

AVANT-PROPOS

En 1952 la Commission administrative du Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique mit à exécution le projet d'envoyer dans l'Est du Congo Belge une Mission scientifique dont le but serait l'exploration approfondie des lacs Kivu, Édouard et Albert, tant du point de vue biologique que chimique (physique).

Il est évident qu'une entreprise de pareille envergure ne pouvait être l'œuvre d'un seul homme et c'est pour cette raison qu'en novembre 1952 on vit débarquer à Goma, petite ville située sur la rive Nord du lac Kivu, une équipe de six chercheurs et un préparateur-technicien. Pendant plus d'un an ces sept hommes se consacrèrent à l'exploration systématique des eaux et des rives des trois grands lacs africains.

La composition de cette Mission « KEA » (Kivu, Édouard, Albert) était la suivante :

A. CAPART, Docteur en Sciences zoologiques, Sous-Directeur de laboratoire à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (aujourd'hui Directeur de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique). Chef de Mission (Zoologie et Physique).

I. ELSKENS, Docteur en Sciences chimiques (Chimie).

A. HULOT, Ingénieur agronome. Chef de la section d'Hydrobiologie de l'Institut national pour l'Étude agronomique du Congo Belge (aujourd'hui chargé par l'UNESCO d'une Mission au Chili) (Ichthyologie).

J. KUFFERATH, Docteur en Sciences chimiques, Directeur du Laboratoire intercommunal de la Ville de Bruxelles. Chef de Mission-adjoint (Chimie).

D. VAN DER BEN, Ingénieur des Eaux et Forêts (Botanique).

J. VERBEKE, Docteur en Sciences, assistant-chef de travaux à l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge (Entomologie).

E. WALSCHAERTS, Préparateur-technicien à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Préparation des collections).

Nous ne reprendrons pas ici l'exposé détaillé des buts de la Mission, ni le récit des explorations qui ont précédé celle-ci; on pourra trouver ces précisions dans le volume général d'Introduction que publiera A. CAPART, Chef de Mission. Dans le programme, une large place avait évidemment été réservée à l'étude aussi détaillée que possible de la faune et de la flore des trois lacs et de leurs rives. Le présent volume est consacré à l'exposé d'un aspect de ces recherches : l'étude des groupements de Spermatophytes aquatiques et semi-aquatiques.

Notre mission n'aurait pu être menée à bonne fin sans l'appui moral et matériel que nous ont prodigué, tant en Europe qu'en Afrique, les milieux scientifiques, administratifs et privés, et nous associons volontiers nos remerciements chaleureux à ceux d'A. CAPART, qui publie dans son volume d'Introduction la liste, d'une longueur réconfortante, de toutes les personnes qui ont bien voulu nous aider dans l'exécution de notre tâche.

Personnellement nous remercions encore ici tous ceux dont l'aide nous a permis de réaliser la partie botanique de notre travail, et c'est d'abord à la Commission administrative du Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique et à son Président M. le Prof^r V. VAN STRAELEN, organisateurs de notre mission, que va notre gratitude, ainsi qu'à la Fondation pour favoriser l'Étude des Parcs nationaux du Congo Belge, qui a mis des crédits à notre disposition afin de nous permettre de finir nos travaux en Belgique; enfin, nous remercions le Comité de Direction de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge qui nous a permis de circuler librement dans certains territoires du Parc National Albert.

Nous remercions bien vivement l'Institut National pour l'Étude Agronomique du Congo Belge, qui nous a donné l'hospitalité, et tout spécialement son Secrétaire Général, M. le Prof^r J. LEBRUN, qui a accepté de diriger ce travail et nous a donné beaucoup de son temps et de ses précieux conseils. Nous lui en sommes profondément reconnaissant et le prions de trouver encore ici l'expression de notre vive gratitude.

En Afrique nous avons reçu un excellent accueil à la Division de Botanique de l'I.N.É.A.C. à Yangambi, où MM. R. GERMAIN et Ch. EVRARD nous ont aidé à établir les premiers classements et les déterminations provisoires, ainsi qu'à la station de recherches de l'I.N.É.A.C. à Mulungu, dont le Directeur, M. F. HENDRICKX, a bien voulu nous permettre de consulter, pendant plusieurs jours, son important herbier. Plus tard, à Bruxelles, MM. le Prof^r G. GILBERT et le D^r R. GERMAIN nous ont aidé à classer et à déterminer dans la mesure du possible les échantillons stériles, plaie des récoltes phytosociologiques africaines.

La détermination d'environ 2.200 échantillons d'herbier et la rédaction du manuscrit ont nécessité un long travail au Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles, où le Directeur, le Prof^r W. ROBYNS, ainsi que tout le personnel tant scientifique que technique nous ont réservé le meilleur accueil. Nous les en remercions vivement.

