Chapitre 7

Un système biologique riche et productif

*La prolifération de la perche du Nil (*Lates niloticus*) dans le lac Victoria a fortement intrigué les écologistes. Cette espèce est en effet présente dans tous les milieux aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne où elle cohabite avec les autres espèces, sans poser de problèmes particuliers. Rechercher les causes de la prolifération de la perche du Nil, nécessite de s'intéresser au fonctionnement du système écologique lui-même, afin de tenter d'identifier les facteurs qui pourraient être à l'origine de cette prolifération.*

⋆

Le lac Victoria est un système lacustre qui, comme tous les lacs, produit de la matière organique et la recycle *via* les chaînes trophiques. Si le système a subi des modifications depuis le début du XX^{e} siècle, notamment une eutrophisation d'origine anthropique, il n'en reste pas moins qu'il fonctionne toujours et de manière efficace puisque, par exemple, les captures commerciales de poisson ont décuplé.

Le rêve de beaucoup de limnologistes est de pouvoir disposer d'observations à long terme leur permettant de suivre les trajectoires de leur système écologique et afin d'essayer de comprendre les mécanismes de son fonctionnement. Dans le cas du lac Victoria, nous savons que les caractéristiques du système lacustre se sont profondément modifiées au cours des dernières décennies. De nombreux paramètres physico-chimiques ou biologiques témoignent en effet de ces changements dans l'espace et dans le temps. Mais les observations sont souvent partielles et éparses, notamment avant les années 1980. Pour reconstituer les trajectoires, il faut rassembler les divers éléments du puzzle, sachant qu'il existe des pièces manquantes, ce qui peut amener à des divergences dans l'interprétation des scénarios rétrospectifs. Il n'est donc pas surprenant que différentes hypothèses aient été émises pour tenter d'expliquer la dynamique à long terme du lac.

Trois familles d'hypothèses ont été proposées pour expliquer les changements observés dans la structure et le fonctionnement du système lacustre :

1. L'eutrophisation des eaux, résulte des modifications dans l'usage des terres (déforestation, développement de l'agriculture et de l'élevage...), de la croissance démographique, des activités industrielles. L'apport accru en éléments nutritifs au lac, dans les années 1940, a classiquement entraîné, à certaines périodes et en certains endroits du lac, un accroissement de la production végétale et des situations d'anoxie résultant de la décomposition de cette matière organique. C'est l'hypothèse qui est le plus souvent retenue actuellement pour expliquer l'état trophique.
2. La modification des chaînes trophiques, suite à l'introduction de la perche du Nil, aurait entraîné une réduction des espèces herbivores et donc une moindre pression de prédation sur les algues, *via* les cascades trophiques. Mais des analyses de sédiments, ont montré que les changements intervenus dans la composition des peuplements planctoniques avaient débuté bien avant l'introduction de la perche du Nil. Cette hypothèse observations est donc quelque peu affaiblie, mais on ne peut exclure que la prédation ait joué, à la marge, un rôle dans la dynamique globale.
3. Les variations climatiques ont suscité une augmentation de la température, et surtout une plus grande durabilité de la stratification des eaux, avec des conséquences en chaîne sur la chimie des eaux et l'écologie du lac. L'hypothèse climatique n'est pas présentée comme une alternative à l'eutrophisation, mais les paramètres climatiques ont pu accélérer et amplifier, à certains moments, les effets induits des apports accrus en nutriments.

Avec ces différentes hypothèses, on voit que la recherche des causes de l'évolution du système lacustre s'adresse à la fois aux processus *top-down* (contrôle par les poissons et les cascades trophiques) et aux processus *bottom-up* (contrôle par les caractéristiques physico-chimiques du milieu).

Pour tenter d'y voir un peu plus clair, examinons rapidement l'état et les changements survenus dans chacun des principaux groupes végétaux et animaux impliqués dans le fonctionnement du système lacustre

1 Les macrophytes

Dans ce grand lac, la végétation est omniprésente. Autour du lac, on observe de grandes étendues de marais qui sont parmi les systèmes naturels les plus productifs au monde, avec des espèces comme *Cyperus papyrus* ou *Phragmites* spp. Et, en s'éloignant un peu des côtes, on observe du côté ougandais, de très vastes étendues de marais à papyrus (les swamps) (figure 1) occupant des dépressions peu profondes.

La végétation aquatique de la région du lac Victoria est similaire à celle que l'on observe dans tous les milieux nilotiques et dans le lac Tchad (Carmouze *et al.*, 1983). On distingue quelques grands types de communautés de macrophytes aquatiques (figures 2 et 3) :



FIGURE 1 – Principales zones de marais permanents autour du lac Victoria (zones vertes). La plupart de ces zones humides se situent à l'embouchure des rivières. Les papyrus (*Cyperus papyrus*) constituent la majeure partie de la végétation dans ces marécages (redessiné d'après Chapman *et al.*, 2001)

- les macrophytes complètement immergés et enracinés dans le susbtrat, à l'exemple *de Ceratophyllum demersum* et de *Najas horrida* ;
- les macrophytes enracinés aux feuilles flottantes à la surface, tels que *Nymphea lotus* et *Trapa natans* ;
- les macrophytes flottant librement à la surface, tels que *Eichhornia crassipes* (la jacinthe d'eau) et *Pistia stratioides* (le chou aquatique) ;
- les macrophytes émergeantes, enracinés dans les sédiments mais dont les surfaces photosynthétiques sont au-dessus de l'eau, tels que *Phragmites australis*, *Typha domingensis, Cyperus papyrus, Vossia cuspidata* (l'herbe à hippo) ou *Miscanthus violaceus*. La végétation émergente est largement dominante dans le lac.

La végétation des rives s'organise en fonction de la profondeur de l'eau. Thompson (1985) a proposé une représentation synthétique de l'étagement de la végétation adaptée et simplifiée par la suite pour la lac Victoria (figure 3).

La végétation des rives du lac Victoria joue un rôle important dans l'écologie lacustre. La végétation flottante forme des tapis qui s'avancent vers le large. Les marais à dominante de papyrus (voir encadré « Le papyrus ») forment aussi des tapis en partie enracinés, en partie flottant, assez robustes pour supporter le poids d'un homme (Kansiime *et al.*, 2007). Sous l'action des courants et des vents, des fragments peuvent se détacher et dériver, formant des îles flottantes qui obstruent parfois les chenaux de navigation.



FIGURE 2 – Quelques macrophytes caractéristiques des berges du lac Victoria. Ces plantes de marécages ne sont pas endémiques et se rencontrent dans presque toute la zone nilo-soudanienne. À noter que la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) largement répandue en Afrique inter-tropicale est originaire d'Amérique du Sud. De gauche à droite et de haut en bas : *Ceratophyllum demersum* (© Bernd Haynold), *Nymphea lotus* (© Phil Servedio), *Trapa natans* (© Kurt Stüber), *Eichhornia crassipes* (© C. Faudemay), *Pistia stratiotes* (© Bernd Sauerwein), *Phragmites australis* (© IRD / C. Lévêque), *Cyperus papyrus* (© IRD / C. Lévêque), *Typha domingensis* (© Stan Shebs)

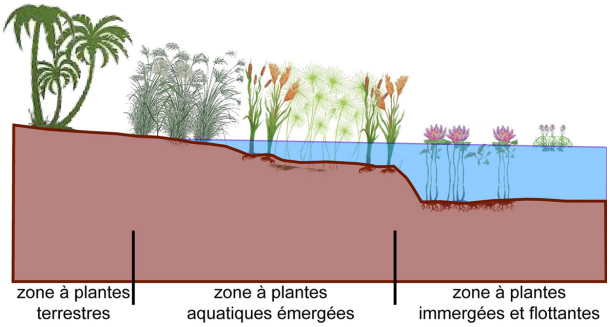


FIGURE 3 – En fonction de la profondeur d'eau la végétation s'organise en trois grandes zones (redessiné d'après Balirwa, 1995). Zone à plantes aquatiques émergées (*Phragmites*, *Typha*, *Cyperus*...) ; zone à plantes immergées (*Ceratophyllum*, *Naja*, *Nymphea*...) et flottantes (*Echhornia*, *Pistia*...) (redessiné d'après Balirwa, 1995)

Le papyrus

Le *Cyperus papyrus* (Cypéracées) est la plante la plus commune dans les marais d'Afrique orientale. C'est l'un des plus grands macrophytes émergés, les tiges atteignant couramment 5 mètres de haut. Il exige d'avoir les pieds en permanence dans l'eau. Le papyrus poussait autrefois toute l'année, tout le long du Nil, y compris en Égypte où il servait à faire du papier. Mais actuellement, dans le bassin du Nil, on ne le trouve plus que dans les grands marais du Suds au Soudan et autour du lac Victoria où il couvre de grandes étendues. On le trouve également dans le lac Tchad, mais il n'est pas présent en Afrique de l'ouest dans le Niger ou le Sénégal.

