées.

INSECTES

Chironomides

Chironominae

Chironomus formosipennis, *Cryptochironomus stilifer*, *Cryptochironomus nudiforceps*, *Cryptochironomus dawulfianus*, *Cryptochironomus dioeris*,
Tanytarsus nigrocinotus, *Polypedilum fuscipenne*, *Polypedilum griseoguttatum*,
Polypedilum abyssiniae, *Polypedilum longioris*, *Cladotanytarsus lewisi*,
Cladotanytarsus pseudomancus.

Tanypodinae

Ablabeomyia pictipes, *Ablabeomyia dusoleili*, *Clinotanypus claripennis*,
Procladius brevipetiolatus.

Orthoclaudiinae

Cricotopus scottae.

Ephéméroptères

Cloeon fraudulentum, *Eatonica schoutedeni*, *Coenomedeas brevipes*,
Povilla adusta.

Trichoptères

Dipseudopsis capensis, *Ecnomus dispar*, *Ecnomus* sp.

La plupart des espèces de ces différents groupes d'invertébrés ont une vaste répartition en Afrique et aucune n'est endémique du lac Tchad.

2 - Facteurs de répartition et d'abondance des espèces

La répartition spatio-temporelle des organismes benthiques est sous la dépendance de divers facteurs physico-chimiques qui favorisent ou non la présence et l'abondance des espèces. D'autres phénomènes, tels que la prédation par les poissons par exemple, peuvent également jouer un rôle important qui n'a pu cependant être évalué dans le lac Tchad.

En réalité, nombre de facteurs écologiques sont plus ou moins intercorrélés et l'on sait que la nature du sédiment, qui est un critère universellement utilisé pour distinguer les peuplements benthiques, est en fait la résultante sur le plan physico-chimique d'un ensemble complexe de facteurs pas toujours identifiés.

Dans ces conditions, il est souvent difficile de déterminer précisément les facteurs qui exercent une influence réelle sur les espèces benthiques et l'on se contente généralement de rechercher des corrélations entre la densité des espèces et certains paramètres du milieu, sans être certain pour autant qu'il existe une relation directe entre eux. Seules des études expérimentales pourraient le démontrer.

Dans le cas du lac Tchad, nous avons pu mettre en évidence le rôle de la nature des fonds, de la conductivité et de la température sur la composition des peuplements et l'abondance des espèces. La profondeur, qui est très faible en moyenne (4 m environ en 1970), et la bonne oxygénation au niveau du fond, due à une agitation quasi-permanente des eaux sous l'effet des vents assez forts toute l'année, ne paraissent pas limiter ici la répartition de la faune benthique comme c'est le cas dans des lacs plus profonds. Cependant, localement, les barrières végétales ceinturant les îles agissent comme des écrans qui brisent l'action des vents dominants et favorisent la formation d'essaïms de Chironomides à tendance grégaire. Les larves de ces Chironomides seront donc plus nombreuses à proximité de la côte qu'au large, mais ce phénomène est relativement peu répandu (Dejoux, 1976).

2-1 - Nature des fonds.

On sait que la granulométrie et les caractéristiques chimiques du sédiment exercent un rôle très important sur la répartition des espèces et la composition des peuplements benthiques. L'influence de ces facteurs a été bien étudiée sur le lac Tchad (Dejoux, 1976 ; Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1971 ; Dupont et Lévêque, 1972 ; Carmouze et *al.*, 1972).

Dans la région de Bol (Archipel sud-est) qui peut être considéré comme relativement homogène quant aux autres facteurs éventuels de répartition des espèces (salinité, type de paysage, etc.), une cartographie précise des fonds a été établie par carottage et dragage de la zone étudiée, qui représente une surface en eau d'environ 20 km², et les analyses minéralogiques ont mis en évidence cinq types de sédiments caractéristiques : le sable, la vase, la tourbe, l'argile molle et l'argile granulaire. Des prélèvements réalisés en janvier 1967, en divers points de cette zone, avaient montré l'influence de la nature du sédiment sur la composition qualitative et quantitative des peuplements malacologiques (Dupont et Lévêque, 1968). Cette étude a été reprise, en janvier 1970, pour l'ensemble de la faune benthique (Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1971), et l'on a pu mettre en évidence, par analyse de va-

riance, que le facteur "type de fond" était fortement significatif pour la plupart des espèces de vers et de mollusques, mais que plus de la moitié des larves d'insectes y étaient indifférentes, le facteur considéré n'étant significatif que pour trois espèces seulement :

Cladotanytarsus lewisi, *Polypedilum* sp. III et *Nilodorum rugosum*. Les insectes sont donc moins inféodés à un type particulier de sédiment que les vers et les mollusques. On notera que les densités les plus importantes ont été observées sur les fonds d'argile, pour les vers et les mollusques, et sur les fonds de sable pour les insectes (tabl. 1). La tourbe est particulièrement pauvre en vers et insectes.

Sur l'ensemble du lac Tchad, on a pu montrer que la nature des fonds était également un facteur important dans la répartition des espèces, bien que les résultats ne soient pas toujours aussi nets qu'à Bol, du fait de l'interférence d'autres facteurs écologiques. Si l'on examine en effet les densités et les biomasses moyennes des principaux groupes de vers dans quatre types de fonds échantillonnés en mars et novembre 1970 (tabl. 2), on constate que les Alluroïdidae sont absents dans la vase, alors que les Tubificidae y sont abondants. Les *Alluroïdes* sont dominant dans le pseudosable et la tourbe n'héberge aucun vers. Ces résultats confirment les observations faites dans la région de Bol, le sable pouvant être considéré d'un point de vue texture et granulométrie, de même nature que le pseudosable. Pour les mollusques, le phénomène est moins net car il semble que d'autres facteurs liés à la géographie aient également une forte influence. Cependant, dans une zone déterminée, le type de peuplement dépend également de la nature du sédiment (Lévêque, 1972). Enfin, chez les insectes, les résultats obtenus sur l'ensemble du lac ne sont pas comparables à ceux de la région de Bol et il est vraisemblable que d'autres facteurs de répartition interviennent de manière plus prépondérante (Dejoux, 1976).

2-2 - Conductivité des eaux.

Elle varie dans un rapport de 1 à 15 entre le delta du Chari et le nord du lac (Carmouze et al., 1972).

Chez les Oligochètes, on constate un changement assez radical dans la structure des peuplements des fonds d'argile, aux environs de 420 μ mhos : les Alluroïdidae, dominants dans la biomasse en-dessous de ce seuil, disparaissent complètement au-delà et sont remplacés par les Tubificidae qui deviennent très abondants. Il paraît donc y avoir une "barrière" écologique liée à la salure des eaux pour *Alluroïdes tanganyikae*, puisque cette espèce disparaît des fonds d'argile du lac Tchad au-dessus d'une conductivité de 420 μ mhos (fig. 1).

Un phénomène identique a été observé chez les mollusques pour lesquels la densité moyenne des différentes espèces de Prosobranches diminue rapidement à partir de 400 μ mhos. Les *Cleopatra* et les *Bellamya* disparaissent au-delà de 550 μ mhos et les *Melania* au-delà de 600 μ mhos (fig. 2). Les mollusques benthiques étaient totalement absents des prélèvements réalisés dans le nord du lac, où les conductivités atteignaient 750 μ mhos, alors que les conditions de milieu (sédiment, profondeur, paysage) étaient apparemment les mêmes que celles observées dans des eaux de conductivité plus faible. D'autre part, dans la zone où les mollusques sont absents, il y a un très grand nombre de coquilles mortes de *Melania* et de *Bellamya*, signe évident que ces espèces ont dû y prospérer. Enfin, nous n'avons jamais observé de mollusques benthiques

	Argile molle	Argile granul.	Sable	Vase	Tourbe
INSECTES					
<i>Ecnomus dispar</i>	3,0	32,6	14,8		7,4
<i>Cloeon fraudulentum</i>	35,6	213,3	17,8		14,8
<i>Povilla adusta</i>		5,9			
<i>Eatonica schoutedeni</i>		3,0		1,8	
<i>Orthotrichia</i>	5,9	5,9	8,9		
<i>Chaoborus ceratopogones</i>	5,9	5,9			
<i>Ceratopogonides</i>	14,8			5,3	
<i>Ablabesmyia dusoleili</i>	3,0	41,5		16,0	55,6
<i>Chironomus formisipennis</i> ...	14,8	32,6	3,0	8,9	
<i>Chironomus</i> sp. I	17,8	3,0			
<i>Cladotanytarsus lewisi</i>			962,9		
<i>Cladotanytarsus</i> sp. I	3,0				
<i>Clinotanypus claripennis</i> ...		3,0		16,0	
<i>Cryptochironomus stiliifer</i> ..	477,0	130,3	23,7	446,2	185,1
<i>Cryptochironomus dicerias</i> ...	11,8	35,5	53,3	1,8	25,9
<i>Cryptochironomus</i> sp. I	5,9	14,8	26,7		
<i>Cryptochironomus</i> sp. II		8,9	204,4		
<i>Cryptochironomus</i> sp. III			11,9		
<i>Cryptochironomus</i> sp. IV					
<i>Nilodorum rugosum</i>	100,7	5,9			
<i>Polypedilum fuscipenne</i>	50,3		29,6	46,2	37,0
<i>Polypedilum</i> sp. I	23,7	5,9		3,6	11,1
<i>Polypedilum</i> sp. II	5,3				
<i>Polypedilum</i> sp. III			405,9		
<i>Procladius brevipetiolatus</i> .		5,9			
<i>Stictochironomus</i> sp. I		3,0			
<i>Stictochironomus</i> sp. II		14,8			22,2
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	3,0	11,8		3,6	
<i>Tanytarsus</i> sp. I	34,9	47,9			32,6
VERS					
<i>Aulodrilus remex</i>		115,6	231,1	851,0	3,0
<i>Euilyodrilus</i> sp.	32,4	68,0	38,2	11,1	
<i>Alluroïdes tanganikae</i>	1434,0	1431,0	44,4		5,8
<i>Branchiodrilus cleistochaeta</i>	23,6	17,8	8,9	4,4	
<i>Pristina synclites</i>		35,6			
<i>Nais</i> sp.			414,6		
<i>Aulophorus</i> sp.			14,7		5,8
<i>Nématodes</i>	787,9	408,8	85,8	15,6	
MOLLUSQUES					
<i>Melania tuberculata</i>	0,3	1,1	8,9	18,5	6,6
<i>Cleopatra bulimoides</i>	48,1	222,4	10,2	3,2	24,9
<i>Bellamyia unicolor</i>	0,7	2,5	0,5	0,6	0,2
<i>Corbicula africana</i>	5,4	15,4	0,8	0,8	0,4
<i>Caelatura aegyptiaca</i>	1,6	3,1	0,5	0,1	0,1
<i>Pisidium pirothi</i>	0,1	0	0	0	0,1
<i>Eupera parasitica</i>	0,1	11,1	0	0	0

Tableau 1 - Effectifs moyens des différentes espèces d'invertébrés benthiques (en nombre d'individus par m²) sur chacun des types de sédiments de la région de Bol en janvier 1970 (d'après Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1971).

mars 1970		Alluroididae	Tubificidae	Naididae	Nématodes	Total
Vase (20 stations)	N/m ³	0	9134	54	229	9417
	mg/m ³	0	3197	19	14	3230
Argile (22 stations)	N/m ³	157	2462	0	1916	4535
	mg/m ³	535	866	0	119	1520
Pseudo- sable (8 stations)	N/m ³	626	219	30	177	1052
	mg/m ³	2132	77	10	11	2230
Tourbe (5 stations)		0	0	0	0	

novembre 1970		Alluroididae	Tubificidae	Naididae	Nématodes	Total
Vase (22 stations)	N/m ³	0	1089	2	70	1161
	mg/m ³	0	381	—	4	385
Argile (27 stations)	N/m ³	216	540	4	211	971
	mg/m ³	736	189	1	13	939
Pseudo- sable (6 stations)	N/m ³	369	61	0	50	480
	mg/m ³	1257	21	0	3	1281
Tourbe (2 stations)		0	0	0	0	0

Tableau 2 - Vers benthiques : densités et biomasses moyennes de chacun des groupes en fonction des principaux types de fonds prospectés en mars et novembre 1970 sur l'ensemble du lac Tchad (d'après Carmouze et al., 1972).

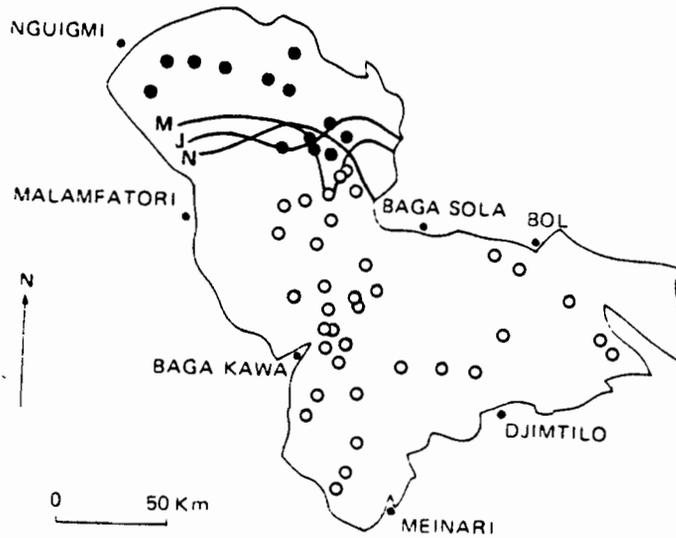


Figure 1 - Vers : répartition des Alluroïdidae sur les fonds d'argile (O : présence ; ● : absence). Les traits (M, J, N) indiquent les limites de conductivité 420 μ mhos en mars, juillet et novembre 1970.