Dans le but de mieux nous familiariser avec la flore de notre dition, un grand nombre de déterminations a été effectué par nous-même, mais nous ne pouvons passer sous silence les contributions souvent importantes de divers spécialistes de la flore congolaise, qui ont bien voulu nous consacrer beaucoup de leur temps. Qu'ils trouvent encore ici l'expression de notre vive reconnaissance. Il s'agit de :

M^{me} TIMPERMAN-DEWIT, Bruxelles (*Vitaceae*); MM. R. BOUTIQUE, Bruxelles (*Annonaceae*, *Ficus*, *Abrus*); D^r C. E. B. BREMEKAMP, Utrecht (*Rubiaceae*);

R. DELHAYE, Yangambi (*Gramineae*); F. DEMARET, Bruxelles (Mousses et Fougères); G. GILBERT, Bruxelles (*Caesalpiniaceae*, *Mimosaceae*, *Meliaceae*, etc.); Prof^r L. HAUMAN, Bruxelles (*Ulmaceae*, *Sapindaceae*, *Nymphaeaceae*, etc.); D^r A. LAWALRÉE, Bruxelles (*Lemnaceae*, *Compositae*); D^r J. LÉONARD, Bruxelles (*Aeschynomene*, *Euphorbiaceae*); E. PETIT, Bruxelles (*Rubiaceae*, *Compositae*); L. PIÉRART, Bruxelles (*Scleria*); R. STEYAERT, Bruxelles (*Cassia*); R. TOURNAY, Bruxelles (Monocotylées div.); G. TROUPIN, Bruxelles (*Menispermaceae*); P. VAN DER VEKEN, Bruxelles (*Gramineae*, *Cyperaceae*); D^r R. WILCZEK, Bruxelles (*Capparidaceae*, *Crotalaria*, etc.).

Monsieur R. TOURNAY nous a beaucoup aidé dans la mise au point de ce manuscrit, alors que nous étions déjà reparti en Afrique.

Ce travail fut déposé fin 1957. Sa publication a été retardée pour des raisons indépendantes de notre volonté. Entretemps, de nouveaux travaux de systématique sont venus modifier la nomenclature d'un certain nombre d'espèces citées. Quelques espèces ont été scindées en plusieurs autres, ce qui restreint évidemment leur distribution géographique. Une rapide vérification nous a cependant permis de voir que ces changements n'affectent que très peu nos conclusions.

Nos remerciements vont également à M^{me} S. DELBUT, qui s'est chargée de la dactylographie des tableaux d'association et du calcul des spectres biologiques.

Les figures de ce travail ont été dessinées par M. A. ENGELEN.

En terminant cet avant-propos, nous voudrions exprimer toute notre gratitude à l'égard de nos chefs et de nos collègues de la Mission KEA; leurs conseils éclairés, leur camaraderie et leur bonne humeur constituent pour nous un souvenir inoubliable.

LA VÉGÉTATION DES RIVES

DES

LACS KIVU, ÉDOUARD ET ALBERT

INTRODUCTION

Placé devant le problème d'étudier la végétation aquatique et semi-aquatique des lacs Kivu, Édouard et Albert, la première question qui se présentait à nous était de savoir quelle méthode nous allions appliquer au cours de ce travail. Après les premières reconnaissances nous avons rapidement opté pour la méthode phytosociologique, et cela pour deux raisons principales :

1. Une étude sous forme d'un simple inventaire avec description de paysages botaniques aurait présenté un intérêt assez restreint parce que :

a) il s'agissait de régions déjà bien explorées au point de vue floristique par de nombreux botanistes;

b) obligé de nous cantonner dans un nombre restreint de milieux bien définis, milieux d'ailleurs connus pour leur pauvreté floristique, une étude purement systématique ne nous aurait donné que de maigres résultats;

c) la pauvreté floristique, due au nombre élevé d'espèces aquatiques et semi-aquatiques à très large distribution, est encore accentuée par les vicissitudes souvent récentes d'ordre surtout géologique et hydrographique qu'ont subies les trois grands lacs, vicissitudes ayant eu pour résultat un certain appauvrissement de la faune et de la flore. Nous consacrons quelques pages à une tentative d'explication de ces phénomènes au début de la deuxième partie de ce travail.

2. Une étude phytosociologique implique une analyse plus approfondie du milieu dans lequel vivent les associations végétales considérées, ce qui cadrerait évidemment mieux avec les objectifs généraux de notre mission, qui comportaient non seulement un inventaire de la flore et de la faune, mais aussi et surtout une étude écologique des différents milieux considérés.