Les papyrus sont des plantes « en C_4 » [1] qui font preuve d'une grande efficience dans l'utilisation de l'eau, de l'énergie solaire et des sels minéraux. Ils peuvent maintenir des taux élevés d'assimilation du carbone si les ressources en eau et en sels nutritifs ne sont pas limitées.

Les biomasses estimées sur le lac Victoria en Tanzanie sont, en poids sec, d'environ 5,8 kg/m^2 pour les tiges, 2,9 kg pour les ombelles, 4,1 pour les rhizomes, et 2,3 pour les racines (Mnaya *et al.*, 2007). Compte tenu de leur biomasse importante, les papyrus concentrent de grandes quantités de sels minéraux dans leurs tissus comme l'ont montré les analyses réalisées dans le lac Tchad (Carmouze *et al.*, 1978).

Outre les papyrus, on trouve de nombreux autres macrophytes émergents connus de toutes les eaux continentales de l'Afrique nord tropicale.

La végétation aquatique est à la base de nombreux réseaux trophiques. Mais sur le plan écologique les tapis de papyrus qui occupent de très grandes étendues autour du lac Victoria, jouent un rôle important dans l'écologie littorale :

- zone principale d'habitat de certaines espèces comme les protoptères ;
- zone de refuge et contre la prédation pour les petits organismes tels que les tilapias, les crevettes, les larves d'insectes ;
- surfaces de ponte pour certains insectes ;
- protection contre les engins de pêche.

Un autre rôle des macrophytes est celui de filtre à l'interface entre les milieux terrestres et aquatiques.

Enfin, les plantes aquatiques sont également utilisées à diverses fins par les populations. *Phramites* et *Cyperus* servent à la construction (couverture de toits, palissades...), *Aeschynomene elaphroxylon* (ambatch) sert à faire des flotteurs de filets de pêche voire des petites embarcations (figure 4). Plusieurs plantes ont des propriétés médicinales : nénuphars, *Trapa natans*, *Pistia stratioides*, etc., d'autres servent de litière ou de plantes fourragères : *Vossia cuspidata*, *Eichhornia crassipes*, *Echinocloa*, *Ipomea*, etc.

1. Plantes en C_4 : certaines plantes assimilent le carbone du CO_2 sous forme d'un composé à 4 atomes de carbone : l'acide oxalo-acétique. D'où la dénomination de plantes en C_4. Il s'agit généralement d'espèces vivants dans des climats secs et chauds.



FIGURE 4 – L'ambatch (*Aeschynomene elaphroxylon*, Papilionacées), qui présente de magnifiques fleurs jaunes (en haut à gauche) pousse sur les berges marécageuses des lacs africains (en bas à gauche, lac Georges, Ouganda). Le bois de ses tiges, équivalent à celui du balsa, est utilisé en raison de son importante flottabilité, pour faire des flotteurs de filets, voire même des petites barques (à droite, lac Baringo, Kenya) (© IRD / C. Lévêque)

2 Le phytoplancton

C'est l'un des groupes taxinomiques ayant fait l'objet des premières recherches depuis la fin du XIX^{e} siècle grâce à des prélèvements réalisés par Stuhlmann en 1888-1889 (Crul, 1995). Les travaux de Talling dans les années 1960 (1961 et 1965) ont permis de dresser un tableau du phytoplancton et de la production primaire avant la prolifération des *Lates* (voir chapitre 4, « Un siècle de recherches sur le lac Victoria »). Ces résultats constituent la référence la plus solide pour évaluer les modifications intervenues depuis.

Avant les années 1960, le phytoplancton des eaux libres était dominé par les diatomées, notamment au cours des périodes de mélange des eaux. Les cyanobactéries étaient surtout abondantes dans l'épilimnion en période de stratification thermique. Les algues vertes étaient en général peu abondantes toute l'année (Talling, 1987, Lung'Ayia *et al.*, 2000).

La situation s'est modifiée depuis. La biomasse de phytoplancton s'est globalement accrue d'un facteur 6 depuis les années 1960 suite à l'accroissement des éléments nutritifs présents dans les eaux (Wakwabi *et al.*, 2006). De plus, la composition des peuplements phytoplanctoniques a évolué. Une importante variété de cyanobactéries, la plupart grosses fixatrices d'azote, est désormais présente alors qu'elles étaient rares dans les années 1960. Ainsi dans le golfe de Nyanza au Kenya, très eutrophisé, des études détaillées (Lung'Ayia *et al.*, 2000 ; Sitoki *et al.*, 2012) montrent que 90 % des échantillons étaient dominés par les cyanobactéries, suivi par les diatomées et les chlorophycées. On note également une nette différence saisonnière, avec une plus grande abondance des diatomées dans les eaux libres durant les périodes de déstratification des eaux, et une dominance des cyanobactéries en période de stratification.

Les algues vertes sont présentes mais en faible nombre toute l'année. Ces grandes tendances avaient déjà été mises en évidence par Talling.

Quelles sont ces algues ?

Les **cyanophycées** ou cyanobactéries sont encore appelées « algues bleu-vert » (de l'anglais *blue-green algae*). Leurs pullulations, généralement favorisées par des déséquilibres, dont l'eutrophisation des eaux, posent divers problèmes : dystrophisations des eaux, voire anoxies, avec production de métabolites secondaires provoquant parfois des toxicoses plus ou moins graves (cyanotoxines) qui sont généralement des neurotoxines pouvant affecter mortellement l'homme et les animaux. Cependant, certaines espèces de cyanobactéries, non toxiques, sont parfois cause d'un rendement exceptionnel en poissons.

Les **diatomées**, algues unicellulaires jaunes ou brunes, sont les seuls organismes unicellulaires qui possèdent une structure externe siliceuse enveloppant totalement la cellule. Les diatomées sont utilisées en routine comme bio-indicateur (IBD : Indice Biologique Diatomées). La pollution croissante de l'eau et l'eutrophisation transforment et appauvrissent les populations de diatomées.

Les **chlorophycées** sont des algues vertes essentiellement d'eau douce, majoritairement unicellulaires, mais, dans un langage plus courant, le terme de « chlorophycées » reste parfois employé pour désigner les algues vertes d'une manière très générale.

Quel est le rôle des cyanobactéries, dans l'écologie du lac en raison de leur grande abondance ? Certaines espèces contribuent positivement, *via* la fixation d'azote, au bilan en éléments nutritifs. D'autres espèces forment des grandes colonies qui produisent des toxines actives sur le zooplancton. Elles semblent assez peu utilisées par les autres organismes aquatiques, bien qu'elles puissent être digérées par certaines espèces de poissons, comme les tilapias.

La communauté des diatomées est maintenant dominée par les *Nitzschia* (notamment *N. acicularis*) alors qu'auparavant dans les années 1960, *Aulacoseira* (*Melosira*) et *Cyclostephanos*, constituaient entre 70 % et 99 % de la biomasse (Kling *et al.* 2001).

Parmi les algues vertes, toujours peu abondantes, certaines espèces ont disparu, d'autres sont devenues rares.