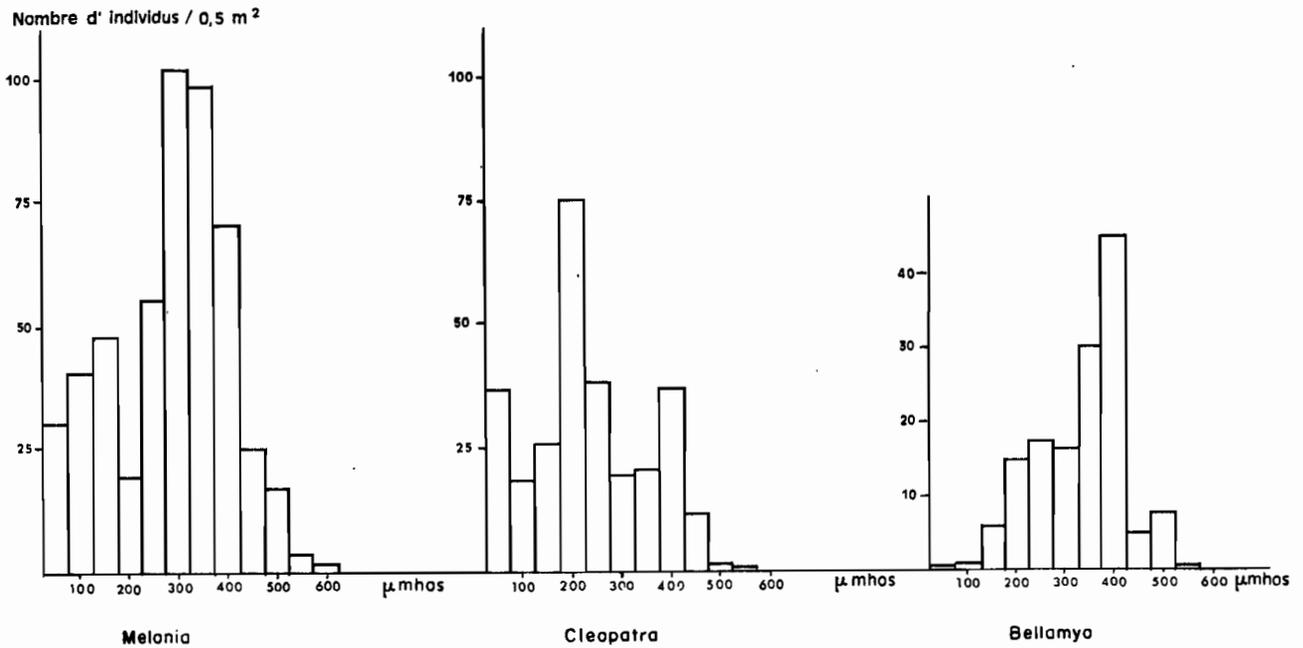


Figure 2 - Relation entre la conductivité (μ mhos) à l'époque des prélèvements et la densité moyenne par prélèvement des trois espèces de Prosobranches benthiques du lac Tchad (d'après Lévêque, 1972).

Date	Zone 1	Zone 2	Zone 3
Mars 1970	1574	482	369
Juillet 1970	97	27	17
Novembre 1970	540	298	119
Mars 1971	763	386	47

Tableau 3 - Variations de la densité saisonnière moyenne des larves d'insectes benthiques en nombre par m² dans trois régions du lac Tchad : zone 1, nord du lac, au-dessus du parallèle de Malamfatori ; zone 2, centre du lac entre la zone précédente et la Grande Barrière ; zone 3, sud et est du lac (Dejoux, 1976).

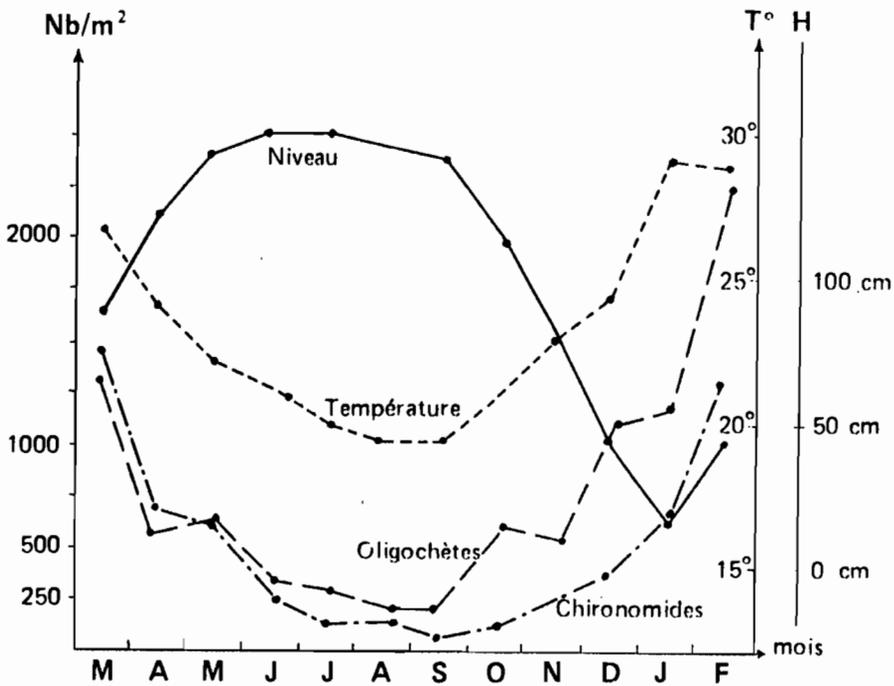


Figure 3 - Variation de la densité moyenne des Chironomides et des Oligochètes benthiques dans l'est du lac Tchad en 1966-1967 en fonction de la température (T°) et du niveau de l'eau (H) à l'échelle de Bol (d'après Dejoux *et al.*, 1969, et Dejoux, 1976).

dans les mares de Kanem ayant des conductivités de 800 à 1000 μmhos , alors que des Pulmonés sont présents dans la végétation.

La conductivité des eaux ne paraît pas être un facteur limitant la répartition de nombreuses espèces de Chironomides (Dejoux, 1976). Cependant, certaines d'entre elles paraissent avoir une préférence pour les fortes salures (*Chironomus calipterus*, *Dicrotendipes polosimanus*, *Dicrotendipes fusconotatus*, *Tanytarsus nigrocinctus*, *Cladotanytarsus lewisi*, *Cryptochironomus diceras*, *Cryptochironomus stilifer*, *Polypedilum laterale*), alors que d'autres sont surtout abondantes dans les eaux de faible salure (*Chironomus pulcher*, *Chironomus acuminatus*, *Dicrotendipes peryngeyanus*, *Tanytarsus zariae*, *Tanytarsus flexibile*, *Nilodorum brevipalpis*, *Nilodorum fractilobus*, *Cryptochironomus miligenus*, *Cryptochironomus sinuatus*, *Cryptochironomus melutensis*, *Polypedilum longicrus*, *Clinotanypus rugosus*, *Ablabesmyia nilotica*). Il faut enfin noter que dans les mares du Kanem ou les polders en voie d'assèchement, on rencontre en abondance *Cryptochironomus deribae*, le plus souvent associé à *Chironomus calipterus*. *C. deribae*, connu des zones lagunaires de Camargue et de la Baltique, peut être considéré comme une espèce fortement halophile.

2-3 - Rythmes saisonniers d'abondance.

Des prélèvements mensuels réalisés de 1966 à 1967, dans douze stations de l'Archipel est (Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1969), ont révélé l'existence d'un cycle saisonnier d'abondance chez les vers et les insectes, en liaison avec certains facteurs du milieu. En effet, si l'on compare l'évolution annuelle de la température des eaux et du niveau du lac à celle de la densité et de la biomasse moyennes des organismes dans les stations prospectées (fig. 3), on constate que le maximum d'abondance des Oligochètes et des larves d'insectes se situe en saison fraîche (janvier à mars), lors des hautes eaux du lac, et le minimum en saison chaude (août-septembre), au moment des basses eaux. L'abondance de ces deux groupes d'invertébrés évolue donc dans le même sens que le niveau du lac et en sens inverse de la température des eaux au cours d'un cycle annuel.

L'existence d'un rythme saisonnier d'abondance a d'autre part été confirmée lors de missions réalisées en mars, juillet et novembre 1970, sur l'ensemble du lac. Pour les Oligochètes (Carmouze et al., 1972), les densités les plus fortes ont été observées en mars, et les plus faibles en juillet (tabl. 4). C'est le cas également pour les insectes (Dejoux, 1976) (tabl. 3).

Il n'a pas été possible de mettre en évidence de variations saisonnières d'abondance chez les mollusques, à l'exception de *Corbicula africana*, qui se reproduit en saison fraîche seulement et donc la densité est maximum à cette époque (Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1969 ; Lévêque, 1972).

La faible densité des organismes benthiques lors de l'étiage pourrait être liée au fait que l'agitation des eaux sous l'effet du vent provoque une perturbation plus importante du sédiment lorsque la profondeur diminue, conditions peu propices à l'installation de peuplements denses. Les tornades qui ont lieu d'avril à juin doivent, en outre, provoquer des remaniements importants au niveau du fond. Enfin, l'étiage intervient en saison chaude, au cours de laquelle les cycles biologiques des insectes sont beaucoup plus courts qu'en saison fraîche.

3 - Les peuplements et les grandes zones écologiques

Les prélèvements, effectués en 1968 et 1970 sur l'ensemble du lac, ont permis de mettre en évidence les grands types de peuplements pour chacun des groupes étudiés. A partir de ces données, on a pu reconnaître, selon les groupes, des zones écologiques à l'intérieur desquelles les peuplements présentaient un certain nombre d'analogies quant à la structure spécifique et à la densité des espèces (Carmouze et *al.*, 1972). Ces grandes zones écologiques permettent de mieux se rendre compte de l'originalité des différentes parties du lac.

3-1 - Vers.

Quatre grandes zones écologiques (fig. 4) ont été déterminées en fonction des principaux facteurs de répartition des espèces (nature des fonds et conductivité). Les densités et les biomasses moyennes en vers pour les divers types de fonds ont été calculées dans chacune de ces zones (tabl. 4).

Zone 1 - Eaux libres du nord. Constituée essentiellement de fonds vaseux dans l'intervalle 180-420 μ mhos de conductivité, cette zone est riche en Tubificidae, qui constituent la quasi-totalité du peuplement.

Zone 2 - Eaux libres du sud et du sud-est. Les fonds sont constitués d'argile et de pseudosable, la conductivité est inférieure à 180 μ mhos. Les Alluroïdidae sont largement dominants dans la biomasse.

Zone 3 - Archipel et ilots-bancs du nord. La conductivité étant supérieure à 420 μ mhos, les Alluroïdidae sont absents et les Tubificidae représentent 99 % de la biomasse.

Zone 4 - Archipel et ilots-bancs de la Grande Barrière et de l'est. Les sédiments sont plus variés et les peuplements assez hétérogènes. La vase est peuplée surtout de Tubificidae, alors que les Alluroïdidae sont abondants dans les fonds d'argile.

3-2 - Mollusques.

A partir des résultats des prélèvements réalisés sur l'ensemble du lac en 1968 et 1970, 25 biotopes (fig. 5) ont été définis, en fonction de trois critères : nature des fonds, type de paysage (eaux libres, archipels, ilots-bancs) et position géographique (Lévêque, 1972). Certains de ces biotopes, en raison de leur surface réduite, n'ont été échantillonnés qu'en 1968 ou en 1970. La comparaison des relevés moyens par biotope (tabl. 5 et 6), par l'analyse factorielle des correspondances (Lévêque et Gaborit, 1972), a permis de regrouper les peuplements ayant des compositions spécifiques assez voisines et de définir sept grandes zones écologiques (fig. 5) :

Zone 1 - Archipel et ilots-bancs du nord (biotopes 6 et 16). La conductivité est supérieure à 500 μ mhos et les mollusques sont rares. Les *Melania* constituent l'essentiel du peuplement.

Zone 2 - Eaux libres du nord et partie méridionale de l'Archipel nord-est (biotopes 9, 15, 17, 18). Les *Melania* sont dominants, mais l'abondance des *Bellamyia* dans les peuplements est caractéristique de cette zone. Les densités sont très élevées.

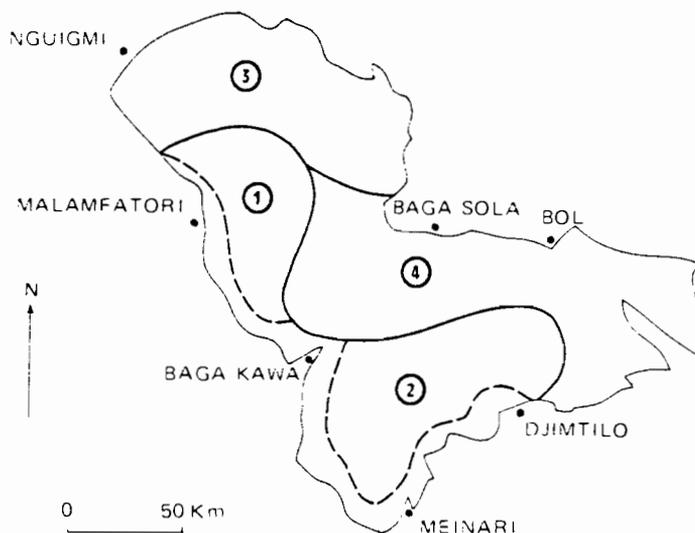


Figure 4 - Vers : grandes zones de répartition des peuplements (d'après Carmouze *et al.*, 1972).

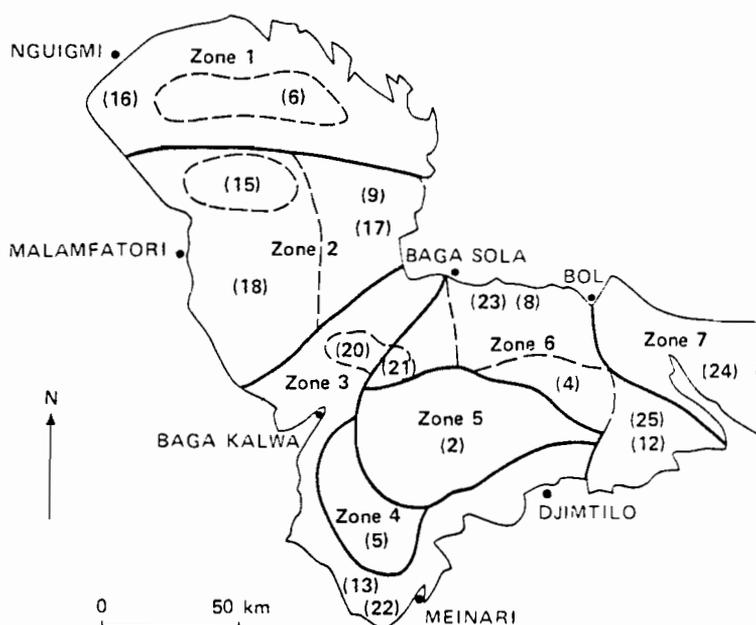


Figure 5 - Localisation des grandes zones géographiques et des principaux biotopes retenus pour l'étude des peuplements en mollusques benthiques (d'après Lévêque, 1972).
1 : Sable (ensemble du lac) ; 2 : Pseudo-sable (à l'ouest du delta) ; 3 : Pseudo-sable de la Grande Barrière ; 4 : Argile bleue (est) ; 5 : Argile granulaire du sud ; 6 : Argile granulaire du nord ; 7 : Argile granulaire de la Grande Barrière ; 8 : Argile granulaire de l'archipel est ; 9 : Argile granulaire de l'archipel central ; 10 : Tourbe de l'archipel est ; 11 : Tourbe de la Grande Barrière ; 12 : Tourbe des flots bancs est ; 13 : Tourbe des flots bancs sud ; 14 : Tourbe des flots bancs des eaux libres de l'est ; 15 : Vase bleue de la zone centrale ; 16 : Vase de la zone nord ; 17 : Vase de l'archipel central ; 18 : Vase des eaux libres centrales ; 19 : Vase de la Grande Barrière ; 20 : Vase de la zone A ; 21 : Vase de la zone B ; 22 : Vase des flots bancs du sud ; 23 : Vase de l'archipel est (ouest de Bol) ; 24 : Vase de l'archipel est (est de Bol) ; 25 : Vase des flots bancs est.

mars 1970		zone 1	zone 2	zone 3	zone 4
vase	N/m ²	14353		2874	5009
	kg/ha	50,25		9,97	17,52
argile	N/m ²	2583	500	5867	1083
	kg/ha	5,23	5,67	20,08	12,45
pseudo-sable	N/m ²		1052		
	kg/ha		22,30		
tourbe	N/m ²			0	0
	kg/ha			0	0

juillet 1970		zone 1	zone 2	zone 3	zone 4
vase	N/m ²	279		0	0
	kg/ha	0,67		0	0
argile	N/m ²		235	0	683
	kg/ha		6,45	0	8,61
pseudo-sable	N/m ²		808		
	kg/ha		10,76		
tourbe	N/m ²			0	0
	kg/ha			0	0

novembre 1970		zone 1	zone 2	zone 3	zone 4
vase	N/m ²	2828		218	412
	kg/ha	9,44		0,75	0,70
argile	N/m ²	1131	581	4750	372
	kg/ha	11,51	15,11	15,81	5,39
pseudo-sable	N/m ²		528		
	kg/ha		12,83		
tourbe	N/m ²			0	0
	kg/ha			0	0

Tableau 4 - Vers benthiques : densités et biomasses moyennes en mars, juillet et novembre 1970, sur les principaux types de fonds et dans les quatre grandes zones de répartition définies pour ce groupe (fig.4) (d'après Carmouze et *al.*, 1972).