La méthode adoptée présente cependant de sérieux inconvénients, et — tout en étant convaincu de ses qualités — nous sommes pleinement conscient de ses imperfections :

1. La première difficulté rencontrée est commune à toutes les études phytosociologiques africaines : les régions étudiées sont en général tellement vastes que le botaniste se trouve immédiatement placé devant le dilemme suivant : ou bien étudier en détail de petites régions qu'on considère comme représentatives, et établir un système précis mais n'ayant qu'une valeur strictement locale; ou bien explorer la région dans son ensemble, risquer de passer à côté de détails dont l'importance peut être considérable, et être obligé de nuancer, et même de perdre un peu de la clarté du système syngénétique. Nous croyons que les deux méthodes ont leur utilité et peuvent se compléter mutuellement; les circonstances — principalement le fait que nous avons participé à une mission qui explorait trois grands lacs à la fois (600 km à vol d'oiseau de Bukavu à Mahagi-Port) — nous ont forcé d'adopter la seconde de ces deux solutions.

2. Un autre inconvénient grave est le suivant : dans l'état actuel de nos connaissances nous ne parvenons à déterminer qu'environ 80 à 85 % de nos récoltes, le reste étant constitué d'échantillons stériles, incomplets ou mal connus et par conséquent indéterminables. En outre, il faut tenir compte d'un certain pourcentage probable d'erreurs de détermination. Il convient par conséquent d'être fort prudent dans l'interprétation des données, et notamment dans les conclusions tirées des spectres floristiques et biologiques.

3. Dernier inconvénient, personnel celui-ci : au moment de commencer notre mission nous venions de terminer nos études et mettions pour la première fois le pied en Afrique; ceci constituait évidemment un obstacle de plus à l'application de la phytosociologie, discipline de synthèse. Le lecteur verra que, plutôt que de dissimuler nos difficultés, nous n'avons pas hésité à les exposer dans ce travail. D'ailleurs, beaucoup de problèmes ont pu être résolus en Belgique grâce aux discussions fructueuses que nous avons pu avoir à Bruxelles avec divers phytosociologues, principalement MM. J. LEBRUN et J. LÉONARD.

*
**

L'étendue de la région considérée, les gigantesques bouleversements géologiques dont elle a été le théâtre, les différences d'altitude, etc., y créent une diversité de milieux d'une variété infinie, et on mesure tout l'intérêt que peut présenter l'étude de certains problèmes dans un pays aussi varié.

L'étude de la végétation aquatique et semi-aquatique des lacs sous l'angle phytosociologique ne présente pas seulement un intérêt scientifique pur; elle peut également apporter des éléments précisant l'écologie des lacs et ainsi contribuer à leur exploitation plus rationnelle. Citons, à titre d'exemple, l'étude des frayères des différentes espèces de poissons; celle des milieux de prédilection de certains

insectes jouant un rôle important dans la nutrition de ces mêmes poissons; les phénomènes d'atterrissement; les usages multiples en économie coutumière dont sont l'objet des plantes telles que le papyrus (cordes, toitures), les roseaux (constructions provisoires), les *Typha*, les *Aeschynomene* (flotteurs pour filets de pêche), etc.; ces études peuvent donc contribuer à faciliter dans une certaine mesure l'existence du principal intéressé en ce qui concerne les résultats de notre mission : l'indigène.

Dans une première partie de ce travail nous étudierons en général les conditions écologiques des lacs et de leurs rives. Dans la deuxième partie, après une introduction tendant à expliquer certaines absences floristiques, nous décrirons les différentes associations végétales aquatiques et semi-aquatiques, et dirons quelques mots de la végétation forestière édaphique.

PREMIÈRE PARTIE

Le milieu.

Ce sont les milieux aquatiques et ceux des sols hydromorphes qui nous intéressent tout particulièrement ici. Aussi nous passerons rapidement en revue des aspects tels que la géographie, la géomorphologie, le climat général, etc., pour étudier un peu plus en détail la nature des eaux ainsi que les caractéristiques des rives des trois grands lacs.

CHAPITRE PREMIER.

LA GÉOGRAPHIE PHYSIQUE.

1. LE CADRE GÉOGRAPHIQUE.

Les coordonnées géographiques des trois grands lacs sont les suivantes :

Lac Kivu :

- N. 1°34'30'' de latitude Sud (extrémité Nord de la baie de Kabuno).
- S. 2°30' de latitude Sud (bassin de Bukavu).
- O. 28°50' de longitude Est.
- E. 29°23' de longitude Est.

Lac Édouard :

- N. L'équateur passe à 9 km au Nord de l'extrémité du lac.
- S. 0°45' de latitude Sud (baie de Vitshumbi).
- O. 29°15' de longitude Est.
- E. 29°55' de longitude Est.

Lac Albert :

- N. 2°15' de latitude Nord (embouchure du Nil Victoria).
- S. 1° de latitude Nord.
- O. 30°20' de longitude Est.
- E. 31°25' de longitude Est.

La région étudiée s'étend donc entre les latitudes extrêmes de 2°30' Sud (Bukavu) et 2°15' Nord (embouchure du Nil Victoria), soit sur un total de 4°45', ce qui représente quelque 600 km à vol d'oiseau.

