

## AVANT-PROPOS

Dans un pays qui possède plusieurs grands lacs et un réseau hydrographique très dense comme le Congo Belge, il est tout indiqué qu'on tente d'utiliser ces vastes étendues d'eau pour la production de poisson, précieuse source de protéines. De nombreuses pêcheries se sont déjà développées, principalement dans la région des grands lacs. Jusqu'à présent, les essais de pêche se sont faits le plus souvent sans étude préliminaire, sans qu'on possède le moindre renseignement sur la nature des eaux, sur leur faune et leur flore, sur la forme des bassins, sur l'étendue des différents biotopes. Les résultats, comme on pouvait s'y attendre, ont été très variés.

Il y avait donc un intérêt pratique évident à ce que des études limnologiques fussent entreprises au Congo Belge. Elles seules pouvaient nous documenter sur les types d'eaux présentes, sur leur richesse, sur leurs possibilités.

Ainsi, ce programme d'étude correspond directement aux objectifs de la Mission d'exploration des lacs Kivu, Édouard et Albert qui, comme les précédentes, avait, en plus d'un but scientifique, un but pratique bien défini : l'étude des ressources alimentaires et des possibilités d'exploitation des différentes eaux libres du Congo Belge ainsi que l'amélioration des pêcheries.

Dans le cadre des recherches limnologiques effectuées par cette Mission, le présent travail constitue une première contribution à l'écologie générale des insectes et autres invertébrés dans les trois grands lacs Est-africains, Kivu, Édouard et Albert. Dans la discussion de certains problèmes nous avons considéré également le lac Tanganika.

Il n'est pas sans intérêt de reproduire ici le texte original du programme d'exploration en ce qui concerne les invertébrés : « Un inventaire complet de la faune des invertébrés des différents lacs sera dressé. L'écologie et l'éthologie de plusieurs espèces, vecteurs d'infections parasitaires de l'homme, seront plus spécialement étudiés.

« Quant à la faune entomologique, elle présente un intérêt considérable, du fait que les larves aquatiques de plusieurs espèces constituent une partie importante du régime alimentaire des poissons de ces lacs. »

\*  
\*\*

La « Mission d'Étude des lacs Kivu, Édouard et Albert » a été organisée par le Ministère des Colonies sous l'impulsion de l'Inspecteur royal des Colonies M. P. STANER; c'est la Commission administrative du Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique qui en a assuré la gestion.

M. V. VAN STRAELEN, Président de cette Commission, nous a fait l'honneur de nous déléguer en tant qu'entomologiste de cette expédition. Qu'il veuille trouver ici l'expression de notre profonde gratitude et de nos remerciements les plus sincères.

Les moyens mis à notre disposition tant en Afrique qu'à notre retour en Europe nous ont permis de mener cette étude à bonne fin. Je tiens à remercier particulièrement M. le Dr E. LELOUP, Directeur a. i. de l'Institut royal des Sciences naturelles, qui n'a rien négligé pour nous faciliter nos études et pour nous aider dans les longs travaux de recherches, réalisés dans les laboratoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

\*  
\*\*

Le présent travail a été effectué en collaboration avec l'Institut de Zoologie de l'Université de Lille. Nous prions M. le Prof<sup>r</sup> M. LAMOTTE, Directeur de l'Institut de Zoologie, d'agréer nos plus vifs remerciements pour l'hospitalité la plus large et la plus généreuse qu'il nous a accordée et pour l'accueil le plus cordial qu'il nous a toujours réservé.

L'intérêt qu'il a bien voulu prendre à nos recherches et les nombreuses discussions que nous avons eues concernant les problèmes d'écologie ont été pour nous non seulement une aide très précieuse mais aussi un encouragement constant.

Nous tenons à remercier MM. les Prof<sup>rs</sup> A. BONTE et H. HEIM DE BALSAC, respectivement Professeurs de Géologie et de Zoologie à la Faculté des Sciences de l'Université de Lille et M. le Prof<sup>r</sup> V. VAN STRAELEN, Professeur de Paléontologie à la Faculté des Sciences de l'Université de Gand, pour leurs conseils judicieux et les critiques qu'ils apportèrent à nos conclusions.

Nous adressons notre plus vive gratitude à MM. E. DELAHAYE (Lille) et L. VAN MEEL (Bruxelles), qui nous ont largement facilité nos relations avec l'Université de Lille.

La réalisation de cette étude ne fut possible que grâce à l'aide qui nous a été accordée par nos collègues, membres de la Mission d'exploration des lacs Kivu, Édouard et Albert, tant au cours de l'expédition que pendant la préparation de ce travail; à tous nous tenons à exprimer notre profonde reconnaissance.

Nous remercions également les nombreux collègues belges et étrangers qui ont bien voulu se charger de l'étude et de la détermination de notre matériel.

Enfin, nous remercions tous ceux qui nous ont prêté leur collaboration technique; en Belgique, ce furent MM. L. ALLAER, P. APTEKERS, R. VANDERVEKEN, L. WALSCHAERTS, préparateurs, M. A. ENGELEN, dessinateur, MM. E. TANTON, R. VAN BEVER et M<sup>lle</sup> L. BOMAL; en Afrique, nous avons été aidés par de nombreux Congolais qui nous ont fourni une assistance très satisfaisante.

---

# RECHERCHES ÉCOLOGIQUES

SUR

## LA FAUNE DES GRANDS LACS DE L'EST DU CONGO BELGE

---

### CHAPITRE PREMIER.

#### INTRODUCTION.

---

##### I. — BUTS ET PRINCIPES GÉNÉRAUX.

Les recherches écologiques que nous avons entreprises dans les trois lacs Est-congolais Kivu, Édouard et Albert avaient deux buts bien définis : le premier, de caractériser et de comparer les différents biotopes ou milieux naturels, en particulier les biotopes littoraux et benthiques où les insectes jouent un rôle important; le second, d'étudier la biologie et le comportement d'une espèce de *Chaoborus* (*Diptera Chaoboridae*), peuplant le milieu benthique et le milieu pélagique des lacs Édouard et Albert. En conclusion, nous avons tenté d'expliquer les différences constatées entre les faunes des trois lacs. Un inventaire des ressources alimentaires du lac Kivu et leur utilisation effective par la faune ichthyologique ont fait l'objet d'une étude séparée (J. VERBEKE, 1957).

La distinction des différentes zones <sup>(1)</sup> des lacs et des biotopes particuliers qu'on trouve à l'intérieur de ces zones a une importance capitale pour l'étude de la localisation des organismes.

Le terme « biotope » définit une fraction d'espace habitée par des êtres vivants. A un stade donné de son évolution, un « biotope » est caractérisé, d'une part, par l'homogénéité et la constance des organismes ou des associations d'organismes qui le peuplent, d'autre part, par la constance des conditions physiques et chimiques qui y règnent. Le biotope n'est pourtant pas une unité statique,

---

(1) Du point de vue topographique on peut distinguer plusieurs grandes zones dans un lac : les rives ou la zone littorale, parfois une zone sublittorale, la zone du « large » ou du centre du lac, qu'on subdivise en zone superficielle dite pélagique et zone profonde ou bathypélagique. Le fond, lui-même, constitue une zone à part, dénommée benthique.

mais un ensemble dynamique, évoluant vers un stade déterminé (le climax). A un moment donné de cette évolution, l'interdépendance des conditions physico-chimiques et des associations biologiques peut être considérée comme constante : si, dans des endroits différents, les mêmes conditions se reproduisent, il est courant d'y rencontrer les mêmes associations biologiques (J. KUFFERATH, 1952).

L'importance d'une distinction précise des différents biotopes, littoraux par exemple, ressort nettement du fait que de nombreuses espèces de poissons dépendent biologiquement des rives soit pour leur nutrition, soit pour leur reproduction. D'un point de vue purement théorique, une pareille étude nous apporte de nombreux éléments nouveaux : elle met ainsi en évidence la spécialisation écologique des espèces et l'existence de races écologiques.

Dans le présent travail, ce sont les biotopes de la zone littorale et ceux de la zone benthique qui ont retenu plus particulièrement notre attention parce que la plus grande partie des insectes et des autres invertébrés y vivent. Pour la zone pélagique (normalement dépourvue d'insectes) nous nous sommes limités à une étude des *Chaoborus* du lac Édouard qui constituent un élément important du zooplancton de ce lac, sans nous occuper du peuplement pélagique en général ni des différents biotopes pélagiques.

On dispose, pour caractériser les différents milieux ou biotopes, de deux méthodes (R. CHAPMAN, 1945; Cl. DELAMARE, 1951, etc.) : 1° les mesures écologiques, comprenant toutes les mesures physiques, chimiques ou autres; 2° les relevés faunistiques : analyse quantitative des communautés, associations, groupements, etc., inspirée des méthodes phytosociologiques et basée sur des déterminations spécifiques et infra-spécifiques.

Pour les biotopes assez variés, mais souvent de faible étendue, qu'on trouve dans la zone littorale, les « communautés vivantes qui les habitent constituent précisément leur principale caractéristique et permettent de les définir au premier abord » (G. MARLIER, 1951). Ici les mesures écologiques très précises doivent donc suivre l'inventaire faunistique, en se référant aux limites assignées par les groupements biologiques (S. JACQUEMART, 1957).

C'est ce dernier procédé que nous avons utilisé dans l'étude des biotopes de la zone littorale et auquel nous nous sommes tenus, en général, dans l'exploration des lacs.

Cette méthode était d'ailleurs toute indiquée dans des grands lacs comme le Kivu, l'Édouard et l'Albert, où les propriétés physico-chimiques des eaux littorales ne diffèrent pas essentiellement de celles des eaux pélagiques.

Aussi est-il important d'esquisser le comportement physico-chimique des eaux pélagiques ainsi que les principaux facteurs qui le déterminent. Citons parmi ces derniers : 1° la forme et le profil du lac, c'est-à-dire toutes les caractéristiques en rapport avec l'extension horizontale et verticale de ses eaux; 2° le climat qui, dans la région des lacs, est caractérisé a) par une alternance de saisons pluvieuses et de saisons sèches et b) par une diminution de la température moyenne mensuelle en saison sèche.

Dans le second chapitre, ces deux facteurs seront décrits plus en détail; ici nous résumerons brièvement l'influence qu'ils ont : 1° sur le comportement thermique des eaux pélagiques; 2° sur la répartition des gaz dissous dans ces eaux. Ces phénomènes n'ont pas été traités dans le présent travail mais nous y avons fait allusion à de nombreuses reprises (1).

1° Effets des facteurs climatiques et physiographiques sur la température des couches d'eau : les couches d'eau superficielles subissent alternativement un échauffement et un refroidissement causés par les variations de la température de l'air et aussi par l'action directe du rayonnement solaire. Les minima du rayonnement se situent aux solstices; à Léopoldville, à 4,5° de latitude Sud, le rayonnement atteint sa valeur minimum de l'année en juin-juillet. Dans les lacs profonds Kivu et Édouard cet échauffement donne lieu à une stratification thermique des couches d'eaux (2); au lac Kivu le thermocline est situé vers 20 à 30 m tandis qu'au lac Édouard il se situe vers 20 à 50 m de profondeur (H. DAMAS, 1937). La différence de température entre ces couches superposées est faible, de l'ordre de 1 à 2° C; elle est cependant suffisante pour maintenir la stratification (3). Lors du refroidissement des eaux superficielles l'individualité des couches superposées se brise à la suite de l'inversion du gradient de densité et un brassage a lieu. Le brassage principal a lieu en juin ou juillet et un brassage partiel en février (1953).

Le mélange des eaux ramène en surface les matières minérales accumulées en profondeur par la décomposition des organismes morts durant la période de stratification et permet une forte multiplication de tous les organismes aquatiques : bactéries, algues, crustacés, etc. La courbe reproduisant la quantité de zooplancton au cours d'un cycle annuel est déterminée par ce phénomène.

Au lac Albert la faible profondeur du lac et les vents très forts et réguliers assurent un mélange presque continu de toutes les couches d'eau. La température moyenne de l'eau de surface s'élève à 24° C au lac Kivu, à 26,5° C au lac Édouard et à 28,5° C au lac Albert.

2° Effets sur la répartition des gaz dissous : la stratification thermique et l'absence de brassage durant une partie de l'année provoquent un gradient d'oxygénation dans les différentes couches d'eau; cette oxygénation diminue avec la profondeur pour tomber à zéro vers 40 à 50 m de profondeur au lac Édouard

---

(1) La description générale et les données climatiques ont été empruntées en partie au travail de M. A. CAPART, Chef de Mission; les données physico-chimiques aux travaux des deux chimistes de l'expédition, MM. J. KUFFERATH et I. ELSKENS; les données botaniques aux travaux de M. D. VAN DER BEN, botaniste, et les renseignements sur les poissons et leur biologie à M. A. HULOT, ichthyologiste.

(2) Des points de vue température et éclaircissement, on peut subdiviser les lacs en trois couches : l'épilimnion, l'hypolimnion, avec entre eux le métalimnion ou couche du thermocline, c'est-à-dire du saut brusque de température.

(3) La superposition de deux couches d'eau dont les températures, voisines de 25° C, diffèrent entre elles d'un degré environ constitue en réalité un système fort stable; malgré sa faible valeur absolue, le thermocline de 1° C a une importance pratique très considérable, grâce au fait que la densité de l'eau décroît très rapidement à ces températures.

et vers 50 à 60 m de profondeur au lac Kivu <sup>(1)</sup>. La disparition de l'oxygène en profondeur est due à sa consommation par l'hydrogène sulfuré provenant de la putréfaction de l'énorme quantité d'organismes morts tombant continuellement dans cette zone. Au lac Albert l'oxygène est présent dans toutes les couches d'eau durant l'année entière.

Au lac Kivu les phénomènes de brassage n'abaissent que relativement peu la limite inférieure de l'oxygène; au lac Édouard par contre, cette limite est descendue deux fois au cours de l'année 1953 : jusqu'à 80 m, après le brassage partiel de février, et jusqu'à 110 m, après le brassage total de juillet.

Le niveau où l'on trouve de l'anhydride carbonique libre (en quantités analytiques) subit également des fluctuations à la suite des phénomènes de brassage et de stratification; la limite supérieure du CO<sub>2</sub> libre varie peu au lac Kivu; au lac Édouard (large rive Ouest) la montée plus ou moins forte du mois de décembre atteint parfois les eaux oxygénées vers 40 m de profondeur (en décembre 1953).

## II. — HISTORIQUE DE L'EXPLORATION DES GRANDS LACS.

Jusqu'à une époque récente aucune exploration systématique de la faune entomologique des grands lacs Est-africains n'avait été entreprise.

La seule activité dans le domaine de l'entomologie lacustre, antérieure aux travaux de la Mission KEA, a été celle de W. W. MACDONALD, Entomologiste du « East African Fisheries Research Organization », à Jinja, Uganda, où ce spécialiste a travaillé en 1950 et 1951. Cet auteur s'est consacré principalement à l'étude de la faune benthique du lac Victoria. Dans un travail récent, 1956, il résume ses observations concernant le développement de quelques espèces de *Chaoborides* <sup>(2)</sup> et de *Chironomides* <sup>(3)</sup> et leur importance comme nourriture de *Mormyrus kannume* FORSKÄL.

La plupart des autres travaux concernant les insectes aquatiques des grands lacs Est-africains ne traitent que d'un groupe limité; il s'agit le plus souvent de listes faunistiques ou de travaux de systématique; exceptionnellement on trouve dans des travaux de limnologie générale quelques considérations d'ordre écologique concernant certains insectes.

Les expéditions, ayant donné lieu à des travaux entomologiques de quelque importance, sont énumérées ci-après :

1904 : « The third Tanganika Expedition » dirigée par W. A. CUNNINGTON (*Nature*, vol. LXXIII, 1905-1906, p. 310).

<sup>(1)</sup> Du point de vue de la teneur en oxygène, on peut distinguer une zone supérieure oxygénée, appelée zone aérobie et une zone profonde putride et donc privée d'oxygène, la zone anaérobie.

<sup>(2)</sup> *Chaoborus* LICHTENSTEIN, 1800 = *Corethra* MEIGEN, 1803.

<sup>(3)</sup> *Chironomus* MEIGEN, 1803 = *Tendipes* MEIGEN, 1800; nous donnons la préférence au nom « *Chironomus* » étant donné que celui-ci a été utilisé par la plupart des auteurs.

Dans son travail concernant cette expédition, paru en 1920, CUNNINGTON donne (p. 572) une liste des Hydracariens connus à cette époque des grands lacs Tanganika, Victoria, Nyassa, Édouard (31 espèces).

1927 (Aug.)-1928 (Feb.) : « The Fishing Survey of Lake Victoria » dirigée par M. GRAHAM. Parmi les résultats scientifiques de cette expédition il faut noter le travail de E. B. WORTHINGTON, 1931 concernant les mouvements verticaux du plancton y compris les larves de *Chaoborus*.

1929 : « The Percy Sladen Expedition to some Rift Valley Lakes in Kenya » dirigée par P. M. JENKIN et dont les rapports ont paru dans « The Annals and Magazine of Natural History ».

Citons parmi les travaux réalisés par cette expédition celui publié par JENKIN en 1936 : outre des observations écologiques concernant certains Hémiptères aquatiques, l'auteur donne (pp. 171 à 173) une liste des principaux insectes aquatiques trouvés dans les lacs explorés (Nakuru, Elmenteita, Crater, Baringo Lakes) ainsi que dans les différents biotopes de la zone littorale du lac Naivasha. Les groupes cités sont : les Éphéméroptères, les Hémiptères, qui ont fait l'objet d'une note séparée de G. E. HUTCHINSON 1932, les Diptères et les Coléoptères.

1930 (oct.)-1931 (oct.) : « The Cambridge Expedition to the East African Lakes » dirigée par E. B. WORTHINGTON.

Les résultats de cette expédition ont été publiés dans le Journ. Linn. Soc. London : « Scientific Results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930-1931, vol XXXVI, n° 1 à 14; 1932-1933, vol. XXXVIII, pp. 99 à 362 et 1936, vol. XL, pp. 1-69 ».

Citons les travaux écologiques importants de BEADLE et de WORTHINGTON et RICARDO. Ensuite quelques notes détachées : Hydracariens par O. LUNDBLAD, larves d'Hydrocanthares par A. D. IMMS et les Hémiptères aquatiques par T. JACZEWSKI.

1946-1947 : « Exploration Hydrobiologique du lac Tanganika », organisée par le Prof<sup>r</sup> V. VAN STRAELEN et dirigée par le D<sup>r</sup> E. LELOUP. Outre l'Avant-propos (1952) rédigé par le Chef de Mission, il y a lieu de citer les « Invertébrés » par le même auteur (1952); les « Éphéméroptères » sont à l'étude actuellement.

Enfin nous devons signaler comme travaux récents où des insectes aquatiques ont été mentionnés, ceux de H. DAMAS 1953-1956 et une note de G. MARLIER, 1955 et collaborateurs sur le lac Lungwe, situé sur la dorsale Ouest du Graben.

A la suite des différentes Missions organisées par l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge dans la région des lacs, un certain nombre de groupes ont

été étudiés du point de vue systématique, faunistique, etc.; nous citons ici également les groupes de Vers et de Crustacés dont il est question dans le présent travail.

Mission G. F. DE WITTE au Parc National Albert : *Gyrinidae* (1938), *Trichoptera* (1943), *Ceratopogonidae* (1948), Hémiptères aquatiques (1949), *Odonata* (1949), *Hirudinea* (1951), *Chironomidae* (1955).

Mission H. DAMAS aux lacs Kivu, Édouard et Ndalaga : Copépodes Harpacticoides (1938), *Cladocera* (1939), *Trichoptera* (1943), *Ostracoda* (1944), Collemboles (1944), *Dytiscidae* et *Gyrinidae* (1948), larves d'*Hydrocanthares* (1948), *Hydrachnellae* (1949), Éphéméroptères (1951), Copépodes (1952).

Mission G. F. DE WITTE au Parc National de l'Upemba : Cyclopidés (1951), *Gyrinidae* (1953), *Turbellaria* (1953), Hémiptères aquatiques (1954), *Dytiscidae* (1954), *Chironomidae* (1955).

En dehors du domaine de la biologie nous devons signaler quelques études récentes d'un intérêt général :

H. DAMAS (1937), Comparaison physico-chimique entre les lacs Kivu, Édouard et Ndalaga; H. DAMAS (1954-1956), Étude limnologique de quelques lacs ruandais; J. KUFFERATH (1952), Le milieu bio-chimique du lac Tanganika; L. VAN MEEL (1953), Le milieu physico-chimique du lac Upemba.

### III. — MÉTHODES ET ÉQUIPEMENT.

Les pêches quantitatives de plancton et de larves planctoniques de *Chaoborus* ont été faites au moyen d'un filet en nylon (lumite) à mailles très fines, utilisé en filet ordinaire ou en filet de NANSEN pour les pêches par tranches.

Les caractéristiques de ce filet sont les suivantes :

Diamètre d'ouverture .. ... ..	46 cm.
Bande renforcée avec anneaux . ... ..	10 cm.
Partie supérieure en nylon n° 3 ... ..	43 cm.
Cône de nylon fin ... ..	170 cm.
Diamètre du pot .. ... ..	7 cm.

Il a été utilisé le nylon le plus fin sur le marché, soit 50 torrons par cm, sans passage visible à la loupe.

Le pot terminal était obturé par du nylon fin. Le dispositif de fermeture NANSEN était utilisé pour les pêches par tranches et dans l'étude des déplacements verticaux du plancton. La vitesse de remontée du filet était régulièrement comprise entre 1 et 1,5 m/s.

Le filet était fortement lesté à sa base et le câble maintenu vertical par manœuvre du bateau en cas de dérive .

Un double lavage du filet et de l'obturation terminale assurait une récolte complète de la capture, qui était ensuite fixée au formol 3 %.

Les mesures quantitatives du zooplancton ont été faites au Congo et en Belgique par lecture de la sédimentation dans des éprouvettes de 200 cm<sup>3</sup> après une demi-heure de repos. Les petites quantités ont été mesurées dans des éprouvettes de 10 cm<sup>3</sup>.

Ces mesures ne tiennent pas compte des larves de *Chaoborus* souvent très abondantes dans le plancton des lacs Édouard et Albert. Pour ces larves les mesures quantitatives ont été faites séparément et de la même façon, mais après un repos d'environ 15 heures, dans une éprouvette de 100 cm<sup>3</sup>.

Pour chaque échantillon la totalité du nombre de larves a été numérotée; la longueur des larves a été mesurée par classe de taille au moyen d'un micromètre-oculaire : de 3 à 5 mm, de 5 à 7 mm et de 7 à 9 mm.

En ce qui concerne la taille du plancton, voici la définition des termes utilisés couramment :

**Nannoplancton** : obtenu par centrifuge, ultrafiltration ou sédimentation.

**Microplancton** : retenu par soie n° 25, à 77 fils par cm.

**Macroplancton** : retenu par soie n° 3, à 23 fils par cm.

Pour estimer le nombre relatif des principaux organismes constituant le plancton (Entomostracés et phytoplancton) et pour l'examen qualitatif, environ 4 cm<sup>3</sup> du plancton étaient prélevés au moyen d'une pipette dans chaque pêche et placés dans une cellule de comptage : une cuvette en perspex de 5 cm<sup>2</sup> et marquée de 100 carrés de 5 mm<sup>2</sup>. Les valeurs sont données en pourcent sur plus de 300 animaux, comptés sur deux rangées perpendiculaires dans chaque échantillon. Les larves de *Chaoborus* avaient été enlevées préalablement.

Au binoculaire, les Cladocères, les Copépodes, les larves et autres sont distingués au grossissement moyen, soit 10 × 1,3, tandis que les nauplii de Copépodes et les fleurs d'eau de *Microcystis* (*Cyanophyceae*) sont décelés au fort grossissement, soit 10 × 3.

\*  
\*\*

Dans les zones de végétation supérieure nos échantillons ont été prélevés au moyen d'un filet troubleau à mailles fines (n° 3) de 30 cm de diamètre. Le filet a été traîné dans la zone de végétation à la surface ou à une certaine profondeur et sur une distance déterminée, variant de 5 à 10 m; ceci correspond à un volume d'eau filtrée de 350 à 700 l.

Tout le contenu du filet, y compris les morceaux de plantes, etc., a été déversé dans un récipient et fixé dans un liquide approprié.

Dans la zone d'algues nous avons découpé un échantillon ou recueilli des morceaux de roche sur une surface déterminée. Ces échantillons ont été fixés en entier excepté ceux composés d'un assez grand nombre de morceaux de roche dont seul le résidu a été conservé après grattage et lavage. Le triage a été effectué au laboratoire.

\*  
\*\*

Les captures d'insectes aquatiques adultes, volant en essaims, ont été faites au moyen d'un filet fauchoir et d'un piège à rayons ultra-violet; la source lumineuse était constituée par une lampe Osram 150 Watt pour courant alternatif de 220 Volt. L'alimentation se faisait par batterie de 12 Volt et commutatrice. Le piège a été installé sur les rives de chaque lac à intervalles réguliers. Aux lacs Édouard et Albert le nombre d'insectes capturés a été très élevé. Le vol crépusculaire et nocturne atteint son maximum vers 19.00 à 20.00 heures, c'est-à-dire au moment de l'inversion thermique et donc de l'absence de vents. Pour certaines espèces ce vol reprend à l'aube (CORBET et TJØNNELAND, 1955).

\*  
\*\*

Pour l'exploration du fond des lacs Kivu, Édouard et Albert nous avons utilisé une benne de PETERSEN-VAN VEEN dont le poids était de 25 kg environ, la surface, entièrement ouverte, de 0,1 m<sup>2</sup> (0,25 × 0,40 m) et le volume total de 20 l à peu près. Ouverte, la hauteur de la drague atteint 18 cm et la plus grande profondeur à laquelle elle pénètre dans la vase fluide est approximativement égale à cette hauteur.

Nous avons équipé cette drague d'un câble et d'un déclencheur NANSEN. Le câble, dont la tension maintient la benne ouverte, est attaché à deux longs bras fixés aux deux moitiés ouvrables de l'appareil; il est retenu par le déclencheur lors de la descente de la benne. Le déclencheur est actionné par un messenger envoyé du bateau (système BIRGE-EKMAN). Ce dispositif empêche que la drague se ferme avant d'avoir atteint le fond, surtout par gros temps et à grande profondeur; d'autre part, il assure la bonne fermeture de l'appareil. Celui-ci était relevé au moyen d'un treuil; la vitesse de relèvement était d'environ 1 m/sec.

Par temps calme et sur un fond mou, la drague de PETERSEN-VAN VEEN fonctionne relativement bien jusqu'à une profondeur maximum de 100 m et moyennant un bon ancrage pour empêcher la dérive. Par contre sur un lac agité, même avec une houle moyenne, il était pratiquement impossible d'obtenir un bon échantillon.

MARLIER, 1953, fait remarquer que la forme demi-cylindrique de cet appareil conduit à certains désavantages : la hauteur de l'échantillon qu'il découpe dans le sédiment va en décroissant du milieu vers les bords; d'un autre côté, son poids assez considérable le fait s'enfoncer dans le sédiment à des profondeurs variables suivant la nature de celui-ci. Le volume de sédiment recueilli avec notre drague était de 12-20 l sur fond de vase de consistance moyenne et lors d'un échantillonnage dans de bonnes conditions. Par contre, sur fond de sable notre drague ne pénétra guère ou ne prenait que très peu de sédiment. Sur ces fonds nous avons utilisé la drague de GILSON, constituée d'un anneau rectangulaire de 40 × 20 cm environ où est attachée une poche métallique à mailles suffisamment fines pour retenir les petites larves d'insectes; nous avons pu recueillir de grandes quantités de sédiment avec cette drague, malheureusement les données obtenues ainsi ne sont plus comparables à celles obtenues avec la benne de PETERSEN-VAN VEEN.

La profondeur du lac, à une station déterminée, a été mesurée au moyen d'une poulie métrique; les profondeurs que nous avons mesurées correspondent au maximum d'enfoncement de la benne dans le sédiment; elles sont en général un peu supérieures à celles obtenues à l'échosondeur, surtout sur fond vaseux.

Au lac Édouard les dragages ont pu être effectués dans des conditions généralement bonnes; par contre, aux lacs Kivu et Albert, la houle ou l'impossibilité d'ancrage (souvent les deux) ont rendu difficile un bon échantillonnage.

Au lac Kivu, des larves de *Chironomides* ont été trouvées dans 14 stations seulement sur 44; les nombres et les densités mentionnés n'ont donc qu'une valeur très approximative et provisoire.

W. W. MACDONALD, 1951, page 11, a insisté sur le fait que la benne de PETERSEN ne pénètre pas assez profondément dans la vase et donne des nombres de larves inférieurs à la réalité. Ainsi il a trouvé avec cette drague, dans la baie d'Ekunu (près Jinja), au lac Victoria, une moyenne de 250 larves/m<sup>2</sup>, avec un maximum de 2.000 larves/m<sup>2</sup>. Avec l'appareil de JENKINS-MORTIMER par contre la moyenne était de 3.500 larves/m<sup>2</sup> (*Chironomidae* + *Chaoborus*). Le tube échantillonneur de JENKINS et MORTIMER découpe un cylindre de vase d'une profondeur de 40 cm sans troubler sa stratification. Il est donc probable que dans les endroits où la vase est suffisamment liquide, beaucoup de larves pénètrent plus profondément que la limite d'enfoncement de la benne de PETERSEN (sec. W. W. MACDONALD, 1950, loc. cit.).

Remarquons que le nombre moyen de larves (*Chironomidae* + *Chaoborus*) trouvé avec notre drague PETERSEN-VAN VEEN, équipée d'un déclencheur NANSEN, est de 3.060/m<sup>2</sup> pour la zone de 0 à —5 m du lac Édouard, et que pour la baie de Vitshumbi, où les conditions sont probablement semblables à celles de la baie d'Ekunu au lac Victoria, la moyenne se rapproche sensiblement de celle obtenue par W. W. MACDONALD avec l'échantillonneur de JENKINS. Le maximum obtenu avec notre drague est de 12.000 larves/m<sup>2</sup> dans la baie de Vitshumbi (stat. n° 3.064, à —14 m).

Le tamisage des sédiments a été fait avec des tamis en soie n°3; les larves ont été recueillies sur place ou au laboratoire. Pour les vases, la fraction ne passant pas par le tamis fin a été récupérée intégralement; les larves y contenues ont été triées au laboratoire; elles ont été fixées au BOUIN alcoolique suivant DUBOSQ-BRASIL ou mises dans un liquide conservateur dont la composition est donnée plus bas. Les échantillons de vase ont été conservés soit au formol, soit au thymol, soit au sublimé. La conservation au formol s'est avérée la meilleure.

L'importance de l'étude de la faune benthique ressort nettement du nombre considérable de larves et d'autres animaux qui peuplent le fond et du rôle que ces organismes jouent comme nourriture des poissons. Les organismes benthiques constituent souvent une partie importante de la richesse d'un lac. La composition et l'abondance de cette faune doivent donc être étudiées en détail. Elle nous permet une certaine évaluation de la productivité d'un lac.

La quantité et la nature des animaux vivant au fond dépendent de plusieurs facteurs : profondeur, structure du fond, degré d'oxygénation, etc.

Au lac Kivu, ainsi que dans les deux autres lacs étudiés, nous nous sommes bornés à une exploration systématique des fonds de vase, pour autant que notre équipement et les moyens mis à notre disposition l'ont permis. Les données recueillies sur place ont été complétées par un examen au microscope et par quelques analyses granulométriques et chimiques.

\*

\*\*

Pour les élevages, nous avons utilisé des aquariums en « perspex » de 6,35 mm d'épaisseur et ayant des dimensions de 15 × 30 × 15 cm. Ces aquariums ont été transportés en plaques coupées, préparées à l'avance et assemblées par collage en Afrique.

Ces aquariums incassables nous ont donné la plus grande satisfaction tant par leurs caractéristiques générales que par leur indifférence chimique vis-à-vis des eaux des lacs dont le pH atteint et dépasse même 9,5 unités.

\*

\*\*

Tout le matériel a été mis dans des tubes en matière plastique (alcatène) de 25 et de 150 cm<sup>3</sup>.

Comme liquide conservateur général nous avons utilisé un mélange ayant des propriétés de fixateur et éprouvé au préalable quant à son efficacité. Ce liquide est composé de 20 % d'une solution de formol et de 80 % d'alcool à 70°.

A ce mélange nous avons ajouté 1 % d'acide acétique dilué (40 %) et 1 % de sublimé. Éventuellement on peut ajouter au tout une certaine quantité de glycérine, lorsqu'il s'agit d'organismes très fragiles.

Ce liquide s'est avéré très efficace pour la plupart des Crustacés et Vers ainsi que pour les insectes mous : toutes les larves d'insectes, les Éphéméroptères et Diptères adultes, etc. Les couleurs se conservent très bien dans ce liquide. De nombreux spécialistes nous ont confirmé le bon état de conservation du matériel envoyé. Les Coléoptères, Hémiptères et autres insectes adultes, à carapace externe épaisse, durcissent trop dans ce liquide, mais leur état de conservation excellent permet une préparation convenable, après ramollissage. Pour ces derniers il y aurait lieu d'utiliser un liquide contenant seulement 5 ou 10 % de formol, mais tous nos échantillons aquatiques ont été préservés globalement; un bon triage était impossible sur place et il fallait donc trouver une formule qui convint pour les organismes les plus divers.

## CHAPITRE II.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE LA RÉGION  
DES GRANDS LACS.I. — HISTOIRE GÉOLOGIQUE DU FOSSÉ TECTONIQUE  
EST-CONGOLAIS.

Dans un travail récent, consacré à la géologie du Congo Belge, L. CAHEN (1954) fait l'état de nos connaissances concernant les fossés tectoniques et le volcanisme dans l'Est du Congo. En 1955, J. DE HEINZELIN DE BRAUCOURT nous fournit des informations supplémentaires sur la géologie du fossé tectonique au Nord du lac Édouard. Les données suivantes, reproduisant l'essentiel sur l'histoire des phénomènes géologiques grandioses ayant affecté la région qui nous intéresse, ont été empruntées en grande partie à ces auteurs.

**Les fossés tectoniques.**

Les fossés tectoniques africains font partie d'un immense système de régions déprimées, bordées par des failles radiales s'étendant sur un sixième du méridien terrestre depuis le Mozambique au Sud jusqu'en Palestine et Syrie au Nord. Ils dessinent une figure assez complexe. La portion de cette figure qui intéresse le Congo Belge fait partie de la « Western Rift Valley » des géologues britanniques ou « Graben » de l'Afrique centrale.

On considère généralement que, du lac Tanganika au lac Albert, les fossés tectoniques dessinent un arc à concavité tournée vers l'Est, leur partie méridionale affectant essentiellement la direction SSE-NNO, la partie septentrionale étant dirigée SSO-NNE. La rencontre de ces deux directions se trouve au Sud du lac Kivu.

Il ne peut faire de doute que ce schéma soit extrêmement simplifié, car si les failles formant le contact entre terrains anciens plus ou moins cristallins et terrains récents (post-carbonifères) sont assez faciles à tracer, il n'en va pas nécessairement de même pour celles qui se trouvent au sein des roches anciennes.

C'est ainsi que la dépression de l'Upemba, qui fait partie des fossés tectoniques, paraît se situer sur le prolongement Sud de la branche Nord de l'arc qui va du lac Albert au lac Kivu, mais on ne connaît presque rien des failles affectant la région intermédiaire.

La figure 1 reproduit les failles principales.

Les études consacrées au fossé tectonique de l'Est congolais ont été, en général, peu systématiques et des observations sporadiques de tectonique sont disséminées dans un nombre assez élevé de publications.

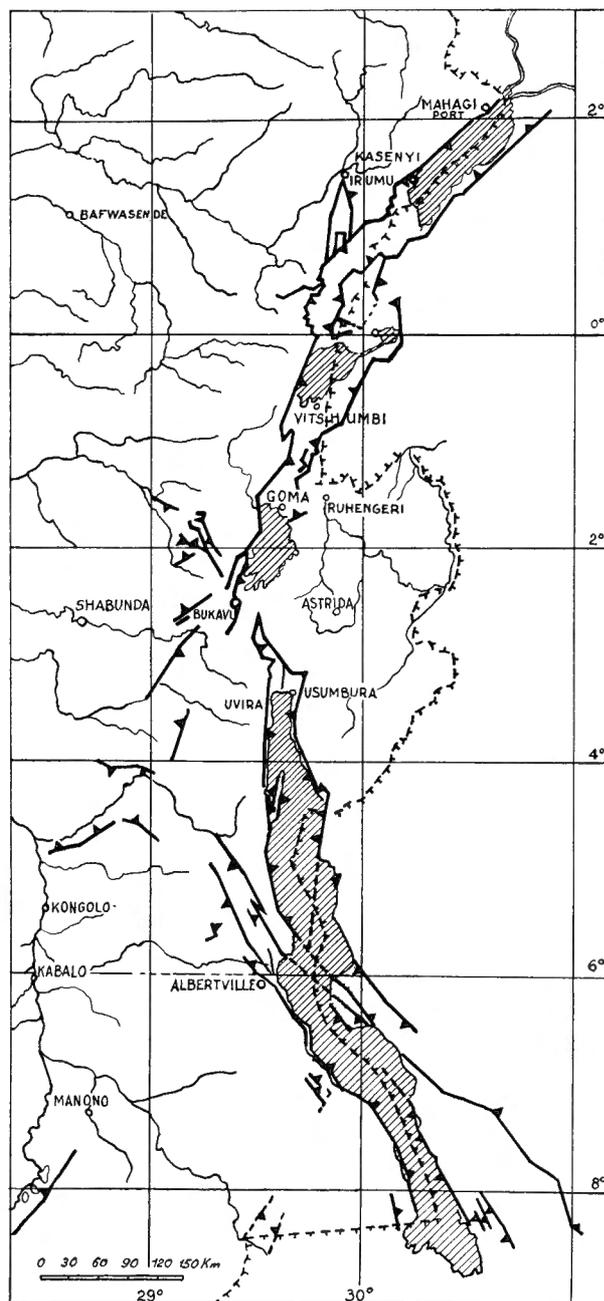


FIG. 1. — Schéma général du fossé tectonique centre-africain  
(L. CAHEN, 1954).

Le tracé des failles importantes, limitant le fossé principal et ses ramifications, n'est pas encore établi avec précision pour tout le fossé et les observations sur l'allure des failles sont encore très rares.

Le remplissage des fossés du lac Albert-Semliki-lac Édouard a fait l'objet d'études stratigraphiques approfondies, mais on connaît peu de chose des sédiments qui tapissent le fond des autres fossés.

La largeur des fossés est assez variable mais ne dépasse pas 80 km; le plus généralement cette largeur est voisine de 40-50 km. Ces valeurs sont comparables à celles qui caractérisent des fossés d'autres régions, mais diffèrent nettement de celle de 200-300 km qu'atteint le fossé de la mer Rouge.

Du fait de l'absence de sondages donnant l'altitude du socle sous les formations lacustres qui remplissent les dépressions, on ne peut préciser la profondeur des fossés.

Les dépressions tectoniques sont tapissées de formations lacustres qui ont été rencontrées au lac Albert, dans la Semliki, au lac Édouard, dans la Ruzizi et la portion extrême Nord du lac Tanganika. Les plus anciennes de ces formations, appartenant au Miocène inférieur, ont été reconnues au lac Albert et dans la basse Semliki; la Série de Kaiso, la Série de la Semliki et des formations plus récentes, sont toutes d'âge Quaternaire.

L'absence de données précises concernant les épaisseurs des séries sédimentaires enlève toute rigueur à un raisonnement de BAILLEY WILLIS. Celui-ci estimait en effet que, pour certains lacs, le fond est simplement moins surélevé que le pays environnant tandis que pour d'autres, et en particulier pour le Tanganika, le fond a été réellement effondré. La puissance considérable des séries lacustres des lacs Albert et Édouard est de nature à modifier les conclusions de cet auteur et à faire rentrer ces deux fossés, et en tout cas celui du lac Albert, dans la même catégorie que le Tanganika.

#### Relations entre les phénomènes volcaniques et les fossés tectoniques.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur une carte pour se rendre compte que le volcanisme récent, en Afrique, est localisé dans la région des fossés tectoniques : la relation entre ces deux phénomènes est certaine, mais il est difficile de préciser sa nature.

Quatre massifs volcaniques sont en relation plus ou moins directe avec le fossé tectonique de l'Afrique centrale (Western Rift); ce sont, du Sud vers le Nord :

1. Les épanchements basaltiques au Sud du lac Kivu (Congo Belge).
2. Les volcans éteints Kahusi et Biega (Kivu) (Congo Belge).
3. Les volcans Virunga (Congo Belge, Ruanda, Uganda).
4. Les volcans du Toro-Ankole (Uganda) comportant plusieurs massifs, auxquels on doit joindre le volcan Karibumba (Congo Belge).

Les volcans du groupe Kahusi-Biega sont alignés parallèlement aux failles principales du fossé tectonique et sont situés sur le plateau, dominant immédiatement une faille principale du fossé.

Les relations des volcans Virunga avec les failles du fossé tectonique sont plus incertaines.

Ils sont localisés dans la dépression du Mufumbiro, de direction plus ou moins perpendiculaire à l'allongement du fossé, qui pourrait être soit un petit fossé adventif branché sur le fossé principal, soit une simple dépression non faillée.

Les relations entre les volcans du Toro-Ankole et les failles du fossé sont également incertaines.

Quant au petit volcan Karibumba, il est situé sur ou au voisinage immédiat de la faille de Beni (ou de Mbaya), qui paraît se relier au système des failles des fossés tectoniques.

Sauf en ce qui concerne les volcans du Sud du Kivu, toute généralisation concernant la position précise des volcans par rapport aux failles tectoniques paraît prématurée.

L'opinion suivant laquelle ces volcans sont situés aux nœuds de deux systèmes de fractures paraît également prématurée; si certains foyers de lave du Sud du Kivu sont effectivement situés au coude principal du fossé tectonique, des relations de ce genre ne sont pas évidentes pour le reste du fossé centre-africain, ni pour le fossé de l'Est-africain.

La région des fossés tectoniques contient d'abondantes sources thermominérales qui sont généralement considérées comme liées à des failles.

Les grands volcans du Nord du lac Kivu, les Virunga, sont essentiellement du type hawaïen, leurs cônes sont formés par des coulées de laves provenant du cratère terminal, les laves sont émises sans activité explosive spéciale; les petits volcans au contraire sont du type strombolien, leurs éruptions consistent en explosions d'assez courte durée et leur cône est constitué par des scories parfois mélangées à de la lave.

#### Age des fossés tectoniques de l'Est-congolais.

La plupart des études à ce sujet sont d'accord pour montrer que l'action tectonique s'est exercée à plusieurs reprises.

Le remplissage lacustre le plus ancien du fossé du lac Albert et de la basse Semliki est d'âge Miocène inférieur.

L'ensemble basse Semliki-lac Albert a été séparé de l'ensemble haute Semliki-lac Édouard par des mouvements accompagnés de failles, postérieurs à la Série de la Semliki et antérieurs à la terrasse de 40 m du lac Édouard, qui datent de l'inter-Kanjérien-Gamblien (voir tableaux : CAHEN, 1954, pages 336-338 et DE HEINZELIN, 1955, pages 9-12).

Pour le fossé haute Semliki-lac Édouard aucune série lacustre antérieure à la Série de Kaiso n'y est connue; on connaît des failles postérieures à la terrasse de 40 m et antérieures à celle de 12 m (failles de l'inter-Gamblien-Makalien) et des failles postérieures à cette dernière et antérieures à la terrasse de 6 m (failles de l'inter-Makalien-Nakurien).

Les renseignements chronologiques pour les fossés du Kivu, de la Ruzizi et du Tanganika sont beaucoup moins précis. L'étude des volcans du Nord du Kivu a fait apparaître l'existence de failles actuelles.

Nous pouvons retracer comme suit les grandes lignes de l'histoire géologique de l'Est-congolais au cours du Quaternaire en nous référant aux travaux récents, cités plus haut :

La fin du Pliocène a été marquée par un regain de pluviosité, qui culmine

dans le grand pluvial Kagérien (= villafranchien), dont les dépôts sont connus aux lacs Albert et Édouard et dans le Sud du bassin du Kasai.

Il lui fait suite une période plus sèche, dont on sait peu de choses, cependant que la période pluviale ou humide du Kamasien lato sensu, qui lui succède, a laissé des traces dans tout l'Est, le Sud et même l'Ouest du Congo.

Une phase tectonique kamasienne est connue dans la région des lacs Albert et Édouard et une nouvelle phase tectonique, assez généralisée, dans l'inter-Kamasien-(Kanjérien)-Gamblien a séparé ces deux lacs, jusqu'alors réunis, et donné sa forme actuelle au fossé de l'Upemba qui constitue le niveau de base du cycle géographique actuel au Katanga méridional.

Deux phases tectoniques se sont manifestées dans la région du lac Kivu et de la partie septentrionale du lac Tanganika, durant le Pléistocène moyen.

L'inter-Kanjérien-Gamblien a été une période aride dans l'Est et le Sud du Congo, mais plus humide au centre et à l'Ouest.

Un regain d'humidité amène le Gamblien, qui a vu consommer la séparation des lacs Kivu et Édouard et naître la Ruzizi actuelle qui relie le Kivu au Tanganika. Graduellement, le paysage prend son visage actuel.

Les modifications les plus rapides ont lieu dans les régions volcaniques. La plus grande partie des phénomènes volcaniques associés aux fossés tectoniques appartient au Quaternaire; seule la phase basaltique la plus ancienne, spécialement développée au Sud du lac Kivu, pourrait être tertiaire.

On sait que le volcanisme persiste actuellement.

#### Origine des lacs.

Quatre grands lacs s'échelonnent dans les fossés tectoniques de l'Est-congolais; ce sont, du Nord au Sud, les lacs Albert, Édouard, Kivu et Tanganika. Dans l'ensemble, ils doivent leur origine à la formation des fossés, mais leur figure actuelle s'est formée graduellement (fig. 2).

Le lac Albert existait déjà au Miocène inférieur; on n'a par contre aucune preuve que le lac Édouard remonte plus haut que l'aube du Pléistocène. Le lac Kivu, primitivement réseau fluvial dirigé vers le Nord, est un lac de barrage provoqué par les laves du champ des Virunga; il a atteint son maximum au Gamblien. L'âge du lac Tanganika semble actuellement impossible à préciser; il existait déjà au Pléistocène moyen; biologiquement parlant ce lac a cependant un long passé.

M. POLL, 1952 et d'autres ont suffisamment démontré que sa faune endémique ne pouvait être le résultat que d'un long isolement d'une faune ancienne, issue probablement d'un réseau fluvial congolais. En se basant sur des arguments biologiques on peut affirmer que ses eaux ont connu une longue continuité sans passer par des assèchements tels que ceux subis par les autres lacs. Seul le lac Baïkal, dont la profondeur dépasse celle du Tanganika de quelques dizaines de mètres, est comparable à ce point de vue au lac Tanganika.

Durant le Kagérien, l'inter-Kagérien-Kamasien et tout le Kamasien lato sensu (Pléistocène inférieur et moyen), les lacs Albert et Édouard ne formaient qu'une

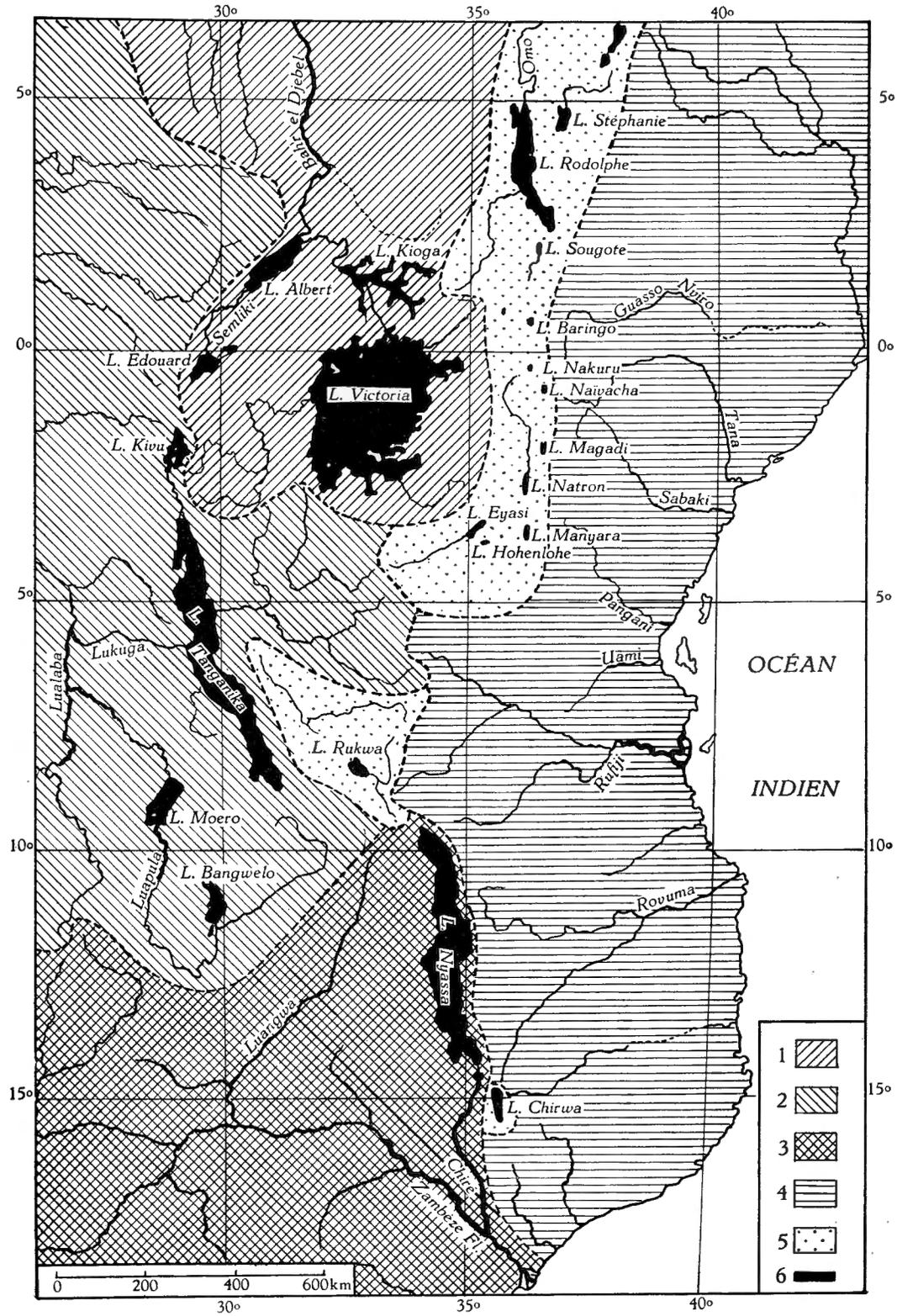


FIG. 2. — Les grands lacs et les bassins hydrographiques de l'Afrique orientale (F. MAURETTE, 1938).

- 1. Bassin du Nil. — 2. Bassin du Congo. — 3. Bassin du Zambèze. —
- 4. Autres bassins de l'océan Indien. —
- 5. Bassins sans écoulement vers l'océan. — 6. Partie navigable des cours d'eau.

seule expansion lacustre, vraisemblablement en liaison avec le Nil. Pendant une partie de ce temps au moins, le réseau fluvial dirigé vers le Nord, noyé sous le lac Kivu actuel, communiquait avec le lac unique Albert-Édouard.

Cet ensemble s'est disloqué au cours du Pléistocène; le lac Albert-Édouard se scinde en deux au cours de l'inter-Kamasien-Gamblien et l'interruption de l'écoulement du Kivu vers le Nord a lieu au plus tard au Gamblien. La liaison Édouard-Albert par la rivière Semliki est très récente.

La question de savoir si le Tanganika a fait partie de cet ensemble unique a été discutée par L. CAHEN (1954), pages 352-353, qui conclut : « Une conjonction d'arguments biologiques et géologiques paraît exclure la possibilité d'une communication Tanganika-Kivu postérieurement aux venues basaltiques (Miocène-Pléistocène inférieur), si ce n'est l'actuelle communication de la Ruzizi ».

« L'existence d'une liaison ante-basalte ne peut être écartée, mais si elle est plausible, elle n'est pas actuellement démontrée. Des données récentes confirment entièrement l'impossibilité d'une liaison post-basalte du Tanganika et du Kivu. »

Depuis le Gamblien (Pléistocène supérieur), les lacs Kivu et Tanganika sont reliés par la Ruzizi.

## II. — DESCRIPTION GÉOGRAPHIQUE DES LACS.

### 1. LAC KIVU.

Le lac Kivu est situé entre  $1^{\circ} 84' 30''$  de latitude Sud au point le plus septentrional, soit l'extrémité Nord de la baie de Kabuno et  $2^{\circ} 30'$  de latitude Sud, pour les baies de Bukavu.

D'Ouest en Est le lac est compris entre  $28^{\circ} 50'$  et  $29^{\circ} 23'$  de longitude Est. L'altitude du plan d'eau est voisine de 1.462 mètres. Les variations du plan d'eau au cours de l'année sont peu importantes. Le lac Kivu doit son charme et son pittoresque au relief accidenté, à la complexité du tracé de ses rives et aux nombreuses îles dont les principales sont les sommets émergents d'une crête médiane importante.

La surface du plan d'eau est estimée à  $2.370 \text{ km}^2$ ; les îles, au nombre de 150, couvrent une surface totale d'environ  $315 \text{ km}^2$ . La longueur des rives, îles comprises, atteint 1.196 km.

La profondeur maximum de 485 m est située au fond d'un vaste bassin profond, constituant au Nord du lac le bassin principal. La profondeur moyenne du lac est de 240 m. Les eaux au-dessus des fonds de moins de 50 m, c'est-à-dire celles qui sont aérées en permanence, occupent une surface de  $280 \text{ km}^2$  soit moins de 12 % de la surface totale du plan d'eau.

Le volume total des eaux est estimé à  $583 \text{ km}^3$  dont  $127 \text{ km}^3$  d'eau plus profonde que 300 m. Ce sont ces eaux qui contiennent la majeure partie des gaz contenus dans les eaux profondes du lac Kivu.

L'exutoire du lac, la Ruzizi, évacue environ  $70 \text{ m}^3/\text{sec}$ , soit environ  $2,2 \text{ km}^3$  par an. Il faudrait donc près de 265 ans pour arriver au renouvellement complet des eaux du lac.

La côte occidentale, en grande partie constituée par le bord même du graben principal ou de failles secondaires, est fort découpée dans un massif escarpé, surtout au Nord de Kalehe et jusqu'à Sake.

Au Sud de Kalehe le relief primitif ancien a été modifié profondément par l'épais recouvrement de laves provenant du massif volcanique du Kahusi situé à quelques dizaines de kilomètres des bords du lac. Ces coulées de laves relativement anciennes sont altérées et leur relief est adouci, et déjà par places, fortement sculpté par l'érosion. Le même relief se retrouve au Sud du lac où ces coulées ont formé barrage vers le Sud.

Au Nord du lac, de Sake à Kisenyi, le lac est bordé par l'énorme champ de lave provenant de la chaîne des Virunga. C'est une vaste plaine rocheuse en pente douce près du lac et s'élevant vers les nombreux volcans qui lui ont donné naissance et qui la dominant parfois de plus de 2.000 m d'altitude.

Quant à la rive orientale, le bord du graben y apparaît peu clairement. Le lac est dominé par les hauteurs du Ruanda, d'aspect mamelonnées, où de profondes entailles ont été creusées par un réseau hydrographique dense, entailles qui se prolongent loin sous les eaux jusqu'au thalweg principal situé entre l'île Idjwi et la côte Est.

Les sondages montrent, au Nord d'Idjwi, une vaste plaine sous-lacustre, située entre 400 et 485 m sous l'eau et s'étendant sur près de 15 km de longueur et de largeur.

Cette plaine est prolongée, à l'Est et à l'Ouest d'Idjwi, par deux vallées noyées où la profondeur diminue au fur et à mesure qu'on avance vers le Sud. La pente du fond du Kivu est donc inverse au sens actuel de l'écoulement des eaux.

Sans compter la petite baie fermée de Sake, nous pouvons distinguer, d'après DAMAS, 1937, cinq bassins différents reliés entre eux et formant le lac (voir carte du lac Kivu).

## 2. LAC ÉDOUARD.

Le lac Édouard est compris entre 29° 15' et 29° 55' de longitude Est. La rive Sud est située par 0° 45' de latitude Sud. La rive Nord du lac est presque au contact de l'équateur; celui-ci passe en effet à 9 km au Nord de l'estuaire de la Lubilia.

Le lac Édouard est situé, comme les autres lacs, au fond d'un fossé tectonique (voir fig. 1). Par sa rive occidentale il est en contact avec le pied de l'escarpement des Mitumba; au Nord, à l'Est et au Sud il se trouve bordé par de vastes plaines alluvionnaires en grande partie d'origine lacustre. Ce sont la plaine de la Rwindi-Rutshuru, la plaine de l'Ishasha et la plaine de la Semliki.

La forme générale du lac est celle d'un vaste quadrilatère dont le grand axe oblique est orienté NE-SO et est donc parallèle à la direction générale du massif des Mitumba, bordure occidentale du fossé tectonique en cette région.

Le plan d'eau est situé à environ 912 m d'altitude. La surface du plan d'eau est estimée à 2.325 km<sup>2</sup>; la largeur atteint généralement 30 à 40 km et l'on mesure de Vitshumbi à l'embouchure de la rivière Lubilia environ 80 km.

La profondeur maximum est de 117 m. Les eaux profondes de 0 à 40 m représentent une surface de 1.565 km<sup>2</sup>, tandis que les eaux d'une profondeur de 40 à 117 m n'ont que 760 km<sup>2</sup> et un volume de 57 km<sup>3</sup>.

Le volume total des eaux du lac peut être estimé à 90 km<sup>3</sup>, soit un volume identique à celui du lac Léman. Alors que celui-ci a une profondeur maximum de 309 m et une profondeur moyenne de 152 m, le lac Édouard n'a une profondeur moyenne que d'environ 40 m. Son exutoire, la Semliki, évacue environ 65 m<sup>3</sup>/sec, ce qui correspond par an au  $\frac{1}{30}$  du volume total des eaux du lac. La vitesse de renouvellement des eaux de ce lac est donc moyenne, surtout si nous la comparons à celle d'autres lacs. Le Léman met 11 ans pour renouveler ses eaux, le Kivu près de 15 ans pour les eaux de 0 à 100 m et le Tanganika près de 5.000 ans (J. KUFFERATH).

Devant torrents et rivières on observe des deltas sableux plus ou moins étendus; ce sont principalement la Luniasenge, la Mosenda, la Duka et la Dotwe (photos : Pl. XII, fig. 1, 3 et 4) qui ont formé chacune une petite plaine alluvionnaire sableuse. Ces plaines sont souvent creusées de méandres anciens, transformés en étangs ou bras morts qui témoignent d'un niveau ancien du lac plus élevé d'environ 2 mètres. Les rivières ont ensuite recreusé leurs propres sédiments, à la suite de l'abaissement ultérieur du niveau du lac.

La rive orientale est séparée du bord de l'escarpement du graben par une vaste plaine alluvionnaire sableuse atteignant par endroits près de 30 km de large. Cette plaine est parcourue par un affluent important du lac, la rivière Ishasha dont les sédiments ont construit un delta sous-lacustre assez étendu.

Le Sud du lac est également bordé par la vaste plaine alluvionnaire de la Rwindi-Rutshuru; ces deux rivières importantes amènent au lac les eaux provenant du versant Nord du massif des Virunga et celles provenant des bords oriental et occidental du graben qui se prolonge vers le Sud. Leur cours moyen est séparé par un massif important, les monts Kasali dominés par le mont Fongo (2.226 m). Au pied de la faille orientale de ce massif se trouvent les fameuses sources chaudes de Maya-Moto du Parc National Albert.

La rive Sud-Ouest du lac est bordée également d'une plaine alluvionnaire où coulent deux rivières, la Lula aboutissant au fond de la baie de Kamande et la Talia dont les dépôts de sable séparent la baie de Kamande de celle de Pilipili.

Au Nord, la plaine de la Semliki, bordant le lac, rejoint l'escarpement des monts Mitumba-Tshiaberimu le long d'une ligne de faille complexe très bien marquée, tandis que dans le sens inverse elle confine sans le moindre ressaut aux monts Bukuku.

L'exutoire du lac, la Semliki, est situé au pied de la falaise d'Ishango. Dans son stade actuel la Semliki est d'origine récente; J. DE HEINZELIN, 1955 (l. c.) et d'autres auteurs ont pu mettre en évidence que la rivière primitive coulait du Nord vers le Sud et était un affluent du lac Édouard.

Deux autres rivières de quelque importance aboutissent sur la rive Nord du lac; ce sont la Lubilia et la Nubugashania. La première se termine en un delta marécageux; ces deux rivières prennent leur source dans les premiers contreforts du massif du Ruwenzori.

A l'angle Nord-Est du lac nous rencontrons la région volcanique de Katwe. Sur une grande surface existe bon nombre de cratères de volcans du type explosif. Ces cratères sont généralement peu élevés au-dessus de la plaine et le fond est souvent occupé par un lac salé. Le plus connu est le cratère de Katwe. Ce lac a été vu déjà par H. M. STANLEY et son importance économique était grande, car c'est là qu'était extrait le sel destiné à conserver viande et poisson de la région. Actuellement l'extraction des sels se poursuit.

D'autres cratères sont actuellement recouverts d'eau; on en connaît au moins un sous le lac George; il y en a un autre dans la grande baie de Katwe, situé entre les îles Izinga et Rusuku, formées d'ailleurs de masses de cendres consolidées. Sur la rive orientale, un peu au Sud de la baie de Katwe débouche le Kazinga Channel, large canal, long de près de 60 km, peu profond (2 à 3 m) et à peine sinueux, qui relie le lac George au lac Édouard. Le fond du canal est vaseux, le lit est encombré d'une importante masse de sédiments. Il est bordé sur presque toute sa longueur de falaises hautes de 6 à 10 m. Actuellement il n'y a pas de courant dans ce canal.

Le lac George est une cuvette noyée, de faible profondeur, sa surface est d'environ 370 km<sup>2</sup>, sa profondeur moyenne ne doit pas dépasser 2 m. Les profondeurs plus fortes sont soit des cratères noyés, soit d'anciens lits de rivières. Le lac George reçoit ses eaux d'une série de rivières dont les unes prennent leurs sources sur les flancs du Ruwenzori et les autres sur les escarpements orientaux. L'une de ces rivières, la Mpanda, prend son origine dans un marécage de crête qui envoie également ses eaux vers le lac Victoria; nous avons là une connection entre ces deux lacs qui pourrait expliquer l'origine de plusieurs espèces récentes du lac Édouard.

Le Kazinga Channel contient une eau qui a approximativement la même composition que celle du lac George. A l'embouchure du Channel dans le lac Édouard, la composition de l'eau change très vite sur une distance de quelques mètres et acquiert rapidement les propriétés de l'eau du lac Édouard.

La position de la jonction entre les deux types d'eau est plus particulièrement marquée par un changement soudain dans l'aspect du plancton; elle varie entre l'embouchure du Channel et environ un kilomètre et demi dans le lac Édouard, prouvant que l'apport d'eau dans les deux lacs, leur évaporation et l'exutoire du lac Édouard sont parfaitement équilibrés.

### 3. LAC ALBERT.

Le lac Albert, le plus septentrional des lacs congolais du Graben, fait partie, comme le lac Édouard, du bassin du Nil. L'excédent de ses eaux parviendrait à la Méditerranée après un trajet de plus de 5.000 km.

L'extrémité Nord du lac, à l'embouchure du Nil-Victoria, est située par 2° 15' latitude Nord, tandis que l'extrémité Sud touche pratiquement le 1° de latitude Nord. En longitude, le lac est compris entre le méridien de 30° 20' longitude Est et celui de 31° 25' longitude Est. Le plan du lac est situé à une altitude voisine de 616 m.

Le lac, en forme de rectangle, a son grand axe orienté NE-SO, tout comme celui du lac Édouard. La plus grande longueur est d'environ 170 km et sa largeur, assez constante, varie entre 40 et 45 km environ. La surface du plan d'eau est voisine de 6.800 km<sup>2</sup>.

La plus grande profondeur actuellement sondée est de 58 m; elle se trouve au fond d'une étroite dépression longeant d'assez près les escarpements de la côte occidentale. La zone la plus profonde longeant la côte du Congo Belge se prolonge jusqu'à la hauteur de Ndaró.

Le lac Albert est donc le moins profond des trois lacs étudiés. Les eaux de plus de 50 m de profondeur n'occupent qu'une surface estimée, au plus, à 200 km<sup>2</sup>, ce qui est fort minime en comparaison de la surface totale du lac. On peut estimer la profondeur moyenne à environ 25 m. Le volume des eaux est par conséquent voisin de 140 km<sup>3</sup>.

La rive Nord-Ouest du lac est en grande partie constituée par le bord même du graben. Au Sud de la baie de Pole-Pole, la plaine de Kawa, puis celle de Kasenyi séparent la rive du lac du pied de l'escarpement.

Dans la partie septentrionale du lac, dans la région de Mahagi-Port, il existe également une plaine alluvionnaire, étroite vers le Sud, mais s'élargissant progressivement vers le Nord. Au Nord de Mahagi, l'escarpement est de moins en moins élevé et disparaît pratiquement à la hauteur de l'embouchure du Nil-Victoria. L'exutoire du lac s'abouche dans une plaine basse, couverte de savane.

Le massif montagneux longeant le lac est important; sa région supérieure, en partie pénéplaine, se situe entre 1.400 et 1.800 m d'altitude. La rive Sud occidentale du lac est constituée par les deltas de la Semliki et des sources Kombia et Wassá. Ce sont des terres basses, marécageuses et couvertes d'une épaisse végétation de plantes hygrophiles, papyrus et autres.

La Semliki, de loin le plus important tributaire du lac dans le Sud, lui apporte une grande partie des eaux du versant Ouest du massif du Ruwenzori; elle lui amène également les abondantes pluies tombant sur la vallée de la rivière et le versant Est du bord occidental du graben, ainsi que les eaux excédentaires du lac Édouard.

La rive Est du lac est pratiquement parallèle à la côte Ouest. En effet, la direction générale du bord oriental du graben possède la même orientation que l'autre bord. Cependant en deux endroits, dans la région de Butiaba et dans celle de Kaiso, une plaine alluvionnaire sépare la rive du lac du pied des escarpements.

En plusieurs endroits les rivières dévalent des hauteurs, formant d'impressionnantes chutes dont celles de la Nkussi sont bien connues et visibles d'un côté à l'autre du lac, lorsque le temps est clair.

Cette rivière est intéressante à un autre point de vue; elle prend sa source sur le plateau, à faible distance du lac; mais anciennement son cours était plus important puisqu'elle drainait une grande surface de la région orientale. Ce n'est qu'à la suite d'un accident tectonique affectant cette région qu'une partie de son cours s'est inversé, privant ainsi le lac d'un apport important d'eau. A la suite

de cette inversion s'est formé le lac Kioga, dont les eaux se jettent dans le Nil-Victoria au Sud de Masindi-port (voir carte du lac Albert).

Le lac Albert, moins profond encore que le lac Édouard, possède comme lui un relief des fonds peu accidenté. Il peut en grande partie être expliqué par l'évolution récente du lac. La carte bathymétrique fait apparaître le relief comme celui d'une vaste cuvette à fond plat, de 45 à 50 m de profondeur, sur lequel empiètent une série de cônes alluvionnaires plus ou moins étendus, dont le principal est celui de la Semliki qui a conditionné le relief de la moitié Sud du lac.

Ce dépôt de sédiments est encore actuellement le résultat de deux actions combinées; l'une, consistant à l'entraînement vers le Nord des masses d'eau de la rivière et transportant en suspension d'abondants sédiments; l'autre, due à l'action sur la surface, du vent et des courants, qui consiste dans le transport à longue distance de végétaux flottants, *Pistia*, îlots de papyrus ou d'arbustes d'*Aeschynomene* et même d'arbres arrachés aux berges de la rivière. Il n'est pas rare de rencontrer ces matériaux flottants jusqu'à 40 et 50 km au large de l'estuaire de la Semliki (Pl. XV, fig. 4).

#### RÉSUMÉ.

##### Lac Kivu. Étendue des différentes zones.

Par sa grande profondeur et ses rives très abruptes la surface de la zone littorale est très limitée; par contre cette zone s'étend sur de grandes distances — 1.196 km — à cause du tracé très découpé des rives.

Les zones pélagiques superficielle et profonde occupent la plus grande partie du lac et s'étendent jusque près des rives.

La zone benthique occupe de grandes surfaces, mais la partie en contact avec les eaux oxygénées est peu étendue et constituée en majeure partie de fonds durs.

##### Lac Édouard.

Fond très abrupt à l'Ouest près de la côte montagneuse, mais se relevant progressivement des plus grandes profondeurs jusqu'aux rives basses, marécageuses ou sableuses, des côtes Est et Sud. Toutes les zones sont assez étendues dans ce lac et il existe un bon équilibre à ce point de vue.

##### Lac Albert.

Cuvette étroite et allongée, peu profonde, à relief peu accidenté, à fonds abrupts à l'Est mais surtout à l'Ouest le long de la côte montagneuse, près de laquelle se situent les plus grandes profondeurs. Des fonds alluvionnaires sablo-limoneux s'étendent aux deux extrémités face aux deltas du Nil Victoria et de la Semliki.

Toutes les zones sont très étendues, mais les cônes alluvionnaires constituent une zone pélagique très peu profonde, à fonds assez durs, inexistante dans les deux lacs précédents.

## Principales caractéristiques morphométriques.

	Kivu	Édouard	Albert
Altitude plan d'eau .. ... .. .	1.460 m	912 m	616 m
Profondeur maximum ... .. .	485 m	117 m	58 m
Profondeur moyenne ... .. .	240 m	40 m	25 m
Surface . ... .. .	2.400 km <sup>2</sup>	2.300 km <sup>2</sup>	6.800 km <sup>2</sup>
Volume ... .. .	583 km <sup>3</sup>	90 km <sup>3</sup>	140 km <sup>3</sup>
Longueur des rives .. ... .. .	1.196 km	—	—

## III. — LE CLIMAT DE LA RÉGION DES LACS (1).

## 1. LAC KIVU.

## Température (fig. 3).

A Goma, le maximum absolu de la température de l'air a été de 27,5° C en octobre 1953, le minimum absolu de 12° C en juillet.

L'écart entre le maximum et le minimum de la température au cours de la journée est d'environ 10°, mais par temps couvert il peut être réduit à 3° ou 4°.

La variation mensuelle de la température moyenne est pratiquement nulle. La moyenne pour 1953 est de 19,48° C.

Ces valeurs correspondent bien aux chiffres de la région (VANDENPLAS, 1947) pour Kisenyi (1930-1936) : moyenne annuelle de 20,4° C. Nous relevons dans ce travail les valeurs de 20,5° pour Bukavu (1935-1939) et de 19,6° pour Bobandana (1930-1939).

On voit qu'au point de vue température moyenne il y a peu de différences entre les différents postes en bordure du lac. Il est certain que la température des eaux superficielles du lac modère la température de la région.

## Pluviosité (fig. 3).

Le pluviographe enregistreur était installé à Goma, à 50 m de la rive du lac. L'enregistrement a été continu pendant toute l'année. Sur 365 jours du 1.XII.1952 au 30.XI.1953, il a plu 183 jours. Le total de pluie enregistré est de 943 mm. Le mois le plus pluvieux a été septembre, avec 141 mm et 20 jours de pluie. Le moins pluvieux celui de juillet avec 4,5 mm et 3 jours de pluie.

(1) Les données climatiques reproduites ici ont été empruntées en partie à une étude extensive de la météorologie de la région des lacs faite par M. A. CAPART et qui sera publiée dans un travail ultérieur.

A l'inverse des températures, la pluviosité varie assez fort d'un endroit à l'autre des rives du lac : elle est nettement plus forte sur la rive occidentale du lac; ce phénomène s'explique par la dominance des vents de Sud-Est et l'action de l'île Idjwi sur les masses d'air.

D'après l'I.N.É.A.C. (1951) et VANDENPLAS (1943-1945) la moyenne annuelle varie de 1.148 à 1.269 sur la rive Est et de 1.591 à 1.784 sur la rive Ouest; la valeur moyenne est de 1.300 mm par an.

Les fortes pluies sont pratiquement toutes d'origine orageuse, parfois même sous forme de grêle (2 chutes en juin).

#### Hygrométrie.

Pendant les mois pluvieux, l'hygrographe enregistre souvent 100 % de saturation. La moyenne mensuelle de saturation du mois d'avril est de 85 % dont la moyenne des maxima est de 98,5 % et celle des minima de 72 %. Au mois de juillet nous avons respectivement 72 %, 86 % et 59 %.

#### Régime des vents.

Le lac se trouve sous l'influence principale des vents réguliers et presque permanents de Sud-Est à Est, le traversant donc obliquement ou latéralement. Pendant la nuit ce régime est souvent perturbé par les influences locales dues principalement à la température relativement élevée de l'eau de la surface et à la proximité de rives très escarpées et fort élevées.

Dans le bassin Nord cette action est bien marquée tout le long de la rive Nord où chaque nuit les vents froids en provenance des volcans descendent vers le lac et font sentir leur action au moins jusqu'au Nord de l'île Idjwi. Généralement ces vents de terre débutent une ou deux heures après le coucher du soleil après une période de calme et soufflent régulièrement toute la nuit jusqu'à 7 ou 8 h du matin ou parfois même plus tard.