Zones	1		2				3						4	5	6						7
Biotope n°	6	16	9	15	17	18	3	7	11	13	19	22	5	2	4	8	10	14	23	25	24
Nature du sédiment	AG	V	AG	VB	V	V	PS	AG	T	T	V	V	AG	PS	AB	AG	T	T	V	V	V
Nombre de prélèvements	16	9	1	9	12	22		2	2	8	17	6	24	11	7	5	5	3	14	8	6
<i>Melania</i>	13,3	7,6	314,8	51,5	119,1	160,6	202,8	22,2		14,4	102,3	9,3	197,6	180,4	18,5	0,4	2,6	11,1	1,3	6,3	
<i>Cleopatra</i>	0,9	0,6	75,9	1,2	39,8	4,7	171,8	199,1	37,0	21,8	96,2	12,0	55,0	102,7	64,8	8,1	19,3	130,9	6,1	33,3	1,9
<i>Bellamyia</i>	4,6	0,8	174,1	20,4	73,7	21,4	235,7	45,4	5,6	8,3	25,3	1,5	3,9	0,3	0,3	4,5	3,0	1,9	1,9	2,6	
<i>Corbicula</i>					4,0	1,7	166,7	24,1	2,8	10,9	30,6	6,8	9,9	79,4	3,4	10,4	1,1	29,6	1,1	11,3	0,8
<i>Caelatura</i>			7,4		4,0	0,3	11,1	2,8	0,9		1,7	2,5	3,5	1,0	1,6	0,7	1,1		0,5	0,2	
<i>Pisidium</i>	0,6		1,9		1,9		3,2				1,7			6,4			6,4			2,6	
<i>Eupera</i>			3,7		2,3		11,6	37,0	0,9		3,8		0,5	0,5	0,3	0,4		0,9		0,5	
Total	19,4	9,0	577,8	73,1	244,8	168,7	802,9	330,6	47,2	55,4	261,6	32,1	270,4	370,7	88,9	24,5	33,5	174,4	20,9	56,8	2,7

Tableau 5 - Densité moyenne des mollusques en nombre d'individus par m² dans les différents biotopes (fig. 5) prospectés en 1968 (d'après Lévêque, 1972).

Zones	1		2				3			4	5	6					7
Biotope n°	6	16	9	15	17	18	11	19	20	5	2	4	10	21	23	25	24
Nature du sédiment	AG	V	AG	VB	V	V	T	V	V	AG	PS	AB	T	V	V	V	V
Nombre de prélèvements	11	7	2	5	30	11	4	9	3	16	27	10	15	4	14	13	20
<i>Melania</i>	1,9	3,5	259,0	185,6	159,3	250,9	34,3	263,9	332,0	94,1	125,9	34,8	4,4	75,6	8,2	10,9	7,2
<i>Cleopatra</i>			28,7	3,0	23,3	9,4	115,7	38,5	103,1	18,1	76,3	63,7	3,9	157,4	11,7	23,1	
<i>Bellamyia</i>	0,2		173,1	40,3	41,7	101,9	63,9	6,5	171,7	1,1	0,5	0,9	0,5	4,6	1,7	1,5	0,1
<i>Corbicula</i>					7,0		27,8	22,6	77,2	18,0	73,1	11,1	0,6	29,1	1,5	8,7	0,1
<i>Caecatura</i>			2,8		0,7		6,5	12,6	25,9	2,8	2,2	3,0	0,4	7,4	0,6	0,4	0,1
<i>Pisidium</i>			8,3		0,6		0,9		1,9		1,3						0,1
<i>Eupera</i>			2,8		0,2	0,4	5,6		3,2		0,4			0,5		0,2	
Total	2,1	3,5	474,7	228,9	232,8	362,6	254,7	344,1	715,0	134,1	279,7	113,5	98,0	274,6	23,7	44,8	7,6

Tableau 6 - Densité moyenne des mollusques benthiques en nombre d'individus par m² dans les différents biotopes (fig. 5) prospectés en 1970 (d'après Lévêque, 1972).

Zone 3 - Grande Barrière et îlots-bancs du sud (biotopes 3, 7, 11, 13, 19, 20, 22). C'est une zone de transition entre la cuvette nord et la cuvette sud et les peuplements sont un peu plus hétérogènes. Les *Melania* sont encore abondants, mais les *Cleopatra* et les *Corbicula* sont beaucoup mieux représentés que dans la zone 2, alors que les *Bellamyia* sont plus rares. On notera que les *Caelatura* y sont également abondants en 1970. Certains biotopes de la zone 3 présentent en fait des affinités avec d'autres zones. C'est le cas pour les biotopes 7 et 11 en particulier (argile granulaire et tourbe de la Grande Barrière), dont le peuplement est similaire à celui de la zone 6. La densité, élevée dans la Grande Barrière, est plus faible dans les îlots-bancs du sud.

Zone 5 - Pseudosable des eaux libres du sud (biotope 2). Le pseudosable occupe une surface importante des eaux libres du sud et son peuplement est bien individualisé en 1968 et 1970. Les *Melania* sont dominants, mais c'est surtout l'abondance des *Corbicula* qui caractérise cette zone.

Zone 6 - Archipels, îlots-bancs et eaux libres du sud-est (biotopes 4, 18, 10, 14, 21, 23, 25). Les peuplements sont caractérisés par la dominance des *Cleopatra*. Les *Melania* sont encore bien représentés, mais le reste de la faune est pauvre en général, à l'exception parfois des *Corbicula*. La densité n'est pas très forte dans la plupart des biotopes.

Zone 7 - Archipel de l'est (biotope 24). Le peuplement est extrêmement pauvre et identique à celui de la zone 1 en 1970 (dominance des *Melania*), alors qu'en 1968 il avait une structure voisine de celui de la zone 6 (dominance des *Cleopatra*).

D'après les observations précédentes, il apparaît qu'en 1970 les *Melania* sont dominants un peu partout à l'exception de la zone 6 où ce sont les *Cleopatra*. Les *Bellamyia* sont surtout bien représentés dans les zones 2 et 3, les *Corbicula* dans les zones 3, 4 et 5, et les *Caelatura* dans la zone 3. Les zones 1 et 7 sont extrêmement pauvres en mollusques, les densités les plus élevées se rencontrant dans les zones 2 et 3. Il y a donc une zonation assez nette des peuplements en mollusques sur l'ensemble du lac, et le facteur situation géographique (qui correspond en fait à une somme de facteurs écologiques non identifiés) paraît avoir une importance non négligeable.

3-3 - Insectes.

3-3-1 - Chinoromides.

Les prélèvements réalisés en 1970 ont permis de délimiter 6 grandes zones écologiques dans le lac Tchad, à partir des espèces dominantes dans le peuplement dont la présence est caractéristique. Cependant, les limites de ces zones ne sont pas stables au cours de l'année (fig. 6).

Zone 1 à *Cladotanytarsus lewisi* et *Tanytarsus nigrocinctus*. En mars, cette zone couvre le nord du lac et ces deux espèces, qui représentent 82 % des effectifs, sont absentes du reste du lac. En juillet, *C. lewisi* a disparu, *Polypedilum fuscipenne* et *Clinotanytus claripennis* sont abondants. La zone ne se distingue que par la présence de *T. nigrocinctus*, rare ailleurs. Elle est beaucoup mieux individualisée en novembre, *T. nigrocinctus* et *C. lewisi* représentant 50 % des effectifs.

Zone 2 à *Polypedilum fuscipenne*. Elle couvre en mars 1970 l'archipel nord-est, et une partie des eaux libres du nord et de la Grande Barrière. *P. fuscipenne* est très abondant (60 % des effectifs) et *Cryptochironomus stilifer* bien représenté (14 %). En juillet, la zone se réduit à l'archipel nord-est. *Clinotanypus claripennis* (48 % des effectifs) est plus abondant que *P. fuscipenne* (23 %) et *C. stilifer* a disparu. En novembre, elle s'étend de nouveau vers la Grande Barrière, *P. fuscipenne* redevient dominant (67 % des effectifs) et *C. stilifer* réapparaît (27 %).

Zone 3 à *Clinotanypus claripennis*. Elle occupait en mars la partie est des eaux libres du nord, et s'est étendue vers le nord et le sud au cours de l'année. *C. claripennis* est abondant et *C. stilifer* est présent en quantité notable.

Zone 4 à *Cryptochironomus diceras* et *Ablabesmyia* sp. Cette zone, qui est la plus pauvre du lac, fluctue peu au cours de l'année. *C. diceras* et *Ablabesmyia* sp. s'y rencontrent toute l'année à des densités faibles, dépassant rarement 100 individus par m².

Zone 5 à *Chironomus formosipennis*. Il n'y a pas d'espèces dominantes dans cette zone qui recouvre l'archipel et les îlots-bancs de l'est et du sud-est. La présence régulière de *C. formosipennis* est cependant caractéristique, ainsi que celle de trois espèces de *Nilodorum*.

Zone 6 à *Cricotopus scottae*. Cette zone diffuse et morcelée sur l'ensemble du lac correspond aux herbiers immergés. Elle n'a donc pas de situation géographique précise. *C. scottae* est largement dominant et *Dicrotendipes fusconotatus* est bien représenté.

Si l'on considère l'évolution observée en 1970 comme caractéristique des changements saisonniers affectant le peuplement chironomien, on devrait retrouver en mars 1971 une situation analogue à celle de mars 1970. En fait, il apparaît (fig. 6 d) que certains changements sont intervenus :

- la zone 1 a disparu et *T. nigrocinctus* est devenu rare
- la zone 2 s'est largement étendue vers l'ouest
- la zone 3 s'est déplacée vers le nord, occupant la position de la zone 1 en mars 1970
- la zone 4 s'est également étendue vers le nord, et un *Procladius* sp. remplace *Ablabesmyia* sp. comme espèce caractéristique
- la zone 5 a peu changé, mais on note l'apparition de *P. fuscipenne*, absent auparavant de cette partie du lac.

Il semble donc qu'il y ait eu une sorte de translation des peuplements à un an d'intervalle, qui s'est curieusement effectuée dans le sens du déplacement des grandes masses d'eaux.

En réalité, il apparaît que même dans un laps de temps assez réduit les peuplements en Chironomides sont beaucoup moins stables que ceux des vers et des mollusques. La rapidité des cycles de développement de ces insectes, alliée à leur grande mobilité, et le fait que les espèces dominantes soient toutes des espèces ayant de grandes facilités d'adaptation, sont certainement les causes principales des modifications observées dans leur répartition.

3-3-2 - Autres insectes.

La plupart des espèces ont une vaste répartition, mais la nature des fonds peut être un facteur important. Ainsi, *Dipseudopsis capensis* et *Eatonica schoutedeni* se rencontrent principalement sur les

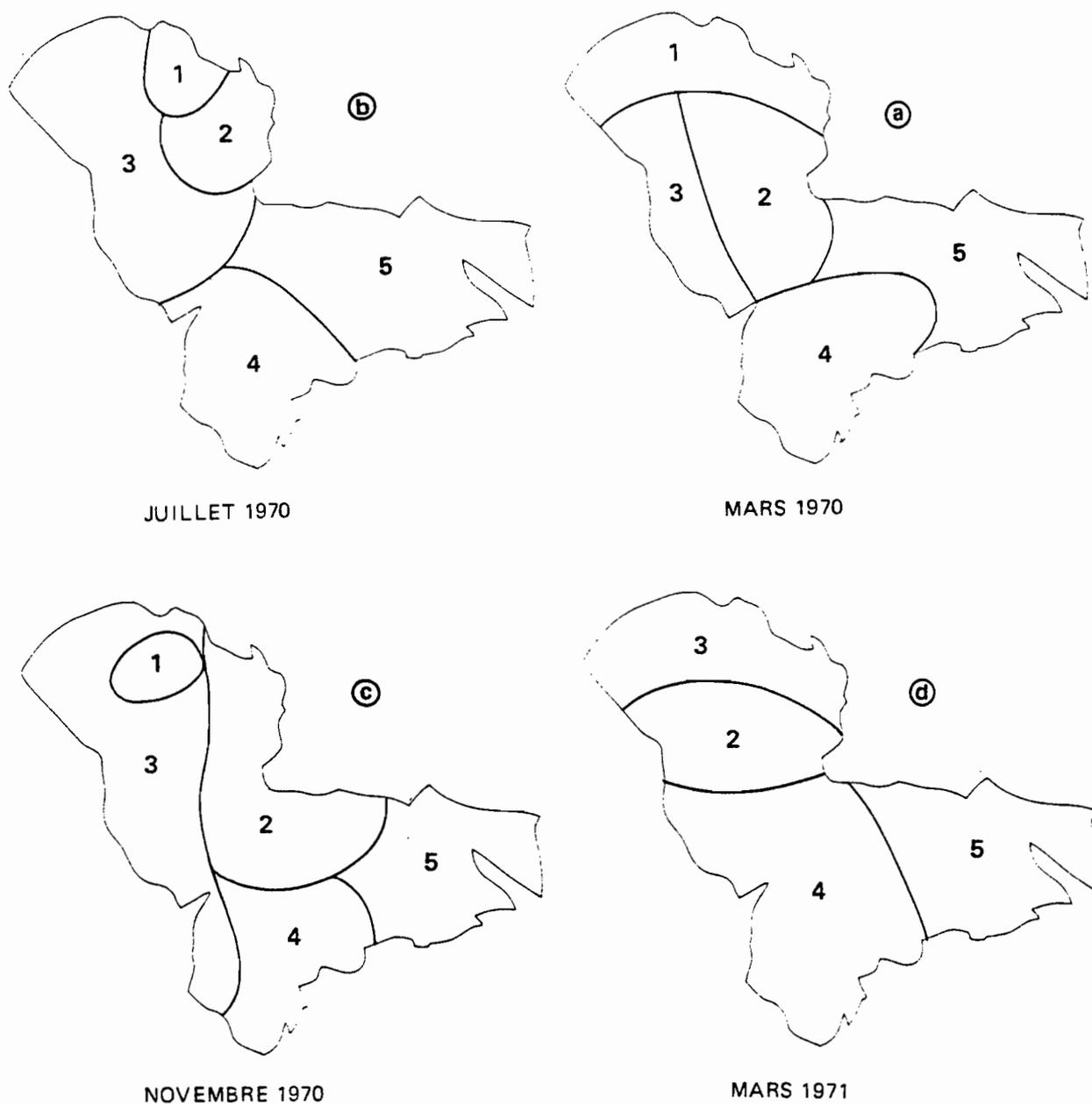


Figure 6 - Zonation du lac Tchad basée sur la répartition des Chironomides (d'après Dejoux, 1976).
1 : Zone à *Cladotanytarsus lewisi* et *Tanytarsus nigrocinctus* ; 2 : Zone à *Polypedilum fuscipenne* ;
3 : Zone à *Clinotanytus claripennis* ; 4 : Zone à *Cryptochironomus diceras* ; 5 : Zone à *Chironomus formosipennis*.

fonds vaseux riches en débris végétaux, alors que *Ecnomus sp.* et *Cloeon fraudulentum* peuplent surtout les fonds argileux ou argilo-sableux. De manière générale, la densité des larves est plus importante dans la cuvette nord que dans la cuvette sud du lac (Carmouze et al., 1972). Dans cette dernière, les densités moyennes sont respectivement de 9, 3 et 21 larves par m² en mars, juillet et novembre 1970, alors qu'elles sont de 36, 26 et 44 larves par m² dans la cuvette nord. Pour les espèces sub-benthiques, qui ne vivent pas dans le sédiment (*Chaoborus anomalus* et *Micronecta scutellaris*), la densité est également trois fois moins importante dans la cuvette sud que dans la cuvette nord.