Selon la classification en groupe fonctionnels proposée par (Reynolds, 2006), quelques groupes fonctionnels peuvent être identifiés dans le golfe Nyanza au Kenya (Sitoki *et al.*, 2012) :

- des cyanobactéries représentées par *Microcystis* occupant les zones côtières peu profondes et mélangées en permanence. Ces espèces tolèrent une forte insolation et sont susceptibles de former des fleurs d'eau (blooms algaux) tout au long de l'année ;

- des cyanobactéries représentées par les espèces fixatrices d'azote, tels *Anabaena*, qui tolèrent des teneurs faibles en azote minéral mais qui sont sensibles à la turbulence et aux mauvaises conditions de lumière ;
- un groupe de diatomées centriques (*Aulacoseira*) surtout abondante en saison sèche (septembre) ;
- un autre groupe de diatomées (*Nitzschia*, *Synedra cunningtonii*...) surtout abondantes en fin de saison sèche.

La situation observée sur le lac Victoria est assez analogue à celle observée dans le lac Tchad (Iltis, 1977a, b et c). En période de grand lac, les groupes les plus représentés sont également les cyanobactéries, les diatomées, et dans une moindre mesure les chorophycées. Les cyanobactéries (*Microcystis*, *Anabaena*, *Oscillatoria*) constituent la majorité de la biomasse dans les zones où la densité algale est élevée.

3 Le zooplancton

Le zooplancton du lac Victoria, dont la composition est assez uniforme sur l'ensemble du lac, est classiquement composé de copépodes, de cladocères et de rotifères. Les copépodes sont le groupe prépondérant puisque, dans la zone kenyane, par exemple, ils constituent 85 % du zooplancton total (Crul, 1995). Généralement les copépodes *cyclopoides* dominent sur les *calanoides*, mais la proportion de ces derniers s'accroît dans les eaux profondes. Chez les cladocères, la répartition des espèces n'est pas aléatoire, certaines préfèrent les zones peu profondes tandis que d'autres dominent dans les eaux profondes.

Une compilation des données disponibles entre 1927 et 1991 (Wanink, 1998) a mis en évidence, comme pour le phytoplancton, des changements importants dans la composition des peuplements. Dans les années 1920 (Worthington, 1931), et jusqu'aux années 1950, les crustacés planctoniques herbivores de grande taille (surtout cladocères et copépodes calanoides) étaient dominants par rapport aux petits copépodes cyclopoides (Gophen et al, 1995). Par la suite on est passé graduellement à des peuplements composés d'espèces de petite taille dominés alors par les cyclopoides.

Les changements dans la qualité des eaux sont largement responsables des modifications intervenues dans la dynamique du zooplancton. Il s'agit d'un contrôle *bottom-up*, bien que l'on ait aussi souvent également invoqué les pressions de prédation (contrôle *top-down*), pour expliquer certaines modifications dans l'abondance des espèces et dans la structure des peuplements. Néanmoins pour Wanink (1998) cette prédation ne peut expliquer à elle seule le déclin du zooplancton de grande taille après le remplacement des haplochromines zooplanctophages par les *Rastrineobola argentea* et les *Lates*, dans la mesure où la biomasse actuelle des deux espèces est inférieure à celle qu'avaient auparavant les haplochromines zooplanctophages.

La composition zooplanctonique du lac Victoria est similaire à celui des autres lacs de la zone nilotique. Ainsi, il est très proche de celui du lac Tchad en période de hautes eaux (Saint Jean, 1983), avec de nombreuses espèces de microcrustacés, copépodes et cladocères, similaires dans les deux lacs.

Le rôle écologique du zooplancton est de convertir la production algale en matériel animal consommé par les poissons (notamment les juvéniles) et d'autres organismes dans les chaînes trophiques. Ainsi, la nourriture des *R. argentea* est constituée à 70 % par des copépodes et notamment des cyclopoides (Wanink *et al.*, 2002). Les juvéniles de larves de poissons préfèrent les rotifères. Le zooplancton constitue également une ressource pour les invertébrés carnivores tels que les *Mesocyclops* (copépode cyclopoide) et les *Chaoborus* qui constituent à leur tour des sources importantes de nourriture pour les poissons.

Un peu partout dans le monde, on évoque l'influence du zooplancton sur les communautés phytoplanctoniques du fait de la prédation. Mais, dans le lac Victoria, il ne semble pas qu'il y ait impact significatif de la consommation du phytoplancton sur les populations algales (Lehman & Branstrator, 1994). Pourtant cette hypothèse dite des cascades trophiques est souvent évoquée, mais sans que l'on en apporte la démonstration.

4 La faune benthique

La faune d'invertébrés benthiques du lac Victoria est, de manière générale, une faune ubiquiste, ayant une large distribution dans toute l'Afrique nilo-soudanienne.

Elle comprend classiquement trois grands groupes : les mollusques, les insectes et les oligochètes auquel il faut rajouter un crustacé mi-benthique, mi-pélagique, qui joue un rôle déterminant dans les chaînes trophiques, la crevette *Caridina nilotica*.

Les chiffres sont probablement sous-estimés, notamment pour les insectes, mais il y aurait 66 espèces macrobenthiques dans le lac, dont 28 espèces de mollusques, 26 d'insectes, 5 de crustacés et 5 d'oligochètes (Wakwabi *et al.*, 2006) (figure 5).

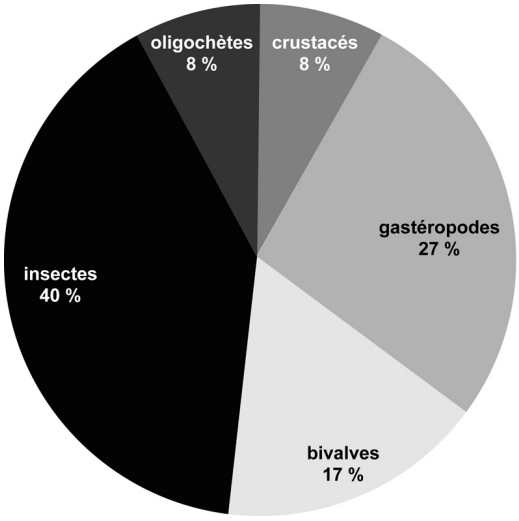


Figure 5 – Composition des principaux groupes macrobenthiques dans le lac Victoria entre 1990 et 2003 (source Wakwabi *et al.*, 2006)

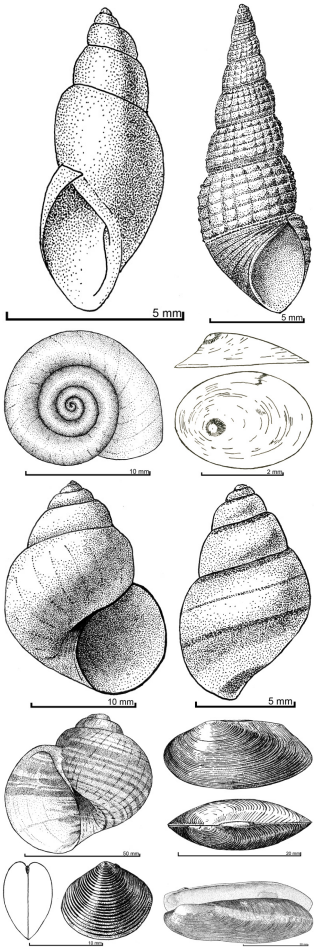


FIGURE 6 – Quelques exemples de mollusques dont les genres se trouvent tant dans le lac Victoria que dans la zone nilo-soudanienne, comme le bassin du Tchad par exemple. De gauche à droite et de haut en bas : *Bulinus senegalensis* (Gastéropode, Pulmoné), *Melanoides tuberculata* (Gastéropode, Prosobranche), Biomphalaria sudanica (Gastéropode, Pulmoné), *Ferrissia eburneensis* (Gastéropode, Pulmoné), *Bellamya unicolor* (Gastéropode, Prosobranche), *Cleopatra bulimoides* (Gastéropode, Prosobranche), *Lanistes pilsbryi* (Gastéropode, Prosobranche), *Caelatura mutelaeformis* (Bivalve), *Caelatura aegyptia* (Bivalve), *Mutela joubini* (Bivalve) (© IRD / J. Daget, pour l'ensemble des dessins)

La composition de la faune benthique dépend de plusieurs facteurs dont la nature du substrat, la profondeur, l'exposition aux courants, etc. Les communautés sont donc très hétérogènes selon la nature de l'habitat (Wakwabi *et al.*, 2006).