Le régime des vents dans la région du lac Kivu a été étudié en détail par SCAETTA (1934) :

« La brise du lac, dit-il, est plus fréquente que la brise de montagne, parce qu'après le coucher du soleil, heure à laquelle cette dernière prend naissance, le ciel est plus fréquemment nuageux et s'apprête à la pluie. Au lever du soleil et pendant les heures matinales, quand l'échauffement rapide du sol anime les courants de convection, naît la brise du lac. Entre l'aube et 10 h, le ciel est le plus souvent serein en toute saison. »

Dans les baies les deux brises, de lac et de montagne, dominent toute l'année.

La vitesse du vent sur le lac croît en régime normal assez rapidement à partir de 9 h; en saison sèche, sa vitesse peut atteindre 60 km par heure dans le bassin Nord vers 11-12 h.

Dans l'étude de la faune littorale des lacs Kivu et Édouard nous avons fait ressortir l'influence déterminante des brises et des vents sur la distribution des animaux et de la matière vivante, en général.

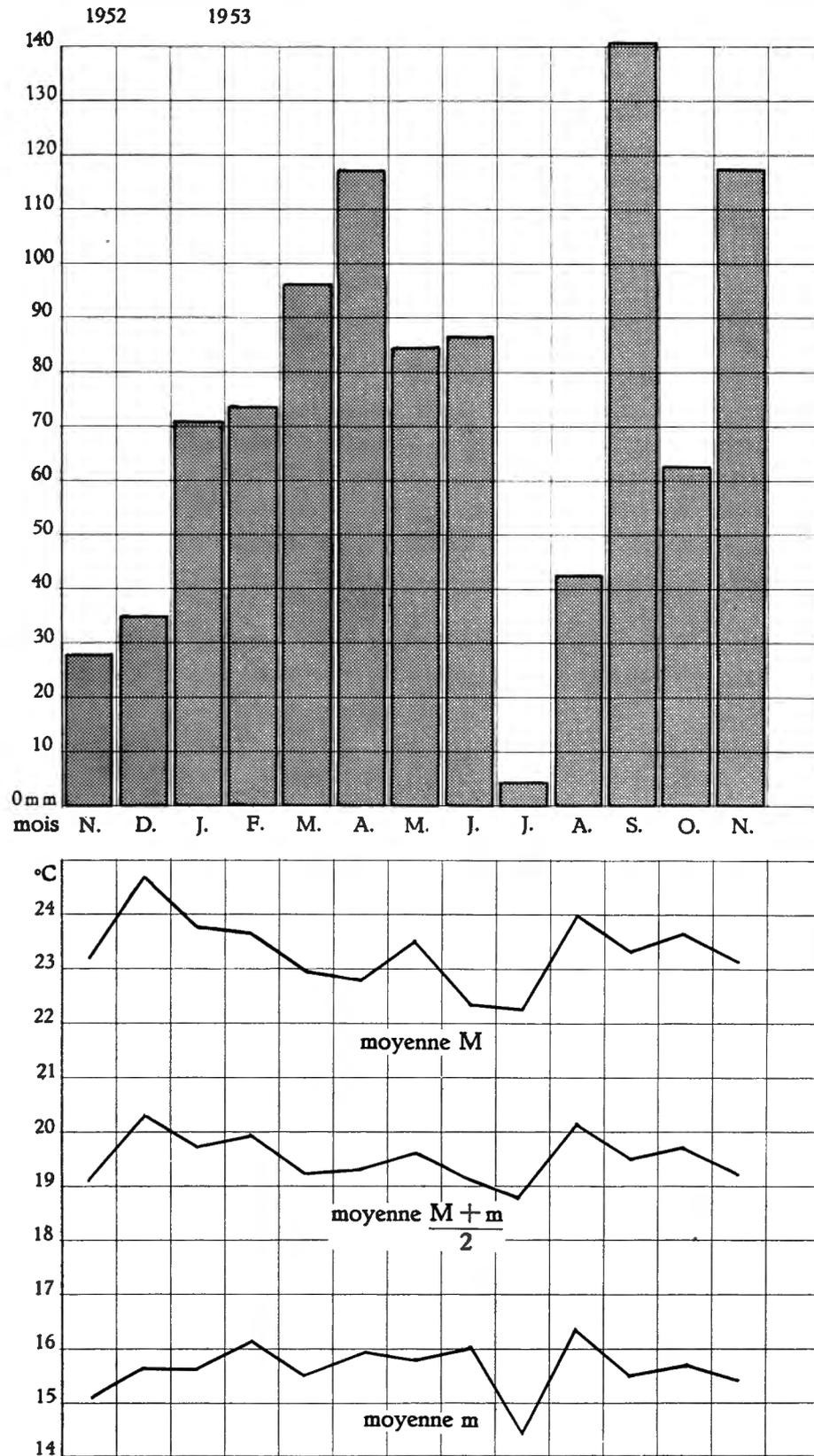


FIG. 3. — Lac Kivu, Goma-base : variation de la pluviosité et de la température moyenne mensuelle, moyenne des maxima et moyenne des minima (A. CAPART).

Dans le domaine de la botanique D. VAN DER BEN a constaté que ce sont avant tout les mouvements de l'eau et la profondeur qui déterminent la place occupée par la plante dans le milieu aquatique. Les effets des vents sur le comportement thermique des eaux lacustres et sur la répartition de l'oxygène dissous, méritent d'être considérés et étudiés avec le plus grand soin.

## 2. LAC ÉDOUARD.

Température (fig. 4).

A Vitshumbi, sur la rive Sud du lac, la température de l'air est particulièrement stable; on observe pour l'année 1953 une température moyenne de 22,5° C (sur 300 jours d'observations). J. LEBRUN (1947) donne comme moyenne annuelle 23,6° C au camp de la Rwindi, situé à 15 km au Sud du lac.

La moyenne des maxima mensuels varie de 26,3° C en janvier à 30° C en septembre. Pour les minima mensuels on obtient 15,5° C en juillet et 17,8° C en septembre. Le maximum absolu de 32° C a été atteint en février. Le minimum absolu de 14° C a été enregistré en janvier, février, juin et juillet. La variation journalière est rapide: amplitude moyenne 10° C à Vitshumbi, 16° C au camp de la Rwindi (LEBRUN). Les basses températures correspondent aux vents de terre provenant du massif des Virunga et de la plaine de la Rwindi-Rutshuru, au Sud du lac.

J. LEBRUN (1947) signale deux saisons sèches correspondant aux solstices, mais contrairement à bien d'autres régions du Congo la saison sèche a une température moyenne un peu plus élevée que celle de la saison des pluies. A Vitshumbi la différence est cependant peu marquée: la moyenne mensuelle la plus chaude a été de 23,9° C au mois de septembre et la plus basse de 21,5° C au mois de juillet.

Si en 1954 les deux saisons sèches sont nettement accusées, la première en décembre-janvier, et la seconde en juin-juillet, en 1953 par contre ces deux mois ont été aussi pluvieux que les autres; le mois de janvier avait reçu même plus d'eau que la moyenne mensuelle. Il est donc prématuré de généraliser les conditions climatiques en cette région et on ne pourra en connaître le climat qu'après une longue série d'observations.

Pluviosité (fig. 4).

A Vitshumbi et sur les rives du lac, les chutes de pluie ont généralement lieu sous forme d'averses orageuses localisées et de courte durée; elles n'atteignent qu'exceptionnellement une grande violence; les pluies de plus de 30 mm sont rares, par contre celles de 10 à 20 mm sont les plus nombreuses. Le relevé pluviométrique de la pêcherie à Vitshumbi montre qu'en 1953 il est tombé 502,2 mm de pluie en 54 jours, tandis qu'en 1954 on a recueilli 331,5 mm en 20 jours. En 1955, par contre, on a enregistré 647,5 mm.

LEBRUN (1947) signale 917 mm, répartis sur 86 jours au camp de la Rwindi, qui recevrait donc une plus grande quantité d'eau que la basse plaine du lac.

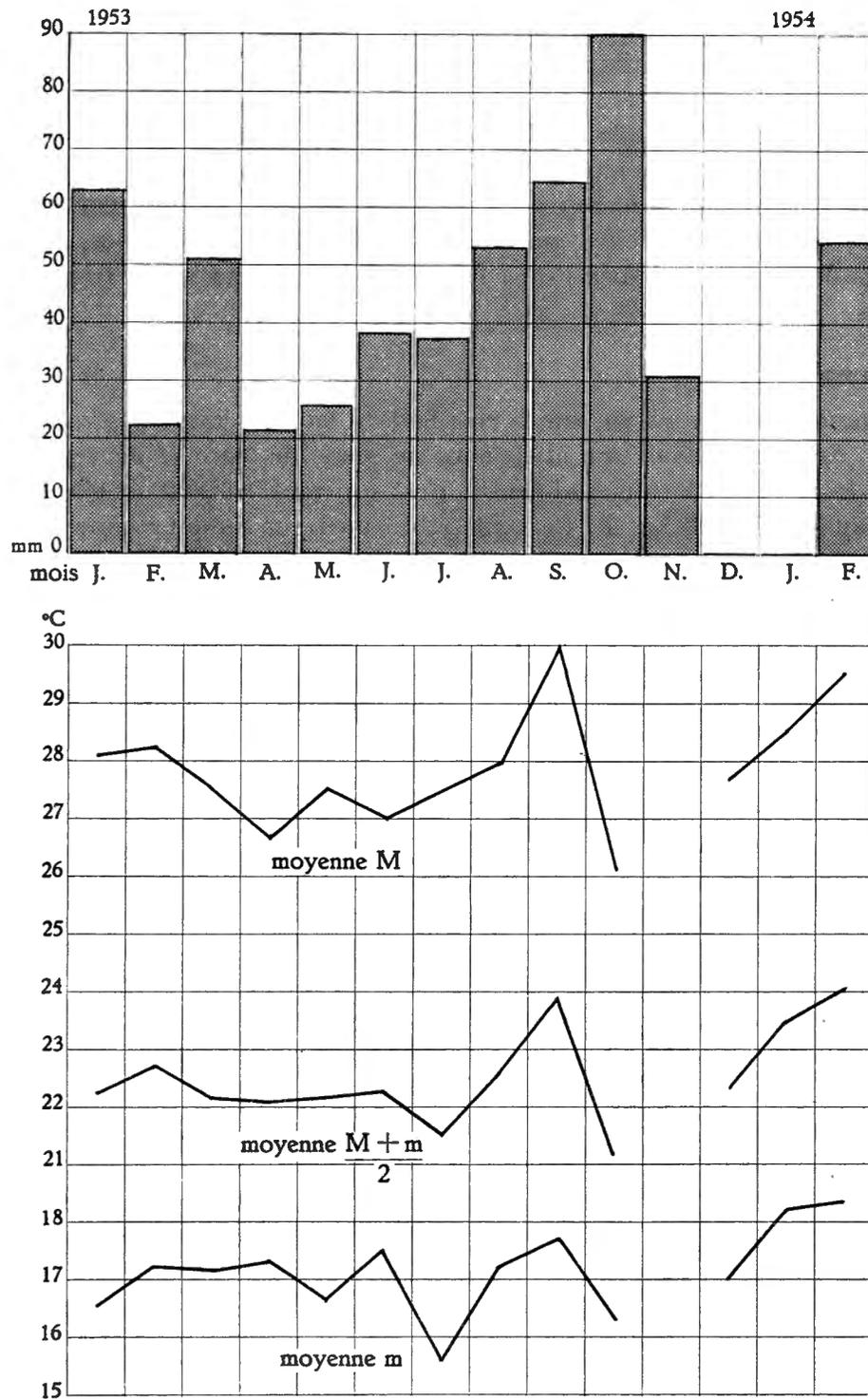


FIG. 4. — Lac Édouard, Vitshumbi : variation de la pluviosité et de la température moyenne mensuelle, moyenne des maxima et moyenne des minima (A. CAPART).

La variabilité des précipitations est très élevée. En 1953 les saisons sèches n'ont pratiquement pas été marquées, par contre en 1954 il y avait deux périodes de 30 jours environ sans pluies : fin décembre 1953 à fin janvier 1954 et au mois de juin-juillet.

Sur la crête occidentale du lac à Lubero on enregistre 1.568 mm par an (1930-1939); c'est le même phénomène que sur les rives occidentales des lacs Kivu et Tanganika, où l'on observe des valeurs de l'ordre de 1.500 mm par an, valeurs nettement supérieures à celles constatées dans les plaines riveraines. L'influence des vents dominants du Nord-Est et du Sud-Est fait donc sentir très nettement ses effets.

#### Régime des vents.

Comme nous l'avons vu, sur la rive Sud du lac, le régime des vents est fort régulier. Nous observons une alternance de vents de terre et de vents du lac. La nuit le vent souffle du Sud-Ouest; c'est un vent frais et généralement de vitesse faible, 15 à 25 km/h. Ce vent faiblit au lever du jour pour disparaître entre 8 et 10 h. A ce moment se lève le vent du Nord-Est soufflant pratiquement dans l'axe du lac; au milieu du jour ce vent augmente pour souvent atteindre 40 à 50 km/h, puis il tend à se calmer en soirée; parfois aussi le vent se maintient jusqu'à la tombée du jour ou même augmente d'intensité lorsque des orages se développent dans la région Sud-Est. C'est au moment de l'inversion du vent que la plupart des chutes de pluies se produisent; elles sont souvent accompagnées de phénomènes orageux.

Les tornades violentes proviennent surtout du Nord-Ouest mais parfois aussi du Nord-Est. Ces coups de vents peuvent atteindre des vitesses de 80 à 90 km/h. La rive Sud du lac subit deux influences directes et déterminantes. Au Sud la vaste plaine de la Rwindi s'étend sur plusieurs centaines de km<sup>2</sup>; la végétation y est peu développée; c'est une savane herbeuse fort aride où le sol est nu par endroits. Aussi, dès les premières heures de la matinée, l'air se réchauffe rapidement tandis que le soir nous assistons au phénomène inverse.

Au Nord de Vitshumbi, s'étend la vaste étendue du lac où les variations thermiques au cours de la journée ne dépassent que rarement quatre degrés, et dont la température moyenne de surface est voisine de 26° C. On comprend aisément que dans ces conditions chaque matin il s'établira normalement un vent du lac dirigé vers le Sud. Ce vent augmentera de force au cours de la journée pour atteindre son maximum vers 15 à 17 h, puis assez rapidement diminuera pour s'inverser enfin pendant la nuit après une période de calme, généralement de courte durée. A la fin de la nuit le phénomène inverse se développe progressivement.

La variation journalière de la température s'explique facilement à la lumière de cette observation. A 6 h du matin la température est de 15,5° C; à partir de ce moment elle augmente rapidement pour atteindre 25,5° C à 9 h. Le vent qui soufflait de la plaine vers le lac diminue à cette heure et s'inverse de sens, car l'air situé au-dessus de la plaine devient plus chaud que celui situé au-dessus du lac et il se produit un appel d'air au-dessus de la plaine.

Immédiatement nous constatons une chute de la température qui tombe à 24° C puis remonte progressivement jusqu'à atteindre 28° C, température maximum de la journée qui se situe vers 14 h et qui se maintiendra jusqu'à 16 h. A ce moment le vent venant du lac se calme et le vent de terre se lève, aussi la température diminue-t-elle pour atteindre 20° C à minuit et son minimum de 16° C à 6 h du matin.

La variation de l'humidité est en rapport également avec ce phénomène. A 6 h du matin nous observons 95 % d'humidité; un minimum de 50 % se situe à 8,30 h, puis le vent du lac fait remonter le taux d'humidité jusqu'à 80 %; ensuite le taux se maintiendra entre 60 et 70 % jusqu'à 18 h pour remonter progressivement jusqu'à 95 % au cours de la nuit. En saison des pluies la durée de la saturation s'étend parfois de 22 h à 6 h du matin. Le taux d'humidité varie assez peu au cours de l'année.

A propos du climat, DAMAS, 1937, remarque encore : « Une des caractéristiques du lac Édouard est une brume s'étendant au-dessus du lac en saison sèche ». La visibilité est alors limitée à 10 ou 20 km tandis qu'en saison des pluies elle atteint normalement environ 50 à 60 km et peut même dépasser les 100 km, surtout au début de la matinée et dans la soirée. C'est à ces moments qu'on peut apercevoir le massif du Ruwenzori ou la chaîne des volcans Virunga.

Pour la plaine au Sud du lac, les caractéristiques générales du climat peuvent s'énoncer comme suit : climat chaud, du type soudanais, d'aridité prononcée par suite d'une évaporation intense, et caractérisé par l'irrégularité des précipitations et la forte amplitude journalière de ses éléments composants. Le caractère continental de ce climat est encore accru par le grand éloignement des océans et l'altitude assez élevée de la région (J. LEBRUN, 1947).

### 3. LAC ALBERT.

Température (fig. 5).

A Kasenyi l'abri thermométrique avait été placé à 50 m de la rive du lac dans une prairie située à 50 cm au-dessus du plan d'eau actuel. L'enregistrement de la température et de l'humidité a été continu du premier décembre 1952 au premier octobre 1953.

Le maximum absolu de la température a été de 34,0° C en février et mars; le minimum de 14,5° C a été enregistré au mois de juillet.

Au cours de 24 heures l'écart de température atteint environ 10° C. La température varie peu au cours de l'année, et comme pour les autres stations en bordure des lacs, nous constatons une grande stabilité thermique. La température mensuelle moyenne minimum se situe en septembre avec 23,8° C et le maximum en juin avec 26,7° C, soit une différence de 3,1° C. Notons encore que les écarts entre les températures extrêmes de jour et de nuit sont moins accentués en saison sèche qu'en saison des pluies.

Pour l'année 1953, nous obtenons une température moyenne annuelle de 25,3° C. Pour 1954 (fig. 5), la moyenne annuelle a été de 25,6° C, avec un maximum absolu de 37,3° C en janvier et un minimum absolu de 17,0° C en

septembre. Les températures enregistrées au poste officiel de météorologie et reproduites sur la figure 5, sont vraisemblablement un peu plus élevées que les nôtres, car cette station se trouve à une certaine distance du lac et sur un plateau sableux.

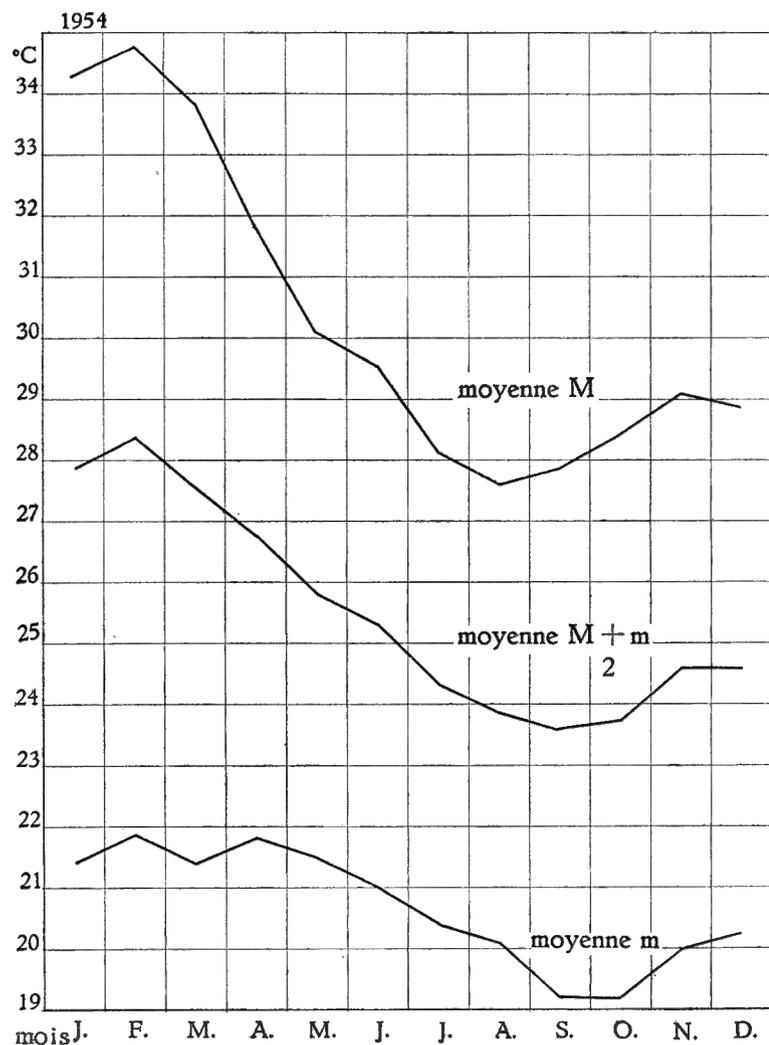


FIG. 5. — Lac Albert, Kasenyi : variations de la température moyenne mensuelle, moyenne des maxima et moyenne des minima (Station État, F. BULTOT, 1955).

#### Pluviosité (fig. 6).

Le pluviomètre de la Mission ayant été détérioré au cours de l'année nous préférons nous référer aux observations pluviométriques de la Station État.

Au cours de l'année 1953 il est tombé à Kasenyi 1.019,5 mm de pluie en 92 jours, soit un excédent de 68,4 mm sur la moyenne de 20 ans qui est de

951,1 mm. Pour Mahagi-Port nous avons un peu plus de pluie qu'à Kasenyi : 1.382,5 mm de moyenne sur 10 années.

Comme pour les autres lacs, les stations situées sur la côte occidentale reçoivent plus de pluie que celles sur la rive orientale. Le relief du terrain influence également la pluviosité; la quantité de pluie qui tombe sur la région des crêtes atteint 1.500 à 2.000 mm par an (TH. MEESEN, 1951, p. 74).

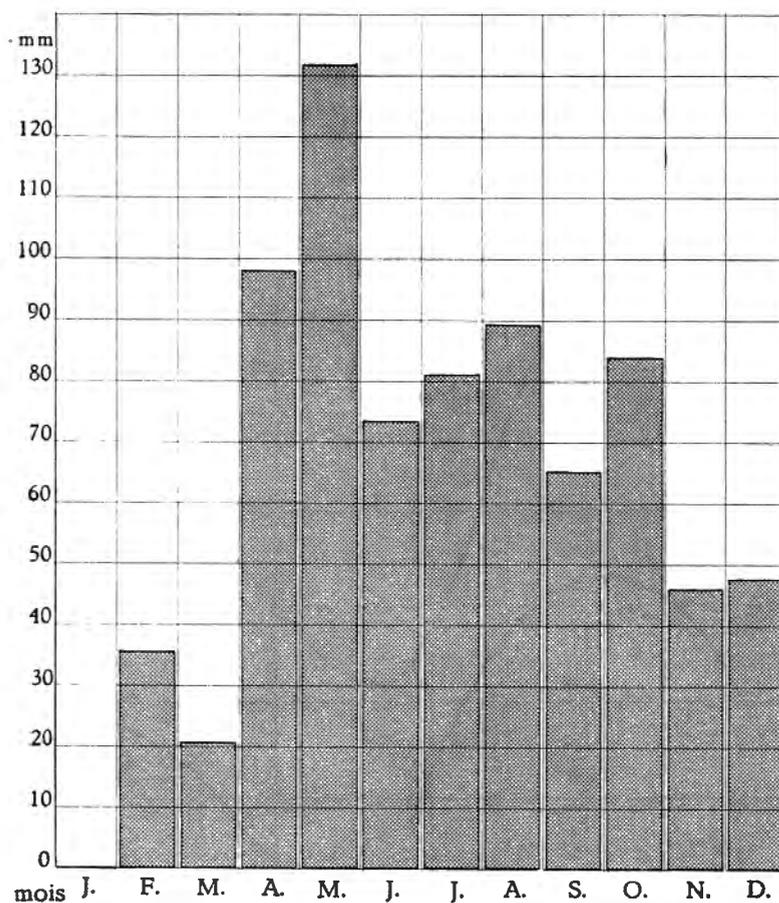


FIG. 6. — Lac Albert, Kasenyi :  
variations de la pluviosité au cours de l'année 1954 (total : 780,2 mm) ;  
exemple d'une répartition typique de la pluie  
(Station État, F. BULTOT, 1955).

La différence de pluviosité entre Mahagi-Port et Kasenyi provient peut-être du fait qu'à Mahagi le lac est en contact direct avec l'escarpement, tandis qu'à Kasenyi une plaine de plusieurs kilomètres sépare la rive de la montagne. La figure 6 montre qu'à Kasenyi les pluies sont surtout abondantes d'avril à octobre. Sur le lac et les rives les pluies ont souvent un caractère d'averses orageuses parfois de grande intensité (70 à 100 mm) et qui sont plus fréquentes dans la soirée et la nuit que pendant le jour.

**Hygrométrie.**

Les mesures relevées à l'hygrographe montrent qu'en saison sèche (janvier par exemple) le taux d'humidité relative oscille entre 50 % et 100 %, mais cette dernière valeur est rarement atteinte. Par contre, en saison des pluies cette valeur de saturation est souvent atteinte et peut durer toute la nuit; de plus le minimum se situe fréquemment vers 70 %.

**Régime des vents.**

Jusqu'à présent aucune observation systématique du régime des vents du lac Albert n'a été réalisée sur la rive congolaise; cependant plusieurs auteurs

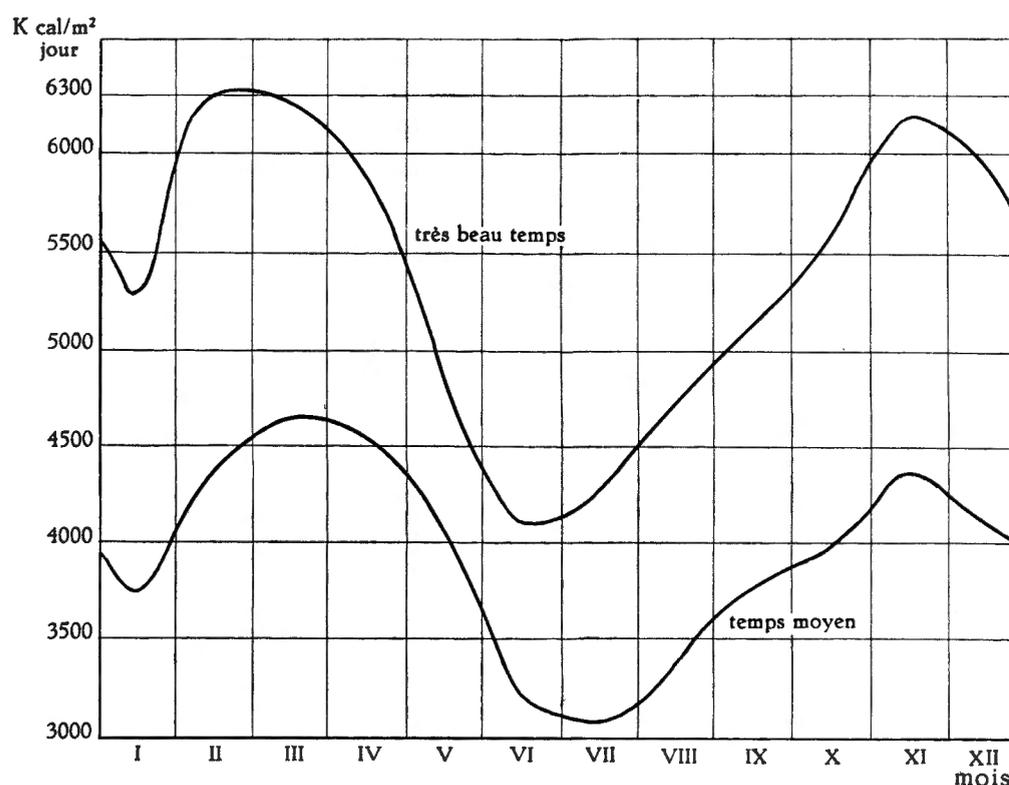


FIG. 7. — Moyennes mensuelles  
du rayonnement total sur surface horizontale, à Léopoldville  
(M. DE COSTER, W. SCHUEPP et N. VANDER ELST, 1955).

ont eu l'occasion de faire des observations dans la région du lac et principalement B. NOLDÉ, 1928, qui estime que dans la région de Kasenyi « les vents de Nord-Est soufflent pendant la majeure partie de l'année »; ces vents seraient faibles à nuls pendant la saison sèche.

Il est certain qu'au lac Albert comme dans la région des autres lacs du graben, les vents dominants soufflent du Nord-Est au Sud-Est. Ces vents réguliers don-

nent assez souvent naissance à de grandes masses de nuages du type convectif qui provoquent de fortes perturbations locales, où des vents violents et de direction variable viennent modifier temporairement le régime régulier. De plus, normalement, sur les rives et le lac s'établit le régime brise de terre-brise du lac que nous avons observé déjà aux autres lacs; ces brises peuvent cependant atteindre de grandes violences du fait du relief très accidenté de la côte occidentale.

Si le vent du Nord, le « Lavuvu » des pêcheurs, est fort craint à Kasenyi, c'est que ce vent est le seul qui, dans cette région, crée des vagues sur les bas-fonds servant de lieu de pêche au large de la Semliki.

Au cours d'orages ou même de vents de terre pendant la nuit nous avons mesuré des vents atteignant 15 à 20 m/sec, soit plus de 50 km à l'heure; au cours d'une violente tornade le vent a atteint dans la région de Pole-Pole plus de 100 km/h. Une des caractéristiques des vents de la région du lac Albert est leur instabilité de direction, ce qui donne lieu à des vagues et houles complexes et souvent dangereuses pour la navigation.

En saison sèche la nébulosité est généralement forte. En saison des pluies elle est plus faible. La visibilité est généralement mauvaise: de Kasenyi on voit souvent mal la côte ugandaïse qui n'est cependant distante que d'une quarantaine de kilomètres. Au milieu du lac, la visibilité ne dépasse souvent pas 5 à 10 km; une espèce de brume, d'ailleurs peu épaisse, recouvre la surface des eaux alors que le ciel reste serein. La transparence de l'atmosphère rappelle celle du lac Édouard. Il arrive parfois qu'après une forte chute de pluie la transparence de l'air soit fort bonne et permette de distinguer, du Sud du lac, le Ruwenzori et les montagnes de toute la rive occidentale.

\*  
\*\*

**Le rayonnement (fig. 7).**

Durant toute la saison sèche, l'insolation est continue, mais la nébulosité est parfois très forte.

Le nombre d'heures de soleil enregistré en 1953 à Bukavu est égal à 19.970 h ou 44,2 % du nombre d'heures possibles solaires. A Goma il est égal à 19.744 h ou 45,7 %. Ce pourcentage est égal à 49,1 % à Usumbura et 58,0 % à Albertville (1953).

A Léopoldville (4,5° latitude Sud) le rayonnement diminue notablement en juin-juillet (hiver austral); il tombe de 6.300-4.600 kcal/m<sup>2</sup> jour au mois de février-mars à 4.100-3.100 kcal/m<sup>2</sup> jour en juin-juillet (fig. 7) (suivant M. DE COSTER, W. SCHUEPP et N. VANDER ELST, 1955). On remarquera un certain parallélisme entre les courbes du rayonnement et celles de la température des eaux de surface dans les trois lacs étudiés (fig. 7 et 14).

## RÉSUMÉ.

TABLEAU 1. — Principales caractéristiques du climat.

	Goma (Kivu)	Vitshumbi (Édouard)	Kasenyi (Albert)
<b>Température (1953) :</b>			
maximum absolu ... ..	27,5° C	32° C	34° C
minimum absolu ... ..	12° C	14° C	14,5° C
moyenne de l'année ...	19,48° C	22,5° C	25,3° C
<b>Pluie :</b>			
nombre de jours (1953)..	183	54	92
quantité 1953 (mm/an)..	943	502,2	1.019,5
quantité moy. (mm/an)..	1.300 (10 ans)	(très variable)	951,1 (20 ans)
<b>Vents ... ..</b>	dominants Sud-Est à Est ; brise lac-montagne : max. 60 km/h à midi en saison sèche	dominants Nord-Est à Sud-Est ; brise lac-terre : 40-50 km/h tornades N.-O. à N.-E. : 80-90 km/h	dominants Nord-Est à Sud-Est fortes brises lac-terre ; tornades 50-100 km/h
<b>Saisons ... ..</b>	2 saisons sèches correspondant aux solstices : décembre-janvier et juin-juillet		saison sèche de décembre à février ; saison pluvieuse de mars à novembre

## IV. — LA VÉGÉTATION DE LA RÉGION DES LACS.

Au point de vue botanique, les lacs Kivu, Édouard et Albert sont tous situés dans le Domaine Oriental de la Région Soudano-Zambézienne (LEBRUN, 1947, MULLENDERS, 1954).

Cependant une bande étroite de la région Guinéenne traverse la Semliki et, contournant par le Nord le massif du Ruwenzori, pénètre en Uganda dans la direction du lac Victoria. Elle est représentée surtout par la forêt à *Cynometra alexandri* C. H. WRIGHT, mais n'atteint nulle part les rives des grands lacs que nous avons étudiés.

Elle forme la séparation entre les deux districts du Domaine Oriental :

1. Le district du lac Albert comprend le bassin du lac Albert et toute la région montagneuse qui le borde du Nord-Ouest au Sud-Ouest.

La région du bassin même du lac a un caractère fortement xérophytique.

On peut y distinguer :

- La plaine de Mahagi-Port : Savanes sèches avec bosquets arborescents à *Kigelia africana*. Galeries forestières.
- La plaine de Kasenyi : Savanes herbeuses sèches à nombreuses plantes grasses. Savanes à *Borassus*. Savanes arborescentes à *Acacia*. Galeries forestières.
- Les escarpements situés entre ces deux plaines : Savanes sèches à *Themeda triandra*; forêts claires; aux bords des torrents, des *Bauhinia*, *Acacia*, *Albizzia*, *Entada*, etc.
- Les formations marécageuses (surtout deltas des rivières) sont dominées par de vastes étendues de *Typha angustifolia*, *Vossia cuspidata* et *Aeschynomene elaphroxylon*, parfois aussi de *Phragmites mauritianus* et *Cyperus papyrus*.

2. Le district des lacs Édouard et Kivu s'étend du Ruwenzori à Albertville (lac Tanganika) et présente des aspects très variés. Il a été divisé en trois sous-districts.

a) Sous-district des plaines alluviales : plaines de la haute Semliki, de la Rwindi-Rutshuru, de la Ruzizi; savanes à *Themeda triandra*, savanes à bosquets xérophiles, savanes arborescentes à *Acacia*, galeries forestières à *Phoenix reclinata*, à *Croton*, etc. Forêt sclérophylle à *Euphorbia Dawei*.

b) Sous-district de la plaine de lave et des formations sclérophylles : la colonisation des laves passe par différents stades, qui à l'altitude du lac Kivu sont les suivants: Lichens et Mousses — Fougères — Phanérogames herbacés et sous-arbustes — groupements arbustifs — forêt claire à *Olea chrysophylla*, *Cussonia Holstii*, *Maesa rufescens*, *Myrica salicifolia*, etc.

c) Sous-district montagneux : les pentes inférieures des escarpements le long du lac Édouard ont une végétation ne différant pas essentiellement de celle des plaines alluviales. Tout au plus y observe-t-on une fréquence plus forte des types arborescents : savane à *Acacia*, forêt à *Euphorbia Dawei*, etc. D'autres types de végétation n'apparaissent qu'en des régions d'altitude qui ne nous intéressent pas ici, parce que trop éloignées du lac.

Au lac Kivu le type de végétation primitive le plus fréquent est constitué par la forêt à *Newtonia Buchanania* et *Albizzia gummifera*. Elle couvre les régions situées entre le niveau du lac et environ 1.600 m d'altitude et est remplacée aux altitudes supérieures par la forêt de montagne.

Quant aux formations marécageuses ou rivulaires : au lac Édouard elles sont du même type qu'au lac Albert. Au Kivu les groupements aquatiques et semi-aquatiques sont souvent très peu développés. La formation la plus fréquente y est constituée par une forêt rivulaire à dominance d'un grand nombre d'espèces de *Ficus*.

Le district du lac Albert et celui des lacs Édouard et Kivu sont dans l'ensemble très riches en espèces, ce qui s'explique d'ailleurs aisément par la grande variété des conditions bioclimatiques.

La végétation aquatique et semi-aquatique cependant montrent une extrême pauvreté, surtout au lac Kivu. Les raisons de cette monotonie ne sont pas encore très bien connues, mais il semble qu'il faut l'attribuer surtout :

1. A l'agitation continuelle des eaux de ces lacs, qui sont de véritables mers intérieures.

2. Aux vicissitudes d'ordre géologique, hydrographique, etc., qu'ont subi les grands lacs au cours des derniers millénaires.

### CHAPITRE III.

## LES BIOTOPES DU LAC KIVU.

### I. — DONNÉES GÉNÉRALES.

#### a) DESCRIPTION GÉOGRAPHIQUE DES DIFFÉRENTS BASSINS.

##### **Bassin de Bukavu.**

La surface totale est de 96,5 km<sup>2</sup> ou 9.650 ha. La profondeur atteint au centre, dans une fosse allongée, un maximum de 105 m. Les baies profondes sur la rive Sud (Bukavu) sont formées par des coulées de lave anciennes. A l'extrémité Sud-Est de ce bassin, dans le fond d'une baie, prend naissance la Ruzizi, exutoire du lac. Le bassin de Bukavu est séparé du reste du lac par trois passes étroites, deux au Sud et une au Nord de l'île Gombo, dont les seuils se trouvent vers 30 à 35 m de profondeur.

##### **Bassin d'Ishungu.**

Situé entre le bassin de Bukavu et le Sud de l'île Idjwi, il est relié aux bassins à l'Est et à l'Ouest d'Idjwi par plusieurs passes assez larges et profondes. Sa surface est de 108 km<sup>2</sup>. Les fonds en dessous de 180 m forment encore un bassin fermé dont la plus grande profondeur atteint 220 m.

##### **Bassin de Kalehe, bassin à l'Est d'Idjwi et bassin Nord, appelés ensemble « grand lac ».**

Le grand lac est limité au Nord par le champ de lave (Ouest et centre) et par les montagnes du Ruanda (extrémité Est); il s'étend vers le Sud de part et d'autre de l'île Idjwi, longue de 40 km environ; à l'Est d'Idjwi jusqu'à l'extrémité Sud de la baie de Bitare; de ce côté il communique par une vallée profonde avec le bassin d'Ishungu. La branche Ouest du grand lac se prolonge vers le Sud jusqu'au bassin de Kalehe qui est limité par l'isthme de Birava; cette branche est coupée en profondeur à la hauteur de la presqu'île de Tembera par une crête qui se trouve à 150 m de profondeur; ce seuil forme la séparation entre le grand lac et le bassin de Kalehe. Ce dernier communique avec le bassin d'Ishungu par trois chenaux dont le plus méridional atteint 160 m de profondeur.

La surface totale du « grand lac » est de 1.798 km<sup>2</sup>; celle du bassin de Kalehe est

de 319,5 km<sup>2</sup>. La plus grande profondeur est de 485 m au Nord de l'île Idjwi; de 400 m à l'Est d'Idjwi et de 225 m dans le bassin de Kalehe (échosondages A. CAPART).

Le « grand lac » possède de nombreuses baies, dont quelques-unes sont profondément taillées dans la montagne, surtout sur la côte du Ruanda où la rive est très découpée : baies de Bitare, de Seneya, de Kaneke, de Kibuye, etc. A l'Ouest les principales baies sont celles de Katana, Kalehe, Buloho (derrière Tembera), Sekere et Kabuno. Les îles sont très nombreuses dans le grand lac et principalement situées dans les branches à l'Est et à l'Ouest de l'île Idjwi.

#### Baie de Kabuno.

Bordée au Nord par la plaine de laves récentes (1938-1941, 1948, etc.), elle est reliée au bassin Nord du lac par la passe de Nzulu, large de 250 m et dont le seuil se trouve à 15 m de profondeur. Sa surface est de 46,5 km<sup>2</sup>, sa plus grande profondeur 150 m environ.

### b) MESURES PHYSICO-CHIMIQUES.

#### Température de l'eau.

Les variations de la température de l'eau à —1, —20 et —50 m (zone aérobie) dans le bassin Nord sont représentées à la figure 14.

Entre 0 et —50 m l'eau se refroidit d'1° C environ durant la saison sèche. Dans le bassin de Bukavu ainsi que dans la baie de Kabuno l'eau est un peu plus froide que celle du grand lac : pour l'eau de surface, il y a un maximum de 23,4° C au bassin de Bukavu, et de 23,5° C à 23,9° C dans la baie de Kabuno; au large dans le grand bassin Nord cette valeur est de 24,6° à 24,7° C.

Dans les baies abritées, les petites mares, les creux des rochers, etc., plus ou moins isolés, la température de l'eau peut être beaucoup plus élevée, à midi, pour tomber à des valeurs basses durant la nuit se rapprochant de la température de l'air. Dans les creux de roche volcanique à Goma-base, un minimum de 16° C environ est atteint entre 6,30 et 8,00 h; les maxima enregistrés sont de 31° C entre 13,30 et 15,00 h et de 29° C à 17,00 h; à minuit l'eau avait encore 20° C.

La température des affluents est de 17 à 20° C près de l'embouchure; l'eau subit un échauffement de 2 à 3° C durant le jour par temps ensoleillé (voir G. MARLIER, 1954).

#### Transparence et couleur de l'eau.

Les variations mensuelles de la transparence et de la couleur de l'eau, au large, dans le bassin Nord, sont représentées à la figure 8.

Près des rives exposées les valeurs ne diffèrent pas sensiblement de celles observées au large; elles ne semblent pas varier non plus d'un bassin à l'autre. Dans le grand bassin Nord la transparence varie de 4,25 à 6 m en période de stratification, de 3,5 à 4 m en période de brassage. Dans le bassin de Bukavu ces valeurs sont respectivement 3,75 à 4 m et 2,50 à 3 m. La couleur varie de 2 à 5 (échelle de FOREL), mais immédiatement après le brassage elle devient 18, suite au développement maximum du phytoplancton (comparer fig. 8 et 9).

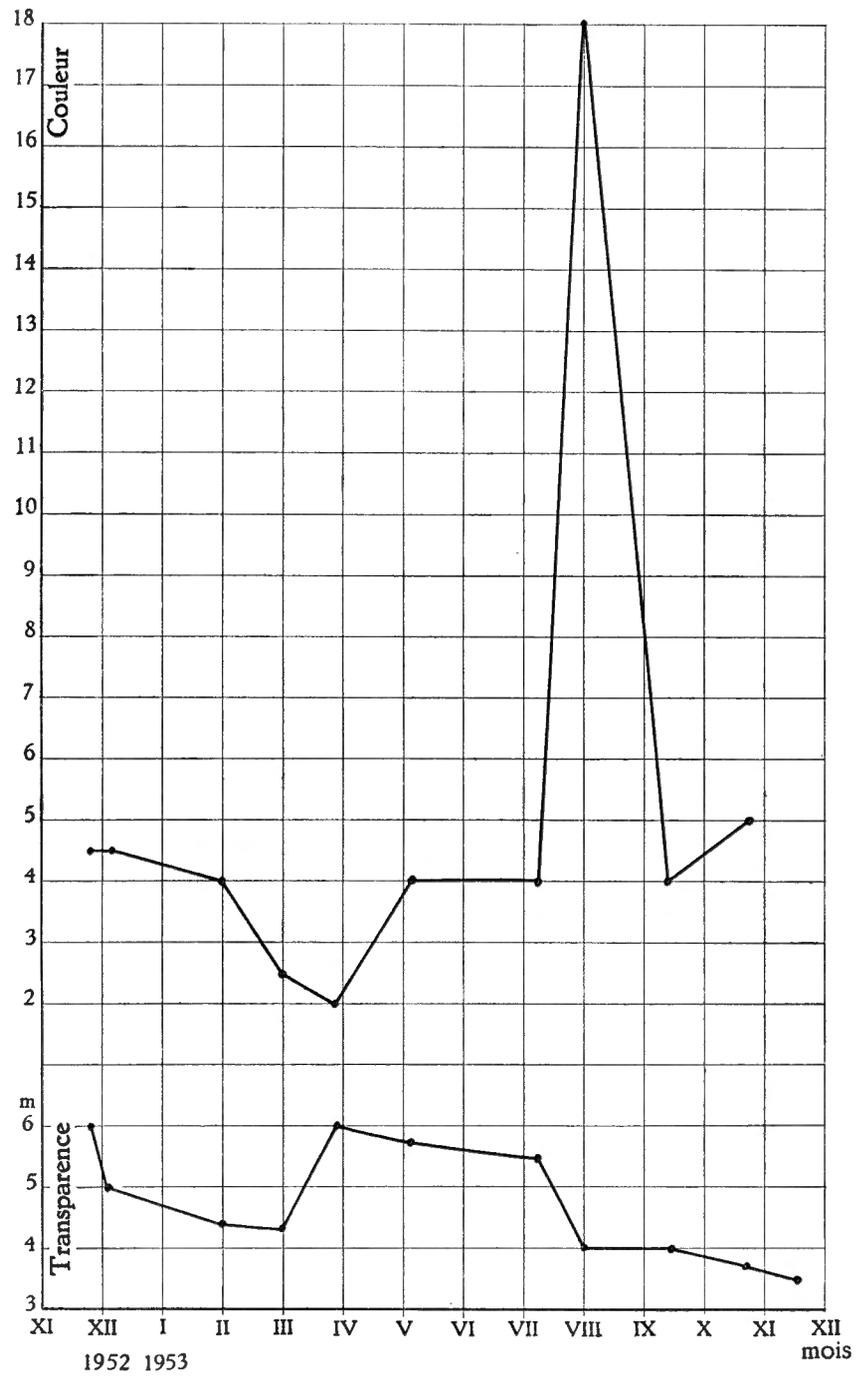


FIG. 8. — Lac Kivu : large bassin Nord;  
 variations de la couleur et de la transparence de l'eau au cours d'un cycle annuel  
 (I. ELSKENS et J. KUFFERATH).

Dans certaines baies très protégées ces valeurs se modifient pourtant fortement et sont l'indice de conditions écologiques plus ou moins différentes : accumulation de matières organiques, agitation réduite, faible profondeur, température et salinité plus élevées, taux en nitrate accru, disparition plus rapide de l'oxygène en profondeur, abondance de phyto- et de zooplancton, etc.

En ces endroits, une végétation abondante s'est installée supportant une faune quantitativement et qualitativement bien distincte de celle qui se trouve en contact direct avec les grands bassins; par exemple, baie de Kabuno : transparence 3 m, couleur 18-19 (au large); végétation abondante avec *Nymphaea calliantha* CONARD; dans la petite baie de Shasha près de Kiroche : végétation à dominance de *Ceratophyllum submersum*, dans la zone de mélange des eaux de la rivière Shasha avec celles du lac; transparence maximum 0,5 m, couleur environ 20 (18.IX.1953); baie fermée de Sake : transparence 1,5 m, couleur 18 à 20.

Il y a lieu de comparer ici les données pour le lac Édouard, dans la baie de Vitshumbi, par exemple : transparence 0,5-1 m, couleur 18-19. Les affinités entre la faune et la flore des biotopes semblables dans les deux lacs seront discutées dans un chapitre suivant.

#### Dosages et analyses.

Les quantités d'oxygène dissous dans la couche des 20 m supérieurs restent à peu près constantes durant toute l'année et sont de 6 à 7,5 mg/l (85 à 110 % de la saturation). Dans la couche de 0 à —40 m le pH oscille entre 9,1 et 9,3. La salinité totale est de 1,0 g/l à 0 m, de 1,35 g/l à —90 m (résidu sec à 110° C). La quantité de silice (SiO<sub>2</sub>) est assez élevée au lac Kivu et varie de 2 à 13 mg/l. La quantité d'ammoniaque est de 0,05 à 5,0 mg/l. Il y a 6γ/l de CO<sub>2</sub> libre au large, en surface. Alcalinité totale : 15 m. éq./l (I. ELSKENS).

Les principaux ions dans l'eau du lac Kivu sont les suivants :

HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> : 920 mg/l;	PO <sub>4</sub> <sup>=</sup> très variable : de 0 à 0,1 mg/l à
CO <sub>3</sub> <sup>=</sup> : ≈ 90 à 95 mg/l;	— 60 m et jusqu'à 0,3 mg/l à — 85 m;
Cl <sup>-</sup> : ≈ 35 mg/l;	Na <sup>+</sup> : ≈ 130 mg/l;
SO <sub>4</sub> <sup>=</sup> : ≈ 30 mg/l;	K <sup>+</sup> : ≈ 100 mg/l;
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> très variable : de 0 à 0,3 mg/l à	Mg <sup>++</sup> : ≈ 100 mg/l;
— 50 m et jusqu'à 0,6 mg/l à — 85 m;	Ca <sup>++</sup> : de 5 à 15 mg/l;
l'azote est l'élément limitatif;	traces de Li <sup>+</sup> , Sr <sup>++</sup> , etc.

#### c) STRATIFICATION; CYCLE ANNUEL DU ZOOPLANCTON.

Depuis les recherches de H. DAMAS (1937) nous savons que deux couches d'eaux essentiellement différentes se superposent et ne se mélangent jamais. La couche superficielle de 100 m d'épaisseur environ peut être comparée à la masse totale d'un lac habituel. Elle présente une stratification très nette en saison

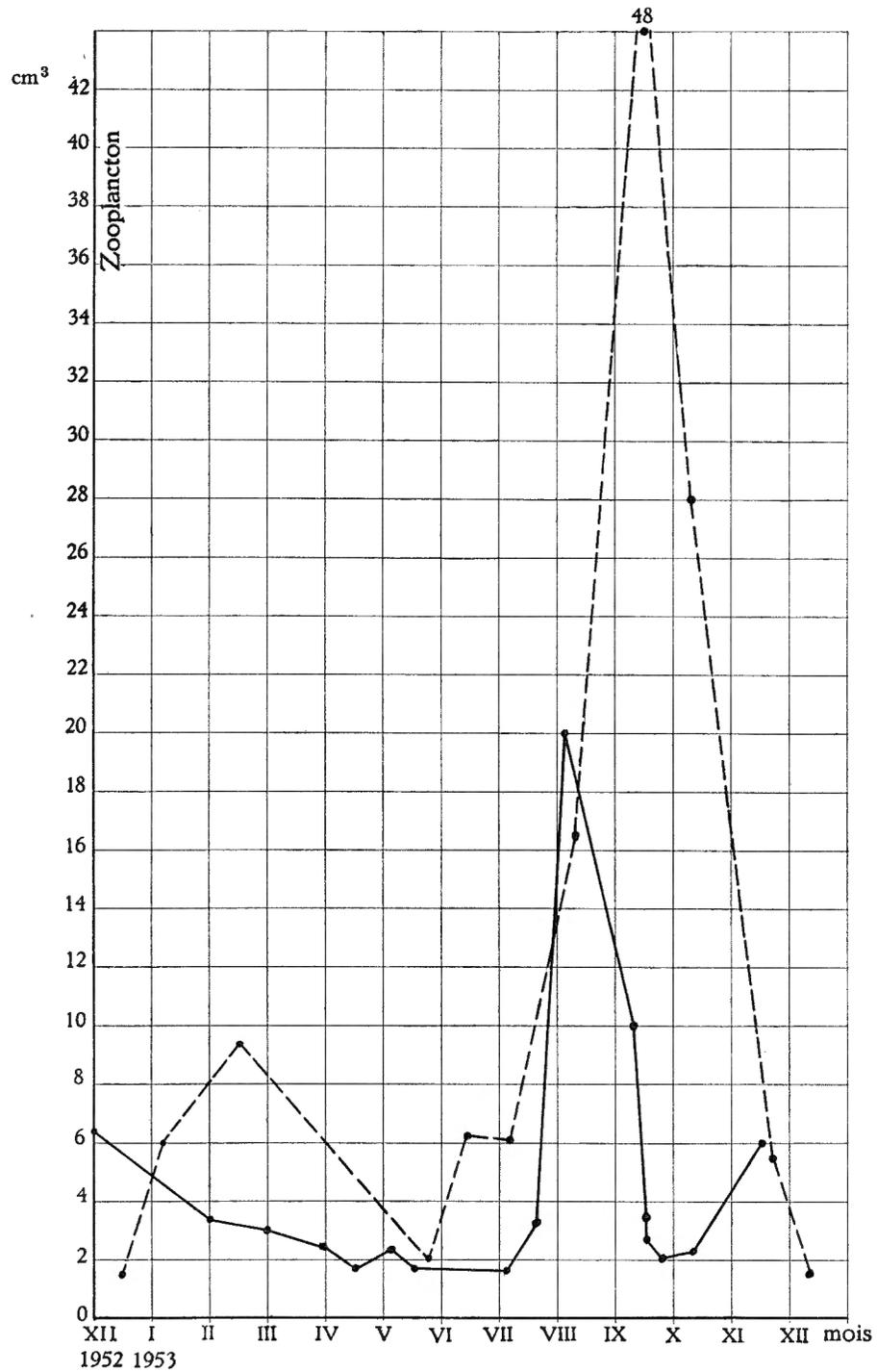


FIG. 9. — Variations de la quantité de zooplancton aux lacs Kivu (—) et Édouard (---) au cours d'un cycle annuel. Quantité de plancton, recueillie au moyen du filet Nansen, sur une surface de 0,15 m<sup>2</sup> et sur toute la hauteur de la zone aérobie.

sèche et un mélange total de ses eaux au début de la saison des pluies. La couche « vivante » du lac Kivu ne s'étend pas en dessous de 75 m.

Les couches profondes ont une température plus élevée que l'hypolimnion de la couche superposée. En dessous de 100 m de profondeur ces eaux plus denses présentent une stratification stable et permanente, grâce à leur grande salinité, empêchant tout brassage thermique. Dans les eaux du fond, situées en dessous de 300 m, des gaz en concentration élevée (environ 1,5 litre de gaz par litre d'eau) sont maintenus en solution par la pression hydrostatique.

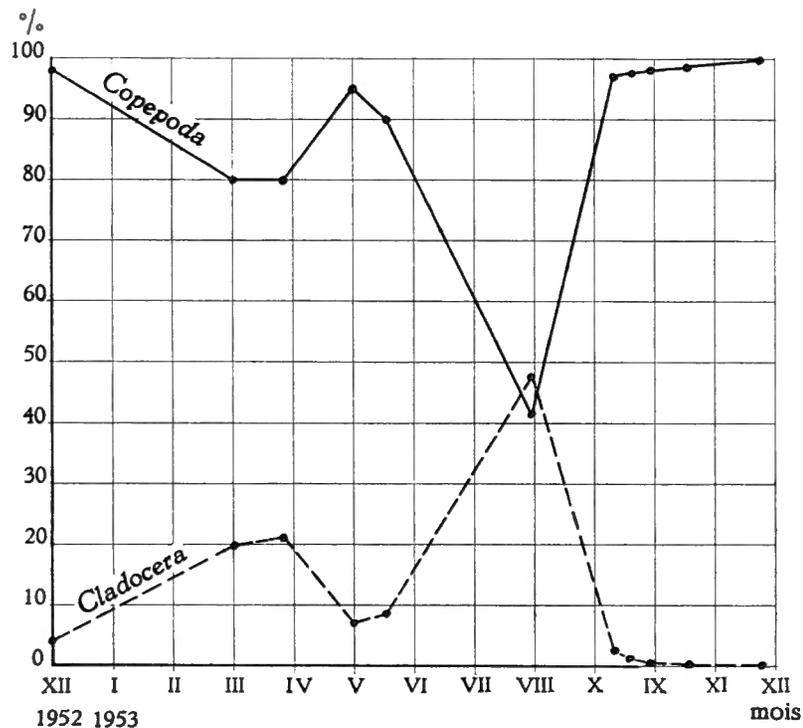


FIG. 10. — Lac Kivu, large bassin Nord :  
variation de la quantité de Copépodes (—) et de Cladocères (---) dans le zooplancton, au cours d'un cycle annuel.

Il n'existe pas de vrai poisson planctonophage au lac Kivu. L'abondant zooplancton vivant dans les eaux du large tombe, après sa mort, dans les couches profondes du lac, où il contribuera à enrichir les eaux en sels minéraux et en gaz.

Les variations de la quantité totale de zooplancton ont été reproduites à la figure 9; la quantité de zooplancton augmente deux fois au cours d'un cycle annuel : une légère augmentation après le brassage partiel de la petite saison sèche (décembre à février) et une très forte augmentation après le brassage total de la grande saison sèche (juin-juillet). Le même phénomène se reproduit au lac Édouard où il est plus accentué encore et on peut dire qu'à ce point de vue ces deux lacs se rapprochent.

Le minimum observé est de 1,2 cm<sup>3</sup> environ dans les deux lacs (fig. 9) <sup>(1)</sup>. Au mois d'août, après le brassage, nous assistons à une rapide augmentation du zooplancton, qui atteint 20 cm<sup>3</sup> au Kivu, tandis qu'au lac Édouard nous avons mesuré un maximum de 48 cm<sup>3</sup>; l'écart du minimum est donc beaucoup plus élevé dans ce dernier lac (fig. 9).

Cette augmentation brusque de la quantité de zooplancton est directement liée au phénomène de brassage provoquant l'enrichissement des eaux superficielles en sels dissous, et au développement très rapide des bactéries et du phytoplancton qui en suit.

Dans les deux lacs, Kivu et Édouard, ce sont les Cladocères qui constituent à ces moments la plus importante partie du zooplancton. Au Kivu, ils représentent en nombre 49 % du zooplancton total, alors que pendant les périodes de faible abondance ils ne constituent que 1 à 5 % (fig. 10). Au lac Édouard, les Cladocères atteignent 88 % du zooplancton au mois de septembre, après le brassage principal, tandis qu'en février, après la petite saison sèche, ils représentent environ 60 %; en dehors de ces époques ils constituent 8 à 18 % du zooplancton total.

Cette poussée des Cladocères est suivie par celle des Copépodes et ces développements successifs doivent être mis en rapport avec des poussées spécifiques d'organismes microplanctoniques <sup>(2)</sup> utilisées préférentiellement par l'un ou l'autre groupe. Le même phénomène a été constaté par R. GRIFFITH (1955) dans le lac Michigan.

En ce qui concerne les Copépodes, le zooplancton de la zone pélagique se compose principalement de deux espèces de Cyclopidés, *Mesocyclops leuckarti* CLAUS et *Tropocyclops confinis* KIEFER (K. LINDBERG dét.). Parmi les Cladocères planctoniques nous devons signaler *Moina dubia* RICH, *Daphnia pulex* DE GEER et *Ceriodaphnia rigaudi* RICH (BREHM dét., 1956).

Il n'a pas été récolté d'Atyides au large, mais près des rives elles sont nombreuses. Notons que les larves de *Chaoborus* sont totalement absentes.

<sup>(1)</sup> Pêche verticale sur toute la hauteur de la zone aérobie (de — 50 ou — 40 à 0 m).

<sup>(2)</sup> LEFÈVRE, JAKOB et NISBET (1952) ont mis en évidence, à l'aide de cultures d'algues d'eau douce, la production par ces organismes de sécrétions antibiotiques solubles dans l'eau. Ces substances obtenues par filtration, ont une action variable suivant les algues : elles inhibent la croissance de certaines espèces et excitent au contraire la pousse d'autres espèces. Ces antibiotiques agissent aussi sur la culture qui les produit et sont cause d'un autoantagonisme qui entrave et arrête la végétation d'une culture algale bien avant que tous les sels nutritifs soient utilisés.

Dans les collections d'eaux naturelles les auteurs retrouvent les mêmes phénomènes que ceux découverts en culture *in vitro* : ceci leur permet de donner une explication simple et rationnelle des « fleurs d'eau » et des périodicités algales.

## II. — LA FAUNE LITTORALE ASSOCIÉE AUX ZONES DE VÉGÉTATION.

### a) DESCRIPTION DES ZONES DE VÉGÉTATION.

#### Les recouvrements d'algues.

Environ 90 % des rives du lac sont constituées par des formations calcaires et couvertes partout d'algues vertes filamenteuses du genre *Cladophora* (*Chlorophyceae*, *Siphonocladiales*, *Cladophoraceae*). Ces algues ont été trouvées jusqu'à 8 m de profondeur environ, sous forme de filaments isolés; à —6 m elles existent encore sous forme de tapis discontinus mais de faible épaisseur. Au lac Albert, des algues vertes (*Cladophora*) se trouvent jusqu'à —9 m, mais au lac Tanganika, où la transparence de l'eau est plus grande, des algues vertes ont été recueillies jusqu'à —20 m environ (L. VAN MEEL leg.).

Au Kivu, celles qui se développent en surface ou près de la surface, se rapprochent de *Cladophora crispata* (ROTH) KÜTZING (stations n° 2105 a à —0,35 m et n° 2105 b à 0 m; Goma, 2.X.1953); celles récoltées à 0 m étaient couvertes d'épiphytes (Diatomées et autres).

Les *Cladophora* provenant de 7,5 m de profondeur (station n° 2122, 9.X.1953) se rapprochent de *Cl. glomerata* (L.) KÜTZING, status ramosus (L. VAN MEEL dét., d'après W. HEERING, 1921). Ces algues s'incrument de calcaire; à leur surface se constitue une pellicule d'eau plus alcaline à cause de l'absorption du CO<sub>2</sub>. Celui-ci disparaît encore plus vite, et par absorption et par évaporation, dans la zone des embruns où l'encroûtement est le plus fort.

Voici ce que W. HEERING (l.c., p. 36) dit à propos de *Cladophora glomerata* (L.) KÜTZING, espèce commune en Europe centrale :

Die Art bewohnt vorwiegend gut durchlüftetes Wasser; grössere und kleinere Flussläufe, das Ufer von Seen, wo der Wellenschlag zur Geltung kommt und Tropfwasser an Wassermühlen, Wasserfällen. Die Art ist ausdauernd. Ihre Hauptentwicklungszeit sind die Monate Juli bis November. Im Winter ist sie weniger auffällig, da sie meist stark mit Kalk inkrustiert (lebhaftes Aufbrausen nach Behandlung mit Säuren) und dicht mit zahlreichen Epiphyten bedeckt ist, unter denen namentlich Diatomeen eine Rolle spielen. Durch die im Frühjahr beginnende Entwicklung neuer, fast epiphytenfreier Triebe fällt die Alge mehr ins Auge infolge ihrer lebhaft grünen Färbung. Durch die starke Vermehrung wird sie überdies an den Standorten bald zur vorherrschenden Art.

Ces conditions écologiques et cette périodicité, mentionnées par W. HEERING, se présentent également au lac Kivu. Le dessèchement des algues, principalement dans la zone des embruns (supralittoral), se fait durant la saison sèche principale (juillet-août), à cause de l'agitation plus forte, et forme un encroûtement dur recouvrant les travertins. Au cours de la saison des pluies ces algues redeviennent d'un vert vif et forment un tapis d'épaisseur variable. A la surface de l'eau l'épaisseur peut atteindre 5-10 cm, mais elle diminue très vite en profondeur.

La surface de cette zone d'algues, très importante comme nourriture des poissons, est d'environ 500 ha ou 5 km<sup>2</sup> pour tout le lac Kivu, ce qui est à peu près  $\frac{1}{450}$  de sa surface totale (2.370 km<sup>2</sup>). La longueur totale des rives, îles comprises, est égale à 1.196 km dont nous estimons que 1.000 km ou 90 % sont couvertes d'algues. En ce qui concerne la largeur, nous considérons les 5 m supérieurs comme les plus favorables au développement des algues et des animaux qui les habitent ainsi qu'à l'exploitation par les poissons.

En surface, l'eau du « grand lac » contient environ 5 à 7 mg/l de Ca et 101 mg/l de Mg, à — 5 m elle contient 6,0 mg/l de Ca et 103 mg/l de Mg; dureté totale en degrés français = 42 à 44 (un degré français est égal à 4,008 mg/l de Ca et 2,432 mg/l de Mg).

Dans la baie de Kabuno, la dureté totale est de 312° français dont dureté magnésienne 245,5° ou 599,4 mg/l et dureté calcique 65,5° soit 262,5 mg/l. Les carbonates y précipitent sous forme de traînées blanches (alcalinité élevée).

Ces éléments sont vraisemblablement d'origine volcanique et arrivent dans le lac par le ruissellement de l'eau de pluie à travers la plaine de lave au Nord du lac. Des quantités considérables ont été apportées périodiquement par les coulées qui se sont jetées dans le lac ou par les éruptions volcaniques de la région. Ces phénomènes ont provoqué la précipitation de Ca CO<sub>3</sub> sous forme de travertins.

L'action des algues vertes cause également la précipitation de Ca CO<sub>3</sub> par la consommation du CO<sub>2</sub> et l'alcalinisation du milieu tamponné. D. C. GEIJSKES, 1935, p. 325-327 traite sommairement ce problème et cite les principaux travaux. Plus récemment F. RUTTNER, 1952, a décrit en détail le processus physico-chimique de la formation des dépôts calcaires.

Le lac Kivu est relativement très riche en alcalino-terreux. Il y a beaucoup moins de Ca + Mg dans les autres lacs Est-africains; dureté totale en degrés français : 23-25 au lac Édouard, 20-21 au lac Tanganika et environ 16 au lac Albert, pour l'eau de surface.

La composition des dépôts calcaires, qui servent de substrat aux algues vertes, sera décrite dans le chapitre suivant avec les autres sédiments.

#### Les zones de végétation supérieure.

Au lac Kivu, la végétation supérieure se trouve forcément près des rives en raison de la forte inclinaison des fonds. Cette végétation varie avec :

- a) l'agitation lacustre : forte, moyenne ou faible;
- b) la profondeur;
- c) la nature du fond, sable ou vase qu'elle contribue à créer.

Ces mêmes facteurs déterminent la composition de la faune. A plus de 4 à 5 m de profondeur on ne trouve nulle part des plantes supérieures au lac Kivu.

Parmi les plantes aquatiques entièrement immergées, *Potamogeton pectinatus* LINNÉ est la plus fréquente; elle offre une bonne protection pour de

nombreux insectes, larves ou adultes, et d'autres invertébrés. Elle est liée aux fonds sableux ou vaso-sableux et supporte une agitation moyenne; en profondeur elle s'étend de —0,50 à —4 ou —5 m (D. VAN DER BEN). Elle se développe aussi bien dans les baies plus ou moins profondes que sur des rives plus exposées (Idjwi, îles au Nord d'Idjwi), où il y a présence d'une certaine quantité de matières organiques dans le fond.

Cette plante atteint son maximum de développement sur les fonds de sable et de gravier déposés près des embouchures de rivières ou ailleurs : Katana, Shaneshi, Buloho, Nyamisinga, île Bugarura, etc.; elle se présente sous forme de zones étroites, allongées et assez denses (photo : Pl. II, fig. 1). Plus en profondeur (2-4 m) et exclusivement sur fond sableux on trouve parfois de petites surfaces de *Najas marina* LINNÉ subsp. *armata* (LINDB. f.) HORN et RANTZIEN. Au lac Kivu cette plante est peu répandue; au lac Édouard et surtout au lac Albert elle recouvre de plus grandes étendues; une faune particulière y est associée au lac Albert. Au Kivu on y trouve principalement *Bithynia* et *Caridina*. Il n'y a pas de *Pistia* au lac Kivu.

Parmi les autres végétaux entièrement immergés et supportant une faune nombreuse et variée, *Ceratophyllum submersum* LINNÉ est la seule qui se développe exclusivement au-dessus des fonds vaseux, à l'abri de l'agitation lacustre et à faible profondeur (1-2 m); cette plante est d'ailleurs souvent flottante et associée à *Nymphaea* cf. *calliantha* CONARD. Le milieu favorable à son développement est très restreint au lac Kivu et on ne la trouve que dans la baie de Kabuno; elle y est très abondante à certains endroits, près de la rive, notamment à l'embouchure de la rivière Shasha.

*Nymphaea* cf. *calliantha* CONARD n'existe que dans la baie de Kabuno (Nzulu, Kirotshe, Shasha, etc.) et dans quelques baies très abritées de la rive orientale (Ruanda). Quelques larves de Diptères minent les feuilles de cette plante. Toutes les autres plantes aquatiques enracinées sont des monocotyles : Graminées et Cyperacées, émergeant au-dessus de la surface de l'eau. Sauf parfois *Paspalidium*, ces plantes ne développent pas de végétation touffue dans l'eau favorable comme substrat aux insectes et autres invertébrés. Quelques larves d'insectes creusent les tiges et les racines de ces plantes, spécialement de *Scirpus*, *Cyperus* et *Phragmites*; ce sont *Povilla adusta* NAVAS (Éphéméroptère) et des chenilles de Lépidoptères. Quelques insectes nageant librement ou se déplaçant à la surface (*Gerridae*, *Anisops*, etc.) semblent se tenir de préférence parmi les zones de *Phragmites* et de *Cyperus* où l'agitation est moyenne et qui leur fournissent une certaine protection.

Une végétation de *Paspalidium* assez dense et abritée, supportant une faune variée, a été trouvée à Shaneshi (Idjwi) (Pl. III, fig. 3), mais ailleurs cette plante est clairsemée et exposée à l'agitation lacustre.

Le tableau suivant indique les conditions propres au milieu dans lequel on trouve les principales plantes aquatiques du lac Kivu.

TABLEAU 2.

Genre et espèce	Agitation lacustre	Nature du fond	Profondeur m
<i>Scirpus subulatus</i> VAHL ... ..	Forte	Fond sableux ou sablo-vaseux	0-2
<i>Paspalidium geminatum</i> (FORSK.) STAPF. ... ..	Forte		0-3
<i>Phragmites mauritianus</i> KUNTH ... ..	Moyenne		0-0,50 (max. 1)
<i>Cyperus articulatus</i> LINNÉ ... ..	Moyenne		0-0,50 (max. 1)
<i>Potamogeton pectinatus</i> LINNÉ.. ... ..	Moyenne	Fond sableux ou sablo-vaseux	0,50-4 (max. 5)
<i>Nymphaea</i> cf. <i>calliantha</i> CONARD ... ..	Moyenne à faible	Indifférent	0,5-2,5
<i>Najas marina</i> LINNÉ subsp. <i>armata</i> (LINDB. f.) HORN et RANTZIEN ... ..	Moyenne à faible	Sable pur	(2)-4
<i>Ceratophyllum submersum</i> LINNÉ ... ..	Faible à nulle	Surtout fonds de vase	(1-2 ?) (souvent flottant)
<i>Lemna</i> spp. . ... ..	Nulle	Flottant	—
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (LINNÉ) SCHLEID ... ..	Nulle		—

Souvent on peut distinguer 3 à 4 zones de végétation, en forme de bandes plus ou moins allongées et étroites. Elles se suivent dans un ordre variable, mais près de la rive on trouve toujours *Phragmites*; ensuite *Cyperus* et parfois *Scirpus*, plus loin *Scirpus* avec ou sans *Paspalidium*, enfin *Najas*, en profondeur; parmi toutes ces zones de végétation se trouve *Potamogeton* (photos : Pl. I, fig. 1; Pl. II, fig. 4).

#### b) LA FAUNE.

Actuellement, pour le peuplement d'insectes, nous ne pouvons qu'esquisser les grands groupements en question et signaler les groupes qui frappent par leur présence, absence ou abondance relative. Pour les Éphéméroptères et les Trichoptères, déjà déterminés, nous indiquerons les espèces typiques; elles sont les mêmes dans les différentes zones de végétation supérieure indépendamment de l'espèce végétale. Ceci semble valoir aussi pour la plupart des autres groupes d'invertébrés. Les groupes suivants sont représentés par des nombres variables dans tous les groupements définis plus bas: Nématodes, Oligochètes, Cladocères, Ostracodes, Copépodes, Hydracariens, larves de Chironomides; les Nématodes et Cladocères en petit nombre; les autres en nombres parfois très élevés; en général les Ostracodes sont prédominants par rapport aux Copépodes, en saison des pluies. Les Cladocères sont peu abondants près des rives exposées.

La faune des recouvrements d'algues (fig. 11 A, 11 B; tabl. 4).

Influence des mouvements de l'eau :

Au lac Kivu, l'agitation superficielle des eaux est forte durant toute la saison sèche et souvent sans interruption durant plusieurs jours (vents dominants de l'Est et du Sud-Est), faible à nulle en saison des pluies, excepté durant les tornades qui viennent du Nord-Est ou de l'Est. Les deux brises, de lac et de montagne, dominent toute l'année.

Dans l'ensemble l'agitation est forte sur toute la zone d'algues de la rive Nord et en général sur toutes les rives exposées au large. Exemple d'un biotope à algues soumis à cette agitation lacustre : bas-fond, km 203, route Bukavu-Goma (photo : Pl. V, fig. 1).

Par contre, dans certaines baies abritées, l'agitation est faible durant toute l'année et de petites quantités de matières organiques, surtout des débris végétaux, peuvent s'accumuler sur les fonds calcaires plats (Wahu) (photos : Pl. IV, fig. 1 et 2).

Ces conditions déterminent deux biotopes à végétation identique mais à éléments fauniques différents.

Un troisième biotope, à signaler ici, est formé par les algues vertes qui se développent dans les creux de rochers qui retiennent l'eau, mais qui ne sont pas en contact direct avec le lac.

Signalons enfin les algues recouvrant les roches sur lesquelles suintent les eaux chaudes de Katana : chute et petite mare au-dessous de celle-ci, se déversant dans le lac. La température élevée de l'eau (38-40° C), le courant assez fort, etc. créent un milieu particulier dont les habitants sont tous des formes adaptées.

Nous traiterons successivement :

- 1° Les algues soumises à l'agitation lacustre;
- 2° Les algues à l'abri de l'agitation lacustre.