3-4 - Conclusions.

Les zonations proposées pour les trois groupes d'invertébrés benthiques étudiés ne se superposent pas exactement, car les facteurs de répartition ne sont pas toujours les mêmes selon les groupes considérés. Il existe néanmoins un certain nombre de points communs dans la répartition des espèces. On rappellera en particulier l'opposition entre les cuvettes nord et sud, ainsi qu'entre les zones d'eaux libres et d'archipels dans ces deux cuvettes. En outre, la nature des fonds est un facteur déterminant pour la structure des peuplements en vers et en mollusques, et il existe pour ces deux groupes un seuil de conductivité limitant la répartition des espèces vers le nord du lac. Les insectes, plus indifférents par rapport aux facteurs précédents, paraissent plus sensibles au paysage. Les zonations proposées pour les divers groupes sont bien entendues schématiques et n'ont d'autre but que de mettre en évidence les caractères originaux de certaines régions qui ne correspondent pas toujours à des biotopes homogènes.

On notera également la relative stabilité de la zonation des peuplements en vers et en mollusques, alors que celle des peuplements de Chironomides paraît évoluer rapidement.

4 - Caractéristiques des peuplements

4-1 - Répartition des organismes.

L'étude de la répartition spatiale des mollusques a mis en évidence qu'ils avaient une tendance modérée à former des agrégats (Lévêque, 1972). Nous avons, pour cela, utilisé la loi de Taylor : $S^2 = a \bar{X}^b$, qui établit une relation, pour chaque espèce, entre les effectifs moyens (\bar{X}) et les variances (S^2) obtenus dans des séries de prélèvements réalisés dans divers biotopes et différentes stations. La pente de la droite de régression (b) entre $\log S^2$ et $\log \bar{X}$ est une constante, ainsi que a qui est l'ordonnée à l'origine. La constante b est considérée comme un indice d'agrégation caractéristique de l'espèce étudiée : b est égal à 1 si la distribution est uniforme et prend une valeur d'autant supérieure à 1 que les individus de l'espèce étudiée ont tendance à former des agrégats.

Dans le cas des mollusques benthiques du lac Tchad, il apparaît que les Prosobranches mobiles ($1,12 < b < 1,84$) ont une tendance plus marquée que les Lamellibranches ($0,92 < b < 1,56$) à se regrouper en agrégats, la répartition des Lamellibranches se rapprochant de la répartition uniforme.

Chez les Chironomides (Dejoux, 1976), la distribution des larves est généralement en agrégats.

4-2 - Distribution d'abondance.

On a pu montrer pour la grande majorité des peuplements en mollusques benthiques que les effectifs des espèces se distribuent selon une loi de progression géométrique dite loi de Motomura (Daget et Lévêque, 1969 ; Lévêque, 1972). Cette loi est vérifiée (Inagaki, 1967) lorsque le coefficient de corrélation, calculé entre les effectifs et les rangs des espèces (rangées par ordre décroissant des effectifs), est supérieur à 0,95. Lorsqu'elle n'est pas vérifiée ($r < 0,95$), on peut en conclure que le peuplement est en cours d'évolution ou qu'il a été mal échantillonné.

Un des intérêts de cette loi est de pouvoir définir des nomocénoses (Daget, Lecordier, Lévêque, 1972), que l'on peut caractériser par trois paramètres : le nombre d'espèces ; la constante de milieu ou de Motomura (m), qui est la pente de la droite de régression entre les effectifs et les rangs, et qui correspond à un indice de diversité ; la densité du peuplement.

Ces différents paramètres ont été calculés pour les peuplements de la région de Bol et de l'ensemble du lac (tabl. 7) échantillonnés en 1970. La loi de Motomura est vérifiée dans la grande majorité des cas, ce qui signifie qu'on a bien échantillonné des peuplements assez stables.

4-3 - Espèces caractéristiques de biotopes.

La recherche de ces espèces peut se faire par la méthode de l'écart réduit (Bonnet, 1964). Nous l'avons appliquée aux peuplements échantillonnés à Bol en 1970 (Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1971 ; Lévêque, 1972 ; Dejoux, 1976). Chez les Oligochètes, *Nais* et *Aulophorus*, qui sont bien représentés dans le périphyton, se rencontrent surtout sur les fonds de sable, au voisinage d'herbiers immergés, comme c'est le cas dans la zone étudiée. *Alluroides* et *Pristina* sont abondants sur les fonds d'argile, *Aulodrilus* dans la vase et le sable. Chez les mollusques, *Melania* est caractéristique des fonds de vase, *Bellamyia* de l'argile granulaire, *Corbicula* et *Caelatura* des argiles. Il n'y a aucune espèce caractéristique de la tourbe et du sable. Par rapport aux deux groupes d'organismes précédents, il y a peu d'espèces caractéristiques d'un type de fond chez les insectes. Cependant, on rencontre *E. dispar* et *C. frondulentum* dans l'argile granulaire et *N. rugosum* et *Chironomus* sp. 7 dans l'argile molle, *C. claripennis* dans la vase, *A. dusoleili*, *Stictochironomus* sp. 2 et *Tonytarsus* sp. 1 dans la tourbe, *C. lewisi*, *Cryptochironomus* sp. 1 et sp. 2 et *Polypedilum* sp. 3 dans le sable.

L'ensemble des espèces caractéristiques d'un type de fond ne constitue pas nécessairement une association biologique, et n'est valable que pour la zone étudiée à une époque donnée, c'est-à-dire dans des conditions écologiques bien définies. C'est ainsi que si l'on recherche les espèces de mollusques caractéristiques des biotopes prospectés en 1970 sur l'ensemble du lac (Lévêque, 1972), on ne retrouve pas nécessairement les mêmes résultats qu'à Bol à la même époque : *Melania* n'est caractéristique d'aucun biotope, alors que *Corbicula* est caractéristique des fonds d'argile bleue, de sable et de pseudosable, et *Caelatura* du sable et des fonds de vase de la Grande Barrière. Beaucoup de biotopes ne peuvent être caractérisés par la présence d'espèces particulières.

Biotopes	A à Bol	G à Bol	T à Bol	S à Bol	V à Bol	1	2	4	5	9	10	11	17	18	19	20	21	23	25
Surface prospectée en m ²	8	8	13	7	19	5,5	13,5	5	8	1	7,5	2	15	5,5	4,5	1,5	2	7	6,5
Densité par m ²	61,6	277	34,8	23	25	258,4	301,8	122,2	141,9	513	30,7	275	251,5	391,6	371,3	772	296,5	25,1	18,5
r	0,952	0,968	0,921	0,898	0,988	0,970	0,918	0,993	0,975	0,973	0,932	0,970	0,990	0,971	0,957	0,963	0,980	0,969	0,981
m	0,417	0,414	0,374	0,488	0,290	0,381	0,325	0,335	0,336	0,351	0,353	0,472	0,313	0,108	0,424	0,410	0,329	0,454	0,347
Nombre d'espèces	7	6	6	5	5	7	7	5	5	6	5	7	7	4	5	7	6	5	6

Tableau 7 - Distributions d'abondance des mollusques benthiques dans différents biotopes de la région de Bol et du lac Tchad en 1970 (voir fig. 5 pour les numéros des biotopes). Valeurs des paramètres définissant les nomocénoses : densité, constante de Motomura (m) et nombre d'espèces ; r est le coefficient de corrélation entre les rangs et l'abondance des espèces (d'après Lévêque, 1972).

C'est le cas également pour les insectes chez lesquels *C. lewisi* est caractéristique du sable sur l'ensemble du lac comme à Bol, alors que d'autres espèces se rencontrent dans la vase et l'argile granulaire, et que la tourbe et l'argile molle n'ont aucune espèce caractéristique (Dejoux, 1976).

4-4 - Liaisons interspécifiques.

L'étude des affinités entre espèces part du postulat que celles dont les effectifs varient de façon parallèle suivant les différents relevés ont des exigences écologiques communes. Ces affinités ont été recherchées dans les prélèvements de mollusques réalisés à Bol en 1967 et 1970 et sur l'ensemble du lac en 1970 (fig. 7). A l'exception de la forte affinité entre *Corbicula* et *Caelatura* que l'on retrouve dans les trois séries d'observations, les autres résultats ne sont pas concordants. On peut donc penser que les liaisons mises en évidence dans une situation donnée ne sont que des coïncidences qu'il convient de vérifier en d'autres temps et en d'autres lieux, afin de s'assurer qu'elles restent variables.

5 - La biomasse benthique

L'estimation des biomasses est un préalable indispensable lorsqu'on essaie de déterminer le rôle des différents groupes d'organismes dans le fonctionnement et la productivité d'un écosystème. L'utilisation d'unités standardisées (poids frais/ou sec, calories, etc.) permet en effet de comparer entre eux les divers groupes trophiques, ce qui ne peut être réalisé avec les effectifs.

La biomasse totale d'une ou de plusieurs espèces dans un écosystème peut être obtenue à partir des biomasses moyennes par unité de surface dans les différents biotopes, connaissant la surface occupée par ces derniers. On peut alors préciser l'importance relative des espèces dans la biomasse totale et le rôle de chacun des biotopes dans l'économie globale du milieu. En outre, la valeur de la biomasse moyenne par unité de surface ou de volume pourra être utilisée pour comparer plusieurs écosystèmes entre eux.

Il est malheureusement regrettable de constater que beaucoup de travaux sur la faune benthique se limitent à des estimations de biomasses dans quelques stations. Ces résultats n'ont qu'un intérêt anecdotique local et ne peuvent pas être extrapolés au système étudié - ni utilisés *a fortiori* pour le comparer à d'autres - dans la mesure où l'on ne connaît pas la représentativité des stations étudiées, ni l'importance des biotopes échantillonnés par rapport à l'ensemble de l'écosystème.

5-1 - Poids moyen des principales espèces et facteurs de conversion.

Les poids moyens alcooliques des vers ont été évalués à 3,41 mg pour les Alluroïdidae, 0,35 mg pour les Tubificidae et 0,06 mg pour les Nématodes. On a estimé que le poids sec était de l'ordre de 12 % du poids alcoolique et la valeur calorifique de 5300 cal/g de poids sec (Cummins et Wuycheck, 1971).

Pour les principales espèces de mollusques benthiques, le poids alcoolique moyen, le poids sec du corps et le poids de la coquille ont été calculés (tabl. 8) à partir des prélèvements réalisés en 1970 sur l'ensemble du lac. La valeur calorifique est de l'ordre de 4000 cal/g pour les différentes espèces (Lévêque, 1973).

Enfin, pour les insectes (tabl. 9), les poids frais et sec d'un certain nombre d'espèces ont été déterminés par différentes méthodes (Dejoux, 1976 et non publié). La valeur calorifique a été estimée en moyenne à 5300 cal/g de poids sec, comme pour les oligochètes.

5-2 - Répartition des biomasses benthiques dans le lac Tchad.

5-2-1 - Vers.

La répartition des biomasses en mars, juillet et novembre 1970 est schématisée sur la fig. 8. On notera que les valeurs les plus élevées ont été observées en mars, et les plus faibles en juillet, ce qui correspond au cycle saisonnier d'abondance mis en évidence pour ce groupe d'invertébrés. Néanmoins, la biomasse des fonds de pseudosable et d'argile des eaux libres du sud, constituée presque exclusivement d>Alluroïdidae, reste relativement importante toute l'année. Les variations sont plus sensibles sur les autres fonds où les Tubificidae sont dominants.

5-2-2 - Mollusques.

Les effectifs et les biomasses ont été calculés pour les différentes espèces dans chacun des biotopes prospectés en 1970, connaissant les relevés moyens par biotope (tabl. 5 et 6), les surfaces occupées et les poids individuels moyens. Afin d'obtenir une estimation pour l'ensemble du lac, on a tenu compte également des résultats obtenus en 1968 dans les biotopes 3, 7, 13 et 22 qui n'avaient pas été échantillonnés en 1970.

L'effectif total des mollusques benthiques était de $3,5 \times 10^{12}$ individus en 1970, dont 61 % de *Melania*, 15 % de *Cleopatra*, 15 % de *Bellamya*, 8 % de *Corbicula*, 1 % de *Caelatura*. Une valeur comparable de 3×10^{12} individus avait été obtenue en 1968 (Lévêque, 1972).

Exprimée en poids sec du corps, la biomasse totale en mollusques dans le lac Tchad était de 64000 tonnes en 1970, pour une surface en eau estimée à 19200 km². L'essentiel de cette biomasse (92 %) est constituée par les trois espèces de Prosobranches : *Bellamya* (43 %), *Cleopatra* (23 %) et *Melania* (22 %). Les Lamellibranches *Caelatura* (5 %) et *Corbicula* (2 %) ont une importance beaucoup plus faible. La biomasse des coquilles était de 410.000 tonnes.

La biomasse n'est pas uniformément répartie dans le lac (fig. 9) puisque l'on observe des valeurs moyennes comprises entre 0,2 et 200 kg/ha selon les biotopes. C'est dans les eaux libres et l'archipel de la cuvette nord, ainsi qu'au niveau de la Grande Barrière qu'on trouve les valeurs les plus élevées, comprises entre 35 et 200 kg/ha, alors que l'extrême nord et l'est du lac sont très pauvres.