Les rives occidentales du lac Albert se trouvent en territoire congolais, province de l'Ituri, les rives orientales sont ugandaises; le lac Édouard est partagé de la même façon entre la province du Kivu et l'Uganda. Le lac Kivu est coupé également, suivant un axe approximativement Nord-Sud, par la frontière entre le Congo Belge et le Ruanda-Urundi.

2. LA PHYSIOGRAPHIE.

(D'après A. CAPART et L. CAHEN.)

A. — Les lacs Kivu, Édouard et Albert occupent des portions du vaste « graben » de l'Afrique centrale, immense dépression bordée de chaînes de montagnes et faisant partie d'un vaste système de régions déprimées longées par des failles, système qui s'étend de la Syrie au Mozambique.

La partie du graben située en territoire congolais décrit un arc de cercle à concavité tournée vers l'Est, sa partie méridionale affectant essentiellement la direction SSE-NNW, la partie septentrionale, dans laquelle sont situés les trois lacs étudiés par notre Mission, étant dirigée SSW-NNE. Le point de rencontre de ces deux directions se situe au Sud du lac Kivu (fig. 1).

Il s'agit là évidemment d'un schéma extrêmement simplifié que nous détaillerons un peu plus en décrivant chaque lac séparément.

Dans les grandes lignes nous pouvons distinguer dans notre dition, du Nord vers le Sud :

Le lac Albert, avec à son extrémité Nord l'embouchure du Nil Victoria, très proche de l'exutoire du lac, le Nil blanc. A l'Ouest se trouve le prolongement des monts Mitumba, appelés les monts Bleus, à l'Est les chaînes moins importantes de l'Uganda. Au Sud-Ouest et au Sud nous avons ensuite la vaste plaine de la Semliki qui se prolonge jusqu'au lac Édouard et qui en son milieu est comme repoussée vers l'Ouest par l'énorme massif du Ruwenzori.

Vient ensuite le lac Édouard, bordé à l'Ouest par les monts Mitumba qui longent le lac sur une grande partie de sa rive, au Nord par la plaine de la Semliki, rivière qui forme l'exutoire du lac; au Nord-Est se trouve le Kazinga Channel, communiquant avec le lac George, à l'Est la chaîne basse des monts de l'Uganda, souvent séparée du lac par une plaine plus ou moins large; finalement, au Sud-Ouest, au Sud et au Sud-Est nous voyons la plaine des Rwindi-Rutshuru, séparée en deux parties inégales par la chaîne des monts Kasali.

Cette plaine, au Sud, vient buter contre le massif impressionnant des volcans Virunga, de formation très récente, et qui en cette région forme la ligne de séparation entre les eaux du bassin du Nil et celles du fleuve Congo. Elle est posée plus ou moins perpendiculairement à la direction générale du graben.

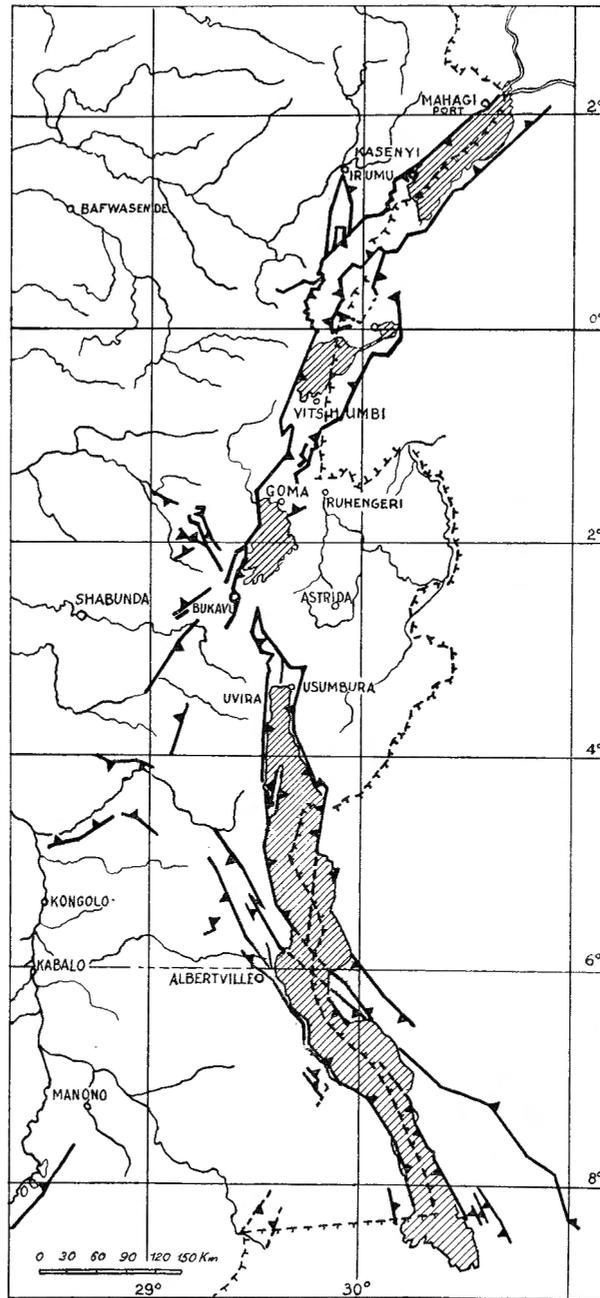


FIG. 1. — Schéma général du fossé tectonique centre-africain.
(L. CAHEN, 1954).