Il existe évidemment tous les stades intermédiaires, aussi bien en profondeur (—5 à —10 m) qu'en surface et particulièrement le long des rives découpées (rive Nord) où de nombreuses petites baies, anses et marigots se sont formés. Les creux dans la roche volcanique à proximité du lac, mais entièrement isolés de ce dernier, se rattachent à la seconde catégorie.

1° Les algues soumises à une agitation plus ou moins forte et constante, en milieu rocheux (0 à environ —5 m) (fig. 11 A, 11 B; tabl. 4).

La pente de la rive est plus ou moins forte, d'où absence de matières organiques; les variations de la température sont faibles par le contact permanent avec les eaux du large; la teneur en oxygène est élevée. La faune présente une certaine ressemblance avec celle des eaux courantes et est caractérisée en général par la présence d'animaux non nageurs, mais grimpeurs et ayant un certain pouvoir d'attachement au substrat.

Parmi les habitants les plus typiques de ce milieu, il faut citer deux espèces de Turbellariés : *Macrostomum tuba* var. *verbekei* MARCUS, trouvé

exclusivement dans les algues du lac Kivu et *Plagiostomum lacustre* BAYLIS, espèce commune dans tous les lacs Est-africains (E. and E. MARCUS dét.); elles semblent strictement liées à la couche superficielle (0 à —0,35 m).

Les *Hirudinea* sont plus ou moins abondants, mais on les trouve également en profondeur (—0,35 à —7,5 m) et occasionnellement aussi dans d'autres milieux; ils sont représentés par le genre *Erpobdella* BLAINVILLE (fam. *Erpobdellidae*) (L. K. PAWLOWSKI dét.). Certaines espèces de ces deux groupes sont fréquentes dans les rivières torrentielles.

Parmi les insectes ce sont les larves de Trichoptères qui sont prédominantes et qui caractérisent le mieux ce groupement: les deux espèces principales, les plus grandes de taille et les plus abondantes, sont libres, c'est-à-dire ne font pas de fourreau, ce qui facilite certainement leurs mouvements; ce sont *Ecnomus* sp. cf. *kivuensis* MARLIER (fam. *Psychomyidae*) et *Cheumatopsyche* sp. (fam. *Hydropsychidae*).

On trouve en outre une petite espèce dont la larve vit dans un fourreau soyeux bivalve *Orthotrichia* sp. (fam. *Hydroptilidae*). *Ecnomus* est de loin le plus abondant et nous le désignons ici comme l'espèce-type de ce groupement; il semble vivre exclusivement dans ce milieu parmi les algues vertes et atteint son maximum d'abondance entre —0,35 et —3 m.

Les Éphéméroptères, peu nombreux, sont représentés principalement par des *Caenidae* (*Caenis* sp.), qui, avec leurs branchies antérieures en forme d'élytres, sont mieux équipés pour se maintenir dans ce milieu que les *Baetidae* (*Baëtis* sp.), nageurs agiles et errants, qui sont très peu abondants.

De nombreuses larves de *Chironomidae*, principalement de *Tanytarsini* et de *Tanypodinae*, habitent cette zone d'algues mais ne semblent pas caractéristiques de ce milieu; une faune analogue de *Chironomidae* se retrouve près de la rive Nord du lac Édouard. Au lac Kivu, les principales espèces relevées à l'état d'imago, près de la rive Nord, à Goma, sont les suivantes: *Polypedilum deletum* GOETGHEBUER, *Tanytarsus nigrocinctus* FREEMAN, *T. pseudomancus* GOETGHEBUER (*Tanytarsini*); *Pentaneura appendiculata* KIEFFER, *P. nilotica* KIEFFER et *Procladius brevipetiolatus* GOETGHEBUER (*Tanypodinae*) (P. FREEMAN dét.).

Dans les stations à 0 et —0,35 m nous avons trouvé de grandes quantités de larves vermiformes de *Ceratopogonidae*. Signalons encore parmi les Diptères quelques larves des familles *Anthomyidae*, *Scatophagidae*, *Ephydriidae* et *Dolichopodidae*, plutôt eurytopes et peu fréquentes, sauf la première. Les Odonates, les Coléoptères et les Hémiptères, à part les *Naucoridae*, sont rares dans ce milieu.

Un petit *Planorbidae*, *Gyraulus* sp., a été recueilli en abondance à 0 et —0,35 m, mais se retrouve aussi à —7,5 m où l'agitation est minime, ainsi que dans d'autres milieux. Le crabe *Potamon lirrangensis* RATHBUN n'est pas rare.

On remarquera l'absence totale de *Caridina* (*Decapoda*), de Collemboles et d'Hémiptères vivant à la surface ou nageant librement. *Caridina* est un des représentants les plus typiques des zones de végétation supérieure (cf. plus bas).

\*  
\*\*

Avec la profondeur, les conditions écologiques et la composition de la faune se modifient progressivement : c'est principalement l'agitation qui diminue. Jusqu'à —3 m et même jusqu'à —5 m la composition de la faune ne change pas notablement; certains Trichoptères et Éphéméroptères, tels que *Cheumatopsyche* et *Baëtis*, deviennent plus nombreux, tandis que les *Ecnomus* et les *Caenis* se font plus rares.

Quelquefois on trouve ici *Povilla adusta* NAVAS, mais cet Éphéméroptère est plus fréquent dans les milieux abrités.

Plus bas le tapis d'algues devient discontinu : parmi des filaments de ces algues vertes et des grains calcaires recueillis à —7,5 m, près de l'île Nyamaranga (n° 2122), il n'y avait plus que très peu de larves d'insectes autres que *Chironomidae*; parmi les Trichoptères, quelques larves à fourreaux composés de grains de sable (*Leptoceridae*); parmi les Éphéméroptères, quelques *Baëtis* sp.

Les larves de *Chironomidae* sont des formes apparentées ou identiques aux espèces littorales.

Ce milieu est habité par de nombreux *Gyraulius*; on y trouve, en outre, des nombres plus ou moins élevés d'Acariens, de Copépodes, d'Ostracodes, de Cladocères et de Vers : *Hirudinea*, *Oligochaeta* et *Nematoda*. La composition de cette faune est donc modifiée par rapport à celle habitant plus près de la surface, surtout en ce qui concerne les insectes, ce qui est dû à la nature de leur système trachéen, rempli de gaz et plus ou moins comprimé par une augmentation de la pression hydrostatique. Dans l'ensemble ce groupement doit donc être considéré comme une variante de celui décrit plus haut; c'est le cas également pour les espèces qu'on trouve dans le second biotope.

## 2° Les recouvrements d'algues à l'abri de l'agitation lacustre (tabl. 4).

Ici la possibilité d'accumulation de matières organiques sur un fond rocheux existe, si la pente et la profondeur sont faibles. Les variations journalières de la température de l'eau peuvent être plus fortes. Endroits typiques : baie de l'île Wahu (Ruanda); nombreuses petites anses et baies sur la rive Nord entre Kisenyi et Sake (photos : Pl. IV, fig. 3 et 4), etc. En ces endroits, algues et zones de végétation supérieure sont souvent mélangées et les groupements y sont plus ou moins mixtes.

Qualitativement le groupement qu'on trouve ici ne diffère que peu du précédent, mais c'est principalement la quantité de certaines formes qui varie; seuls les Turbellariés sont totalement absents en ce milieu, par contre les Hirudinés y sont abondamment représentés. Les Hémiptères aquatiques, en général, les Odonates, les Coléoptères et certains Éphéméroptères augmentent en nombre. Parmi ces derniers ce sont principalement *Baëtis* sp. (nageur) et les jeunes larves de *Povilla adusta* NAVAS (fouisseur).

Les Trichoptères et les *Chironomidae* sont moins fréquents, mais semblent représentés par les mêmes espèces. Les *Ecnomus* sont peu nombreux ou absents, les *Cheumatopsyche* par contre sont plus abondants.

Dans la baie de l'île Wahu nous relevons les espèces suivantes capturées à l'état d'imago : *Ecnomus kivuensis* MARLIER, *Orthotrichia* sp. parmi les Trichoptères ; parmi les Chironomidae : *Pentaneura dusoleili* GOETGHEBUER et toutes les espèces citées plus haut. Il est à remarquer que la plupart ont été capturées également à Vitshumbi, au lac Édouard.

Certaines formes apparaissent ici, quoique ne dépendant pas des tapis d'algues : *Gerridae* (surtout *Naboandelus bergevini* BERGROTH), vivant à la surface, souvent parmi les *Phragmites*; *Notonectidae* (*Anisops apicalis* STÅL), dépendant de la surface pour leur respiration et qu'on trouve dans d'autres milieux pourvu que l'agitation soit faible; *Corixidae* (surtout *Micronecta* spp.), qui sont phyto- et saprophages et liés à un milieu ayant une certaine teneur en matières organiques.

Dans la baie de l'île Wahu, 4 exemplaires de *Caridina* sp. ont été capturés sur *Najas*. Cette association *Caridina-Najas* a été observée également aux lacs Édouard et Albert (cf. plus bas).

3° Les creux de rochers entièrement isolés du lac mais situés dans la zone des embruns (photo : Pl. V, fig. 2).

On peut rattacher ce milieu aux précédents, quoique entièrement isolé du lac; l'eau du lac y est apportée lors des houles plus ou moins fortes et renouvelée régulièrement, mais les conditions y sont plus ou moins différentes de celles propres aux eaux littorales, en contact permanent avec le lac.

On y trouve un groupement pauvre en espèces et individus : une espèce de *Cloëon*, vivant parmi les algues vertes, semble la plus abondante et la plus typique de ce milieu. Des imagos et des proimagos d'une espèce du même genre ont été capturés en abondance près des lampes et au piège à lumière U.V. sur la rive Nord du lac où ces creux sont très nombreux.

On trouve parfois quelques larves de *Chironomus* type *plumosus* parmi les débris accumulés au fond; parmi les algues, les larves d'autres *Chironomidae*, de *Ceratopogonidae* et de Diptères Brachycères (*Anthomyiidae*, *Scatophagidae*, *Ephydriidae*) ne sont pas rares; fréquemment on trouve dans ces petites pièces d'eau quelques *Naucoridae* et quelques *Microvelia* (Hémiptères), des jeunes du Crabe commun du lac Kivu, *Potamon lirrangensis* RATHBUN et un petit Mollusque, *Gyraulus* sp.

La faune associée aux zones de végétation supérieure (fig. 11 C, 11 D, 12 A; tabl. 5 et 6).

Nous pouvons subdiviser les biotopes explorés en deux catégories, correspondant à des groupements de composition différente : 1° ceux où il y a peu d'accumulation de matières organiques; agitation moyenne; 2° ceux où il y a un apport et une forte accumulation de matières organiques, à proximité de l'embouchure d'une rivière, dans la zone de mélange des eaux; agitation moyenne à faible.

Ces conditions impliquent des différences dans la nature du fond, la température, la teneur en oxygène (putréfaction), la salinité, le taux en nitrate, la transparence de l'eau, la turbidité, et donc aussi dans le développement planctonique, la nourriture disponible, etc.

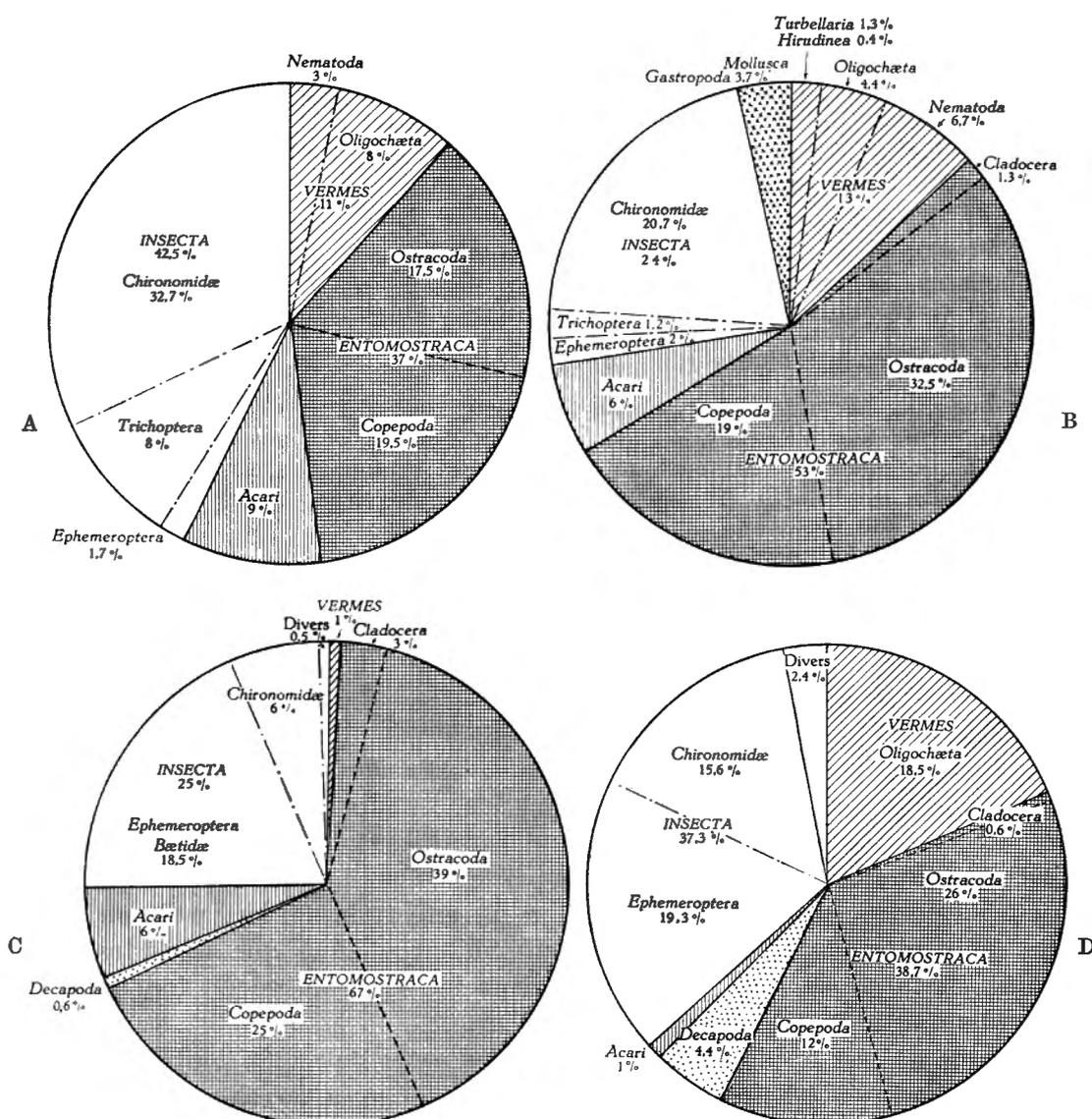


FIG. 11. — Lac Kivu :  
composition numérique de la faune littorale, associée aux zones de végétation.

A et B : algues vertes *Cladophora*;  
C : *Potamogeton pectinatus*; D : *Paspalidium geminatum* FORSK. (STAPP.).

- A. — 158 : Baie de Kabuno, rive Nord, 26.VII.1953.
- B. — 2105 a : Goma, rive Nord, 2.X.1953.
- C. — 2159 : Nyamisinga (île Idjwi), 12.I.1954.
- D. — 2084 : Shaneshi (île Idjwi), 15.IX.1953.

Les différents biotopes explorés se répartissent comme suit dans les deux catégories; dans la première catégorie (tabl. 5 et 6) :

a) Zone de *Potamogeton* assez dense à Katana (photo : Pl. II, fig. 1) et Nyamisinga (Est Idjwi), peu dense à l'Est de l'île Bugarura (Ruanda); fond de sable pur; eau claire; agitation lacustre moyenne; la partie explorée s'étend de 0,50 à 1,50 m de profondeur.

b) *Potamogeton* à Buloho (Nord Kalehe) et Bukavu (Km 6, route à Goma) (photo : Pl. I, fig. 1); *Paspalidium* à Shaneshi (Idjwi) (photo : Pl. III, fig. 3); débris divers accumulés au fond près de la zone de *Phragmites* dans les baies intérieures des îles Tshegera (P.N.A.) et Wahu (Ruanda) (photo : Pl. IV, fig. 2); fond sablo-vaseux, avec accumulation de petites quantités de débris organiques surtout végétaux plus ou moins décomposés; eau claire à légèrement trouble; agitation moyenne à faible; profondeur de la partie explorée de 0,25 à 1 m.

c) Végétation mixte à *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Nymphaea*, *Cyperus*, etc., à Nzulu, près de l'ancien débarcadère (photo : Pl. VI, fig. 2); fond dur à cendres volcaniques, débris végétaux, etc.; agitation moyenne à faible; profondeur 0,50-1 m.

Dans la seconde catégorie (tabl. 6) :

a) Zone de *Potamogeton* à Shaneshi (Idjwi) en face et près de l'embouchure de la rivière du même nom; *Potamogeton* et *Nymphaea* dans la baie au Nord de Kahondo (Ruanda) à proximité de l'embouchure de la rivière Nyamusenda; fond sablo-vaseux à vaseux; eau assez trouble (transparence maximum environ 1 m); agitation faible; profondeur 0,25 à 0,75 m.

b) Zone de *Ceratophyllum* très dense et étendue, à Shasha (Kirotche) près de l'embouchure de la rivière du même nom (photo : Pl. VI, fig. 3); fond de vase pure; eau très trouble (transparence environ 0,30 m); agitation faible à nulle; profondeur explorée de 0 à 0,5 m.

Description comparative des groupements (fig. 11 C, 11 D et 12 A).

Les groupes qui manquent, en général, dans les zones de végétation des deux catégories sont les Hirudinés et les Turbellariés. Un spécimen isolé de Sangsue a été recueilli pourtant parmi les *Potamogeton* à Nyamisinga (Idjwi), non loin de l'embouchure d'une petite rivière. Les organismes qui apparaissent en petites quantités sont *Caridina* sp. et certains Hémiptères aquatiques (voir plus bas). Totalement absent au large ainsi que dans les zones d'algues, *Caridina* est le plus abondant dans les zones de végétation dense où l'accumulation de matières organiques est forte.

Mais ce qui est le plus caractéristique des zones de végétation c'est l'abondance de certains Éphéméroptères (*Baetidae*) et la rareté ou l'absence de Trichoptères, qui sont d'ailleurs représentés par des espèces bien distinctes de celles des zones d'algues. Les Mollusques sont peu nombreux. A proximité de ces zones de végétation, les Collemboles et les Hémiptères vivant à la surface (*Gerridae*, *Veliidae*, *Mesoveliidae*) sont parfois très abondants.

En général, la plupart des autres groupes d'invertébrés sont les mêmes que dans les zones d'algues.

Parmi les Collemboles on trouve des *Poduridae*, des *Sminthuridae* et rarement quelques *Isotomidae*; les premiers sont les plus fréquents, mais dans les milieux les plus abrités les *Sminthuridae* sont parfois prédominants (Shasha, Tshegera). Dans les trois lacs étudiés ces insectes peuvent pénétrer juste en dessous de la surface de l'eau, se fixant sur les plantes aquatiques flottantes.

Les Odonates sont représentés principalement par des *Agrionidae*, parfois assez nombreux, des *Gomphidae* et des *Libellulidae* (vols massifs en novembre-décembre 1952 entre Goma et Sake et près de l'île Gombo dans le Sud du lac).

Les Hémiptères aquatiques varient assez fort en nombre dans les différentes zones, mais presque partout il y a quelques *Anisops apicalis* STÅL (*Notonectidae*) et quelques *Naucoridae* (*Laccocoris limigenus* STÅL et *Naucoris* sp.); suivant le milieu on trouve encore en petit nombre : *Plea pullula* STÅL (*Notonectidae*), *Ranatra* sp. (*Nepidae*) et *Sphaerodema* sp. (*Belostomatidae*). Nous avons capturé *Lethocerus cordofanus* MAYR, Belostomatide géant, au piège à U.V., à Kisenyi (Ruanda), Goma-base et Bukavu.

Les *Anisops* ne semblent pas limités ni aux zones de végétation, ni aux endroits vaseux, mais recherchent en général les eaux calmes; on les retrouve dans les mares de la plaine de la Rwindi. L'espèce commune du lac Kivu — *A. apicalis* — a été trouvée dans des milieux très divers : eaux claires sans végétation supérieure sur fond dur, zones de végétation très denses sur fond de vase et à eaux troubles, etc. Souvent elle est associée à une petite espèce de *Gerridae* : *Naboandelus bergevini* BERGROTH.

En général les Hémiptères *Hydrocorisae* carnivores semblent plus abondants dans les baies vaseuses à végétation dense (par exemple Kirotsche) que dans les baies à fonds de sable; il en est de même pour les Coléoptères aquatiques et les Odonates, également carnivores. Cette concentration est comparable à celle des poissons voraces dans certaines baies du lac Édouard.

Les *Corixidae*, qui sont plutôt phyto- et saprophages, sont très rares au lac Kivu et limités à quelques micro-habitats bien caractéristiques. Ils sont représentés par un petit nombre d'espèces de *Sigara* et de *Micronecta*. Parmi celles-ci il semble y avoir une spécialisation écologique semblable à celle décrite par MACAN, 1954, pour les espèces européennes. Cet auteur a démontré qu'il y a une succession d'espèces de *Corixidae* avec l'augmentation de matières organiques accumulées au fond. La végétation n'est pas déterminante pour la succession de *Corixidae* mais plutôt parallèle à celle-ci (MACAN et WORTHINGTON, 1951).

Les *Corixidae* se nourrissent de matières végétales qu'ils prennent en remuant le fond avec leurs pattes antérieures (HUNGERFORD, 1919; EKBLÖM, 1928; WEBER, 1930; MACAN, 1938-1954). Au lac Édouard, certains *Micronecta* vivent par centaines de milliers dans les baies vaseuses où, en outre, les eaux sont polluées et enrichies en sels minéraux par les déjections de nombreux Hippopotames : Vitsumbi, Kamande, Katwe. Au lac Kivu, ces mêmes espèces de *Micronecta* sont concentrées près des embouchures et dans la partie basse des rivières, plus ou moins polluées (cf. tabl. 3). Au lac Tanganika, *Micronecta* (gr. *butleriana* HUTCHINSON) a été trouvé jusqu'à 1 km de l'embouchure de la rivière Ruzizi, au large de Kibero.

Le tableau 3 résume les données acquises concernant la répartition et la fréquence des *Corixidae* au lac Kivu.

Parmi les Coléoptères, les *Hydrophilidae* sont peu fréquents, mais plus abondants que les *Dytiscidae*; ces derniers sont très rares excepté une grande espèce de *Cybister*. Les *Chironomidae* et *Ceratopogonidae* sont très abondants dans tous les milieux.

TABLEAU 3. — Répartition et fréquence des *Corixidae* au lac Kivu.

Station n°	Localité, date	Milieu	Transparence de l'eau	Nombre d'individus	Genre et espèce
Au filet troubleau.					
2159	Nyamisinga (baie Est Idjwi) 12.I.1954	Sur <i>Potamogeton</i> (à proximité d'une embouchure de rivière)	Eau claire	1	<i>Micronecta bleekiana</i> HORVATH
2087	Buloho (baie Nord Kalehe) 17.IX.1953	Sur <i>Potamogeton</i> (à proximité d'une embouchure de rivière)	Eau trouble	1	<i>Micronecta</i> gr. <i>bulleriana</i> HUTCHINSON
2088	Buloho (baie Nord Kalehe) 17.IX.1953	Dans rivière Kabira sur plantes diverses	Eau polluée très trouble	7	<i>Micronecta denticulata</i> HUTCHINSON et <i>dimidiata</i> POISSON
2090	Sekere (baie côte Ouest) 17.IX.1953	Dans rivière Makelele sur herbes diverses	Eau polluée très trouble	6	<i>Micronecta denticulata</i> HUTCHINSON et <i>bleekiana</i> HORVATH
2034	Kisenyi (Ru) 9.III.1953	Dans rivière Sebeya parmi graminées ( <i>Vossia</i> , e. a.)	Eau très polluée très trouble	2	<i>Micronecta bleekiana</i> HORVATH
Au piège à U. V.					
2044	Ile Idjwi (baie Nord-Ouest) 6.IV.1953	Près rives rocheuses et sableuses (algues et débris végétaux)	—	2	<i>Micronecta denticulata</i> HUTCHINSON
2046	Ile Wahu (baie intérieure) 7.IV.1953	Près rives rocheuses à sableuses (algues et végétation supérieure)	—	2	<i>Micronecta denticulata</i> HUTCHINSON
2060, 2061, et 2063	Goma-base 30.V au 3.VI.1953	Près des rives rocheuses exposées (à algues filamenteuses)	—	3	<i>Sigara sexlineata</i> REUTER
2043	Kisenyi (Ru) 4.IV.1953	Près embouchure rivière Sebeya	—	1	<i>Sigara sexlineata</i> REUTER
				3	<i>Micronecta denticulata</i> HUTCHINSON
2164, 2165	Sake (baie fermée) 12 et 18.III.1954	Près embouchure rivière Mutayo	Eau trouble	2	<i>Micronecta scutellaris</i> STÅL

Restent enfin les deux ordres les plus importants du point de vue spécialisation écologique, les Trichoptères et les Éphéméroptères.

Par rapport aux zones d'algues filamenteuses, l'abondance relative des deux groupes est inversée : grand nombre à très grand nombre de *Baetidae*; absence ou petit nombre de Trichoptères. Cette inversion est très marquée dans les zones de *Potamogeton* sur fond de sable, à eau plus ou moins claire et à agitation

moyenne. Ici les Trichoptères font souvent totalement défaut. Avec les méthodes d'échantillonnage utilisées nous n'avons jamais capturé un seul *Ecnomus* dans aucune des zones de végétation supérieure. *Orthotrichia* sp. (fam. *Hydroptilidae*) est la seule espèce que l'on rencontre assez communément. Elle semble relativement peu abondante dans les zones de *Potamogeton* (Nyamisinga, Bugarura, Nzulu) et de *Paspalidium* (Shaneshi); assez abondante dans les *Ceratophyllum* (Shasha). Le fourreau bivalve de cette espèce a été trouvé fixé sur les coquilles de *Bithynia* vivantes et sur des tiges de plantes, à Nzulu et à Shasha (Kirotsche).

Les déterminations des très nombreuses larves et larvules d'Éphéméroptères faites par G. DEMOULIN révèlent l'existence de deux espèces de *Baetidae*, l'une *Baëtis* sp., la plus commune, propre aux biotopes où l'accumulation de matières organiques est faible (catégorie 1), la seconde *Cloëon* sp., vivant à proximité de l'embouchure des rivières plus ou moins polluées, où l'accumulation des matières organiques est plus forte (catégorie 2).

Chez les larves de *Cloëon* sp. (grimpeuses), les branchies sont partiellement dédoublées et plus larges que chez les *Baëtis*; leur plus grande surface correspond à une plus faible teneur en O<sub>2</sub>. En effet, d'après les recherches de DODDS et HISAW nous savons qu'il existe un rapport direct, inversement proportionnel, entre la surface des branchies par unité de poids et le degré d'oxygénation de l'eau; ceci a été relevé d'ailleurs aussi chez d'autres insectes aquatiques, notamment les larves-nymphes de Plécoptères. L'influence du taux d'oxygène sur certaines larves d'Éphéméroptères a été discutée par MACAN et WORTHINGTON, 1951, l.c. (pp. 128 et 133). R. CHAUVIN, 1950, fait remarquer que le biotope influence la réaction des larves : « les larves torrenticoles de *Baëtis* meurent rapidement dans les eaux assez mal aérées où vivent les *Cloëon*; elles ne présentent pas une régulation des mouvements des branchies qui leur serait inutile, car elles vivent dans des eaux perpétuellement saturées d'oxygène; les larves de *Cloëon* par contre peuvent régler le nombre de leurs battements suivant la teneur en O<sub>2</sub> ».

L'espèce de *Baëtis* a été capturée parfois en très grand nombre : 2.500 dans les échantillons de Nyamisinga et de Buloho; c'est l'espèce la plus répandue dans toutes les zones de végétation sur fond plus ou moins sableux et dans les eaux claires.

Les *Cloëon*, quoique moins fréquents dans nos échantillons — de 800 à 1.000 larves à Kahondo et Kirotsche —, ont été capturés à l'état d'imago ou de pro-imago en grande quantité au moyen du piège à U.V. sur la rive Nord du lac (cf. plus haut).

*Caenis* sp., qui est plus ou moins typique des zones d'algues, se trouve parfois associé en assez grand nombre aux *Baëtis* et *Cloëon*.

Les larves-nymphes sont rampantes et vivent sur les fonds plus ou moins vaseux. Les larves fouisseuses de *Povilla adusta* NAVAS sont absentes des eaux libres mais communes dans les racines, etc.

Des Gastropodes vivants ont été trouvés à Katana, Buloho, Nzulu, Shaneshi, Nyamisinga (catégorie 1); Kahondo et Kirotsche (catégorie 2).

Signalons enfin que des centaines de larves d'*Anopheles pharoensis* THEOBALD ont été récoltées dans les *Ceratophyllum* à Kirotsche (baie de Kabuno). SCHWETZ, 1940, a observé en 1939 une forte multiplication de cette espèce, commune en Égypte, parmi les *Ceratophyllum*, dans la baie de Kabuno (Bobandana) au cours de l'éruption du volcan Nyamtagira de 1938 à 1941. A cette époque WOLFS, 1952, a mesuré un pH de 7 en surface parmi les plantes. SCHWETZ, 1941, suppose que *Ceratophyllum* exerce une attraction sur *A. pharoensis* comparable à celle exercée par *Pistia stratiotes* sur *Mansonioides*.

#### Données quantitatives.

a) Zone d'algues : station n° 2105a, rive Nord, km 202 de la route Bukavu-Goma; 2.X.1953; profondeur : 0,35 m. Cette station est très représentative pour toute la zone littorale du lac Kivu, constituée de travertins recouverts de tapis d'algues. Les nombres d'animaux recueillis (voir tabl. 4) permettent d'évaluer la production par hectare, pour une génération. En ce qui concerne les larves de *Chironomidae*, il y a probablement 5 à 6 générations par an, comme c'est le cas pour les *Chironomidae* benthiques. La longueur moyenne des larves de *Chironomidae*, habitant les zones de végétation en général, est de 5 mm; la plus grande largeur de la tête de 0,2 à 0,4 mm; d'après le tableau de SCHÄPERCLAUS (1928) le poids vivant d'une larve serait donc de 0,7 à 1,8 mg.

Sur base de 1 mg de poids vivant par larve (moyenne), on obtient les valeurs suivantes :

nombre de larves par m<sup>2</sup> = 5.000; par hectare = 50.000.000;  
poids par hectare par génération : 50.000.000 mg ou 50 kg.

Ensemble, les Éphéméroptères et les Trichoptères représentent des quantités à peu près équivalentes. Au total le poids vivant des larves de ces trois groupes, qui constituent la fraction la plus importante de la matière vivante, s'élève donc à 100 kg par hectare par génération. La production annuelle est un multiple de ce chiffre .

Pour les algues en surface (+0,25 à —0,25 m), la production en larves de *Chironomidae* est d'environ 10 kg par hectare par génération, donc nettement moins que la zone immédiatement plus profonde. A la station n° 2105b (en surface), nous avons recueilli environ 1.000 larves de *Chironomidae* au m<sup>2</sup>, à la station n° 158 (profondeur 0,5 m) environ 3.700.

b) Zones de végétation supérieure : au lac Kivu, les deux groupes représentant la plus grande quantité de matière vivante sont les *Chironomidae* et les Éphéméroptères (tabl. 5). A la station n° 2087 (profondeur 1 m), leur nombre au m<sup>2</sup> peut être estimé à 6.000 (60.000.000 par ha). Calculé sur la même base que ci-avant, leur poids vivant serait donc de 60 kg par hectare par génération.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

1° L'envahissement des rives par des dépôts calcaires et leur recouvrement d'algues forment une des caractéristiques les plus importantes du lac Kivu. La nature rocheuse de ces rives et leur forte exposition aux eaux du large ont déterminé en grande partie le groupement animal qui habite les tapis d'algues.

2° La pauvreté en espèces du peuplement d'insectes de la zone littorale doit être attribuée en premier lieu à la consolidation des fonds meubles et en second lieu à la faible surface des biotopes à végétation flottante ou enracinée.

3° Les principales caractéristiques de la faune littorale, par lesquelles elle se différencie de celle des deux autres lacs, sont les suivantes :

a) Rareté très prononcée des Hydrocanthares, spécialement *Dytiscidae*.

b) Abondance numérique de Trichoptères *Ecnominae* dans les recouvrements d'algues en milieu rocheux et d'Éphéméroptères *Baetidae* dans les zones de végétation en milieu sableux ou vaseux; suivant la nature du fond et de la végétation le rapport Trichoptères / Éphéméroptères s'inverse.

c) Abondance relative de *Turbellariae*; rareté de *Culicidae*; densité faible et répartition limitée de *Caridina nilotica*, très répandu dans les deux autres lacs.

d) Rareté et distribution très restreinte des *Micronecta (Corixidae)* dans des biotopes plus ou moins riches en matières organiques, localisés presque exclusivement dans ou à proximité des estuaires de rivières. Les espèces existantes, qui sont les mêmes que dans les autres lacs, montrent, comme dans ces derniers, une succession suivant la nature du fond et sa teneur en matières organiques.

## c) QUELQUES EAUX VOISINES DU LAC KIVU (tabl. 7).

1. Sake : baie entièrement isolée du lac Kivu par une coulée de lave large de 300 m et qui a remblayé plus de 50 m de profondeur (1938-1941) (photo : Pl. VI, fig. 4). Station n° 2100, 27.IX.1953; 14-18 h; fond vaseux. Échantillon prélevé sur la végétation de la rive (Graminées, *Sium* ?) à proximité de l'embouchure de la rivière Mutayo. Profondeur maximale : 45 m. Conditions physiques (station n° 135 du 14. VII. 1953) : t° 21,8° C en surface, 20,5° C à — 45 m; transparence 1,5 m; couleur 18 à 20. Propriétés chimiques : conductivité 980,3 en surface; pH = 8,21 en surface; 7,65 à — 45 m; alcalinité 8,70 à 9,55; dureté (° français) : 22,90 et 25,10 respectivement à 0 et — 45 m; la température et toutes les autres valeurs sont les mêmes que pour les eaux du large du lac Kivu. Composition de l'eau modifiée par les apports de deux rivières, rivière Sud et rivière Mutayo, au Nord, se jetant dans la baie fermée. Oxygène jusqu'au fond (I. ELSKENS et J. KUFFERATH).

La composition de la faune est la même que celle des baies protégées du lac Kivu en ce qui concerne les invertébrés inférieurs, Vers, Entomostracés, Insectes, etc. (voir relevé tabl. 7); seul parmi les Mollusques nous y avons trouvé en abondance une forme qui semble inexistante dans le lac Kivu même : *Lymnaea natalensis* KRAUS (150 ex.). Les Batraciens y semblent plus abondants aussi qu'au lac Kivu tandis que la faune ichthyologique est entièrement introduite (jeunes d'*Haplochromis* cf. *graueri* près de l'embouchure de la rivière Mutayo).

Lors de la formation du barrage volcanique, toute la faune de la baie de Sake a été détruite; depuis lors, elle a été repeuplée et les poissons y abondent.

2. Lac Vert ou lac Rwabikari sur la route Goma-Bukavu, environ au Km 190 : lac cratère de 18 m de profondeur au centre, 9 m du côté Est où passe la route (altitude 1505)

à 45 m au-dessus du plan d'eau (1.460 m) (photo : Pl. VII, fig. 1). Station n° 2067, 8.VI. 1953, près de la rive Nord, sur fond sablo-vaseux, couvert de nombreux ébris végétaux.

Conditions physiques (station n° 143 du 17.VII.1953) : t° eau de surface à 12 h 23,5°C; transparence 0,30 m; couleur 20-21. Propriétés chimiques de l'eau de surface (station n° 123 du 9.VI.1953 à 12 h) : conductivité 838,2; pH 9,80; alcalinité 7,40; dureté 2,6; absence de CO<sub>2</sub>. Ce lac cratère est caractérisé par un développement périodique intense de phytoplancton (*Microcystis*) qui donne une teinte vert-olive à l'eau (juin-juillet en 1953). En dehors de ces périodes de développement phytoplanctonique l'eau est vert-brun ou brunâtre et la transparence augmente un peu. Sauf d'innombrables larves de *Chaoborus* (*Sayomyia*) *ceratopogones* THEOBALD il n'y avait pas de zooplancton au moment de notre visite. Près du fond et des rives les Ostracodes sont très abondants.

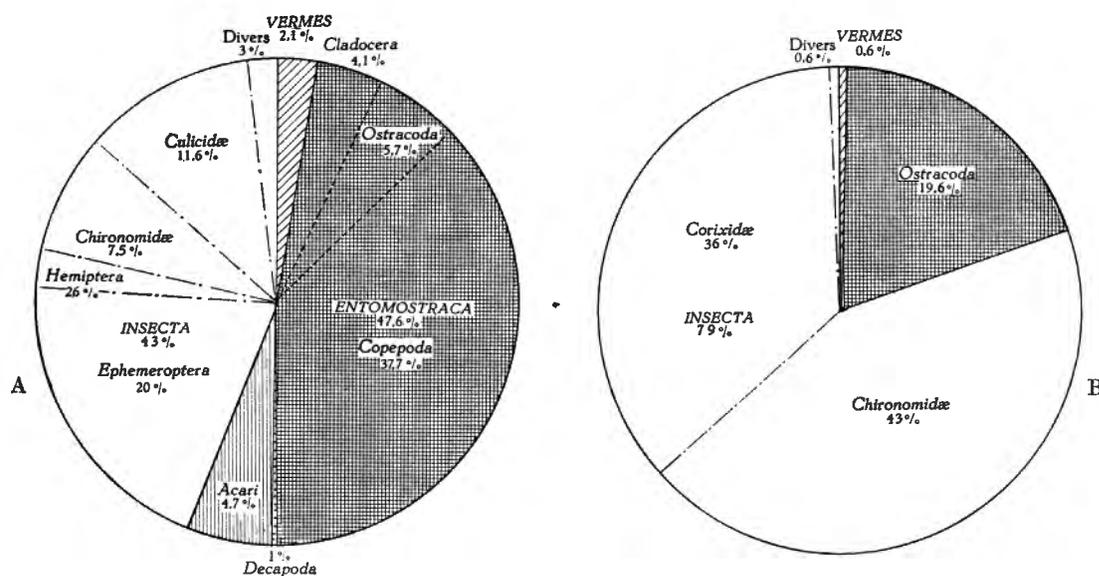


Fig. 12. — Lac Kivu et lac Vert (Goma) : composition numérique de la faune.

A : faune littorale associée à *Ceratophyllum*; B : faune benthique et épibenthique.

A. — 2092 : Lac Kivu, baie de Kabuno, Shasha (Kiroche), 18.IX.1953.

B. — 2067 : Lac Vert (route Goma-Sake), 8.VI.1953.

La faune benthique (fig. 12 B) est constituée presque uniquement de larves de *Chironomus* type *plumosus* (72 %) (longueur : 6-19 mm) et de *Chironomus* type *Endochironomus* (28 %) (longueur : 6,5-10,5 mm) vivant dans la vase du fond et de très nombreux *Corixidae* principalement *Micronecta scutellaris* STÅL et *M. denticulata* HUTCHINSON.

*Nilodorum brevipalpis* KIEFFER (*Chironomidae*) est l'espèce la plus commune capturée à l'état d'imago près de ce lac; sa larve benthique est abondante dans tous les lacs Est-africains. En surface, les Hémiptères des familles *Gerridae*, *Veliidae* et *Mesoveliidae* sont très abondants. Quelques Acariens, quelques Nématodes et quelques rares Copépodes ont été également recueillis (relevé tabl. 7).

La présence de vase ainsi que l'absence de CO<sub>2</sub> rendent possible la vie aux larves de *Chaoborus*, ce qui n'est pas le cas pour le lac Kivu. A l'époque où le développement de phytoplancton est maximum, nous avons capturé ces larves dans l'eau (près de la surface ?) durant le jour.

Il n'y a pas de Mollusques ni de poissons dans le lac Vert.

TABLEAU 4.

Zone d'algues	2105 b	2105 a	158	6	2122	2047 b	2045
	Route Bukavu-Goma Km 202 2.X.1953 Tapis d'algues vertes en surface 1/16 m <sup>2</sup>	Route Bukavu-Goma Km 202 2.X.1953 Algues vertes Prof. : 0,35 m 1/4 m <sup>2</sup>	Baie de Kabuno : rive Nord 26.VII.1953 Algues vertes Prof. : 0,50 m Env. 1/20 m <sup>2</sup>	Goma-base 28.XI.1952 Algues vertes Prof. : 3 m Env. 1/5 m <sup>2</sup>	Bassin d'Ishungu : île Nyamaranga 9.X.1953 Dépôts calcaires et algues vertes Prof. : 7,50 m 1/10 m <sup>2</sup>	Ile Wahu (Ru) : baie intérieure 8.IV.1953 Algues parmi zone à <i>Phragmites</i> Prof. : 0 à 1 m Agitation lacustre faible	Ile Idjwi : baie de Luvomiga (Nord-Ouest) 7.IV.1953 Algues parmi blocs de roche Prof. : 0 à 0,25 m
<i>Turbellaria</i> ... ..	14	60	—	—	—	—	—
<i>Hirudinea</i> ... ..	—	21	—	—	2	22	84
<i>Oligochaeta</i> ... ..	74	190	18	13	22	41	8
<i>Nematoda</i> ... ..	21	292	7	22	21	1	128
<i>Cladocera</i> . ... ..	—	56	—	2	4	—	5
<i>Ostracoda</i> . ... ..	170	1.400	40	142	66	30	186
<i>Copepoda</i> . ... ..	2.540	825	44	128	12	3	206
<i>Decapoda</i> . ... ..	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acarina</i> ... ..	1	265	21	30	62	2	44
<i>Collembola</i> ... ..	—	—	—	—	1	—	1
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	2	87	4	11	1	27	8
<i>Odonata</i> ... ..	—	—	—	—	—	1	3
<i>Hemiptera</i> ... ..	—	—	—	—	—	—	88
<i>Trichoptera</i> ... ..	9	53	18	54	2	2	14
<i>Coleoptera</i> ... ..	—	—	—	—	—	—	3
<i>Diptera total</i> .. ...	66	891	74	708	44	4	43
<i>Chironomidae</i> ... ..	58	630	74	700	44	—	17
<i>Ceratopogonidae</i> .. ...	6	258	—	6	—	—	4
Autres .. ...	2	3	—	2	—	—	22
<i>Gastropoda</i> ... ..	4	162	—	—	292	3	—

TABLEAU 5.

Zones de végétation supérieure (littoral)	2083	2087	2159	2163	2205	2095
	Katana	Buloho	Nyamisinga	Ile Bugarura (Ru)	Bassin de Bukavu, km 6 route Goma	Nzulu (Kitcharo)
	15.IX.1953	17.IX.1953	12.I.1954	12.I.1954	13.IV.1953	18.IX.1953
	<i>Potamogeton</i>	<i>Potamogeton</i>	<i>Potamogeton</i>	<i>Potamogeton</i>	<i>Potamogeton</i>	<i>Potamogeton</i> et <i>Nymphaea</i>
	Fond : sable	Fond : sablo-vaseux + humus	Fond : sable	Fond : sable	Fond : sable	Fond : cendres volcaniques et humus
	Prof. : 0,50 m	Prof. : 0,50 m	Prof. : 0,50-1,25 m	Prof. : 0,50-1 m	Prof. : 0,50 m	Prof. : 0,50-1,25 m
	Volume : env. 150 l	Volume : env. 500 l	Volume : env. 500 l	Volume : env. 150 l	Volume : env. 100 l	Volume : 150-200 l
<i>Turbellaria</i> ... ..	—	—	—	—	—	—
<i>Hirudinea</i> ... ..	—	—	1	—	—	—
<i>Oligochaeta</i> ... ..	27	11	88	2	3	15
<i>Nematoda</i> ... ..	7	5	20	1	—	3
<i>Cladocera</i> ... ..	5	5	412	2	1	1
<i>Ostracoda</i> ... ..	9	100	5.200	508	1	326
<i>Copepoda</i> ... ..	68	56	3.300	420	32	163
<i>Decapoda</i> ... ..	3	—	76	—	18	—
<i>Acarina</i> . ... ..	26	65	812	42	1	168
<i>Collembola</i> ... ..	8	91	10	154	3	1
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	19	2.500	2.460	6	62	40
<i>Odonata</i> . ... ..	—	14	36	—	—	4
<i>Hemiptera</i> ... ..	4	1	1	92	2	4
<i>Trichoptera</i> ... ..	—	—	10	3	2	12
<i>Coleoptera</i> ... ..	2	1	14	—	—	8
<i>Diptera</i> total ... ..	174	402	803	18	64	329
<i>Chironomidae</i> ... ..	163	390	650	16	—	300
<i>Ceratopogonidae</i> ... ..	9	9	150	—	—	22
Autres ... ..	2	3	3	2	—	7
<i>Gastropoda</i> ... ..	4	3	3	—	—	20

TABLEAU 6.

Zones de végétation supérieure (littoral)	2084	2096	2200	2201	2084 b	2162	2092
	Shaneshi  16.IX.1953 <i>Paspalidium</i> Fond : sable, humus et débris végétaux  Prof. : 0,50 m  Volume : env. 250-300 l	Ile Tshegera (P.N.A.)  18.IX.1953 <i>Phragmites</i> Fond dur : humus et débris végétaux  Prof. : 0,50-1 m Volume : env. 100 l	Ile Wahu (Ru)  18.III.1953 <i>Potamogeton,</i> <i>Najas;</i> racines <i>Phragmites</i> et <i>Cyperus</i>  Prof. : 1-3 m  Volume : quelques tiges	Ile Wahu (Ru)  6 et 7.IV.1953 <i>Phragmites,</i> <i>Cyperus,</i> <i>Najas</i>  Prof. : 1-3 m  Volume : quelques tiges	Shaneshi  Estuaire rivière Shaneshi 16.IX.1953 <i>Potamogeton</i> Fond : sable  Prof. : 0,50-1 m Volume : env. 100 l	Baie Nord Kahondo Estuaire rivière Nyamusenda 12.I.1954 <i>Potamogeton</i> et <i>Nymphaea</i> Fond vaseux  Prof. : 0,50-1 m Volume : env. 500 l	Kirotche  Estuaire rivière Shasha 18.IX.1953 <i>Ceratophyllum</i> Fond : vase et limon  Prof. : 0-0,5 m Volume : env. 500 l
<i>Turbellaria</i> ... ..	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hirudinea</i> ... ..	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oligochaeta</i> ... ..	292	3	1	2	98	43	87
<i>Nematoda</i> ... ..	—	3	—	—	—	23	9
<i>Cladocera</i> . ... ..	3	9	—	—	10	48	180
<i>Ostracoda</i> . ... ..	500	850	—	1	52	1.600	250
<i>Copepoda</i> . ... ..	205	1.350	—	—	46	325	1.645
<i>Decapoda</i> . ... ..	92	9	1	4	1	7	45
<i>Acarina</i> ... ..	10	68	—	—	11	185	206
<i>Collembola</i> ... ..	371	385	—	1	20	30	1.026
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	321	13	20	9	86	958	872
<i>Odonata</i> ... ..	—	4	8	2	—	5	30
<i>Hemiptera</i> ... ..	4	5	—	10	—	19	117
<i>Trichoptera</i> ... ..	2	—	—	1	—	—	21
<i>Coleoptera</i> ... ..	20	2	3	—	5	3	18
<i>Diptera</i> total .. ...	287	62	2	20	62	100	873
<i>Chironomidae</i> ... ..	235	55	—	—	39	58	330
<i>Ceratopogonidae</i> .. ...	33	5	—	—	22	37	—
Autres .. ...	19	2	—	—	1	5	543
<i>Gastropoda</i> ... ..	2	—	—	1	—	11	7

TABLEAU 7.

Eaux voisines du lac Kivu	2100	2067	2082 a	2082 b	2082 c
	Baie fermée de Sake 27.IX.1953 Graminées près rivière Mutayo Fond : vaseux Prof. : 0-0,5 m Volume : env. 300 l	Lac Vert Route Goma-Sake 8.VI.1953 Éch. du fond près de la rive Prof. : 0-0,5 m Volume : env. 500 l	Eaux chaudes de Katana		
			15.IX.1953	15.IX.1953	15.IX.1953
			Mare et torrent en dessous chute; roche et algues; sol limoneux t° 38° C	Torrent près niveau du lac; algues sur roche t° 34° C	Mare en dessous chute algues t° 38° C
<i>Turbellaria</i> ... ..	—	—	—	—	—
<i>Hirudinea</i> .. ...	—	—	—	—	—
<i>Oligochaeta</i> ... ..	108	—	50	84	27
<i>Nematoda</i> .. ...	18	14	4	9	—
<i>Cladocera</i> .. ...	45	—	—	—	—
<i>Ostracoda</i> .. ...	3	440	2	76	224
<i>Copepoda</i> .. ...	104	1	—	1	—
<i>Decapoda</i> .. ...	10	—	—	—	—
<i>Acarina</i> ... ..	52	2	46	63	88
<i>Collembola</i> . ...	30	—	14	—	2
<i>Ephemeroptera</i> ..	233	—	—	—	—
<i>Odonata</i> ... ..	9	—	—	—	—
<i>Hemiptera</i> . ...	19	812	—	—	—
<i>Trichoptera</i> ... ..	—	—	—	—	—
<i>Coleoptera</i> .. ...	—	—	5	1	—
<i>Diptera</i> total ... ..	182	973	844	23	—
<i>Chironomidae</i> ... ..	160	970	692	10	26
<i>Ceratopogonidae</i> ... ..	20	—	66	13	—
Autres ... ..	2	3	38	—	—
<i>Gastropoda</i> . ...	151	—	110	131	1.140

3. Les eaux chaudes de Katana qui se déversent dans le lac et qui forment des chutes à une centaine de mètres au-dessus du niveau du lac; une petite chute, une mare et un torrent à une dizaine de mètres au-dessus du lac. Température de l'eau 38 à 40° C. Des algues vertes filamenteuses se développent dans cette eau et de très nombreux mollusques *Hydrobiidae* se développent dans la mare.

Au moment de se jeter dans le lac Kivu la température de l'eau a encore 37° C et de nombreux poissons se concentrent à cet endroit.

Les groupes d'invertébrés qu'on a trouvés parmi les algues de ce milieu thermal sont : *Chironomidae*, *Ceratopogonidae*, *Psychodidae*, etc. en grand nombre; quelques Coléoptères, Hydracariens, Ostracodes et Isopodes; parmi les Vers : quelques Nématodes et de nombreux Oligochètes. *Simulium* ainsi que d'autres insectes ne sont pas représentés dans ce milieu (relevés faunistiques : tabl. 7, n° 2082 a, b et c).

### III. — LES SÉDIMENTS ET LEUR FAUNE.

Les sédiments du lac Kivu sont trop différents entre eux et d'un bassin à l'autre, pour en donner une description générale. Nous décrirons donc pour chaque bassin séparément, les sédiments ainsi que leur faune.

#### a) BASSIN DE BUKAVU.

En dessous de 50 m le fond est constitué de vase pure où, au toucher, il n'est pas possible de percevoir des grains sableux et où l'analyse révèle une dominante de matières organiques. Ces vases contiennent de 35 à 40 % de matières volatiles (= matières organiques + CO<sub>2</sub> lié + eau de combinaison + SO<sub>2</sub> + éventuellement de petites quantités d'autres substances). Le tableau 8 donne le résultat de l'analyse granulométrique de deux sables et de deux vases du bassin de Bukavu.

Au-dessus de 40 m les sédiments deviennent de plus en plus sableux et au-dessus de 30 m il n'y a plus que des sables purs plus ou moins grossiers.

Deux sédiments sableux de composition très différente ont été recueillis dans la baie de Shangugu (station n° 2155) à —10 m : un sable très grossier, plus ou moins sphérique, brun jaunâtre, dont la fraction 0,2 à 1 mm constitue 83,5 %, celle supérieure à 1 mm 3,1 %; la fraction inférieure à 0,05 mm est pratiquement nulle. Un sable semblable, à grains plus parfaitement sphériques et plus grands encore, a été trouvé sur la petite plage Est de l'île Wahu (Ruanda); ces sables littoraux semblent être formés par destruction de tufs calcaires.

Le second sédiment trouvé dans cette baie est un sable rougeâtre, moins grossier, à grains irréguliers, plus ou moins arrondis ou non (photo : Pl. XVI, fig. 1). Ici la fraction supérieure à 1 mm est nulle; celle de 0,2 à 1 mm constitue 78 %; celle de 0,1 à 0,2 mm, 12 %; la fraction inférieure à 0,02 mm, 6,3 % (voir tabl. 8).

Parmi les Diatomées (frustules) identifiées dans les vases de ce bassin nous devons signaler d'abord *Cosmarium*, extrêmement abondant dans tous les échantillons; ensuite, dans l'ordre de leur abondance décroissante: *Synedra*, *Surirella*, *Cymbella*, *Rhopalodia*, *Pinnularia*. A la station n° 2121 (—81 m) il s'agit d'une espèce de *Cosmarium* proche de *kivuense* CONRAD (L. VAN MEEL dét.).

TABLEAU 8. — Pourcentage des différentes fractions granulométriques <sup>(1)</sup> et de la matière organique de quatre sédiments du bassin de Bukavu.

Station n°	Pro-fondeur	Sédiment et faune	> 1 mm	0,2-1 mm	0,1-0,2 mm	0,05-0,1 mm	0,02-0,05 mm	< 0,02 mm	Matières organiques
2155	10 m	Sable grossier rond	3,10	83,54	12,43	0,78	0,12	—	—
2155	10 m	Sable rouge plus fin	—	77,99	12,07	3,23	0,36	6,32	—
2115	35 m	Vase sableuse à <i>Chironomidae</i>	—	61,72	12,00	8,22	2,10	15,93	35
2121	81 m	Vase pure semi-liquide à <i>Chironomidae</i>	—	3,77	6,12	24,41	14,81	50,86	40,6

<sup>(1)</sup> Méthode par lévigation à l'appareil de KOPECKY (voir e. a. A. DEMOLON, 1952, *Dynamique du Sol*, p. 173).

La plus grande concentration de coquilles vides de Mollusques se trouve entre —10 et —25 m, mais on en trouve parfois encore dans les vases profondes jusqu'à —92 m; la plupart des coquilles appartiennent aux familles *Planorbidae*, *Melanoides* et *Hydrobiidae* (*Gastropoda*); les coquilles de *Bivalvia* sont plus rares.

Des valves d'Ostracodes ont été recueillies à la station n° 2155 à —10 m, sur fond sableux. Nous n'avons pas retrouvé d'Ostracodes dans les vases à plus grande profondeur, mais certaines espèces y existent probablement.

Les conditions chimiques en profondeur diffèrent de celles régnant dans les autres parties du lac Kivu, à cause du mélange annuel des eaux jusqu'au fond; il y a donc oxygénation périodique des vases.

Dans la figure 13 (p. 74) la courbe B montre la limite inférieure de l'oxygène dissous au cours de l'année 1953. Il n'y a que très peu de CO<sub>2</sub> libre dans l'eau du bassin de Bukavu.

Le taux d'oxygène près de la vase reste toujours assez élevé; même en période de stratification les quantités d'hydrogène sulfuré près de la vase sont faibles.

Le tableau suivant donne les quantités d'oxygène et d'hydrogène sulfuré près du fond à différentes époques de l'année, au bassin de Bukavu.

TABLEAU 9.

Station n°	Date	Fond à	Profondeur de l'échantillon	O <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	H <sub>2</sub> S
		m	m	mg/l	% sat.	mg/l
27	18.I.1953	63	60	0,44	6,0	—
37 a	22.II.1953	62	42	1,58	21,4	—
37 b	22.II.1953	62	60	0,22	3,0	—
81	29.III.1953	95	55	0,48	6,5	0,2
81	29.III.1953	95	90	—	—	1,1
109	12.V.1953	75	50	0,47	6,4	—
109	12.V.1953	75	60	—	—	0,6
189	8.IX.1953	97	95	2,00	27,0	—
269	5.X.1953	87	85	1,15	15,5	—
293	7.XI.1953	90	90	1,11	14,8	—
312	22.XII.1953	100	50	1,14	15,5	—

Tous les groupes habituels sont représentés dans les sédiments du bassin de Bukavu, quoique en quantités faibles. Les vases profondes sont peuplées principalement de larves rouges de *Chironomidae* du genre *Chironomus* s.l. type *plumosus*. En outre elles contiennent, en quantités variables, des larves de *Tanypodinae*, genre *Tanypus* sp. Ces larves sont plus nombreuses dans la zone intermédiaire sablo-vaseuse, située vers —35m (photo : Pl. XVI, fig. 3).

Le sédiment constitué de sable très fin, brun jaunâtre, recueilli dans la baie Est de Shangugu à 23 m de profondeur (station n° 2141), héberge une faune à composition nettement différente de celle qui peuple les sédiments vaseux et sablo-vaseux, les plus fréquents au bassin de Bukavu. Cette faune est composée de *Tubificidae* et de *Chironomidae* (*Tanypus* sp. et *Chironomus* type *plumosus*). Elle diffère de la faune des sédiments vaseux, indépendamment de leur profondeur, 1° par la présence de *Tubificidae*, 2° par la prédominance de *Tanypodinae* par rapport au *Chironomus* type *plumosus*.

En Europe, les larves du groupe *plumosus* et surtout celles du groupe *anthracinus* habitent principalement les zones profondes des lacs eutrophes. Elles sont rares dans les étangs et manquent dans les eaux polluées et saumâtres. Ce sont les larves du groupe « *anthracinus* » qui ont été désignées initialement par THIENEMANN (1913, 1915) sous le nom de « *bathophilus* », comme formes typiques des lacs profonds et eutrophes ou « *Chironomusseen* » du Nord de l'Allemagne. Les espèces de ces groupes n'ont qu'une génération par an, en zone tempérée. Au lac Kivu, particulièrement au bassin de Bukavu, il semble y avoir 5 à 6 générations par an.

Après la période du brassage les vases profondes se dépeuplent. En janvier 1954, soit environ cinq mois après le principal brassage de 1953, la vase profonde était complètement dépourvue de larves et la stratification rétablie.

\*  
\*\*

Outre les grands *Chironomus*, les Tanypodines sont les Chironomides les plus couramment observés en vol dans la région des lacs; ils sont souvent même plus abondants que les *Chironomus*. Aux lacs Kivu et Édouard, les espèces les plus communes sont *Tanytus brevivalpis* KIEFFER, *T. guttati-pennis* GOETGHEBUER, *Procladius brevipetiolatus* GOETGHEBUER et *Clinotanypus claripennis* KIEFFER (P. FREEMAN, dét.). Les larves de ces espèces habitent les fonds de vase et vivent en compagnie des larves de *Chironomus*, aussi dans les vases profondes, peu ou non oxygénées; elles supportent le manque d'oxygène.

Les larves de *Tanypodinae* ne font pas de fourreau et se déplacent librement et rapidement; celles des régions tempérées sont carnivores et mangent les larves d'Anopheles, Orthocladines, Tendipedines et de leur propre espèce (LENZ, 1936); certaines des espèces vivant dans les lacs étudiés seraient phytophages d'algues (W. W. MACDONALD, 1956). D'après LENZ l.c. ces larves seraient plus faciles à capturer par les poissons que les larves de *Chironomus* et elles seraient consommées en grandes quantités.

Dans la zone littorale au Sud du bassin, le milieu benthique n'est pratiquement pas peuplé à cause des remous constants des sédiments sableux rouges. Ailleurs, 95 % des rives sont constituées de dépôts calcaires et de roches couvertes d'algues, comme dans le reste du lac. Ces sédiments rocheux proprement dits ne sont pas peuplés sauf une mince couche superficielle incrustée d'algues. Le benthos littoral peuplé d'insectes est donc très restreint et se limite à quelques creux, ou très petites baies à fond sablo-vaseux, couverts d'humus, de débris organiques, etc.; ils contiennent en général une faune très variée composée de Vers, Entomostacés, Acariens, Collembolés, larves d'Insectes, etc.

Les nombreuses exuvies de *Chironomidae*, flottant à la surface de l'eau au centre du bassin de Bukavu, le 14.X.1953, appartiennent au genre *Chironomus*.

\*  
\*\*

Le nombre de larves de *Chironomidae* dans la vase profonde du bassin de Bukavu (—50 à —100 m) atteint en moyenne 193 par m<sup>2</sup>, le maximum étant de 380 par m<sup>2</sup> (station n° 2121 à —81 m). Ce nombre est très faible comparativement aux nombres trouvés dans les autres lacs Est-africains et dans les lacs tempérés.

Ce petit nombre de larves ainsi que le fait que dans 6 stations seulement sur 11 nous avons retrouvé des larves est dû certainement en partie au fonctionnement imparfait à grande profondeur de la benne de PETERSEN. Ces chiffres sont donc des minima.

Si l'on tient compte de 6 générations par an dans le bassin de Bukavu, la production annuelle est de  $193 \times 10.000 \times 6$  soit 11.580.000 larves de *Chironomidae* par hectare, soit environ 46,3 kg par hectare de poids essoré et 11,5 kg/ha de poids sec. Le poids essoré moyen d'une larve adulte du type *Chironomus plumosus* (taille moyenne 12,5 mm) est de 4 mg, le poids sec moyen de 1 mg (voir tabl. 31). Il faut faire remarquer qu'une petite partie seulement des vases du bassin de Bukavu est peuplée durant toute l'année et que la partie profonde n'est peuplée que durant la période de mélange des eaux soit de juillet à décembre; 2 à 3 générations peuvent se développer au cours de cette période.

#### b) BASSIN D'ISHUNGU.

Quatre sédiments de nature très différente ont été recueillis dans ce bassin. Dans deux stations au large de la côte Ouest la drague contenait une petite quantité de sédiment noir, granuleux. Probablement une partie du sédiment a été lavée lors de la remontée, qui a été faite dans de mauvaises conditions (stations n° 2110 à —40 m et n° 2124 à —71 m). Dans la station n° 2111 à —48 m nous avons recueilli du sable blanc, pur et assez grossier, en petite quantité également. Ce n'est que dans la station n° 2123 à —85 m que nous avons récolté de la vase pure, noire. Cette vase était très riche en Diatomées : *Cosmarium* en très grand nombre, *Synedra*, *Cymbella*, *Surirella*, *Rhopalodia*, *Pinnularia*, *Gomphonema*, *Navicula* sp. diversae, *Cyclotella* ?, *Amphora* ?, *Epithemia* ?.

Seul le sédiment noir granuleux n° 2110 (—40 m) contenait quelques larves de *Tanytus* et de *Chironomus* s. l. juvéniles; ceci indique que notre échantillon était fortement lavé, car ces larves sont des habitants typiques de la vase.

Comme quatrième sédiment nous devons signaler les grains calcaires formés autour d'algues vertes (station n° 2122) (photo : Pl. II, fig. 2). La présence d'algues vertes à cette profondeur. —7,5 m, semble correspondre au maximum de transparence de l'eau, mesurée au disque de SECCHI, et qui atteint 6 à 7 m.

La composition chimique de ces grains calcaires est assez différente de celle des travertins de la surface; ils contiennent 48,9 % de matières volatiles, 79,9 % de  $\text{CaCO}_3$  et 8,4 % de  $\text{MgCO}_3$ , le rapport  $\text{CaCO}_3/\text{MgCO}_3$  étant égal à 9,5; la matière organique (+ l'eau de combinaison) représente 9,3 %.

Lors d'une précipitation purement chimique le rapport  $\text{CaCO}_3/\text{MgCO}_3$  serait égal à 10 environ. Actuellement l'eau du Kivu contient en moyenne 10 à 20 fois autant de Mg que de Ca en poids, mais  $\text{MgCO}_3$  est 100 fois plus soluble que le  $\text{CaCO}_3$ .

Dans le sédiment en question le rapport  $\text{CaCO}_3/\text{MgCO}_3$  n'est que légèrement inférieur à 10. Par contre, pour la couche superficielle des travertins de surface

qui sont recouverts de touffes d'algues épaisses, ce rapport est égal à 5,3; la matière organique (+ eau de combinaison) représente 10,1 % (voir tabl. 10).

Ceci semble indiquer que la présence d'algues vertes modifie la composition de ces dépôts calcaires, plus spécialement leur taux de calcium, soit durant leur formation, soit après. Pour les grains calcaires cette influence aurait été faible, ce qui correspond à la petite quantité d'algues trouvées. Par contre, dans les travertins cette action biologique paraît avoir été plus intense, surtout près de la surface où le développement d'algues est le plus fort (voir tabl. 10). D'autre part, l'action biologique n'est peut-être pas seule responsable de ces différences, car les taux de Ca et de Mg dissous dans l'eau ont pu varier sous l'influence des éruptions volcaniques.

TABLEAU 10. — Composition chimique des travertins et dépôts calcaires au lac Kivu (d'après I. ELSKENS).

Substratum	Matières volatiles à 1.100° C sur matières sèches	Cendres	Matières organiques + eau de combinaison	CaCO <sub>3</sub>	MgCO <sub>3</sub>	Indosé	Rapport CaCO <sub>3</sub> /MgCO <sub>3</sub>
	%		%				
Travertin de surface (avec algues) ... ..	49,5	50,5	10,1	73,2	13,8	2,9	5,3
Travertin de 2-3 cm de profondeur (sans algues)...	44,8	55,2	1,4	86,6	10,2	1,8	8,5
Grains calcaires à — 7,5 m (avec peu d'algues) ...	48,9	51,1	9,3	79,9	8,4	2,4	9,5

La faune de ce sédiment est très différente de celle des fonds de vase ou de sable et est composée en grande partie d'espèces micro-phytophages. Signalons parmi les *Chironomidae* de nombreuses larves phytophages voisines du genre *Glyptotendipes* vivant dans un fourreau soyeux; quelques larves d'*Ablabesmyia*; quelques rares larves de Trichoptères et d'Éphéméroptères (*Baetidae*); de nombreux Acariens, Entomostracés et Vers: Nématodes, Oligochètes et Hirudinés. Enfin, de nombreux Mollusques (*Gyraulus* sp.) vivants; des coquilles vides de *Melanoides* et de *Hydrobiidae*. Cette faune est comparable à celle des zones d'algues en surface (voir chapitre précédent).

c) « GRAND LAC » : BASSIN DE KALEHE, BASSIN A L'EST D'IDJWI  
ET BASSIN NORD.

Dans les nombreuses baies du grand lac le fond est généralement constitué de vase à partir de —20 m environ, parfois à partir d'une plus faible profondeur encore (—8 m, station n° 2132, baie de Buloho). A l'extrémité des baies on trouve des dépôts récents de sable grossier principalement là où une petite rivière se jette dans le lac. A Shaneshi, cette plage de sable s'étend de la surface jusqu'à —20 m environ, à Buloho de 0 jusqu'à —7 m environ.

Le cône de vase et de limon, qui se dépose devant l'embouchure des rivières, est en général d'une faible étendue mais se trouve à des profondeurs variables, suivant la pente de la côte. A Shaneshi le cône de vase s'étend de —20 à —40 m environ; à Buloho il se trouve près de la surface, devant l'embouchure de la rivière Kabira.

Partout ailleurs, où il n'y a pas eu dépôt récent de matières meubles, les rives sont constituées de formations calcaires recouvertes d'algues vertes filamenteuses du genre *Cladophora* (fam. *Chlorophyceae*). Ces travertins s'étendent jusqu'à des profondeurs très variables (cf. échosondages). A quelques endroits, il y a du sable sur une rive exposée; c'est le cas pour certaines parties de la rive Ouest de l'île Idjwi, bordées d'une frange de *Phragmites*.

Sur les rives exposées les sédiments vaseux sont plus rares encore et limités à des creux, anses ou très petites baies plus ou moins isolées et abritées du large, où débris organiques et parfois aussi cendres volcaniques s'accumulent.

On y trouve une faune benthique avec *Chironomus* type *plumosus* comme principal représentant; en outre, des *Caenidae* (*Ephemeroptera*), *Cybister gschwendtneri* GUIGNOT (*Coleoptera*, *Dytiscidae*), des *Libellulidae* (*Odonata*), quelques *Acarie*s, etc. (station n° 2106, Mazuka, km 202, route Bukavu-Goma, photo : Pl. IV, fig. 4).

D'après les échosondages et l'échantillon n° 321 recueilli à —330 m au large de Keshero, les fonds des bassins profonds sont constitués de vase. C'est une vase brun pâle, plus ou moins liquide, sans grain à grossissement de  $\times 500$ ; composée de petites masses amorphes jaunâtres à jaune orange et de petits grains plus foncés, clairsemés de débris végétaux et animaux : morceaux de feuilles et têtes de larves de *Chironomidae*. Elle contient un grand nombre de frustules de Diatomées : *Synedra* (CC), *Pinnularia* (C), *Cosmarium*, *Navicula*, *Surirella*, *Rhopalodia*. Dans les vases moins profondes on retrouve surtout *Cosmarium*.

Dans la partie comprise entre la cuvette profonde et la rive (zone littorale) l'échosondage révèle le plus souvent des fonds durs, roches et travertins. Pourtant un dragage effectué au moyen de la drague de GILSON entre —80 et —100 m, à 1 km de la rive en face de Shaneshi (île Idjwi) (n° 2126), nous prouve l'existence de sable brun jaunâtre assez grossier à cette profondeur contenant de nombreuses coquilles vides de Mollusques. L'échosondage nous montre aussi l'existence

de nombreux creux, particulièrement sur la rive Nord constituée de roche volcanique; ces creux contiennent un fond de débris organiques et de cendres volcaniques, et sont peuplés de larves de *Chironomus* s.l. dans la zone oxygénée.

Le tableau 11 donne la teneur en matières volatiles pour quelques vases du grand lac.

TABLEAU 11.

Station n°	Localité	Profondeur m	Matières volatiles %
2127	Shaneshi	21	29,69
2132	Buloho	8	31,47
2161	Kaneke	27	8,77
321	Keshero	330	38,75

Les grands fonds ne sont pas peuplés en raison de l'absence permanente d'oxygène et de la présence de gaz toxiques. Dans la figure 13, la courbe G représente la limite inférieure de l'oxygène au large de Goma dans le grand bassin Nord.

Dans le grand lac, nous n'avons pas trouvé d'organismes benthiques en dessous de 40 m de profondeur. Dans la zone littorale la vase est habitée par de très

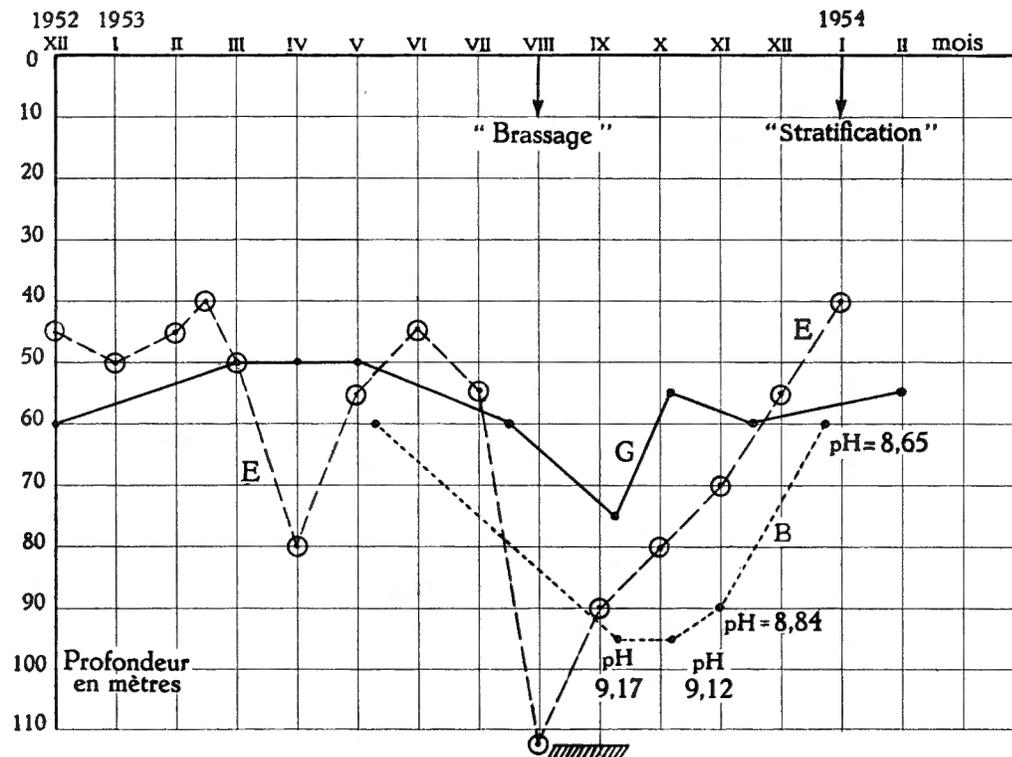


FIG. 13. — Limite inférieure de l'oxygène aux lacs Kivu et Édouard.  
Lac Kivu : G = au large de Goma (bassin Nord); B = au bassin de Bukavu.  
Lac Édouard : E = au large, vers la rive Ouest.

nombreuses larves de *Chironomus* type *plumosus* et de *Tanypus* sp. La plus grande densité a été trouvée à —21 m dans le cône de vase devant la rivière Shaneshi : 430 larves/m<sup>2</sup>, dont 32 % de *Tanypodinae* (photo : Pl. XVI, fig. 2). Dans les baies de Buloho et de Kaneke les mêmes larves habitent la vase à des profondeurs variant de 41 à 19 m. A Buloho leur densité était de 220 larves/m<sup>2</sup> à —19 m. Signalons la rareté de *Tubificidae* et l'absence de Mollusques dans les sédiments recueillis. Pour l'ensemble du lac Kivu la densité moyenne des larves, peuplant la vase, atteint 185 par m<sup>2</sup>. Leur maximum de densité se situe vers 20 m de profondeur.