5-2-3 - Chironomides.

On observe, pour ce groupe comme pour les oligochètes, un cycle saisonnier d'abondance avec un minimum de biomasse en juillet (fig. 10). La cuvette nord est plus riche que la cuvette sud, et ce phénomène pourrait être en relation avec la plus grande stabilité écologique de la cu-

	Poids alcoolique (P.A.)	Poids sec du corps (P.S.)	PS/PA (%)	Poids de la coquille (P.C.)	PC/PA (%)
<i>Melania</i>	88	6,6	7,5	48	55
<i>Cleopatra</i>	178	30,3	17	107	60
<i>Bellamyia</i>	652	52,2	8	300	46
<i>Corbicula</i>	232	6,3	2,7	153	66
<i>Caelatura</i>	1571	78,6	5	1037	66

Tableau 8 - Poids alcooliques moyen (en mg), poids sec du corps et poids de la coquille pour les principales espèces de mollusques benthiques du lac Tchad récoltées en 1970.

Espèces	Poids frais (mg)	Poids sec (mg)
Chironomides		
<i>Chironomus formosipennis</i>	3,08	
<i>Cryptochironomus stiliifer</i>	0,56	0,03
<i>Cryptochironomus diceras</i>	2,41	
<i>Polypedilum fuscipenne</i>	2,35	0,33
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	0,45	
<i>Cladotanytarsus lewisi</i>	0,27	
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>	0,25	
<i>Rheotanytarsus ceratophylli</i>	0,40	
<i>Dicrotendipes fusconotatus</i>	0,78	
<i>Cricotopus scottae</i>	0,84	
<i>Ablabesmyia dusoleili</i>	0,35	
<i>Procladius brevipetiolatus</i>	1,42	
<i>Clinotanytus claripennis</i>	2,50	0,39
<i>Nilodorum rugosum</i>	7,45	0,75
<i>Chaoborus anomalus</i>	1,89	0,04
<i>Ceratopogmus sp.</i>	0,43	0,026
Ephéméroptères		
<i>Eatonica schoutedeni</i>		3,0
<i>Cloeon fraudulentum</i>		0,04
<i>Povilla adusta</i>		1,0
Trichoptères		
<i>Ecnomus dispar</i>		1,5
<i>Dipseudopsis capensis</i>		2,5
Hémiptères		
<i>Micronecta scutellaris</i>		0,07

Tableau 9 - Poids moyen frais ou sec des larves de quelques espèces d'insectes du lac Tchad.

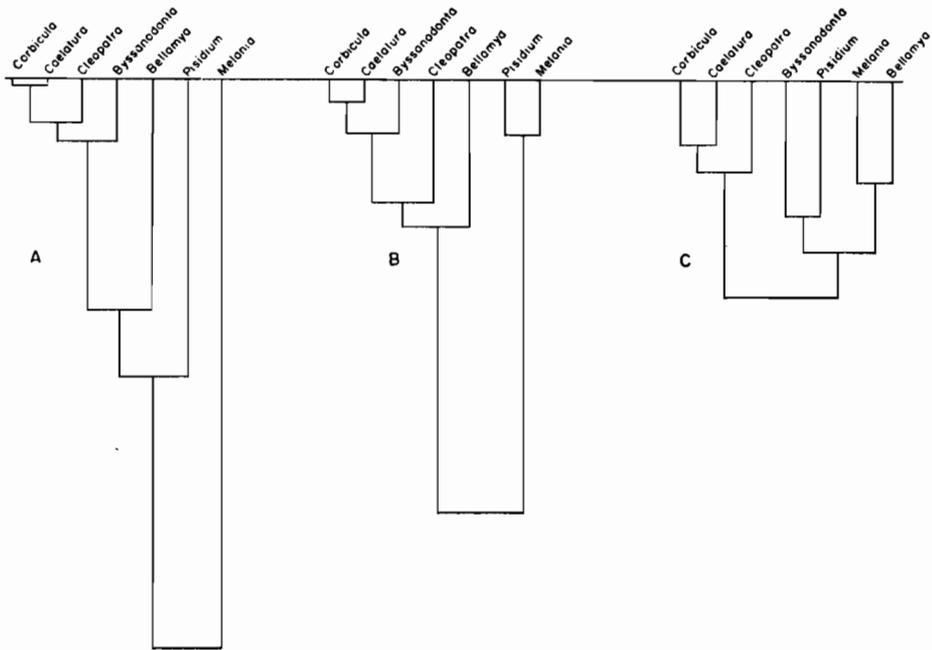


Figure 7 - Interprétation des matrices de corrélations interspécifiques par la méthode des dendogrammes.
A : Bol 1970 ; B : Bol 1967 ; C : Ensemble du lac 1970.

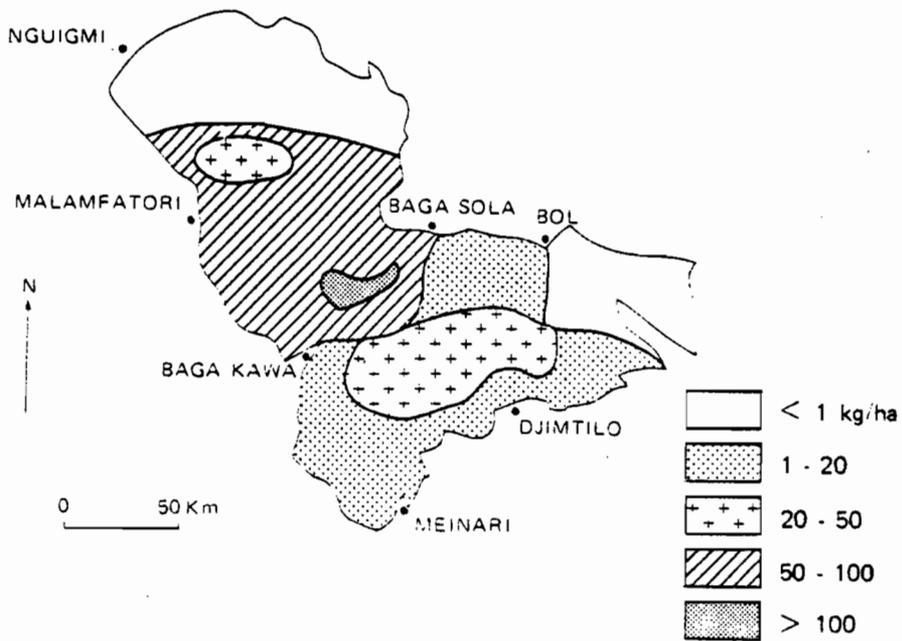


Figure 9 - Mollusques : répartition des biomasses benthiques (poids sec coquille non comprise) en mars 1970 sur l'ensemble du lac.

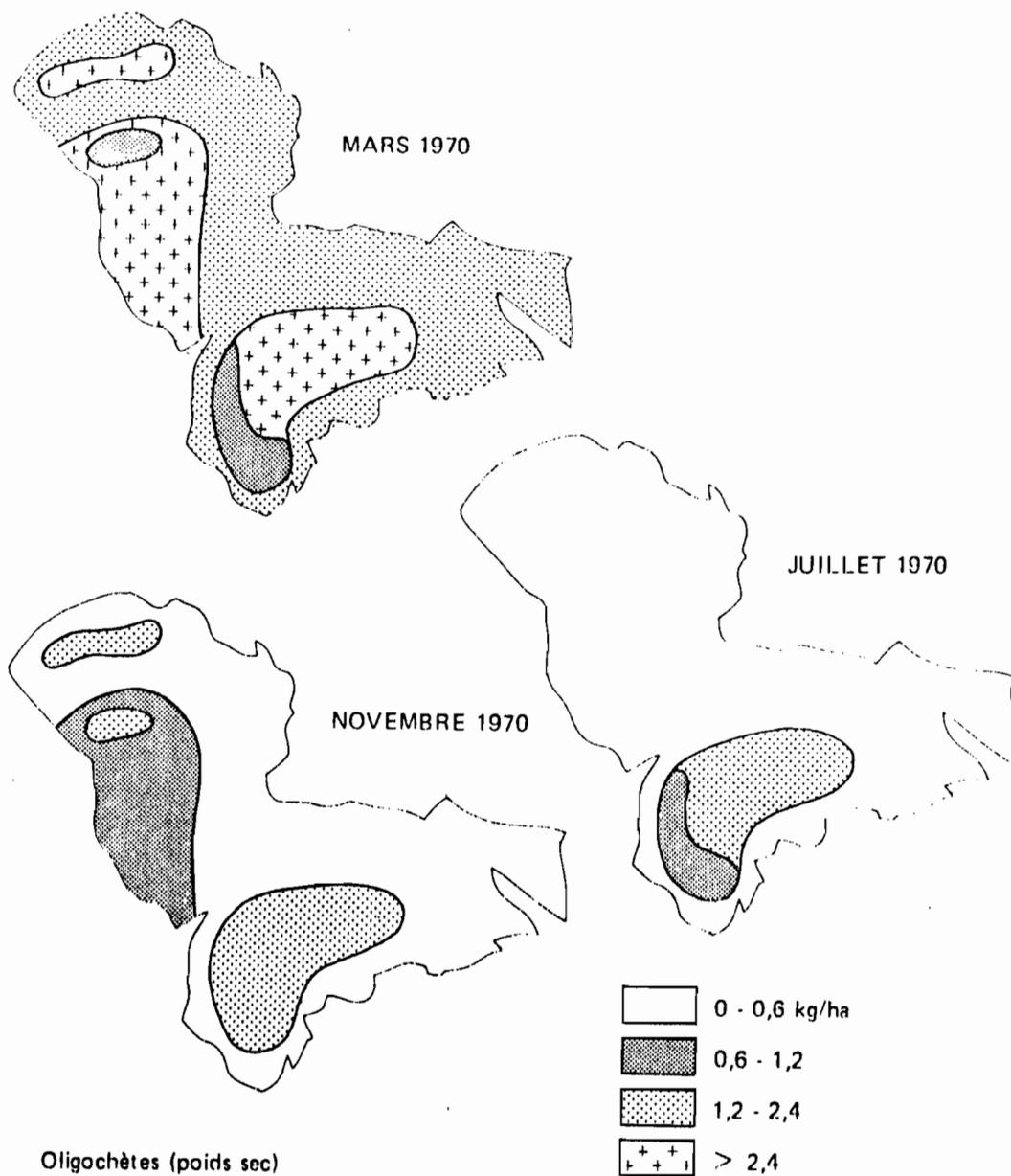


Figure 8 - Oligochètes : répartition des biomasses benthiques (poids sec) en mars, juillet et novembre 1970 sur l'ensemble du lac.

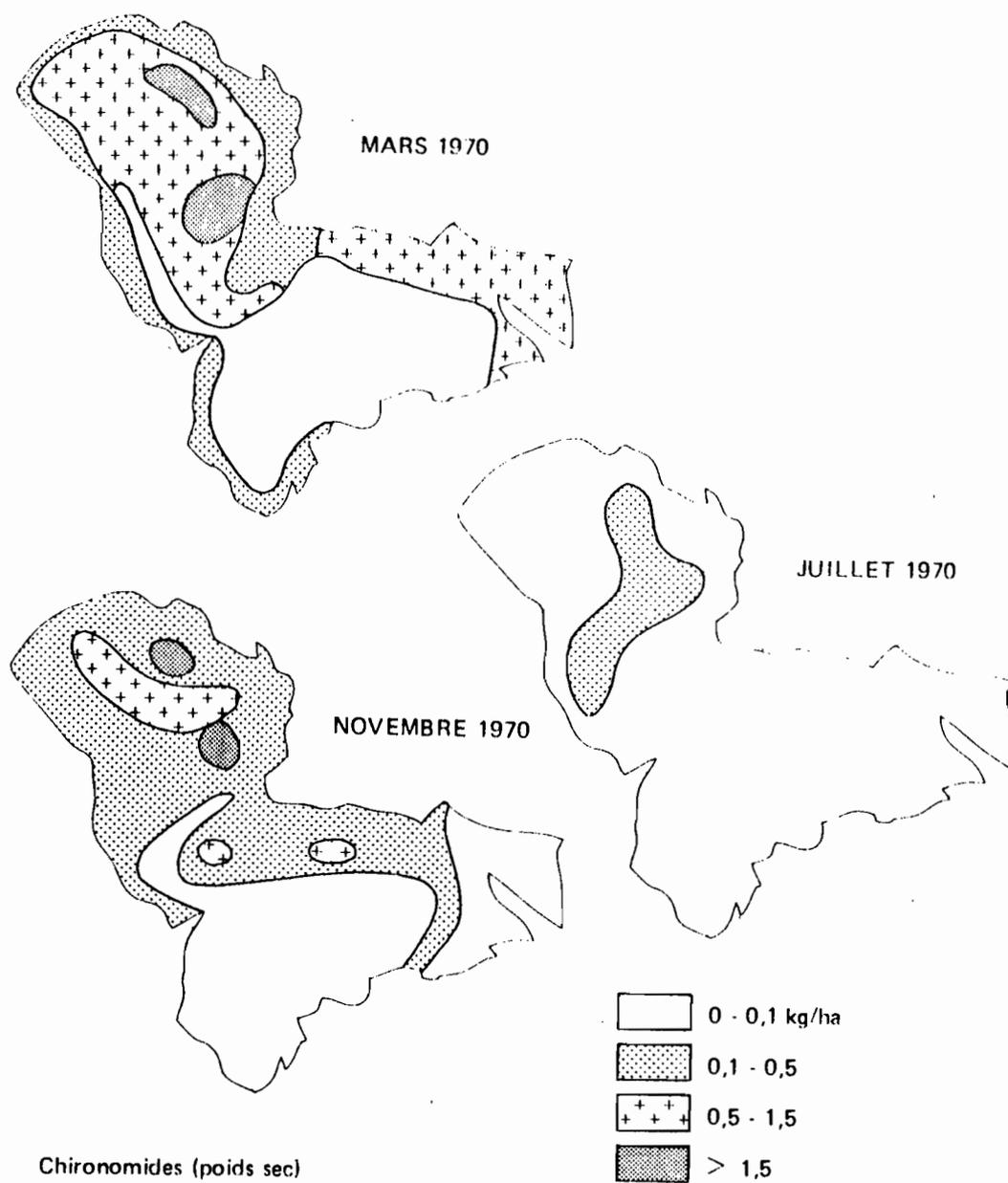


Figure 10 - Chironomides : répartition des biomasses benthiques (poids sec) en mars, juillet et novembre 1970 sur l'ensemble du lac.

vette nord, un peu plus profonde et qui ne subit pas directement l'effet de la crue du Chari, comme c'est le cas pour la cuvette sud.

Il est à noter que ce groupe d'invertébrés a un cycle biologique assez rapide et de grandes possibilités de déplacements à l'inverse des précédents, ce qui peut expliquer les variations assez importantes que l'on peut observer entre deux prélèvements.

5-3 - Estimation des biomasses d'invertébrés benthiques en 1970.