Les mollusques sont représentés par trois grands groupes (figures 6 et 7) :

- les gastéropodes pulmonés avec les vecteurs de bilharziose (*Biomphalaria*, *Bulinus*) et les *Ferrissia* ;

- les gastéropodes prosobranches avec notamment *Melanoides tuberculata* et *Bellamya unicolor*, mais aussi *Cleopatra*, *Lanistes* et *Gabiella* ;
- les bivalves avec surtout *Corbicula africana*, ainsi que des *Caelatura*, *Mutela*, *Sphaerium*, *Eupera*, etc.

En réalité, la faune malacologique est très similaire à celle rencontrée dans le lac Tchad (Lévêque, 1972 et 1973 ; Lévêque *et al.*, 1983).



Figure 7 – Quelques espèces de mollusques gastéropodes et bivalves du lac Victoria, Speke Bay Lodge, Tanzanie (© IRD / C. Lévêque)

Les Oligochètes sont ubiquistes et se rencontrent dans la plupart des habitats. Les principales espèces sont *Branchiura sowerbyii*, *Limnodrilus* sp., *Alma emini*, etc.

Le nombre d'espèces d'insectes est certainement largement sous-estimé si l'on compare à ce qui est connu pour le lac Tchad. Les familles dominantes sont les *Chaoboridae*, les *Chironomidae* (Diptères), les *Polymitarcyidae*, les *Caenidae* (Éphéméroptère) et les *Libellulidae* (Odonate) (figure 8) (Wakwabi *et al.*, 2006). Les larves de *Chaoborus* et de *Chironomidae* sont les plus abondantes et représentées dans tous les grands habitats du lac (figure 9).



Figure 8 – Odonates du lac Victoria Speke Bay Lodge, Tanzanie (© IRD / C. Lévêque)



FIGURE 9 – Éclosion massive de mouches du lac (généralement Chaoboridae, Chironomides mais parfois également Ephéméroptères) qui s'élèvent comme de gros nuages au-dessus du lac. Ces émergences spectaculaires se situent généralement lors des périodes de nouvelle lune (Lehman, 2009) (© M. Morris)

Les communautés de macro-invertébrés, qui jouent un rôle important dans le recyclage des détritus d'origine végétale, sont sensibles à la dégradation de l'environnement et à l'eutrophisation qui peuvent entraîner la disparition locale de certaines espèces (Sekiranda *et al*, 2004). Au même titre que le plancton, les macro-invertébrés benthiques constituent la base de la production secondaire du lac (Witte *et al.*, 1995) et servent de nourriture pour beaucoup d'espèces de poissons. La diminution de leur biomasse, voire leur disparition, peuvent donc avoir des conséquences importantes sur l'alimentation potentielle de certaines espèces de poissons.

L'évolution de la biomasse de la macrofaune benthique est également accompagnée d'un changement de composition. Ainsi on est passé de communautés dominées par les oligochètes et les insectes en 1984 à des populations majoritairement composées de mollusques en 2008 (Ngupula & Kayanda, 2010). Les auteurs pensent que ce renversement doit être attribué au bouleversement des conditions environnementales, eutrophisation et désoxygénation par exemple.

5 La crevette, *Caridina nilotica*

Caridina nilotica, seule espèce de crevette connue du lac Victoria, est également présente dans beaucoup de lacs et rivières d'Afrique. D'une taille ne dépassant pas 30 mm, elle semble avoir joué un rôle essentiel dans le succès de l'installation de la perche du Nil dans le lac Victoria en devenant la proie principale des juvéniles et des sub-adultes après la disparition des petits Cichlidés.

5.1 Quelques aspects de la biologie des *Caridina*

Caridina nilotica est une espèce qui se nourrit de matériel détritique et de végétaux. Autrefois considérée comme une espèce littorale, elle a été observée dans les eaux libres et les eaux profondes où elle se nourrit alors, en partie, de phytoplancton. Comme d'autres macro-invertébrés, l'espèce effectue des migrations verticales entre le fond et la surface, interprétées comme un comportement d'évitement des prédateurs (Lehman *et al.*, 1996). Mais, ces migrations verticales laissent également penser que

les crevettes ne se nourrissent pas que de détritus mais qu'elles consomment également du phytoplancton.

La taille de première maturité qui est de 13 à 15 mm, est atteinte en 2 mois environ. La fécondité est assez élevée puisque le nombre d'œufs varie avec la taille chez les femelles : environ 50 œufs à 13 mm et plus de 500 à 23 mm (Goudswaard *et al.*, 2006).

5.2 Le rôle de *Caridina* dans les réseaux trophiques

Il existe peu d'informations concernant sur la productivité des *Caridina*, mais selon les estimations dont on dispose, entre 1992 et 1995, la production de la biomasse de crevettes était de l'ordre de 100 000 à 400 000 tonnes/an (Ignatow *et al.*, 1996).

Caridina joue un rôle majeur dans les réseaux trophiques du lac. Lors des premières observations réalisées en 1927 (Graham, 1929) les crevettes constituaient la principale source de nourriture du poisson-chat *Bagrus docmak* dans les eaux profondes. D'autres observations ont montré également que les principaux prédateurs étaient les Haplochromines.

Actuellement, *Caridina* est la source principale d'alimentation des juvéniles de la perche du Nil (moins de 60 cm LT) (Budeba & Cows, 2007a). Rien d'original à cela puisque c'est le cas également dans d'autres lacs où *Lates niloticus* est présent : lac Tchad, lac Albert ou lac Turkana. Plus surprenant, la crevette entre également dans l'alimentation d'*Oreochromis niloticus*, une autre espèce introduite. Son régime n'est donc pas strictement herbivore comme on l'a longtemps pensé. Quant à *R. argentea*, le *dagaa*, il consomme des crustacés planctoniques et des insectes, et bien sûr des *Caridina* (Budeba & Cows, 2007a et b).

5.3 Les *Caridina*, elles aussi, se sont mises à proliférer

Dans le golfe de Mwanza (sud du lac en Tanzanie), les crevettes étaient rares dans les chalutages expérimentaux réalisés entre 10 et 15 m, de 1977 à 1984 (Goudswaard *et al.*, 2006). Par la suite, dès 1988, durant la période d'explosion des populations de *Lates*, et de raréfaction simultanée des petits cichlidés qui leurs servaient de nourriture, les populations de *Caridina* ont brusquement augmenté. Ces changements ne sont pas intervenus de manière simultanée sur l'ensemble du lac. Ainsi, dans le golfe de Mwanza, la prolifération des *Lates* et la disparition des Haplochromines a eu lieu entre 1984 et 1987, c'est-à-dire plusieurs années après que le même phénomène ait été observé dans la partie nord du lac (Witte *et al.*, 1995). Après que les haplochromines aient disparu, la crevette devint, dès 1987 dans le golfe de Mwanza, la proie principale des jeunes *Lates*, jusqu'à une taille d'environ 60 cm (Mkumbo & Ligtvoet, 1992) (figure 10). Malgré une forte prédation, la densité des *Caridina* est néanmoins restée très élevée.