Dans certains dépôts calcaires moins durs on trouve parfois à la surface, des galeries de *Povilla adusta* NAVAS (*Ephemeroptera, Compsuridae*) : Kitcharo, travertins de formation récente. Un autre biotope, habité plus fréquemment par *Povilla*, est constitué par les troncs d'arbres tombés à l'eau et plus ou moins incrustés de calcaire. *Povilla* y creuse des galeries typiques (photo : Pl. III, fig. 2). Sur les rives rocheuses et boisées du lac (rive Nord, îles Idjwi, Wahu, Ndagambwa, Bugarura, etc.) c'est le principal substrat où les larves de *Povilla* peuvent trouver un habitat adéquat. Ils sont moins nombreux dans les recouvrements d'algues, mais fréquents dans les racines et tiges de Graminées et de Cyperacées.

#### d) BAIE DE KABUNO.

En dessous de 10 m il y a de la vase partout; au-dessus de 10 m le fond est vaso-sableux ou constitué de sable pur, dans lequel se trouvent de nombreuses coquilles vides de Mollusques (—9 m, station n° 2136). Partout la vase est très fine, sans granulation au toucher, ni au microscope, collante, brun noirâtre à noir verdâtre; elle contient environ 30 % de matières organiques (n° 2137, vase noire à —27 m) et de nombreuses frustules de Diatomées, diminuant en profondeur : *Synedra*, *Cyclotella*, *Rhopalodia*, *Pinnularia*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Surirella* (photo : Pl. XVI, fig. 4).

Contrairement aux autres vases du lac Kivu, *Cosmarium* y est totalement absent. Mais ces vases se distinguent plus particulièrement par des inclusions gélatineuses très collantes, rondes ou aplaties et généralement jaunâtres, parfois noirâtres, contenant de nombreuses Diatomées, fragments de micas, etc. Partout les vases de la baie de Kabuno ont une forte teneur en hydrogène sulfuré et en anhydride carbonique; ces gaz empêchent toute vie animale dans ces sédiments. L'analyse granulométrique révèle une forte proportion de la fraction poudre + précolloïde (J. BOURCART et CL. FRANCIS BŒUF, 1942).

Les grandes quantités de CO<sub>2</sub> libre, dissoutes en profondeur (12 mg/l à —15 m) comme dans la zone oxygénée, sont probablement en partie d'origine volcanique (D. SCHMITZ et J. KUFFERATH, 1955). Elles créent un milieu très acide à pH 5 environ au fond, à —150 m (pH = 6,75 à —50 m; pH = 7 environ à —15 m). Un mélange régulier des eaux n'a pas lieu dans la baie de Kabuno et la couche aérobie est très mince. Le CO<sub>2</sub> libre remonte jusqu'à —15 m environ (fig. 22); le niveau supérieur de l'hydrogène sulfuré varie entre —10 et —20 m.

TABLEAU 12. — Taille et poids essoré des larves benthiques de *Chironomus* s. l. type *plumosus* et de *Tanytus* sp. recueillies au lac Kivu.

Station n°	Profondeur m	Nombre	Longueur totale mm	Plus grande largeur de la tête mm	Poids essoré moyen d'une larve mg
1. <i>Tanytus</i> sp.					
2115	35	5	7,0-8,5	0,50	0,74
2117	30-60	11	6,5-9,0	0,40	0,52
2121	81	3	7,5-8,0	0,37-0,40	—
2141	23	13	4,0-7,5	0,40-0,45	—
2127	21	13	5,0-9,0	0,43	—
2132	19	9	6,0-10,0	0,40	—
2. <i>Chironomus</i> s. l. type <i>plumosus</i> .					
2115	35	19	11,0-14,0 8,5- 9,5	0,46-0,53	3,00
2117	30-60	18	11,0-16,0 8,0-10,0	0,45-0,55	2,80
2121	81	30	11,5-16,5	0,52-0,53	4,00
2139	92	5	12,0-15,0	0,50	—
2141	23	7	8,5-12,0	0,50	—
2122	7,5	16	8,0-11,0	—	—
2127	21	27	10,5-15,0 7,0- 9,0	0,50-0,56	—
2132	19	12	9,5-16,0	0,52	2,50

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

1° La surface des fonds en contact avec les eaux oxygénées est très faible : 12 % environ de la surface totale du lac; une petite partie seulement de ces fonds est constituée par des sédiments vaseux ou sableux, habitables par les animaux benthiques; ces sédiments sont surtout localisés près des embouchures de rivières, dans les creux naturels et dans les baies peu profondes.

2° Les sédiments contiennent de 8 à 40 % de matières organiques; les Diatomées y sont très nombreuses et leur quantité augmente avec la profondeur (milieux peu alcalins); les genres les plus fréquemment représentés sont *Cosmarium*, *Pinnularia*, *Surirella*, *Synedra*, *Cyclotella*. Des accumulations de coquilles de Mollusques se trouvent à toutes les profondeurs, mais elles sont plus abondantes entre 10 et 30 m.

3° En profondeur, les sédiments sont constitués principalement de vase organique

mais ils sont de nature plus diverse dans la zone littorale et sublittorale; suivant la teneur en matières organiques et la finesse des grains on peut distinguer deux biotopes extrêmes à faune nettement différente (bassin de Bukavu).

4° La faune benthique est de faible densité et pauvre en espèces. Le maximum de densité des larves de *Chironomidae* se situe vers 20 m de profondeur; le maximum du nombre de larves, trouvées par m<sup>2</sup>, s'élève à 430; la moyenne pour tout le lac est de 185 par m<sup>2</sup>; pour le bassin de Bukavu elle est de 193 par m<sup>2</sup>, ce qui correspond à un poids sec de 11,5 kg par hectare par an.

Seuls les *Chironomidae* et les *Tubificidae* vivent dans les sédiments oxygénés de nature assez diverse. La faune benthique s'appauvrit rapidement avec la profondeur et ne descend pas au-dessous de 40 m; elle ne constitue qu'une fraction peu importante du peuplement du lac Kivu.

5° Les sédiments apportés par les affluents sont très précieux pour le lac Kivu car ils permettent l'accroissement ou le maintien d'un benthos côtier constamment menacé par la formation de dépôts calcaires. Ce benthos côtier est important comme lieu de reproduction et de première croissance de certains poissons.

#### Groupements d'invertébrés du lac Kivu comparativement aux groupements de poissons.

##### 1° Les groupements du milieu benthique.

- a) Fonds de vase : *Chironomus* type *plumosus*, *Tanypus* et *Procladius*.
- b) Fonds sablo-vaseux : *Chironomus* type *plumosus*; *Tanypus*; *Tubificidae*.
- c) Grains calcaires : faune littorale des zones d'algues, appauvrie; *Chironomidae* : *Glyptotendipes* et *Ablabesmyia*.

Ce milieu n'est pas exploité par les poissons; les sédiments fins, riches en Diatomées, sont parfois consommés par *Tilapia nilotica* LINNÉ; les nymphes de *Chironomidae* par *Barilius moorii* BOULENGER, au moment où elles viennent éclore.

##### 2° Le peuplement du milieu pélagique.

Copépodes et Cladocères. *Caridina*, *Chaoborus* et Poissons manquent.

##### 3° Les groupements associés aux zones de végétation (littoral).

A. — Tapis d'algues vertes : *Cladophora*.

a) Milieu rocheux, agitation lacustre forte : présence de Turbellariés et de Hirudinés, plus ou moins abondants; absence de *Caridina nilotica* ROUX. Nombreuses larves de *Chironomidae* et de Trichoptères; parmi ces derniers les plus caractéristiques sont : *Ecnomus* cf. *kivuensis* MARLIER et *Cheumatopsyche* sp. Parmi les Éphéméroptères : surtout *Caenis* sp., plus rarement *Baëtis* sp. Peu d'Odonates, d'Hémiptères et de Coléoptères. Mollusques : *Gyraulus* sp. parfois très abondant.

Poissons : espèce typique *Haplochromis astatodon* REGAN, ensuite *H. graueri* BOULENGER, *H. wittei* POLL, *H. paucidens* REGAN; *Clarias lazera* CUVIER et VALENCIENNES et *Barbus altianalis* BOULENGER (A. HULOT dét.).

b) Même milieu à l'abri de l'agitation lacustre : groupement de composition légèrement modifiée par rapport au précédent, le rapprochant de celui des zones de végétation supérieure : Turbellariés et *Caridina* absents. Certains Hémiptères liés à la surface (*Anisops*, *Gerridae*) présents en assez grand nombre. Parmi les Éphéméro-

ptères, *Baëtis* sp. devient plus abondant par rapport à *Caenis* sp. Les Trichoptères y sont plus rares.

Poissons : *Barilius*; nombreux *Haplochromis* (*H. graueri* BOULENGER et *H. wittei* POLL sec. HULOT, 1956).

c) Creux des roches volcaniques et autres, où des algues vertes se développent : *Chironomus* type *plumosus*; un Éphéméroptère assez abondant : *Cloëon* sp., parmi les algues, avec des larves d'autres *Chironomidae* et de Diptères Brachycères. Quelques *Naucoridae* et *Microvelia*; un petit Planorbide *Gyraulus* sp. et jeunes du crabe *Potamon* sp.

TABLEAU 13. — Stations à *Chironomidae* benthiques au lac Kivu : données générales et nombre de larves par m<sup>2</sup>.

Station n°	Bassin ou baie	Date	Pro-fondeur m	Nature du fond	Volume de l'échantillon l	Nombre de larves par m <sup>2</sup>	Remarques
2115	Bukavu	8.X.1953	35	Vase+sable	3	270	—
(2117)	Id.	Id.	30-60	Vase	25	(660)	Non quantitatif
2120	Id.	Id.	50	Id.	7-8	140	—
2121	Id.	Id.	81	Id.	15	380	—
2139	Id.	14.X.1953	92	Id.	7	80	—
2141	Bukavu (Shangugu)	Id.	23	Sable	3-4	250	<i>Tubificidae</i>
2142	Bukavu	Id.	72	Vase	15	40	—
2110	Ishungu	7.X.1953	40	Sable+(vase)?	1	70	—
2127	Ouest Idjwi (Shaneshi)	9.X.1953	21	Vase	15	430	—
(2131)	Côte Ouest (Komboho)	Id.	(41)	Id.	15	(10)	Non quantitatif
2132	Id.	Id.	19	Id.	15	220	—
2160	Côte Est (Kaneke)	12.I.1954	31	Id.	6-7	40	—
2161	Id.	Id.	27	Id.	12	110	—

B. — Zones de végétation supérieure (fond sableux ou vaseux).

a) Milieu sableux à sablo-vaseux à l'écart des estuaires de rivières : végétation constituée principalement de *Potamogeton*; agitation moyenne à faible. Absence totale de Turbellariés et de Hirudinés; apparition de *Caridina nilotica*; absence ou rareté de Trichoptères; les espèces existantes sont très différentes de celles des zones d'algues; espèce principale : *Orthotrichia* sp. Éphéméroptères très abondants; espèce caractéristique : *Baëtis* sp. Hémiptères : *Anisops*, *Plea* et de nombreux *Gerridae* et *Mesoveliidae*. *Gastropoda* peu nombreux.

Poissons : jeunes de *Tilapia nilotica* LINNÉ et *Haplochromis* (cf. *graueri*) (Shaneshi, Nyamisinga) (J. VERBEKE leg.). En outre, même groupement qu'en milieu rocheux, à cette différence que *Haplochromis astatodon* REGAN y est beaucoup plus rare (A. HULOT, 1956).

b) Milieu vaseux à proximité de l'embouchure d'une rivière; végétation : *Potamogeton* ou *Ceratophyllum*; agitation faible à nulle. Même groupement que le précédent, mais où *Baëtis* sp. est remplacé par *Cloëon* sp. Les formes suivantes sont plus nombreuses dans les *Ceratophyllum* que dans les *Potamogeton* : *Plea*, *Gerridae*, *Veliidae* et *Mesoveliidae* (*Hemiptera*); *Orihotrichia* sp. (*Trichoptera*), *Sminthuridae* (*Collembola*) et *Caridina*. Mollusques assez nombreux à Kahondo et Kirotsche. Parmi les *Ceratophyllum* : *Anopheles pharoensis* THEOBALD.

Poissons : concentration de *Barbus altianalis* BOULENGER, surtout juvéniles (A. HULOT, 1956); jeunes de *Tilapia nilotica* LINNÉ (Kirotsche) et de *Haplochromis* (cf. *graueri*) (Kahondo, Shaneshi) (J. VERBEKE leg.).

#### CHAPITRE IV.

### LES BIOTOPES DES LACS ÉDOUARD ET ALBERT.

#### I. — DONNÉES GÉNÉRALES.

##### a) MESURES PHYSICO-CHIMIQUES.

###### Température de l'eau.

Lac Édouard : L'évolution de la température des eaux du large à —1, —20 et —50 m a été reproduite à la figure 14. Les variations de la température de l'eau sont plus marquées dans les baies, mares, etc., mais les maxima observés ne sont pas plus élevés que ceux mesurés au large, où nous avons noté à —1 m entre 11 et 14 h des valeurs variant de 25,15° à 30,42° C. Près des rives nous avons mesuré 21° C à 8,30 h dans la baie de Vitshumbi, devant le gîte; 27,9° C à 10 h, au centre de la baie de Kamande; 26,4° C à 12 h en face de l'embouchure de la rivière Luniasenge; 26,5° C à 12,30 h dans la baie de Katwe et au large de Kiavinionge. Dans les rivières, près de l'embouchure, les températures varient de 18,7° C à 22,9° C entre 10 et 12 h (Talia, Duka, Lubilia, Rwindi, Nyamugashania).

Dans une mare temporaire isolée, située dans la plaine de la Rwindi, à proximité de la rive Sud du lac, la température était, en fin de saison sèche, de 26,2° C à midi. Sous une couverture de végétation de *Jussiaea* nous avons mesuré dans une mare 24,3° C à 14 h (n<sup>os</sup> 3042-3043). Dans le lac cratère de Katwe l'eau atteint une température de 41° C.

Lac Albert : Les variations de la température de l'eau à —1, —20 et —40 m, au large, ont été reproduites à la figure 14. Les variations locales et journalières sont du même ordre de grandeur que celles notées au lac Édouard. A —1 m la température maximum est de 1,8° C plus élevée qu'au lac Édouard.

## Transparence et couleur.

Lac Édouard : Au large la transparence varie de 1,9 à 3 m, la couleur de 14 à 22. La figure 15 représente ces variations au cours d'un cycle annuel. Près des rives la transparence et la couleur diffèrent assez fortement de celles observées au large; dans la baie de Vitshumbi nous avons noté 0,5 m et une couleur variant

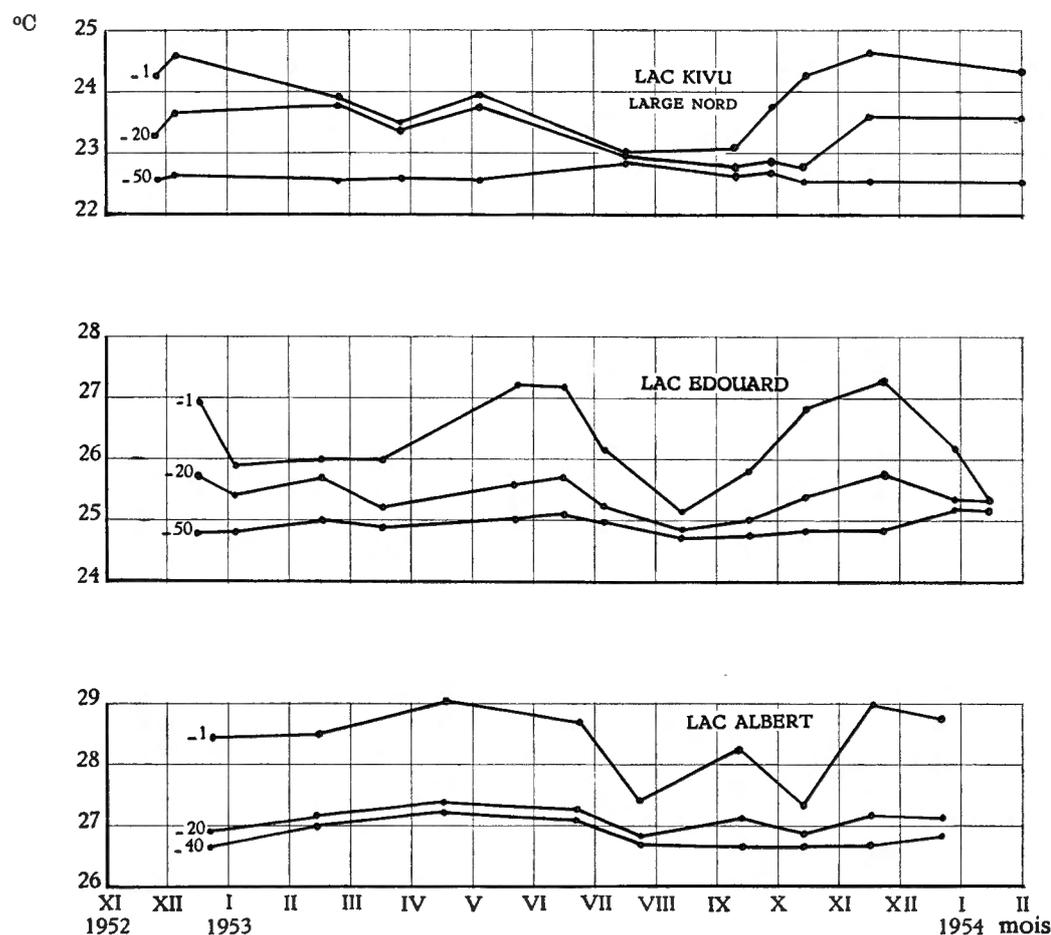


FIG. 14. — Variations de la température de l'eau à — 1, — 20 et — 40 ou — 50 m aux lacs Kivu, Édouard et Albert. Le refroidissement de l'eau de surface se fait en juin-juillet et un brassage des eaux a lieu dans les trois lacs à la même époque environ (juillet-août).

du jaune-brun au vert-brun; dans les baies de Kamande et de Katwe la transparence ne dépasse jamais 0,25 à 0,35 m, la couleur de l'eau y est d'un vert pâle à vert jaunâtre. Devant l'estuaire des rivières de plaine, les eaux sont très troubles également et d'un brun-gris à brunâtres; le disque de SECCHI disparaît entre 0,25 et 0,50 m. Face à l'estuaire des rivières de montagne ou des torrents, les eaux sont limpides et la transparence atteint un mètre environ, près de la rive.

Lac Albert : Les variations de la couleur et de la transparence de l'eau, au large, ont été reproduites à la figure 16. Dans ce lac, couleur et transparence

ne varient pas de la même façon que dans les deux autres lacs, mais comme dans ces derniers, leurs variations sont parallèles aux variations de la quantité de plancton (comparer fig. 16 et 18). On remarquera que la transparence des eaux du lac Albert est, en moyenne, nettement supérieure à celle des eaux du lac Édouard.

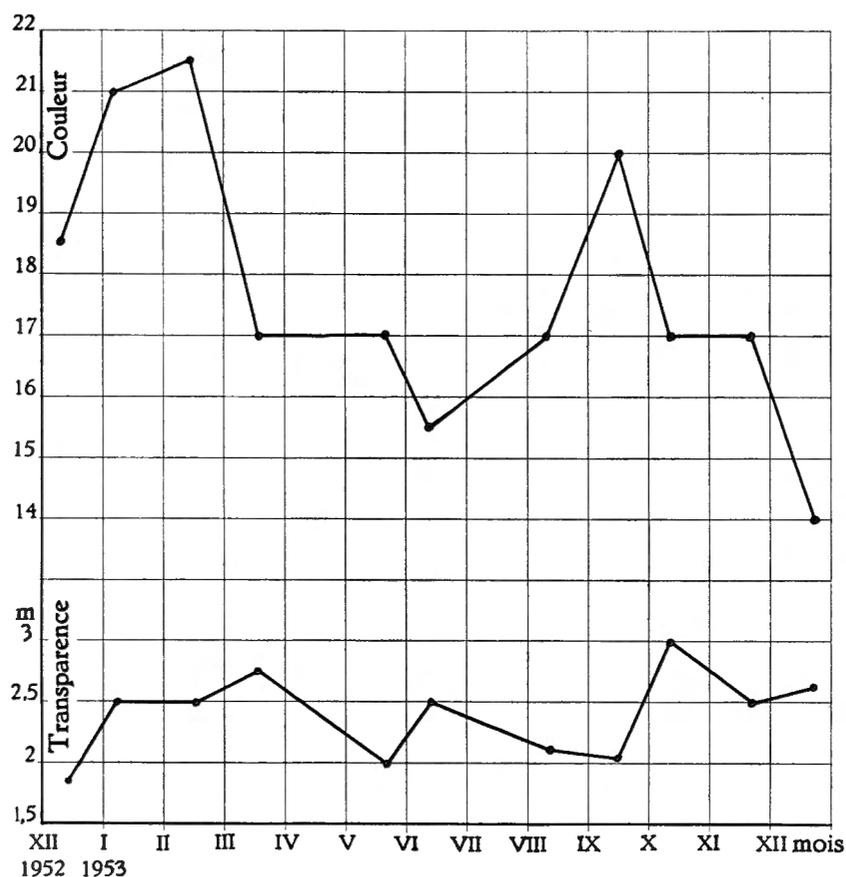


FIG. 15. — Lac Édouard : large côte Ouest; variations de la couleur et de la transparence de l'eau au cours d'un cycle annuel.

#### Dosages et analyses.

Lac Édouard : Dans des eaux à pouvoir tampon aussi fort que celles des lacs Kivu, Édouard et Albert, et à réserve alcaline très élevée, le pH ne varie pratiquement pas. Pour le lac Édouard on peut noter les valeurs suivantes : 8,89 à 9,2 au large en surface; 8,23 dans la baie de Vitshumbi et 9,40 dans la baie de Kamande; dans la baie de Katwe deux mesures ont donné respectivement 9,31 et 9,83 (voir tabl. 14).

Dans la baie de Katwe, l'alcalinité totale varie de 5,5 à 6,6 m éq./l, la dureté de 13,1° à 15,1° français. Au large et dans les autres baies la première est de 10 environ, la seconde de 23,5° à 24,8°.

Nous devons souligner les différences dans la teneur en silice dissoute de l'eau des baies par rapport à celle du large, où la silice est consommée par les Diatomées. A une même époque de l'année elle est plus forte dans les baies qu'au large, en surface : 5,3 mg/l contre 1,4 à 2,0 pour les stations n° 568 et 558 à 683 (tabl. 14).

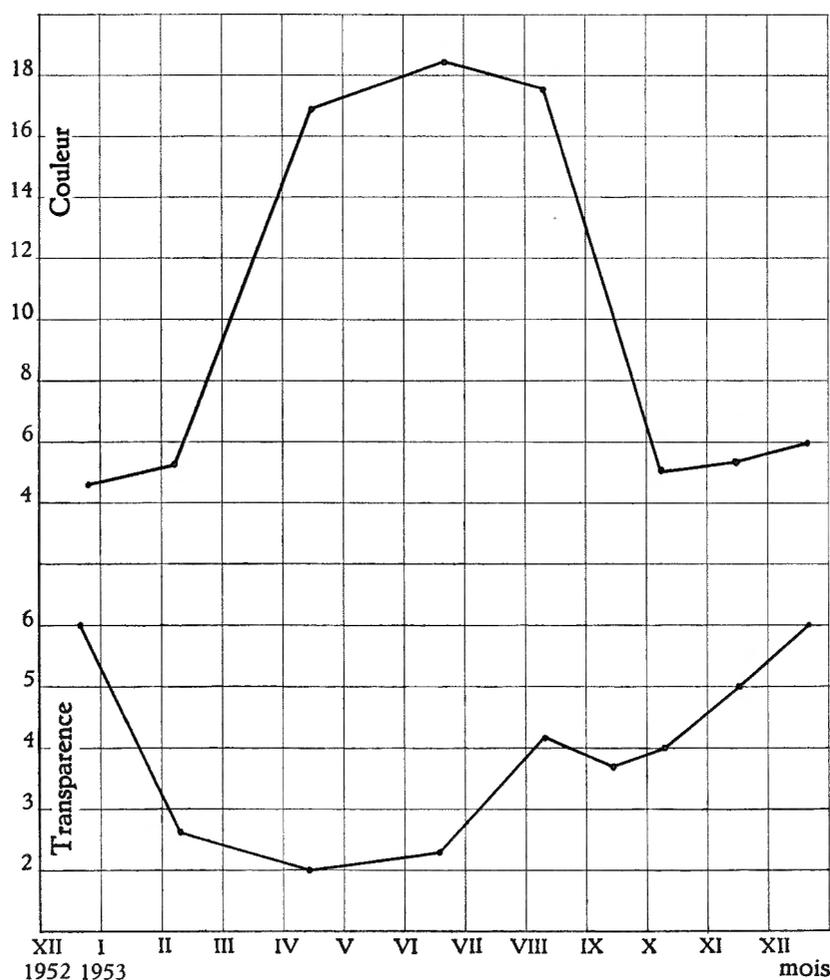


FIG. 16. — Lac Albert, large côte Ouest; variations de la couleur et de la transparence de l'eau au cours d'un cycle annuel.

Au large et en profondeur la silice des Diatomées reste insoluble par suite de l'alcalinité moins forte du milieu. Dans les baies par contre, où l'on a au moins plusieurs fois par an des pH voisins de 9 sur le fond, la solubilité de la silice est telle qu'elle peut plus facilement retourner dans la phase aqueuse. Ceci explique les différences de la teneur en  $\text{SiO}_2$  aussi bien dans l'eau que dans les sédiments. La teneur en silice ne fournit aucune indication valable en rapport avec la nature du fond.

Le tableau 14 montre que les eaux des baies ne présentent pas de différences essentielles par rapport à celles du large.

Presque partout l'eau du lac Édouard est saturée en oxygène (80-110 %), dans les 5 mètres supérieurs; les quantités d'oxygène dissous varient entre 6 et 9 mg/l.

La salinité totale (extrait sec à 110° C) est de 0,72 g par litre environ et donc un peu moins élevée qu'au lac Kivu. Il y a 4  $\gamma$ /l de CO<sub>2</sub> libre, au large en surface. Les principaux ions dans l'eau du lac Édouard sont les suivants :

HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> : $\approx$ 580 mg/l;	Cl <sup>-</sup> : 27 mg/l;
CO <sub>3</sub> <sup>=</sup> : $\approx$ 57 mg/l;	Na <sup>+</sup> : 112 mg/l;
PO <sub>4</sub> <sup>=</sup> : 0,09 mg/l;	K <sup>+</sup> : 79 mg/l;
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> : 0,10 mg/l;	Mg <sup>++</sup> : 44,5 mg/l;
SO <sub>4</sub> <sup>=</sup> : 30-35 mg/l;	Ca <sup>++</sup> : 9,7 mg/l.

Il y a de 2 à 4 mg/l de SiO<sub>2</sub>. Le taux d'ammoniaque atteint 0,02 à 0,03 mg/l; il est donc un peu plus élevé qu'au lac Kivu (station n° 683 : large Kisaka; 17.VII.1954).

Le rapport CaCO<sub>3</sub>/MgCO<sub>3</sub> est égal à 1/10. Pour l'eau du lac Kivu ce rapport est de 5/100. Comme pour le Kivu la concentration en calcium dans la zone oxygénée, sauf dans la couche superficielle, est de l'ordre de 6-10 mg/l. L'eau de surface est plus riche en nitrates que l'eau du Kivu; elle en contient 0-0,3 mg/l.

Lac Albert : Même type d'eau « triionique » qu'au lac Édouard (J. KUFFE-RATH, 1951); salinité : 0,58 g/l, soit la moitié de celle du Kivu; pH : 9,12; oxygène en moyenne 7,71 mg/l; O<sub>2</sub> % de la saturation : 80-107; alcalinité : 7,8 m. éq./l; dureté (° français) : 17,0; il y a environ 3,4 mg/l de SiO<sub>2</sub> et 0,09 mg/l d'ammoniaque. Le taux de CO<sub>2</sub> libre, au large en surface, ne dépasse pas 3 $\gamma$ /l. Il y a peu de variations dans la composition de l'eau au cours de l'année.

Les principaux ions sont les suivants :

HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> : 460 mg/l;	Cl <sup>-</sup> : 32 mg/l;
CO <sub>3</sub> <sup>=</sup> : 46 mg/l;	Na <sup>+</sup> : 97 mg/l;
PO <sub>4</sub> <sup>=</sup> : 0,40 mg/l;	K <sup>+</sup> : 66 mg/l;
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> : 0,04 mg/l;	Mg <sup>++</sup> : 31,5 mg/l;
SO <sub>4</sub> <sup>=</sup> : 25 mg/l;	Ca <sup>++</sup> : 9,3 mg/l.

Il y a plus de PO<sub>4</sub><sup>=</sup> mais beaucoup moins de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> que dans les lacs Kivu et Édouard.

#### b) STRATIFICATION; CYCLE ANNUEL DU ZOOPLANCTON.

##### Lac Édouard.

Le lac Édouard, lac à profondeur moyenne de 40 m environ, possède sur une grande partie de sa surface, des eaux peu profondes et un fond à pente très faible, constitué de sédiments vaseux ou sablo-vaseux.

Le milieu vaseux, qui représente plus de 90 % des fonds du lac, est constitué principalement de matières organiques provenant des énormes quantités de phyto- et de zooplancton qui se forment annuellement dans les couches supérieures.

TABLEAU 14. — Comparaison des eaux du large du lac Édouard avec celles des baies et de la nappe phréatique.

Station n°	683	558	568	547	612	666	545 b	545 a
Mesures physiques.								
Extrait sec à 110° C en g/l ... ..	0,72	—	0,82	—	—	0,70	1,80	2,87
Conductivité en 10 <sup>-6</sup> mho à 25° C ... ..	1.032	1.033	1.090	—	—	1.023	2.400	3.820
pH au prélèvement ... ..	8,89	9,2	8,23	9,31	9,83	9,40	8,63	9,35
Mesures chimiques.								
Phosphates en mg PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> /l .. .. .	0,09	0,10	0,21	0,00	0,06	0,09	0,42	1,17
Nitrates en mg NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> /l . ... ..	0,10	0,09	0,15	12,1	0,47	0,24	0,26	4,2
Ammoniaque en mg NH <sub>4</sub> /l ... ..	0,02	0,24	0,03	0,14	0,67	0,8	0,20	0,09
Silice dissoute en mg SiO <sub>2</sub> /l ... ..	2,0	1,4	5,3	11,2	13,2	4,3	7,0	1,4
Alcalinité totale en m. éq./l ... ..	10,1	9,9	10,3	6,6	5,5	10	21,0	37,1
Dureté (Ca <sup>++</sup> + Mg <sup>++</sup> ) en degrés français.	24,2	23,5	24,8	15,1	13,1	—	26,9	66,5
Chlorures en mg Cl <sup>-</sup> /l . ... ..	27	27,2	32	22	16,5	—	96	144
Sulfates en mg SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> /l . ... ..	35	—	—	30,4	38,8	—	116	151
Sodium en mg Na <sup>+</sup> /l .. .. .	112	—	—	—	—	—	—	—
Potassium en mg K <sup>+</sup> /l ... ..	79	—	—	—	—	—	—	—
Magnésium en mg Mg <sup>++</sup> /l .. .. .	44,5	—	—	—	—	—	—	—
Calcium en mg Ca <sup>++</sup> /l . ... ..	9,7	—	—	—	—	—	—	—

683, 17.I.1954 : large, surface, 12 km de Kisaka, dans axe Kisaka-Vitshumbi.

558, 22.V.1954 : large, surface, 6,5 km au large de Kisaka.

568, 29.V.1953 : baie de Vitshumbi, dans le *Lemneto-Pistietum* (surface, devant gîte P.N.A.).

547, 20.IV.1953 : baie de Katwe.

612, 7.VIII.1953 : baie de Katwe.

666, 18.XI.1953 : Kamande, au centre de la baie; 11 h. Transparence 0,3 m; couleur vert sale;

O<sub>2</sub> : 130 % satur. en surface.

545 b, 29.V.1953 : Vitshumbi, eau d'infiltration, puits creusé à 3-4 m de profondeur et à 2,5 m des fosses indigènes.

545 a, 1.IV.1953 : Vitshumbi, eau puits COPILE, après 15 jours d'arrêt de fonctionnement (concentration).

Si pareil sédiment crée un habitat très favorable au point de vue trophique, l'oxydation de la grande quantité de matières organiques consomme pourtant tout l'oxygène. Il s'ensuit que les sédiments profonds sont pratiquement toujours putrides et donc inhabitables pour les animaux.

Cette zone putride s'étend des plus grands fonds (—115 m) jusqu'à —40 m environ. Ce n'est qu'au moment du brassage annuel ou périodique de toutes les couches d'eau, que l'oxygène descend partout jusqu'au fond, mais, dans les

grandes profondeurs, il est rapidement consommé. Après un mélange total des eaux nous n'avons pas trouvé trace de larves d'insectes au-dessous de 70 m.

C'est donc essentiellement la zone des 40 m supérieurs que nous allons envisager dans l'étude des organismes benthiques et autres; elle occupe environ 156.500 ha, soit 67 % de la surface totale du lac; de cette surface il faut soustraire les zones sableuses, peu étendues (fig. 21).

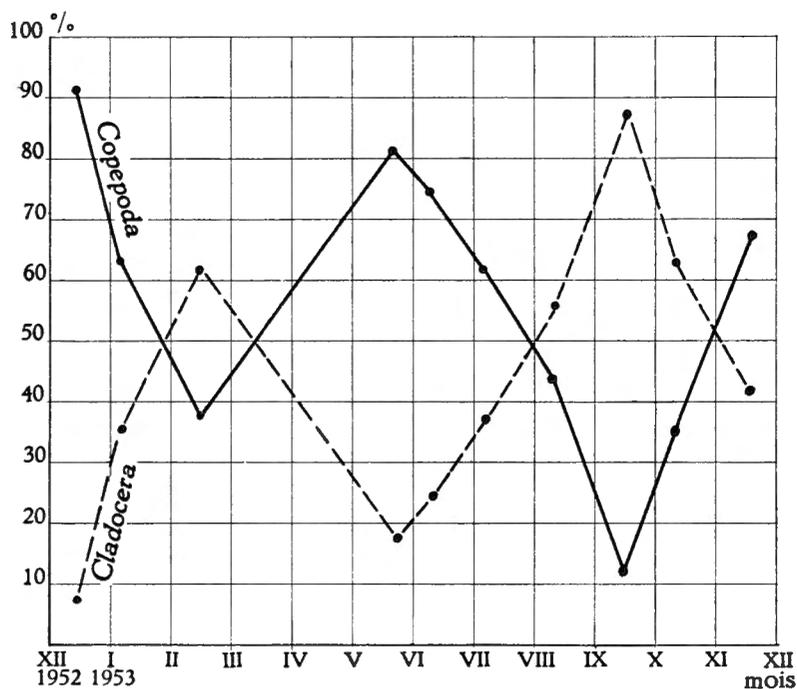


FIG. 17. — Lac Édouard, large côte Ouest; variations de la quantité de Copépodes (—) et de Cladocères (---) dans le zooplancton, au cours d'un cycle annuel.

Chaque année, le brassage, se produisant en fin de saison sèche, assure le mélange complet des eaux et est suivi d'un développement remarquable du phytoplancton. Cette abondance de l'élément végétal sera suivie de peu par une augmentation massive du zooplancton, constitué surtout à cette époque de Cladocères; cette abondance sera elle-même suivie d'une abondance de larves d'insectes et en définitif d'une augmentation du poids moyen des *Tilapia* et des autres poissons.

Les variations de la quantité de zooplancton, au cours d'un cycle biologique, ont été discutées dans un chapitre précédent et sont reproduites à la figure 9.

Après le mélange des eaux, en février et en juillet-août, nous observons une augmentation considérable des Cladocères, représentant à ces époques respectivement 62 % et 88 % du zooplancton total, tandis que les Copépodes constituent la plus forte fraction du plancton en dehors des périodes de brassage. Les quantités relatives de Copépodes et de Cladocères, composant le zooplancton, sont représentées à la figure 17.

Les principales espèces de Copépodes pélagiques sont, d'après WORTHINGTON et RICARDO (1936) : *Cyclops hyalinus* REHBERG et *C. leuckarti* CLAUS.

Parmi les Cladocères nous pouvons citer : *Daphnia longispina* O. F. MÜLLER, *Moina dubia* RICHARD, *Ceriodaphnia rigaudi* RICHARD et *C. bicuspidata* WELTNER (V. BREHM dét., 1956). WORTHINGTON et RICARDO mentionnent encore *Diaphanosoma excisum* SARS.

#### Lac Albert.

Le lac Albert, dont la profondeur maximale ne dépasse pas 58 m, a ses eaux continuellement mélangées jusqu'au fond et ne présente pas de stratification comparable à celle des autres lacs. Ces brassages continus assurent une production optimum et permanente de tous les organismes. Pratiquement toute la surface de ses fonds est peuplée par des animaux, larves d'insectes et autres. En effet, les eaux y sont oxygénées partout et il est probable que même les eaux les plus profondes n'y sont jamais putrides. Une stratification peu marquée et de courte durée peut s'établir durant la saison sèche.

Par bien des aspects, le lac Albert rappelle le lac Tanganika, tant par la diversité des biotopes que par la richesse relative de sa faune, comparée à celle des deux autres lacs. Le milieu pélagique lui-même est abondamment habité par différents organismes.

Le zooplancton du lac Albert est caractérisé par la prédominance de Copépodes, de Crevettes (*Atyidae*) et de *Diaphanosoma sarsi* RICHARD (*Cladocera*).

Les autres Cladocères recueillis sont : *Daphnia lumholtzi* G. O. SARS, *Moina dubia* RICHARD et *Ceriodaphnia bicuspidata* WELTNER.

Le Copépode pélagique le plus abondant est *Cyclops leuckarti* CLAUS.

L'évolution annuelle de la quantité de zooplancton est reproduite à la figure 18. Cette courbe est très semblable à celle établie pour le lac Tanganika.

La production de zooplancton reste élevée durant la plus grande partie de l'année (fig. 18). Durant la saison sèche, cette production tombe à un minimum de 1,8 cm<sup>3</sup> pour atteindre rapidement environ 8 fois cette quantité minimum au début de la saison des pluies de février-mars.

## II. — LA FAUNE LITTORALE ASSOCIÉE AUX ZONES DE VÉGÉTATION.

### a) INFLUENCE DE CERTAINS FACTEURS ÉCOLOGIQUES.

Le climat régnant sur le lac Édouard et près de ses rives a été décrit en détail dans le second chapitre. Parmi les facteurs climatiques qui semblent avoir une assez grande influence sur la répartition des organismes aquatiques nous devons citer avant tout, comme nous l'avons déjà fait pour le lac Kivu, le régime des vents; les mouvements de l'eau, causés par les vents et les courants, déterminent dans une plus ou moins large mesure la nature des différents biotopes et donc aussi leur flore et leur faune. Partout le régime des vents est fort régulier et caractérisé par une alternance de vents de terre et de vents du lac. La baie de Vitshumbi, largement ouverte au Nord, est exposée au vent du large durant le jour; durant la nuit au vent de la plaine de la Rwindi.

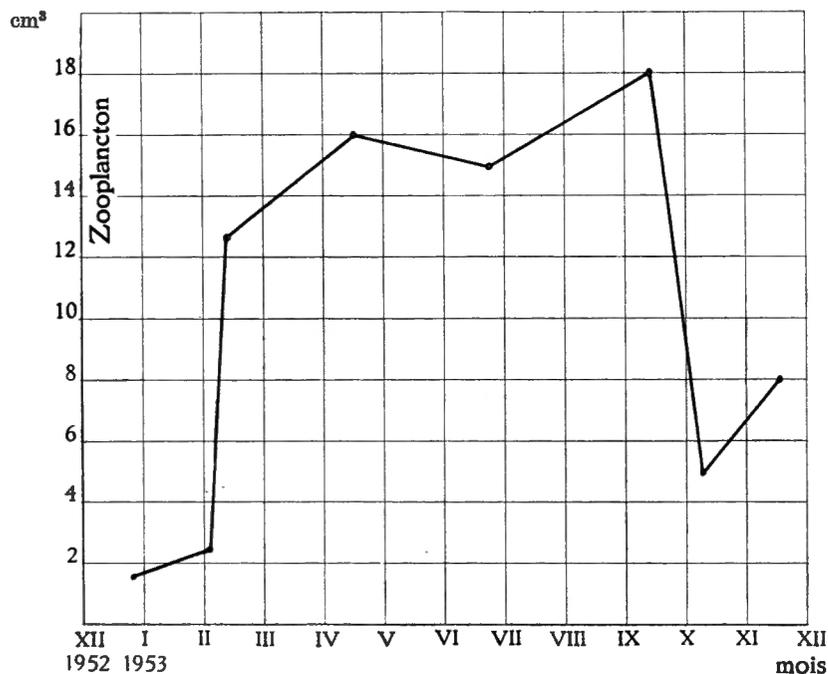


FIG. 18. — Lac Albert, large côte Ouest;  
variations de la quantité de zooplancton, au cours d'un cycle annuel.  
Quantité de zooplancton recueillie sur une surface de 0,15 m<sup>2</sup> et sur  
toute la hauteur de la zone aérobie.

Avec l'agitation, nous considérons la profondeur et la nature du fond comme les trois facteurs primaires déterminant en grande partie la composition des groupements d'invertébrés. Ces groupements se rattachent dans une certaine mesure aux groupements végétaux (BRAUN-BLANQUET, 1951) mais ne semblent pas en dépendre directement; leur classification fait ressortir un parallélisme très net (voir plus bas).

Dans la partie Sud du lac Édouard, formée par les baies de Kamande, de

Kabare et de Vitshumbi, avec leurs petites baies secondaires, le fond est constitué d'une épaisse couche de vase jusqu'à une profondeur d'un mètre environ et parfois moins encore. Ce n'est que tout près de la rive que le fond devient sableux, mais par exemple à Vitshumbi, on trouve déjà une épaisse couche de vase à 10 m de la rive alors que la profondeur n'est que de 1 à 1,5 m. La végétation aussi bien sur les rives que dans l'eau est très abondante et touffue et fournit abri, support et nourriture à de nombreux organismes.

Au lac Édouard, les trois facteurs déjà cités, se présentent dans d'autres combinaisons qu'au lac Kivu par exemple; ceci donne lieu, comme nous le verrons plus bas, à une plus grande complexité des groupements et sous-groupements d'invertébrés.

Citons comme exemple d'une combinaison typique de ces trois facteurs les conditions régnant dans la partie Sud du lac Édouard, à savoir: agitation moyenne, profondeur faible et fonds de vase; ces conditions se reflètent dans la composition de la faune des invertébrés.

Dans cette partie du lac, les groupements d'invertébrés sont composés d'une part de Turbellariés et de Hirudinés, exigeant un certain mouvement de l'eau et un taux d'oxygène élevé, d'autre part de grands nombres de *Corixidae* (surtout *Micronecta*) et d'Éphéméroptères, recherchant une abondance de matières organiques.

Cette combinaison de facteurs ne se présente que sur des surfaces très restreintes au lac Kivu, d'où absence ou présence très fragmentaire de ce groupement typique à *Micronecta*, dans le lac Kivu.

Au lac Albert les conditions physiques sont très semblables à celles qui se présentent dans le lac Édouard et les groupements d'invertébrés ont la même composition globale.

Dans la partie Sud du lac devant l'estuaire de la Semliki s'étend, sur une vaste étendue, un fond constitué de sable dur et de limon, d'une profondeur moyenne de 3 m environ.

La transparence de l'eau permet le développement d'une végétation de *Najas marina* (fam. *Najadaceae*) et d'algues filamenteuses (*Cladophora*), réunies en plages parfois étendues. Dans cette partie du lac, on observe fréquemment ces algues roulées en boules et agglomérées par le vent en bancs étendus, à la surface de l'eau. Suivant SMITH, 1950, page 216, leur formation serait due à l'action des vagues, du fait qu'elles ne se fixent pas à un substrat; l'accumulation de gaz à l'intérieur des boules les fait monter à la surface.

Ce biotope épibenthique sublittoral est peuplé par un grand nombre de Mollusques (*Bithynia*, *Planorbis*, etc.), Ostracodes, Cladocères, Éphéméroptères; *Caridina* y est moins abondant. *Plea* et certains Turbellariés et Hirudinés s'y retrouvent en petit nombre. Ce groupement doit être rapproché de celui associé à *Najas* dans les autres lacs et peut être considéré comme une variante du « *Caridinetum* » (voir tabl. 22 à 24).

Les sables sont colonisés par une vingtaine d'espèces de Trichoptères et par certains Hémiptères, dont *Aphelocheirus corbeti* POISSON (1956), peut-être endémique au lac Albert, semble être le plus typique.

## b) DESCRIPTION DES ZONES DE VÉGÉTATION.

Dans les pages qui suivent nous donnerons un aperçu sommaire de la végétation des lacs Édouard et Albert, en particulier de ces végétaux qui, par leur densité, leur feuillage ou pour d'autres raisons, constituent un habitat pour les groupements d'invertébrés décrits plus bas. Il y a lieu de traiter séparément les recouvrements d'algues et les zones de végétation supérieure en raison des grandes différences dans la surface et le volume qu'ils occupent, dans la nature du substrat qu'ils colonisent et de l'habitat qu'ils créent.

1. Les recouvrements d'algues (*Cladophora*).

Si, au lac Kivu, les tapis continus d'algues occupent 90 % des rives, aux lacs Édouard et Albert par contre les algues sont limitées à des touffes isolées, qui se développent sur les blocs de roche ou galets qu'on trouve principalement le long de la rive occidentale. Ailleurs ce n'est que sur les installations artificielles des pêcheries que ces algues forment un recouvrement d'une faible étendue. Elles se développent également sur les bois morts et les tiges ligneuses de la végétation ripicole.

Les algues sont très voisines de celles qui forment les tapis étendus au lac Kivu. L. VAN MEEL les a déterminées comme *Cladophora* sp. [cf. *glomerata* (L.) KÜTZING (*Cladophoraceae*, *Chlorophyceae*)]. Au lac Édouard elles ne semblent se développer que près de la surface des eaux dont la transparence est d'ailleurs assez faible et ne dépasse jamais 1,5-2 m près de la rive. Jadis ces algues ont du recouvrir des surfaces plus étendues au lac Édouard et jouer un rôle important dans la biologie du lac, comme les dépôts de tufs calcaires qu'on trouve sous l'eau en de nombreux endroits en témoignent. Au lac Albert ces algues se développent jusqu'à 6 m de profondeur.

## 2. Les zones de végétation supérieure.

A faible profondeur et sur fond de sable pur, exposé au large, on trouve par places une végétation mixte à *Najas*, *Vallisneria* et *Potamogeton*. Outre ces zones mixtes on trouve des zones de végétation plus denses et plus étendues, surtout dans la partie Sud du lac; elles sont constituées principalement de *Potamogeton pectinatus* LINNÉ, espèce à tolérance écologique très large. Cette plante peut être associée à *Ceratophyllum* (plante flottante) dans les baies très calmes et vaseuses, mais on la retrouve associée à de nombreuses autres espèces et sur des fonds de nature assez diverse. Une variété de *Panicum repens* L. se retrouve sur sol sableux à proximité de l'eau.

Enfin, nous devons citer les salades du Nil *Pistia stratiotes* L., plante flottante, accumulée en tapis fermés dans le fond des baies et sur les mares, souvent accompagnée par des *Lemnaceae*. Les plantes se développent dans les baies mais sont parfois chassées par le vent et alors on peut les rencontrer en bancs étendus au large (photos : Pl. VII, fig. 4; Pl. VIII, fig. 2). Elles ont leur optimum de développement dans les mares, où elles ne sont pas soumises au régime des vents de la région.

Avant de délimiter et de classer les groupements d'invertébrés associés à ces

zones, il importe de connaître au préalable les associations et groupements végétaux qui font partie de la même biocoenose et qui nous guideront dans la délimitation des associations animales. Dans les lignes qui suivent nous avons reproduit un exposé bref concernant les groupements de végétation supérieure au lac Édouard, emprunté à D. VAN DER BEN.

Au lac Édouard on distingue trois groupements végétaux entre lesquels il existe toutes les transitions possibles :

1° Le *Lemneto-pistietum*, typique des eaux calmes d'une profondeur maximum d'un mètre, avec comme espèces typiques divers *Lemnaceae*, *Azolla nilotica* L. et *Pistia stratiotes* L.; *Ceratophyllum* spp. et *Utricularia* cf. *Thonningii* ont également leur optimum ici. Ce groupement, principalement composé d'espèces non fixées, est caractérisé encore par la pénétration d'espèces amphibies telles que *Jussiaea repens* et *Hydrocotyle ranunculoides* L. Son pouvoir d'atterrissement <sup>(1)</sup> étant très élevé, il se trouve souvent au-dessus d'un fond vaseux. Ce groupement n'existe qu'à l'état fragmentaire au lac Kivu, alors qu'il est bien développé aux lacs Édouard et Albert. Les *Pistia* peuvent transgresser dans les zones pélagiques du lac sous l'influence des vents, brises de terre ou tornades.

2° Le *Nymphaeetum* : tandis que le *Lemneto-pistietum* est peu sensible à la profondeur et très sensible à l'agitation de l'eau, les groupements à *Nénuphars*, au contraire, sont limités au point de vue profondeur, par la longueur du pétiole des feuilles des *Nymphaea*. C'est ainsi que le *Nymphaeetum* trouve son optimum dans des eaux de 1 à 2 m de profondeur. Parmi les espèces de ce groupement nous trouvons tout d'abord le *Nymphaea lotus* L. (lac Albert), *Nymphaea* cf. *calliantha* CONARD (lacs Mokoto et Kivu) et ensuite les espèces transgressives du *Lemneto-Pistietum*. Il n'y a pas de *Nénuphars* au lac Édouard. Comme autres espèces de ce groupement nous pouvons encore citer : les *Ceratophyllum*, *Utricularia* cf. *Thonningii*, les *Potamogeton*, *Najas marina* et *Vallisneria aethiopica*. Suivant D. VAN DER BEN on peut arriver à distinguer deux types extrêmes dans le *Nymphaeetum* des lacs : type A, propre aux eaux calmes, et type B, se formant dans les eaux plus ou moins agitées.

3° Groupement à *Potamogeton* sp. et *Najas marina* subsp. *armata* : ce groupement se présente le plus souvent comme une dégradation du *Nymphaeetum* par élimination, causée par l'agitation de l'eau, de la strate flottante et d'une partie de la strate immergée. Ce groupement est constitué par les espèces suivantes : au lac Kivu, *Najas marina* et *Potamogeton pectinatus*; au lac Édouard, *Potamogeton pectinatus*, *Najas marina* et *Vallisneria aethiopica*; au lac Albert, *Potamogeton schweinfurthii*, *Najas marina* et *Vallisneria aethiopica*.

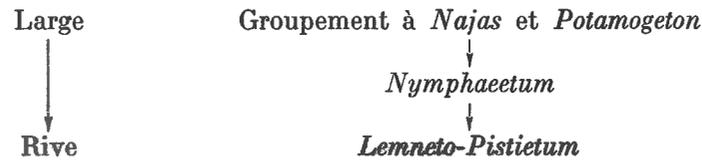
Ici apparaissent *Scirpus subulatus* VAHL (Kivu et Albert) et la forme stérile de *Paspalidium geminatum*, formant le plus souvent des prairies monospécifiques dans des eaux fortement agitées d'une profondeur de 2 m environ. *Najas* et *Potamogeton*, par contre, sont assez indifférents à la profondeur; on les trouve aussi bien à quelques centimètres sous l'eau, qu'à 2 ou 3 m de profondeur.

(1) Quantités de terres formées ou apportées par les eaux.

## c) LA FAUNE.

Description comparative des groupements d'invertébrés <sup>(1)</sup>.

Dans la classification des groupes d'invertébrés, proposée ici, nous avons adopté comme point de départ les groupements végétaux, bien connus actuellement, en suivant le schéma reproduit ci-dessous. Dans chaque catégorie nous indiquerons les différentes variantes observées. Ainsi nous arriverons à caractériser « à postériori » les biotopes, d'après les associations qui les peuplent :



Notre classification montre clairement le parallélisme entre les groupements végétaux et animaux, tout en mettant en évidence une plus grande variété de sous-groupements animaux.

Des observations du même ordre ont été faites ailleurs. E. LAURIE, 1942, dans un travail sur un étang du pays de Galles et son affluent, constate des faunes particulières correspondant aux groupements de végétaux. De son côté, dans une étude comparative sur les populations animales d'hydrophytes, F. KRECKER (1939) mentionne que la nature de la végétation, plus que les autres facteurs du milieu, détermine la distribution des animaux et que la protection offerte par les feuilles est importante.

Suivant l'exemple de MARGALEF, 1948, de LINDBERG, 1944 et d'autres, nous avons utilisé dans les relevés et dans le tableau final, les constantes et les symboles indiqués ci-après; ils permettent la comparaison directe entre les différentes stations :

5 = en masse;	4 = très abondant;	3 = assez abondant;
2 = en petit nombre;	1 = rare;	+ = très rare ou isolé;
	v = valves ou restes.	

1. Groupement associé aux algues vertes filamenteuses *Cladophora*.

Le relevé obtenu par lavage de galets provenant de Kisaka (rive occidentale) suffit pour constater que cette faune présente les mêmes caractéristiques que celle trouvée dans le même milieu au lac Kivu. Elle est probablement composée en grande partie par les mêmes espèces. *Caridina*, Collemboles, Hémiptères et Coléoptères y manquent totalement.

L'absence de Cladocères est également typique et a été constatée au lac Kivu dans les échantillons récoltés près de la surface dans la zone d'oscillation de l'eau. Parmi les quelques Turbellariés nous n'avons récolté que

(1) Les exemples cités sont empruntés principalement aux relevés effectués au lac Édouard et dans les eaux voisines du lac Édouard.

TABLEAU 15. — Principaux groupements végétaux, aquatiques et semi-aquatiques, aux lacs Édouard et Albert.

Groupement ou association	Genre, espèce, auteur	Biotope
Rive		
Savane :		
Groupement à <i>Sporobolus</i>	<i>Sporobolus robustus</i> KUNTH	Lac Édouard (groupement périodiquement inondé-exondé)
Groupement à <i>Panicum repens</i>	<i>Panicum repens</i> L.	—
<i>Magnocyperion</i>	<i>Cyperus articulatus</i> L., etc.	Mares
<i>Phragmitetum</i> (Phragmitaie)	<i>Vossia cuspidata</i> GRIFF. <i>Phragmites mauritianus</i> KUNTH <i>Aeschynomene elaphrocydon</i> (GUILL. et PERR.) TAUB. <i>Cyperus</i> cf. <i>dives</i> DEL. <i>Typha angustifolia</i> L. <i>Melanthera scandens</i> BRENNAN <i>Leersia hexandra</i> (SOW.) <i>Hibiscus diversifolius</i> JACQ. <i>Kosteletzkya adoensis</i> HOCHST. ex WALP <i>Ipomoea riparia</i> G. DON <i>Vigna luteola</i> (JACQ.) BENTH.	Roselières Id. Id. Id. Id. Id. Id. Id. Id. Id.
<i>Phragmitetum</i> (Phragmitaie)	<i>Cyperus papyrus</i> L.	Roselières
Végétation amphibie	<i>Jussiaea repens</i> L. <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. <i>Enhydra fluctuans</i> LOUR <i>Ipomoea aquatica</i> L. <i>Commelina diffusa</i> BURM. f. <i>Pycreus mundtii</i> NEES	Bordure extérieure (côté lac) de la Phragmitaie Id. Id. Id. Id. Id.
<i>Lemneto-Pistietum</i>	<i>Pistia stratiotes</i> L. <i>Lemna paucicostata</i> HEGELM. <i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) SCHLEID. <i>Azolla nilotica</i> DECAISNE	Optimum : mares et anses tranquilles Id. Id. Id.
<i>Lemneto-Pistietum</i> (et <i>Nymphaetum</i> )	<i>Ceratophyllum</i> spp. <i>submersum</i> L. <i>Ceratophyllum</i> spp. <i>demersum</i> L.	— —
<i>Nymphaetum</i> (Nymphaie) (Type A et Type B)	<i>Nymphaea lotus</i> L. <i>Nymphaea</i> cf. <i>calliantha</i> CONARD <i>Nymphaea</i> cf. <i>mildbraedii</i> GILG.	Grandes baies, mares profondes Id. Id.
Groupement à <i>Potamogeton</i> et <i>Najas</i>	<i>Najas marina</i> L. subsp. <i>armata</i> (LINDB. f.) (HORN AF RANTZIEN) <i>Potamogeton pectinatus</i> L. <i>Potamogeton schweinfurthii</i> A. BENNETT <i>Vallisneria aethiopica</i> FENZL	Lacs : eaux agitées (Lacs Kivu et Édouard) (Lacs Albert et Mokoto)
Large	<i>Scirpus subulatus</i> VAHL <i>Paspalidium geminatum</i> (FORSK.) STAFF.	Lacs : eaux agitées —

*Plagiostomum lacustre* BAYLIS. Signalons encore parmi les Trichoptères un seul *Leptoceridae* et parmi les *Chironomidae* quelques *Tanypodinae* et *Orthocladinae*. En ce qui concerne les autres groupes (Éphéméroptères, Crustacés, etc.), le seul relevé effectué ne permet pas de préciser davantage la composition du groupement propre à ce milieu.

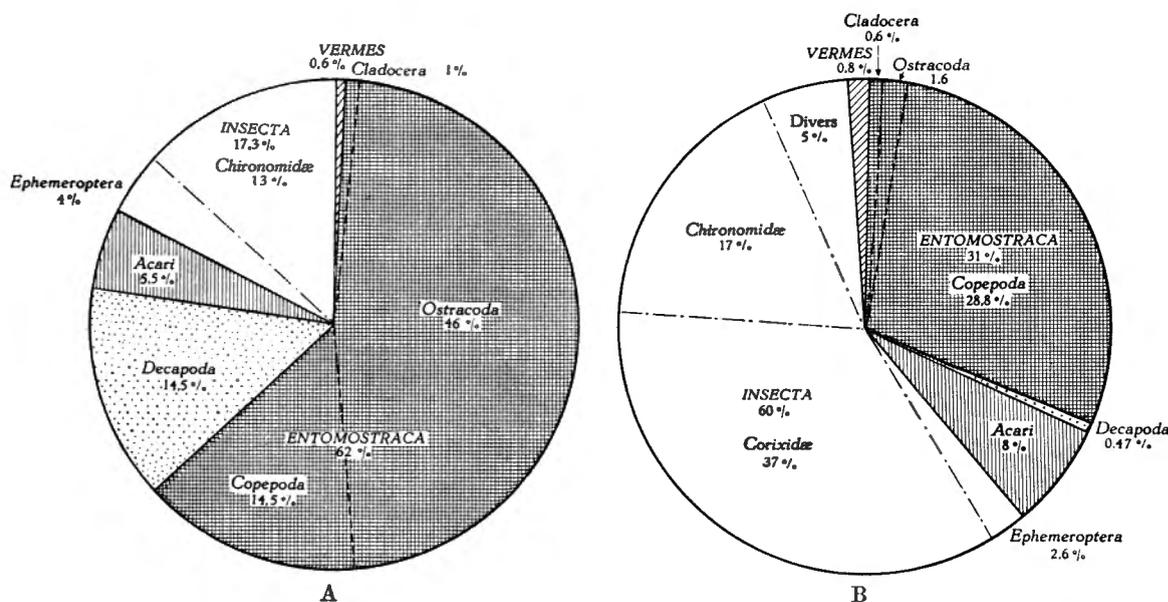


FIG. 19. — Lac Édouard : composition numérique de la faune littorale, associée aux zones de végétation.  
 A : *Najas marina* L.; B : *Potamogeton pectinatus* L. et *Vallisneria aethiopica* FENZL.  
 A. — 3124 a : Kasindi (rive Nord), 6.II.1954.  
 B. — 3113 a : Kamande (baie au Sud), 30.I.1954.

Quantitativement ce groupement est d'une très grande importance au lac Kivu. Nous reproduisons ici, à titre comparatif, les quatre relevés effectués au lac Kivu avec indication de l'importance numérique des différents composants :

	2105 b	2105 a	158	6	
<i>Macrostomum tuba</i> var. <i>verbekei</i> MARCUS . . . . .	12	0	0	0	+
<i>Plagiostomum lacustre</i> BAYLIS . . . . .	0	21	0	0	1
<i>Cladocera</i> ( <i>Alona cambouei</i> RICHARD). . . . .	0	56	0	2	1
<i>Ostracoda</i> (4 espèces) . . . . .	170	1.400	40	142	5
<i>Copepoda</i> .. . . .	2.540	825	44	128	5
<i>Ephemeroptera</i> : <i>Caenis</i> sp. . . . .	2	86	4	0	3
<i>Ephemeroptera</i> : <i>Baëtis</i> sp. . . . .	0	1	0	11	1
<i>Trichoptera</i> <i>Ecnomus</i> sp. . . . .	9	53	18	54	4
<i>Diptera</i> <i>Chironomidae</i> . . . . .	64	891	74	708	4

2. Groupement associé à *Najas* et *Potamogeton*.

Végétation se développant sur fonds de sable, en eaux claires et donc à des profondeurs assez variables. Localités typiques : baie intérieure de l'île Wahu (Kivu), rives sableuses à Kasindi (Édouard) et à Mahagi, Kasenyi, etc. (Albert).

Dans les trois lacs nous avons pu identifier un groupement d'invertébrés associé à ce groupement végétal et caractérisé par l'abondance relative de *Caridina*

et de Crustacés en général, principalement Ostracodes et Copépodes, d'Éphéméroptères, de Chironomides et de *Bithynia* (Gastropode). Parmi les précédents, mais en plus petit nombre, on trouve presque toujours quelques Turbellariés, Hirudinés et autres Vers, ainsi que certains Trichoptères et Hémiptères; parmi les Trichoptères, les *Orthotrichia* (fam. *Hydroptilidae*) et les *Leptoceridae* sont les plus abondants.

*Caridina nilotica* Roux peut être considéré comme espèce-type de ce groupement; c'est une forme semi-pélagique, qui disparaît complètement dans les petites pièces d'eau mais qui envahit le large de certains lacs peu profonds (lac Albert). Elle nous semble un bon indicateur des conditions écologiques régnant au large dans ce lac et décrites ailleurs (cf. chapitre II).

Une variante de ce groupement à « *Caridina* » ou plutôt un groupement intermédiaire entre ce dernier et un groupement à « *Micronecta* » (*Hemiptera*), décrit plus bas, se retrouve dans des eaux courantes sous certaines conditions, réalisées par exemple à la source de la Semliki à Ishango (relevés n<sup>os</sup> 3118a et 3118a') : végétation de *Potamogeton*, fond de sable et mouvement de l'eau provoqué par le courant d'eau dont la vitesse atteint environ 1 m/sec. Les espèces et les groupes caractéristiques ainsi que leur importance numérique sont les suivants :

	3124 a (fig. 19 A)		3118 a	3118 a'	
	—	—	—	—	—
<i>Plagiostomum lacustre</i> BAYLIS .. ...	13	1-2	8	5	1
<i>Caridina nilotica</i> L. ... ..	607	5	45	17	2
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	126	4	255	310	4
<i>Hemiptera</i> total ... ..	0	—	262	16	3
dont <i>Micronecta</i> sp. (1) ... ..	0	—	80	12	2
<i>Trichoptera</i> ... ..	2	+	53	20	2
<i>Hydrocanthares</i> (2) ... ..	0	—	10	2	+
<i>Diptera</i> total. ... ..	402	4	1.585	862	5
dont <i>Chironomidae</i> . ... ..	395	4	1.500	400	5
<i>Simulium</i> sp. ... ..	0	—	60	460	3
<i>Hirudinea</i> ... ..	1	+	—	—	0
<i>Cladocera</i> ... ..	22 ?	+	2	10	1

### 3. Groupement associé au *Nymphaeetum*.

Le *Nymphaeetum* existe à l'état fragmentaire au lac Édouard, mais les espèces qui le caractérisent physionomiquement, c'est-à-dire les *Nymphaea*, sont absents.

Nous classons ici toute une série de groupements et de sous-groupements d'invertébrés, caractérisés par la présence de *Corixidae*, surtout *Micronectinae*, en nombres variables. Ils sont fréquemment associés à des zones monospécifiques

(1) 3118 a et 3118 a' : *Micronecta bleekiana* HORVATH et *M. gr. butleriana* HUTCHINSON (*Corixidae*); *Laccocoris limigenus* STÅL et *Naucoris obscuratus* MONTANDON (*Naucoridae*).

(2) 3118 a : *Hydrovatus (Vathydrus) sporas* GUIGNOT; *Bidessus sharpi* RÉGIMBART; *Bidessus brevistriga* RÉGIMBART; *Canthydrus biguttatus* RÉGIMBART; *Laccophilus vitshumbii* GUIGNOT; *Cybister (Meganectes) gschwendtneri* GUIGNOT.

ou paucispécifiques, constituées de *Potamogeton*, *Vallisneria*, *Ceratophyllum* et autres, où les phytosociologues n'ont pu identifier un groupement végétal bien défini.

Suivant l'espèce végétale dominante et le degré d'atterrissement, nous distinguons deux zones, a) celle à *Potamogeton* seul ou avec *Vallisneria* et b) celle à prépondérance de *Ceratophyllum*, zones entre lesquelles il existe de nombreuses transitions.

a. *Potamogeton* seul ou avec *Vallisneria* et éventuellement d'autres espèces, mais toujours sans *Najas marina* L. Eaux peu transparentes (0,25 à 1 m), gris brunâtre à verdâtres. Il s'agit peut-être d'endroits où se développerait une Nymphe, si la profondeur était suffisante.

Certains relevés classés dans cette section pourraient également figurer à la suite du groupement précédent, d'autres seraient à rapprocher du groupement suivant si on se base sur la nature de la végétation; mais au point de vue zoosociologique il n'est pas possible de tracer entre les différents groupements des limites aussi rigoureuses qu'en phytosociologie.

Le groupement d'invertébrés qu'on trouve ici paraît appauvri par rapport à celui des *Ceratophyllum*; les *Micronecta* semblent les plus caractéristiques; les Entomostracés, les Hydrocanthares et certains Éphéméroptères y sont souvent assez nombreux.

Trois relevés peuvent être classés dans cette catégorie : n° 3114a', n° 3053b et n° 3133b; l'importance numérique des différents groupes est la suivante :

	3114 a'	3053 b	3133 b	
<i>Micronecta</i> spp. <sup>(1)</sup> ... ..	43	20	4	2
<i>Hydrocanthares</i> <sup>(2)</sup> ... ..	3	28	0	2
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	20	48	50	3
<i>Copepoda</i> ... ..	34	25	308	5
<i>Ostracoda</i> ... ..	1	65	5	2
<i>Caridina</i> ... ..	16	0	7	1
<i>Chironomidae</i> ... ..	1	44	49	3
<i>Turbellaria-Hirudinea</i> ..	—	—	—	} — + dans 3114 a

Au lac Kivu, un groupement voisin s'est développé à proximité de l'embouchure de certaines rivières charriant de grandes quantités de matières organiques et minérales.

En milieu très abrité et vaseux ce groupement devient quantitativement plus important et subit aussi certaines modifications dans sa composition qualitative : disparition totale des Turbellariés, diminution des Éphéméroptères et apparition de plus grandes quantités de Cladocères, de *Micronecta*

<sup>(1)</sup> *Micronecta* gr. *butleriana* HUTCHINSON, *M. bleekiana* HORVATH et *M. denticulata* HUTCHINSON.

<sup>(2)</sup> 3053 b : *Canthydrus verbekei* GUIGNOT; *Bidessus sharpi* RÉGIMBART; *Bidessus brevistriga* RÉGIMBART.

surtout gr. *butleriana*, de *Plea pullula* STÅL, de *Chironomidae* et surtout d'*Hydrocanthares*. La végétation est mixte, constituée par exemple de *Potamogeton* et de *Jussiaea*; le développement de phytoplancton (*Microcystis* ?) est très fort et les eaux souvent très vertes. Le groupement esquissé plus haut peut être considéré comme un groupement typique à *Micronecta*, atteignant son optimum dans ce milieu. Les *Chaoborus* et les *Chironomidae* benthiques sont associés à ce groupement, qui, au lac Édouard, se retrouve dans les baies de Kamande et de Katwe (relevés n<sup>os</sup> 3113 a, 3113 a', 3137 a; photos : Pl. VIII, fig. 1 et 4).

Sous cette forme, ce groupement est inexistant aux lacs Kivu et Albert; il se retrouve dans le lac Vert ou Rwabikari, lac cratère situé au Nord du lac Kivu (comparez fig. 12 B et 19 B).

Les chiffres qui suivent reproduisent l'importance numérique des différents groupes (relevés n<sup>os</sup> 3113a et 3137a) (fig. 19 B).

	3113 a	3137 a	
<i>Hemiptera</i> total ... ..	952	4.159	5
dont <i>Micronecta</i> <sup>(1)</sup> ... ..	940	4.030	5
<i>Copepoda</i> ... ..	730	1.448	4
<i>Ostracoda</i> (> <i>Darwinula</i> ) ... ..	40	716	3
<i>Chironomidae</i> ... ..	430	87	3
<i>Hydrocanthares</i> <sup>(2)</sup> ... ..	10	59	2
<i>Cladocera</i> (> <i>Moina</i> ) ... ..	16	248	2-3
<i>Caridina</i> ... ..	12	44	2
<i>Hirudinea</i> .. ..	2	3	+
<i>Mollusca</i> ... ..	2	3	+

Dans de nombreuses mares situées près du bord du lac, principalement au voisinage des embouchures de rivières, nous rencontrons un groupement intermédiaire ou plutôt une série de groupements intermédiaires entre le précédent (gr. typique à *Micronecta*) et un groupement à *Hydrocanthares*, typique des mares isolées.

Les mares dont il est question plus haut sont périodiquement alimentées soit par les eaux du lac, soit par celles des rivières; leur végétation est variable, souvent mixte et peu typique au point de vue phytosociologique.

Le milieu est plus ou moins abrité, non directement exposé à l'action des vents dominants; cette influence des vents est parfois encore limitée par la faible surface des mares et leur encombrement végétal très fort.

Ces mares sont surtout fréquentes le long des rives basses des parties Sud, Sud-Est et Est du lac, envahies d'une végétation abondante. A l'extrémité Sud de la baie de Vitshumbi, par exemple, tous les stades de transition entre la baie abritée et la mare isolée se rencontrent; à cet endroit intervient encore l'influence de la grande quantité d'Hippopotames qui y vivent, tandis que les mares, situées à l'embouchure des rivières ne sont généralement pas occupées par des Hippopotames.

(1) *M. gr. butleriana* HUTCHINSON et *M. scutellaris* STÅL.

(2) 3113 a : *Bidessus sharpi* RÉGIMBART; *Uvarus melanopterus* GUIGNOT.

Les relevés qui suivent se rapportent à ce dernier type de mare (photo : Pl. IX, fig. 1); celles situées près de la source de la Semliki (photo : Pl. X, fig. 1) sont influencées par le courant de cette rivière, ce qui permet aux *Simulium* d'y vivre (relevé n° 3118 b); les chiffres font nettement ressortir deux stades, opposant le premier relevé aux trois suivants.

	3109 a		3132 b	3130 a	3118 b	
	Mare à <i>Azolla</i>		Mares à <i>Jussiaea</i> et <i>Potamogeton</i>			
<i>Cladocera</i> .. ... ..	51	3	2	55	6	2
<i>Ostracoda</i> .. ... ..	78	3	3	0	44	2
<i>Copepoda</i> .. ... ..	500	5	2	22	11	1
<i>Ephemeroptera</i> . ... ..	145	3	15	7	22	1
<i>Hemiptera</i> ... ..	335	4	7	115	14	5
dont <i>Micronecta</i> <sup>(1)</sup> ... ..	250	3	0	110	10	5
<i>Hydrocanthares</i> <sup>(2)</sup> ... ..	208	3	11	1	11	1
<i>Odonata</i> ... ..	18	2	5	0	3	+
<i>Diptera</i> ... ..	85	3	36	16	53	2
dont <i>Culicidae</i> <sup>(3)</sup> ... ..	42	2	2	0	0	+
<i>Caridina</i> .. ... ..	1	+	0	2	30	2
<i>Trichoptera</i> ... ..	1	+	0	1	1	+
<i>Planorbis</i> . ... ..	133	4	32	0	0	0-2

b) *Ceratophyllum submersum* L. et *demersum* L. ont leur optimum dans les eaux stagnantes et peu transparentes du *Lemneto-Pistietum*; on les retrouve aussi dans le type A du *Nymphaeetum* (lacs Kivu et Albert) et partout ailleurs où elles peuvent se maintenir en tant que plante flottante.

Les *Ceratophyllum* abritent un groupement d'invertébrés, observé dans les trois lacs, qui constitue un optimum, car tous les groupes y sont plus ou moins abondamment représentés. Notons en premier lieu les Entomostracés et les Éphéméroptères, en second lieu *Caridina*, les Hémiptères avec *Micronecta* et *Plea*, les Hydrocanthares et les Culicidés et enfin les Turbellariés, Hirudinés et les autres Vers; les *Chironomidae* y sont en nombre très variable. Voici les groupes les plus importants dans l'ordre de leur abondance numérique (relevés n°s 3046a et 3109). Ce groupement à Éphéméroptères, *Micronecta* et Hydrocanthares est à comparer à ceux des eaux vertes et des mares, qui accompagnent des stades plus avancés d'atterrissement.