Une vaste plaine de lave descend graduellement vers le lac Kivu, situé dans une région à relief encore plus complexe et plus tourmenté que celui de la région des lacs Édouard et Albert, bordé à l'Est par les volcans éteints Kahuzi et Biega et par une partie des monts Mitumba, au Nord par les plaines de lave et les Virunga, à l'Ouest par les collines et les montagnes du Ruanda-

Urundi, et au Sud par les épanchements basaltiques que traverse l'exutoire du lac vers le Tanganika, la rivière Ruzizi. Contrairement aux lacs Édouard et Albert, le lac Kivu est parsemé de nombreuses îles, dont la plus importante est l'île Idjwi, longue d'une trentaine de km, avec des montagnes culminant à plus de 2.000 m.

B. — Notre dition fait donc partie de deux bassins hydrographiques distincts, situation d'ailleurs tout à fait récente, car nous verrons dans le chapitre consacré à la géologie que le lac Kivu faisait à l'origine partie du bassin du Nil. Nous donnons ci-après une brève description de ces deux parties des bassins, empruntée aux rapports non encore publiés d'A. CAPART.

I. Bassin du fleuve Congo. — Le lac Kivu, entouré de toutes parts de montagnes élevées et proches du lac, ne reçoit aucune rivière importante. Signalons toutefois au Nord-Ouest (Sake) la rivière Mtayo, et au Nord-Est (Kisenyi) la Sebeya. La surface totale du bassin étant d'environ 7.300 km² (E. DEVROEY), et celle du lac de 2.300 km², il s'ensuit que la surface drainée par le lac Kivu est de 7.300 - 2.300 = environ 5.000 km².

Le plan d'eau actuel se trouve à une altitude de 1.462 m. Ses variations sont peu importantes et ne dépassent pas l'ordre d'un mètre.

La surface du plan d'eau est estimée à 2.370 km², les îles couvrant une surface totale d'environ 315 km².

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 de moins de 50 m de profondeur, c'est-à-dire celles qui ont une importance biologique actuelle du fait qu'elles sont aérées en permanence, occupent une surface de 280 km², soit moins de 12 % de la surface totale du plan d'eau. On conçoit, dans ces conditions, que la surface des eaux de 0 à 6 m de profondeur, qui sont les seules colonisées par les plantes supérieures, est tout à fait insignifiante.

Le volume total des eaux est estimé à 583 km³. L'exutoire du lac, la Ruzizi, évacue environ 70 m³/s, soit ± 2,2 km³ par an. Il faudrait donc près de 265 ans pour arriver au renouvellement complet des eaux du lac. Vu les différences de densité existant dans le lac, il est impossible d'envisager le renouvellement des eaux d'une façon aussi simpliste. Ce sont surtout les eaux moins denses de la couche superficielle, soit de 0 à 50 m de profondeur, qui alimentent l'exutoire. Leur volume est estimé à ± 14 km³ et de ce fait le renouvellement de la couche serait effectué en 7 ans, ce qui est fort rapide.

II. Bassin du Nil. — Les flancs septentrionaux des volcans Virunga, les pentes des monts Kasali, celles des monts Mitumba où se trouve l'escarpement de Kabasha, et celles du Kigezi en Uganda sont drainées par trois rivières, dont le cours inférieur coule dans la vaste plaine des Rwindi-Rutshuru, et qui se jettent dans le lac Édouard : la Rwindi au Sud-Ouest, la Rutshuru au Sud et

l'Ishasha au Sud-Est. La plaine en question est en grande partie d'origine lacustre. D'autres rivières permanentes d'une certaine importance, et qui ont leur embouchure sur la rive Ouest du lac, sont la Lula et la Talia. Enfin, au Nord, entre le déversoir de la Semliki et le canal de Kazinga, se trouve l'embouchure de la Lubilia. La surface du plan d'eau du lac Édouard est estimée à 2.325 km²; sa largeur atteint généralement 30 à 40 km et l'on mesure de Vitshumbi à la Lubilia environ 80 km.

Le plan d'eau est situé à une altitude de 912 m environ.

La profondeur maximum est de 117 m. Les eaux d'une profondeur de 0 à 40 m représentent une surface de 1.562 km², tandis que les eaux profondes de 40 à 117 m n'ont que 760 km² et 57 km³. On voit donc que la configuration des rives du lac se prête beaucoup mieux que celle du Kivu à l'installation d'une végétation aquatique et semi-aquatique.