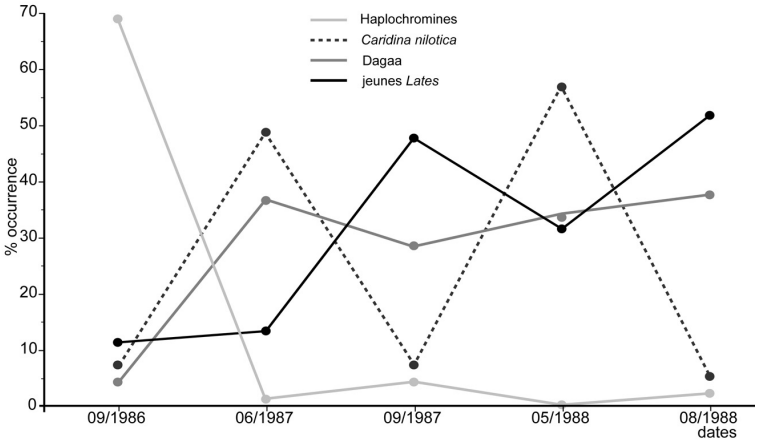


FIGURE 10 – C'est au cours de l'année 1987 que le régime alimentaire des jeunes *Lates niloticus* (< 60 mm) s'est modifié dans le golfe de Mwanza (Tanzanie). Après la diminution importante des *Haplochromis*, les prédateurs se sont alors essentiellement tournés vers trois proies : *Caridina*, *dagaa* et juvéniles de perche. Toutefois, si *dagaa* et *Lates* semblent consommés en proportion croissante, la présence de *Caridina* dans les estomacs fluctue de façon importante (10 à 55 % d'occurrence) en fonction des saisons (adapté d'après Mkumbo & Ligtvoet, 1992)

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer la prolifération des *Caridina* :

- Son aptitude à fréquenter les milieux hypoxiques pour éviter la prédation par les *Lates* (Kaufman, 1992). Mais diverses observations semblent montrer d'une part que les perches sont capables de fréquenter temporairement des eaux pauvres en oxygène, et que d'autre part les *Caridina* fréquentent aussi les eaux oxygénées.
- La disponibilité accrue en débris et en phytoplancton comme source de nourriture (Kaufman, 1992). Certains auteurs font alors remarquer que les détritus étaient déjà abondants avant l'introduction du *Lates*, et que c'est la composition du phytoplancton qui a changé. Autrefois on trouvait en abondance des débris de grandes diatomées, maintenant ce sont des débris de cyanobactéries (Goudswaard *et al.*, 2006).
- La prédation est moindre sur les stades juvéniles du fait de la disparition des haplochromines après le boom de la perche du Nil (Kaufman, 1992). Cette dernière hypothèse qui fait référence aux cascades trophiques a reçu de nombreux soutiens (Goudswaard *et al.*, 2006). Ces derniers proposent le scénario suivant pour la partie sud du lac (golfe de Mwanza) :

  1. La grande abondance des cichlidés zooplanctivores et détritivores aurait limité l'abondance des *Caridina* avant la prolifération des *Lates.*
  2. La prolifération des adultes et sub-adultes de *Lates*, en 1983-1984, a entraîné la réduction du stock d'haplochromines. Ainsi, la biomasse de ces espèces prédatrices de crevettes a considérablement diminué

après la prolifération de la perche. Il s'est donc produit un relâchement de la prédation sur les crustacés, notamment les juvéniles, expliquant l'augmentation du stock de *Caridina* (Goudswaard *et al.*, 2006).

3. Les juvéniles de crevettes servent dorénavant de nourriture aux jeunes *Lates* qui apparaissent en 1985.
4. Les crevettes adultes remplacent les haplochromines dans les contenus stomacaux des *Lates* de moins de 60 cm.

Cependant ces hypothèses sont difficiles à vérifier en l'absence de données précises avant et pendant l'installation des *Lates*. Elles sont probablement toutes valables... à des degrés divers, d'autant qu'elles n'expliquent pas pourquoi les crevettes prolifèrent encore alors que la pression de la perche du Nil demeure importante.

6 La jacinthe d'eau : *Eichhornia crassipes*

La jacinthe d'eau est connue en Afrique depuis 1870, mais elle n'a été introduite dans le lac qu'en juin 1990, depuis le Rwanda, *via* la rivière Kagera (Twongo, 1996). Elle s'est mise à proliférer pour atteindre un maximum d'abondance en 1998 (figure 11). En 1995, elle avait colonisé 80 % des côtes de l'Ouganda, et environ 2 000 ha autour du port de Kisumu au Kenya. Elle forme en général des tapis flottants d'une quinzaine de mètres de large le long des berges mais, dans certains cas, elle peut coloniser des baies entières. À son paroxysme d'extension, la jacinthe a couvert près de 700 km^2.



Figure 11 – En raison de l'apport important d'azote et de phosphore, la jacinthe d'eau (*Eicchornia crassipes*), originaire d'Amérique du sud, s'est mise à prospérer pour former d'épais tapis flottants qui posent de nombreux problèmes écologiques, économiques et sociaux (baie de Kisumu, Kenya) (© GEF)

La croissance de la jacinthe dépend fortement de la concentration en azote et phosphore dissous. Plus les concentrations sont élevées, plus elle prospère. L'eutrophisation croissante du lac pose donc problème et on ne peut exclure de nouvelles proliférations de la jacinthe, même si son expansion à sensiblement diminué depuis 1998 (figure 12).

La jacinthe d'eau forme d'épais tapis flottants qui provoquent de sérieux impacts économiques et sociaux (Twongo, 1996) :

- elle gêne la navigation et augmente ainsi les coûts de transport en obligeant à prendre d'autres routes, ou en augmentant la consommation de carburants ;
- elle gêne les pêcheurs en obstruant leurs filets et leurs nasses, et en réduisant ainsi les captures ;
- elle bloque également les canaux d'irrigation et les prises d'eau pour la consommation domestique ou pour les stations d'hydroélectricité ;
- les tapis de jacinthes sont un milieu d'élection de vecteurs de maladies telles que la malaria, la bilharziose, etc.
- en revanche, elle peut servir à fabriquer du papier et divers objets.

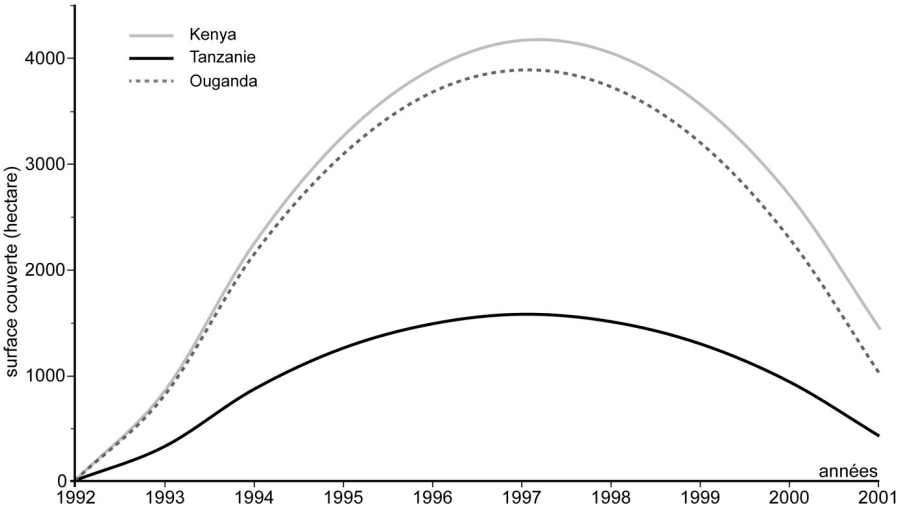


Figure 12 – Estimation de la couverture (surface en hectare) par la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) dans les trois pays riverains du lac. Depuis, 1998, l'espèce invasive a cessé son expansion et a même assez considérablement restreint sa pression (source : Kateregga & Sterner, 2007)

Sur le plan écologique, elle empêche la pénétration de la lumière et entraîne une réduction de la teneur en oxygène des eaux sous les tapis flottants du fait de la décomposition de la matière organique. Néanmoins, tout n'est pas négatif, et certaines observations ont monté que les cichlidés avaient utilisé les vastes tapis de jacinthes comme refuge pour se protéger de la perche du Nil, beaucoup plus sensible aux eaux désoxygénées. Il en a résulté un accroissement de la population d'aigrettes, arpentant les tapis de jacinthes à la recherche de ces cichlidés.

Malgré ses capacités de prolifération, et sa rapide expansion dans les années 1990, la jacinthe a fortement régressé depuis 1998 (figure 12). Divers facteurs ont été invoqués pour expliquer cette soudaine et spectaculaire régression. Il est probable que diverses mesures de contrôle ont contribué à ce phénomène :

- Le contrôle physique des jacinthes a été réalisé à la fois manuellement et mécaniquement. Des bateaux équipés de broyeurs de végétation (les « *swamp devils* ») ont ainsi été utilisés. Le coût d'utilisation de ces engins est néanmoins important.