	3109	3046 a	
<i>Copepoda</i> ... ..	1.100	2.995	5
<i>Ephemeroptera</i> .. ... ..	209	1.437	4
<i>Ostracoda</i> ... ..	48	644	3

<sup>(1)</sup> 3109 a : *M. scutellaris* STÅL et *M. denticulata* HUTCHINSON; 3132 b, 3130 a et 3118 b : également *M. bleekiana* HORVATH et *M. gr. buileriana* HUTCHINSON.

<sup>(2)</sup> 3109 a : *Bidessus brevisiriga* RÉGIMBART; *Guignotus aethiopicus* RÉGIMBART; *Canthydrus biguttatus* RÉGIMBART. 3132 b, 3130 a et 3118 b : *Guignotus vitichumwii* GSCHWENDTNER; *Bidessus brevisiriga* RÉGIMBART.

<sup>(3)</sup> 3109 a : *Anopheles pharoensis* THEOBALD, *Culex poicilipes* THEOBALD et *Ficalbia splendens* THEOBALD.

	3109	3046 a	
<i>Cladocera</i> ... ..	72	410	3
<i>Hemiptera</i> .. ..	66	145	3
dont <i>Micronecta</i> sp. (1) ... ..	56	70	2
<i>Plea</i> ... ..	65	6	1-2
<i>Diptera</i> ... ..	364	178	3-4
<i>Hydrocanthares</i> (2) ... ..	10	65	1-2
<i>Caridina</i> ... ..	3	34	1
<i>Turbellaria</i> (3) ... ..	0	8	+
<i>Hirudinea</i> .. ..	2	2	+
<i>Trichoptera</i> ... ..	5	0	+

#### 4. Groupement associé au *Lemneto-Pistietum*.

Le *Lemneto-Pistietum* a son optimum dans les mares isolées, temporaires ou permanentes. Cet optimum correspond à un optimum du groupement d'invertébrés, qui constitue l'aboutissement d'une série de groupements ou sous-groupements moins caractéristiques, décrits dans les pages précédentes.

Les caractéristiques de la faune des invertébrés sont les suivantes : les *Micronecta* disparaissent complètement ou presque complètement et sont remplacés par des *Notonectidae* : *Anisops* spp. et *Plea pullula* STÅL. Les *Cladocera* et les *Hydrocanthares* atteignent un maximum d'abondance ici, tandis que *Caridina*, encore présent dans les groupements précédents, disparaît complètement, de même que les Turbellariés et les Trichoptères. Les *Chironomidae* paraissent très peu nombreux; les Éphéméroptères, les Odonates et les Culicidés y vivent en nombres variables mais sont parfois assez abondants, de même que les *Planorbidae* (*Gastropoda*). Les chiffres qui suivent reproduisent l'importance numérique relative des différents groupes composant ce groupement typique à *Hydrocanthares* (relevés n° 3043, 3042, 3051, 3050; photos : Pl. XIII, fig. 1 à 4) (cf. tabl. 21) :

	3043	3042	3051	3050	
<i>Hydrocanthares</i> (4) ... ..	83	14	175	150	5
<i>Hemiptera</i> .. ..	194	44	130	127	5
dont <i>Anisops</i> sp. (5) ... ..	0	23	112	105	0-3
<i>Cladocera</i> ... ..	82	50	20	0	2
<i>Ostracoda</i> ... ..	120	80	100	80	3
<i>Copepoda</i> ... ..	64	52	15	50	2

(1) *M. denticulata* HUTCHINSON et *M. gr. butleriana* HUTCHINSON.

(2) 3046 a, 3109 : *Canthydrus biguttatus* RÉGIMBART; *Bidessus brevistriga* RÉGIMBART.

(3) *Plagiostomum lacustre* BAYLIS.

(4) *Peltodytes alluaudi* GUIGNOT; *Hyphydrus (Apriophorus) aethiopicus* BALFOUR-BROWNE; *Hydrovatus (Vathydrus) senegalensis* RÉGIMBART; *Hydrovatus (Vathydrus) continentalis* GUIGNOT; *Clypeodytes* (s. str.) *virgatus* GUIGNOT; *Yola* (s. str.) *tuberculata* RÉGIMBART; *Bidessus sharpi* RÉGIMBART; *Bidessus brevistriga* RÉGIMBART; *Guignotus geminodes* RÉGIMBART; *Guignotus aethiopicus* RÉGIMBART; *Guignotus vitshumbii* Gschwendtner; *Uvarus sechellensis* RÉGIMBART; *Canthydrus biguttatus* RÉGIMBART; *Laccophilus vermiculosus* GERSTÄCKER et *L. vermiculosus* ab. *mocquerysi* RÉGIMBART; *Laccophilus flaveolus* RÉGIMBART; *Laccophilus vitshumbii* GUIGNOT; *Laccophilus monas* GUIGNOT; *Hydaticus (Guignotites) servillianus* AUBÉ; *Rhantaticus congestus* KLUG; *Eretes sticticus* LINNÉ var. *succinctus* KLUG (F. GUIGNOT dét.).

(5) *A. sardea* SCHOUTEDEN, *A. pellucens* GERSTÄCKER, *A. apicalis* STÅL, *A. debilis* GERSTÄCKER; également *Enithares rhodops* HUTCHINSON (station n° 3043) (R. POISSON dét.).

	3043	3042	3051	3050	
<i>Ephemeroptera</i> .. ... .. .	186	2	5	67	2
<i>Odonata</i> ... .. .	184	230	0	0	0-2
<i>Culicidae</i> <sup>(1)</sup> ... .. .	22	6	5	5	1
<i>Chironomidae</i> ... .. .	2	18	1	0	0-1

Dans le *Phragmitetum* ce groupement tend, tout comme l'association végétale, vers un groupement terrestre hygrophile. La partie immergée des plantes héberge une faune d'espèces aquatiques, principalement Hydrocanthares, Éphéméroptères (*Povilla adusta* NAVAS et *Caenidae*), Trichoptères *Leptoceridae* et *Hydropsychidae* (*Cheumatopsyche*, *Phanostoma*), Odonates, Hémiptères *Naucoridae* et Diptères *Ceratopogonidae*, *Anthomyiidae* et autres.

La terre humide est peuplée par une faune assez variée d'autres Coléoptères (*Staphylinidae*, *Carabidae*, etc.). Un seul Isopode a été récolté parmi les racines de *Sporobolus*. Les Éphéméroptères, Trichoptères et *Dytiscidae* étaient prédominants dans les végétaux examinés: *Vossia cuspidata* GRIFF, *Phragmites mauritanus* KUNTH, *Cyperus papyrus* L., *Cyperus articulatus* L., *Cyperus* cf. *dives* ou *alopecuroides*, *Sporobolus robustus* KUNTH, *Scirpus subulatus* VAHL et *Typha angustifolia* L. (relevés n<sup>os</sup> 3100, 3211, 3212, 3202, 3204 à 3209, 3231, 4103).

Annexe. — Groupement lié aux *Pistia* flottant au large et déplacés par les vents, venant du *Lemneto-Pistietum* (photo: Pl. VIII, fig. 2). Ce groupement d'invertébrés semble assez particulier; il ne peut être caractérisé en ce moment par manque de déterminations. Les Coléoptères et entre autres certains Hydrocanthares y occupent une place importante, de même que *Plea pullula* STÅL, certains Culicides et Éphéméroptères; les Ostracodes y semblent plus abondants que les autres Entomostracés; *Caridina* vit en petit nombre parmi ces plantes.

Actuellement nous ne pouvons préciser les différences de composition de ce groupement par rapport à celui associé à un *Lemneto-Pistietum* non influencé par les vents.

Conclusion. — En utilisant les mêmes normes qu'en phytosociologie, on peut schématiser comme suit les principales associations d'invertébrés, identifiées au lac Édouard, et existant aux deux autres lacs également (fig. 20):

		Groupements végétaux correspondants.
Large	1. <i>Caridinetum</i>	Groupement à <i>Potamogeton-Najas</i> <i>Nymphaetum</i> <i>Lemneto-Pistietum</i> <i>Papyrion</i> ( <i>Phragmitetum</i> ), <i>Magnocyperion</i> , etc.
↓	2. <i>Micronectetum</i>	
↓	3. <i>Hydrocantharetum</i>	
Rive	(4. Groupement terrestre hygrophile)	

<sup>(1)</sup> *Anopheles pharoensis* THEOBALD, *A. gambiae* GILES, *Culex annulioris* THEOBALD et *C. guiarti* BLANCHARD.

Le tableau 16 résume les données numériques concernant les groupements d'invertébrés. Pour les groupes les plus significatifs ces données numériques ont été reproduites sous forme d'histogrammes (fig. 20); cette figure montre la répartition des groupes suivant le biotope et fait ressortir très nettement les trois associations citées.

TABLEAU 16. — Données numériques concernant les groupements d'invertébrés au lac Édouard.

	Groupement à <i>Najas</i>		<i>Nymphaetum</i>			<i>Lemneto-Pistietum</i>	
	3124 a	3118 a et 3118 a'	3114 a	3114 a', 3053 b et 3133 b	3113 a et 3137 a	3046 a et 3109	3050-51 et 3042-43
<i>Turbellaria</i> ... ..	1-2	1	2	.	.	+	.
<i>Hirudinea</i> ... ..	+	.	+	.	+	+	.
<i>Cladocera</i> ... ..	+	1	+	+	2-3	3	2
<i>Ostracoda</i> ... ..	5	1	3	2	3	3	3
<i>Copepoda</i> ... ..	3-4	1-2	3	5	4	5	2
<i>Caridina</i> ... ..	5	2	+	1	2	1	.
<i>Hemiptera</i> ... ..	.	3	1	3	5	3	5
<i>Micronecta</i> ... ..	.	2	1	2	5	2	.
<i>Plea</i> ... ..	.	.	.	.	+	1-2	+
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	4	4	1	3	1	4	2
<i>Trichoptera</i> .. ..	+	2	+	+	+	+	.
<i>Hydrocanthares</i> ... ..	.	+	.	2	2	1-2	5
<i>Culicidae</i> ... ..	.	3	.	.	.	1	1
<i>Chironomidae</i> ... ..	4	5	2	3	3	3	0-1

*Caridinetum* ————— *Micronectetum* ————— *Hydrocantharetum*

### Remarques.

1. Les recherches biologiques et physico-chimiques effectuées par L. C. BEADLE (1932) dans un marécage à Papyrus sur les rives du lac George, dans le canal de Kazinga, se rapportent à un milieu très particulier.

La densité même et la nature d'une végétation à *Cyperus papyrus*, le degré d'atterrissement qui l'accompagne, le pH et le taux d'oxygène très bas, le fait que les phytosociologues considèrent cette plante comme élément principal d'un groupement à part, nous permettent de supposer qu'au point de vue zoosociologique aussi le groupement ne doit pas se rattacher directement à ceux décrits plus haut. Il forme peut-être une variante d'une quatrième association qui ferait suite à notre « *Hydrocantharetum* ».

Il ressort nettement du travail de L. C. BEADLE que les concentrations très basses en oxygène en plein marais à Papyrus résultent, d'une part, de l'absence de photosyn-

thèse, d'autre part, de l'abondance de matières organiques en putréfaction; dans cette zone, BEADLE a mesuré un pH de 6,1 à 6,2. Ceci n'est pas le cas pour les mares dont il a été question dans ce chapitre.

2. Concernant la faune des *Pistia* : La faune associée à cette plante se concentre surtout dans la couronne de feuilles près de leur base et dans le chevelu de racines adventives submergées. En Côte d'Ivoire, TH. MONOD a récolté sur *Pistia* quelques Amphipodes et Isopodes d'un très grand intérêt. R. PAULIAN et C. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1945 signalent plusieurs insectes et parmi ceux-ci un Collembole et un Carabide nouvellement décrits, provenant des *Pistia* flottant sur les lagunes de

	Groupement à <i>Najas</i>		Nymphaeetum			Lemneto-Pistietum	
	3124 a	3118 a 3118 a'	3114 a	3114 a' 3053 b 3133 b	3113 a 3137 a	3046 a 3109	3050-51 3042-43
<i>Turbellaria</i> . . .							
<i>Cladocera</i> . . .							
<i>Caridina</i> . . .							
<i>Micronecta</i> . . .							
<i>Plea</i> . . . . .							
<i>Hydrocanthares</i> .							
<i>Culicidae</i> . . .							
	Large ←					→ Rive	

FIG. 20. — Lac Édouard, zone littorale : répartition de quelques groupes d'invertébrés suivant le biotope et l'association végétale dominante.

Basse Côte d'Ivoire, près Abidjan. Dans les lacs Est-africains nous n'avons pas retrouvé des représentants des deux premiers groupes; par contre, nous y avons recueilli quelques Vers et Crustacés non encore signalés, mais dont la présence serait peut-être accidentelle ou déterminée par les conditions du milieu : un Microturbellarié *Plagiostomum lacustre* BAYLIS vivant également sur *Pistia* au lac Albert; un Hirudiné; des Oligochètes et Nématodes; un Cladocère, *Ilyocryptus sordidus* LIEV; quelques Ostracodes (*Heterocypris congenera* VAVRA, 2 espèces de *Stenocypris*) et plusieurs Copépodes.

Parmi les insectes nous avons retrouvé un petit nombre de Collemboles; de nombreuses larves d'Éphéméroptères et de Diptères, *Chironomidae* et *Culicidae* <sup>(1)</sup>; parmi les Trichoptères quelques *Orthotrichia* sp.; des Hémiptères principalement *Plea* sp., mais surtout de grandes quantités de larves et d'adultes de Coléoptères. Il s'agit ici peut-être des mêmes espèces que celles signalées par les

(<sup>1</sup>) 3044 et 3046 b : *Anopheles pharoensis* THEOBALD, *Taeniorhynchus (Mansonioides) uniformis* THEOBALD et *T. (M.) africanus* THEOBALD, *Culex pipiens* LINNÉ et *C. perfuscus* EDWARDS (J. WOLFS dét., 1956).

auteurs précités en Côte d'Ivoire, ou d'espèces voisines : *Angionychus* (Carabide), *Amphiops* (Hydrophilide), etc., dont le premier est un élément franchement terrestre, effectuant tout son développement dans une galerie aboutissant dans la partie aérienne de la plante. *Angionychus livida* KLUG est une espèce commune connue de Madagascar, du Haut Nil, du Soudan Égyptien, du Congo Belge et du Cameroun et fournit un bon exemple de la vaste dispersion transafricaine discontinue, typique de bon nombre d'insectes aquatiques et semi-aquatiques. GUIGNOT (1957) a constaté une répartition discontinue semblable chez certains *Dytiscidae*.

3. Concernant la biologie de *Plagiostomum lacustre* BAYLIS : En ce qui concerne le Turbellarié *Plagiostomum lacustre* BAYLIS nous devons faire remarquer que cette espèce a été recueillie dans des milieux assez différents, mais tous caractérisés par une agitation plus ou moins constante de la surface de l'eau. Elle disparaît complètement dans les baies très abritées (Kamande), les petites anses et les petites mares, temporaires ou permanentes, où les eaux sont généralement très calmes. Il est certain pourtant que la tolérance écologique de cette espèce est plus grande que celle de la plupart des autres Microturbellariés africains; elle est largement répandue dans les trois lacs sur les rives exposées. Nous l'avons capturée également aux sources de la Ruzizi et de la Semliki ainsi qu'au déversoir du lac Tanganika, où prend naissance la Lukuga.

#### RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

1° Les biotopes rocheux couverts d'algues sont peu étendus tandis que les biotopes à végétation enracinée ou flottante et fonds sablo-vaseux ou vaseux s'étendent sur de très grandes surfaces.

2° Grâce à une plus faible profondeur, une agitation moins forte de ses eaux et une accumulation importante de matières organiques, la végétation est plus variée et plus dense que dans le lac Kivu; il en résulte une variété plus grande des groupements et sous-groupements d'invertébrés, parmi lesquels nous avons identifié trois associations principales.

3° Les principales caractéristiques du peuplement d'insectes de la zone littorale du lac Édouard sont les suivantes :

a) Abondance de *Corixidae*, surtout *Micronecta*, et d'Hémiptères en général, aussi bien en ce qui concerne le nombre d'espèces que le nombre d'individus. Les groupements à *Micronecta* ont une très grande extension.

b) Abondance des *Hydrocanthares* dans les milieux calmes et à proximité des rives marécageuses et basses.

c) Abondance relativement faible des Éphéméroptères et des Trichoptères; ces derniers étant presque tous limités aux rives basses; les Trichoptères *Ecnominae* sont quantitativement moins abondants qu'au lac Kivu.

d) Pauvreté relative des *Culicidae*; abondance relative de *Caridina nilotica*, qui ne vit pourtant pas au large.

4° Les caractéristiques générales de la faune littorale du lac Albert sont les mêmes qu'au lac Édouard. Nous devons pourtant faire remarquer :

a) L'extension considérable de l'association à *Najas-Caridina-Bithynia-Turbellaria*.

b) L'abondance de *Caridina*, qui peuple toute la surface du lac et constitue la nourriture exclusive de certains poissons pélagiques.

c) L'abondance, aussi bien quantitative que qualitative, de la faune des Trichoptères qui peuple les fonds sableux et alluvionnaires, très étendus dans ce lac.

d) L'importance relativement plus faible des groupements à *Micronecta*.

TABLEAU 17.

Lac Édouard Algues et végétation supérieure	3044	3046 b	3106 c	3124 a	3114 a	3114 a'	3046 a
	Vitshumbi- baie  13.VI.1953  <i>Pistia stratiotes</i> : lavage  Volume : env. 10 plantes	Vitshumbi- baie  14.VI.1953  <i>Pistia stratiotes</i> : lavage  Volume : env. 20 plantes	Kisaka (rive Ouest)  25.I.1954  Touffes d'algues vertes Prof : 0-0,25 m Volume : env. 50 cm <sup>2</sup>	Kasindi : baie exposée au large  6.II.1954  Touffes de végétation mixte, surtout <i>Najas</i> Prof. : 0,30-0,75 m Volume : env. 300 l	Baie de Pilipili  30.I.1954  Surtout <i>Vallisneria</i> et <i>Potamogeton</i> Prof. : 0,30-0,75 m Volume : env. 100 l	Baie de Pilipili  30.I.1954  Zone à <i>Jussiaea</i> , <i>Pistia</i> , Graminées Prof. : 0-0,30 m Volume : env. 100 l	Vitshumbi- baie  14.VI.1953  Surtout <i>Ceratophyllum</i>  Prof. : 0,25-0,50 m Volume : env. 300 l
<i>Turbellaria</i> ... ..	—	3	3	13	18	—	8
<i>Hirudinea</i> ... ..	1	8	—	1	2	—	2
<i>Oligochaeta</i> ... ..	38	52	—	7	2	3	150
<i>Nematoda</i> ... ..	55	86	13	1	2	2	191
<i>Cladocera</i> . ... ..	1	1	—	22	—	3	410
<i>Ostracoda</i> . ... ..	124	114	4	989	21	1	644
<i>Copepoda</i> . ... ..	26	53	12	326	23	34	2.995
<i>Decapoda</i> . ... ..	4	2	—	607	1	16	34
<i>Acarina</i> ... ..	59	102	1	203	27	6	468
<i>Collembola</i> ... ..	4	8	—	—	—	2	99
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	150	113	—	126	7	20	1.437
<i>Odonata</i> ... ..	1	1	—	1	—	4	25
<i>Hemiptera</i> ... ..	76	61	—	—	8	46	145
<i>Trichoptera</i> ... ..	1	2	1	2	2	—	5
<i>Coleoptera</i> ... ..	L : 41 Ad : 64	L : 43 Ad : 20	—	—	—	3	65
<i>Diptera</i> total .. ...	243	195	26	402	16	8	178
<i>Chironomidae</i> ... ..	63	100	26	395	15	1	136
<i>Ceratopogonidae</i> .. ...	117	76	—	4	—	—	13
<i>Culicidae</i> ... ..	60	13	—	—	—	1	28
Autres dipt. aq. . ...	3	6	—	3	1	6	1
<i>Mollusca</i> .. ... ..	32	17	—	752	74	63	51
Poissons (jeunes) ...	2	7	—	—	6	10	10

TABLEAU 18.

Lac Édouard	3100	3053 b	3133 b	3109	3113 a	3113 a'	3137 a
Végétation supérieure	Vitshumbi-baie	Vitshumbi-baie (près gîte)	Karambi : près forêt-galerie rivière Rwindi	Embouchure rivière Rutshuru : à 50 m	Baie de Kamande (au fond)	Baie de Kamande (au fond)	Baie de Katwe près de la rive Nord
	23.I.1954	14.VII.1953	10.II.1954	29.I.1954	30.I.1954	30.I.1954	20.II.1954
	Lavage touffes de <i>Vossia</i> Prof. : 0-0,20 m	Zone à <i>Potamogeton</i> Prof. : 0,25-0,50 m	<i>Potamogeton</i> et <i>Vallisneria</i> Prof. : 0,25-0,50 m	<i>Ceratophyllum</i> Prof. : 0,25-0,50 m	<i>Potamogeton</i> et <i>Vallisneria</i> Prof. : 0,30-0,50 m	<i>Jussiaea repens</i> et Graminées Prof. : 0-0,50 m	<i>Potamogeton</i> et Graminées Prof. : 0-0,30 m
	Env. 1/10 m <sup>2</sup>	Volume : env. 100 l	Volume : env. 100 l	Volume : env. 300 l	Volume : env. 300 l	Volume : env. 100 l	Volume : env. 300 l
<i>Turbellaria</i> ... ..	3	—	—	—	—	—	—
<i>Hirudinea</i> ... ..	8	—	—	2	—	2	3
<i>Oligochaeta</i> ... ..	2	1	—	27	20	—	38
<i>Nematoda</i> ... ..	—	1	9	4	1	—	66
<i>Cladocera</i> . ... ..	—	—	3	72	16	—	248
<i>Ostracoda</i> . ... ..	1	65	5	48	40	19	716
<i>Copepoda</i> . ... ..	—	25	308	1.100	730	27	1.448
<i>Decapoda</i> . ... ..	3	—	7	3	12	5	44
<i>Acarina</i> ... ..	—	20	22	80	200	40	1.238
<i>Collembola</i> ... ..	—	2	—	11	1	62	688
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	18	48	50	209	66	9	5
<i>Odonata</i> ... ..	8	4	—	—	51	—	—
<i>Hemiptera</i> ... ..	8	55	4	66	952	875	4.159
<i>Trichoptera</i> ... ..	—	—	2	7	—	—	6
<i>Coleoptera</i> ... ..	92	28	—	10	2	10	59
<i>Diptera</i> total .. ...	9	51	49	364	430	51	87
<i>Chironomidae</i> ... ..	9	44	49	364	430	42	84
<i>Ceratopogonidae</i> .. ...	—	3	—	11	—	2	3
<i>Culicidae</i> ... ..	—	—	—	1	—	—	—
Autres dipt. aq. . ...	—	4	—	12	—	7	—
<i>Mollusca</i> .. ... ..	1	11	—	22	2	8	3
Poissons (jeunes) ...	—	1	—	2	3	—	—

TABLEAU 19.

Région lac Édouard Mares voisines et déversoir (Semliki) Prof. : 0-0,75 m	3109 a	3132 b	3130 a	3118 b	3118 a	3118 a'
	Mare près de l'embouchure de la rivière Rutshuru 29.I.1954 <i>Azolla nilotica</i> DECAISNE Volume : env. 100 l	Mares près de l'embouchure de la rivière Luniasenge 10.II.1954 <i>Jussiaea</i> et Graminées Volume : 50 l	Katanda : mare près rive et derrière la berge (bras isolé) 8.II.1954 <i>Potamogeton</i> et <i>Vallisneria</i> Volume : env. 50 l	Mares près déversoir du lac (Semliki) Ishango 5.II.1954 Graminées et <i>Potamogeton</i> Volume : 50 l	Déversoir lac : dans rivière Semliki (Ishango) 5.II.1954 Graminées Volume : env. 100 l	Déversoir lac : dans rivière Semliki 5.II.1954 <i>Potamogeton</i> et <i>Vallisneria</i> Volume : env. 100 l
<i>Turbellaria</i> ... ..	—	—	—	—	8	5
<i>Hirudinea</i> ... ..	—	—	—	—	—	—
<i>Oligochaeta</i> ... ..	50	5	—	3	5	2
<i>Nematoda</i> ... ..	5	1	—	1	4	6
<i>Cladocera</i> ... ..	51	2	55	6	2	10
<i>Ostracoda</i> ... ..	78	3	—	44	52	6
<i>Copepoda</i> ... ..	500	2	22	11	42	24
<i>Decapoda</i> ... ..	1	—	2	30	45	17
<i>Acarina</i> . ... ..	34	8	1	2	1	5
<i>Collembola</i> ... ..	84	5	—	12	2	3
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	145	15	7	22	255	310
<i>Odonata</i> . ... ..	18	5	—	3	20	3
<i>Hemiptera</i> ... ..	335	7	115	14	262	16
<i>Trichoptera</i> ... ..	1	—	1	1	53	20
<i>Coleoptera</i> ... ..	208	11	1	11	10	2
<i>Diptera</i> total ... ..	85	36	16	53	1.585	862
<i>Chironomidae</i> ... ..	40	24	16	27	1.525	390
<i>Ceratopogonidae</i> ... ..	—	—	—	—	2	12
<i>Culicidae</i> ... ..	42	2	—	—	—	—
Autres dipt. aq. ... ..	3	10	—	27	58	460
<i>Mollusca</i> ... ..	133	32	4	4	22	7
Poissons (jeunes) ... ..	1	—	1	1	103	—

TABLEAU 20.

Région lac Édouard Embouchures de rivières Prof. : 0-0,75 m	3109 b	3113 b	3132 a	3107 a	3106 a	3125 a
	Rivière Rutshuru : dans rivière	Rivière Talia	Rivière Luniasenge	Rivière Musenda	Rivière Duka à Kisaka	Rivière Lubilia
	29.I.1954	30.I.1954	10.II.1954	25.I.1954	25.I.1954	6.II.1954
	Graminées	Dans la rivière sur <i>Jussiaea</i>	Sur végétation de la rive	Sur végétation diverse	Sur végétation de la rive surtout Graminées	Sur végétation diverse de la rive
Volume : 100 l	Volume : 100 l	Volume : 100 l	Volume : 100 l	Volume : env. 50 l	Volume : env. 100 l	
<i>Turbellaria</i> ... ..	—	—	—	—	—	—
<i>Hirudinea</i> ... ..	—	—	—	—	—	—
<i>Oligochaeta</i> ... ..	3	189	132	20	43	1
<i>Nematoda</i> ... ..	—	—	—	2	—	—
<i>Cladocera</i> ... ..	—	—	—	—	5	—
<i>Ostracoda</i> ... ..	—	—	1	8	—	1
<i>Copepoda</i> ... ..	175	106	8	21	1	9
<i>Decapoda</i> ... ..	583	89	1	—	—	1
<i>Acarina</i> . ... ..	29	8	1	3	—	16
<i>Collembola</i> ... ..	19	29	1	—	—	4
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	566	785	287	489	22	297
<i>Odonata</i> . ... ..	2	—	7	6	5	2
<i>Hemiptera</i> ... ..	—	25	3	17	16	1
<i>Trichoptera</i> ... ..	—	10	—	—	—	—
<i>Coleoptera</i> ... ..	10	15	3	1	44	14
<i>Diptera</i> total . ... ..	75	140	195	367	74	391
<i>Chironomidae</i> ... ..	66	135	187	355	53	380
<i>Ceratopogonidae</i> ... ..	—	—	1	2	13	11
<i>Culicidae</i> ... ..	1	1	—	—	—	—
Autres dipt. aq. ... ..	8	4	17	10	8	—
<i>Mollusca</i> ... ..	14	—	—	—	6	2
Poissons (jeunes) ... ..	30	3	—	1	4	7

TABLEAU 21.

Région lac Édouard	3043	3042	3051	3050	3137
Mares temporaires éloignées du lac (plaine de la Rwindi)	Près Bwera	Près Bwera	Vitshumbi (chemin COPILE)	Vitshumbi (chemin COPILE)	Katwe : lac cratère salin
Lac cratère de Katwe	13 et 14.VI.1953	14.VI.1953	14.VII.1953	14.VII.1953	20.II.1954
Prof. : 0-0,50 m	Mare à <i>Jussiaea</i>	Mare à <i>Lemna</i>	Mare à Graminées	Mare à <i>Cyperus articulatus</i> L.	Touffes de <i>Cyperus laevigatus</i> L.
	Volume : 100 l	Volume : 100 l	Volume : 100 l	Volume : 100 l	Volume : 100 l
<i>Turbellaria</i> ... ..	—	—	—	—	—
<i>Hirudinea</i> .. ...	2	—	—	—	—
<i>Oligochaeta</i> ... ..	2	7	9	1	1
<i>Nematoda</i> .. ...	9	1	—	—	—
<i>Cladocera</i> .. ...	82	50	20	—	—
<i>Ostracoda</i> .. ...	120	80	100	80	1
<i>Copepoda</i> .. ...	64	52	15	50	1
<i>Decapoda</i> .. ...	—	—	—	—	—
<i>Acarina</i> ... ..	19	26	—	9	8
<i>Collembola</i> . ...	4	9	8	7	—
<i>Ephemeroptera</i> ..	186	2	5	67	—
<i>Odonata</i> ... ..	184	230	—	—	—
<i>Hemiptera</i> . ...	194	44	130	127	—
<i>Trichoptera</i> ... ..	—	—	—	—	—
<i>Coleoptera</i> .. ...	83	14	175	150	140
<i>Diptera</i> total ...	25	24	7	6	262
<i>Chironomidae</i> ...	2	18	1	—	5
<i>Ceratopogonidae</i> ...	—	—	—	—	8
<i>Culicidae</i> ... ..	22	6	5	5	216
Autres dipt. aq. ...	1	—	1	1	33
<i>Mollusca</i> ... ..	52	5	44	16	—

TABLEAU 22.

Lac Albert Végétation flottante et littorale du lac	4034 a	4034 a'	4054 a	4051 b	4086 a	4086 b	4074 (1)	4074 (2)
	Kasenyi 30.VI.1953 Lavage <i>Pistia</i>  Env. 10 plantes	Kasenyi 30.VI.1953 Lavage <i>Pistia</i>  Env. 10 plantes	Bezaha 13.XII.1953 Lavage <i>Pistia</i> et autres débris végétaux  Volume : env. 10 l	Kasenyi 12.XII.1953 <i>Najas</i> et <i>Vallisneria</i>  Prof. : 0,30-0,40 m Volume : env. 300 l	Mahagi- Port 16.II.1954 <i>Najas</i> et algues vertes ( <i>Cladophora</i> )  Prof. : 0,50-1 m Volume : env. 500 l	Mahagi- Port 16.II.1954 <i>Najas</i>  Prof. : 0,50-1 m Volume : env. 500 l	Embouchure Semliki 21.XII.1953 <i>Panicum</i> et <i>Potamogeton</i>  Prof. : 0-0,50 m Volume : env. 100 l	Embouchure Semliki 21.XII.1953 <i>Panicum</i> et <i>Potamogeton</i>  Prof. : 0-0,50 m Volume : env. 100 l
<i>Turbellaria</i> .. ...	—	1	—	—	13	1	—	—
<i>Hirudinea</i> ... ..	3	9	5	—	—	—	—	—
<i>Oligochaeta</i> .. ...	195	190	5	26	251	530	14	4
<i>Nematoda</i> ... ..	65	20	—	2	72	48	7	5
<i>Cladocera</i> ... ..	5	7	—	3.200	34	480	9	9
<i>Ostracoda</i> ... ..	140	285	2	465	1.518	1.116	106	255
<i>Copepoda</i> ... ..	102	145	6	430	290	350	62	118
<i>Decapoda</i> ... ..	4	50	—	442	168	25	95	70
<i>Acarina</i> ... ..	100	85	4	10	51	30	1	10
<i>Collembola</i> .. ...	4	6	33	—	—	—	1	3
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	64	149	6	1.125	484	288	35	24
<i>Odonata</i> ... ..	3	2	2	4	25	5	2	—
<i>Hemiptera</i> ... ..	57	63	4	—	182	53	16	27
<i>Trichoptera</i> .. ...	5	6	—	82	127	30	7	11
<i>Coleoptera</i> ... ..	53	59	27	1	5	4	6	27
<i>Diptera</i> total ... ..	207	331	5	256	667	281	51	55
<i>Chironomidae</i> .. ...	174	276	3	256	662	277	50	50
<i>Ceratopogonidae</i> ... ..	32	54	—	—	4	4	1	4
<i>Culicidae</i> . ... ..	—	—	—	—	—	—	—	—
Autres dipt. aq. ... ..	1	1	2	—	1	—	—	1
<i>Mollusca</i> ... ..	48	27	7	63	1.804	211	52	4
Poissons (jeunes) . ...	—	—	—	10	—	5	16	7

TABLEAU 23.

Lac Albert	4034 b (1)	4034 b (2)	4051 a	4054	4103	4030	4031
Végétation littorale (suite)	Kasenyi	Kasenyi	Kasenyi	Bezaha	Kasenyi	Kasenyi	Kasenyi
Mares	30.VI.1953	30.VI.1953	12.XII.1953	13.XII.1953	25.II.1953	29.VI.1953	29.VI.1953
	Végétation diverse accumulée parmi <i>Cyperus</i> et <i>Phragmites</i>	Végétation diverse accumulée parmi <i>Cyperus</i> et <i>Phragmites</i>	Algues vertes sur dépôts calcaires	Végétation mixte accumulée par vent du large	Ex <i>Typha</i>	Mare I Végétation : Graminées	Mare II Graminées, <i>Utricularia</i> , <i>Ceratophyllum</i> , <i>Nymphaea</i>
	Prof. : 0-0,50 m	Prof. : 0-0,50 m	Prof. : 0,10 m	Prof. : 0-0,25 m	Prof. : 0-0,25 m	Prof. : 0,50-1 m	Prof. : 0,50-1,50 m
	Volume : env. 300 l	Volume : env. 200 l	Volume : env. 200 l	Volume : env. 500 l	Surf. : env. 1/10 m <sup>2</sup>	Surf. : env. 5 m <sup>2</sup>	Surf. : env. 10 m <sup>2</sup>
						Volume : env. 200 l	Volume : env. 100 l
<i>Turbellaria</i> ... ..	—	1	—	12	—	—	—
<i>Hirudinea</i> ... ..	—	3	—	22	25	1	1
<i>Oligochaeta</i> ... ..	126	10	85	200	1	90	24
<i>Nematoda</i> ... ..	7	2	2	200	—	1	43
<i>Cladocera</i> . ... ..	26	—	210	13	—	160	35
<i>Ostracoda</i> . ... ..	644	128	380	370	1	170	—
<i>Copepoda</i> . ... ..	295	40	55	1.800	—	54	37
<i>Decapoda</i> . ... ..	106	86	7	5	—	3	—
<i>Acarina</i> ... ..	22	3	5	710	—	73	18
<i>Collembola</i> ... ..	5	1	—	194	—	10	3
<i>Ephemeroptera</i> ... ..	748	160	345	235	154	26	157
<i>Odonata</i> ... ..	19	7	5	3	7	—	14
<i>Hemiptera</i> ... ..	43	11	2	97	1	513	12
<i>Trichoptera</i> ... ..	4	7	8	6	1	—	—
<i>Coleoptera</i> ... ..	20	8	—	126	22	551	31
<i>Diptera</i> total .. ...	187	79	192	177	14	31	9
<i>Chironomidae</i> ... ..	183	78	181	144	10	12	1
<i>Ceratopogonidae</i> .. ...	4	—	11	30	—	—	5
<i>Culicidae</i> ... ..	—	—	—	1	—	13	2
Autres dipt. aq. . ...	—	1	—	2	4	6	1
<i>Mollusca</i> .. ... ..	7	6	45	338	3	102	1
Poissons (jeunes) ...	2	2	—	—	—	—	—

TABLEAU 24.

Lac Albert	4021 b (1)	4021 b (2)	4066 (1)	4066 (2)	4022
Algues sur fond de sable de — 1 à — 3 m de profondeur — <i>Pistia</i> pélagiques	10 km large Kasenyi 26.VI.1953 Algues sur fond de sable Prof. : 2-3 m	10 km large Kasenyi 26.VI.1953 Algues sur fond de sable Prof. : 2-3 m	Baie de Polepole 18.XII.1953 Algues sur fond de sable Prof. : 2-6 m, près rive	Baie de Polepole 18.XII.1953 Algues sur fond de sable Prof. : 2-6 m	10 km large Kasenyi 26.VI.1953 <i>Pistia</i> (lavage) Env. 10 plantes
<i>Turbellaria</i> ... ..	1	—	—	—	2
<i>Hirudinea</i> .. ...	—	—	2	9	13
<i>Oligochaeta</i> ... ..	2	—	—	—	56
<i>Nematoda</i> .. ...	2	—	—	—	1
<i>Cladocera</i> .. ...	114	520	—	—	70
<i>Ostracoda</i> .. ...	840	310	170	1.300	512
<i>Copepoda</i> .. ...	66	48	28	23	142
<i>Decapoda</i> .. ...	14	81	107	2	6
<i>Acarina</i> ... ..	12	10	12	42	83
<i>Collembola</i> . ...	—	2	—	—	—
<i>Ephemeroptera</i> ..	55	35	35	28	452
<i>Odonata</i> ... ..	—	—	2	—	22
<i>Hemiptera</i> . ...	1	—	74	1	43
<i>Trichoptera</i> ... ..	8	—	12	11	1
<i>Coleoptera</i> .. ...	—	—	—	—	16
<i>Diptera</i> total ... ..	19	6	3	29	84
<i>Chironomidae</i> ... ..	19	6	3	26	82
<i>Ceratopogonidae</i> ... ..	—	—	—	3	—
<i>Culicidae</i> ... ..	—	—	—	—	1
Autres dipt. aq. ... ..	—	—	—	—	1
<i>Mollusca</i> ... ..	165	56	49	420	—
Poissons (jeunes) ... ..	—	—	1	—	—

### III. — LES SÉDIMENTS ET LEUR FAUNE.

#### a) RÉPARTITION ET COMPOSITION DES SÉDIMENTS.

Le fond du lac Édouard est constitué d'une épaisse couche de vase organique très fine, pratiquement homogène sur toute la surface du lac. Il y a une plus ou moins étroite bande le long de la côte et des zones généralement peu étendues devant les estuaires de rivières où le fond est dur et constitué soit de sable pur, avec ou sans dalles gréseuses, soit de sable et de limon alluvionnaire.

L'étendue de ces fonds, qui dépasse à peine 5 % de la surface totale du lac, a été indiquée sur la carte « Répartition de *Chaoborus anomalus* EDWARDS » (fig. 21). Sur cette carte, la nature des fonds a été reproduite d'après les échogrammes, obtenus par échosondage. Les figures 23 et 24 montrent quelques échogrammes; les fonds de nature différente y sont indiqués par V. et S.

L'importance biologique de ces sédiments sableux n'est que secondaire car, vu la faible transparence de l'eau, ils ne sont pas couverts de végétation comme au lac Albert. Ils ne sont peuplés que par un très petit nombre d'organismes, principalement larves de *Chironomidae Tanytarsinae*, adaptés à ce milieu.

Les vases, par contre, sont le siège d'une activité biologique intense ainsi qu'en témoignent les nombreux organismes qui peuplent ces sédiments.

Au lac Albert, les fonds sont en grande partie vaseux ou sablo-vaseux et constitués par des alluvions récentes. On trouve le long des plaines alluvionnaires et sableuses une étroite bande de fonds sableux; quelques affleurements de bancs de grès sont connus à faible profondeur le long des côtes basses, au Nord de Kasenyi, au large du Cap Samaki. Enfin les fonds sont durs et constitués d'argile compacte aux endroits de fortes pentes et où les fonds anciens ne sont pas recouverts de sédiments récents et meubles, au large de Kawa par exemple. On rencontre également le long des escarpements des fonds rocheux atteignant une profondeur de 10 à 15 m.

Les organismes supérieurs qui habitent les vases oxygénées sont surtout des *Ostracoda*, des *Tubificidae*, des larves de *Chironomidae* (*Chironominae* et *Tanytarsinae*) et de *Chaoboridae*; on y rencontre plus rarement des Mollusques.

Les quantités de ces organismes par unité de surface et par génération sont moyennes si on les compare aux quantités connues des lacs Nord-américains et Européens; néanmoins, les valeurs pondérales que nous avons obtenues, et qui sont certainement bien en dessous de la réalité, sont très élevées, parce que la production de matière vivante est continue durant toute l'année.

Par génération, la production en insectes d'un lac comme le lac Édouard est donc faible. Par an, au contraire, elle est très forte et dépasse celle de la plupart des lacs des régions tempérées (voir chiffres plus bas).

Dans le lac Édouard, nous avons découvert chez les larves de troisième et de quatrième stade d'une même espèce de Chaoboride, *Chaoborus (Sayomyia) anomalus* EDWARDS, deux phases écologiques, l'une essentiellement benthique, la seconde essentiellement pélagique avec tous les stades de transition entre les

deux. Entre les larves de comportement différent nous n'avons pu découvrir d'autres caractères distinctifs que des différences de taille et de coloration. Ces différences se retrouvent chez l'imago. La figure 21 (carte) reproduit la répartition de ces deux phases écologiques.

Cette grande plasticité vis-à-vis du substrat constitue un fait unique parmi les insectes. Cette observation nous permet de mieux comprendre le comportement de ces larves, très semblable aussi bien dans les régions tropicales que dans les régions tempérées.

Enfin, nous devons faire remarquer que parmi les *Chironomidae* benthiques, les *Tanypodinae* sont prédominants par rapport aux *Chironominae*. Les chiffres qui figurent au tableau 30 montrent qu'il existe souvent une proportion inverse *Tanypodinae-Chironominae*. Une prédominance de *Tanypodines* a été signalée par THIENEMANN, 1954, page 516, dans les lacs tropicaux de Java.

En milieu benthique les conditions physiques s'uniformisent et ne sont plus déterminantes, ou dans une moindre mesure, pour la répartition des organismes vivants. Seule la pression hydrostatique peut encore jouer un rôle pour certains insectes. Les conditions chimiques par contre, et en particulier l'oxygénation, peuvent varier dans de plus amples limites et devenir déterminantes pour la répartition des organismes benthiques dans une mesure qui dépend des propriétés physiologiques de chaque espèce.

#### Aspect et analyse microscopique.

A part des variations de couleur, les vases très fines et très homogènes du lac Édouard n'offrent que peu de différences. Suivant leur degré d'oxydation, la couleur des vases varie du jaune clair au vert olive ou au brun foncé à noirâtre; rarement ces teintes tournent au grisâtre. Les vases noires non oxydées dégagent d'ailleurs souvent une odeur putride, plus ou moins forte, indiquant la présence d'hydrogène sulfuré; c'était le cas pour la plupart des échantillons provenant de profondeurs au-dessous de 50 m, en période de stratification.

La consistance est assez variable et, en général, la fluidité augmente avec la profondeur. La cohérence est toujours forte mais moins prononcée que chez les vases très collantes du Kivu. On trouve rarement dans les vases du lac Édouard ces conglomerats gélatineux très cohérents et typiques du lac Kivu.

La granulation est toujours très faible et imperceptible au toucher, sauf pour les vases littorales, où les grains de quartz et autres sont plus grands et plus nombreux. Dans les vases déposées devant les estuaires de rivières on peut distinguer parfois une grande quantité de petits fragments de micas, apportés par l'affluent; il s'agit surtout de micas blancs apparentés au muscovite.

L'analyse microscopique permet de préciser la structure de cette vase fine et son contenu en frustules de Diatomées. La substance fine consiste principalement en petites concrétions globulaires jaunâtres à rougeâtres et en amas amorphes de teinte jaunâtre pâle. A proximité d'un apport d'eau, des fragments très fins de matières animales et végétales non entièrement décomposées s'y ajoutent.

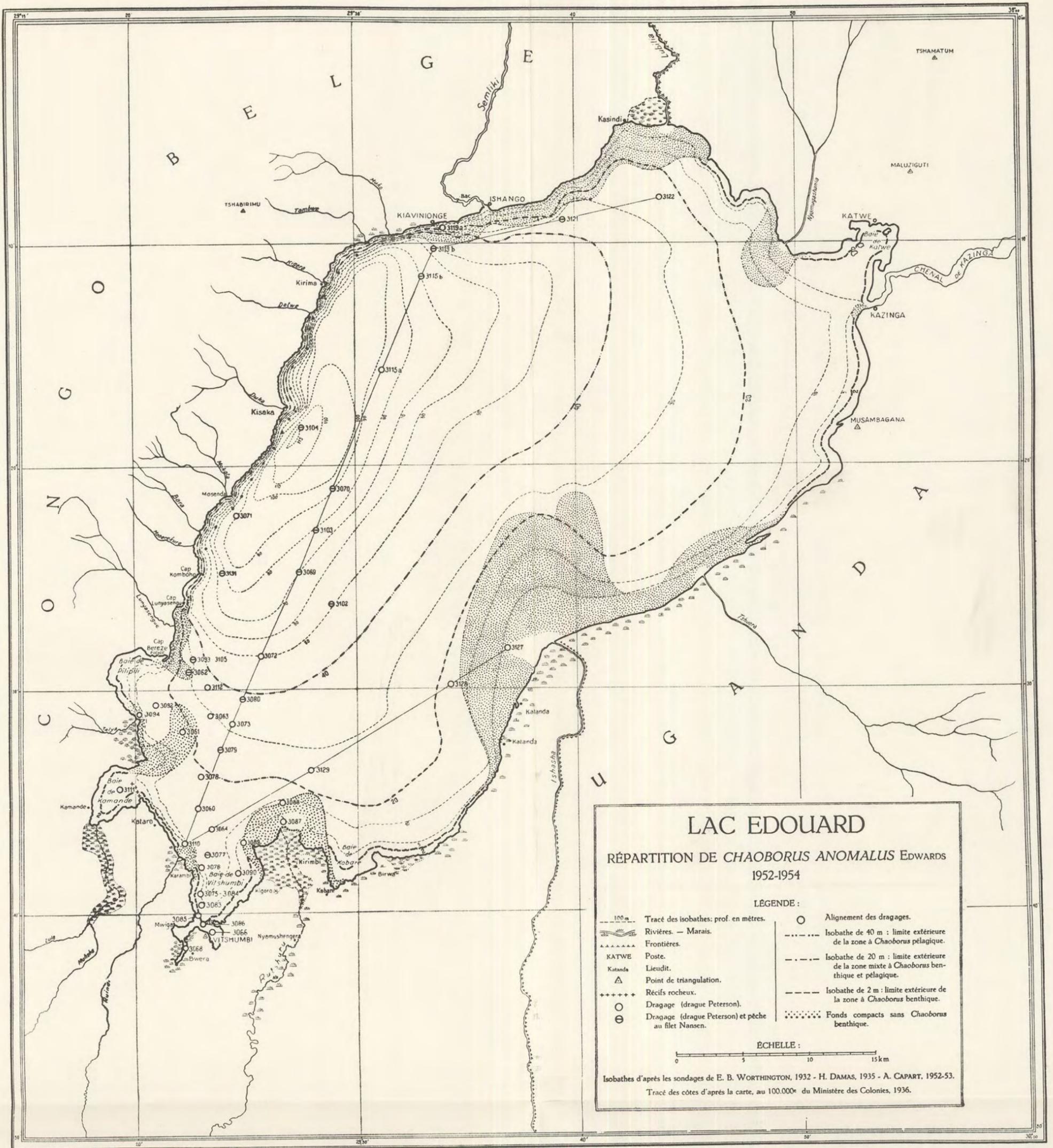


FIG. 21. — Lac Édouard : carte de la répartition de *Chaoborus anomalus* EDWARDS, suivant la nature du fond et les zones de profondeur.

Des Diatomées de diverses origines sont très abondantes dans les vases du lac Édouard. La quantité de frustules augmente avec la profondeur, en raison de l'alcalinité moins forte des eaux profondes : pH de 8,01 à 8,83 près du fond entre —40 et —100 m. La même constatation a été faite par H. DAMAS, 1956, dans les lacs du Ruanda et le phénomène se présenterait également au lac Tanganyika (H. KUFFERATH, 1956).

Les genres de Diatomées dont les frustules ont été le plus couramment rencontrés, sont cités ici dans l'ordre de leur fréquence décroissante : *Surirella*, *Cyclotella*, *Cosmarium*, *Pediastrum*, *Staurastrum*, *Tetraedrum*, *Scenedesmus*, *Nitzschia*, *Coscinodiscus*, *Navicula*.

*Navicula*, *Nitzschia*, *Surirella* et d'autres se développent dans les vases et y jouent un assez grand rôle.

DAMAS (1956) donne la description suivante d'une vase du Lac Luhondo (Ruanda), recueillie à 7,5 m de profondeur : « ... cette boue profonde se montre constituée d'innombrables petites particules sphériques : amas bactériens et plancton mort. Il s'agit d'un gyttja chargé d'algues. On y reconnaissait des colonies de Cyanophycées (*Microcystis*, par exemple), des tests de Diatomées, des Spicules d'Éponges et quelques fibres végétales ».

#### Analyse granulométrique.

L'analyse granulométrique faite par lévigation à l'appareil de КОРЕЦКЫ ne donne pas de résultats satisfaisants pour les vases très organiques du lac Édouard. Même après traitement à l'acide chlorhydrique les particules se coagulent plus ou moins fortement et restent en suspens dans la fraction 0,1 — 0,2 mm et 0,05 — 0,1 mm; en réalité ces fractions sont très faibles. Dans les vases provenant de —12 m (n° 3077) et de —70 m (n° 3069) par exemple, ces deux fractions fines sont beaucoup moins importantes que les chiffres obtenus l'indiquaient.

Le déplacement s'est évidemment fait aux dépens de la fraction fine inférieure à 0,02 mm (= perte) qui, dans ces vases, doit être constituée d'une importante quantité de matières organiques, voisine de 30 %. Cette fraction fine atteint quelquefois 80 % de l'ensemble, par exemple dans le poto-poto de la côte de Guinée (J. BURCART et CL. FRANCIS BOEUF, 1942). Seule l'analyse de la vase sableuse de la zone littorale, provenant de —2 m (n° 3085), est quelque peu représentative et montre que la fraction 0,05 — 0,1 mm est la plus forte, soit 42,8 %.

Dans le tableau 25, seule cette dernière analyse a été reproduite avec celle d'une vase du lac Albert; ces analyses ont mis en évidence la grande différence entre les vases profondes du lac Édouard et celles du lac Albert. Dans ces dernières, même dans les plus profondes, provenant de —45 m, la fraction minérale est toujours beaucoup plus importante. Les frustules de Diatomées y sont pratiquement inexistantes par suite de l'alcalinité toujours élevée des eaux profondes du lac Albert : pH de 8,85 à 9,03 à —40 m, près du fond. Malgré ces différences, les vases de ces deux lacs sont peuplées par les mêmes espèces de *Chironomidae* et *Chaoboridae*.

TABLEAU 25. — Analyse granulométrique d'une vase du lac Édouard et d'une vase du lac Albert.

Station n°	3085	4076
Profondeur	2 m	36 m
Fractions	%	%
> 1 mm	—	—
0,2 -1 mm	0,93	15,10
0,1 -0,2 mm	2,84	11,59
0,05-0,1 mm	42,85	29,16
0,02-0,05 mm	19,83	12,59
< 0,02 mm	33,52	31,54

3085 : Lac Édouard, baie de Vitshumbi, à 1 ½ km de la pêcherie vers la rivière Rwindi; 24.XI.1953.  
4076 : Lac Albert, au large, 5 km ENE de Sabe (Pavillon de chasse); 22.XII.1953.

Outre une fraction de matières amorphes de nature organique, beaucoup moins importante que dans les vases du lac Édouard, les sédiments vaseux du lac Albert sont composés d'une fraction de sable assez grossier à assez fin (15 + 11 %) et d'une fraction de sable très fin (29 + 12 %). L'analyse donnée au tableau 25 montre que la fraction 0,05—0,1 mm est la plus importante soit 29 %; des fragments de micas y sont également présents. En plus, on trouve une fraction importante de débris animaux et végétaux : valves d'Ostracodes, Spicules d'Éponges, débris de coquilles de Mollusques, fragments assez grossiers de végétaux, débris de Diatomées, surtout de *Cyclotella*. La répartition des fonds de nature différente, au lac Albert, a été reproduite sur la carte « Relevé des stations entomologiques ».

**Analyse chimique (tabl. 26).**

Les analyses d'une série de huit échantillons de vases du lac Édouard, provenant de toutes les profondeurs de 1,5 à 90 m, ont été reproduites dans le tableau 26. Les substances quantitativement les plus importantes sont les matières volatiles à 1.100° et la silice (SiO<sub>2</sub>). Constituées en majeure partie de matières organiques, les matières volatiles varient entre 20 et 33 %; ce pourcentage est relativement faible et augmente avec la profondeur. Cette augmentation n'est pourtant pas progressive car la vase provenant de — 92 m par exemple, en contient moins — 26,9 % — que celles recueillies à 50 et 70 m de profondeur, qui en contiennent respectivement 33 et 31 %.

Dans la vase littorale récoltée à 1,5 m de profondeur cette teneur est un peu plus élevée — 21,5 % — que dans celle de —7 m où elle est de 20,9 %; mais ceci pourrait être dû aux déjections d'Hippopotames accumulées dans les baies peu profondes et près des rives basses.

Parmi les dosages effectués sur cendres, la silice ( $\text{SiO}_2$ ) et l'oxyde d'aluminium ( $\text{Al}_2\text{O}_3$ ) présentent les variations les plus importantes. La silice, qui constitue la composition principale de ces sédiments, augmente assez considérablement en profondeur; mais cette augmentation n'est pas progressive non plus. Les valeurs extrêmes sont 51,0 et 68,4 % respectivement à —15 et —92 m. A plus faible profondeur, notamment à —1,5 et à —7 m, on retrouve des valeurs intermédiaires, à savoir 56 et 59 %. Les grandes quantités de frustules de Diatomées accumulées dans les vases profondes nous permettent de supposer que ce sont celles-ci qui provoquent, dans une large mesure, l'augmentation de  $\text{SiO}_2$  en profondeur.

Les variations de l'oxyde d'aluminium, dont les valeurs extrêmes se situent entre 10 % et 26 %, pourraient être dues en partie à la présence de fragments de micas blancs (muscovite), dont la teneur globale en  $\text{Al}_2\text{O}_3 + \text{Fe}_2\text{O}_3$  est de 40 % environ. Ces micas sont surtout accumulés dans certaines vases situées face à l'embouchure des rivières; c'est le cas pour les vases n<sup>os</sup> 3077 et 3060 recueillies respectivement à —12 et —15 m à proximité de l'embouchure de la rivière Rwindi.

Notons que la diminution de l'oxyde d'aluminium avec la profondeur est de l'ordre de 55 % et n'est donc pas parallèle à l'augmentation de la silice, dont la variation atteint environ 32 %.

Les variations des autres substances ne dépendent pas exclusivement de la composante minérale de ces vases. Leur teneur en fer est relativement constante — 10,6 à 13,1 % — et paraît faible pour des vases aussi organiques que celles du lac Édouard, si on se réfère à la définition d'une vase pure donnée par J. BOURCART et CL. FRANCIS BOEUF (1942, p. 10, l.c.) : « un sédiment continu ... où l'analyse révèle une dominante de matière organique et de fer » <sup>(1)</sup>.

Si on fait la déduction des grandes quantités de  $\text{SiO}_2$  dues aux frustules de Diatomées, la teneur en fer devient relativement plus importante, mais reste encore loin d'être dominante par rapport à l'oxyde d'aluminium et des autres éléments dosés, oxydes de métaux alcalins et alcalino-terreux.

Tous les échantillons sont assez riches en  $\text{CaO}$ ; ils en contiennent de 3,4 à 8,7 %; leur teneur en  $\text{MgO}$ , par contre, est plus faible et plus variable : 0,56 à 3,7 %; la fraction résiduelle contenant  $\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O} + \text{l'indosé}$  varie de 2,6 à 5,8 %. Notons que le  $\text{P}_2\text{O}_5$  est présent en quantités faibles et varie de 0,18 à 0,22 %.

Pour les sédiments des lacs du Ruanda, DAMAS (1956, l.c.) signale des teneurs

---

<sup>(1)</sup> Ceci tient vraisemblablement au pH élevé des lacs, ce qui cause une précipitation du fer sous forme d'hydrocarbonate (que l'on retrouvera sans doute dans les cônes sédimentaires des deltas de rivières).

TABLEAU 26. — Analyse chimique de quelques

Station n° Profondeur	3066 1,5 m	3088 7 m	3077 12 m
Matières volatiles à 1.100° (*) ... ..	21,5 ± 0,1	20,9 ± 0,1	20,9 ± 0,1
Cendres ... ..	78,5 ± 0,1	79,1 ± 0,1	79,1 ± 0,1
SiO <sub>2</sub> ... ..	55,9 ± 0,1	58,9 ± 0,1	53,6 ± 0,1
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> + Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> + P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> ... ..	30,5 ± 0,1	—	36,6 ± 0,1
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . ... ..	10,6 ± 0,2	—	10,9 ± 0,2
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> (+ TiO <sub>2</sub> ) ... ..	} 10,9 ± 0,3	—	25,5 ± 0,3
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> .. ... ..		—	0,22 ± 0,02
CaO ... ..	4,6 ± 0,1	3,4 ± 0,1	5,6 ± 0,1
MgO .. ... ..	3,2 ± 0,1	3,4 ± 0,1	0,56 ± 0,01
Na <sub>2</sub> O + K <sub>2</sub> O + indosé (diff.) ... ..	5,8 ± 0,4	—	3,6 ± 0,3

(\*) Sur matière sèche à 110°; les autres sur cendres.

3066 : Vitshumbi, baie du gîte, 28.X.1953.

3088 : à 2 km Nord de l'embouchure de la rivière Rutshuru; 25.XI.1953.

3077 : à 7,5 km de la rive Sud du lac, sur la ligne Vitshumbi-Kisaka; 5.XI.1953.

3060 : au large sur la ligne Kamande-embouchure Rutshuru; 25.XI.1953.

en fer assez élevées variant de 10 à 21 % <sup>(1)</sup>; par contre, tous sont pauvres en Ca, Mg, Mn, P, N. Leur teneur en SiO<sub>2</sub> varie de 10,4 à 45,4 %; elle est donc plus faible que celle des vases du lac Édouard; en outre l'écart entre les extrêmes est beaucoup plus accentué. La teneur en eau des sédiments n'a pas été mesurée, mais dans un lac du Ruanda elle atteignait 98 % (H. DAMAS).

Les pourcentages de sédiments détruits par la calcination varient de 26 à 29 % pour les lacs Bulera, Luhondo, Mohasi; ce pourcentage est de 56 % dans le Mugesera, de 76 % dans le Sake (lacs du Ruanda). L'absence de carbonates et la faible teneur en azote démontrent qu'il doit s'agir de dérivés cellulosiques (DAMAS). Ce même auteur remarque encore que dans deux lacs ruandais, les plus riches en matières organiques (lacs peu profonds de la plaine de la Nyawarongo), l'analyse ne laisse pas supposer l'existence d'argile soufflée par le vent dans le lac. Il conclut : « Comme ce phénomène doit exister, il faut admettre qu'il est masqué par une sédimentation planctonique très rapide ».

(1) Les lacs du Ruanda sont moins alcalins que les lacs du graben (cf. note infra-paginale précédente).

vases du lac Édouard (d'après I. ELSKENS).

	3060 15 m	3073 32 m	3072 50 m	3069 70 m	3070 92 m
	28,1 ± 0,1	31,5 ± 0,1	33,0 ± 0,1	31,0 ± 0,1	26,9 ± 0,1
	71,9 ± 0,1	68,5 ± 0,1	66,9 ± 0,1	69,0 ± 0,1	73,1 ± 0,1
	51,0 ± 0,1	51,6 ± 0,1	56,3 ± 0,1	64,6 ± 0,1	68,4 ± 0,1
	35,7 ± 0,1	37,1 ± 0,1	27,0 ± 0,1	21,9 ± 0,1	24,5 ± 0,1
	10,9 ± 0,2	11,0 ± 0,2	12,6 ± 0,2	11,2 ± 0,2	13,1 ± 0,2
	24,6 ± 0,3	25,9 ± 0,3	14,2 ± 0,3	10,7 ± 0,3	11,4 ± 0,3
	0,18 ± 0,02	0,18 ± 0,02	0,19 ± 0,02		
	7,2 ± 0,2	6,3 ± 0,1	8,7 ± 0,2	7,2 ± 0,2	4,2 ± 0,1
	0,98 ± 0,02	0,84 ± 0,02	1,5 ± 0,06	3,7 ± 0,1	2,8 ± 0,1
	5,1 ± 0,4	4,2 ± 0,3	6,5 ± 0,4	2,6 ± 0,5	—

3073 : 7 km au large de la rivière Talia; 30.X.1953.

3072 : à 7 km au large de la rivière Luniasenge; 30.X.1953.

3069 : à 9 km au large de Mbara (baie de Musenda); 30.X.1953.

3070 : à 5,5 km au large de la côte entre Musenda et Kisaka; 30.X.1953.

On peut admettre qu'il en est de même pour les vases profondes du lac Édouard, si on songe aux tempêtes soulevant des nuages de sable, qui ont lieu à proximité des rives du lac à certaines époques.

#### b) CONDITIONS CHIMIQUES EN PROFONDEUR (LAC ÉDOUARD).

##### 1. L'oxygène.

Les variations de la limite inférieure de l'oxygène dissous sont reproduites à la figure 13 (courbe E), p. 74. A —1 m, la quantité d'oxygène varie de 6 à 8,5 mg/l. Le taux d'oxygène augmente plus ou moins rapidement dans les couches d'eau situées immédiatement au-dessus de la zone putride. A 5 ou 10 m au-dessus de cette zone, la saturation ne dépasse généralement pas 5 à 10 % en pleine période de stratification, mais en dehors de cette période le taux d'oxygène atteint rapidement 50 à 60 % de la saturation à quelques mètres au-dessus de l'eau putride.

Les fonds situés en dessous de la couche 0 % d'oxygène sont toujours dépourvus de larves de *Chironomidae* et de *Chaoboridae*. Au lac Édouard les périodes prolongées d'absence d'oxygène et donc de présence de gaz toxiques tel

que l'hydrogène sulfuré, empêchent ces larves d'insectes de vivre dans les vases au-dessous de 40 m. Durant la période qui suit le brassage ces larves peuplent en petites quantités les fonds de vase jusqu'aux plus grandes profondeurs (110 m environ) (stations n° 3069 du 30.X.1953 et 616 du 9.VIII.1953). Nous estimons qu'au moins une génération s'y développe au cours de cette courte période.

Parmi les animaux benthiques les larves de *Chironomidae* et les *Tubificidae* présentent des adaptations particulières aux conditions de vie au fond des eaux. Grâce à leur hémoglobine ces animaux peuvent vivre en permanence à des pressions d'oxygène très basses. Pour *Chironomus* la pression d'O<sub>2</sub> nécessaire pour transformer 50 % de l'hémoglobine en oxyhémoglobine, à 17° C et en l'absence de CO<sub>2</sub>, est de 0,6 mm Hg.

Cette valeur, très basse, prend toute sa signification si on la compare à la pression d'O<sub>2</sub> nécessaire pour obtenir un résultat correspondant avec l'hémoglobine humaine : 27 mm Hg (à 20° et pH 7,4). Ceci veut donc dire que lorsque l'hémoglobine de *Chironomus* est désoxygénée par les tissus, la pression d'O<sub>2</sub> dans le sang est bien inférieure à la pression d'O<sub>2</sub> dans l'eau ambiante. Un gradient accentué de la pression d'O<sub>2</sub> se forme donc dans les tissus extérieurs de l'animal, et ce dernier peut par conséquent aisément prélever de l'oxygène même dans une eau contenant des quantités relativement faibles de ce gaz.

Selon O. HARNISCH (1935-1938), les *Tubificidae* et les larves de *Chironomidae* peuvent supporter des conditions anaérobies et libérer une certaine quantité d'énergie par dégradation du glycogène en substances réduites. D'après J. NIKITINSKY et F. MUDREZOWA-WYSS (1930), beaucoup d'organismes aquatiques peuvent supporter une absence d'oxygène durant 10 à 30 jours. L. LINDEMAN (1942) observe chez des organismes benthiques placés dans des conditions anaérobies à 0°, 5° et 10° C, un accroissement du CO<sub>2</sub> et note que la résistance est plus grande à 0° et à 5°, qu'à 10° C, vraisemblablement à cause du métabolisme bas; néanmoins, les organismes ne peuvent pas subir indéfiniment de telles conditions anaérobies. ALSTERBERG a trouvé pour certaines larves une résistance de 70 à 80 h à l'absence totale d'oxygène.

Suivant W. W. MACDONALD, 1953, page 127, l'érythrocrucorine, pigment rouge du sang des *Chironomidae*, voisin de l'hémoglobine, peut lier une quantité d'oxygène suffisante pour seulement 12 minutes de respiration larvaire normale. Ce pigment est donc de valeur très limitée lorsque l'eau est dépourvue d'oxygène; par contre, il est très précieux à des pressions d'oxygène basses, équivalentes à des saturations de 5 à 44 %, à 17° C.

Les *Chaoborus*, avec leur réserve de gaz riche en oxygène, sont plus indépendants encore à l'égard des conditions d'oxygénation et l'on peut supposer que l'habitude qu'ont les larves d'effectuer des migrations verticales vers la surface, leur permet de mieux supporter les déficiences d'oxygène existant dans la vase.

D'autres organismes par contre, tels que certains Mollusques, ne vivent que dans les sédiments moins profonds plus ou moins abondamment pourvus d'oxygène. Les *Melanoides* n'ont pas été retrouvés au-dessous de 14 m (station n° 3064, 25.X.1953); *Byssanodonta* et *Sphaerium* n'ont été recueillis

qu'à des profondeurs très faibles, notamment de —1 à —4 m. Des coquilles vides de Mollusques se trouvent partout dans la zone aérobie jusqu'à 40 m; leur maximum de densité est situé entre —5 et —30 m.

Les *Ostracoda* ont été recueillis à toutes les profondeurs, jusqu'à 50 m. Ils sont fort nombreux à faible profondeur et jusqu'à —10 m, mais moins abondants de —10 à —30 m et plutôt rares entre cette dernière profondeur et —50 m.

On sait peu de choses concernant le degré de saprobité des différentes espèces de ce groupe et leur résistance à l'égard des conditions d'oxygénation déficiente. NIKITINSKY et MUDREZOWA-WYSS, 1930, l.c., n'ont pas utilisé des Ostracodes dans leurs expériences; mais pour le Copépode *Cyclops leuckarti* CLAUS, appartenant à un groupe de Crustacés voisin des Ostracodes, et très répandu dans les lacs Est-africains, ces auteurs citent un arrêt des mouvements après 2 h en l'absence totale d'oxygène. Dans une eau saturée de CO<sub>2</sub> libre cette même espèce devient incapable de mouvements après 35 sec.

## 2. L'anhydride carbonique.

Dans les eaux bathypélagiques les larves de *Chaoborus* descendent jusqu'à 60 m de profondeur et même plus, tandis que dans les vases elles n'ont pas été trouvées au-dessous de 40 m. Cette différence de profondeur suivant le substrat est causée vraisemblablement par l'accumulation de CO<sub>2</sub> libre dans les vases. Le CO<sub>2</sub> provoquerait une extension des vésicules trachéennes des larves et les obligerait à monter vers la surface (DUHR, 1955).

Pour *Chaoborus plumicornis* FABRICIUS, NIKITINSKY et MUDREZOWA-WYSS, 1930, l.c., citent un arrêt total des mouvements après une à deux minutes, dans une eau saturée de CO<sub>2</sub> libre. Cette durée serait de 7 sec dans une eau saturée d'hydrogène sulfuré et de 5 jours en cas d'absence totale d'oxygène.

Dans la figure 22, la courbe E reproduit la limite supérieure du CO<sub>2</sub> libre au lac Édouard. Durant la plus grande partie de l'année, cette limite est située dans les vases, à une certaine profondeur. A deux époques, notamment en avril et en décembre, le CO<sub>2</sub> monte à une certaine hauteur dans les eaux bathypélagiques; ces époques coïncident avec les maxima de putréfaction et donc de stratification.

En avril le CO<sub>2</sub> ne monte pas au-dessus de 90 m; en décembre, par contre, cette montée du CO<sub>2</sub> libre est très considérable et atteint même les eaux pourvues d'oxygène (comparer courbes E, fig. 13 et 22).

Cette même courbe montre qu'en décembre 1953, aux environs du 27 de ce mois, le CO<sub>2</sub> libre monta de quelques mètres au-dessus de la courbe 0 % d'oxygène et se trouva donc en milieu aérobie; ce phénomène a lieu dans la zone de —40 à —50 m. La surface de cette zone est assez importante et la présence de CO<sub>2</sub> peut donc affecter un grand nombre de larves, vivant dans les eaux profondes de cette zone.

A cette même époque le taux de H<sub>2</sub>S en dessous de la courbe 0 % d'oxygène n'est pas très élevé, notamment de 1 à 2 mg par litre. Le 11.I.1954 (station n° 682), la quantité de H<sub>2</sub>S à —50 m est égale à 0,8 mg par litre; à —60 m cette quantité

est de 1,2 mg par litre; à cette époque la teneur en oxygène est nulle à —45 m; à —40 m il y a déjà 4,3 mg d'oxygène par litre.

Il serait intéressant d'examiner si cette dernière augmentation brusque et annuelle du CO<sub>2</sub> libre ne constituerait pas la cause primaire des éclosions massives de *Chaoborus*, qui ont lieu durant la saison sèche de décembre-janvier, chaque année.

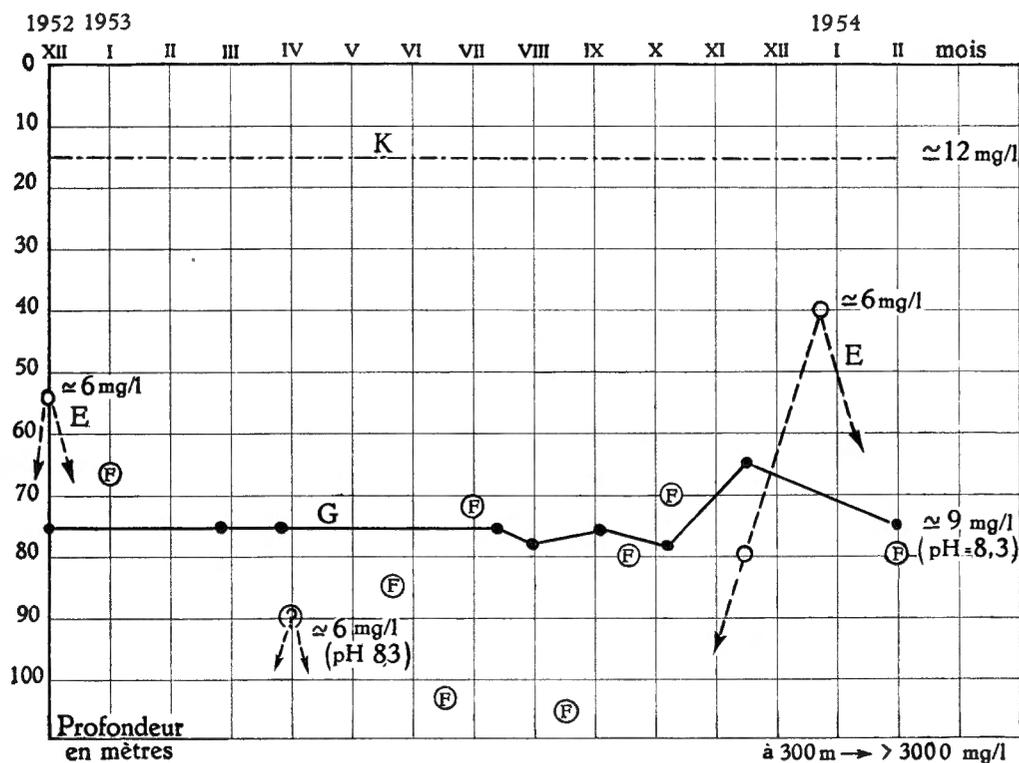


FIG. 22. — Limite supérieure du CO<sub>2</sub> libre aux lacs Kivu et Édouard.  
Lac Kivu : G = au large de Goma (bassin Nord); K = dans la baie de Kabuno.  
Lac Édouard : E = au large de la rive Ouest;  
F : signifie absence de CO<sub>2</sub> libre au-dessus du fond; ? : signifie présence probable de CO<sub>2</sub> libre.

En effet, ce gaz doit chasser un grand nombre de larves des profondeurs où elles vivent; par suite des conditions de vie moins favorables, les larves matures se métamorphosent simultanément, en plus grands nombres peut-être.

Au lac Upemba, les valeurs fournies par L. VAN MEEL, 1953, table 53, indiquent un maximum annuel de CO<sub>2</sub> libre en avril et en mai 1948, atteignant respectivement 2,30 et 2,98 mg par litre en surface (pH de 7,4 à 6,8 en avril; de 6,8 à 6,6 en mai). Près du fond les quantités sont plus élevées (table 24, p. 82) notamment 3,20 et 4,37 mg par litre (moyennes mensuelles). Pour les mois de novembre et de décembre L. VAN MEEL donne des moyennes de 1,71 et de 1,70 mg/l près du fond. Comme au lac Édouard, nous avons donc ici aussi deux maxima d'acide carbonique libre et il serait intéressant de connaître leur influence sur le comportement des larves de *Chaoborus* vivant dans ce lac.