Le volume total des eaux du lac peut être estimé à 90 km³, 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 qu'une profondeur moyenne d'environ 40 m. Son exutoire, la Semliki, évacue environ 100 m³/s, ce qui correspond par an au 1/30^e du volume total des eaux du lac. La vitesse de renouvellement des eaux de ce lac est donc moyenne. 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 1.000 ans.

Sur la rive orientale du lac Édouard, un peu au Sud de la baie de Katwe, débouche le Kazinga Channel, large chenal 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 en est vaseux; le lit est certainement encombré d'une importante masse de sédiments. Il est bordé sur presque toute sa longueur de falaises hautes de 6 à 10 m. Actuellement cette voie d'eau est dépourvue de courant.

Le lac George est une cuvette noyée, de faible profondeur, sa surface est d'environ 370 km², sa profondeur moyenne ne doit pas dépasser 2 m. Les profondeurs plus fortes représentent des cratères noyés ou d'anciens thalwegs 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.

La Semliki évacue donc les eaux du lac Édouard vers le lac Albert; elle parcourt les plaines de la haute et de la basse Semliki en décrivant un large arc de cercle autour des contreforts du Ruwenzori, et reçoit un certain nombre de tributaires provenant de ce massif, ainsi que des monts Mitumba. Avant de pénétrer dans la plaine basse, elle connaît de fortes dénivellations, aussi ses eaux sont-elles chargées de sédiments qui continuent, en se déposant, à construire de plus en plus loin dans le lac Albert le delta de la rivière et de déposer au

large, jusqu'à près de 50 km, des sédiments fins. Ce sont en grande partie les alluvions de la Semliki qui constituent les bas-fonds du Sud du lac.

Le plan d'eau du lac est situé à une altitude voisine de 616 m au-dessus du niveau de la mer. Les fluctuations sont importantes, de l'ordre de 3 à 4 m; nous y reviendrons plus loin.

Le lac, en forme de rectangle, a son grand axe orienté NNE à SSW, 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 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. Il est possible que des sondages plus nombreux mettront en évidence dans ce sillon des endroits légèrement plus profonds et situés plus au Nord.

Le lac Albert est donc le moins profond des quatre lacs de l'Est Congolais, le plus profond étant le Tanganika avec une profondeur maximum de 1.470 m (c'est le lac le plus profond du monde après le Baïkal) et une profondeur moyenne située aux environs de 1.000 m. Au lac Albert, les eaux de plus de 50 m de profondeur n'occupent qu'une surface estimée, au plus, à 200 km², ce qui est fort minime en comparaison de la surface totale du lac, qui est d'environ 5.600 km².

On peut estimer la profondeur moyenne à environ 25 m. Le volume des eaux est par conséquent voisin de 140 km³.

C. — Pour terminer ce chapitre nous donnons ci-après une rapide description des rives de chacun des trois lacs (d'après A. CAPART).

I. Le lac K i v u . — Le relief de la région du lac Kivu est extrêmement complexe et accidenté; son passé géologique est un des plus mouvementés du globe. Les causes les plus diverses sont à la base de cette situation.

La rive occidentale, au lieu d'être rectiligne comme dans les autres lacs, est fracturée en dents de scie qui recoupent la direction générale de la faille principale sous un angle de 20 à 30° et est dirigée vers le Nord-Est. Il en résulte la série de baies profondes, presqu'îles et îles si caractéristiques de la côte occidentale. Au Sud de Kalehe cependant, le relief primitif ancien a été modifié profondément par l'épais recouvrement de laves provenant du massif volcanique du Kahuzi situé à quelques dizaines de kilomètres des bords du lac. Ces coulées de laves déjà fort anciennes sont altérées et leur relief est adouci, et déjà par places, fortement sculpté par l'érosion.

Au Nord-Est se trouve la grande baie de Kabuno, presque séparée du lac et ne communiquant plus avec lui que par l'étroite passe de Nzulu, large d'une cinquantaine de mètres, profonde de 15 m seulement, et bordée de falaises impressionnantes. Une baie latérale de Kabuno, la petite baie de Sake, a été séparée du lac par la coulée de lave de 1938. C'est dans cette baie qu'aboutit la rivière Mtayo; l'excédent des eaux apportées filtre à travers les laves.