- Le contrôle chimique a été également utilisé, mais, il est nécessaire de répéter les traitements. Le coût final ne permet pas d'envisager de traiter de grandes surfaces à l'échelle du lac. De plus, l'utilisation de produits chimiques pose des problèmes en matière de qualité des eaux, de consommation et d'impacts écologiques.
- Le contrôle biologique nécessite d'utiliser un ennemi naturel de la jacinthe. Deux charançons, *Neochetina eichhorniae* et *N. bruchi* (figure 13), ont été introduits en décembre 1996, et certains auteurs ont mis au crédit de ces introductions la forte décroissance de la jacinthe. Pour d'autres, il y aurait eu concomitance avec des évènements El Niño, qui se sont produits à cette époque, causant une élévation rapide du niveau du lac (plus d'un mètre), détachant les tapis de jacinthe bordant les berges, l'action des vagues contribuant ultérieurement à les disloquer. Les très hauts débits observés à cette époque auraient par ailleurs lessivé les débris, ainsi que les jacinthes. Les observations menées en 2001 montraient d'ailleurs que la proportion de plantes infestées par *Neochetina* était relativement faible.



FIGURE 13 – Deux espèces de charançons ont été introduits dans le lac Victoria pour essayer de contrôler l'expansion des jacinthes d'eau : *Neochetina eichhorniae* (gauche) et *N. bruchi* (droite) (© N.B.A.I.I.)

En définitive, le contrôle à long terme de la jacinthe ne sera certainement ni biologique, ni mécanique, ni chimique. Pour limiter la prolifération de cette plante envahissante, il faudra intervenir en amont et contrôler l'eutrophisation et les apports en éléments nutritifs, qui restent la clé de ce problème complexe. Les implications économiques et sociales sont importantes mais, toute la question réside dans le coût énorme nécessaire à la mise en œuvre, à l'échelle du lac Victoria, de solutions utiles et réalistes.

7 Réorganisation des chaînes trophiques

Avant l'introduction de la perche du Nil, le lac Victoria présentait une grande diversité biologique, essentiellement due à la grande diversité des haplochromines aux régimes alimentaires très variés (voir chapitre 6, « Le vivier de Darwin et la faune ichtyologique associée »). Les chaînes alimentaires étaient en conséquence très diversifiées et parfois très spécifiquement liée à une espèce.

Quelles qu'en aient été les raisons, force est de constater qu'une bonne centaine d'espèces d'haplochromines appartenant à différentes catégories trophiques semblent avoir

disparu (ou se sont raréfiées) depuis le début des années 1980. Il est admis par la plupart des observateurs que les populations d'haplochromines ont été fortement affectées. Ainsi en est-il des prédateurs se nourrissant principalement de poissons, de mollusques ou d'insectes (figure 14). De ce fait, la chaîne alimentaire s'est considérablement transformée et simplifiée (figure 15).

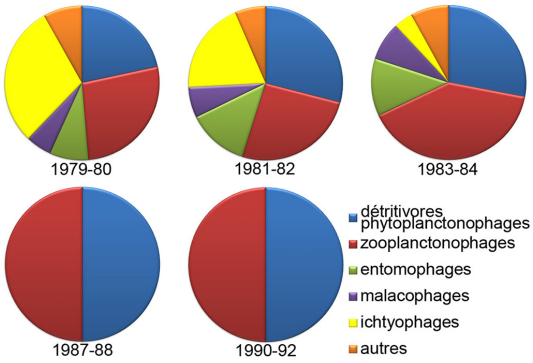


Figure 14 – Au cours des années 1980, les espèces d'haplochromines prédateurs (ichtyophages, entomophages, malacophages. . .) n'ont cessé de diminuer, pour finir par disparaître fin 1980, début 1990. Résultats de pêches réalisées par des traits de chalut de fond de 10 mn dans le golfe de Mwanza, Tanzanie (Witte *et al.*, 1992)

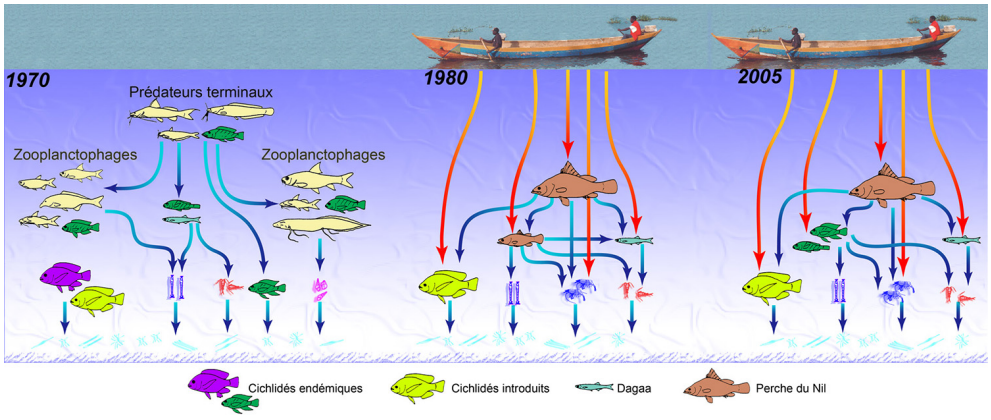


Figure 15 – En moins de cinquante ans, la chaîne alimentaire s'est considérablement transformée et simplifiée (années 1960 à gauche, années 1980 au milieu et depuis 2005 à droite). Simultanément à l'introduction de la perche du Nil, la pression de pêche s'est accentuée et toutes les espèces sont désormais surexploitées. De nombreux poissons, comme les cichlidés endémiques, ont disparu. Restent surtout les perches, qui mangent de tout, y compris leurs juvéniles (années 1980-90). Mais assez récemment, certaines espèces d'*Haplochomis* sont revenues en nombre. De ce fait ils redeviennent la proie préférée de la perche du Nil (redessiné pour partie d'après Ligtvoet & Witte, 1991)

Une récente étude (Downing *et al.*, 2012) montre que le boom de la perche du Nil a effectivement altéré la distribution de la biomasse le long des différents niveaux trophiques. Les auteurs proposent le scénario possible suivant :

1. la disparition de groupes trophiques clés, parmi les haplochromines, a probablement relâché la pression de prédation sur des organismes plus petits mais plus productifs, leur permettant de proliférer et de servir de base à un système plus productif qui s'est mis en place depuis la fin des années 1980 ;
2. ainsi la disparition des haplochromines détritivores qui dominaient avant la prolifération de la perche du Nil, aurait pu permettre la prolifération très rapide des crevettes qui étaient leur principal compétiteur ;
3. de même la disparition, et donc la concurrence, des haplochromines phytoplanctonophages a pu profiter au zooplancton ;
4. dans ce contexte, des espèces, plus petites et plus productives, ont remplacé les haplochromines. Cela pourrait, en partie, expliquer la plus grande productivité, notamment au niveau de la pêche ;
5. enfin, une meilleure disponibilité des proies a pu permettre le développement des *dagaa* et le retour de certains haplochromines, au régime alimentaire plus adaptable, consommant des macroinvertébrés.

Mais l'apparent retour des haplochromines zooplanctonophages et des benthophages, n'est pas synonyme d'un retour aux conditions *ante Lates*. Les espèces disparues ont été remplacées par des espèces susceptibles d'adapter rapidement leur régime alimentaire (Witte *et al.*, 2007, 2008). De même le *dagaa* a élargi son spectre alimentaire pour consommer des invertébrés benthiques (Katunzi *et al.*, 2003).

Les résultats montrent aussi que la pêche et les changements trophiques concernant les détritivores pourraient avoir joué un rôle important dans la modification du système. Un bilan récent révèle qu'en 2005, la distribution de la biomasse, quels que soient les niveaux trophiques, a largement récupéré son état de 1977 (figure 16). Cependant, si cette restauration est réelle quantitativement, la diversité du nouvel écosystème est considérablement inférieure, comprenant majoritairement des espèces introduites et quelques espèces indigènes survivantes (voir encadré « Le nombre d'espèces est-il garant de la santé des écosystèmes ? »).