Si on suppose des larves de *Chaoborus* en présence des deux gaz, anhydride carbonique libre et hydrogène sulfuré, c'est le premier qui diffusera le plus vite

dans les vésicules trachéennes de la larve; en effet, sa solubilité n'est que moitié de celle de l'hydrogène sulfuré et sa pression partielle est donc beaucoup plus élevée <sup>(1)</sup>.

### 3. Autres substances.

Les analyses montrent qu'à proximité de la courbe 0 % d'oxygène et immédiatement au-dessus des fonds pourvus d'oxygène, les concentrations des éléments nutritifs ( $\text{PO}_4^- + \text{NO}_3^-$ ), de la silice et de l'ammoniaque sont plus élevées que dans l'eau de surface. L'alcalinité et la dureté ne varient que très peu aux différentes profondeurs; les valeurs extrêmes sont respectivement 9,5 à 10,4 et 23,3 à 27,6. Le pH oscille entre 8,72 et 9,09 au-dessus des fonds oxygénés; il est de 8,80 à 8,83 près de la courbe 0 % d'oxygène. La quantité d'ammoniaque est très variable; la teneur en chlorures varie de 26,3 à 26,8 mg  $\text{Cl}^-/\text{l}$ , aussi bien en surface qu'en profondeur (stations n° 681 et 685).

Quelques mètres en dessous de la courbe 0 % d'oxygène, la teneur en hydrogène sulfuré, dans la zone putride, varie de 0,5 à 1,0 mg par litre. Le fait que l'hydrogène sulfuré est assez soluble dans l'eau permet peut-être aux larves de *Chaoborus* de vivre, durant un certain temps, dans une eau contenant de petites quantités de ce gaz. Cette supposition est appuyée sur le fait que nous avons trouvé des larves entre 50 et 60 m de profondeur, au large, en période de stratification (janvier-février 1954), donc en zone légèrement putride. La même constatation a été faite par W. W. MACDONALD, 1956, au lac Victoria et par C. JUDAY, 1922, au lac Mendota.

A une profondeur de 60 m le taux de  $\text{H}_2\text{S}$  est généralement de 1,1 à 1,7 mg par litre, mais ce taux atteint 3,5 mg par litre au maximum de stratification et tombe à zéro après le mélange.

Signalons pour terminer qu'il y a des quantités assez élevées de méthane partout dans les vases du lac Édouard; ce gaz, peu soluble, n'est pas toxique pour les organismes aquatiques (NIKITINSKY et MUDREZOWA-WYSS).

### c) DESCRIPTION DE LA FAUNE BENTHIQUE DU LAC ÉDOUARD.

La faune benthique du lac Édouard comprend quelques Mollusques, des Ostracodes, des Oligochètes et des larves de Diptères, *Chaoboridae* et *Chironomidae*.

Parmi les Mollusques vivants recueillis dans les vases du lac Édouard, nous devons citer 1 Gastéropode, *Melanoides* et 2 Bivalves, *Sphaerium* et *Byssanodonta*. *Melanoides* a été trouvé dans 5 échantillons différents dont 3 provenant de la baie de Vitshumbi, les 2 autres ont été recueillis à proximité de l'embouchure des rivières Rutshuru et Ishasha.

<sup>(1)</sup> A pH 8,3, lorsque la concentration en  $\text{CO}_2$  libre devient importante (dans le cas du lac Édouard égale à 6 mg  $\text{CO}_2/\text{l}$ ), on peut calculer, connaissant les constantes d'acidité ( $K_1 = 10^{-7,1}$ ;  $K_2 = 10^{-14,8}$ ) de l'hydrogène sulfuré, que la concentration en  $\text{H}_2\text{S}$  libre n'est que de 1/15 de la concentration en  $\text{H}_2\text{S}$  totale. Sachant de plus que la solubilité dans l'eau de l'hydrogène sulfuré est double de celle du  $\text{CO}_2$ , on peut estimer que les pressions partielles  $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{S}$  sont alors dans le rapport 30/1.

*Melanoides* n'a été capturé qu'une seule fois en grand nombre, notamment 44 exemplaires près de la Rutshuru à —2 m. La plus grande profondeur à laquelle ce mollusque a été trouvé est 14 m, la plus faible 1 m, dans la baie du gîte près de Vitshumbi, où il était assez abondant également. Les lieux de capture sont : Vitshumbi, baie du gîte, à —1 m (n° 3066); baie de Vitshumbi, vers la forêt galerie de la rivière Rwindi, à —2 et —14 m (n° 3064 et 3085); près du second bras de l'embouchure de la rivière Rutshuru, à —2 m (n° 3087) et à 2 km de l'embouchure de la rivière Ishasha, à —3 m (n° 3127). *Sphaerium* a été capturé une seule fois en 6 exemplaires à 2 m de profondeur, près de l'embouchure de la Rutshuru (n° 3087); *Byssanodonta* en 1 ou 2 exemplaires à —2 et à —4 m dans la baie de Vitshumbi (n° 3085 et 3083).

Parmi les Ostracodes récoltés sur le fond des lacs Édouard et Albert, Dom. R. ROME a identifié les genres suivants énumérés ici dans l'ordre de leur fréquence décroissante et avec indication des profondeurs auxquelles ils ont été trouvés : *Darwinula* sp. de 0 à 50 m; *Heterocypris* sp. de 0 à 50 m; *Cytheridella* (*damasi* KLIE ?) de 24 à 37,5 m; *Zonocypris* sp. de 0 à 24 m; *Lymnocythere* (*coelebs* KLIE ?) de 3 à 10 m; *Cypridopsis* de 0 à 28 m; *Candonopsis* de 0 à 30 m; *Strandesia* de 0 à 0,50 m; *Stenocypris* de 0 à 3 m; *Candonocypris* de 0 à 41 m; *Acocypris* de 0 à 6 m; *Cypris* en surface (*Pistia*); *Physocypris* cf. *capensis* SARS de 0 à 1 m. Une partie seulement des échantillons a été examinée. Pour autant qu'on puisse en juger d'après les déterminations génériques, la faune d'Ostracodes du lac Albert est plus riche que celle du lac Édouard. W. KLIE (1944) <sup>(1)</sup> signale 19 espèces du lac Édouard : *Cypridopsis affinis* KLIE, *C. pygmaea* SARS, *C. clavata* SARS, *Zonocypris glabra* KLIE, *Limnocythere coelebs* KLIE, *L. michaelsoni* DADAY, *Physocypris capensis* SARS, *P. bullata* VAVRA, *P. obliqua* LOWNDES, *Stenocypris stagnalis* DADAY, *S. junodi* DELACHAUX, *Strandesia unicolor* KLIE, *Candonopsis africana* KLIE, *Heterocypris congenera* VAVRA, *H. fossulata* VAVRA, *H. obliqua* LOWNDES, *Oncocypris worthingtoni* LOWNDES, *Cypris neumanni* MÜLLER, *C. decaryi* GAUTHIER.

En ce qui concerne les Oligochètes benthiques du lac Édouard, nous ne possédons pas encore de déterminations; la famille des *Tubificidae* est la plus représentée.

Ils ont été trouvés partout jusqu'à 40 m de profondeur, mais semblent absents plus bas. Leur abondance ne paraît pas influencée par des différences dans la teneur en oxygène. Le maximum d'abondance a été observé à la station n° 3127 (—3 m) : 4.240 par m<sup>2</sup>. Pour les 29 stations où ils furent présents, la moyenne est de 770 par m<sup>2</sup>. Chez les Oligochètes du lac suédois d'Innaren, L. BRUNDIN, 1949, a observé une répartition verticale très régulière aussi. Dans ce lac leur maximum d'abondance se situe dans la zone littorale entre 0,50 et

(1) W. KLIE, 1944, *Cladocera*; Exploration du Parc National Albert, Mission H. DAMAS (1935-1936), fasc. 12, 62 p., 59 fig.

3 m de profondeur, où leur densité moyenne est de 5.070 individus par m<sup>3</sup>, soit un peu plus que le nombre observé au lac Édouard dans la même zone.

Comme *Chironomidae* nous retrouvons ici les mêmes espèces qu'au lac Kivu; elles vivent d'ailleurs aussi au lac Albert. Au lac Édouard, les *Tanypodinae* sont plus nombreux : outre *Clinotanypus claripennis* KIEFFER et *Tanypus guttatipennis* GOETGHEBUER, nous pouvons citer encore *Tanypus brevivalpis* KIEFFER, *T. fuscus* FREEMAN et *Procladius brevipetiolatus* GOETGHEBUER comme habitants de la vase.

Les deux premières espèces ont été obtenues par élevage de larves recueillies dans des vases profondes ensemble avec celles des *Chironominae* dont l'espèce la plus commune est le *Nilodorum brevibucca* KIEFFER; les larves de ces espèces seront décrites ailleurs. Au lac Victoria, les deux espèces les plus communes sont *Tanypus guttatipennis* GOETGHEBUER et *Procladius umbrosus* GOETGHEBUER (W. W. MACDONALD, 1956).

Comme formes benthiques probables mais beaucoup moins abondantes dans la région des lacs nous devons encore signaler : *Nilodorum brevivalpis* KIEFFER, *Chironomus (Chironomus) palustris* KIEFFER, *Chironomus (Chironomus) palpalis* GOETGHEBUER et *Cryptochironomus lindneri* FREEMAN (P. FREEMAN, 1957).

Suivant les observations de W. W. MACDONALD, 1951, au lac Victoria, le développement larvaire des *Chironomidae* benthiques, *Chironomus* (type *plumosus*), *Tanypus* sp. et *Procladius* sp., demande environ 7 semaines; le stade nymphal dure 2 à 3 jours, l'incubation des œufs de 2 à 5 jours. On peut donc conclure à une durée moyenne de 2 mois par génération, soit six générations par an.

Les éclosions des adultes se font suivant un rythme bien régulier, déterminé, en partie, par les phases lunaires. Les éclosions ont lieu principalement à chaque nouvelle lune et après des nuits noires. Ceci entretient une certaine périodicité aussi dans le développement des larves. Les jeunes larves du premier et du deuxième stade ne semblent pas vivre dans la vase; les larves du troisième et du quatrième stade pénètrent dans la vase jusqu'à une profondeur de 10 à 20 cm, leur développement dure respectivement 2 et 2 à 3 semaines.

Le seul *Chaoboride* qui vit dans les lacs Édouard et Albert est *Chaoborus (Sayomyia) anomalus* EDWARDS; cette espèce est très abondante aussi dans les vases du lac Victoria. Au lac Vert (Kivu) nous avons retrouvé *C. (Sayomyia) ceratopogones* THEOBALD. Les caractères des stades immatures de ces deux espèces ont été décrits dans un travail antérieur (J. VERBEKE, 1957).

*Chaoborus* vit également dans d'autres lacs Est-africains, mais en général il s'agit d'espèces différentes de celles trouvées dans les lacs Édouard et Albert.

Le lac Nyassa est peuplé par une espèce propre à ce lac, *Chaoborus (Sayomyia) edulis* EDWARDS; grâce au matériel qui nous a été envoyé par G. FRYER (Joint Fisheries Research Organization, Northern Rhodesia) en provenance de ce lac, nous avons pu étudier cette espèce et constater sa parenté étroite avec celle qui peuple les lacs Édouard et Albert. D'après les données fournies par G. FRYER, *C. (S.) edulis* EDWARDS est une forme à larves essentiellement pélagiques, qui,

de ce fait, se rapproche de *C. (S.) anomalus* EDWARDS. Au point de vue morphologique aussi ces deux espèces présentent des caractères communs, comme la réduction des palpes chez l'adulte; ce caractère n'existe pas chez les autres *Chaoborus* africains.

Dans un échantillon prélevé à la surface du lac Upemba, nous avons retrouvé une espèce peut-être différente de celles déjà citées plus haut. Une espèce de *Chaoborus* vit également dans le lac Bangweulu (G. FRYER) et dans les lacs du Ruanda (H. DAMAS).

#### IV. — DONNÉES QUANTITATIVES SUR LES LARVES DE *CHIRONOMIDAE* ET *CHAOBORUS*.

Avant de fournir des données concernant la production annuelle en larves d'insectes au lac Édouard, il convient d'examiner quelle est leur abondance dans les différents milieux et dans les différentes parties du lac. A cette fin nous avons classé toutes les stations benthiques et pélagiques suivant leur profondeur en allant de la rive vers le large (voir tabl. 27 et 28). De l'examen de ces tableaux il résulte 1° que l'abondance varie avec le milieu, vase ou eaux pélagiques; 2° que pour un même milieu elle est assez constante (à une exception près) pour les larves de *Chaoborus*, mais qu'elle varie avec la profondeur chez les *Chironomidae*. Ainsi on arrive à subdiviser le lac en plusieurs zones en vue du calcul de sa production en larves d'insectes (voir plus bas).

##### ABONDANCE DES LARVES BENTHIQUES.

a) *Chaoborus* : Dans toute la zone comprise entre —2 et —40 m le nombre de larves benthiques de *Chaoborus* est approximativement le même. A une station située près de l'embouchure de la rivière Rwindi (n° 3064), leur nombre était pourtant d'environ 7 fois plus élevé. Nous attribuons ceci à des conditions particulièrement favorables aux larves de *Chaoborus*, à savoir : a) l'abondance de matières organiques et donc de zooplancton; b) la rareté de larves de *Chironomidae* et l'absence de compétition.

La comparaison des nombres de *Chaoborus* et de *Chironomidae* dans cette station ainsi que dans les stations n° 3077, 3076 et 3139 est significative à cet égard (tabl. 27). Ajoutons que, dans ces stations, les fonds sont situés entre —9 et —15 m et que cette zone est fréquentée durant le jour par de nombreux bancs de *Haplochromis* ainsi que les échogrammes le prouvent (fig. 23 et 24).

b) *Chironomidae* : Leur abondance n'est pas égale partout et suivant la profondeur on peut distinguer 3 zones, la première de 0 à —7 m, la seconde de —7 à —15 m, la troisième de —15 à —40 m (tabl. 27).

La moyenne du nombre de larves dans ces 3 zones atteint respectivement 1.850, 200 et 500 par m<sup>2</sup>.

A faible profondeur, les larves de *Chironomidae* peuvent être très abondantes (maximum observé : 3.020/m<sup>2</sup>).

Au lac Victoria, W. W. MACDONALD (1956) a observé, dans la baie d'Ekunu, une densité moyenne de 2.000 à 2.500 larves de *Chaoborus* par m<sup>2</sup>. En plus, il y avait environ 1.000 larves de *Chironomidae*. Dans la même baie 60 à 70 % des larves de *Chaoboridae*, soit environ 1.500 par m<sup>2</sup>, étaient *Chaoborus anomalus* EDWARDS.

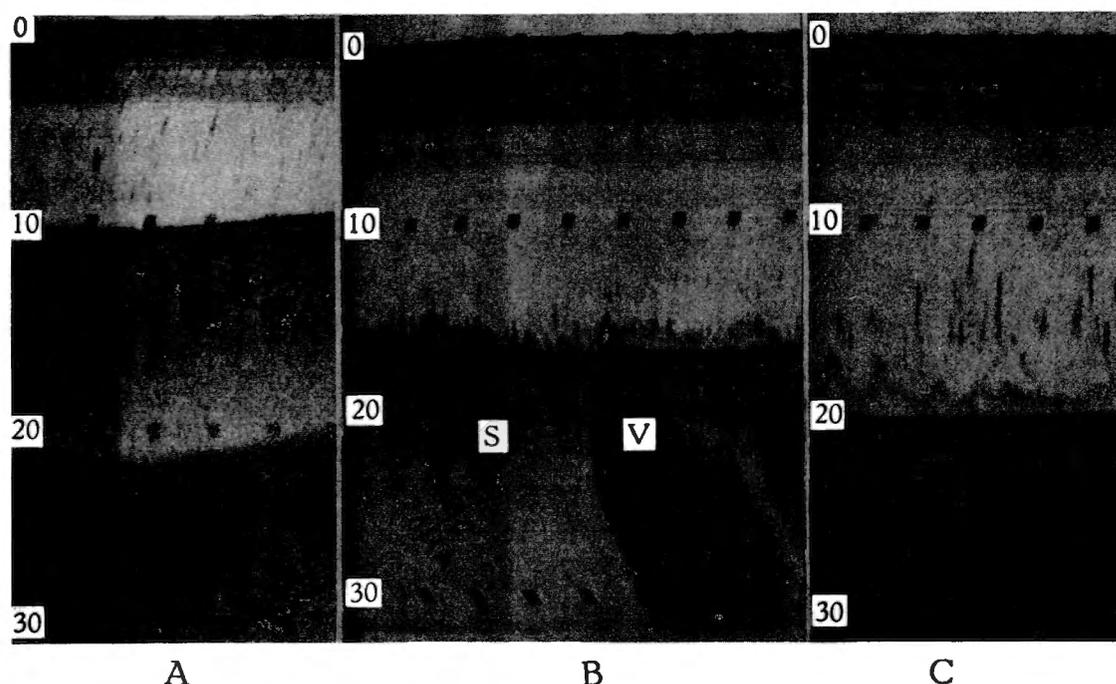


FIG. 23. — Types d'échogrammes du lac Édouard : A = fond de vase par 10 m de profondeur; au-dessus du fond, bancs dispersés de *Haplochromis* et de *Tilapia*. B = fond sableux (S) et cône de vase (V) devant l'embouchure de la rivière Talia, par 16 m de profondeur; près du fond, bancs de *Haplochromis*; au-dessus, petits bancs de *Tilapia*. C = fond de vase par 20 m de profondeur; le banc de *Haplochromis* se trouve un peu au-dessus du fond; plus haut, bancs de *Tilapia*, vers 12 à 15 m (selon A. CAPART).

#### INFLUENCE DES BANCS DE POISSONS SUR LA DENSITÉ DES LARVES DE *CHIRONOMIDAE* (fig. 23 et 24).

En examinant le tableau 27, on est frappé par le petit nombre de larves dans la zone située entre —7 et —15 m. On ne peut invoquer ici les conditions moins favorables d'oxygénation de la vase comme responsables de cette forte diminution, tel qu'on pourrait le faire pour la troisième zone.

En effet, un brassage continu (refroidissement nocturne, agitation de la surface etc.) doit entretenir de bonnes conditions d'oxygénation, même près du fond. La présence de nombreux bancs de *Haplochromis* et d'autres Poissons vivant à proximité des fonds vaseux dans cette zone (cf. aussi Mollusques) confirme cette idée. Les figures 23 et 24 représentent quelques échogrammes de bancs de Poissons, au lac Édouard.

L'examen du contenu stomacal et intestinal de nombreux Poissons du lac Édouard prouve que ces Poissons, et en particulier les *Clarias*, *Barbus*, *Bagrus* et *Haplochromis*, consomment des nombres considérables de larves de *Chironomidae*

TABLEAU 27. — Nombre de larves benthiques au lac Édouard, dans les fonds de vase, par unité de surface (0,1 m<sup>2</sup>) et de volume (20 l).

Station n°	Profondeur m	Date	Nombre de	
			<i>Chaoborus</i>	<i>Chironomidae</i>
Zone de — 1 à — 7 m.				
3066	1,5	28.X.1953	—	302
3087	2	25.XI.1953	—	253
3085	2	24.XI.1953	238	241
3127	3	8.II.1954	(16) (*)	150
3086	3	24.XI.1953	156	207
3083	4,25	24.XI.1953	70	129
3110	4,5	30.I.1954	83	115
3075	5	1.XI.1953	115	95
3090	6	25.XI.1953	(10)	207
				moyenne 185
Zone de — 7 à — 15 m				
3088	7	25.XI.1953	(32)	48
3139	9	1.XI.1953	149	18
3076	10	5.XI.1953	110	7
3077	12	5.XI.1953	147	19
3064	14	25.X.1953	(1.168)	9
				moyenne 20
Zone de — 15 à — 40 m				
3060	15,5	25.X.1953	(24)	76
3092	15,5	28.XI.1953	109	54
3078	17	5.XI.1953	122	36
3129	24	8.II.1954	149	79
3093	30	28.XI.1953	133	23
3105	30	25.I.1954	156	22
3073	32	30.X.1953	75	83
3080	37,5	5.XI.1953	58	29
			(moyenne totale) 125	moyenne 50

(\*) Chiffres entre parenthèses non pris en considération pour le calcul de la moyenne.

mais peu de *Chaoboridae*. *Clarias* et *Bagrus* consomment surtout les *Chironomidae* benthiques. Ils sont donc en grande partie responsables de la petite quantité de larves benthiques de *Chironomidae* dans la seconde zone <sup>(1)</sup>. Cependant, on retrouve aussi des larves de *Chaoborus* dans l'estomac de certains *Haplochromis*, de *Mormyrus*, etc.

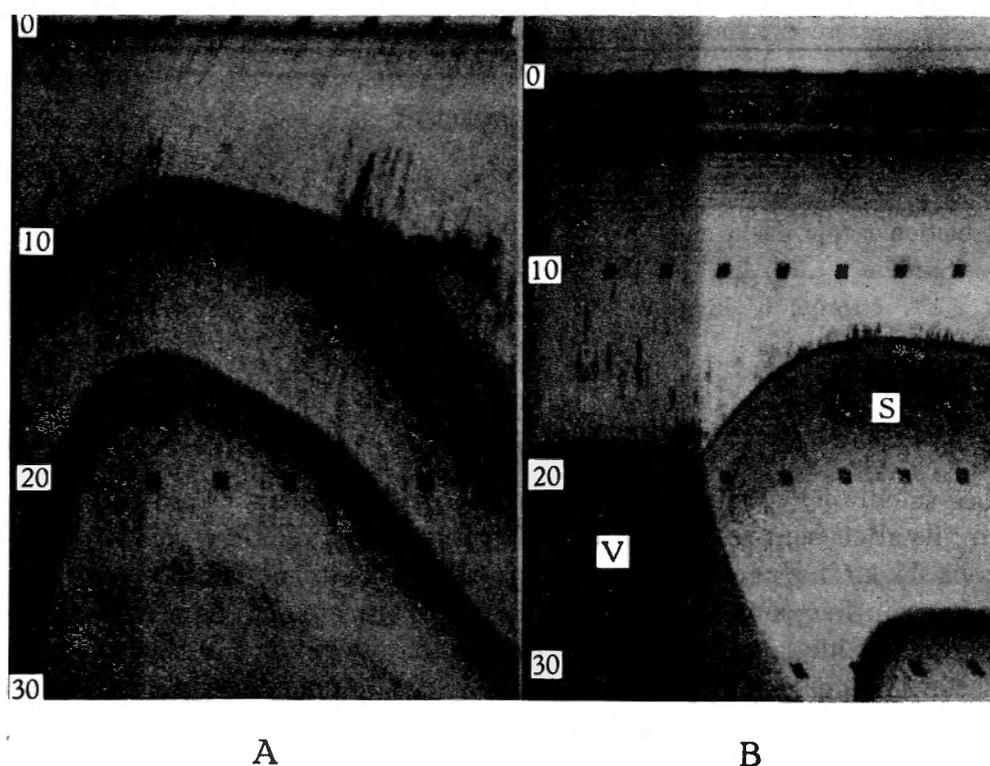


Fig. 24. — Types d'échogrammes du lac Édouard : A = côte de Kiavinionge, fonds de sable; bancs de *Barbus* et de *Tilapia*; près du fond *Haplochromis* par 12 à 15 m de profondeur. B = fond de vase (V) à gauche, en contact avec un banc de sable (S) à droite; près du fond, petits bancs de *Haplochromis*, moins denses sur le fond de sable; au-dessus du fond de vase, quelques bancs de *Tilapia* (A. CAPART).

#### CALCUL DE LA PRODUCTION EN LARVES D'INSECTES.

##### A. — Le milieu benthique.

1. *Chaoborus* : Pour les 15 stations prises en considération on obtient une moyenne de 1.250 larves par m<sup>2</sup>. Ce chiffre n'a qu'une valeur très approximative et il n'est intéressant que pour autant qu'il nous permet de calculer ce qu'un tel nombre représente comme poids essoré <sup>(2)</sup> et surtout comme poids sec par hectare et par année, au cours de laquelle 6 générations se développent. Ces données sont reproduites au tableau suivant.

<sup>(1)</sup> Dans deux étangs de l'état de Michigan, D. W. HAYNE et R. C. BALL, 1956, ont constaté des variations importantes dans la densité de la faune benthique sous l'influence d'une population de poissons.

<sup>(2)</sup> Poids humide après conservation au formol; ce poids est de 30 à 50 % plus bas que le poids vivant.

Production en larves benthiques de *Chaoborus* au lac Édouard dans la zone de 0 à — 40 m.

Poids d'une larve adulte à corps adipeux très développé (station n° 512) :	
essoré ... ..	0,73 mg
sec ... ..	0,075 mg
Poids par hectare :	
essoré : $1.250 \times 0,73 \text{ mg} \times 10.000$ ... ..	9,125 kg
sec : $1.250 \times 0,075 \text{ mg} \times 10.000$ ... ..	0,937 kg
Production annuelle par hectare (6 générations) :	
essoré : $9,125 \times 6$ ... ..	54,75 kg
sec : $0,937 \times 6$ ... ..	5,625 kg
Production totale de la zone 0 à — 40 m :	
Surface : 1.565 km <sup>2</sup> ou 156.500 ha :	
essoré : $54,75 \times 156.500$ ... ..	8.568.370 kg ou 8.500 t
sec : $5,625 \times 156.500$ ... ..	880.310 kg ou 880 t

Les valeurs les plus importantes sont le poids sec par hectare et par hectare par an : ils atteignent respectivement 0,9 kg et 5,6 kg; comme poids essoré nous trouvons 54 kg/ha/an, mais le poids vivant doit être nettement supérieur.

Ces quantités sont faibles si on les compare aux chiffres renseignés par JUDAY, 1921, pour la zone de 7 à 20 m de profondeur, au lac Mendota : 186 kg par hectare de poids vivant et 16 kg par hectare de poids sec de larves de *Chaoborus punctipennis* SAY, au mois d'avril. Le poids vivant d'une larve (adulte ?) de cette espèce varie de 2,5 à 3,3 mg, le poids sec de 0,182 à 0,311 mg. Notons que les valeurs obtenues au lac Édouard pourront certainement être augmentées considérablement après de nouvelles recherches.

2. *Chironomidae* : En partant du nombre moyen de larves par m<sup>2</sup> on peut calculer comme suit le poids essoré et le poids sec des larves de *Chironomidae*, par hectare et par hectare par an, dans les différentes zones du lac Édouard, citées plus haut :

Zone Profondeur en m	Poids essoré		Poids sec	
	kg par ha	kg par ha/an	kg par ha	kg par ha/an
0 à — 7	$1850 \times 10^4 \times 4\text{mg} : 74$	$74 \times 6 = 444$	$1850 \times 10^4 \times 1\text{mg} : 18,5$	$18,5 \times 6 = 111$
— 7 à — 15	$200 \times 10^4 \times 4\text{mg} : 8$	$8 \times 6 = 48$	$200 \times 10^4 \times 1\text{mg} : 2$	$2 \times 6 = 12$
— 15 à — 40	$500 \times 10^4 \times 4\text{mg} : 20$	$20 \times 6 = 120$	$500 \times 10^4 \times 1\text{mg} : 5$	$5 \times 6 = 30$
	à multiplier par 2 probablement		à augmenter après correction du nombre moyen de larves par m <sup>2</sup>	

Le tableau 31 donne le poids essoré et le poids sec pour les principaux échantillons de *Chironomidae*, recueillis au lac Édouard et au lac Vert (Goma). Pour toutes les larves de *Chironomidae* (*Chironomus* s.l. + *Tanypus*), nous avons obtenu comme moyennes environ 1 mg de poids sec et environ 4 mg de poids essoré par larve (tabl. 31). Chez les *Tanypus*, ces valeurs sont beaucoup plus basses que chez les *Chironomus*.

La surface totale des trois zones citées plus haut est de 156.500 ha soit 67,3 % de la surface totale du lac.

La surface en hectares de ces différentes zones est la suivante :

Zone	Surface ha	% de la zone 0 à — 40 m	% de la surface totale du lac
0 à — 7 m	37.000	24	16,0
— 7 à — 15 m	29.600	19	12,7
— 15 à — 40 m	89.900	57	38,6
— 40 à — 115 m	76.000	—	32,7

Il est intéressant de noter que JUDAY, dans l'étude de la faune benthique du lac Mendota, a subdivisé ce lac en 3 zones : la première de la côte jusqu'à une profondeur de 7 m (zone littorale); la seconde située entre 7 et 20 m de profondeur (zone intermédiaire); la troisième renfermée dans la ligne bathymétrique de 20 m. Cette subdivision est donc assez semblable à celle adoptée pour les *Chironomidae* benthiques du lac Édouard, mais la nature du fond n'est pourtant pas la même dans la zone littorale des deux lacs.

Pour la zone intermédiaire du lac Mendota, JUDAY, 1921, a trouvé 141 kg/ha de poids vivant et 22,8 kg/ha de poids sec de larves de *Chironomus tentans* FABRICIUS. Dans la zone profonde ces valeurs sont respectivement 75,4 et 12,1; à la station I (profondeur de 18,5 m environ), 102,3 et 16,6.

Pour 55 lacs du Plöner Becken, LUNDBECK, 1926, signale une moyenne de 53,8 kg/ha; pour 53 lacs examinés, cet auteur cite une production annuelle moyenne de 150 à 160 kg/ha de larves de *Chironomus plumosus + anthracinus*. Le même auteur a calculé pour certains de ces lacs une production annuelle de 275 kg/ha en 1923-1924 et de 829 kg/ha en 1924-1925, soit 3 à 4 fois autant que la quantité présente en été. Les poids donnés par LUNDBECK se rapportent à la matière vivante; leur valeur comparative reste donc très limitée.

Comme pour les *Chaoborus* benthiques, la quantité de larves de *Chironomidae*, produite par génération, est donc faible aussi, comparativement aux lacs des régions tempérées; la production annuelle, par contre, est assez élevée et dépasse probablement celle des lacs cités plus haut.

TABLEAU 28. — Nombre de larves de *Chaoborus* trouvées dans les pêches planctoniques au lac Édouard.

Station n°	Date	Heure	Profondeur en m		Nombre de larves		Poids/ha/an en kg	
			du lac	de la pêche	par pêche	par colonne (*)	essoré	sec
3121	6.II.1954	10,45	32	25-0	610	4.020	176,07	18,06
3080	5.XI.1953	10,15	37	35-0	1.300	8.580	375,80	38,58
3102	25.I.1954	8,30	51	45-0	534	3.520	154,17	15,84
3119	5.II.1954	17,45	53	50-0	1.865	12.300	538,74	55,32
3119	5.II.1954	18,40	53	30-0	1.165	7.680	336,38	34,56
3119	5.II.1954	18,50	53	10-0	810	5.340	233,89	24,00
3115	4.II.1954	13,15	70	50-0	1.100	7.260	317,98	32,64
3069	30.X.1953	10,00	70	65-0	1.434	9.460	414,34	42,54
3069	30.X.1953	9,30	70	25-0	461	3.040	133,15	13,68
3131	10.II.1954	13,25	77	60-0	2.715	17.910	784,44	80,58
3103	25.I.1954	10,00	78	50-0	800	5.280	231,26	23,76
3104	25.I.1954	12,30	115	50-0	1.090	7.190	314,92	32,34

(\*) La surface du filet NANSSEN est égale à 0,15 m<sup>2</sup> ; si on multiplie le nombre de larves, recueilli au moyen de ce filet, par 6,6 on obtient le nombre de larves par colonne d'une surface de base de 1 m<sup>2</sup>; ceci permet de comparer le poids des larves pélagiques et le poids des larves benthiques, par unité de surface.

#### B. — Le milieu pélagique.

L'abondance des larves pélagiques de *Chaoborus* est renseignée au tableau 28. Ce même tableau reproduit pour chaque station ce que le nombre de larves, recueilli sur toute la hauteur d'une colonne dont la surface de base est de 1 m<sup>2</sup>, représente comme poids essoré et comme poids sec, par an et par hectare.

Pour pouvoir interpréter ces chiffres et pouvoir en déduire une estimation globale de la production en larves de *Chaoborus* dans les eaux pélagiques, nous avons groupé les stations par classe de profondeur : la première de 20 à 40 m, la seconde de 40 à 65 m (tabl. 29).

Les poids secs moyens, obtenus pour les deux zones, sont respectivement : 26,2 et 40,4 kg par hectare par an.

JUDAY, 1921, l.c. signale pour les stations profondes du lac Mendota 558 kg/ha de poids vivant et 47,9 kg/ha de poids sec (moyennes); valeurs très proches donc de celles constatées au lac Édouard (voir tabl. 29) et même presque identiques pour la zone profonde si on ne prend pas en considération la station n° 3102 où le nombre de larves fut faible.

TABLEAU 29. — Poids essoré et poids sec des larves pélagiques de *Chaoborus* par an et par hectare.

Station n°	Profondeur de la pêche en m	Poids en kg par hectare par an	
		essoré	sec
Zone — 20 à — 40 m (pêches de jour).			
3069	25	133	13,6
3121	25	176	18,0
3119 (*)	30	336	34,5
3080	35	375	38,5
	Moyennes	255	26,2
Zone — 40 à — 65 m (pêches de jour).			
3102	45	154	15,8
3103	50	231	23,7
3104	50	314	32,3
3115	50	317	32,6
3119	50	538	55,3
3131	60	784	80,5
3069	65	414	42,5
	Moyennes	400	40,4

(\*) Échantillon prélevé le soir.

TABLEAU 30. — Nombre de larves de *Chironominae* et de *Tanypodinae* dans les échantillons de vase du lac Édouard (0,1 m<sup>2</sup>).

Station n°	Profondeur en m	<i>Chironomidae</i>			
		<i>Chironominae</i>		<i>Tanypodinae</i>	
		Nombre	%	Nombre	%
3066	1,5	36	12	266	88
3087	2	89	81	21	19
3085	2	98	65	53	35
3089	2,5	—	—	11	100

TABLEAU 30 (suite).

Station n°	Profondeur en m	<i>Chironomidae</i>			
		<i>Chironominae</i>		<i>Tanypodinae</i>	
		Nombre	%	Nombre	%
3127	3	82	80	20	20
3086	3	—	—	194	100
3083	4,25	5	4	116	96
3110	4,5	—	—	66	100
3075	5	—	—	82	100
3075 b	5	—	—	38	100
3090	6	—	—	194	100
3088	7	—	—	45	100
3139	9	—	—	8	100
3076	10	—	—	5	100
3077	12	—	—	19	100
3064	14	—	—	9	100
3060	15,5	4	5	72	95
3092	15,5	—	—	51	100
3078	17	9	43	12	57
3129	24	7	9	72	91
3079	24	10	100	—	—
3093	30	2	13	14	87
3105	30	2	9	20	91
3121	31	—	—	8	100
3073	32	54	65	29	35
3080	37,5	37	92	3	8

Les valeurs sont voisines aussi pour les zones pélagiques, moins profondes, où JUDAY a trouvé respectivement les moyennes de 228 kg/ha de poids vivant et 24,7 kg/ha de poids sec. Pour la zone pélagique de 20 à 40 m de profondeur du lac Édouard, ces valeurs moyennes sont respectivement 255 kg et 26,2 kg.

Le tableau suivant reproduit le total de la production du lac Édouard en larves de *Chaoborus* et de *Chironomidae*, aussi bien benthiques que pélagiques, pour les différentes zones; les valeurs sont exprimées en kg de poids sec par hectare et par an.

Zone Profondeur en m	Poids sec par ha par an en kg			
	<i>Chaoborus</i>		<i>Chironomus</i>	Total
	benthiques	pélagiques		
0 à — 7	5,6	—	111,0	116,6
— 7 à — 15	5,6	—	12,0	17,6
— 15 à — 20	5,6	—	30,0	35,6
— 20 à — 40	5,6	26,2	30,0	61,8
— 40 à — 65	—	40,4	—	40,4

TABLEAU 31. — Poids essoré et poids sec des larves du type *Chironomus* et du type *Tanypus*.

Station n°	Profondeur et provenance	Nombre et taille (mm)	Poids par larve en mg	
			essoré	sec
<i>Type Chironomus.</i>				
2067	Lac Vert (Goma) : — 1 m	100 de 15-20	7,4	1,80
2115, 2117, 2121 et 2127	Lac Kivu : — 21 à — 81 m bassins de Bukavu et de Kalehe :	70 de 11-15	3,6	0,45
3066	Lac Édouard : — 1 m : baie de Vitshumbi	15 de 11-15	4,5	1,30
3087	— 2 m : embouchure rivière Rutshuru	30 de 13-19	7,0	3,80
3060	— 15 m : baie de Vitshumbi	20 de 11-15	3,0	0,70
3078	— 17 m : embouchure rivière Talia	4 de 11-12	3,0	0,62
		4 de 14-16	7,0	1,12
3079	— 24 m : large de Pilipili	15 de 11-15	4,0	0,15
3080	— 37 m : large cap Bereze	25 de 12-16	4,0	0,11
<i>Type Tanypus.</i>				
2115, 2117 et 2121	Lac Kivu : — 23 à — 81 m : bassin de Bukavu	20 de 6- 9	1,5	0,20
2161	— 27 m : baie de Kaneke	7 de 7- 8	1,0	0,30
		Poids moyen :	4,18	0,96

**ANALYSE CHIMIQUE  
ET VALEUR NUTRITIVE DES LARVES DE *CHAOBORUS*  
ET DE *CHIRONOMUS*.**

TABLEAU 32. — Analyse de larves de *Chaoborus anomalus* EDWARDS  
provenant du lac Édouard (Station n° 512) et conservées au formol (J. KUFFERATH) (1).

	% sec	% du matériel essoré
Eau ... ..	—	91,42
Cendres ... ..	3,32	0,285
Matières grasses ... ..	12,98	1,114
Matières azotées (N × 6,25) . ... ..	67,65	5,804
Extrait non azoté (par différence) e.a. hydrates de carbone ...	16,05	1,377
<b>Total ..</b> ... ..	<b>100,00</b>	<b>100,000</b>
Chitine ... ..	6,97	0,598
Soufre total ... ..	0,270	0,023
Phosphore total ... ..	0,492	0,042
Azote total ... ..	10,82	0,928
SiO <sub>2</sub> ... ..	0,07	0,006
<b>Sur les cendres</b>		
Cl <sup>-</sup> ... ..	0,146	0,0125
Li <sup>+</sup> ... ..	0,0002	1,7 × 10 <sup>-5</sup>
K <sup>+</sup> ... ..	0,333	0,0286
Na <sup>+</sup> ... ..	0,517	0,0443
Sr <sup>++</sup> ... ..	0,022	0,0019
Ca <sup>++</sup> ... ..	0,472	0,0405
Mg <sup>++</sup> (par différence sur les alcalino-terreux totaux) . ... ..	0,116	0,0099

(1) Les déterminations ont été effectuées sur le matériel préalablement séché, et rapportées ensuite à la matière vivante fraîche essorée, en tenant compte que cette dernière contient 8,58 % de substance sèche.

A propos de cette analyse, il y a lieu d'attirer l'attention sur la teneur élevée des larves de *Chaoborus* en matières azotées — 67,65 % — et en graisses — 12,98 % — totalisant ensemble plus de 80 % de la matière sèche.

JUDAY, 1921, l.c. a trouvé la même composition pour les larves de *Chaoborus*

*punctipennis* SAY du lac Mendota (table 10, p. 489). Voici les résultats des analyses chimiques effectuées par ce dernier auteur, exprimés en % du poids sec :

Larve	Azote	Protéine brute (N × 6,25)	Graisses	Chitine	Cendres
<i>Chaoborus</i> ... ..	10,74	67,12	9,45	6,15	7,96
<i>Chironomus</i> .. ..	7,36	46,00	8,00	5,76	5,14

Dans le travail de THIENEMANN, 1954, pages 658-659, consacré à « *Chironomus* », nous trouvons pour *Chironomus plumosus* LINNÉ les valeurs suivantes exprimées en % de la matière sèche :

Azote	Protéine	Graisses	Hydrates de carbone	Cendres
9,06	56,60	4,336	26,29	12,775

Pour *Chironomus plumosus* la fraction non digérable des protéines et des graisses est minime et on peut supposer qu'il en est de même pour les *Chaoborus*. JUDAY, l.c., signale que chez les *Chaoborus* du lac Mendota, seulement 0,45 % de l'azote total provient de la chitine.

Avec GENG, 1925, qui a effectué des analyses sur une grande série d'organismes aquatiques servant de nourriture aux poissons, on peut conclure qu'en ce qui concerne leur valeur nutritive, les larves de *Chironomus* n'occupent qu'une place moyenne parmi les organismes aquatiques. Les larves de *Chaoborus* e.a. ont une valeur nutritive nettement supérieure à celle des larves de *Chironomus*.

Sur base des analyses données plus haut (tabl. 32) on peut calculer ce que les larves de *Chaoborus anomalus* représentent comme matières azotées et matières grasses dans la zone pélagique profonde du lac Édouard (de —40 à —115 m), où on trouve 40,4 kg de poids sec par hectare par an :

Matières azotées :  $40,4 \times 0,676 = 27,33$  kg.

Matières grasses :  $40,4 \times 0,129 = 5,24$  kg.

Pour toute la surface de la zone pélagique profonde, soit 76.000 ha, on obtient :

Poids sec :  $40,4 \times 76.000 = 3.070.400$  kg ou 3.070 t.

Matières azotées :  $27,33 \times 76.000 = 2.077.080$  kg ou 2.077 t.

Matières grasses :  $5,24 \times 76.000 = 398.240$  kg ou 398 t.

Les larves de *Chaoborus* du lac Édouard constituent donc une excellente nourriture pour les poissons. Actuellement les grandes masses vivant au large ne

sont pratiquement pas consommées et il serait indiqué de tenter l'adaptation d'un poisson pélagique à une nourriture constituée exclusivement de larves de *Chaoborus*; cette adaptation devrait se faire d'abord en milieu restreint, par exemple dans le lac Vert près de Goma, où les *Chaoborus* sont très abondants.

Pour terminer nous devons attirer l'attention sur la présence, en quantités minimales, de certains éléments : Strontium et Lithium. Ces oligo-éléments jouent peut-être un certain rôle limitatif pour la répartition géographique des *Chaoborus*. Le manque de données ne nous permet pas de nous étendre sur ce problème intéressant. On trouve le Lithium chez de nombreux insectes et des traces de Strontium chez un certain nombre.

### RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

#### Lac Édouard.

1° Pratiquement sur toute la surface, le fond du lac est constitué d'une vase organique très fine. Les vases oxygénées occupent une surface de 1.560 km<sup>2</sup>, soit 67 % de la surface totale du lac, et s'étendent jusqu'à 40 m de profondeur; seuls les sédiments de moins de 40 m de profondeur sont oxygénés en permanence et ont donc une importance biologique réelle.

2° Les sédiments contiennent de 20 à 33 % de matières organiques et de 51 à 68 % de silice, ce qui est dû à leur forte teneur en Diatomées; les genres les plus représentés sont : *Surirella*, *Cyclotella* et *Cosmarium*; *Navicula* et *Nitzschia* sont moins fréquentes.

3° Les vases sont peuplées par un grand nombre d'organismes : Mollusques, Oligochètes, Ostracodes et larves de Diptères, *Chironomidae* et *Chaoboridae*. Ces deux derniers groupes constituent la plus grande fraction de la matière animale vivante. Les fonds de sable ne sont habités que par quelques Mollusques, des Ostracodes et quelques larves de *Chironominae* : *Tanytarsus* gr. *gregarius* et *T. gr. lauterborni*. Les *Tubificidae* et les *Chaoboridae* y sont totalement absents.

4° Suivant la répartition verticale diurne des larves de *Chaoborus*, on peut distinguer trois zones, la première s'étendant de — 2 à — 20 m, où les larves sont exclusivement benthiques; la seconde allant de — 20 à — 40 m, où l'on trouve aussi bien des larves benthiques que pélagiques; dans la troisième zone, renfermée dans l'isobathe de 40 m, les larves sont exclusivement bathypélagiques. Dans la seconde zone le pourcentage de larves pélagiques augmente avec la profondeur.

5° Données quantitatives concernant les larves d'insectes qui peuplent les vases :

a) Partout il y a une densité égale de *Chaoborus*, en moyenne 1.250 larves par m<sup>2</sup> ou 5,6 kg/ha/an de poids sec. La quantité de *Tubificidae* varie peu avec la profondeur.

b) La densité des larves de *Chironomidae* diminue avec l'accroissement de la profondeur; il y en a en moyenne :

1.850/m<sup>2</sup> de 0 à — 7 m, soit en poids sec 111 kg/ha/an;  
 200/m<sup>2</sup> de — 7 à — 15 m, soit en poids sec 12 kg/ha/an;  
 500/m<sup>2</sup> de — 15 à — 40 m, soit en poids sec 30/kg/ha/an.

c) La faible quantité de larves de *Chironomidae* dans la zone de — 7 à — 15 m doit être attribuée à la présence de bancs de Poissons entomophages (cf. échogrammes), ce qui est confirmé par l'examen du contenu intestinal et stomacal. Les *Chaoborus* sont rarement consommés par les Poissons.

**Lac Albert.**

1° Pratiquement tous les sédiments sont au contact des eaux oxygénées; les sédiments sableux occupent une plus grande partie des fonds du lac, principalement dans la zone littorale; des fonds alluvionnaires durs occupent de grandes surfaces au Nord et au Sud du lac.

2° Les sédiments vaseux qui occupent la cuvette centrale contiennent une plus forte fraction de sable que ceux du lac Édouard, notamment de 55 à 67 %; ceci ne semble pourtant pas influencer la composition de la faune qui habite les grands fonds vaseux; les Diatomées sont très rares dans les vases du lac Albert (milieux très alcalins).

3° La faune benthique est semblable à celle du lac Édouard, excepté en ce qui concerne les Mollusques, qui sont représentés par un plus grand nombre d'espèces. La faune des fonds alluvionnaires devant le delta de la Semliki est une faune mixte composée d'éléments benthiques (Ostracodes et certains *Chironomidae*), d'espèces épibenthiques (nombreux Trichoptères, Éphéméroptères, Hémiptères, Acariens, etc.) et de formes littorales (grand nombre de Mollusques, certains *Chironomidae*, etc.), vivant sur une végétation à *Najas* et *Cladophora*. On y trouve aussi un groupement ichthyen particulier.

**CONCLUSIONS GÉNÉRALES.**

1° En ce qui concerne la spécialisation écologique des invertébrés : a) indifférence de la plupart des organismes à l'égard de la composition chimique de l'eau; b) leur spécialisation plus ou moins grande à l'égard des conditions physiographiques et mécaniques. La même spécialisation a été observée chez les Poissons.

2° En ce qui concerne les caractéristiques physiques du milieu : influence déterminante des vents et de l'agitation de l'eau sur la répartition des animaux qui peuplent la zone littorale; la même constatation a été faite par D. VAN DER BEN dans le domaine de la botanique. Les autres facteurs primaires qui déterminent la répartition des organismes sont la nature du fond et la profondeur; ils impliquent des conditions de milieu très différentes.

3° En ce qui concerne la distribution verticale : les espèces typiquement benthiques sont liées à un taux minimum d'oxygène et sont limitées par la présence de gaz toxiques. Les insectes littoraux sont limités par la pression hydrostatique qui agit sur leur système trachéen clos, rempli de gaz; ils sont liés à la présence de végétation qui leur fournit support, protection et nourriture. La faune littorale ne s'étend pratiquement pas au-dessous de 5 à 7 m.

4° En ce qui concerne les groupements, on constate un parallélisme entre les groupements végétaux, les groupements d'invertébrés et les groupements de Poissons qui peuplent les zones littorales.

5° En ce qui concerne les biotopes, il faut citer l'importance de

l'apport de sédiments par les rivières aussi bien pour la constitution de biotopes à végétation littorale que pour l'établissement d'un benthos côtier.

6° En ce qui concerne la périodicité du développement, les faunes littorale et benthique semblent peu ou non influencées par les phénomènes de brassage et de stratification qui ont lieu au large. Partout il y a une certaine périodicité dans les éclosions d'insectes aussi bien benthiques que littoraux; les maxima des éclosions se situent dans les saisons sèches, mais pour certaines espèces il y a une périodicité en rapport avec les phases lunaires (CORBET, 1956; MACDONALD, 1951-1956; VERBEKE, 1957).

7° En ce qui concerne la production d'insectes: « par génération » elle est faible, mais atteint, au contraire, par année des valeurs assez élevées du fait qu'elle est continue; la production annuelle ne dépasse pourtant pas notablement celle des lacs tempérés eutrophes.

## CHAPITRE V.

### BIOLOGIE ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *CHAOBORUS* spp.

#### I. — DÉVELOPPEMENT ET COMPORTEMENT DE *C. ANOMALUS* EDWARDS AUX LACS ÉDOUARD ET ALBERT.

##### Caractéristiques et comportement des adultes.

La formation d'essaims de *C. (S.) anomalus* aux lacs Édouard et Albert a été observée à de nombreuses reprises. Ses essaims peuvent prendre des formes très différentes, allant de la colonne étroite et verticale au nuage bas, très large et s'étendant sur une grande surface (photos : Pl. XI, fig. 1 à 3).

Le tableau 35 résume toutes les données que nous avons pu réunir concernant ces essaims : localisation, date et heure, périodicité et durée, forme, caractères et sexe des individus qui les composent, etc.

En ce qui concerne le rapport des sexes dans les essaims, les nombreuses captures faites au piège à lumière U.V. durant la nuit et les captures d'échantillons dans les essaims mêmes prouvent que ce rapport peut varier très fortement, mais que dans la plupart des cas, les deux sexes sont représentés à nombre égal. Les essaims composés uniquement de femelles, signalés comme exclusifs chez *C. anomalus* au lac Victoria, sont plus rares aux lacs Édouard et Albert; dans quelques cas nous n'avons trouvé rien que des mâles.

Ces essaims se forment dans toutes les parties des lacs, mais toujours tôt le matin entre 5,30 et 8,30 h; ils disparaissent au plus tard vers 11,00 h. Le plus souvent ils prennent la forme de colonnes de fumée, étroites et montantes vers le ciel, jusqu'à 300 m de hauteur et même plus; plus rarement ils forment un nuage assez bas mais s'étendant sur une distance de plusieurs kilomètres (photo : Pl. XI, fig. 2).

Le tableau 35 montre clairement que l'apparition des essaims coïncide avec la nouvelle lune; les éclosions commencent déjà quelques jours avant la nouvelle lune et se poursuivent quelques jours après, pouvant s'étendre ainsi sur une période de 5 à 10 jours. Un maximum semble situé quelques jours après la nouvelle lune.

On peut supposer que lors d'une nuit noire, les larves et les nymphes (qui fuient la lumière) remontent plus près de la surface, que lors d'une nuit claire; arrivées près de la surface, les nymphes dont le développement est suffisamment avancé peuvent éclore. Il faut noter que, près de la surface, ces nymphes se trouvent dans une eau un peu plus chaude que l'eau profonde où elles vivent durant le jour; la différence de température est de 1 à 2° C entre la surface et 50 m de profondeur en période de stratification (voir courbes de la température de l'eau aux lacs Édouard et Albert, à différentes profondeurs : fig. 14, p. 80); ceci favorise probablement l'achèvement du développement nymphal et l'éclosion. D'autres facteurs, comme la pression hydrostatique, pourraient également jouer un rôle dans le déclenchement du mécanisme de l'éclosion.

Durant les nuits claires, une certaine accumulation de larves et de nymphes peut avoir lieu dans les couches d'eau plus profondes; ainsi le phénomène d'essaimage est favorisé et même si la ponte s'échelonne sur une période de plusieurs jours, cette période est toujours suffisamment courte pour maintenir cette périodicité et ce phénomène de masse. W. W. MACDONALD, 1956, p. 47, estime qu'une diapause des larves matures ou des nymphes donne lieu à l'éclosion simultanée d'une même population.

Il faut faire remarquer que les captures isolées au filet fauchoir et les captures faites la nuit au piège à la lumière U.V. (surtout au lac Albert) ne montrent pas cette périodicité, ce qui prouve que les adultes de *Chaoborus* peuvent vivre durant plusieurs jours dans les herbes.

A certaines époques de l'année les éclosions se font en dehors des périodes de la nouvelle lune (cf. tableau 35). C'est le cas pour le mois de mars au lac Édouard où 2 jours d'éclosions, le 27 et le 28, coïncident avec la pleine lune. Mais à cette époque nous étions en saison des pluies, très pluvieuse en 1953. Le ciel resté couvert durant la nuit, ce qui est exceptionnel dans la région des lacs, a donc permis des éclosions le lendemain matin. Au lac Victoria, un second maximum semble se situer quelques jours avant la pleine lune (autre espèce ?).

La même périodicité des éclosions a été observée par G. FRYER au lac Nyassa et, suivant l'auteur, le phénomène est bien connu par les indigènes de cette région. Nous empruntons ici quelques extraits à une lettre datée du 16 mars 1956, où G. FRYER donne la description suivante :

« ... Nkungu flies periodically emerge from L. Nyassa in huge swarms »...

« ... They appear as great columns (sketch enclosed) when the weather is calm, and look rather like smoke rising from the funnel of a ship, or like waterspouts. When the wind is blowing the column becomes dispersed and looks like a black cloud. At such times the flies are sometimes blown ashore and they are then collected in baskets by the lake-shore Africans who roast and eat them »...

« ... These columns seem to occur all over the surface of the northern part of lake and in the vicinity of Nkata Bay they can be seen several miles offshore over very deep water »... (environ 500 m de profondeur).

« ... At Nkata Bay as many as a dozen swarms can be seen at one time, and sometimes even more, scattered over an area of many miles, ... These swarms occur throughout the year but exhibit a definite periodicity - perhaps connected with lunar periodicity ? »...

« ... We have here three Nyasaland Africans who are natives of Nkata Bay, all of whom were actively engaged in fishing operations there... I asked them independently when the « Nkungu » appear and they are all agreed that the appearance of swarms coincides with the new moon. »...

« ... Two of them claim that they appear with the first quarter of the new moon and one says that they appear when the new moon reaches about the half-moon stage. None was in any doubt that the swarms appear at this period and all were adamant that they are not found during periods when the moon is waning. The sample from which the specimens are sent tends to confirm this as the date of collection was 5/2/54 and the new moon appeared on 3/2/54. Whatever the cause, these swarms occur daily for a period of perhaps a week and then are not to be seen again for some time »... « The columns certainly exceed 100 ft in height on occasion and I think that many of them must be much higher than this, perhaps as much as 300 ft (about 100 meters) or even more. »

Enfin au lac Upemba, R. VERHEYEN a observé des essaims de *Chaoborus* le 25 novembre 1948 et jours suivants, c'est-à-dire quelques jours avant la nouvelle lune du 30 (cf. aussi L. VAN MEEL, 1953, p. 145).

Comme on le voit ces essaims réapparaissent chaque mois; lors des essaimage la ponte s'effectue toujours en masse, ainsi que nous l'avons observé au lac Édouard (station n° 3121, du 6.II.1954). Étant donné les conditions de vie relativement homogènes en profondeur, on peut admettre que les individus provenant d'une même ponte achèvent simultanément leur développement larvaire et nymphal. C'est ainsi que, finalement, à l'occasion d'une obscurité nocturne totale, les éclosions se font en masse aussi.

Notons encore que si des éclosions ont lieu chaque mois de l'année, les essaims qui en résultent n'ont pas toujours la même forme ni le même volume.

Des phénomènes périodiques en rapport avec les phases lunaires se manifestent dans de nombreux autres cas : apparition de nombreuses espèces de poissons en surface, migration et reproduction de certaines espèces de Vers, du plancton, etc.

Si *Chaoborus (Sayomyia) anomalus* ne présente pas de variations significa-

tives de ses caractères morphologiques, il y a lieu pourtant de signaler une certaine variation dans la taille et la coloration de l'imago. Cette variation semble en rapport, à un certain degré du moins, avec le milieu ou la zone habitée par les larves avant leur nymphose. En général, les adultes provenant de larves peuplant la zone benthique sont de taille plus forte et de coloration plus pâle que ceux provenant de larves de la zone pélagique (voir fig. 21); la longueur varie entre les limites indiquées ci-après :

Zone benthique : ♂ 3,25-4,10 mm; ♀ 2,10-3,00 mm;  
 Zone pélagique : ♂ 2,25-3,10 mm; ♀ 2,00-2,25 mm.

Les ombres de l'aile sont bien marquées chez la première, moins fortement chez la seconde. La teinte est généralement d'un jaune clair chez les adultes provenant de larves benthiques; c'est le cas pour tous les adultes provenant du lac Albert où les fonds sont oxygénés en permanence et donc accessibles partout aux larves. Font exception à cette règle les adultes provenant du canal de Kasinga où les eaux sont opaques et très vertes et où les larves n'entrent peut-être pas dans le fond de vase malgré la faible profondeur, comme c'est le cas au lac Vert (Goma). Ils sont d'une teinte générale assez foncée, les stries du thorax et l'apex de l'abdomen étant presque noirâtres. Chez les adultes provenant de larves strictement pélagiques du lac Édouard, la teinte générale est d'un brun plus ou moins foncé, s'obscurcissant vers l'apex de l'abdomen.

On peut considérer ces variations de l'imago, quoique faibles, comme reflétant les deux phases écologiques des larves de troisième et de quatrième stade de *C. (S.) anomalus*. Chez les adultes provenant de larves pélagiques du lac Nyassa, la taille est du même ordre de grandeur que chez les formes correspondantes du lac Édouard. Des variations semblables ont été décrites chez les *Chaoborus* européens par F. PEUS (1934) aussi bien chez les larves que chez les adultes.

PEUS remarque : « Hinsichtlich der Färbung (Durchsichtigkeit) des Larvenkörpers vollzieht sich die Variabilität nach den gleichen Grundsätzen wie bei der Körperlänge; der Zusammenhang mit der verschiedenen ökologischen Valenz der einzelnen Arten ist hier ganz offensichtlich. »...

« Es ist bekannt, dass sich die Färbung der *crystallinus*-Larven, deren einzelne Populationen auf Grund der Eurytopie der Art in Gewässern mit sehr verschiedenem Chemismus leben, nach dem Farbwert des Substrats oder Mediums richtet »...

« Daraus, dass in beiden genannten Beispielen der Untergrund durchaus dunkel ist, trotzdem aber die Larven im einen Falle hyalin, im anderen Falle dunkel gefärbt sind, scheint mir die ausschlaggebende Bedeutung der Eigenfarbe des Mediums hervorzugehen ».

#### Développement larvaire.

La ponte de *Chaoborus (Sayomyia) anomalus* EDWARDS s'effectue sur toute la surface des lacs aussi bien au large que près des rives. Les œufs sont pondus isolément et flottent un certain temps, au moins 6 heures, à la surface de l'eau,

quelquefois agglomérés en bancs et mélangés aux exuvies des nymphes et aux adultes. La photo représentée à la planche XII, figure 2 montre un agrandissement d'un tel agglomérat à la surface du lac Édouard en février 1954, à l'époque des éclosions massives. On y distingue outre les œufs ovalaires et légèrement courbés de *C. (S.) anomalus*, de nombreux *Microcystis*. Suivant les observations de W. W. MACDONALD les œufs coulent rapidement vers le fond. La période d'incubation des œufs varie de 2 à 5 jours. JUDAY, 1921, a constaté que les œufs de *C. punctipennis* coulent au fond et que les jeunes larves y éclosent.

La durée du développement larvaire, observée au lac Édouard, est d'un mois et demi à deux mois. Si on se base sur les observations faites par W. W. MACDONALD, 1956, au lac Victoria et sur les données que nous avons obtenues au cours d'une période limitée concernant les larves pélagiques, on peut esquisser comme suit le développement larvaire de *C. (S.) anomalus* : le premier et le deuxième stade sont exclusivement pélagiques, leur développement s'accomplit en 10 à 16 jours. A partir du troisième stade les larves sont benthiques ou bathypélagiques et leur développement exige 12 à 16 jours; le quatrième ou dernier stade dure 25 à 30 jours, tandis que le stade nymphal et le développement embryonnaire prennent respectivement 2 à 3 et 2 à 5 jours. Si on y ajoute 1 à 5 jours pour l'imago, on arrive à une moyenne d'environ deux mois, pour un cycle complet.

VON FRANKENBERG, 1915, a observé la même durée pour un cycle complet de *C. flavicans*; des durées du même ordre ont été signalées par MUTTKOWSKI, 1918 et MILLER, 1941 pour *C. punctipennis* au lac Mendota.

W. W. MACDONALD attribue l'occurrence de larves de tailles très différentes dans la vase, à la présence de larves de deux générations successives, qui se chevauchent partiellement. Nous avons observé le même phénomène chez des larves exclusivement pélagiques au lac Édouard.

La courbe longueur-nombre d'individus, que nous avons établie pour quelques stations, présente deux pointes bien distinctes et confirme donc les observations de l'auteur cité, qui conclut (p. 9) : « It has been stated that the life-cycles of the flies studied lasts two months. After measurements of the larvae had been plotted for several months it became apparent there were at times two distinct size groups of *C. anomalus* present in the mud. When one group was mature and ready to pupate the other was only half-grown. As mentioned earlier young *Chaoborus* are planktonic and enter the mud when they are half-grown and these half-grown larvae take about a month to mature. Hence the two size groups represent a difference of a month in age and the second group or population will mature, pupate and hatch a month after the first. As the second population matures the next generation of the first population will have passed through the planktonic stage and will be entering the mud. Thus the relative positions of the two populations will be reversed monthly and instead of a hatch every two months there is a monthly hatch. This interesting feature of temporally separated populations, i. e. populations separated in time, was found to obtain in the case of *Tanypus guttatipennis* and *Procladius umbrosus* as in the case of the two species of *Chaoborus* ».

Comme nous l'avons vu plus haut, les deux populations sont séparées dans le temps par une période d'un mois lunaire.

Le stade nymphal de *Chaoborus (Sayomyia) anomalus* est très court, deux à trois jours seulement. Dans ce stade les *Chaoborus* sont abondamment consommés par les poissons, particulièrement au moment de l'éclosion. Les larves pélagiques ne sont pratiquement pas consommées sauf par quelques *Haplochromis* et les *Cyprinodontidae* et *Cyprinidae* pélagiques. Les larves benthiques sont mangées en petites quantités par certains *Haplochromis* et parfois par les *Mormyrus*.

Au lac Nyassa, G. FRYER a trouvé un estomac de *Mormyrus longirostris* « absolutely crammed with these larvae and with nothing else » (in litt. 1.2.1956). Dans ce même lac les larves de *Chaoborus* sont mangées sporadiquement par certaines espèces de *Haplochromis*, mais *Engraulicypris sardella*, petit Cyprinide pélagique, s'en nourrit parfois exclusivement. Au moment des éclosions les *Barbus* et surtout les *Clarias* vont au large pour manger les nymphes.

#### Répartition verticale des larves (pélagiques).

Trois pêches au filet NANSEN, effectuées le soir et à la tombée de la nuit, au large de Kiavinionge (rive Nord du lac Édouard), le 5.II.1954, nous renseignent sur la vitesse de remontée des larves de *C. (S.) anomalus* et sur leur répartition en profondeur, durant la nuit (tabl. 33). Nous sommes en période d'éclosions, la nouvelle lune ayant eu lieu le 3 février.

Sur un total de 1.375 larves et nymphes, qu'on trouve dans la couche de 50 à 0 m à 18,30 h (lumière crépusculaire), on en trouve quelques minutes plus tard, c'est-à-dire entre 18,30 et 18,40 h, 210, soit 15 %, dans la couche de 50 à 30 m; les 1.165 autres, soit 85 %, se trouvent dans la couche de 30 à 0 m. A 18,50 h, quand l'obscurité est presque totale, on retrouve 860 larves et nymphes dans les 10 m supérieurs; ce nombre représente 75 % des 1.165 larves, se trouvant un quart d'heure plus tôt dans les 30 m supérieurs. Ce pourcentage est probablement un peu plus bas par suite de la migration vers la surface des 210 larves et nymphes qui étaient au-dessous de 50 m, au cours du quart d'heure écoulé. De toute façon, même si l'on admet qu'il n'y a plus de larves au-dessous de 30 m à 19,00 h, il est certain qu'à cette heure au moins 900 sur 1.375, soit 65 %, se trouvent dans les 10 m supérieurs.

Dans ces différentes pêches, les larves matures et les nymphes représentaient 80 % de la population.

Une pêche effectuée vers 17,00 h dans les 10 m supérieurs et les nombreuses autres pêches par tranches, effectuées au large, ont démontré qu'il n'y a pratiquement pas de larves, sauf quelques très jeunes individus, dans les 10 m supérieurs durant le jour (voir plus bas). Un pourcentage important de larves matures et de nymphes, environ 40 %, se trouve alors entre —40 et —60 m. Les jeunes larves restent plus près de la surface durant le jour ou ne descendent que d'une vingtaine de mètres, au maximum. On peut en conclure que si, vers 17,00 h, les larves commencent à migrer vers la surface, elles remontent en moyenne de 40 m (de —50 à —10 m) au bout de deux heures environ, c'est-à-dire avec une vitesse de 20 m par heure, soit environ 30 cm par minute.

JUDAY (1921) a constaté une migration verticale de 23,5 m en une heure chez les larves de *Chaoborus* au lac Mendota.

H. HARDY et R. BAMBRIDGE, 1954 ont trouvé pour le Copépode *Calanus finmarchicus* une vitesse de remontée de 15 m en une heure. D'autres Copépodes comme *Centropages* sp. peuvent atteindre 30 m en une heure. Ceci démontre que la valeur relevée chez *C. (S.) anomalus* au lac Édouard correspond bien à une vitesse normale pour les migrations verticales du zooplancton.

Au lac Tanganika, les mouvements de montée et ceux de descente prennent chacun environ 3 h, mais il faut noter que le zooplancton y descend plus bas qu'au lac Édouard.

Les chiffres suivants, obtenus par une série de pêches verticales en tranches de 10 m, effectuées au large de Luniasenge, le 10.II.1954 (n° 3131), nous renseignent sur la répartition verticale des larves durant le jour :

TABLEAU 33.

Heure	Profondeur m	Nombre	%	Stade
12,45	60-50	104	13	Tous matures
12,30	50-40	226	28	Tous matures
13,00	40-30	85	11	65 % matures 35 % plus que moitié matures
13,10	30-20	92	12	50 % moitié matures ou plus que moitié matures 50 % moins que moitié matures
13,35	20-10	286	36	35 % moitié matures ou plus que moitié matures 65 % moins que moitié mature
14,00	10- 0	—	—	Quelques très jeunes larves

Nous constatons donc deux maxima; le premier constitué exclusivement de larves matures, est situé vers 40 à 50 m de profondeur. Le second, se composant d'environ 2/3 de jeunes à très jeunes larves et d'un tiers de larves plus âgées, dont quelques-unes se rapprochant de la nymphose, est situé entre 10 et 20 m de profondeur. Cette répartition verticale avait déjà été constatée par WORTHINGTON et RICARDO (1936). Comme la courbe taille-nombre d'individus, la courbe profondeur-nombre d'individus montre donc également deux pointes chez les *Chaoborus* peuplant les eaux pélagiques; ceci indique une fois de plus l'existence de deux générations à répartition verticale différente. D'après W. W. MACDONALD il en serait de même pour les *Chaoborus* qui peuplent la vase des zones peu profondes.

Dans une autre pêche planctonique effectuée à 9 km au large de Mosenda, le 30.X.1953 (n° 3069) (tabl. 34), la répartition verticale des larves était quelque peu différente et le nombre de jeunes larves dans la couche de —20 à 0 m plus élevé que dans la pêche précédente; voici les valeurs obtenues :

TABLEAU 34.

Heure	Profondeur m	Nombre	%	Stade
9,30	60-40	227	24	214 matures 11 moitié matures
10,00	40-20	258	27	230 matures 27 moitié matures
10,30	20- 0	461	49	21 matures 438 moins que moitié matures

Il faut remarquer que des éclosions massives venaient d'avoir lieu quelques jours avant la date de cette pêche; il n'y a donc rien d'étonnant dans le fait qu'on retrouve ici un plus grand nombre de jeunes larves dans les couches supérieures.

TABLEAU 35. — Observations concernant les essaims de *Chaoborus (Sayomyia) anomalus* EDWARDS aux lacs Édouard et Albert.

Année et mois	Date nouvelle lune	Date observation nuages	Localité, etc.	Forme et composition des essaims
I. — LAC ÉDOUARD.				
<b>1952</b>				
Décembre	14	13	Large cap Komboho	Avec exuvies à la surface de l'eau.
<b>1953</b>				
Janvier	15	13 et 16	Vitshumbi (base) : lampe du gîte	Essaim : exclusivement ♀♀ jaunâtres
Février	14	8	Pilipili-cap Bereze	Nuages; parmi tapis d'exuvies.
Mars	15	27 et 28	Kiavinionge; 10 km au large; partie Nord du lac et vers le canal de Kazinga	Essaims en colonne et nuages; composition très variée : exclusivement ♀♀; ou moitié ♂♂, moitié ♀♀; ou peu de ♂♂ et nombreuses ♀♀ (saison des pluies; pleine lune le 29).
Avril	13	15-20	Au large de Kiavinionge	Moitié ♂♂, moitié ♀♀.
Juin	11	11	Kisaka	Débris sur l'eau : moitié ♂♂, moitié ♀♀.
		12	Au large d'Ishango	Énormes nuages.
Juillet	11	14	Vitshumbi	4 ♂♂, 2 ♀♀.

Année et mois	Date nouvelle lune	Date observation nuages	Localité, etc.	Forme et composition des essaims
Août	9	6	Canal de Kasinga : embarcadère Parc National Élisabeth	Nuages vers 6,00 h : exclusivement ♂♂.
Octobre	8	23	Vitshumbi	Petit essaim près de la pêcherie, éclos de la zone des faibles profondeurs.
		30	Mosenda	Parmi exuvies à la surface : surtout ♂♂, quelques ♀♀.
		30	Au large	7,00-8,15 h : nuages en forme de colonnes de fumée, vers Kiavinionge. 7,30 et 8,00 h : nuages entre Pilipili et Kisaka : 1 petite colonne à Pilipili, 4 petites au Nord de Luniasenge, 3 grandes très larges vers Kisaka.
Novembre	6	31	Au large de Kiavinionge	7,00 h : grand nuage.
		4	Au large de Kiavinionge	7,00 h : plusieurs colonnes montantes.
		5	Vers Kiavinionge au large et contre les montagnes, à l'Ouest	Entre 7,30 et 8,30 h : nuages très étendus.
			Vers Ishango et Kiavinionge	8,30 h : une très grande « trombe » et plusieurs petites.
		6	Baie de Vitshumbi : pointe Est de la baie en face du gîte	Vers 10,30 h : grand essaim en forme de colonne.
Décembre	6	8 au 10	Vitshumbi	Le soir nombreux essaims d'autres insectes autour des lampes.
		10	Au large de Kiavinionge-Ishango	8,00 h : petites colonnes.
		30 et 31	Au large	Fortes éclosions.
<b>1954</b>				
Janvier	5	5 au 12	Au large, vers la côte Ouest	La période d'éclosions commencée fin décembre se poursuit; derniers nuages observés les 10, 11 et 12.I. 1954 (transition saison des pluies-saison sèche).
Février	3	30	Talia	Deux tiers ♂♂, un tiers ♀♀ (forme pâle). Fauché.
		30	Pilipili	Moitié ♂♂, moitié ♀♀ (forme pâle).
		31	Au large, entre la Talia et la rive Est (vers l'Ishasha)	Nuages.
Février	3	1 à 4	Entre la région Talia-Luniasenge et la région Ishasha-Rutshuru	Réapparition des nuages; le 4.II. 1954 : nuages immenses en forme de rideau (photos : Pl. XI, fig. 2 et 3) recouvrant le lac de part et d'autre.

Année et mois	Date nouvelle lune	Date observation nuages	Localité, etc.	Forme et composition des essaims
		5	Vers le canal de Kasinga, Kasindi et Kiavinionge	7,00 h : essaims en rideau; surtout ♂♂, quelques ♀♀ et exclusivement ♂♂.
		6	Kasindi	Deux tiers ♂♂, un tiers ♀♀, à la surface de l'eau.
II. — LAC ALBERT.				
<b>1953</b>				
Février	14	9	Polepole	Moitié ♂♂, moitié ♀♀; forme pâle.
		12	Kasenyi	Surtout ♂♂, quelques ♀♀; forme pâle; grande taille.
		13	Kasenyi	A la lampe : exclusivement ♀♀.
		24	Kasenyi et Sabe (Pavillon de chasse)	Au piège U.V. et fauché dans les herbes : principalement ♂♂, quelques rares ♀♀.
Mai	13	15	Kasenyi	Exclusivement ♀♀.
Juillet	11	2	Kasenyi	Vols en essaim : exclusivement ♀♀ et exclusivement ♂♂; forme pâle de grande taille.
		3	Kasenyi	Exclusivement ♀♀; surtout ♂♂ avec quelques rares ♀♀. (U. V.).
		4	Kawa, au bord de la forêt (dans les herbes)	Moitié ♂♂, moitié ♀♀.
			Kasenyi	Essaims autour de la lampe (U. V.).
Août	9	6	Kasenyi	Essaim : surtout ♀♀.
		5	Zega	Heures de capture : 15-17 h; moitié ♂♂, moitié ♀♀.
		6	Large de Zega	10,45 h; moitié ♂♂, moitié ♀♀.
Décembre	6	6	Pêcherie Zega	10,45 h; moitié ♂♂, moitié ♀♀.
		11-15	Kasenyi	Au piège à la lampe U.V. : presque exclusivement ♀♀.
		15-20	Kasenyi	Essaims : principalement ♂♂, au plus un tiers ♀♀.
		22	Mwita (près forêt-galerie)	A la lampe U.V. : exclusivement ♀♀.
<b>1954</b>				
Février	3	15	Mahagi-Port	Au piège à la lampe U.V. : quelques ♂♂, surtout ♀♀.