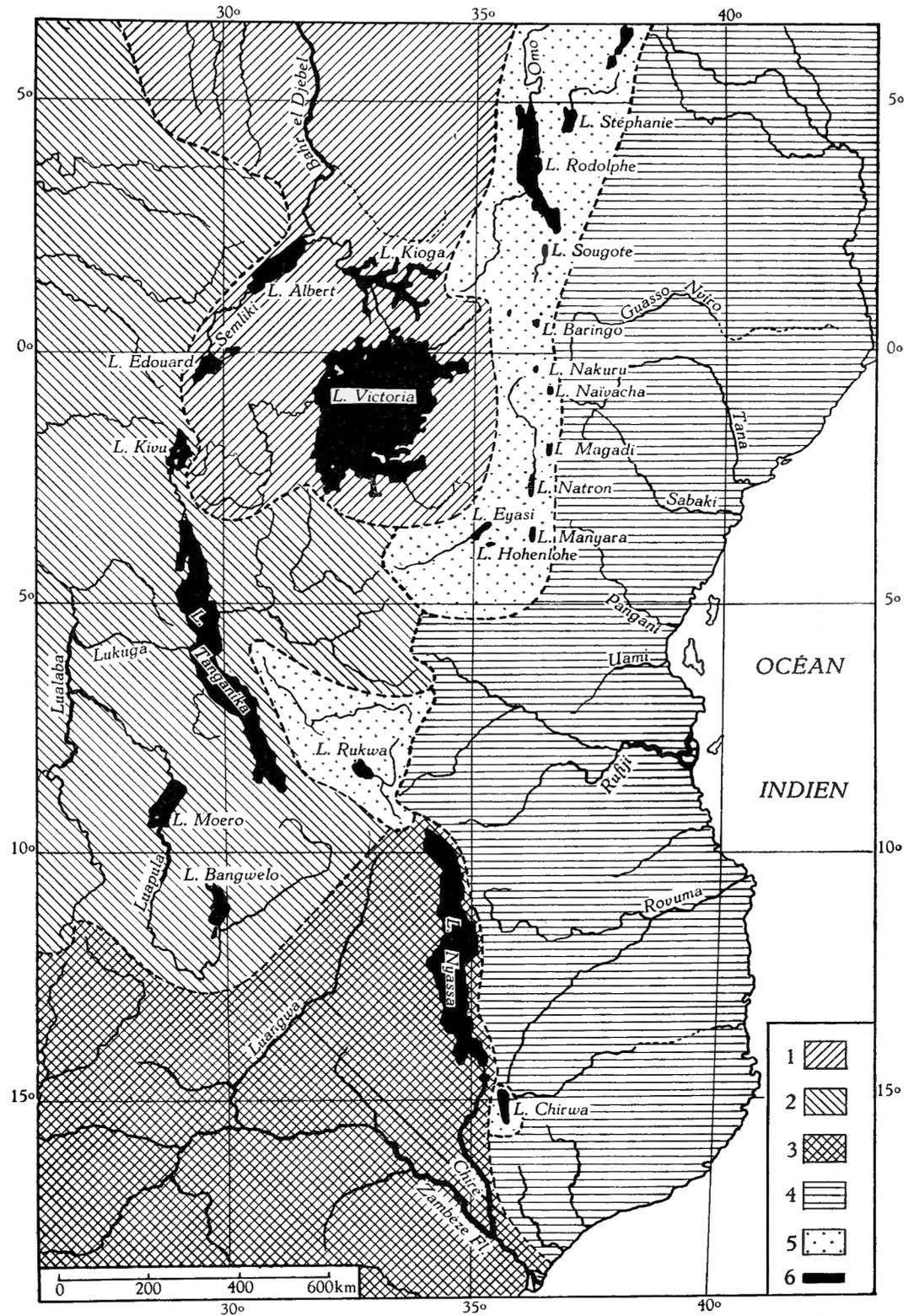


FIG. 2. — Les grands lacs et les bassins hydrographiques de l'Afrique orientale (F. MAURETTE, 1938).

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.

Toute la rive Nord du lac, de Sake à Kisenyi, est bordée par l'énorme champ de lave provenant des coulées des Virunga et qui s'élève en pente douce vers les volcans qui lui ont donné naissance et le dominant parfois de plus de 2.000 m d'altitude. En arrivant au lac, les coulées de lave, qui le surplombent rarement de plus de quelques mètres, se sont figées brusquement au contact de l'eau et ont formé des parois sous-lacustres à pentes très fortes et même verticales ou en surplomb.

La plaine de lave est de plus littéralement grêlée de nombreux cônes volcaniques. D'autres se trouvent au bord du lac (mont Goma), en son plein milieu (île Tshegera) ou sous sa surface (volcans Kea, Lea, Mya).

Quant à la rive occidentale, le bord du graben y apparaît peu clairement. Le lac est dominé par les hauteurs du Ruanda d'aspect mamelonné où de profondes entailles ont été creusées par un réseau hydrographique dense, formant parfois des baies étroites et profondes faisant penser aux fjords norvégiens.

Le lac est en outre jalonné de nombreuses îles prolongeant les presqu'îles des rives orientale et occidentale, ou, comme l'île Idjwi, avec son escarpement culminant à plus de 2.000 m, faisant partie d'une crête, se trouvant dans l'axe du lac et séparant celui-ci en deux parties allongées, dans laquelle on a retrouvé d'anciens thalwegs s'inclinant en pente douce vers le Nord.