En conclusion, dans un sens le lac Victoria a globalement fait preuve d'une certaine résilience puisque la structure trophique globale s'est apparemment remise d'une perturbation majeure. Mais, il y a peu de chances qu'il retrouve sa structure fonctionnelle initiale et sa biodiversité associée. Le système a évolué et fonctionne d'une manière différente, sans que, pour autant, il soit définitivement fragilisé.

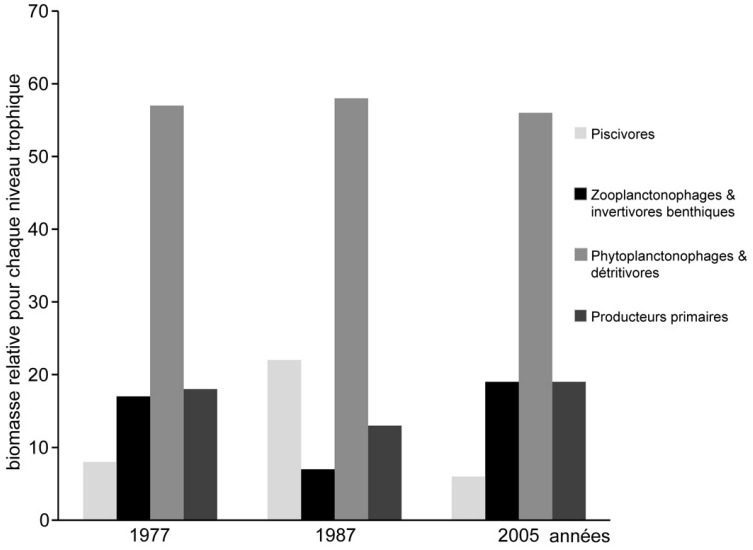


Figure 16 – En 1977, la répartition des différents niveaux trophiques peut être considérée comme référence, car le « boom » de la perche du Nil n'a pas encore influencé les communautés des autres espèces du lac. En 1987, les phytoplanctonophages sont toujours le groupe majoritaire, mais, on note une répartition relative totalement différente des autres groupes avec une proportion importante des piscivores (influence évidente de *Lates*) et à l'inverse une diminution sensibles des zooplanctonophages, invertivores et producteurs primaires. Enfin, en 2005, après que la biomasse de la perche ait diminué et que celle des haplochromines se soit, en partie, restaurée, on observe que la répartition relative des différents groupes est redevenue plus ou moins identique à celle de 1977. Toutefois, ce retour aux conditions antérieures n'est que quantitatif car chaque niveau est en réalité nettement moins diversifié (redessiné d'après Downing *et al.*, 2012)

Le nombre d'espèces est-il garant de la santé des écosystèmes ?

Les effets de la perte de la diversité biologique ont été un sujet de controverse au cours des dernières années. Selon certaines théories soutenues par les milieux conservationnistes, plus la diversité est grande, plus le système écologique est stable. En conséquence il est indispensable de préserver cette grande diversité... Plusieurs auteurs (voir Lévêque, 2013 par exemple) s'élèvent contre ces idées reçues, non démontrées scientifiquement, mais qui arrangent ceux qui y trouvent argument pour développer la protection intégrale des milieux.

L'idée selon laquelle les communautés riches en espèces sont plus stables date du milieu des années 1950. En fait, l'hypothèse était que la diversité des flux au sein d'un écosystème contribuait au maintien de son équilibre fonctionnel. De la notion de flux, certains écologues ont vite fait un raccourci vers les espèces et ont affirmé sans ambages : « La diversité des espèces engendre la stabilité. » Quelques expériences sur des microsystèmes ont montré que la productivité augmentait avec le nombre d'espèces, mais les résultats ont curieusement été interprétés

comme : « La productivité décroît lorsque la diversité spécifique diminue. » Outre le fait que cette interprétation est inexacte, les résultats ont été contestés car de nombreux scientifiques estiment que ces microsystèmes artificiels ne reflètent pas la réalité.

En milieu aquatique un travail d'inventaire a montré qu'il n'y avait pas de relations univoques entre richesse spécifique et production biologique (Statzner & Lévêque, 2007). En l'occurrence, les papyraies ou les roselières sont de systèmes robustes et productifs dominés par très peu d'espèces. Inversement la grande diversité des espèces de poissons du lac Victoria n'a pas résisté longtemps aux changements du milieu liés à l'eutrophisation et aux espèces introduites.

Références macrophytes

Balirwa J., 1995. The Lake Victoria environment : Its fisheries and wetlands – a review. *Wetlands Ecology and Management*, 3, 4 : 209-224.

Carmouze J.-P., Fotius G. & Lévêque C., 1978. Influence qualitative des macrophytes sur la régulation hydrochimique du lac Tchad. *Cahiers Orstom, série Hydrobiologie*, 12, 1 : 65-69.

Chapman L.J., Balirwa J., Bugenyi, Chapman C. & Crisman T.L., 2001. Wetlands of East Africa : biodiversity, exploitation, and policy perspectives : 101-131. *In* Gopal B., Junk W.J. & Davis J.A. (eds), *Biodiversity in wetlands : assessment, function and conservation.* Volume 2. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 311 p.

Kansiime F., Saunders M.J. & Loiselle S.A., 2007. Functioning and dynamics of wetland vegetation of Lake Victoria : an overview. *Wetland Ecology and Management*, 15 : 443-451.

Mnaya B., Asaeda T., Kiwango Y. & Ayubu E., 2007. Primary production in papyrus (*Cyperus papyrus* L.) of Rubondo Island, Lake Victoria, Tanzania. *Wetlands Ecology and Management*, 15, 4 : 269-275.

Thompson K., 1985. Emergent plants of permanent and seasonally-flooded wetlands : 43-108. *In* Denny P. (ed.), *The ecology and management of African wetlands vegetation : a botanical account of African swamps and shallow waterbodies.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, coll. Geobotany, 356 p.

Références phytoplancton

Crul, R.C.M., 1995. *Limnology and hydrology of Lake Victoria. Comprehensive and comparative study of great lakes.* UNESCO / IHP-IV Project M-5.1, UNESCO Publishing, Paris, 79 p.

Iltis A., 1977a. Peuplements phytoplanctoniques du lac Tchad. I : Stade Tchad normal (Février 1971 et Janvier 1972). *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie*, 11, 1 : 33-52.

Iltis A., 1977b. Peuplements phytoplanctoniques du lac Tchad. II : Stade Petit Tchad (avril 1974, novembre 1974, et février 1975). *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie*, 11, 1 : 53-72.

Iltis A., 1977c. Peuplements phytoplanctoniques du lac Tchad. III : Remarques générales. *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie*, 11, 3 : 189-199.

Kling H.J., Mugidde R. & Hecky R.E., 2001. Recent changes in the phytoplankton community of lake Victoria in response to eutrophication : 47-65. *In* Munawar M. & Hecky R.E. (eds), *The great lakes of the world (GLOW) : food-web, health and integrity.* Backhuys, Leiden, The Netherlands, 471 p.

Lung'Ayia H.B.O., M'harzi M., Tackx M., Gichuki J. & Symoens J.-J., 2000. Phytoplanktron community structure and environment in the Kenyan waters of Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 43 : 529-543.

Reynolds C.S., 2006. *The ecology of phytoplankton. Ecology, Biodiversity and Conservation.* Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 552 p.

Sitoki L., Kurmayer R. & Rott E., 2012. Spatial variation of phytoplankton composition, biovolume and resulting microcystin concentrations in Nyanza Gulf (Lake Victoria, Kenya). *Hydrobiologia*, 691 : 109-122.

Talling J.F., 1961. Photosynthesis under natural conditions. *Annual Review of Plant Physiology*, 12 : 133-154.

Talling J.F., 1965. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. *Internationale Revue de Gesamte Hydrobiologie und Hydrographie*, 50 : 1-32.

Talling J.F., 1987. The phytoplankton of Lake Victoria (East Africa). *Archiv für Hydrobiologie, Ergebnisse der Limnologie, Beihefte*, 25 : 229-256.