## II. — ÉTUDE CRITIQUE DU COMPORTEMENT DE LA LARVE DE QUELQUES *CHAOBORUS* AFRICAINS.

Comme nous l'avons déjà exposé plus haut, les *Chaoborus* vivent dans la plupart des lacs Est-africains. Dans ces lacs leur comportement n'est pourtant pas identique à celui constaté chez les espèces des régions tempérées. Il ne sera donc pas dépourvu d'intérêt de comparer les données de la littérature se rapportant aux régions tempérées avec les observations faites en Afrique : nos propres observations aux lacs Vert, Édouard et Albert, les observations de FRYER au lac Nyassa et celles de MACDONALD au lac Victoria. De cette comparaison, nous pourrions déduire quelques conclusions intéressantes, concernant l'écologie et la physiologie de la larve de *Chaoborus*.

### A. — OBSERVATIONS DANS LES RÉGIONS TEMPÉRÉES; QUELQUES DONNÉES MORPHOLOGIQUES.

SELIGO (1900) et WESENBERG-LUND (1904) sont les premiers qui ont trouvé les larves de *Chaoborus* dans les grands lacs-étangs baltiques et allemands, à des profondeurs allant jusqu'à 30 et 40 m.

Mais c'est K. BERG (1937) qui, le premier, a étudié en détail la biologie de *Chaoborus*, principalement *C. flavicans* MEIGEN, dans les lacs du Danemark et qui a comparé les données de la littérature de cette époque.

Déjà WESENBERG-LUND avait observé en aquarium que les larves de *Chaoborus* pénétraient dans la vase et pouvaient y rester durant plusieurs jours. K. BERG, C. JUDAY et d'autres ont démontré que dans les lacs explorés les larves de *Chaoborus* se tiennent normalement dans la vase et n'en sortent que pour effectuer leur migration verticale durant la nuit. Suivant DUHR (1955) les larves peuvent pourtant rester durant une période assez longue dans la vase, jusqu'à deux semaines, et y pénétrer jusqu'à 6 cm de profondeur.

BERG (1937) et JUDAY (1921) ont observé respectivement au lac d'Esrom et au lac Mendota une migration journalière de larves et de nymphes; dans ces lacs, les larves sont totalement absentes dans l'eau durant le jour, excepté les très jeunes larves venant d'éclore. A minuit, par contre, leur maximum de densité se trouve à 1 m en dessous de la surface. A chaque migration les larves y subissent un changement de pression de 1-3 atmosphères.

B. DUHR, 1955, a examiné expérimentalement les migrations verticales et démontré que celles-ci résultent d'une série de réflexes successifs. L'auteur décrit en détail la façon dont la larve pénètre, avec l'abdomen, dans la vase ainsi que ses différents mouvements dans l'eau. Il cite plusieurs facteurs déterminant les réactions de la larve en ce qui concerne son orientation : apparition de lumière, apparition d'ombre, contact avec le fond, courant d'eau, phototropisme négatif. Certains de ces « facteurs » peuvent être inversés par des agents chimiques ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ).

Chez la larve de *Chaoborus*, le système trachéen est complètement fermé et

réduit à deux paires de vésicules. Seul dans le premier stade larvaire, les deux grandes branches trachéennes, typiques des Culicidés stricto sensu, subsistent encore. Normalement les vésicules sont remplies de gaz; suivant KROCH (1911) ce gaz est composé de 84 % d'azote et 16 % d'oxygène. Ce système trachéen de *Chaoborus* fait fonction d'organe hydrostatique et permet à la larve de se maintenir à un niveau choisi.

B. DUHR a mesuré les variations dans la longueur des vésicules trachéennes chez des larves soumises à des conditions diverses. Dans une eau contenant un excès de CO<sub>2</sub>, les larves montent à la surface à la suite d'une augmentation de volume de leurs vésicules trachéennes.

L'épaisseur et la structure de la paroi des vésicules trachéennes ont été examinées par BARDENFLETH et EGE (1916); ces auteurs ont démontré que la paroi des vésicules est plus rigide et moins soumise à des variations de pression chez les larves habitant les grandes profondeurs des lacs que chez les formes vivant dans les mares peu profondes. Cette différence est due à la nature de la pigmentation et surtout à l'épaisseur de la paroi qui est de 8  $\mu$  chez une larve adulte d'un étang contre 16  $\mu$  chez une larve adulte d'un lac.

Le volume des vésicules à paroi épaisse ne varie que très peu sous l'influence des variations de pression. Par rapport aux formes des étangs, les formes des lacs doivent subir une pression 3 fois plus forte pour une compression égale de leurs vésicules trachéennes. Ces larves supportent très bien des variations de 1 à 4 atmosphères. Au lac Édouard les larves pélagiques descendent jusqu'à —65 m et y subissent donc une pression de 6,5 atmosphères environ.

O. HARNISCH (1953) a examiné les échanges d'oxygène chez la larve de *Chaoborus crystallinus* DE GEER et discuté le rôle joué par les vésicules trachéennes dans la régularisation du mécanisme d'absorption de l'oxygène à des pressions variables. Les quantités d'oxygène absorbées sont considérables et varient de 101 à 562 mm cubes par gramme et par 1/2 heure; elles sont largement indépendantes de la pression partielle de l'oxygène dans le milieu et reprennent rapidement leur valeur normale même à des pressions d'oxygène très basses (0,3 % O<sub>2</sub>).

Le système trachéen de la nymphe fait fonction également d'organe hydrostatique (v. FRANKENBERG, DUHR). La nymphe flotte verticalement dans l'eau; elle réagit comme la larve à l'apparition d'ombre ou de lumière et montre également un phototropisme négatif. Elle ne pénétrerait pas dans la vase et ne vient à la surface que juste avant l'éclosion.

Dans les lacs des régions tempérées il n'y a qu'une génération par an (BERG, JUDAY). Suivant d'autres auteurs il y en a 3 à 4 et même plus.

#### B. — OBSERVATIONS DANS LES DIFFÉRENTS LACS AFRICAINS.

1. *Chaoborus anomalus* EDWARDS au lac Édouard: voir chapitre IV et première partie du chapitre V. Rappelons ici brièvement les principales données contenues dans ces chapitres.

Dans les parties peu profondes (—2 à —15 m), les larves vivent dans la vase molle durant le jour, parfois aussi dans l'eau lorsque celle-ci est très trouble (Canal de Kazinga). Entre 0 et —2 m il n'y a généralement pas de larves de *Chaoborus* parce que le fond est plus ou moins sableux.

A plus grande profondeur de —15 à —20 jusqu'à —40 m environ, les larves vivent aussi bien durant le jour que durant la nuit dans la vase et dans l'eau; durant la nuit elles sont plus nombreuses dans l'eau. Dans les parties plus profondes les larves vivent exclusivement dans l'eau; dans cette zone nous avons trouvé des larves jusqu'à une profondeur maximum de 65 m, durant le jour. Les migrations verticales semblent être régulières dans cette zone.

Au lac Édouard, comme au lac Victoria, il y a six générations par an; le développement des générations successives de *Chaoborus* est indépendant du cycle annuel du zooplancton.

Les C o p é p o d e s , qui dominent durant la plus grande partie de l'année, constituent probablement la principale nourriture des larves ayant dépassé le premier stade <sup>(1)</sup>.

Le cycle complet d'une génération de *C. anomalus* EDWARDS s'achève en deux mois environ; il y a quatre stades larvaires. Les larves restent pélagiques durant les deux premiers stades et ne pénètrent dans la vase ou dans les eaux profondes qu'à partir du troisième stade. Les éclosions ont lieu à chaque nouvelle lune; leur maximum semble situé deux ou trois jours après la nouvelle lune, mais la période des éclosions s'échelonne sur cinq à dix jours.

Le fait que les éclosions ont lieu à chaque nouvelle lune et que le cycle complet dure deux mois environ, implique deux populations différentes séparées dans le temps d'un mois lunaire, se développant en même temps. Comme nous l'avons déjà indiqué, ces deux populations sont également séparées dans l'espace.

2. Au lac Victoria, le comportement et la durée du cycle de *C. anomalus* EDWARDS et d'une autre espèce de ce lac, *C. pallidipes* THEOBALD, sont identiques à ceux observés au lac Édouard. Pourtant aucune de ces deux espèces n'y semble vivre exclusivement comme pélagique; la profondeur maximum du lac dépasse à peine 81 m.

3. *Chaoborus* cf. *edulis* EDWARDS au lac Nyassa. D'après les données qui nous ont été fournies par G. FRYER, les larves sont exclusivement pélagiques dans ce lac très profond; à 8 km au large de la baie de Nkata, où FRYER a récolté des larves au filet à plancton, la profondeur atteint 440 m.

---

<sup>(1)</sup> Il n'y a pas de tube digestif continu chez les larves de *Chaoborus*. Une première digestion a lieu dans l'œsophage; les substances non digérables sont rejetées tandis que les substances nutritives liquides diffusent dans l'intestin. B. DUHR (1955) a étudié le mécanisme qui règle le transport de la nourriture entre le pharynx et l'intestin. Souvent les larves ont l'œsophage rejeté à l'extérieur du corps; ceci n'est pas en rapport avec le rejet des résidus de la nourriture mais semble plutôt pathologique (C. WESENBERG-LUND, 1943, p. 411). Pourtant VON FRANKENBERG (1927) a observé que, dans certains cas, la liaison avec l'intestin n'est pas rompue et que la larve peut remettre son œsophage en place. Le même phénomène peut se produire lors de la fixation au formol.

Puisque les éclosions se font également à chaque nouvelle lune, on peut supposer que le cycle de *Chaoborus* y est identique à celui observé aux lacs Édouard, Albert et Victoria. Comme dans ces derniers lacs le zooplancton du lac Nyassa est constitué de Copépodes et de Cladocères. L'oxygène descend toujours jusqu'à 150 à 200 m et la profondeur maximum est voisine de 786 m. Il y a un thermocline vers 165 m; un brassage annuel ou périodique semble avoir lieu.

4. *C. ceratopogones* THEOBALD est l'espèce qui peuple le lac Vert (Goma), petit lac cratère, situé à 1 km à peine de la rive Nord du lac Kivu. Les conditions de ce lac sont celles d'un étang très riche en matières nutritives, où le développement périodique de phytoplancton est très fort. Comme nous l'avons déjà dit, il n'y avait pas de zooplancton dans ce lac au moment de notre visite; le benthos littoral est peuplé par des Ostracodes. Bien que ce lac n'ait que 18 m de profondeur, les larves y sont pélagiques durant le jour. Cette espèce vit dans de nombreux autres lacs, généralement peu profonds, de la région du graben.

#### C. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

##### Nutrition.

Par les observations de BERG (1937) et d'autres, nous savons que les larves des espèces paléarctiques sont exclusivement prédatrices de Crustacés, surtout Copépodes et Cladocères.

On peut douter que certaines espèces éthiopiennes se nourrissent uniquement de Crustacés; en effet, les larves de *Chaoborus ceratopogones* THEOBALD vivent dans un lac de cratère où le développement du phytoplancton est très intense à certaines époques et où le zooplancton est très rare<sup>(1)</sup>. Dans ce lac, les larves de cette espèce ne peuvent donc certainement pas se nourrir de Copépodes ni de Cladocères.

En ce qui concerne *C. anomalus* et autres, le régime alimentaire de la jeune larve du premier stade, qui vit exclusivement dans les couches d'eaux superficielles, n'est probablement pas le même non plus que celui des larves plus âgées.

##### Respiration et organes hydrostatiques.

De nombreux auteurs ont affirmé que le système trachéen clos a perdu complètement sa fonction respiratoire pour servir d'appareil hydrostatique (KROGH, 1910, VON FRANKENBERG, 1915 et 1928, DAMANT, 1924, KOCH, 1936, WESENBERG-LUND, l.c., etc.).

---

<sup>(1)</sup> Il pourrait y avoir un certain antagonisme entre le développement massif des algues et celui des Crustacés pélagiques et l'absence de ces derniers n'est peut-être que temporaire.

VON FRANKENBERG, DAMANT et DUPONT-RAABE (1949) ont bien établi que les variations de volume de ces vésicules ne résultent pas de l'introduction d'une quantité supplémentaire de gaz, mais bien d'un gonflement, d'une dilatation de la paroi, d'où résulte une augmentation de son diamètre interne et de sa longueur. Il s'agit là d'une propriété purement physique du revêtement chitineux des vésicules, qui se dilate ou se rétracte à la suite de changements intervenant dans le liquide sanguin de l'animal. DUPONT-RAABE (l.c.) a démontré que leur expansion dépend d'une « expansine » sécrétée par le cerveau et peut-être par les corpora cardiaca. Les changements requis pour amener la rééquilibration de l'animal se produisent au bout de 6 à 12 h environ.

En rapport avec ce qui précède nous devons attirer l'attention sur un travail récent de HARNISCH (1953), dans lequel cet auteur démontre que, contrairement aux nombreuses affirmations antérieures, la fonction des vésicules trachéennes n'est pas uniquement une fonction hydrostatique mais également une fonction respiratoire.

Dans sa discussion HARNISCH écrit entre autres : « ... dass die besonders in den Luftsäcken (Schwimmbblasen) in Erscheinung tretenden Reste des streng geschlossenen Tracheensystems wichtige Einrichtungen zur Unterstützung der O<sub>2</sub> Aufnahme sind. Das bedeutet, dass anzunehmen ist, dass aus ihnen ständig Gas entnommen wird und sie ständiger Auffüllung bedürfen. Regelmässige Entnahme von Sauerstoff aus den Schwimmbblasen ist vor allem durch die Gewebsatmung denkbar ».

L'intérêt des recherches de HARNISCH réside dans le fait qu'elles expliquent comment la larve peut vivre durant un certain temps dans un milieu dépourvu d'oxygène, comme de nombreux auteurs l'ont observé dans divers lacs du monde et nous même en particulier au lac Édouard.

Le fait que les vésicules trachéennes peuvent se vider partiellement (expériences de HARNISCH) démontre que la larve contrôle la diffusion de gaz vers l'intérieur de ces vésicules.

En ce qui concerne la pression hydrostatique, son influence sur les vésicules trachéennes est probablement très réduite, comme BARDENFLETH et EGE l'ont démontré chez les espèces habitant les lacs profonds de l'Europe. Les vésicules offrent une forte résistance à l'égard des changements de pression.

#### Migrations verticales.

DUHR (1955), après WESENBERG-LUND, BERG et d'autres, a observé que les migrations des larves benthiques de *Chaoborus* ne sont pas régulières et que les larves peuvent rester dans la vase durant plusieurs jours, et même durant deux semaines.

Aucun auteur n'a observé jusqu'à présent chez les espèces des régions tempérées, que les larves peuvent aussi achever tout leur développement dans les eaux pélagiques. C'est ce qui se présente chez l'espèce du lac Édouard — *C. anomalus* EDWARDS — et aussi, d'après FRYER (in litt.), chez une autre espèce vivant au lac Nyassa.

Ainsi, chez une même espèce, les larves peuvent être soit pélagiques durant les deux premiers stades et benthiques durant les deux derniers stades, soit pélagiques durant tous les stades. Dans les deux cas les larves effectuent des migrations verticales.

Cette observation permet de faire quelques remarques intéressantes. En premier lieu, il apparaît qu'aucune signification particulière ne doit être attribuée au fait que les larves pénètrent dans la vase. On a donné à cette pénétration la signification d'une protection contre les prédateurs, ce qui est appuyé par le fait que le pouvoir de fuite est faible chez *Chaoborus*.

On pourrait également considérer cette pénétration comme un besoin de se soustraire à la lumière du jour dans des eaux peu profondes. A l'appui de cette idée il faut citer que, dans certains cas, les larves de la même espèce, *C. anomalus* EDWARDS, ne pénètrent pas dans la vase lorsque les eaux sont très troubles (canal de Kazinga) et qu'elles sont absentes dans les eaux peu profondes, à fond dur, où leur pénétration est impossible.

Une observation de K. BERG (1937) au Frederiksborg Castle Lake vient également confirmer notre point de vue : les larves ne pénètrent pas dans la vase de juillet à septembre, c'est-à-dire au moment où, en surface, le développement maximum de Cyanophycées empêche ou réduit la pénétration de la lumière.

La tolérance des larves de *Chaoborus* vis-à-vis du substrat est donc beaucoup plus grande qu'on aurait pu le supposer d'après les recherches effectuées dans les régions tempérées. La larve de *Chaoborus* n'est pas liée exclusivement aux fonds de vase comme on l'a généralement admis jusqu'à présent.

Chez la larve du premier stade le système trachéen est différent de celui des trois stades suivants; les deux grandes branches trachéennes y subsistent encore. Ce système trachéen ne permettrait probablement pas à la jeune larve de descendre à une grande profondeur, comme KOCH (1936) l'a démontré pour le système trachéen clos des insectes aquatiques en général.

#### Phototropisme négatif.

BERG (1937) a été le premier à observer in vitro les réactions des larves de *Chaoborus* lors de l'apparition et de la disparition de la lumière du jour ou d'une lumière artificielle. Il en a conclu que c'est la lumière qui détermine les migrations verticales des larves. Le même auteur a constaté que cette réaction de la larve pouvait être modifiée par certains facteurs : nutrition et âge. En effet, les larves matures, qui ont le pharynx rempli de nourriture, ainsi que les jeunes larves ne pénètrent pas dans la vase. Mais d'autres observations viennent encore limiter l'importance du facteur « lumière » comme cause des migrations verticales.

D'une part déjà K. BERG et ensuite B. DUHR ont observé que les larves ne quittent pas toujours la vase après disparition de la lumière. D'autre part, après nos propres observations au lac Édouard et celles de FRYER au lac Nyassa, on peut douter que des larves qui pénètrent à plus ou moins grande profondeur dans la vase — jusqu'à 6 cm — ou qui se trouvent à grande profondeur dans l'eau — jusqu'à 65 m au lac Édouard et probablement plus profondément au lac Nyassa —, puissent encore être influencées par l'alternance du jour et de la nuit. De plus, dans ces eaux tropicales la couche superficielle est souvent très trouble et laisse donc peu pénétrer la lumière. Il faut noter ici que, suivant des expériences récentes, la lumière du jour et même l'ultraviolet ne pénètrent guère au-dessous de 40 m de profondeur dans des eaux très transparentes <sup>(1)</sup>.

Plusieurs autres facteurs endogènes peuvent provoquer une migration verticale. DUHR a observé que la larve quitte la vase avant chaque mue, même durant le jour. Nous devons ajouter que c'est là une nécessité physiologique, car à chaque mue générale ou lors d'une mue des vésicules trachéennes seules, celles-ci augmentent de volume; elles peuvent donc contenir une plus grande quantité de gaz qui doit y entrer par diffusion (КОСН, 1936).

La présence de CO<sub>2</sub> libre et de H<sub>2</sub>S dans la vase font également monter la larve vers la surface, parce que ces gaz provoquent une expansion des vésicules trachéennes (DUHR, 1955). Suivant ce même auteur, l'hydrogène sulfuré exerce une action semblable à celle de l'anhydride carbonique, mais pour obtenir le même effet il faut une plus forte concentration du premier gaz, de 30 à 50 % d'une solution saturée.

Les nécessités de la respiration jouent probablement un rôle aussi dans les migrations. Malgré la grande tolérance de *Chaoborus* à l'égard des mauvaises conditions d'oxygénation, il semble, et les recherches de HARNISCH appuient cette supposition, que le besoin d'oxygène pourrait être temporairement suffisamment grand pour chasser la larve de la vase peu ou non oxygénée, par exemple lors d'un métabolisme accru.

On peut donc conclure qu'il y a un certain nombre de facteurs endogènes, qui obligent la larve à monter régulièrement vers la surface, mais que chez les larves habitant la vase, il n'y a pas de migrations verticales régulières entre le fond et la surface.

---

(1) R. BEAUCHAMP (1953) a mesuré la pénétration de la lumière dans les eaux superficielles du lac Nyassa; l'illumination est réduite à 2 % de sa valeur de surface vers 40 m de profondeur au mois d'octobre quand la transparence de l'eau atteint son maximum; en dehors de cette période la même réduction est atteinte entre 12 et 25 m de profondeur. Dans les eaux très transparentes de la Méditerranée, L. LENOBLE (1956) a trouvé que le rayonnement se propageant verticalement de haut en bas est réduit au 1/10<sup>e</sup> de sa valeur de surface vers 30 m pour 4.000 Å et vers 10 m pour 3.200 Å (ultraviolet). Dans les eaux très vertes du lac George, la lumière de surface serait presque totalement réduite vers 0,50 m de profondeur; au lac Édouard la réduction serait pratiquement totale vers 4 à 5 m de profondeur.

III. — CONSIDÉRATIONS  
SUR LES CAUSES DE L'ABSENCE DE *CHAOBORUS*  
DANS LES LACS KIVU ET TANGANIKA.

Si les *Chaoborus* vivent dans la plupart des lacs Est-africains, ils sont pourtant totalement absents dans deux de ces lacs et notamment aux lacs Kivu et Tanganika. Après avoir étudié le comportement, nous pouvons donc rechercher les causes de cette absence dans ces deux lacs et discuter les problèmes qu'elle pose au point de vue de la biologie générale des lacs.

Certaines espèces de *Chaoborus* vivent dans des eaux situées à proximité des lacs Kivu et Tanganika. Le lac Rwabikari, par exemple, ne se trouve qu'à quelques centaines de mètres de la rive Nord du lac Kivu; il est peuplé par *C. (Sayomyia) ceratopogones* THEOBALD. Sans aucun doute le vent apporte périodiquement des adultes et donc aussi des œufs de cette espèce dans l'eau du lac. Vraisemblablement les larves doivent périr aussitôt après l'éclosion, car nous n'avons jamais pu en trouver, même pas de très jeunes spécimens, ni dans les eaux littorales, ni dans les eaux pélagiques.

Théoriquement on peut envisager plusieurs facteurs pouvant agir sur la larve de façon à empêcher sa subsistance : 1° forte densité de la population pélagique avec comme conséquence une consommation constante de toutes les sources d'alimentation et l'action de nombreux prédateurs (seul pour le lac Tanganika); 2° absence de la nourriture nécessaire au premier stade larvaire ou apparition de cette nourriture à des époques trop éloignées l'une de l'autre; 3° absence d'oligo-éléments, présence de substances chimiques nuisibles ou d'un équilibre ionique défavorable.

Actuellement il n'est pas possible de préciser quelles sont les causes immédiates ou directes de l'absence de *Chaoborus* dans les lacs Kivu et Tanganika.

On peut se demander si la composition chimique de l'eau et en particulier certaines substances pourraient agir directement sur les jeunes larves et provoquer leur mort. Une expérience de WIGGLESWORTH (1938) nous donne une indication sur l'influence que certains sels peuvent avoir : les larves d'*Aedes aegypti*, placées en milieu hypertonique, meurent à partir de 16 ‰ de NaCl à cause d'une brusque élévation de leur pression osmotique sanguine. D'autre part, il est possible que certains ions aient une action nuisible sur la jeune larve par l'intermédiaire d'un mécanisme plus complexe faisant intervenir une réaction chimique.

La composition chimique de l'eau agit peut-être indirectement en empêchant, par exemple, l'existence d'un micro-organisme qui forme un chaînon alimentaire indispensable à la larve néonate. La périodicité de la stratification peut également jouer un rôle ici.

Au lac Tanganika la très faible densité périodique du phyto- et donc aussi du

zooplancton pélagique forme déjà, à elle seule, un obstacle au développement d'animaux à cycle aussi court que celui des *Chaoborus* <sup>(1)</sup>.

L. VAN MEEL, 1954, page 598, dit à ce propos : « Le cycle biologique du lac Tanganika, offrant alternativement des conditions désertiques extrêmes et des conditions de grande fertilité, doit avoir une influence marquée sur la vie végétale du lac, mais aussi sur la vie animale, et la quantité de nourriture nécessaire aux poissons doit considérablement varier à différentes époques de l'année ».

Pour le lac Tanganika on peut supposer que *Chaoborus* aurait disparu du lac depuis la rupture du seuil de Shangugu et le déversement, par la rivière Ruzizi, des eaux du Kivu dans le Tanganika. En effet, cet apport d'eau du lac Kivu a profondément modifié le milieu physico-chimique du lac Tanganika.

\*  
\* \*

Nous ne pouvons terminer sans citer l'absence de Cladocères au lac Tanganika et envisager les problèmes qu'elle pose. Cette absence ne semble pas avoir exactement les mêmes causes que celle de *Chaoborus*, car les Cladocères vivent dans le lac Kivu, dans une eau chimiquement très semblable à celle du lac Tanganika.

La nature et la périodicité de développement du phyto- et du zooplancton sont assez différentes dans les deux lacs en question et l'absence de Cladocères au lac Tanganika doit être liée à ces phénomènes. En effet, le phytoplancton du lac Tanganika subit de très fortes variations au cours d'un cycle biologique et les Cladocères, dont le métabolisme est très intense, ne peuvent peut-être pas s'adapter à ces fortes variations, parce que leur nourriture tombe en dessous d'un minimum nécessaire. E. LELOUP (1952) et L. VAN MEEL (1954) et d'autres ont déjà exprimé des avis semblables. Récemment des Cladocères ont été trouvés dans des mares côtières, dans une eau identique à celle du lac.

En ce qui concerne les Cladocères du lac Kivu nous devons faire remar-

---

<sup>(1)</sup> Actuellement nous ignorons tout concernant le microzooplancton, les bactéries et concernant la périodicité de développement de ces différents organismes. Récemment VAN MEEL, 1954 et SYMOENS, 1955-1956 nous ont informé sur le développement du phytoplancton du lac Tanganika. VAN MEEL, 1954 (p. 555) nous fournit les données suivantes : « Ce plancton pélagique était très pauvre, tant en espèces qu'en individus, au moment de la Mission. ...le plancton du lac Tanganika pris dans le sens le plus général est un plancton à *Bacillariophyceae* (Diatomées)-*Chlorophyceae*. Dans la région pélagique, en nous basant sur les recherches de 1946-1947, il semble formé surtout par une association à *Oocystis-Nitzschia-Anabaena* et *Anabaenopsis*.... Quant au plancton des régions pélagiques, il s'est montré d'une monotonie décevante au cours des mois de stagnation (mars à octobre) ». Ces données ont été précisées et confirmées par J. J. SYMOENS, 1955-1956, qui écrit : « Le phytoplancton du lac Tanganika est qualitativement assez peu varié..., la dominance appartient aux Bacillariophycées (Diatomées) du genre *Nitzschia* ». Aux mois de septembre et d'octobre, à la fin de la saison sèche, SYMOENS (1956) a observé un développement massif de Cyanophycées (*Anabaena flos-aquae*), formant, aux moments calmes de la journée, des voiles verts, parfois continus sur plusieurs hectares, à la surface du lac; la transparence de l'eau tombe à rien, même au large; sur les plages bien exposées au vent, les vagues font déferler une eau très verte.

quer qu'ils sont peu abondants durant la plus grande partie de l'année et parfois même totalement absents dans les pêches de zooplancton. Ce n'est qu'au moment du brassage que les Cladocères se multiplient fortement, parce que les micro-organismes dont ils se nourrissent sont devenus très abondants à cette époque. Dans un lac Kivu sans brassage périodique et important, les Cladocères ne pourraient sans doute pas survivre. Indirectement, l'absence de Cladocères ne semble donc pas étranger à la nature du brassage, à sa périodicité et à la nature des éléments qui sont ramenés dans les couches superficielles.

\*  
\*\*

#### RÉSUMÉ.

1. Développement de *C. anomalus* : il y a 4 stades larvaires. Les deux premiers stades sont pélagiques, les deux derniers soit bathypélagiques, soit benthiques. Un cycle complet s'achève en deux mois environ, mais les éclosions ont lieu à chaque nouvelle lune. Ceci cause une superposition de deux générations successives, séparées dans le temps d'un mois lunaire (voir aussi page 150).

2. Répartition géographique de *C. anomalus* : lacs Édouard, Albert, Victoria et Upemba. Comme cause immédiate de l'absence de *Chaoborus* aux lacs Kivu et Tanganyika, on pourrait admettre soit une action directe de certaines substances chimiques, soit le manque d'un micro-organisme nécessaire au développement de la larve du premier stade.

3. En général, pour tous les *Chaoborus* habitant des lacs, on peut conclure que les migrations verticales des larves benthiques ne sont pas aussi régulières que la plupart des auteurs l'ont soutenu, ni déterminées exclusivement par l'alternance du jour et de la nuit. Elles sont plutôt irrégulières et influencées par un certain nombre de facteurs endogènes : mue, nutrition, respiration, présence d'anhydride carbonique, hydrogène sulfuré, etc.

## CHAPITRE VI.

## LE PEUPEMENT DES LACS.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Après avoir, dans quatre chapitres précédents, décrit l'histoire géologique, le climat et les caractéristiques géographiques des trois lacs, examiné leur faune benthique et littorale, enfin précisé la biologie de *Chaoborus anomalus*, élément dominant de la faune pélagique, il reste à dégager de cette étude quelques conclusions générales; celles-ci concernent en premier lieu l'évolution des lacs et de leurs faunes, en second lieu les types lacustres.

## I. — ÉVOLUTION DES LACS ET DE LEURS FAUNES.

Deux phénomènes importants ont influencé les grands lacs au cours du Quaternaire; ce sont : 1° les grandes variations de la pluviosité et par conséquent les grandes variations du volume des eaux et de leur salinité; on a reconnu 2 à 3 grandes périodes pluviales et 2 à 3 périodes d'assèchement au cours du Quaternaire dans l'Est Africain, qui ont été décisives pour l'évolution des faunes (J. DE HEINZELIN, 1955, p. 132); 2° les phénomènes volcaniques, qui se sont manifestés principalement à proximité des lacs Kivu et Édouard et qui ont eu de profondes répercussions sur la biologie de ces lacs.

\*  
\*\*

Si le lac Tanganika a échappé à l'influence directe des phénomènes volcaniques, il a pourtant subi d'importantes variations de niveau au cours des grandes variations climatiques du Quaternaire; mais la masse même de ses eaux a dû les rendre lentes et progressives grâce à sa grande profondeur — profondeur moyenne de plus de 1.000 m — et à l'étendue considérable de son bassin hydrographique : 250.000 km<sup>2</sup>. La plus importante modification récente, qui a peut-être eu une action définitive sur son évolution, a été l'apport par la Ruzizi des eaux du bassin du lac Kivu, lors du débordement de ce lac vers le Sud. Les eaux du lac Kivu ont apporté et apportent encore au Tanganika une grande quantité de sels dissous (A. CAPART). Dans un chapitre précédent nous avons attiré l'attention sur le rapport qu'il pourrait y avoir entre cette modification récente du milieu physico-chimique et l'absence de *Chaoborus*.

Les renseignements bien peu nombreux que nous possédons sur l'origine et la chronologie de la formation du lac Tanganika se situent tous au Quaternaire (Pléistocène moyen et supérieur); il est cependant certain que biologiquement parlant ce lac a un long passé. E. LELOUP (1952), M. POLL (1952) et d'autres ont

suffisamment démontré que sa faune endémique ne pouvait être le résultat que d'un long isolement d'une faune ancienne, issue probablement d'un réseau fluvial congolais.

Aussi, y trouvons-nous une faune riche, fort différente de celle de tous les autres lacs Est-africains, composée en grande partie d'espèces endémiques, et qui est caractérisée par l'aspect « thalassoïde » de plusieurs espèces de Mollusques, par la présence de Méduses et d'un grand nombre de Poissons pélagiques (Clupéides, Cichlides, etc.).

\*  
\*\*

Quelles ont été les conséquences des phénomènes climatiques et géologiques sur la biologie des lacs et en particulier sur la composition de leur faune ?

#### 1. LAC KIVU.

Au lac Kivu ce sont surtout les phénomènes volcaniques qui ont eu une profonde répercussion sur la biologie générale et la faune du lac. Rappelons les principales causes directes et indirectes qui sont à l'origine des modifications apportées au lac Kivu : déversement de coulées de lave avec échauffement de la couche superficielle des eaux, éruptions sous-lacustres avec émanation de gaz toxiques, apport de sels minéraux dissous, surtout calcium et magnésium, avec formation de tufs calcaires et consolidation des fonds meubles, modification des caractéristiques morphologiques du lac, disparition d'un certain nombre de biotopes originaux.

Une première conséquence de ces phénomènes a été l'extermination quasi totale de la faune des Poissons; le lac a été repeuplé, mais la faune actuelle est fort incomplète et cantonnée exclusivement à proximité des rives (A. HULOT, 1956); l'absence de poissons pélagiques (planctonophages) et la salinité élevée des eaux (environ 1 g/l en surface) ont comme suite une abondante production de plancton qui, après sa mort, tombe en profondeur pour y former des gaz et enrichir les eaux profondes en éléments minéraux; il en résulte une stratification permanente qui, à son tour, peut empêcher l'existence de certains organismes (cf. *Chaoborus*).

La formation de tufs calcaires a entraîné la disparition d'un certain nombre de Mollusques et probablement aussi d'autres organismes (Ostracodes, etc.) qui, par leur biologie, étaient liés à des fonds non consolidés; le contenu paléontologique des terrasses exondées montre que la faune des Mollusques était récemment encore plus riche en espèces qu'elle ne l'est actuellement; toutes les espèces trouvées sont actuelles.

Pour la plupart des autres groupes d'invertébrés la faune du lac Kivu est notablement plus pauvre que celle des lacs Édouard et Albert (tabl. 37); seuls certains groupes comme les Hémiptères, en majeure partie carnivores, y sont représentés par un nombre d'espèces se rapprochant de celui qu'on trouve dans les deux autres lacs; mais quantitativement ces insectes sont beaucoup moins nombreux. Du point de vue qualitatif les tableaux 38 et 39 donnent des exemples de l'influence que la spécialisation écologique peut avoir sur la

répartition des espèces. Dans quelques groupes comme les *Turbellariae* et les Trichoptères *Ecnominae*, certaines espèces sont quantitativement plus abondantes que dans les lacs Édouard et Albert, mais ceci est dû uniquement à l'étendue considérable des biotopes particuliers auxquels ces animaux sont liés.

\*  
\*\*

Comme conclusion générale pour le lac Kivu on peut dire que dans son ensemble la faune du lac est peu typique et pauvre en espèces; ceci doit être attribué surtout : 1° à la faible surface de biotopes à fonds meubles et oxygénés; 2° à la grande uniformité du milieu actuel, ce qui laisse supposer l'impossibilité de s'y adapter pour de nombreuses espèces (isolement écologique); 3° à l'impossibilité de repeuplement à cause de l'isolement hydrographique ou géographique; c'est le cas probablement pour un certain nombre de Poissons et de Mollusques; peut-être aussi pour certains insectes et autres invertébrés <sup>(1)</sup>.

Le repeuplement du lac a été effectué par des espèces largement répandues dans les eaux voisines. Ce repeuplement peut être rapide si l'on considère le cas de la baie fermée de Sake où toute la faune avait été détruite en 1938 par l'arrivée de coulées de lave et qui, à l'heure actuelle, possède à nouveau une faune quantitativement égale à celle des autres parties du lac; certains poissons y sont même assez abondants. En ce qui concerne les insectes, on ne connaît jusqu'à présent aucune espèce endémique au lac Kivu.

## 2. LAC ÉDOUARD.

Le lac Édouard a été soumis également à l'influence du volcanisme : d'une part par les affluents provenant de la chaîne volcanique des Virunga, d'autre part par les explosions très violentes des volcans de la région de Katwe, situés près de la rive Nord-Est du lac et dont l'activité date d'environ 8.000 ans.

Mais aussi les assèchements climatiques et des modifications importantes du bassin hydrographique ont largement influencé l'évolution de sa faune au cours du Quaternaire. La faune de la terrasse d'Ishango (fin Pléistocène — début Holocène) ressemble à la faune actuelle du lac Albert; ses affinités sont nilotiques et soudanaises (J. DE HEINZELIN, 1955).

Comme cause principale de l'extermination partielle de la faune du lac Édouard on peut supposer de fortes variations de la salinité de l'eau (J. DE HEINZELIN, 1955); en effet, l'eau du lac cratère principal de Katwe contient 300 g de sel par litre et la salinité de la nappe phréatique dans la région de Vitshumbi, au Sud du lac, atteint 6 à 7 g par litre; le magnésium s'y trouve en abondance. L'alcalinité de la rivière Rutshuru, le plus important affluent au Sud du lac, est plus élevée que celle du lac Édouard (E. H. HURST, 1926).

---

<sup>(1)</sup> Ce dernier facteur est probablement le plus important, car les lacs ruandais constituent également des milieux à colonisation inachevée (H. DAMAS, 1956, p. 41); la cause de cette pauvreté relative doit être attribuée surtout à leur isolement géographique.

Une des principales conséquences a été l'appauvrissement de la faune des Poissons; un poisson pélagique vrai et de grands voraces rapides manquent (WORTHINGTON, 1932; HULOT, 1956).

Malgré de bonnes possibilités de repeuplement, certains groupes d'invertébrés comme les Mollusques, les Trichoptères et probablement plusieurs groupes de Vers ne sont représentés que par un nombre limité d'espèces, comparativement aux lacs Albert et Victoria; ceci laisse supposer qu'il y a eu au lac Édouard des perturbations du même ordre qu'au lac Kivu, qui ont entraîné également une certaine modification des biotopes <sup>(1)</sup>. La transparence très réduite de l'eau et la plus faible profondeur moyenne du lac ont peut-être empêché la formation des biotopes favorables au développement de ces organismes.

Pour la plupart des autres groupes d'invertébrés, Insectes, Crustacés et Vers, le peuplement du lac Édouard est à peu près égal à celui du lac Albert en ce qui concerne le nombre d'espèces (cf. tabl. 37). Les différences observées sont faibles; elles résultent uniquement des différences dans l'étendue et la nature des biotopes dans les deux lacs. Certains insectes, comme les *Corixidae* par exemple, qui recherchent des eaux peu profondes à fonds de vase, sont qualitativement aussi abondants et quantitativement même plus abondants au lac Édouard qu'au lac Albert (voir tabl. 38, *Corixidae*).

\*  
\*\*

Comme conclusion générale pour le lac Édouard on peut dire :

1° Que la faune du lac est globalement presque aussi riche que celle du lac Albert excepté pour un certain nombre de groupes cités plus haut; les différences sont faibles en ce qui concerne la plupart des invertébrés (cf. tabl. 37); ces différences résultent : a) de l'absence de certains biotopes (barrière écologique); c'est le cas pour les Trichoptères; b) de l'isolement géographique; c'est le cas probablement pour la plupart des Poissons qui y manquent, et aussi pour un certain nombre d'invertébrés non insectes et même pour certaines formes d'insectes à faculté de vol réduite ou nulle.

2° Que le repeuplement du lac a été plus complet que celui du lac Kivu, parce que a) les biotopes originaux ont été moins profondément modifiés; la salinité actuelle de l'eau est moins élevée que celle du Kivu, notamment 0,72 g/l; b) l'isolement géographique a été moins fort; les connexions, par le lac George et ses affluents, avec le bassin du lac Victoria ont certainement facilité le retour de bon nombre d'espèces.

---

<sup>(1)</sup> Quant aux causes des modifications dans la composition de la faune lacustre, J. DE HEINZELIN écrit (p. 132) : « Le démantèlement actuel des dalles gréseuses cimentées de carbonates, qui ceinturent beaucoup de plages à faible hauteur au-dessus des eaux, témoignent d'une variation ultime des conditions physico-chimiques dans le lac ».



TABLEAU 38. — *Hemiptera* (\*): Répartition géographique.

Kivu	Édouard	Albert
	<b>Gerridae</b>	
1. <i>Naboandelus bergevini</i> BERGROTH	1. <i>Aquarius stappersi</i> POISSON	1. <i>Limnogonus</i> sp.
[ <i>Gerris swakopensis</i> STÅL (Riv. ?)]	2. <i>Limnogonus</i> sp.	2. <i>Naboandelus bergevini</i> BERGROTH
[ <i>Gerris severini</i> KIRKPATRICH (Riv. ?)]	3. <i>Naboandelus bergevini</i> BERGROTH	
	4. <i>Tenagogonus</i> sp.	
	5. <i>Gerris</i> sp.	
	<b>Mesoveliidae</b>	
2. <i>Mesovelia vittigera</i> HORVATH	6. <i>Mesovelia vittigera</i> HORVATH	3. <i>Mesovelia vittigera</i> HORVATH
	<b>Veliidae</b>	
3. <i>Microvelia (Xyphoveloidea) major</i> POISSON	7. <i>Microvelia (Xyphoveloidea) major</i> POISSON	4. <i>Microvelia (Xyphoveloidea) major</i> POISSON
4. <i>Microvelia gracillima</i> REUTER	8. <i>Microvelia gracillima</i> REUTER	5. <i>Microvelia gracillima</i> REUTER
	<b>Belostomatidae</b>	
5. <i>Sphaerodema procera</i> GERSTACKER	9. <i>Sphaerodema procera</i> GERSTACKER	6. <i>Sphaerodema procera</i> GERSTACKER
6. <i>Sphaerodema grassei</i> POISSON	10. <i>Sphaerodema nepoides</i> FABRICIUS	7. <i>Sphaerodema nepoides</i> FABRICIUS
7. <i>Ranatra</i> sp. (larva)	11. <i>Sphaerodema grassei</i> POISSON	8. <i>Sphaerodema grassei</i> POISSON
	12. <i>Ranatra parvipes vicina</i> SIGNORET	9. <i>Ranatra parvipes vicina</i> SIGNORET
	<b>Aphelocheiridae</b>	
		10. <i>Aphelocheirus corbeti</i> POISSON
	<b>Naucoridae</b>	
8. <i>Laccocoris limigenus</i> STÅL	13. <i>Macrocoris</i> sp. (larva)	11. <i>Macrocoris flavicollis</i> SIGNORET
9. <i>Naucoris</i> sp. (larva)	14. <i>Laccocoris limigenus</i> STÅL	12. <i>Laccocoris limigenus</i> STÅL
	15. <i>Naucoris obscuratus</i> MONTANDON	13. <i>Naucoris obscuratus</i> MONTANDON
	<b>Helotrephidae</b>	
10. <i>Esakiella</i> sp. (larva)		
	<b>Notonectidae</b>	
11. <i>Anisops apicalis</i> STÅL	16. <i>Anisops apicalis</i> STÅL	14. <i>Anisops apicalis</i> STÅL
12. <i>Plea pullula</i> STÅL	17. ? <i>Anisops balcis</i> HUTCHINSON	15. <i>Anisops balcis</i> HUTCHINSON
	18. <i>Plea pullula</i> STÅL	16. <i>Plea pullula</i> STÅL
	19. <i>Enithares sobria</i> STÅL (**)	
	<b>Corixidae</b>	
13. <i>Micronecta bleekiana</i> HORVATH	20. <i>Micronecta quewalepele</i> HUTCHINSON (**)	17. <i>Micronecta quewalepele</i> HUTCHINSON
	21. <i>Micronecta ras</i> HUTCHINSON (**)	
	22. <i>Micronecta bleekiana</i> HORVATH	18. <i>Micronecta bleekiana</i> HORVATH

(\*) R. POISSON, dét. 1956.

(\*\*) D'après JACZEWSKI, 1933.

Kivu	Édouard	Albert
14. <i>Micronecta</i> gr. <i>butleriana</i> HUTCHINSON	23. <i>Micronecta</i> gr. <i>butleriana</i> HUTCHINSON	19. <i>Micronecta</i> gr. <i>butleriana</i> HUTCHINSON
15. <i>Micronecta denticulata</i> HUTCHINSON	24. <i>Micronecta scutellaris</i> STÅL	20. <i>Micronecta scutellaris</i> STÅL
16. <i>Sigara sexlineata</i> REUTER	25. <i>Micronecta denticulata</i> HUTCHINSON	21. <i>Micronecta denticulata</i> HUTCHINSON
	26. <i>Stenocorixa protrusa</i> HORVATH	22. <i>Stenocorixa protrusa</i> HORVATH

TABLEAU 39. — *Dystiscidae* (\*): Répartition géographique.

Kivu	Édouard	Albert
1. <i>Cybister</i> ( <i>Meganectes</i> ) <i>gshwendtneri</i> GUIGNOT	1. <i>Methles cribratellus</i> FAIRMAIRE	1. <i>Heterhydrus sudanensis</i> ZIMMERMAN
2. <i>Hydaticus</i> ( <i>Guignotites</i> ) <i>matruelis</i> CLARK (U. V.)	2. <i>Methles spinosus</i> SHARP	◦ 2. <i>Hydrovatus</i> ( <i>Vathydrus</i> ) <i>uncus</i> BALFOUR-BROWNE
3. <i>Hydaticus</i> ( <i>Guignotites</i> ) <i>dorsiger</i> AUBÉ (U. V.)	3. <i>Hydrovatus</i> ( <i>Vathydrus</i> ) <i>sporas</i> GUIGNOT	◦ 3. <i>Hydrovatus</i> ( <i>Vathydrus</i> ) <i>oblongipennis</i> RÉGIMBART
	4. <i>Hydrovatus</i> ( <i>V.</i> ) <i>senegalensis</i> RÉGIMBART	4. <i>Hydrovatus</i> (s. str.) <i>laticornis</i> RÉGIMBART
	◦ 5. <i>Hydrovatus</i> ( <i>V.</i> ) <i>uncus</i> BALFOUR-BROWNE	◦ 5. <i>Hydrovatus</i> (s. str.) <i>lophotus</i> GUIGNOT
	◦ 6. <i>Hydrovatus</i> ( <i>V.</i> ) <i>oblongipennis</i> RÉGIMBART	◦ 6. <i>Hydrovatus</i> (s. str.) <i>longicornis</i> SHARP
	7. <i>Hydrovatus</i> ( <i>V.</i> ) <i>frater</i> RÉGIMBART	◦ 7. <i>Bidessus brevistriga</i> RÉGIMBART
	◦ 8. <i>Hydrovatus</i> (s. str.) <i>lophotus</i> GUIGNOT	8. <i>Guignotus dakarensis</i> RÉGIMBART
	◦ 9. <i>Hydrovatus</i> (s. str.) <i>longicornis</i> SHARP	◦ 9. <i>Hydrocoptus rhipax</i> GUIGNOT
	10. <i>Hydrovatus</i> (s. str.) <i>impunctatus</i> GUIGNOT	◦ 10. <i>Synchortus simplex</i> SHARP
	11. <i>Bidessus sharpi</i> RÉGIMBART	◦ 11. <i>Synchortus aequatorius</i> GUIGNOT
	◦ 12. <i>Bidessus brevistriga</i> RÉGIMBART	12. <i>Synchortus sparsus</i> SHARP
	13. <i>Guignotus vitchumbwii</i> GSCHWENDTNER	13. <i>Synchortus abditus</i> GUIGNOT
	14. <i>Uvarus melanopterus</i> GUIGNOT	◦ 14. <i>Canthydrus verbekei</i> GUIGNOT
	◦ 15. <i>Hydrocoptus rhipax</i> GUIGNOT	◦ 15. <i>Canthydrus biguttatus</i> RÉGIMBART
	◦ 16. <i>Synchortus simplex</i> SHARP	16. <i>Canthydrus ugandae</i> BALFOUR-BROWNE
	◦ 17. <i>Synchortus aequatorius</i> GUIGNOT	◦ 17. <i>Cybister</i> ( <i>Meganectes</i> ) <i>gshwendtneri</i> GUIGNOT
	18. <i>Synchortus sparsus</i> SHARP	
	◦ 19. <i>Canthydrus verbekei</i> GUIGNOT	
	◦ 20. <i>Canthydrus biguttatus</i> RÉGIMBART	
	21. <i>Laccophilus torquatus</i> GUIGNOT	
	◦ 22. <i>Cybister</i> ( <i>Meganectes</i> ) <i>gshwendtneri</i> GUIGNOT	

(\*) F. GUIGNOT, dét. 1956.

◦ Espèces communes aux lacs Édouard et Albert, 11 au total.

## II. — TYPES LACUSTRES.

Les différentes altitudes auxquelles sont situés les trois lacs Kivu, Édouard et Albert (plans d'eau à 1.465, 912 et 616 m), leurs profondeurs très inégales (maxima 485, 117 et 58), la diversité de leur forme et de leur environnement, en un mot toutes leurs caractéristiques faisaient espérer trouver parmi eux non seulement des types lacustres bien tranchés, mais aussi des faunes d'invertébrés endémiques et différentes.

Certes, l'opposition est très grande entre le Kivu avec ses rives rocheuses, très découpées et couvertes d'épaisses couches d'algues, et les lacs Édouard et Albert où les rives sablonneuses et marécageuses prédominent, mais les faunes de ces trois lacs ne constituent pourtant qu'un seul « type », dont la richesse en espèces est, dans son ensemble, fonction des phénomènes climatiques, volcaniques et hydrographiques auxquelles chaque lac a été soumis et des conditions écologiques particulières qui en ont résulté. La faune du lac Kivu ne constitue qu'une faune appauvrie par rapport à celle des lacs Édouard et Albert; la plupart de ses éléments se retrouvent dans ces deux lacs; quelques-uns ont pu provenir du lac Tanganika.

\*  
\*\*

Quelles sont maintenant les indications que la faune des insectes peut fournir en vue de la classification des lacs dans une des catégories limnologiques établies ?

Depuis THIENEMANN (1913, 1915) on sait que les insectes benthiques représentent la partie de la faune la plus significative en vue de la classification des lacs.

Dans les trois lacs la faune des insectes benthiques montre une grande uniformité, en particulier en ce qui concerne les *Chironomidae* : outre plusieurs espèces de *Chironomus* du type *plumosus* elle est composée de *Tanypodinae*, appartenant aux genres *Tanypus*, *Procladius* et *Clinotanypus*; les espèces sont identiques dans les trois lacs (A. E. CHRISPEELS). La présence de *Chaoborus* dans les lacs Édouard et Albert, outre les *Chironomides* déjà cités, rapproche incontestablement ces lacs du type « eutrophe ». Le lac Kivu s'en écarte quelque peu à cause de l'absence de *Chaoborus*, mais sa faune benthique à prédominance de *Chironomus* type *plumosus* le place incontestablement aussi à proximité des lacs eutrophes.

Généralement depuis A. THIENEMANN (1931) on a admis que la plupart des lacs tropicaux sont du type eutrophe. Pourtant, d'après certains auteurs, ces lacs ne s'intègrent pas dans la classification de THIENEMANN (1913). Des lacs oligotrophes vrais seraient inexistantes sous les tropiques <sup>(1)</sup>.

<sup>(1)</sup> « Certains lacs », dit FINDENEGG (1935), « donnent l'impression, par les propriétés de leurs couches supérieures, d'une oligotrophie bien définie, ils produisent aussi peu de phytoplancton. Mais en ce qui concerne leurs couches profondes, celles-ci ont des caractères eutrophes typiques, tel qu'il est absolument impossible de ranger le lac en question dans la série oligotrophe ». Voir aussi E. B. WORTHINGTON et C. K. RICARDO (1936); F. RUTTNER (1953).

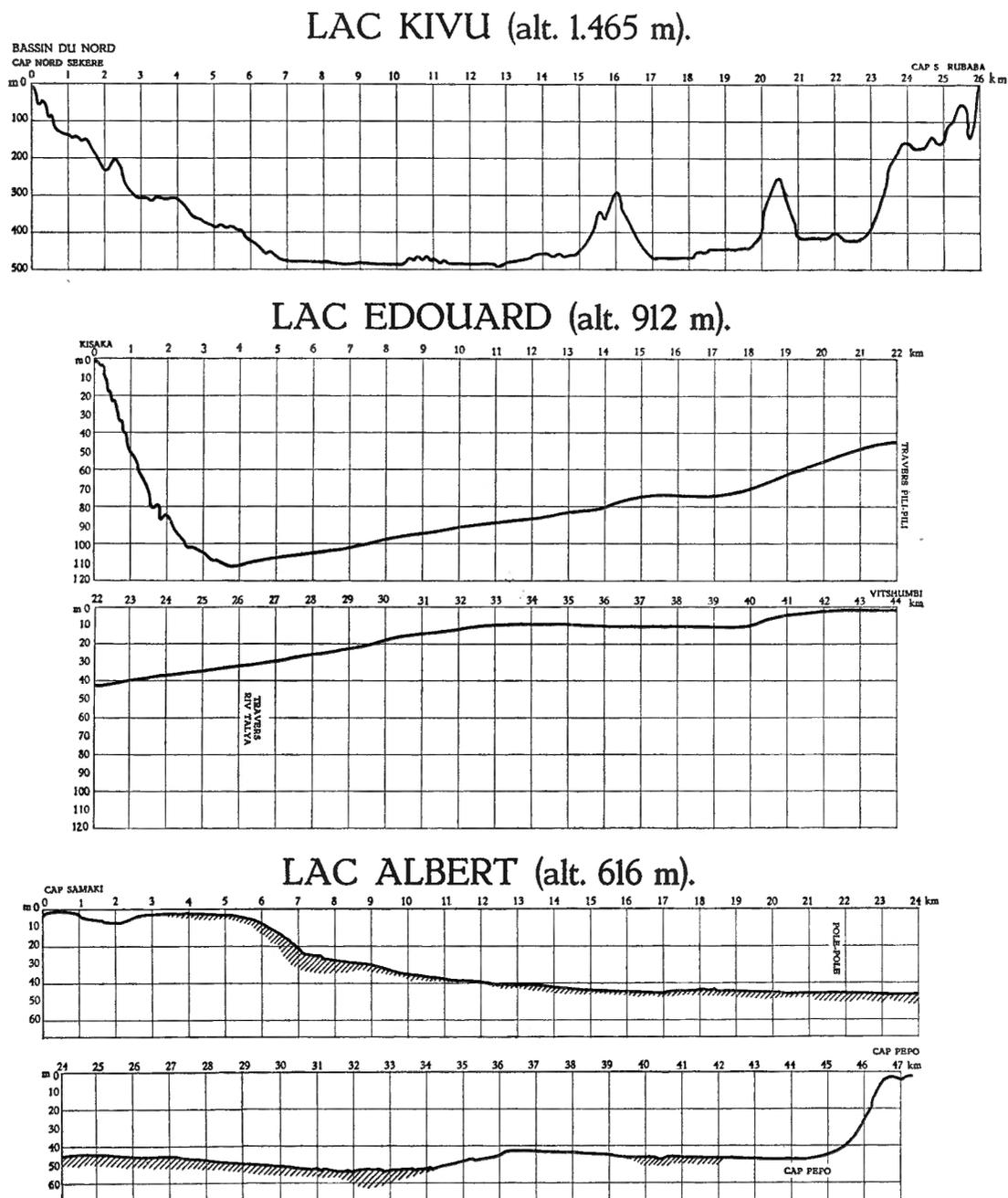


FIG. 25. — Profils des trois lacs

illustrant leurs principales caractéristiques morphologiques (A. CAPART).

Lac Kivu : coupe Ouest-Est à travers le grand bassin Nord, montrant 2 des 3 volcans sous-lacustres.  
 Lac Édouard : coupe longitudinale NNE-SSO, de Kisaka (côte Ouest) à Vitshumbi (côte Sud).  
 Lac Albert : coupe longitudinale NE-SO, de cap Samaki (Kasenyi) à cap Pepo (près Zega), le long de la côte occidentale.

Pour les lacs tropicaux, il y a lieu de citer ici une classification préconisée par I. FINDENEGG (1935-1937). FINDENEGG distingue des lacs holomictiques et méromictiques, ou lacs à circulation complète et à circulation incomplète; dans ces derniers la circulation n'affecte pas toute l'épaisseur des couches d'eau, les couches profondes demeurant stagnantes. De telles conditions se présentent au lac Kivu et durant de longues périodes aussi au lac Tanganika; ce dernier lac constituerait d'après L. VAN MEEL, 1954, page 249, un type intermédiaire « pseudo-eutrophe, alternativement holomictique pour une courte durée, méromictique pour des périodes plus ou moins longues ».

Nous avons déjà attiré l'attention sur l'absence de *Chaoborus* au lac Tanganika et le rapport que cette absence pourrait avoir avec la stratification du lac. L'absence de cette larve dans ce lac, comme au lac Kivu, semble donc justifier une subdivision des grands lacs du graben Est-congolais en deux catégories. Le schéma suivant résume nos conclusions :

Stratification	Faune	Profondeur moyenne m	Lac	Bassin
Lacs holomictiques	<i>Chaoborus</i> présent	25 40	Albert Édouard	Nil
Lacs méromictiques	<i>Chaoborus</i> absent	240 > 1.000	Kivu Tanganika	Congo

La plupart des autres grands lacs Est-africains (Victoria, Nyassa, etc.) sont holomictiques; la longueur de la période de stagnation ou de stratification varie pourtant fortement et une absence prolongée de brassage peut, temporairement, rapprocher ces lacs du type méromictique.

De même, le lac Tanganika, normalement méromictique, subit à certaines époques des brassages plus importants de ses couches d'eau et peut acquérir alors, pour de courtes durées, certaines caractéristiques d'un lac holomictique. Le lac Kivu est méromictique en permanence.

\*  
\*\*

## RÉSUMÉ

### EXPLORATION HYDROBIOLOGIQUE DES LACS KIVU, ÉDOUARD ET ALBERT.

Dans le cadre d'un programme de recherches limnologiques, ce travail apporte une contribution à l'écologie des invertébrés, surtout des insectes aquatiques et à l'histoire du peuplement des grands lacs de l'Est-congolais.

L'auteur expose, dans l'introduction, les principes qui sont à la base de cette étude écologique et biocoenotique. La délimitation des biotopes, importante dans l'étude des Poissons, est basée sur l'identification des groupements d'invertébrés. La composition des groupements est déterminée par les limites des tolérances de chaque espèce à l'égard des différents facteurs du milieu. Le groupement révèle donc les caractères écologiques de l'habitat.

En ce qui concerne les caractéristiques générales de la région des lacs, l'auteur décrit sommairement la géographie et la géologie des lacs ainsi que le climat et la végétation lacustre et ripicole. Il examine successivement les biotopes littoraux et benthiques des trois lacs, tels qu'ils sont définis par les groupements d'invertébrés. Pour chaque lac il esquisse l'effet des facteurs climatiques et morphométriques sur leur comportement thermique et sur la répartition de l'oxygène dissous.

L'auteur conclut que le rythme de développement de la plupart des insectes aquatiques n'est guère influencé par les phénomènes de stratification et de brassage, mais que leurs éclosions sont déterminées par les phases lunaires. Par contre, les variations de la quantité de zooplancton au cours d'un cycle annuel, dépendent directement de la stratification des eaux. Les Cladocères subissent plus fortement l'influence de ce facteur que les Copépodes.

En ce qui concerne la composition et la répartition des groupements d'invertébrés de la zone littorale, il arrive à la conclusion que les facteurs mécaniques, comme l'agitation de l'eau et les facteurs physiographiques, comme la nature des fonds, ont une influence déterminante. Ces groupements sont largement dépendants des zones de végétation.

Pour les groupements benthiques peuplant les fonds de vase, il décrit les variations de leur composition suivant les zones de profondeur ou les bassins. Pour le lac Édouard il démontre l'influence des bancs de Poissons sur la densité des larves benthiques de *Chironomidae*. La densité des larves de *Chaoborus*, qui constituent un élément important de la faune benthique et pélagique, n'est pas affectée par ces facteurs. Leur répartition verticale est limitée en premier lieu par la présence d'anhydride carbonique libre dans la vase et les eaux bathypélagiques, en second lieu par la présence d'hydrogène sulfuré.

La faune benthique est assez riche en espèces et couvre de grandes surfaces aux lacs Édouard et Albert. Au lac Kivu cette faune est pauvre et localisée surtout

dans les cônes alluvionnaires des rivières. Sa densité est plus faible que dans les deux autres lacs. La production annuelle en Insectes est équivalente à celle des lacs tempérés eutrophes.

L'auteur termine en démontrant le parallélisme entre les groupements végétaux et animaux, aussi bien d'invertébrés que de Poissons et donne ainsi une synthèse des grandes biocoenoses qui constituent la base du peuplement animal des lacs.

\*  
\*\*

Dans l'étude de la biologie de *Chaoborus anomalus* EDWARDS, l'auteur conclut que les migrations verticales des larves sont commandées avant tout par des facteurs endogènes et que la présence de vase ne constitue pas un facteur indispensable au développement de la larve. Celle-ci peut aussi se développer exclusivement dans les eaux pélagiques.

Comme fait remarquable dans l'éthologie des *Chaoborus*, peuplant les grands lacs africains, il cite les éclosions mensuelles qui coïncident avec la nouvelle lune. Le fait qu'une génération s'achève en deux mois, cause une superposition de deux générations successives.

L'auteur avance comme hypothèse que l'absence totale de *Chaoborus* aux lacs Kivu et Tanganika serait due au manque d'un micro-organisme nécessaire au développement de la larve primaire. Ce manque serait à mettre en rapport avec le type de stratification de ces deux lacs. Il coïncide avec la rareté des Clado-cères et des Culicidés, dans ces lacs.

Dans un dernier chapitre, consacré au peuplement des lacs, l'auteur tente d'expliquer les différences et les anomalies rencontrées. Il remarque qu'en général, la faune des invertébrés des trois lacs correspond à un même type, caractérisé par un endémisme très peu prononcé par rapport aux autres lacs Est-africains, ce qui prouve qu'il s'agit de lacs à colonisation récente et incomplète.

En ce qui concerne la faune des insectes, il démontre que les différences constatées sont directement en rapport avec l'étendue et la nature des biotopes dans chaque lac et sont dues surtout à une sélection écologique. Celle-ci est le résultat des phénomènes volcaniques et hydrographiques auxquels chaque lac a été soumis au cours de son histoire.

Pour les Mollusques et les Poissons, l'isolement géographique et les possibilités réduites de repeuplement semblent, en première instance, responsables des différences constatées.

Pour terminer, l'auteur conclut que la présence de *Chaoborus* dans les lacs Édouard et Albert et son absence totale dans les lacs Kivu et Tanganika, appuient la classification en lacs holomictiques et méromictiques, préconisée par FINDE-NEGG pour les lacs tropicaux.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

- ALSTERBERG, G., 1922, *Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Eine experimentell-physiologische Untersuchung auf ökologischer Grundlage.* (Lunds Univ. Arsskr., N.F., Avd. 2, 18, n° 1, pp. 1-176.)
- BARDENFLETH, K. and EGE, R., 1916, *On the Anatomy and Physiology of the Air-Sacs of the Larva of Corethra plumicornis.* (Vid. Medd. Nat. Foren., 67.)
- BEADLE, L. C., 1932, *Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930-1934. The waters of some East African Lakes in relation to their fauna and flora.* (Journ. Linn. Soc. [Zool.], XXXVIII, pp. 157-211, 7 text-figs.)
- 1932, *Observations on the bionomics of some East African Swamps.* (Journ. Linn. Soc. [Zool.], XXXVIII, pp. 135-155.)
- BEAUCHAMP, R. S. A., 1946, *Lake Tanganyika.* (Nature, 157, n° 3981, pp. 183-184.)
- 1953, *Hydrological Data from Lake Nyasa.* (Journal of Ecology, vol. 41, n° 2, August 1953, 6 fig.)
- BERG, K., 1937, *Contributions to the Biology of Corethra MEIGEN.* (Biol. Med., XIII, 11, 100 p., 31 fig.)
- BOURCART, J. et FRANCIS-BŒUF, CL., 1942, *Sédiments et Sédimentation. I. La Vase.* (Actualités Scientifiques et Industrielles 927, 67 p., 8 fig.)
- BRAUN-BLANQUET, 1951, *Pflanzensoziologie.* (Wien, J. Springer, 631 p., 350 fig.)
- BREHM, V., 1957, *Cladocera.* (Expl. hydrob. des lacs Kivu, Édouard et Albert, vol. III, fasc. 4, manuscrit.)
- BRUNDIN, L., 1949, *Chironomiden und andere Bodentiere der Südschwedischen Urgebirgsseen.* (Inst. Fresh. Res. Drottningholm, n° 30, 914 p., 241 fig.)
- BULTOT, F., 1955, *Bulletin climatologique annuel du Congo Belge et du Ruanda-Urundi.* (Commun. n° 10 de l'INÉAC, année 1954, 161 p.)
- CAHEN, L., 1954, *Géologie du Congo Belge.* (Liège, H. Vaillant-Carmanne, 577 p., 96 fig., 36 phot.)
- CAPART, A., 1949, *Sondages et carte bathymétrique.* (Exploration hydrobiologique du lac Tanganika [1946-1947], Résultats scientifiques, Vol. II, fasc. 2, 16 pp.)
- 1952, *Le milieu géographique et géophysique.* (Exploration hydrobiologique du lac Tanganika [1946-1947], Résultats scientifiques, vol. I, pp. 1-27.)
- CHAPMAN, R. N., 1931, *Animal Ecology (with Especial Reference to Insects).* (Mac Graw-Hill Book Co, New York and London, 464 p., 137 fig.)

- CHAUVIN, R., 1949, *Physiologie de l'Insecte*. (Ministère de l'Agriculture, Institut National de la Recherche Agronomique, 619 p., 183 fig.)
- CHRISPEELS, A. E., 1957, *Chironomidae (larves)*. (Expl. hydrob. des lacs Kivu, Édouard et Albert, vol. III, fasc. 3, manuscrit.)
- CORBET, P. S. and TJØNNELAND, A., 1955, *Rhythmic Flight Activity of Certain East African Trichoptera*. (Nature, vol. 175, p. 1122.)
- CUNNINGTON, W. A., 1905-1906, *The third Tanganika Expedition*. (Nature, LXXIII, p. 310.)
- 1920, *The Fauna of the African Lakes : A Study in Comparative Limnology with special reference to Tanganika*. (Proc. Zool. Soc., XXXIX, pp. 507-621.)
- DAMAS, H., 1953, *Les lacs du Ruanda et leurs problèmes*. (Ann. Soc. roy. Zool. Belg., LXXIV, 1, pp. 17-38.)
- 1955-1956, *Étude limnologique de quelques lacs ruandais*. III et IV. (Mém. Acad. roy. Sc. col., I, 3, 66 p., 7 fig. et III, 4, 44 p., 6 fig.)
- 1937, *Recherches hydrobiologiques dans les lacs Kivu, Édouard et Ndalaga*. (Expl. P. N. A., Miss. Damas [1935-1936], fasc. 1, 128 p.)
- DARTEVELLE, E. et SCHWETZ, J., 1947, *Contribution à l'étude de la faune malacologique des grands lacs africains. Les lacs Albert, Édouard et Kivu*. (Mém. Inst. Col. Belge, XIV, fasc. 4, 48 p., 11 fig.)
- DE COSTER, M., SCHUEPP, W. et VANDER ELST, N., 1955, *Le rayonnement sur des plans verticaux à Léopoldville (Congo Belge)*. (Acad. roy. Sc. col., t. II, fasc. 1, pp. 1-50, 16 tabl., 14 graph.)
- DE HEINZELIN DE BRAUCOURT, J., 1955, *Le fossé tectonique sous le parallèle d'Ishango*. (Expl. Parc Nat. Albert, Miss. J. de Heinzelin de Braucourt, fasc. 1, 150 p., 8 pl., 33 fig.)
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C., 1951, *Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux*. (Actualités Scientifiques et Industrielles, Suppl. n° 1, Vie et Milieu.)
- DODDS, G. S. and HISAW, F. L., 1924, *Ecological Studies of aquatic Insects*. II. *Size of respiratory-organs in relation to environmental conditions*. (Ecology, 5, pp. 262-271, 2 fig.)
- DUHR, B., 1955, *Über den chemischen Sinn, die Darmperistaltik und die Bildung der peritrophischen Membran der Corethralarve (Chaoborus crystallinus DE GEER)*. (Zool. Jb. [Abt. f. Allg. Zool. u. Phys.], Bd. 65, 3, 315-333, 8 abb., 1 taf.)
- 1955, *Über Bewegung, Orientierung und Beutefang der Corethralarve (Chaoborus crystallinus DE GEER)*. (Zool. Jahrb., 65, 4, 387-429, 16 fig., 12 tab.)
- DUPONT RAABE, M., 1949, *Réactions humorales des chromatophores de la larve de Corèthre*. (C. R. Acad. Sc., 228, p. 130.)
- EDWARDS, F. W., 1932, *Genera Insectorum : Culicidae*, pp. 16-27; pl. II, fig. 4-6; pl. III, fig. 5-6 et pl. IV, fig. 7-17.
- 1930, *Notes on Exotic Chaoborinae, with Descriptions of new Species (Diptera, Culicidae)*. (Ann. Mag. Nat. Hist., X, 6, pp. 528-540, 2 fig.)
- EKBLÖM, T., 1928, *Morphological and biological studies of the Swedish families of Hemiptera Heteroptera*. Part II. (Zool. Bidrag Uppsala, 10.)

- ELSKENS, I., 1956, *Résultats analytiques*. (Mission d'Étude des lacs Kivu, Édouard et Albert, 1952-1954.) (Rapport non publié.)
- FINDENEKG, I., 1935, *Limnologische Untersuchungen im Kärntner Seengebiet. Ein Beitrag zur Kenntnis der Stoffhaltes in Alpenseen*. (Int. Rev. Ges. Hydrob. u. Hydrogr., XXXII, pp. 369-423.)
- 1937, *Holomiktische und meromiktische Seen*. (Int. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr., XXXV, pp. 586-610.)
- FRANKENBERG, G. VON, 1915, *Die Schwimmblasen von Corethra*. (Zool. Jahrb., 35.)
- 1927, *Die Rückstülpung des Pharynx bei der Larve von Corethra plumicornis*. (Zool. Anz., 76.)
- FREEMAN, P., 1955, *Chironomidae (Diptera Nematocera)*. (Exploration du Parc National Albert. Mission G. F. de Witte [1933-1935], fasc. 83, pp. 1-41, fig. 1-4.)
- 1955, *Diptera : Nematocera, Fam. Chironomidae*. (Exploration du Parc National de l'Upemba. Mission G. F. de Witte et collaborateurs, fasc. 35 [6], pp. 95-102, 2 fig.)
- 1957, *Chironomidae : Imagines (Diptera Nematocera)*. (Expl. hydr. lacs Kivu, Édouard et Albert, vol. III, fasc. 2, pp. 207-221.)
- GEIJSKES, D. C., 1935, *Faunistisch-Ökologische Untersuchungen am Röserenbach bei Liestal im Basler Tafeljura*. (Tijdsch. v. Ent., 78, pp. 249-382, 7 fig.)
- GENG, H., 1925, *Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung*. (Zeitschr. f. Fischerei, 23, pp. 137-165.)
- GOETGHEBUER, M., 1936, *Chironomides du Congo Belge*. (Rev. Zool. Bot. Afr., XXVIII, 4, pp. 453-492, fig. 1-51.)
- GREENWOOD, P. H., 1954, *The Food of Fish*. (East. Afr. Fish. Res. Org. Ann. Rep., 1955, pp. 23-25.)
- GUIGNOT, F., 1957, *Haliplidae et Dytiscidae (Coleoptera Hydrocanthares)*. (Expl. hydr. des lacs Kivu, Édouard et Albert, vol. III, fasc. 2, pp. 133-169.)
- HARDY, H. and BAMBRIDGE, R., 1954, Journ. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 33, pp. 409-448, fig. 1-29, pl. I-II.
- HARNISCH, O., 1935, *Versuch einer Analyse der Sauerstoffverbrauch von Tubifex*. (Zeitschr. Vergl. Physiol., 22, pp. 450-465.)
- 1938-1939, *Studien zum Anaeroben und Erholungsstoffwechsel der Larve von Chironomus thummi*. I. Wechsel im Glycogen-, Fett- und N-Gehalt. II. Säurebildung und « Notoxybiose ». (Zeitschr. vergl. Physiol., 2, pp. 200-229, et 27, pp. 275-303.)
- 1953, *Untersuchungen zum Gaswechsel der Larve von Chaoborus crystallinus DE GEER (= Corethra plumicornis)*. (Zool. Jahrb., 64, 2, pp. 97-111, 2 abb., 3 taf.)
- HAYNE, D. W. and BALL, R. C., 1956, *Benthic Productivity as Influenced by Fish Predation*. (Limnology and Oceanography, I, 3, pp. 162-175.)
- HEERING, W., 1921, *Chlorophyceae*. IV. (Die Süßwasser-Flora Deutschlands, H. 7, pp. 3-103, 95 text. abb., Fischer, Jena.)
- HERMS, W., 1937, *The Clear Lake Gnat*. (Univ. Calif. Agric. Exp. Stat., Bull. 607.)
- HULOT, A., 1956, *La question de la pêche industrielle aux lacs Kivu, Édouard et Albert. Essai de conclusions*. (Bull. Agr. Congo Belge, XLVII, n° 4, pp. 815-882, 26 fig.)
- HUNGERFORD, H. B., 1919, *The biology and ecology of aquatic Hemiptera*. (Kans. Univ. Sc. Bull., 11.)