Les schémas de zonation proposés pour les trois groupes d'invertébrés benthiques ne se superposent pas exactement car les facteurs de répartition n'ont pas la même importance pour chacun d'eux. Ainsi, la nature des fonds et la conductivité sont des facteurs déterminants pour les vers. Le facteur "position géographique" intervient également en plus des précédents pour les mollusques. Enfin, les insectes, plus indifférents en ce qui concerne le substrat et la conductivité, sont par contre plus sensibles au paysage. On soulignera cependant qu'une différence assez nette semble se dégager pour tous les groupes, entre les cuvettes nord et sud, ainsi qu'entre les zones d'eaux libres et d'archipels. En prenant pour base la répartition des mollusques, qui constituent l'essentiel de la biomasse, sept zones ont donc été définies (fig. 11). On a calculé pour chacune d'elles la biomasse moyenne (en poids sec) des trois groupes étudiés en mars 1970 (tabl. 10). Pour l'ensemble du lac, la biomasse moyenne des mollusques (33 kg/ha en poids sec) est d'environ 11 fois supérieure à celle des vers (2,9 kg/ha) et 27 fois supérieure à celle des insectes (1,2 kg/ha). La biomasse moyenne des coquilles est d'environ 210 kg/ha. La biomasse benthique totale a été estimée à 71.100 tonnes, dont 5.500 pour les vers, 2.300 pour les insectes et 63.300 pour les mollusques. La majeure partie de la biomasse (74 %) est concentrée dans les zones 2, 3 et 4 qui correspondent aux eaux libres du nord, à l'archipel nord-est et à la Grande Barrière, et représentent seulement 40 % de la surface du lac.

Exprimé en unités calorifiques, le stock benthique est de 294.540×10^6 kcal, dont 29.150×10^6 kcal pour les vers, 12.190×10^6 kcal pour les insectes et 253.200×10^6 kcal pour les mollusques, soit en moyenne $153,4 \times 10^3$ kcal/ha.

Il faut rappeler que les estimations ci-dessus ne concernent que le benthos *sensu stricto*, c'est-à-dire les fonds d'eau libre dépourvus de végétation aquatique. Or cette dernière forme d'importants herbiers sur le lac Tchad (herbiers immergés à *Potamogeton* ou *Ceratophyllum*, roselières à *Papyrus*, *Phragmites* ou *Typha*) dont la surface était estimée à environ 2000 km² en 1970. On trouve dans ces milieux une faune parfois assez riche d'insectes, de mollusques pulmonés et de vers (Naïdidae surtout).

6 - Évolution interannuelle des peuplements

Durant toute la période d'étude des peuplements benthiques, le niveau du lac Tchad n'a cessé de baisser. Assez peu marqué jusqu'en 1970, ce phénomène s'est accéléré par la suite pour aboutir en 1973 à la séparation des cuvettes nord et sud, puis à l'assèchement de la cuvette nord en 1975.

Zones	Surface (km ²)	Biomasse moyenne en poids sec (kg/ha)				Biomasse moyenne en kcal/ha x 10 ³
		Vers	Insectes	Mollusques	Total	
1	3082	2,1	1,4	0,2	3,7	19,4
2	3871	8,0	2,1	64,2	74,3	310,3
3	1501	1,1	2,9	47,8	51,8	212,4
4	2133	1,9	1,6	72,0	75,5	306,5
5	2290	1,5	0,1	38,6	40,2	162,9
6	2083	2,6	0,1	11,8	14,5	61,5
7	4259	0,8	0,6	10,6	12,0	49,8
Moyenne sur l'ensemble du lac		2,9	1,2	33,0	37,1	153

Tableau 10 - Biomasses moyennes des invertébrés benthiques en 1970 dans les sept grandes zones écologiques mises en évidence dans le lac Tchad (fig. 11).

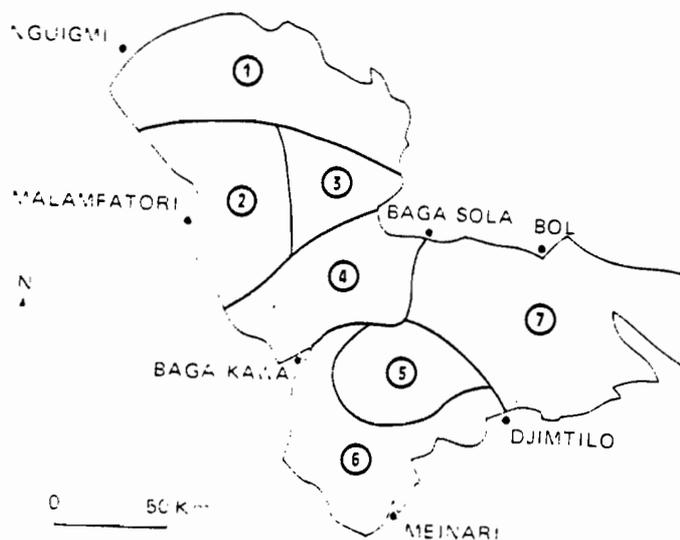
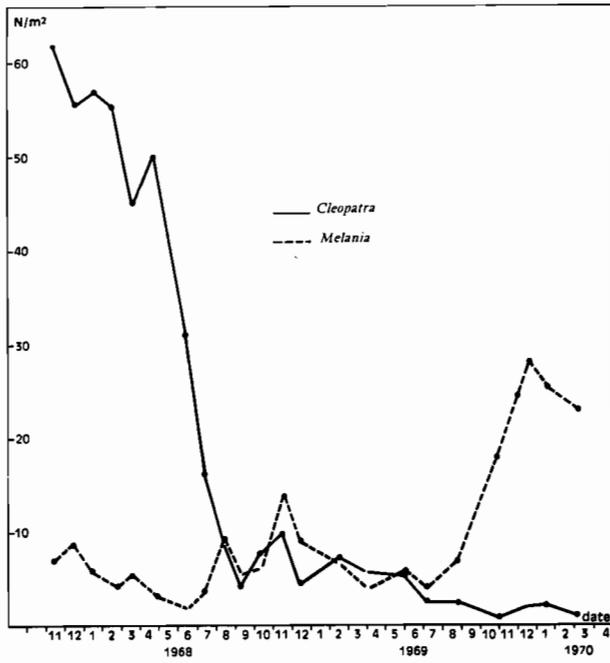
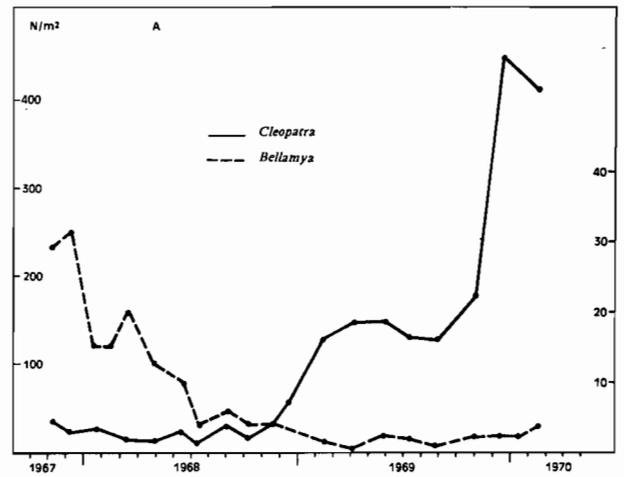


Figure 11 - Schéma de zonation de la faune benthique dans le lac Tchad en 1970 (voir tableau 10) (d'après Carmouze *et al.*, 1972).

ARGILE GRANULAIRE



VASE



ARGILE MOLLE

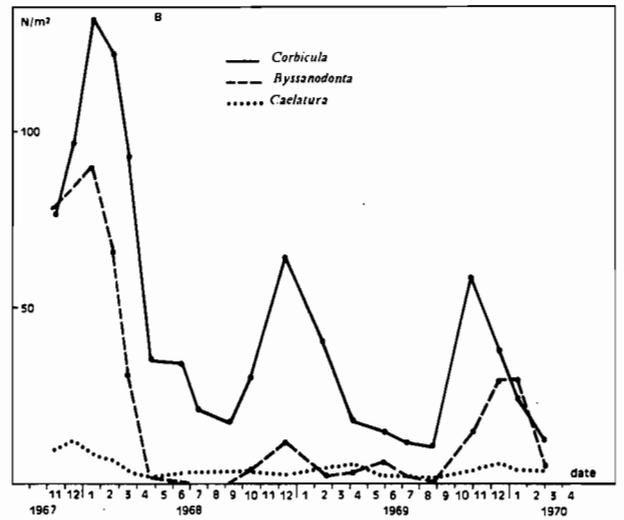
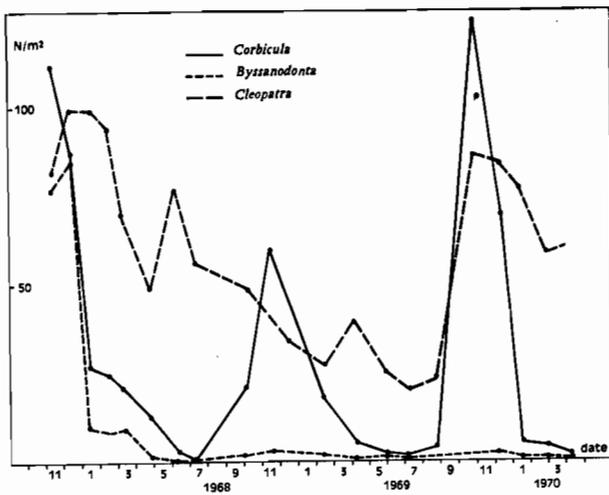


Figure 12 - Variations de la densité des principales espèces de mollusques sur 3 types de fonds de la région de Bol (archipel est) de novembre 1967 à mars 1970 (d'après Lévêque, 1973).

Il n'a malheureusement pas été possible d'étudier parallèlement l'évolution des peuplements benthiques pour tous les groupes ni pour l'ensemble du lac. Nous disposons cependant d'un certain nombre d'informations qui prouvent que des changements importants se sont produits dans certaines zones.

6-1 - Mollusques.

L'évolution des peuplements malacologiques a pu être observée dans quatre types de fonds de l'archipel sud-est (région de Bol), où nous disposons d'échantillonnages réalisés en janvier 1967, 1970 et 1972 (Carmouze et *al.*, 1972). Il y a une diminution générale de la densité de toutes les espèces dans tous les biotopes de 1967 à 1972 (tabl. 11), à l'exception des *Cleopatra* qui deviennent abondants dans l'argile granulaire, ainsi que les *Melania* dans la vase en 1970. Des prélèvements réalisés régulièrement de 1967 à 1970 ont permis de suivre plus précisément les modifications survenues dans les populations de mollusques des fonds d'argile et de vase. Les changements les plus importants se sont produits en 1968 : diminution rapide de la densité des *Cleopatra* dans la vase où les *Melania* ne deviennent dominants qu'en 1970 (fig. 12) ; régression des *Bellamyia* et des *Eupera* dans l'argile granulaire, des *Eupera* dans l'argile molle (fig. 12).

D'une manière générale, il y a donc eu de 1967 à 1970 une diminution du nombre des espèces abondantes dans les peuplements de la région de Bol, les *Cleopatra* devenant largement dominants sur tous les fonds, à l'exception des fonds de vase. En 1972, les mollusques sont devenus rares sur tous les fonds de la région de Bol.

L'évolution mise en évidence dans l'archipel sud-est a été également observée dans d'autres régions du lac. En effet, si l'on compare par analyse factorielle (Lévêque et Gaborit, 1972) les relevés moyens des biotopes prospectés en 1968 et 1970 (fig. 13), on remarque que la position de certains d'entre eux, par rapport aux axes 1 et 2, a tendance à se déplacer vers la gauche et le bas du graphique, de 1968 à 1970. On peut interpréter cette observation par le fait que la densité relative des *Melania* par rapport aux *Cleopatra* s'est accrue dans les biotopes concernés en 1970, ainsi que celle des *Corbicula* par rapport aux *Bellamyia*. L'exemple le plus spectaculaire est celui du biotope 24 (vase de l'archipel sud-est), où les *Melania* ont supplanté en 1970 les *Cleopatra* qui étaient dominants en 1968. Ces résultats confirment pour l'ensemble des fonds de vase de l'archipel sud-est les observations faites dans la région de Bol. On observe d'ailleurs la même évolution dans le biotope 19 (vase de la Grande Barrière) et, à un moindre degré, dans les biotopes 23 et 11 (vase de l'archipel sud-est à l'ouest de Bol et tourbe de la Grande Barrière).

Quelques résultats fragmentaires seulement ont pu être obtenus en 1972 dans deux biotopes des eaux libres de l'est (tabl. 12). Le peuplement du pseudosable a peu évolué en 4 ans, tant du point de vue de sa structure que de la densité des espèces. Dans l'argile bleue, par contre, biotope contigu à l'archipel sud-est, les densités assez comparables en 1968 et 1970 ont nettement diminué en 1972, ce qui concorde avec les observations faites dans la région de Bol.

Il est difficile de déterminer exactement les facteurs qui ont provoqué l'évolution des peuplements malacologiques de 1967 à 1972, mais la baisse du niveau du lac, par action directe ou indirecte, est certai-

nement en grande partie responsable de ces modifications. En effet, plus la profondeur est faible, plus l'agitation des eaux et l'action des vagues se font sentir au niveau des fonds. Sur les fonds meubles, la surface du sédiment peut être remise partiellement en suspension et les conditions écologiques sont alors fortement perturbées, puisque le milieu devient très instable. A la limite, il peut exister une couche de boue très fluide à l'interface eau-sédiment, peu favorable à la survie des mollusques qui ont tendance à s'y enfoncer en raison de leur poids. Par ailleurs, les eaux deviennent très chargées en limon, ainsi qu'on a pu le constater dans la région de Bol (Lemoalle, 1974), ce qui peut être préjudiciable aux petits lamelibranches filtreurs. Ces différentes causes, d'origine mécanique essentiellement, sont très certainement responsables de la disparition des mollusques sur la plupart des fonds meubles en 1972, époque à laquelle la baisse de niveau du lac s'est fortement accélérée. Sur des fonds tels que le pseudosable (tabl. 12), qui sont constitués par des particules plus grosses et plus lourdes, et qui comportent peu d'éléments fins, le phénomène a dû être beaucoup moins sensible, ce qui expliquerait que ce peuplement ait peu évolué de 1968 à 1972. Il est d'ailleurs vraisemblable que les mollusques ne sont pas les seuls à avoir souffert de l'influence de ces facteurs abiotiques qui ont dû également jouer un rôle dans l'évolution des peuplements d'oligochètes et d'insectes.

6-2 - Chironomides.

Nous avons vu précédemment que les peuplements en insectes aquatiques étaient assez instables au cours de l'année. Il en est de même à l'échelle interannuelle, ainsi que l'ont montré des récoltes au piège lumineux effectuées de 1965 à 1974 en divers points du lac (Dejoux, 1976).

Dans l'archipel sud-est (région de Bol), on observe un changement des espèces dominantes et surtout une diminution très importante du nombre d'espèces récoltées de 1965 à 1974 (tabl. 13). D'autre part, des espèces qui étaient abondantes et caractéristiques du nord du lac en 1970 (*C. stilifer* et *T. nigrocinotus*) deviennent dominantes en 1972 et 1974 à Bol.