Wakwabi E.O., Balirwa J. & Ntiba M.J., 2006. Aquatic biodiversity of Lake Victoria basin : 77-121. *In* Odada E.O., Olago D.O. & Ochola W. O. (eds), *Environment for development : an ecosystems assessment of Lake Victoria basin environmental and socio-economic status, trends and human vulnerabilities.* UNEP / PASS, Nairobi, Kenya, 192 p.

Références zooplancton

Gophen M., Ochumba P.B.O. & Kaufman L.S., 1995. Some aspects of perturbation in the structure and biodiversity of the ecosystem of lake Victoria (East Africa). *Aquatic Living Resources*, 8 : 27-41.

Lehman J.T. & Branstrator D.K., 1994. Nutrient dynamics and turnover rates of phosphate and sulfate in Lake Victoria, East Africa. *Limnology and Oceanography*, 39 : 227-233.

Wanink, J.H., 1998. *The pelagic cyprinid* Rastrineobola argentea *as a crucial link in the distrupted ecosystem of lake Victoria.* PhD thesis, University of Wageningen, The Netherlands, 288 p.

Wanink J.H., Katunzi E.F.B., Goudswaard K.P.C., Witte F. & van Densen W.L.T., 2002. The shift to smaller zooplankton in Lake Victoria cannot be attributed to the 'sardine' *Rastrineobola argentea* (Cyprinidae). *Aquatic Living Resources*, 15 : 37-43.

Worthington E.B., 1931. Vertical movement of freshwater macroplankton. *Internationale Revue de Gesamte Hydrobiologie und Hydrographie*, 25 : 394-436.

Références faune benthique

Lehman J.T., 2009. Lake Victoria : 215-241. *In* Dumont H.J. (ed.), *The Nile. Origin, environments, limnology and human use.* Monographiae Biologicae, 89, Springer Science, 818 p.

Lévêque C., 1972. Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, études des peuplements et estimation des biomasses. *Cahier Orstom, série Hydrobiologie*, 6 : 3-45.

Lévêque C., 1973. Dynamique des peuplements, biologie et estimation de la production des mollusques benthiques lac Tchad. *Cahier Orstom, série Hydrobiologie*, 7 : 117-147.

Lévêque C., Dejoux C. & Lauzanne L., 1983. The benthic fauna : écology, biomass and communities : 233-272. *In* Carmouze J.-P., Durand J.-R. & Lévêque C. (eds), *Lake Chad : Ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem.* Monographiae Biologicae, 53, Dr Junk Publishers, The Hague, The Netherlands, 575 p.

Ngupula G.W. & Kayanda R., 2010. Benthic macrofauna community composition, abundance and distribution in the Tanzanian and Ugandan inshore and offshore waters of Lake Victoria. *African Journal of Aquatic Science*, 35, 2 : 185-192.

Sekiranda S.B.K., Okot-Okumu J., Bugenyi F.W.B., Ndawula L.M. & Gandhi P., 2004. Variation in composition of macro-benthic invertebrates as an indication of water quality status in three bays in Lake Victoria. *Ugandan Journal of Agricultural Sciences*, 9 : 396-411.

Wakwabi E.O., Balirwa J. & Ntiba M.J., 2006. Aquatic biodiversity of Lake Victoria basin : 77-121. *In* Odada E.O., Olago D.O. & Ochola W. O. (eds), *Environment for development : an ecosystems assessment of Lake Victoria basin environmental and socio-economic status, trends and human vulnerabilities.* UNEP / PASS, Nairobi, Kenya, 192 p.

Witte F., Hongerboezem W., Goldschimidt T. & Westbrock I., 1995. Major food types of the fish species of the fish species in Lake Victoria : 337-347. *In* Witte F. & Van Densen L.T. (eds), *Fish stocks and fisheries of Lake Victoria : a handbook for field observations.* Samara Publishing Limited, Cardigan, U.K., 404 p.

Références crevette, *Caridina nilotica*

Budeba Y.L. & Cowx I.G., 2007a. The role of the freshwater shrimp *Caridina nilotica* (Roux) in the diet of the major commercial fish species in Lake Victoria, Tanzania. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 10, 4 : 368-380.

Budeba Y.L. & Cowx I.G., 2007b. Contribution of *Caridina nilotica* (Roux) in the dagaa fishery in Lake Victoria, Tanzania. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 10, 4 : 381-391.

Goudswaard K.P.C., Witte F. & Wanink J.H., 2006. The shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria (East Africa), before and after the Nile perch increase. *Hydrobiologia*, 563 : 31-44.

Graham M.M.A., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928, and appendices*. Crown Agents for the Colonies Publisher, London, U.K., 255 p.

Ignatow M., Mbahinzireki G.B. & Lehman J.T., 1996. Secondary production and energetics of the shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria, East Africa : model development and application. *Hydrobiologia*, 332, 175-181.

Kaufman L., 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems. The lesson of Lake Victoria. *BioScience*, 42 : 846-858.

Lehman J.T., Mbahinzireki G.B. & Mwebaza-Ndawula L., 1996. *Caridina nilotica* in Lake Victoria : abundance, biomass, and diel vertical migration. *Hydrobiologia*, 317 : 177-182.

Mkumbo O.C. & Ligtvoet W., 1992. Changes in the diet of Nile perch, *Lates niloticus* (L), in the Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Hydrobiologia*, 232 : 79-83.

Witte F., Goldschmidt T. & Wanink J.H., 1995. Dynamics of haplochromine fauna and other ecological changes in the Mwanza Gulf of Lake Victoria : 83-110. *In* Pitcher T.J. & Hart P.J.B. (eds), *The impact of species changes in African lakes*. Fish and Fisheries Series 18, Chapman & Hall, London, U.K., 601 p.

Références jacinthe d'eau : *Eichhornia crassipes*

Kateregga E. & Sterner T., 2007. Indicators for an invasive species : water hyacinths in Lake Victoria. *Ecological indicators*, 7 : 362-370.

Twongo T., 1996. Growing impact of water hyacinth on nearshore environments on Lakes Victoria and Kyoga (East Africa) : 633-642. *In* Johnson T.C. & Odada E.O. (eds), *The limnology, climatology and paleoclimatology of East African Lakes*. Gordon and Breach Publishers, Toronto, Canada, 664 p.

Références réorganisation des chaînes trophiques

Downing A.S., van Nes E.H., Janse J.H., Witte F., Cornelissen I.J.M., Scheffer M. & Mooij W.M., 2012. Collapse and reorganization of a food web of Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Ecological Applications*, 22, 1 : 229-239.

Katunzi E.F.B., Zoutendijk J., Goldschmidt T., Wanink J.H. & Witte F., 2003. Lost zooplanctivorous cichlids from Lake Victoria reappear with a new trade. *Ecology of Freshwater Fish*, 12 : 237-240.

Lévêque C., 2013. *L'écologie est-elle encore scientifique ?* Essais, Éditions Quæ, Versailles, 143 p.

Ligtvoet W. & Witte F., 1991. Perturbations through predator introduction : effects on the food web and fish yields in Lake Victoria (East Africa) : 263-268. *In* Ravera O. (ed.), *Terrestrial and aquatic ecosystems : perturbation and recovery*. Ellis Horwood, New York, USA, 613 p.

Statzner B. & Lévêque C., 2007. Linking productivity, biodiversity and habitat of benthic stream macroinvertebrate communities : potential complications of worldwide and regional patterns. *International Review of Hydrobiology*, 92, 4-5 : 428-451.

Witte F., Goldschmidt T., Wanink J.H., van Oijen M., Goudswaard K.P.C., Witte-Maas E. & Bouton N., 1992. The destruction of an endemic species flock : quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environmental Biology of Fishes*, 34 : 1-28.

Witte F., Wanink J.H., Kishe-Machumu M., Mkumbo O.C., Goudswaard K.P.C. & Seehausen O., 2007. Differencial decline and recovery of haplochromine trophic groups in the Mwanza Gulf of Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10, 4 : 416-433.

Witte F., Welten M., Heemskerk M., Van der Stap I., Ham L., Rutjes H. & Wanink J.H., 2008. Major morphological changes in a Lake Victoria cichlid fish within two decades. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 : 41-52.