- HURST, E. H., 1925-1927, *The lake plateau Basin of the Nile*, 2 vol., pp. 75-88, Cairo.
- HUTCHINSON, G. E., 1932, *Reports on the Percy Sladen Expedition to some Rift Valley Lakes in Kenya in 1929*. II. *Notonectidae, Pleidae and Corixidae from the Rift Valley Lakes in Kenya*. (Ann. and Mag. Nat. Hist., 10, IX, pp. 323-329.)
- INÉAC, 1951, *Chutes de pluie au Congo Belge et au Ruanda-Urundi pendant la décade 1940-1949*. (Communication du Bureau Climatologique, n° 3, 248 p.)
- JACQUEMART, S., 1957, *Trichoptera des lacs Kivu et Édouard*. (Expl. hydrob. des lacs Kivu, Édouard et Albert, 1952-1954, Résultats scientifiques, vol. III, fasc. 2, pp. 67-129, 162 fig., 2 pl.)
- JACZEWSKI, T., 1933, *Scientific Results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930*. 12. *Aquatic Heteroptera*. (J. Linn. Soc. [Zool.], XXXVIII, pp. 343-346.)
- JENKIN, P. M., 1936, *Reports on the Percy Sladen Expedition to some Rift Valley Lakes in Kenya in 1929*. VII. *Summary of the Ecological Results, with Special Reference to the Alkaline Lakes*. (Ann. Mag. Nat. Hist., 10, XVIII, pp. 133-181, pl. III et IV, XII tabl., 2 fig.)
- JUDAY, C., 1921, *Quantitative Studies of the bottom fauna in the deeper waters of Lake Mendota*. (Trans. Wiscon. Acad. Sci., XX, pp. 461-493, 1 fig., 17 tabl.)
- 1921, *Observations on the Larvae of Corethra punctipennis*. (Biol. Bull., 40.)
- KOCH, H., 1936, *Recherches sur la physiologie du système trachéen clos*. (Extr. des Mém. Acad. roy. de Belg. [Cl. des Sciences], XVI, pp. 1-98.)
- KRECKER, F., 1939, *A comparative study of the animal population of certain submerged aquatic plants*. (Ecology, 20, 4, pp. 553-563.)
- KROGH, A., 1911, *On the hydrostatic mechanism of the Corethra larva*. (Skandin. Archiv. f. Physiologie, 25.)
- KUFFERATH, H., 1956, *Organismes trouvés dans les carottes de sondages et les vases prélevées au fond du lac Tanganika*. (Expl. hydr. lac Tanganika, 1946-1947, Résultats scientifiques, IV, 3, 74 p., 12 pl.)
- KUFFERATH, J., 1951, *Représentation graphique et classification chimique rationnelle en types des eaux naturelles*. (Inst. roy. Sci. nat. Belg., Bull., t. XXVII, nos 43 à 45.)
- 1952, *Le milieu biochimique*. (Exploration hydrobiologique du lac Tanganika [1946-1947]. Résultats scientifiques, vol. I, pp. 31-47, fig. 1-7.)
- LAURIE, E., 1942, *The fauna of an upland pond and its inflowing stream at Ystumtuen, North Cardiganshire, Wales*. (Journ. Anim. Ecol., vol. II, n° 2, pp. 165-182.)
- LEBRUN, J., 1947, *La végétation de la plaine alluviale au Sud du lac Édouard*. (Inst. Parcs Nat. Congo Belge, Miss. J. Lebrun [1937-1938], fasc. I.)
- LEFÈVRE, M., JAKOB, H. et NISBET, M., 1952, *Auto- et hétéroantagonisme chez les Algues d'eau douce in vitro et dans les collections d'eaux naturelles*. (Ann. St. centr. hydrobiol. appl., t. IV, pp. 5-198, 27 pl.)
- LELOUP, E., 1950, *Lamellibranches*. (Exploration hydrobiologique du lac Tanganika [1946-1947], vol. II, fasc. 1, pp. 1-153, fig. 1-61, pl. I-VIII.)
- 1952, *Les Invertébrés*. (Exploration hydrobiologique du lac Tanganika [1946-1947]. Résultats scientifiques, vol. I, pp. 71-100.)

- LENOBLE, L., 1956, *Étude de la pénétration de l'ultraviolet dans la mer.* (Ann. Géophys., 12, 1, pp. 1-13.)
- LENZ, FR., 1936, *Die Metamorphose der Pelopiinae.* (LINDNER, Die Flieg. Pal. Reg. 13 b. *Tendipedidae-Pelopiinae*, pp. 51-81, fig. 21-100, Taf. III-VI.)
- 1937, *Chironomariae aus Niederländisch-Indien. Larven und Puppen.* (Arch. f. Hydr., Suppl., Bd. 15, pp. 1-29.)
- 1954, *Tendipedidae-Tendipedinae.* (LINDNER, Die Flieg. Pal. Reg. Lief, 176, 13 c, pp. 139-168, fig. 40-118.)
- LINDBERG, H., 1944, *Oekologisch-geographische Untersuchungen zur Insekten fauna der Felstümpel an den Küsten Finnlands.* (Acta Zool. Fennica, vol. 41, 178 p.)
- LINDEMAN, R. L., 1942, *Experimental simulation of winter anaerobiosis in a senescent lake.* (Ecology, 23, 1, pp. 1-44.)
- LUNDBECK, J., 1926, *Die Bodentierwelt norddeutscher Seen.* (Arch. f. Hydrob., Suppl., Bd. 7, 473 p.)
- MACAN, T. T., 1938, *Evolution of aquatic habitats with special reference to the distribution of Corixidae.* (Journ. Anim. Ecol., 7, pp. 1-19.)
- 1949, *Corixidae (Hemiptera) of an evolved lake in the English Lake District.* (Hydrobiologia, 2, pp. 1-23.)
- 1954, *A contribution to the study of the ecology of Corixidae (Hemipt.).* (The Journ. of Anim. Ecol., 23, n° 1, Cambridge University Press., pp. 115-136, 1 fig., 6 tabl.)
- 1954, *The Corixidae (Hemipt.) of some Danish Lakes.* (Hydrobiologia, vol. 6, pp. 44-69.)
- MACAN, T. T. and WORTHINGTON, E. B., 1951, *Life in Lakes and Rivers.* (Collins, 14 St James place, London, 272 p., 45 col. phot., 68 in black and white, 20 maps and diagrams.)
- MACDONALD, W. W., 1951, *Entomology.* (East Afr. Fish. Res. Org., Ann. Rep., Nairobi, 1952, pp. 11-14, fig. 3-5.)
- 1952, *Entomology.* (East Afr. Fish. Res. Org., Ann. Rep., 1953, pp. 8-10 et 37.)
- 1953, *Lake flies.* (The Uganda Journ., 17, 2, pp. 124-134.)
- 1956, *Observations on the Biology of Chaoborids and Chironomids in Lake Victoria and on the Feeding Habits of the « Elephant Snout Fish ».* (The Journ. of Animal Ecology, 25, n° 1, pp. 36-53, 6 fig., 1 tabl.)
- MANDAHL-BARTH, G., 1954, *The Freshwater Mollusks of Uganda and adjacent Territories.* (Ann. Mus. roy. Congo Belge, Sér. in-8°, vol. XXXII, 206 p., 96 fig.)
- MARCUS, 1956, *Turbellaria.* (Expl. hydrob. des lacs Kivu, Édouard et Albert, 1952-1954, vol. III, fasc. 2, pp. 27-52, 27 fig.)
- MARGALEF, R., 1948, *Flora, Fauna y comunidades bióticas de las aguas dulces del Pirineo de la Cerdana.* (Monografías de la Estacion de Estudios Pirenaicos, Zaragoza, 266 p., 15 tabl., XVIII pl.)
- MARLIER, G., 1951, *Le Smohain. La biologie d'un ruisseau de plaine.* (Inst. roy. Sc. nat. Belg., Mém. n° 114, 98 p.)
- 1953, *L'échantillonnage du fond dans l'étude de la biologie lacustre.* (Ann. Soc. roy. Zool. Belg., LXXXIV, 1, pp. 161-173.)
- 1954, *Recherches hydrobiologiques dans les rivières du Congo oriental* (Hydrobiologia, VI, pp. 225-263.)

- MARLIER, G., BOUILLON, J., DUBOIS, J. TH. et LELEUP, N., 1955, *Le lac Lungwe*. (Acad. roy. Sc. col., Bull. Sc., I, 4, pp. 665-676, 1 fig.)
- MEESSEN, J. M. TH., 1947, *Esquisse d'une climatologie de la région congolaise du lac Albert*. (Bull. Agric. Congo Belge, XXXVIII.)
- MOORE, J. E. S., 1906, *Halolimnic faunas and the Tanganika problem*. (Rep. Brit. Ass. Adv. Sc., York, p. 601.)
- NIKITINSKY, J. und MUDREZOWA-WYSS, FR. K., 1930, *Über die Wirkung der Kohlensäure, des Schwefelwasserstoffs, des Methans und der Abwesenheit des Sauerstoffs auf Wasserorganismen*. (Zentralbl. für Bakteriologie, II, Abt. 81, pp. 167-198, 2 abb., 23 tab.)
- NOLDÉ, B., 1928, *Étude météorologique du lac Albert*. (Bull. Soc. roy. belge Géogr.)
- PAULIAN, R. et DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C., 1945, *Les Insectes de Pistia stratiotes en côte d'Ivoire*. (Bull. Soc. Ent. Fr., 50, pp. 135-139, 2 fig.)
- PEUS, F., 1934, *Zur Kenntnis der Larven und Puppen der Chaoborinae (Corethra auct.)*. (Archiv. f. Hydrobiologie, Bd. XXVII, 4, pp. 641-668, 12 fig.)
- POLL, M., 1952, *Les Vertébrés*. (Exploration hydrobiologique du lac Tanganika [1946-1947]. Résultats scientifiques, I, pp. 103-165.)
- RUTTNER, F., 1952, *Grundriss der Limnologie*. (2 Aufl., 232 p., 51 textabb., Walter De Gruyter & Co, Berlin.)
- 1953, *Fundamentals of Limnology*. (Toronto, 242 p.)
- SCAËTTA, 1934, *Le climat écologique de la dorsale Congo-Nil*. (Inst. Roy. Col. Belge, III, 335 p.)
- SCHÄPERCLAUS, W., 1928, *Die natürliche Ernährung der jungen Bachforelle in Teichen*. (Zeitschr. f. Fischerei, 26, pp. 477-535.)
- SCHMITZ, D. et KUFFERATH, J., 1955, *Problèmes posés par la présence de gaz dissous dans les eaux profondes du lac Kivu*. (Acad. roy. Sc. col., Bull. Séanc., I, 2, pp. 326-356.)
- SCHREMMER, F., 1950, *Zur Morphologie und funktionellen Anatomie des Larvenkopfes von Chaoborus (Corethra auct.) obscuripes V. D. WULP (Dipt., Chaoboridae)*. (Österr. Zool. Zeitschr., II, pp. 471-516, 17 fig.)
- SCHWETZ, J., 1940, *Une invasion de moustiques provoquée par une éruption volcanique*. (Bull. Soc. Path. Exot., 33, pp. 331-332.)
- 1941, *Sur les gîtes larvaires d'Anopheles pharoensis THEOBALD et A. squamosus THEOBALD au Congo Belge*. (Bull. Soc. Path. Exot., 34, pp. 153-158.)
- SELIGO, A., 1900, *Untersuchungen in den Stuhmerseen*. (Westpreuss. botan. zool. Verein, Danzig.)
- SMITH, G. M., 1950, *Freshwater algae of the United States*. (Mac Graw-Hill Book Co, New York, 719 p., 559 fig.)
- SYMOENS, J. J., 1955, *Observation d'une fleur d'eau à Cyanophycées au lac Tanganika*. (Fol. Scient. Afr. Central., 1 [n° 3], p. 17.)
- 1955, *Sur le maximum planctonique observé en fin de saison sèche dans le bassin Nord du lac Tanganika*. (Fol. Scient. Afr. Central., 1, n° 4, p. 12.)
- 1956, *Sur la formation de « fleurs d'eau » à Cyanophycées (Anabaena flos-aquae) dans le bassin Nord du lac Tanganika*. (Bull. Acad. roy. Sc. col.) (Sous presse.)
- 1956, *Le lac Tanganika*. (Les Naturalistes Belges, XXXVIII, 11-12, pp. 288-316, carte 2, ph. 18-32.)

- THIENEMANN, A., 1913, *Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers und der Zusammensetzung der Tiefenfauna unserer Seen. Vorläufige Mitteilung.* (Int. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr., 6, pp. 243-249.)
- 1915, *Die Chironomidenfauna der Eifelmaare.* (Verh. Nat. Ver. d. preuss. Rheinlande und Westfalens, 72, pp. 1-58.)
- 1931, *Tropische Seen und Seetypenlehre.* (Arch. f. hydr., Suppl. Bd. 9, pp. 205-231.)
- 1954, *Chironomus.* (Die Binnengewässer, Bd. XX, 834 p., 300 fig.)
- VANDENPLAS, A., 1943, *La pluie au Congo Belge.* (Min. Col., Bruxelles, 120 p.)
- 1945, *La pluie au Congo Belge.* (Ciel et Terre, LXI, pp. 149-164.)
- 1947, *La température au Congo Belge.* Bruxelles, 191 p.
- VAN DER BEN, D., 1957, *La végétation des rives des lacs Kivu, Édouard et Albert.* (Expl. hydrob. des lacs Kivu, Édouard et Albert, manuscrit.)
- VAN MEEL, L., 1953, *Contribution à l'étude du lac Upemba. A. Le milieu physico-chimique.* (Exploration du Parc National de l'Upemba, Mission G. F. de Witte [1946-1949], fasc. 9, 190 p., 27 fig., 53 tabl., XIII pl.)
- 1954, *Le Phytoplancton.* (Exploration hydrobiologique du lac Tanganika [1946-1947], vol. IV, fasc. 1, 681 p., 121 tabl., 59 fig.)
- VERBEKE, J., 1957, *Le régime alimentaire des Poissons du lac Kivu et l'exploitation des ressources naturelles du lac.* (Expl. hydrob. des lacs Kivu, Édouard et Albert, vol. III, fasc. 2, pp. 3-24, 1 pl.)
- 1957, *Chaoboridae (Diptera Nematocera) : stades immatures et adultes.* (Expl. hydrob. des lacs Kivu, Édouard et Albert, vol. III, fasc. 2, pp. 185-203, 1 fig., 4 pl.)
- WEBER, H., 1930, *Biologie der Hemipteren.* (Biol. Studienbücher, XI, 543 p., 329 fig.)
- WESENBERG-LUND, C., 1904, *Plancton-Investigations in the Danish Lakes*, 1, (København.)
- 1943, *Biologie der Süßwasserinsekten.* (J. Springer, Berlin, 682 p., 501 fig.)
- WIGGLESWORTH, V. B., 1938, *The regulation of osmotic pressure and chloride concentration in the haemolymph of mosquito larvae.* (J. Exp. Biol., 15, pp. 235-247.)
- WOLFS, J., 1952, *Note sur la faune culicidienne de Costermansville.* (Ann. Soc. Belg. Méd. Trop., XXXII, pp. 531-538.)
- 1957, *Culicidae (Diptera Nematocera).* (Expl. hydrob. des lacs Kivu, Édouard et Albert, vol. III, fasc. 2, pp. 173-182.)
- WORTHINGTON, E. B., 1929, *The life of Lake Albert and Lake Kioga.* (Geogr. Journ., LXXIV, pp. 109-132.)
- 1931, *Vertical Movements of Freshwater Macroplankton.* (Int. Rev. Hydrobiol., 25, pp. 394-436, 8 text-fig., 9 tabl.)
- 1932, *A Report on the Fisheries of Uganda investigated by the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930-1931*, 88 p.
- 1932, *The lakes of Kenya and Uganda.* (Geogr. Journ., vol. LXXIX, pp. 278-297.)
- WORTHINGTON, E. B. and RICARDO, C. K., 1936, *Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes 1930. The vertical distribution and movements of the plankton in Lakes Rudolf, Naivasha, Edward and Bunyoni.* (Journ. Linn. Soc. London [Zool.], XL, pp. 33-69, 13 fig.)

## TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
AVANT-PROPOS ... ..	3
CHAPITRE PREMIER. — Introduction ... ..	5
I. — Buts et principes généraux ... ..	5
II. — Historique de l'exploration des grands lacs. ... ..	8
III. — Méthodes et équipement .. ...	10
CHAPITRE II. — Caractéristiques générales de la région des grands lacs ... ..	15
I. — Histoire géologique du fossé tectonique Est-congolais ... ..	15
II. — Description géographique des lacs . ... ..	21
III. — Le climat de la région des lacs ... ..	27
IV. — La végétation de la région des lacs ... ..	38
CHAPITRE III. — Les biotopes du lac Kivu. ... ..	40
I. — Données générales ... ..	40
II. — La faune littorale associée aux zones de végétation , ... ..	47
III. — Les sédiments et leur faune ... ..	67
CHAPITRE IV. — Les biotopes des lacs Édouard et Albert ... ..	79
I. — Données générales ... ..	79
II. — La faune littorale associée aux zones de végétation . ... ..	87
III. — Les sédiments et leur faune ... ..	111
IV. — Données quantitatives sur les larves de <i>Chironomidae</i> et <i>Chaoborus</i> .	124
CHAPITRE V. — Biologie et répartition géographique de <i>Chaoborus</i> spp. ..	138
I. — Développement et comportement de <i>C. anomalus</i> EDWARDS aux lacs Édouard et Albert ... ..	138
II. — Étude critique du comportement de la larve de quelques <i>Chaoborus</i> africains .. ...	148
III. — Considérations sur les causes de l'absence de <i>Chaoborus</i> dans les lacs Kivu et Tanganika ... ..	155
CHAPITRE VI. — Le peuplement des lacs. Conclusions générales ... ..	158
I. — Évolution des lacs et de leurs faunes .. ...	158
II. — Types lacustres .. ...	165
RÉSUMÉ .. ...	168
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE ... ..	170
TABLE DES MATIÈRES .. ...	177
CARTES.	
PLANCHES I A XVI.	



**CARTES ET PLANCHES**





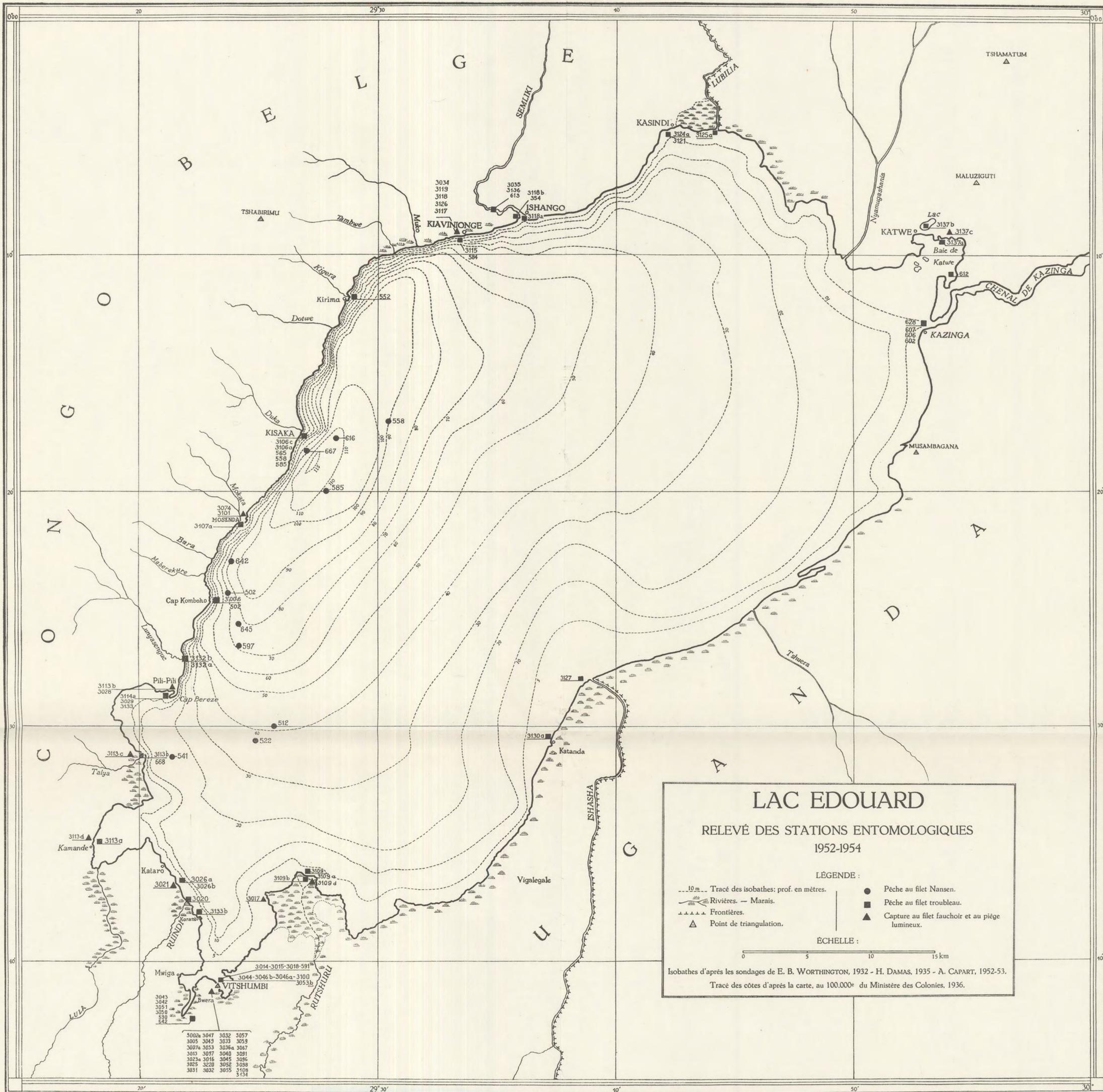








Fig. 1. — Lac Kivu : bassin de Bukavu ; km 10 route Bukavu-Goma ; végétation littorale typique du lac Kivu ; du large vers la rive successivement *Cyperus*, *Potamogeton* et *Phragmites* (station n° 2205, 12-IV-1953).



Fig. 3. — Lac Kivu : bassin d'Ishungu (côte occidentale) ; ligne blanche des dépôts calcaires ; sur la rive *Phoenix reclinata* JACQ. ; au fond : bassin de Kaléhe et massif volcanique du Kahuzi (8-XI-1952).



Fig. 2. — La rivière Ruzizi, 1 km en aval du pont de Shangugu, où elle prend naissance ; *Laccocoris limigenus* STAL, *Simulium* sp., *Ephemeroptera*, etc. (station n° 2050, 11-IV-1953).



Fig. 4. — Lac Kivu ; Ile Wahu (Ruanda) ; baie profonde à l'abri de l'agitation lacustre ; rives constituées de tufs calcaires et de sable ; frange de *Phragmites* très développée (stations n°s 2037 à 2040 ; 2200 et 2201).



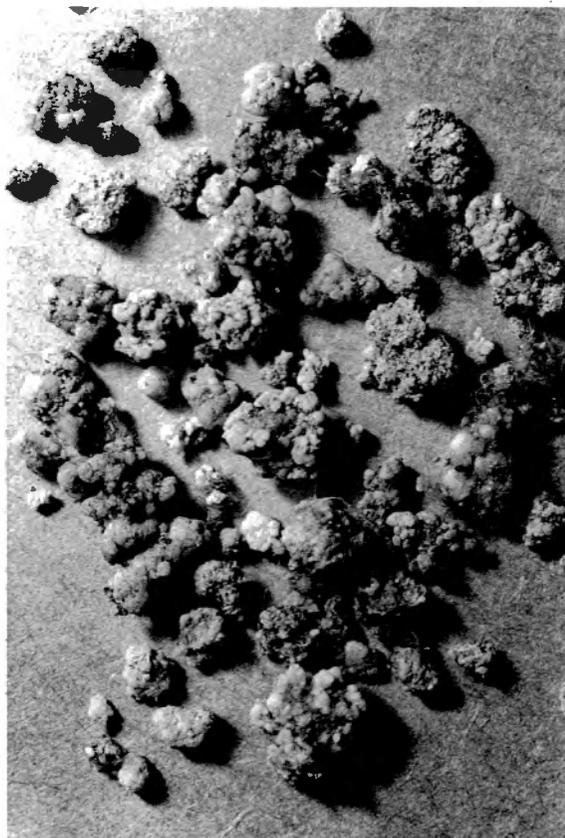


Fig. 2. — Lac Kivu : bassin d'Ishungu ; concrétions calcaires mélangées d'algues vertes filamenteuses, à 7,5 mètres de profondeur ; faune littorale à dominance de *Gyraulus* sp. ; nombreux Oligochètes, Acariens et Chironomidae (*Endochironomus*, *Ablabesmygia*) (station n° 2122, 9-X-1953).

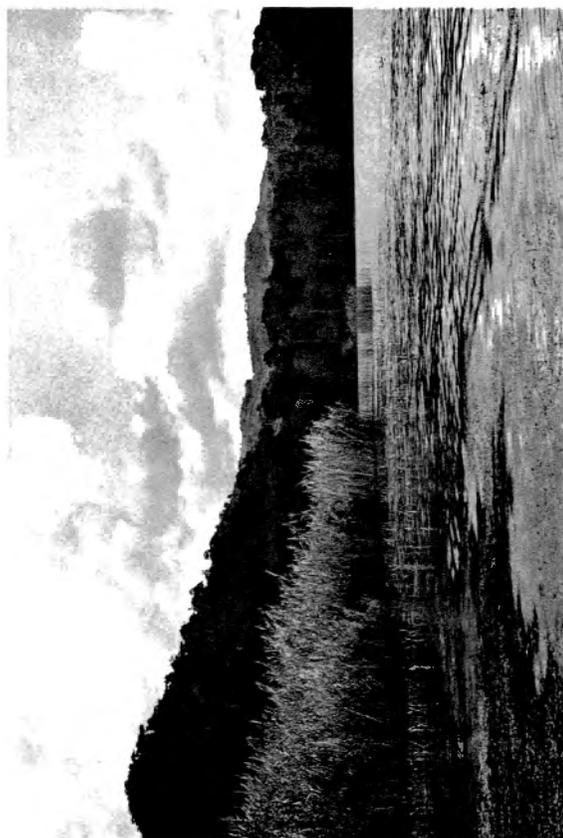


Fig. 4. — Lac Kivu : Ile Idjwi, baie de Shaneshi ; zones de végétation littorale à proximité de l'embouchure de la rivière Shaneshi ; du large vers la rive *Paspalidium*, *Potamogeton* et *Phragmites* ; concentration de jeunes *Tilapia* et *Haplochromis* (cf. *graueri*) (station n° 2084b, 16-IX-1953).



Fig. 1. — Lac Kivu : bassin de Kalehe ; *Potamogeton pectinatus* L. ; fond de sable pur près de la rive à Katana ; type de végétation très répandu au lac Kivu ; milieu très fréquenté par *Tilapia* et *Haplochromis* (station n° 2083, 15-IX-1953).



Fig. 3. — Lac Kivu : île Wahu (Ruanda) ; frange littorale de *Phragmites*, à l'abri des vagues ; habitat typique d'*Anisops apicalis* STAL et *Nabandélieus bergevini* BERGROTH ; dans les tiges et racines *Povilla adusta* NAVAS (station n° 2047, 8-IV-1953).





Fig. 2. — Lac Kivu : troncs à galeries creusées par les larves de *Povilla adusta* NAVAS.



Fig. 4. — Lac Kivu : baie de Kibuye ; blocs de roche cimentés par une couche uniforme de dépôts calcaires ; ces derniers recouverts d'un tapis d'algues vertes filamenteuses : *Cladophora* sp.



Fig. 1. — Lac Kivu : île Bugarura (Ruanda) ; grande épuisette pour la pêche de *Barilius moorii* BOULANGER, poisson entomophage de nymphes et d'adultes de *Chironomidae* ; pêche se pratiquant la nuit à proximité de la rive ; le poisson est attiré à l'aide de feux.



Fig. 3. — Lac Kivu : baie de Shaneshi (île Idjwi) ; vue générale sur le bassin de Kalehe et la presqu'île de Tembera ; à l'avant plan zones très étendues de *Paspalidium* (près rive) et de *Cyperus* (vers le large) (station n° 2084, 16-IX-1953).





Fig. 1. — Lac Kivu: île Wahu (Ruanda); dalles gréseuses alternant avec des creux vaseux; végétation de *Cyperus*; habitat typique de *Cybisiter Gschwendfneri* GUIGNOT et *Laccocoris limitigenus* STAL (station n° 2045, 7-IV-1953).



Fig. 2. — Lac Kivu: baie très abritée de l'île Wahu; vue sous eau; résidus d'une végétation de *Phragmites*, incrustée de calcaire et recouverte d'algues filamenteuses; *Haplochromis* et *Barilius* y trouvent une nourriture abondante de Chironomides (station n° 2074b, 8-IV-1953).

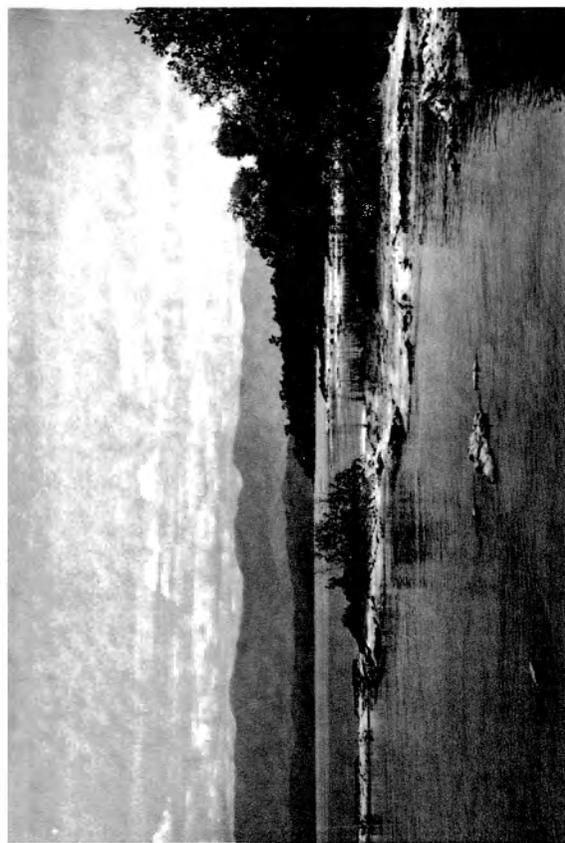


Fig. 3. — Lac Kivu, aspect général de la rive Nord; forêt sclérophylle très dense sur roche volcanique; dépôts calcaires recouverts d'algues filamenteuses *Cladophora*; au fond, les montagnes du bord occidental du graben.

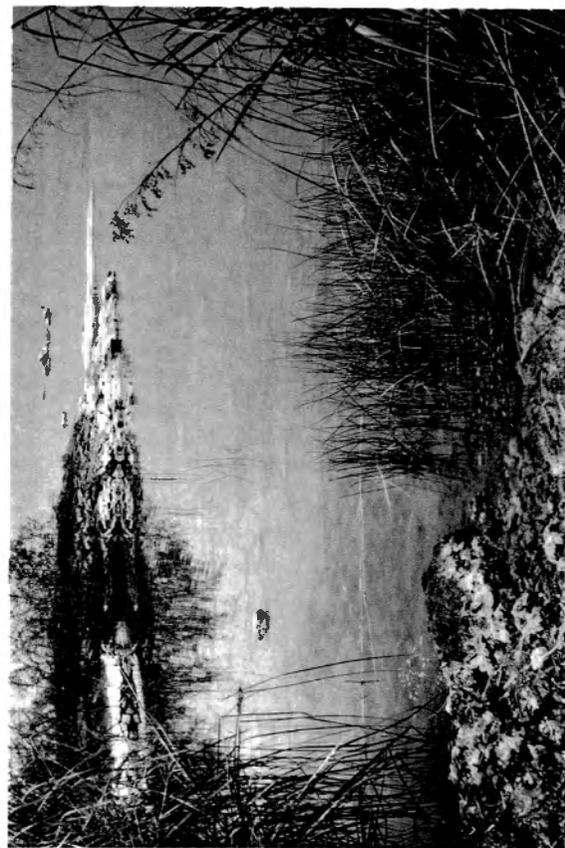
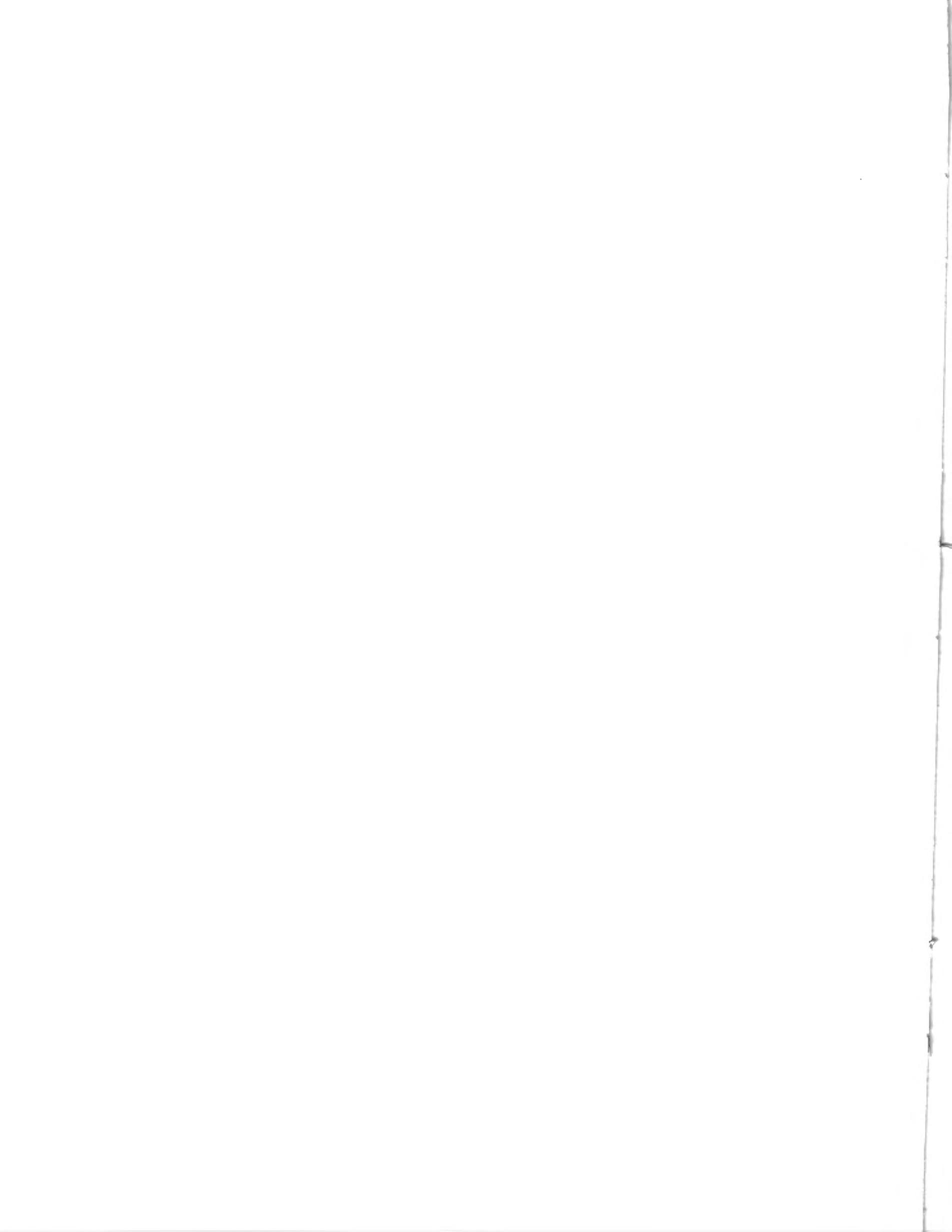


Fig. 4. — Lac Kivu: rive Nord; détail d'une petite anse dans la roche volcanique; accumulation de matières organiques et abondance de la végétation ripicole; outre la faune littorale habituelle, quelques Chironomides benthiques, des Odonates, des *Caenis* et *Cybisiter Gschwendfneri* GUIGNOT.



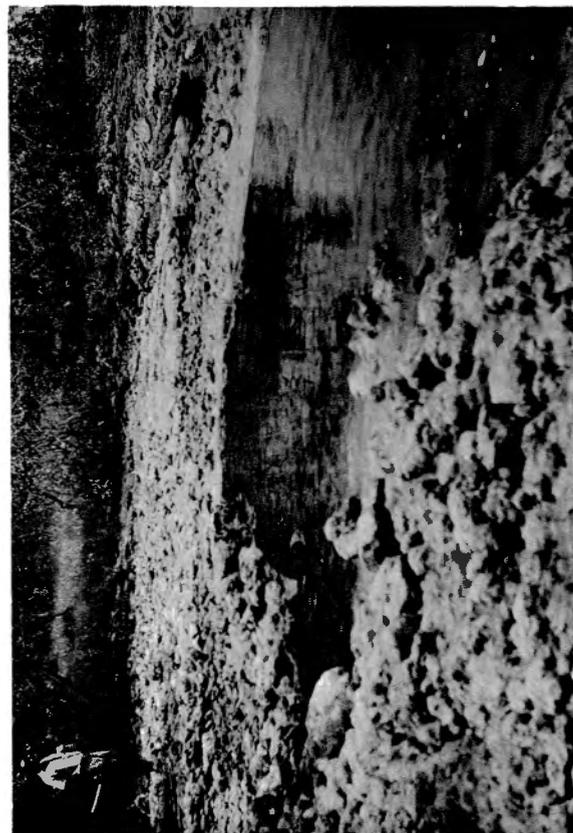


Fig. 1. — Lac Kivu : près de Goma ; rive Nord rocheuse, exposée au large ; tapis d'algues vertes filamenteuses (*Cladophora*), Habitat typique de *Macrostromum tuba* var. *verbekei* MARCUS, *Platystromum lacustre* BAYLIS et de *Ecnomus* cf. *kivuensis* MARLIER (station n° 2105, 2-X-1953).



Fig. 2. — Lac Kivu : Goma (rive Nord) ; roche volcanique formant le bord du lac ; creux isolés, à faune semblable à celle du lac ; quelques larves de *Chironomidae* benthiques dans les résidus accumulés au fond ; *Gyraulus* et jeunes crabes *Potamon litran-gensis* RATHBUN, assez fréquents.



Fig. 3. — Lac Kivu : rive Nord (Goma) ; en saison sèche les vents du Sud, soufflant à une vitesse de 60 km par heure, provoquent une agitation assez forte des eaux superficielles ; les vagues se brisent au contact de la rive rocheuse et forment des embruns atteignant plusieurs mètres de hauteur (station n° 6, 28-XI-1952).

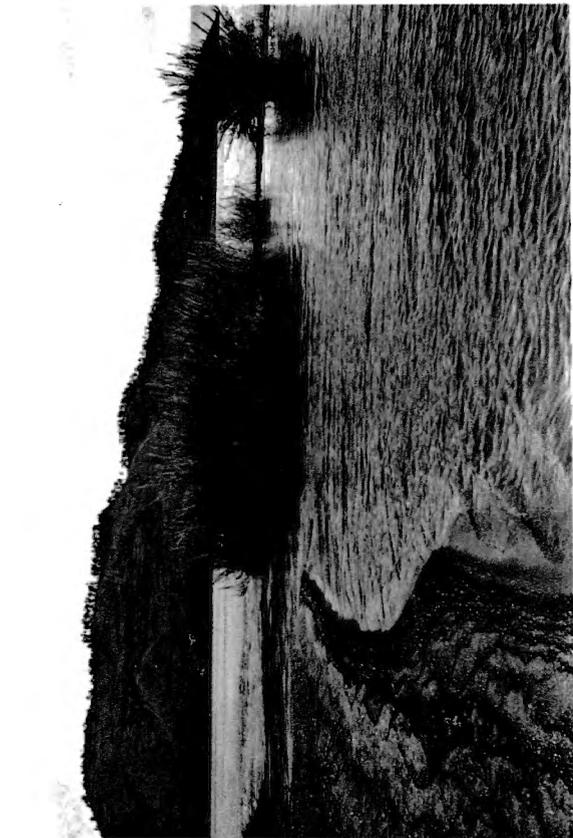


Fig. 4. — Lac Kivu : Kisenyi (Ruanda), plage de sable déposée par la rivière Sebeya près de son embouchure ; faune arénicole très pauvre ; végétation ripicole à larves de *Cheumatopsyche* cf. *leloupi* JACQUEMART ; dans la rivière *Micronecta bleckiana* HORVATH, épibenthique parmi les *Vossia*.



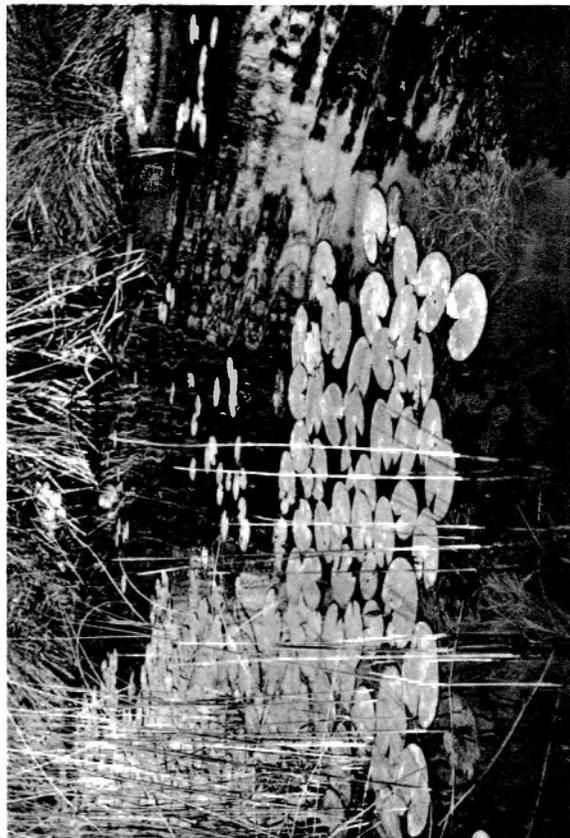


Fig. 2. — Lac Kivu : petite anse sur la rive Nord de la baie de Kabuno, constituée de roche volcanique ; végétation assez variée, avec *Nymphaea* cf. *calliantha* CONARD (station n° 2095, 18-IX-1953).



Fig. 4. — Lac Kivu : baie fermée de Sake au Nord-Ouest du lac ; à l'avant plan, la coulée de lave qui a séparé cette baie du lac lors de l'éruption de 1938 à 1941 ; au fond, les montagnes formant le bord occidental du graben.



Fig. 1. — Lac Kivu : baie de Kabuno ; rive Nord constituée de laves récentes qui se sont jetées dans le lac lors des éruptions de 1938 à 1941 et de 1948.



Fig. 3. — Lac Kivu : petite baie très abritée à Shasha (Kirotoche) ; végétation abondante de *Ceratophyllum* et de *Nymphaea* ; gîte larvaire d'*Anopheles pharoensis* THEOBALD ; concentration de *Tilapia* et *Haplochromis* juvéniles ; à l'avant plan, nasses indigènes (station n° 2092, 18-IX-1953).





Fig. 1. — Le lac Vert, lac de cratère situé près de la rive Nord du lac Kivu; eau verte par suite du développement intense d'algues; abondance de larves de *Chaoborus ceratopogones* THEOBALD; faune benthique à *Chironomus* type *plumosus*; faune épibenthique à *Micronecra scutellaris* STAL et *M. denticulata* HUTCHINSON (station n° 2067, 8-VI-1953).



Fig. 3. — Lac Edouard; extrémité Sud-Est de la baie de Vitshumbi; nombreux Hippopotames dont les déjections enrichissent l'eau en éléments nutritifs; végétation flottante de *Pistia*; faune entomologique à dominance de *Micronecra* sp. et de *Baetidae* (stations n°s 3044, 3046).



Fig. 2. — Lac Edouard; aspect général de l'extrémité Sud-Est de la baie de Vitshumbi; végétation ripicole à dominance de *Vossia*, habitat de *Cheumatopsyche* sp. et *Phanostoma senegalense* BRAUER; au fond: les montagnes du bord oriental du graben (Uganda) (station n° 3100, 23-I-1954).



Fig. 4. — Lac Edouard; baie de Vitshumbi; banc étendu de salades du Nil, *Pistia stratiotes* L., chassées vers le fond des baies par le vent du large; gîte larvaire préféré de *Mansonioides africanus* THEOBALD.





Fig. 1. — Lac Edouard : baie de Katwe (Uganda) ; au fond à gauche, les îles Rusuku et Izinga formées des cendres consolidées d'un volcan ; cratère situé entre les 2 îles ; quelques Marabouts cherchant leur nourriture dans les eaux vertes, très poissonneuses, de la baie.

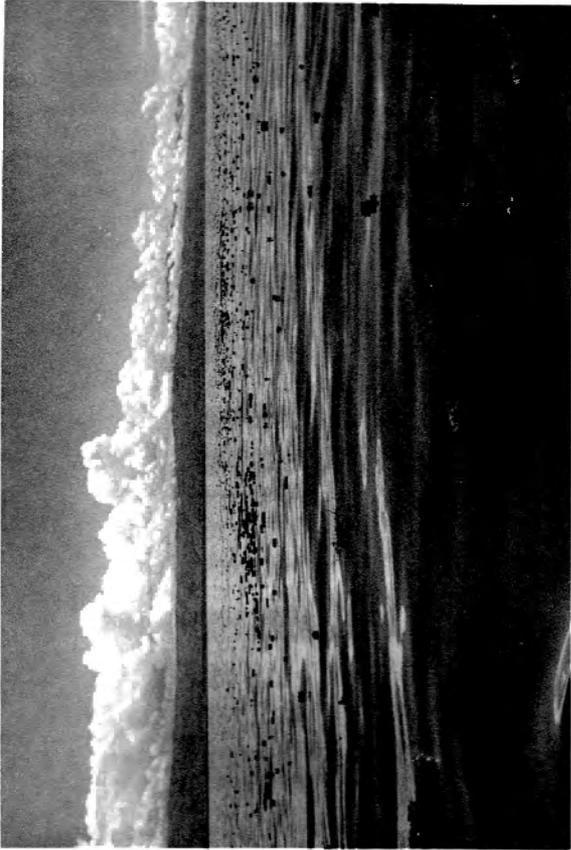


Fig. 2. — Lac Edouard : *Pistia's* flottant au large de la côte occidentale, après une tornade ; près des montagnes, nuages typiques de la saison des pluies.

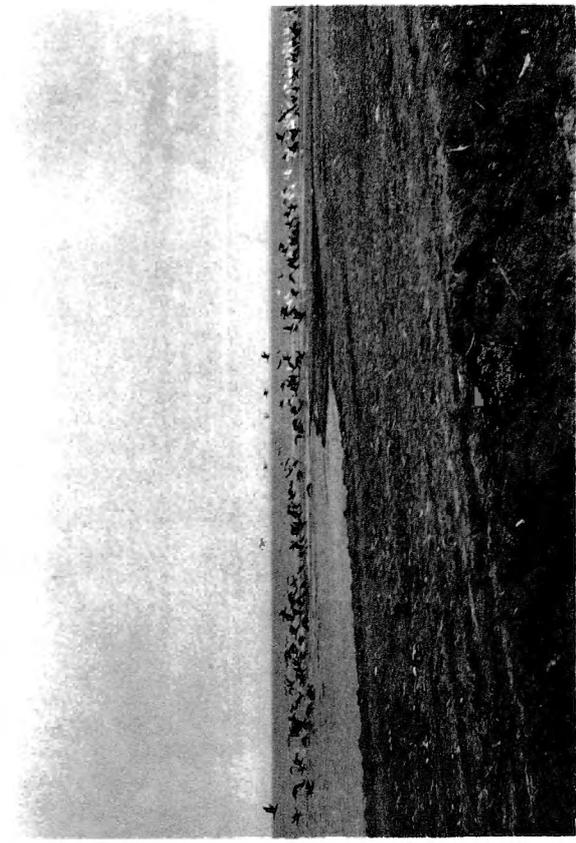


Fig. 3. — Lac Edouard : rive Ouest, baie de Vitshumbi ; berge exposée au large, constituée de fumier d'Hippopotames, à proximité de l'embouchure de la rivière Rwindi ; concentration de Cormorans et Pélicans.

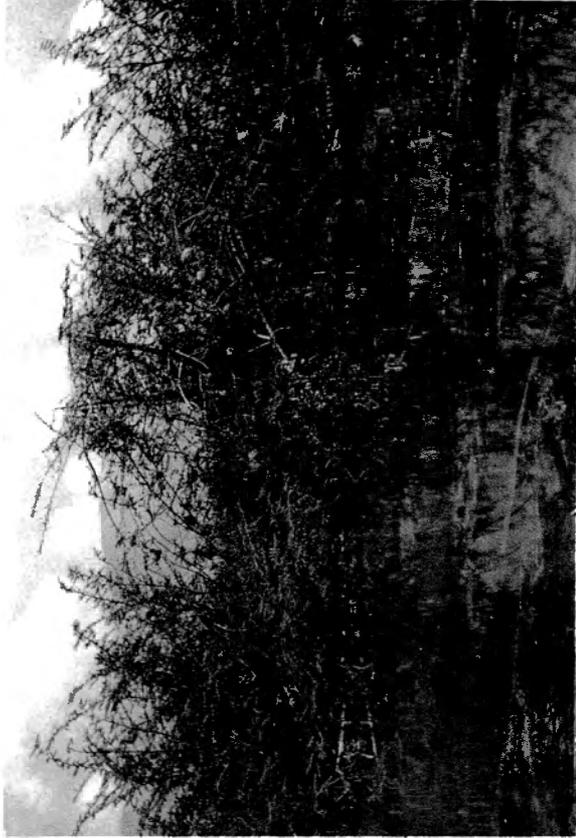


Fig. 4. — Lac Edouard : baie de Kamande ; végétation arbustive à *Aeschynomene* ; eaux vertes, riches en Cyanophycées, formant un film bleuâtre à la surface de l'eau ; faune entomologique à dominance de *Micronecta* gr. *butleriana* HUTCHINSON.





Fig. 2. — Lac Edouard : baie de Bwera ; nombreux Hippopotames et bancs d'oiseaux ; fond de vase à faune benthique de *Tangypus* sp. et *Chironomus*, type *plumosus*.



Fig. 4. — Lac Edouard : baie de Vtshumbi, frange de végétation littorale à *Cyperus* ; à l'avant plan : Ibis blancs cherchant leur nourriture parmi les *Pistia*.



Fig. 1. — Lac Edouard : embouchure de la rivière Rutshuru ; petites mares à *Azolla nilotica* DECAISNE (*Lemneo-Pistietum*) ; les Coléoptères Hydrocanthares et les *Micronecta* sp. prédominent (station n° 3109a, 29-I-1954).



Fig. 3. — Lac Edouard : baie de Bwera, anse latérale ; végétation flottante à *Ceratophyllum* et *Pistia* ; gîte larvaire d'*Anopheles pharoensis* THEOBALD et *Mansonioides africanus* THEOBALD (station n° 3046a, 14-VI-1953).





Fig. 2. — Lac Edouard, bord occidental du fossé tectonique ; terrasse située à 40 mètres au-dessus du niveau actuel du lac ; cône alluvionnaire en face de la vallée à gauche.



Fig. 4. — Lac Edouard ; large Nord ; après les éclosions massives de *Chaoborus*, la surface de l'eau se recouvre d'une écume blanche contenant des restes agglomérés d'exuvies et d'adultes.

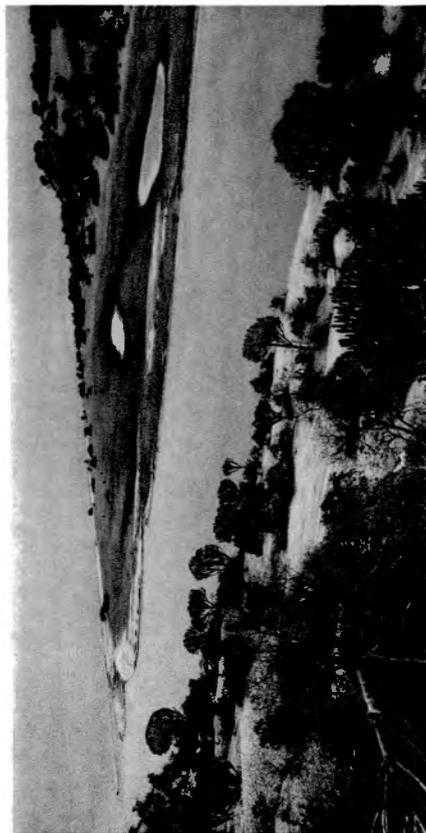


Fig. 1. — Lac Edouard : vue générale sur la partie Nord du lac où se situent les plus grandes profondeurs ; à l'avant plan, la rivière Semliki, qui évacue le surplus des eaux du lac vers le lac Albert (station n° 3118, 5-II-1954).

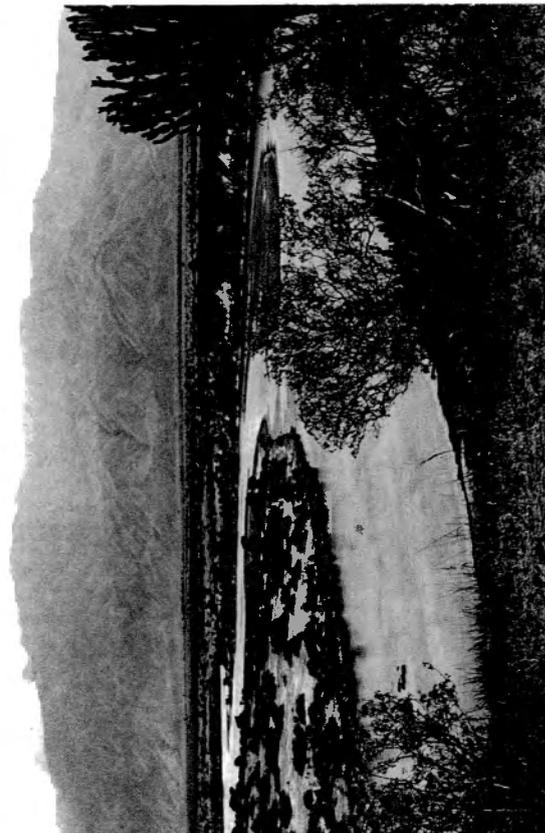


Fig. 3. — La rivière Semliki ayant creusé son lit dans la plaine au Nord du lac Edouard. Savane arbustive à *Euphorbia*.



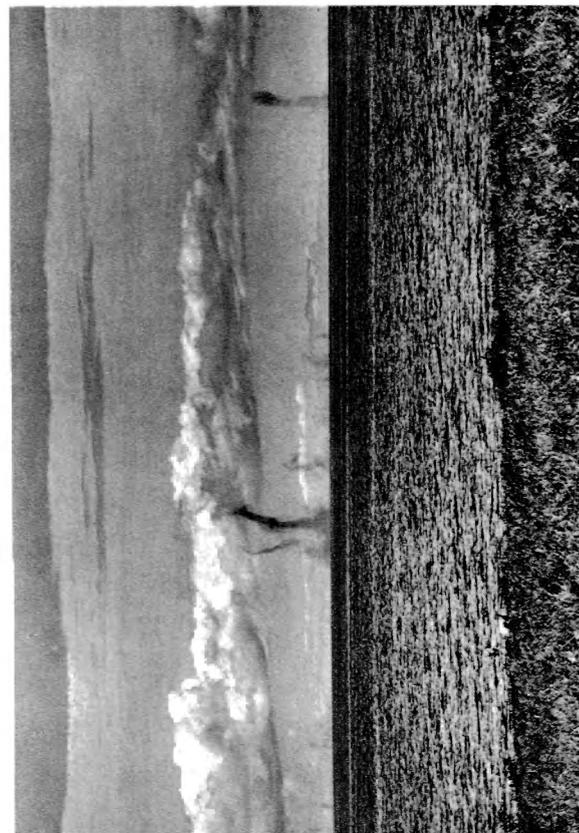


Fig. 1. — Lac Edouard : essaims de *Chaoborus anomalous* EDWARDS montant au ciel comme des colonnes de fumée, tôt le matin, au large de Kiavimonge (rive Nord).

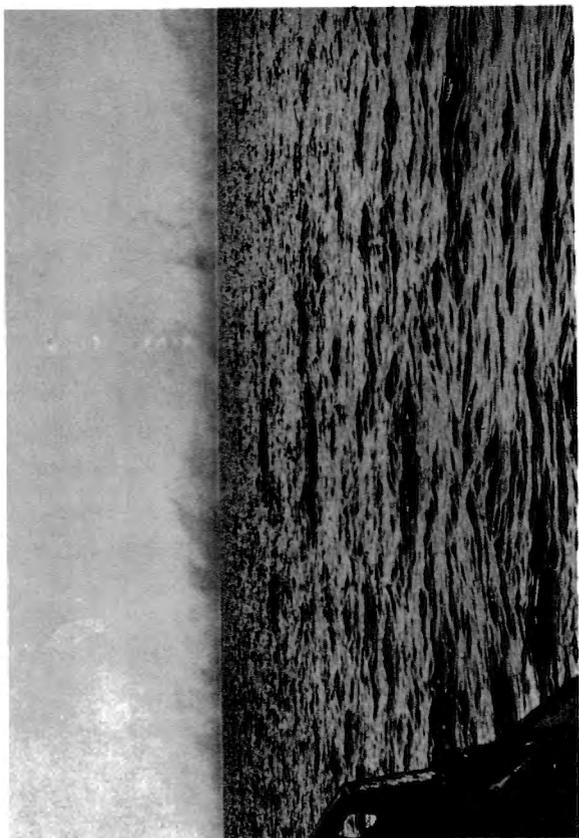


Fig. 2. — Lac Edouard : large de Pilipili ; début de formation d'un nuage de *Chaoborus anomalous* au moment des premières éclosions vers 7 h du matin ; la photo suivante montre l'extension du nuage une heure plus tard.

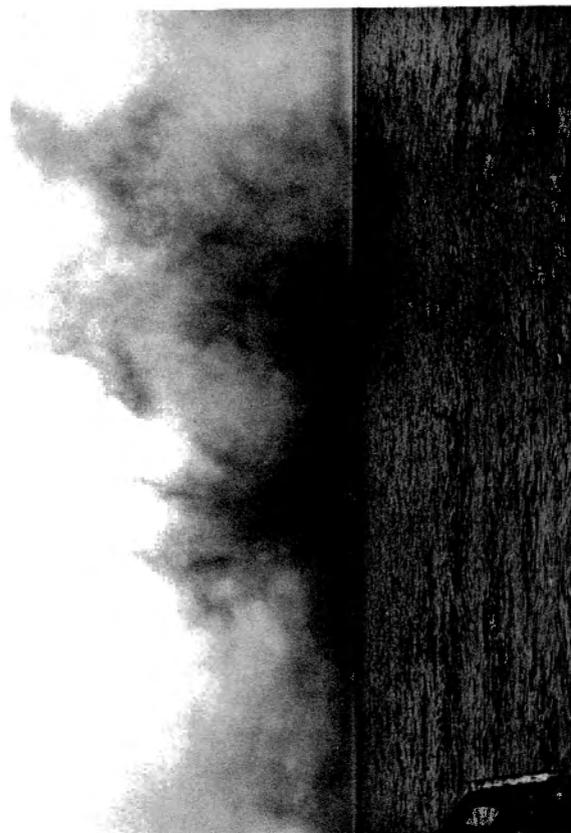


Fig. 3. — Lac Edouard : éclosions massives de *Chaoborus anomalous* en février 1954, au large de Pilipili (côte occidentale) ; nuages très denses et très volumineux, s'étendant sur toute la largeur du lac.



Fig. 4. — Lac Edouard, large Nord : exuvies, adultes et œufs de *Chaoborus* agglomérés à la surface du lac après les éclosions massives ; parmi les poissons, surtout *Barbus* et *Clarias* s'éloignent des rives pour venir brouter cette nourriture abondante.



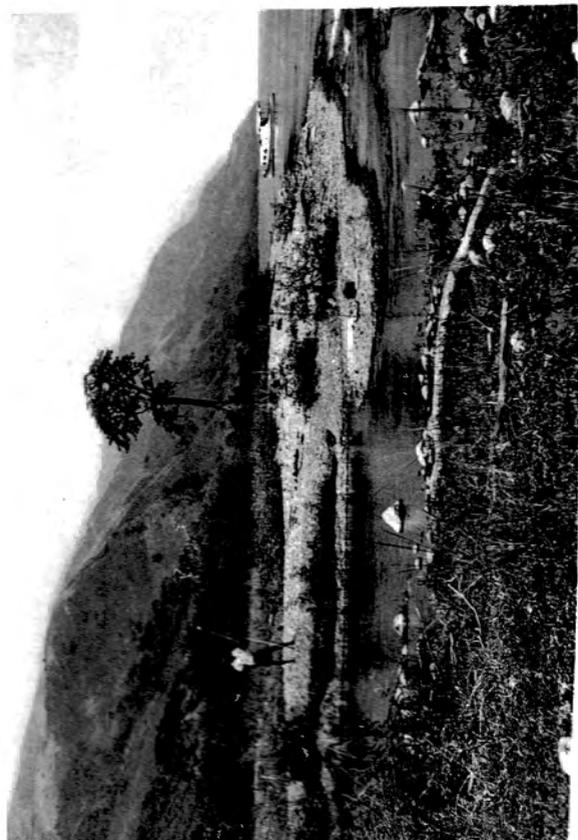


Fig. 1. — Lac Edouard ; embouchure de la rivière Mosenda prenant sa source dans les montagnes qui constituent le bord occidental du graben ; les affluents de la côte occidentale sont peu importants.

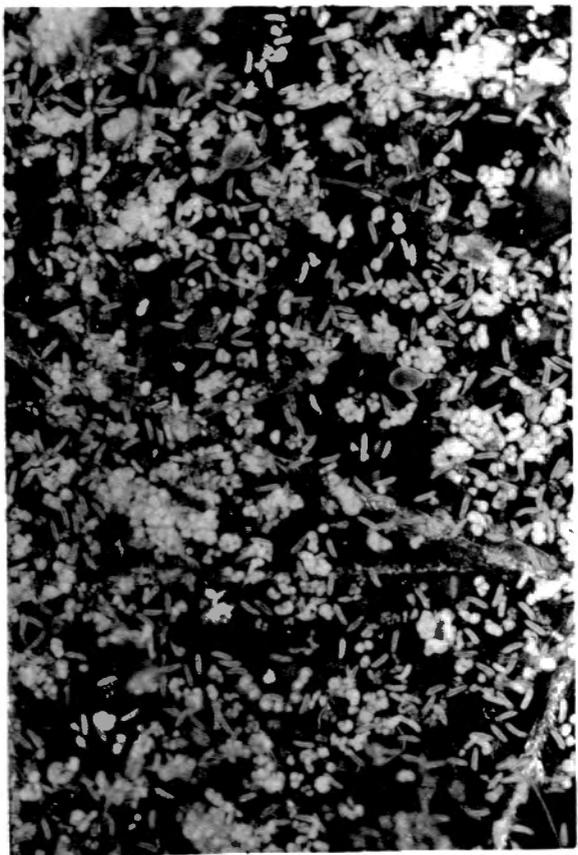


Fig. 2. — Lac Edouard : les œufs cylindriques de *Chaoborus anomalous* EDWARDS forment, avec les fleurs d'eau de *Microcystis* (Cyanophycée sphérique) une couche compacte à la surface du lac s'étendant en bancs sur de très grandes distances (agrandissement microscopique ; station n° 3120, 5-II-1954).



Fig. 3. — Lac Edouard ; côte occidentale (Musenda) ; vue générale sur la partie Sud du lac et la baie de Vitsumbi ; fonds de vase organique à faune benthique très abondante : Oligochètes, Ostracodes, Mollusques, larves de Diptères : *Chironomidae* et *Chaoborus anomalous* EDWARDS.



Fig. 4. — Lac Edouard ; embouchure de la rivière Luniasenge ; la rivière a creusé ses propres alluvions, situées à deux mètres au-dessus du niveau actuel du lac (station n° 3132a, 10-II-1954).





Fig. 2. — Plaine de la Rwindi, près Bwera ; mare à *Lemna* sp ; faune à prédominance d'Odonates et Hémiptères ; *Plea pullula* STAL et *Anisops apicalis* STAL (station n° 3042, 14-VI-1953).



Fig. 4. — Plaine de la Rwindi, près Vitshumbi ; mare à eau laiteuse et fumer d'Hippopotames ; dominance d'Ostracodes, Coléoptères Hydrocanthares (*Pelodytes alluaudi* GUIGNOT) et Hémiptères ; *Plea pullula* STAL, *Anisops apicalis* STAL et *Micronecta scutellaris* STAL (station n° 3051, 14-VII-1953).



Fig. 1. — Plaine de la Rwindi (Sud lac Edouard) ; mare à *Cyperus articulatus* L. ; faune entomologique à prédominance de Coléoptères Hydrocanthares et Hémiptères Hydrocoris : *Plea pullula* STAL, *Anisops apicalis* STAL, *Micronecta denticulata* HUTCHINSON (station n° 3050, 14-VII-1953).



Fig. 3. — Plaine de la Rwindi, près Bwera ; mare à *Jussiaea repens* L. ; éléments dominants : Odonates ; Coléoptères Halplitidae (*Pelodytes alluaudi* GUIGNOT), Dytiscidae (*Hydrovatus* spp) ; Hémiptères : *Plea pullula* STAL, *Enithares rhodopsis* HUTCHINSON, *Anisops* spp. (4 esp.) (station n° 3043, 13-VI-1953).





Fig. 1. — Uganda : Katwe ; cratère principal de la région et son lac salin ; eau rougeâtre ; température de 40° C ; salinité très élevée ; extraction du sel dans de petits étangs artificiels, près de la rive.



Fig. 2. — Uganda, lac cratère de Katwe ; petites mares latérales à végétation de *Cyperus laevigatus* L. ; faune composée d'Acariens, de Coléoptères *Dytiscidae* (3 espèces) et de larves de Diptères : *Aedes* (*Aedimorphus*) *natronius* EDWARDS et *Muscidae* s. l. (station n° 3137, 20-II-1954).



Fig. 3. — Lac Albert : Kasenyi ; végétation littorale et ripicole ; de gauche à droite : *Paspalum*, *Cyperus* (au fond), *Phragmites*, *Aeschynomene*, *Typha* (près rive) abondance de larves fongueuses de *Povilla adusta* NAVAS (station n° 4034, 4031).



Fig. 4. — Lac Albert ; aspect général sur le delta de la rivière Semliki et la plaine alluvionnaire de Kasenyi ; savanne arbustive ; au fond : le bord oriental du graben (vu de l'escarpement de Bogoro).





Fig. 2. — Lac Albert, partie Nord du lac ; aspect général de la baie de Mahagi-port, vue de l'escarpement ; fonds sableu à végétation de *Najas*, *Vallisneria*, *Potamogeton*, etc. (station n° 4086, 16-II-1954).



Fig. 4. — Lac Albert : large embouchure Semliki ; île flottante de végétation ripicole arrachée aux berges de la rivière, et entraînée par le courant et le vent du Sud ; fond de sable alluvionnaire à végétation de *Najas* et *Cladophora* ; abondance de larves de Trichoptères surtout *Leptoceridae* ; habitat typique de *Aphelochetris corbetti* POISSON.



Fig. 1. — Lac Albert : rive orientale (Uganda) ; falaises verticales constituant le bord du fossé tectonique ; chutes de la rivière Nkussi, qui envole également ses eaux vers le lac Victoria.

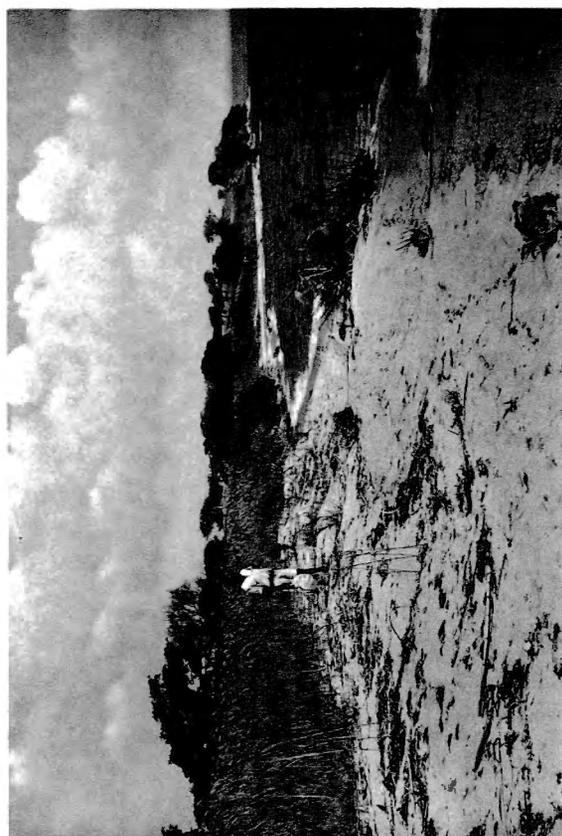


Fig. 3. — Lac Albert : plage de sable entre Kasenyi et Sabe ; touffes de végétation rejetées sur la rive ; faune arénicole pauvre comparativement à celle du lac Tangamika, mais plus variée que celle des lacs Kivu et Edouard (*Cicindela*, *Tridactylus madecassus* SAUSSURE).



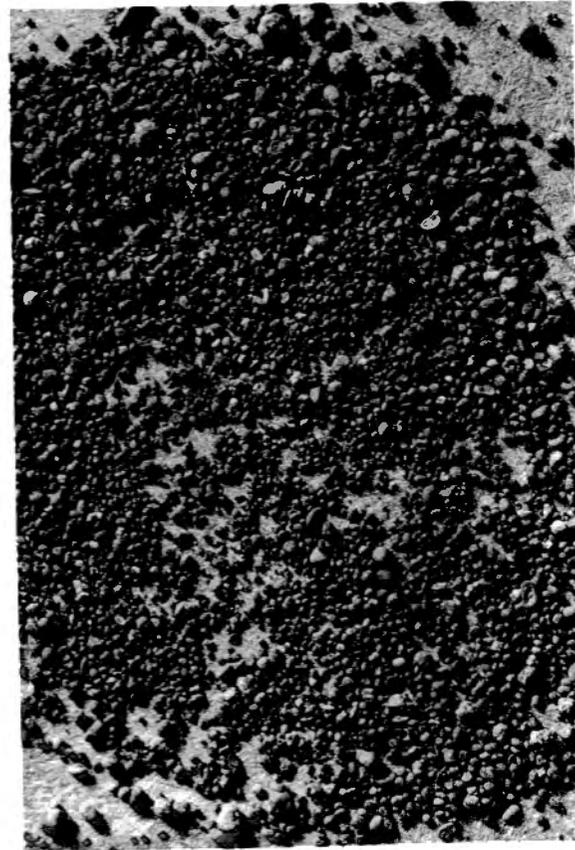


Fig. 1. — Lac Kivu, bassin de Bukavu : sable rouge ; sédiment globuleux blanchâtre formé par destruction de tufs calcaires ; valves d'Ostracodes ; profondeur 10 m (station n° 2155).

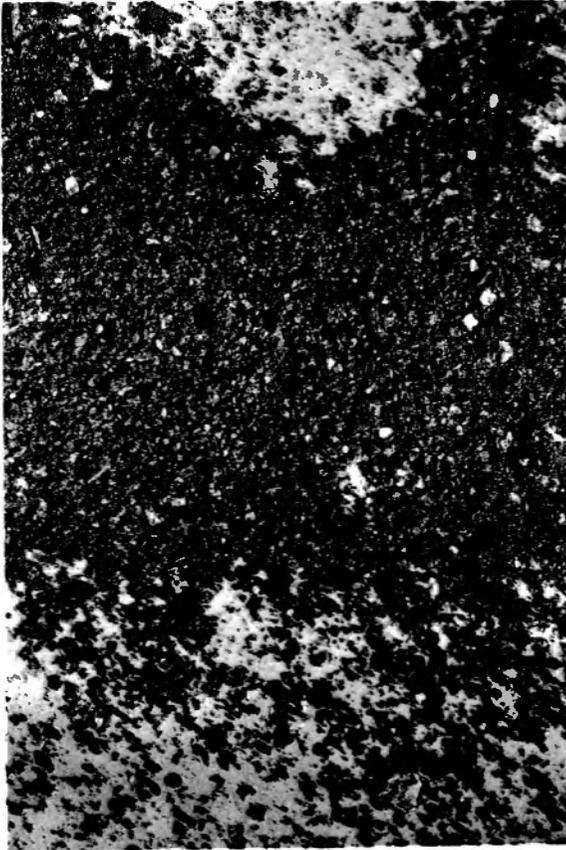


Fig. 2. — Lac Kivu, bassin Ouest de l'île Idjwi, baie de Shaneshi, près de l'embouchure de la rivière Shaneshi : vase organique contenant de nombreux fragments de mica ; larves de Chironomidae : *Tanyppus*, *Procladius* et *Chironomus* type *plumosus* ; profondeur 21 m (station n° 2127, 9-X-1953).



Fig. 3. — Lac Kivu, bassin de Bukavu : vase sableuse recueillie vers 35 m de profondeur ; *Tubificidae*, nombreuses larves de *Chironomus* type *plumosus* et *Tanyppus* (station n° 2115, 8-X-1953).



Fig. 4. — Lac Kivu, baie de Kabuno : vase organique très fine, contenant de nombreuses frustules de Diatomées (milieu acide) ; sédiment putride en permanence, non habité par des animaux benthiques ; profondeur 45 m (station n° 2134).