Au delta du Chari (tabl. 14), on observe les mêmes phénomènes, mais la réduction du nombre des espèces est moins spectaculaire qu'à Bol. On trouve en effet dans cette station un mélange d'espèces lacustres et d'espèces fluviatiles, ces dernières paraissant avoir été moins affectées que les autres par la baisse de niveau du lac. C'est le cas par exemple pour *P. longicrus* et *P. griseograttatum* qui ont été assez régulièrement récoltés. Chez les espèces lacustres, telles que *P. maculosus* et *C. melutensis*, on observe le même phénomène qu'à Bol, avec apparitions et disparitions brutales, et *T. nigrocinotus* est également abondant en 1974.

A l'échelle interannuelle, il y a donc des changements brutaux et rapides dans la composition des peuplements de Chironomides, avec parfois des translations des zones de densité maximale de certaines espèces. Il est vraisemblable qu'après 1970 l'accélération de la baisse du lac, puis l'isolement des cuvettes nord et sud, a entraîné des modifications du milieu et amplifié le phénomène. Il ne faut pas oublier également que les Chironomides ont des possibilités importantes de déplacement actif (vol) ou passif (transport par le vent) et qu'ils ont des cycles de reproduction assez rapides. Il n'est pas étonnant, dans ces conditions, que les peuplements évoluent rapidement.

Type de fond	Argile molle			Argile granulaire			Vase			Tourbe		
Années	1967	1970	1972	1967	1970	1972	1967	1970	1972	1967	1970	1972
Espèces												
<i>M. tuberculata</i>	2,0	0,3	0	1,0	1,1	0,4	0,6	18,5	1,8	4,8	6,6	3,3
<i>C. bulimoides</i>	121,7	48,1	0	37,2	222,4	1,5	7,2	3,2	0	37,6	24,9	5,9
<i>B. unicolor</i>	3,1	0,7	0	14,8	2,5	0,6	0,6	0,6	0,2	5,1	0,2	0,4
<i>C. africana</i>	66,3	5,4	0,4	62,4	15,4	1,7	0,5	0,8	0,2	0,3	0,4	3,3
<i>C. aegyptiaca</i>	11,0	1,6	0,2	4,0	3,1	3,2	0	0,1	0,4	0,2	0,1	0,2
<i>P. pirothi</i>	5,7	0,1	0	3,0	0	0	0	0	0	3,5	0,1	0,6
<i>E. parasitica</i>	16,8	0,1	0	97,2	11,1	0	0,2	0	0	0	0	0
Total	226,6	56,3	0,6	219,6	255,6	7,4	9,1	23,2	2,6	51,5	32,3	13,7

Tableau 11 - Evolution de la densité moyenne des mollusques benthiques en nombre d'individus par m² dans la région de Bol (archipel sud-est) en janvier 1967, 1970 et 1972 (d'après Carmouze et al., 1972).

Biotope n°	2			4		
Type de fond	Pseudosable			Argile bleue		
Années	1968	1970	1972	1968	1970	1972
<i>M. tuberculata</i>	181	126	139	19	35	1
<i>C. bulimoides</i>	103	76	78	65	64	11
<i>B. unicolor</i>	1	1	0	0	1	0
<i>C. africana</i>	80	73	54	4	11	1
<i>C. aegyptiaca</i>	1	2	1	2	3	1
Total	366	278	272	90	114	14

Tableau 12 - Evolution de la densité moyenne des principales espèces de mollusques benthiques en nombre d'individus par m² sur les fonds de pseudosable et d'argile bleue des eaux libres du sud-est en 1968, 1970 et 1972 (d'après Carmouze et al., 1972).

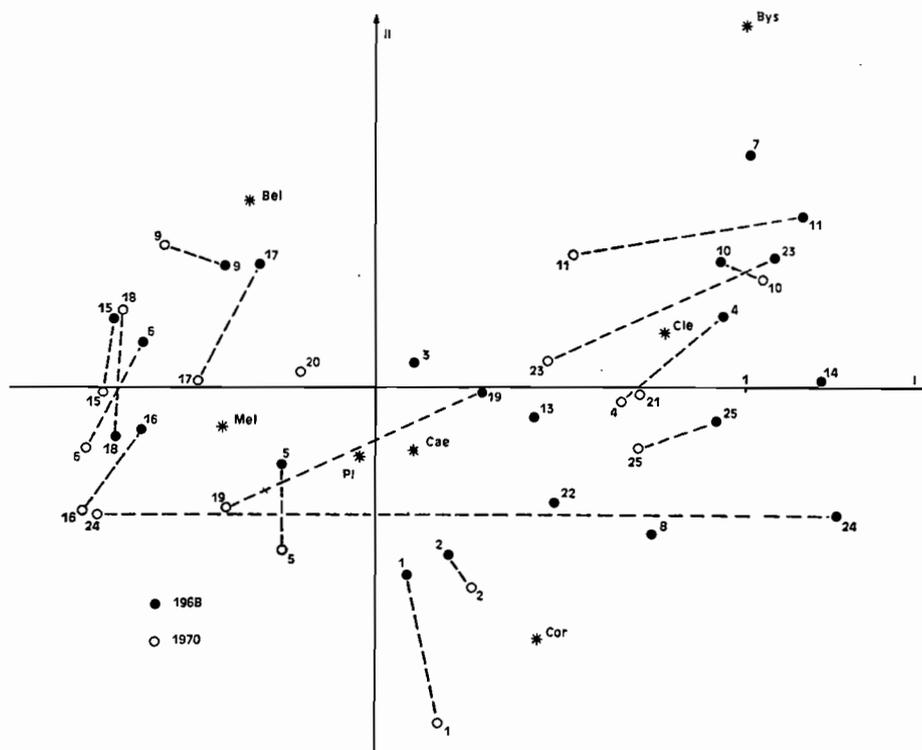


Figure 13 - Position dans le plan des axes 1 et 2 des espèces des mollusques et des relevés moyens réalisés dans les biotopes prospectés au cours des missions de 1968 et 1970 sur le lac Tchad (d'après Lévêque et Gaborit, 1972).

Espèces récoltées	1965	1966	1971	1972	1974
<i>Polypedilum deletum</i>	34 %	0,1 %	0 %	0 %	0 %
<i>Polypedilum abyssiniae</i>	42,1 %	0,5 %	0 %	0 %	0 %
<i>Procladius brevipetiolatus</i>	0 %	62,4 %	1,6 %	0 %	0,05 %
<i>Polypedilum longicrus</i>	3,4 %	6,8 %	15,5 %	0 %	0 %
<i>Ablabesmyia dusoleili</i>	0,1 %	0,2 %	36,1 %	0 %	0,05 %
<i>Cryptochironomus stilifer</i>	0 %	0 %	34,9 %	88,1 %	0 %
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>	0,3 %	0 %	0 %	0 %	14,3 %
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	0,2 %	2,7 %	0 %	0,03 %	80,7 %

Total des effectifs récoltés dans l'année	69143	4530	180	3399	5420

Nombre d'espèces récoltées	58	30	8	6	12

Équitabilité	40,4 %	43,2 %	69,6 %	23,1 %	26,4 %

Tableau 13 - Evolution de la composition des peuplements de Chironomides de la région de Bol de 1965 à 1974, d'après les captures au piège lumineux (Dejoux, 1976).

Espèces récoltées	1965	1966	1968	1971	1972	1973	1974
<i>Polypedilum abyssiniae</i>	12,6 %	1,2 %	0 %	0 %	0 %	17,3 %	1,3 %
<i>Ablabesmyia pictipes</i>	18,0 %	6,6 %	0 %	0 %	0 %	0,5 %	0 %
<i>Polypedilum griseoguttatum</i>	23,3 %	2,7 %	23,3 %	0 %	0 %	2,4 %	8,6 %
<i>Cryptochironomus dewulfianus</i>	0,3 %	28,5 %	0 %	0 %	1,2 %	0,4 %	2,1 %
<i>Polypedilum longicrus</i>	3,4 %	52,6 %	0 %	40,2 %	0,7 %	9,6 %	22,6 %
<i>Procladius maculosus</i>	0 %	0 %	19,5 %	0 %	0 %	0 %	0 %
<i>Clinotanypus claripennis</i>	1,5 %	0,6 %	19,5 %	0 %	0 %	0 %	0 %
<i>Ablabesmyia dusoleili</i>	1,2 %	1,3 %	15,6 %	2,4 %	0,3 %	3,2 %	0,4 %
<i>Cryptochironomus melutensis</i>	0 %	0 %	0 %	0 %	73,1 %	0 %	0 %
<i>Cryptochironomus nudiforceps</i>	0,1 %	0 %	0 %	8,5 %	0,4 %	22,1 %	0,05 %
<i>Cladotanytarsus pseudomancus</i>	0,4 %	0 %	0 %	0 %	9,2 %	29,6 %	25,0 %
<i>Tanytarsus nigrocinctus</i>	0,3 %	0 %	0 %	0 %	0,2 %	3,1 %	34,5 %

Effectifs récoltés dans l'année	4914	834	71	82	1326	4718	6720

Nombre d'espèces récoltées	49	20	11	18	14	23	18

Indice de diversité spécifique	3,602	1,991	2,701	3,090	1,470	2,044	2,834

Équitabilité	64,2 %	46,1 %	78,1 %	74,1 %	38,6 %	52,1 %	66,7 %

Tableau 14 - Evolution des espèces dominantes des peuplements de Chironomides du delta du Chari de 1965 à 1974 d'après les captures au piège lumineux (Dejoux, 1976).

7 - Conclusions. Comparaisons avec d'autres lacs de zone intertropicale

En raison de sa faible profondeur, le lac Tchad, dans son ensemble, peut être assimilé à une vaste zone littorale dont les peuplements benthiques sont soumis à l'action conjuguée de plusieurs facteurs écologiques. L'un des plus importants est la fluctuation du niveau de l'eau : annuelle sous l'effet des crues du Chari ; interannuelle en fonction des bilans hydrologiques et du "passe" climatique. Au cours de la période qui correspond à nos observations, on a assisté à une baisse progressive du niveau du lac, qui s'est accompagnée d'une modification de la structure et de la densité des peuplements benthiques. En effet, l'agitation de l'eau sous l'effet du vent entraîne une remise en suspension partielle du sédiment, d'autant plus importante que la profondeur est faible. Il en résulte que les substrats meubles en particulier sont de plus en plus perturbés, conditions défavorables à la survie de la plupart des espèces benthiques. On a donc constaté de 1967 à 1972 une modification progressive des peuplements malacologiques et une très forte réduction de la densité sur les fonds les plus meubles. Le niveau du lac Tchad n'ayant cessé de varier depuis le début du siècle, il en résulte que les peuplements benthiques sont dans leur majorité en perpétuel déséquilibre, ce qui peut aller jusqu'à une situation extrême, caractérisée par leur disparition complète, puisque la cuvette nord s'est asséchée en 1975. Un phénomène identique se produit dans un autre lac africain, le lac Chilwa, également de faible profondeur.

La nature des fonds est un autre facteur écologique très important pour les oligochètes et les mollusques, les insectes y étant généralement moins sensibles. Cependant, la position géographique, qui est la résultante d'un ensemble de facteurs pas toujours identifiés, module en partie la composition des peuplements malacologiques sur un type de fond déterminé. D'autre part, il existe dans la partie nord du lac une limite de répartition des Alluroïdidae et des mollusques que nous avons pu corréler à la conductivité, sans pouvoir affirmer pour autant qu'il y a là une relation directe de cause à effet. Il est évident, enfin, que des facteurs écologiques tels que la profondeur, liée à la teneur en oxygène des eaux, n'ont aucune influence sur la répartition des espèces dans le lac Tchad, contrairement à ce qui se produit dans d'autres lacs.

Au cours de la période étudiée, qui correspond à un état Tchad normal, la biomasse benthique moyenne était d'environ 3,7 g/m² (poids sec) pour l'ensemble du lac. Les mollusques constituent l'essentiel de cette biomasse, les insectes étant relativement peu représentés sur les fonds. Il ne faut pas oublier cependant qu'il existe dans le lac Tchad de vastes zones d'herbiers, où les insectes sont beaucoup plus importants. Néanmoins, cette dominance des mollusques dans la biomasse benthique est un phénomène à souligner, car il est relativement peu fréquent. La plus grande partie du stock est concentrée dans la cuvette nord et la Grande Barrière. Nous n'avons pu donner d'explications définitives à la relative pauvreté de la cuvette sud, mais elle est probablement liée à sa plus grande instabilité hydrologique. En effet, la cuvette nord, un peu plus profonde, et ne recevant pas directement les eaux du Chari, peut être considérée comme le véritable milieu lacustre (*sensu stricto*) de l'écosystème, la cuvette sud n'étant qu'une expansion du système fluvial, soumise aux perturbations de la crue (Carmouze et al., 1972). Enfin, il n'est pas impossible que la répartition des biomasses puisse être influencée par la prédation qui ne s'effectue pas obligatoirement avec la même

intensité dans les différentes régions du lac et sur les différentes espèces, mais l'absence de données quantitatives dans ce domaine ne permet pas d'estimer, pour l'instant, son importance.

Les peuplements et les biomasses benthiques des lacs tropicaux africains n'ont pas fait l'objet de beaucoup de recherches jusqu'à présent, sur le plan quantitatif tout au moins. C'est pourquoi les quelques informations dont nous disposons méritent d'être passées en revue et comparées aux résultats obtenus dans le lac Tchad.

Dans le lac de Léré (Tchad), la biomasse moyenne a été estimée à $2,6 \text{ g/m}^2$ (poids sec) en février 1970 (Dejoux, Lauzanne et Lévêque, 1971). Cette valeur est assez comparable à celle du lac Tchad et les mollusques sont également dominants (2 g/m^2 , coquille non comprise).

Au Soudan, une série de lacs de la région du Nil Blanc a été étudiée par Monakov (1969). La biomasse benthique varie entre 0,1 et $0,5 \text{ g/m}^2$ (estimation en poids sec). Les oligochètes sont dominants, mais les mollusques sont parfois bien représentés.

Le lac George est un autre lac plat (profondeur moyenne : 2,4 m), dont les variations saisonnières des facteurs écologiques sont très atténuées en raison de sa situation sous l'équateur (Burgis, Darlington et *al.*, 1973). Le sédiment superficiel est constitué essentiellement de vase très molle, riche en matière organique, dont les 6 à 10 premiers centimètres sont fréquemment remis en suspension par l'action du vent (Viner et Smith, 1973). La faune benthique (Darlington, 1977) est composée essentiellement de larves de Diptères (*Chaoborus*, Chironomides). A proximité du rivage, elle est plus diversifiée et on rencontre le gastropode *Melanoides tuberculata*, dont l'absence dans la majeure partie du lac pourrait s'expliquer par l'instabilité et la trop grande fluidité de la couche superficielle du sédiment. La biomasse moyenne est d'environ $1,2 \text{ g/m}^2$ (poids sec) (Burgis et *al.*, 1973).

Le lac Chilwa (Malawi) est un lac plat endorhéique, comme le lac Tchad, dont le niveau est susceptible de variations très importantes à l'échelle interannuelle (Mc Lachlan et Mc Lachlan, 1969). Des observations sur la faune benthique ont été réalisées en 1967, au cours d'une période d'assèchement très prononcée. A cette époque, elle était très pauvre, constituée de quelques espèces de Chironomides, Coléoptères et Hémiptères. Cependant, l'étude des restes et débris de faune, qui étaient supposés représenter les populations benthiques existant juste avant la baisse du lac, a montré que la richesse spécifique était bien supérieure et que les mollusques étaient très nombreux. Parmi ceux-ci, on retrouve des espèces benthiques identiques à celles du lac Tchad (*Bellamyia unicolor*, *Melanoides tuberculata*), ainsi que des *Lanistes*, des *Aspatharia* et divers pulmonés. La biomasse benthique, estimée en 1967 à $0,07 \text{ g/m}^2$ (poids sec), dans une région du lac, devait donc être considérablement supérieure avant la baisse du niveau, et l'on peut supposer que les mollusques en constituaient une part importante, comme dans le lac Tchad. La disparition de nombreuses espèces benthiques serait peut-être due à l'augmentation de la salinité des eaux sous l'effet de l'évaporation qui a accompagné l'assèchement. Lors de la remise en eau du lac, en 1969, les fonds de vase ont été rapidement colonisés par *Chironomus transvaalensis*, mais cette espèce avait pratiquement disparu 10 semaines après (Mc Lachlan, 1974). La faune benthique, en 1969 et 1970, était constituée principalement de larves d'insectes, les mollusques n'ayant, semble-t-il, pas encore eu le temps de recoloniser les fonds.

Dans le lac Turkana (ex. Rodolphe), qui atteint 80 m de profondeur, quelques observations ont été réalisées par Ferguson (1975). La faune benthique est pauvre, mais plus abondante dans la zone littorale qu'en profondeur. Au-delà de 10 m de profondeur, elle consiste essentiellement en deux espèces de mollusques (*Cleopatra pirothi* et *Melanoides tuberculata*), quatre espèces de Chironomides et cinq espèces d'Ostracodes. L'abondance de ces espèces décroît jusqu'à 80 m de profondeur, où l'on ne trouve plus que *C. pirothi* et une espèce de Chironomide, les Ostracodes disparaissant au-delà de 20 m. Les oligochètes sont rares en dehors de la zone littorale. On n'a pu expliquer, jusqu'ici, les raisons de la pauvreté de la faune benthique dans le lac Turkana. Il ne semble pas qu'elle soit liée, comme dans d'autres lacs, à la teneur en oxygène des eaux du fond, qui descend rarement en-dessous de 70 % de saturation à 80 m. Ferguson (1975) ne donne aucune estimation de biomasse. Il est à noter que la conductivité élevée des eaux du lac Turkana (de l'ordre de 3.000 μmhos) ne paraît pas être un obstacle à la présence des mollusques, comme dans le lac Tchad. Comme on y retrouve la même espèce (*M. tuberculata*), il faut présumer que la composition des eaux est différente ou que la limite de conductivité observée dans le nord du lac Tchad n'est qu'une coïncidence, et résulterait de l'intervention d'autres facteurs non identifiés.

Dans le lac Mc Ilwaine (Rhodesie), qui est un réservoir de 10 m de profondeur moyenne (31 m au maximum), la biomasse benthique peut être estimée à environ 3 g/m² (poids sec), d'après les données de Munro (1966). Insectes et oligochètes étaient dominants en 1962-1963. Des observations ultérieures, faites en 1968 (Falconer et Marshall, 1970), ont montré que la zone 2-4 m de profondeur était la plus riche et qu'en-dessous de 5 m on ne trouvait plus d'animaux, en raison vraisemblablement de l'absence d'oxygène au niveau du fond et de la forte teneur en ammoniacale. D'autre part, on note la disparition des Lamellibranches (surtout *Sphaerium*) en 1968-1969, qui paraît consécutive à une très forte baisse du niveau du lac en 1967-1968, celle-ci ayant amené l'exondation d'une surface importante de la zone littorale. Les larves de Chironomides sont toujours dominantes dans la faune benthique en 1968-1969, mais moins abondantes qu'en 1962-1963 et il en est de même pour les oligochètes.

Les recherches de Petr (1972) dans le lac Volta, réalisées pendant quelques années après la fermeture du barrage d'Akosombo, ont porté essentiellement sur une phase d'installation des populations benthiques. A l'exception des *Pisidium*, les mollusques sont représentés essentiellement par des Pulmonés dont l'abondance est en liaison avec la présence de plantes aquatiques, comme dans le lac Tchad (Lévêque, 1975). Il en est de même pour les oligochètes, représentés surtout par des Naïdidae. Les Chironomides sont largement dominants sur l'ensemble du lac, du moins au cours des premières années de remplissage, durant lesquelles on assiste également à l'établissement d'une importante population de l'Ephéméroptère *Povilla adusta*.

Dans le lac Kariba, réservoir créé en 1958, Mc Lachlan et Mc Lachlan (1971) ont montré que les Chironomides étaient largement dominants dans la biomasse benthique. Mollusques (représentés par une espèce de Pulmoné) et oligochètes sont rares. Dans les stations échantillonnées, la biomasse est faible, comprise entre 0,02 et 0,1 g/m² (poids sec), à l'exception de mares le long de la côte, où elle atteint 1,4 g/m².

A titre de comparaison, les biomasses observées dans certains lacs d'Amazonie Centrale (Fitkau et *al.*, 1975) sont généralement très faibles (0,02 à 0,9 g/m²) et les insectes sont dominants dans la plupart des cas.

On ne peut faire ici un tableau exhaustif des résultats obtenus dans d'autres lacs du monde. Signalons néanmoins que Cole et Underhill (1965) donnent des valeurs de biomasse benthique comprises entre 4,3 et 8,6 g/m² pour sept lacs nord-américains, considérés comme les plus productifs dans ce domaine. Ces valeurs sont supérieures à la valeur moyenne observée en 1970 dans le lac Tchad, mais comparables à celles de la cuvette nord et de la Grande Barrière (tabl.). Dans le lac Esrom (Danemark), la biomasse moyenne de 16,5 g/m² est l'une des plus élevées qui ait été observées (Jonasson, 1972), mais de manière générale la biomasse benthique des lacs européens est comprise entre 0,2 et 2 g/m². On peut donc estimer que le lac Tchad - et notamment sa cuvette nord - fait partie des lacs riches du point de vue de la biomasse benthique. Son originalité réside dans le fait que les mollusques y sont extrêmement abondants et dominant largement les autres groupes dans la plupart des régions lacustres. Etant donné qu'ils sont bien représentés également dans le lac de Léré et dans certains lacs soudaniens, il serait intéressant de vérifier si cette abondance des mollusques n'est pas un phénomène commun aux lacs de la zone sahélienne.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BONNET (L.), 1964 - Le peuplement thecamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol.* sol 1(2) : 123-408.
- BURGIS (M.J.), DARLINGTON (J.P.E.C.), DUNN (J.G.), GANF (G.G.), GWAHABA (J.J.) et Mc GOWAN (L.M.), 1973 - Biomass and distribution of organisms in lake George, Uganda. *Proc. R. Soc. (B)* 184 : 271-298.
- CARMOUZE (J.P.), DEJOUX (C.), DURAND (J.R.), GRAS (R.), LAUZANNE (L.), LEMOALLE (J.), LEVEQUE (C.), LOUBENS (G.) et SAINT JEAN (L.), 1972 - Grandes zones écologiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (2) : 103-169.
- COLE (G.A.) et UNDERHILL (J.C.), 1965 - The summer standing crop of sublittoral and profundal benthos in lake Itasca, Minnesota. *Limnol. Oceanog.*, 10 : 591-597.
- CUMMINS (K.W.), WUYCHECK (J.C.), 1971 - Caloric equivalent for investigations in ecological energetics. *Mitt. int. Ver. Limnol.*, 18, 158 p.
- DAGET (J.), LEVEQUE (C.), 1969 - Application de la loi de Motomura aux mollusques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 3 (2) : 81-85.
- DAGET (J.), LECORDIER (C.), LEVEQUE (C.), 1972 - Notion de nomocenose : ses applications en écologie. *Bull. Soc. Ecol.*, 3 (4) : 448-462.
- DARLINGTON (J.P.E.), 1977 - Temporal and spatial variation in the benthic invertebrate fauna of Lake George, Uganda. *J. Zool. Lond.*, 181 : 95-111.
- DEJOUX (C.), 1968 - Le lac Tchad et les Chironomides de sa partie est. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 27-32.
- DEJOUX (C.), 1968 - Contribution à l'étude des insectes aquatiques du Tchad. Catalogue des Chironomidae, Chaoboridae, Odonates, Trichoptères, Hémiptères, Ephéméroptères. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 2 (2) : 51-78.
- DEJOUX (C.), 1968 - Description d'une méthode d'élevage des Chironomides, adaptée aux pays tropicaux. *Hydrobiologia*, 31 (3/4) : 435-441.
- DEJOUX (C.), 1968 - Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (1ère note). Description de *Tanytarsus nigrocinctus* *Chironomus pulcher*. *Hydrobiologia*, 31 (3/4) : 449-463.
- DEJOUX (C.), 1969 - Les insectes aquatiques du lac Tchad. Aperçu systématique et bio-écologique. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 900-906.

- DEJOUX (C.), 1969 - Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (2e note). Description de *Tanypus fuscus* et *Tanypus lacustris*. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* 2e sér., 41 (5) : 1152-1163.
- DEJOUX (C.), 1970 - Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (3e note). Description comparée des nymphes de *Nilodorus brevipalpis*, *N. brevibucca* et *N. fractilobus*. *Bull. Mus. nation. Hist. nat. Paris*, 42 (1) : 175-184.
- DEJOUX (C.), 1970 - Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (4e note). Description de *Stictochironomus puripennis*, *Chironomus formosipennis*, *C. calipterus*. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 4 (2) : 39-51.
- DEJOUX (C.), 1971 - Recherches sur le cycle de développement de *Chironomus pulcher*. *Canad. Entomol.*, 103 : 465-470.
- DEJOUX (C.), 1971 - Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (5e note). Description de *Chironomus (Cryptochironomus) deribae*, (*Polypedilum*) *fuscipenne*. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5 (2) :
- DEJOUX (C.), 1973 - Contribution à l'étude des premiers états des Chironomides du Tchad (6e note). Description de *Tanytarsus (Rheotanytarsus) ceratophylli* n. sp. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 7 (2) : 65-75.
- DEJOUX (C.), 1976 - Synécologie des Chironomides du lac Tchad (Diptères, Nématocères). *Trav. Doc. ORSTOM*, n° 56, 161 p. 34 fig.
- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.), 1969 - Evolution qualitative et quantitative de la faune benthique dans la partie est du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 3 (1) : 3-58.
- DEJOUX (C.), LAUZANNE (L.), LEVEQUE (C.), 1971 - Prospection hydrobiologique du lac de Léré (Tchad). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5 (2) : 179-185.
- 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 (3-4) : 213-223.
- DUPONT (B.), LEVEQUE (C.), 1968 - Biomasse en mollusques et nature des fonds dans la zone est du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 2 (2) : 113-126.
- FALCONER (A.C.) et MARSHALL (B.E.), 1970 - Limnological investigations on lake Mc Ilwaine. *Newsl. Limn. Soc. Sthn. Africa*, suppl. 13 : 66-69.
- FERGUSON (A.J.D.), 1975 - Invertebrate production in Lake Turkana (Rudolf) - Symposium on the Hydrobiology and fisheries of lake Turkana (Rudolf), 25-29th may 1975, 28 p. multigr.
- FITTKAU (E.J.), IRMLER (U.), JUNK (W.J.), REISS (F.) et SCHMIDT (G.W.), 1975 - Productivity, Biomass and Population dynamics in Amazonian Water Bodies - in F.B. GOLLEY and E. MODINA : Tropical Ecological Systems - Trends in terrestrial and aquatic research. Chapter 20 : 289-311.
- INAGAKI (H.), 1967 - Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, B, 18 (1) : 153-166.

- JONASSON (P.M.), 1972 - Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in lake Esrom. *Oikos*, suppl. 14 : 1-148.
- LAUZANNE (L.), 1968 - Inventaire préliminaire des oligochètes du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 2 (2) : 83-110.
- LEVEQUE (C.), 1968 - Mollusques aquatiques de la zone est du lac Tchad. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire, sér. A*, 29 (4) : 1494-1533.
- LEVEQUE (C.), 1971 - Equation de von Bertalanffy et croissance des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 5 (3-4) : 263-283.
- LEVEQUE (C.), 1972 - Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (1) : 3-45.
- LEVEQUE (C.), 1973 - Dynamique des peuplements, biologie et estimation de la production des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 7 (2) : 117-147.
- LEVEQUE (C.), 1974 - Etude systématique et biométrique des Lamelli-branches Unionidés et Mutelidés du bassin tchadien. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 8 (2) : 105-117.
- LEVEQUE (C.), 1975 - Mollusques des herbiers à *Ceratophyllum* du lac Tchad. Biomasses et variations saisonnières de la densité. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9 (1) : 25-31.
- LEVEQUE (C.), GABORIT (M.), 1972 - Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances pour l'étude des peuplements en mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (1) : 47-66.
- Mc LACHLAN (A.J.), 1970 - Some effects of water level fluctuation on the benthic fauna of two central african lakes. *Newsl. Limn. Soc. Sthn. Africa*, 13 : 15-19.
- Mc LACHLAN (A.J.), 1974 - Development of some lake ecosystems in tropical Africa with special reference to the invertebrates. *Biol. Rev.*, 49 : 365-397.
- Mc LACHLAN (A.J.), 1974 - Recovery of the mud substrate and its associated fauna following a dry phase in a tropical lake. *Limnol and Oceanogr.*, 19 : 74-83.
- Mc LACHLAN (A.J.) et Mc LACHLAN (S.M.), 1969 - The bottom fauna and sediments in a drying phase of a Saline African lake (L. Chilwa, Malawi). *Hydrobiologia*, 34 (3-4) : 401-413.
- Mc LACHLAN (A.J.) et Mc LACHLAN (S.M.), 1971 - Benthic fauna and sediments in the newly created lake Kariba (Central Africa). *Ecology*, 52 : 800-809.
- MONAKOV (A.V.), 1969 - The zooplankton and the zoobenthos of the White Nile and adjoining waters in the Republic of the Sudan. *Hydrobiologia*, 33 : 161-185.
- MUNRO (J.L.), 1966 - A limnological Survey of lake Mc Ilwaine, Rhodesia. *Hydrobiologia*, 28 : 281-308.
- PETR (T.), 1969 - Development of bottom fauna in the man-made Volta lake in Ghana. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 273-282.

PETR (T.), 1972 - Benthic fauna of a tropical man-made lake (Volta lake, Ghana 1965-1968). *Arch. Hydrobiol.*, 70 (4) : 484-533.

VINER (A.B.) et SMITH (I.R.), 1973 - Geographical, historical and physical aspects of lake George. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 184 : 235-270.