II. Le lac Édouard. — Le Sud du lac est bordé par la vaste plaine alluvionnaire des Rwindi-Rutshuru. Ces deux rivières, lors de crues brusques et spectaculaires, charrient quantité d'alluvions et construisent d'importants deltas. Celui de la Rutshuru surtout est très grand et de multiples bras de la rivière s'y perdent parmi les champs d'hélophytes. Ailleurs de grandes baies peu profondes et assez vaseuses, à rives très basses, peuvent être observées : Kabare, Vitshumbi, Mwiga.

Cette plaine alluviale se continue le long de la rive Sud-Ouest du lac et s'étend jusqu'à l'escarpement de Kabasha. Il y coule deux rivières : la Lula, aboutissant au fond de la baie de Kamande, et la Talia, dont l'avancée sableuse sépare la baie de Kamande de celle de Pili-pili.

A partir de Pili-pili la rive occidentale est longée sur toute sa longueur par les escarpements rocheux des monts Mitumba, dont les pentes fortes se continuent sous le plan d'eau du lac (voir cartes bathymétriques par A. CAPART). Au débouché des torrents et rivières on observe des deltas sableux plus ou moins étendus, souvent creusés de méandres anciens, transformés en étangs ou bras morts qui témoignent d'un niveau ancien du lac plus élevé d'environ deux mètres. Les rivières ont ensuite recreusé leurs propres sédiments, à la suite de l'abaissement ultérieur du niveau du lac, et repris dans leur cours inférieur un trajet rectiligne.

La rive Nord du lac est jalonnée par les plaines de la Semliki, de la Lubilia et du lac George. La pointe méridionale du Ruwenzori sépare la première de ces plaines de la seconde.

Plus à l'Est nous rencontrons la région volcanique de Katwe. Sur une grande surface existe bon nombre de volcans du type explosif. Ces cratères sont généralement peu élevés au-dessus du niveau 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 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. Aujourd'hui l'extraction des sels se poursuit.

D'autres cratères sont actuellement sous 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.

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 important delta sous-lacustre.

L'existence de grandes plaines alluviales au Nord, à l'Est et au Sud du lac établit donc une large communication entre la plaine de la Semliki, d'une part, et celle de la Rwindi-Rutshuru, d'autre part.

III. Le lac Albert montre, pour ce qui est du relief de ses rives, une grande analogie avec les aspects du lac Édouard. Ici également, le lac est bordé au Sud par une vaste plaine alluviale dans laquelle coule la Semliki, qui construit un très important delta avec de nombreux bras et qui s'avance loin dans le lac.

L'extrémité Sud-Ouest du lac est caractérisée par de nombreuses baies très peu profondes, vaseuses, à rives basses et marécageuses, couvertes d'immenses champs de végétation semi-aquatique. Ce type de rive se continue jusque près de Kasenyi. La rive Sud-Ouest jusqu'à la baie de Pole-pole est séparée de l'escarpement par les plaines de Kasenyi et de Kawa, couvertes de savanes herbeuses avec d'étroites galeries forestières.

A partir de la baie de Pole-pole, jusque près de Mahagi-Port, c'est le bord même du graben qui constitue la rive du lac. C'est un massif montagneux important avec des sommets culminant à plus de 2.400 m d'altitude.

La paroi rocheuse est entaillée par de très nombreuses vallées de rivières ou de torrents qui construisent des deltas alluvionnaires dont le plus important est celui de la Kakoi, appelé plaine de Ndaro. Généralement ces cônes alluvionnaires sont bordés de plages sableuses ou à galets.

La forme symétrique des deltas de la rive congolaise semble démontrer que les courants côtiers sont pratiquement inexistantes et que l'influence des houles de directions différentes se compensent. Il n'en va pas de même sur la côte anglaise où des pointes de sable se constituent vers le Nord.

Un peu au Sud de Mahagi-Port l'escarpement s'écarte du lac, diminue de hauteur et disparaît à hauteur de l'embouchure du Nil-Victoria. Entre l'escarpement et le lac s'étale la plaine de Mahagi-Port, étroite d'abord, et devenant graduellement de plus en plus large.

L'extrémité Nord du lac est occupée par l'embouchure du Nil-Victoria et le début du Nil-Albert, exutoire du lac. C'est un paysage de rives basses, marécageuses par endroits et couvertes de savanes.

La rive orientale est formée par le bord même du graben, à l'exception des régions de Butiaba et de Kaiso, où une plaine alluvionnaire sépare la rive du lac du pied des escarpements.

CHAPITRE II.

LA GÉOLOGIE.

1. HISTOIRE GÉOLOGIQUE DES FOSSÉS TECTONIQUES.

Il est évident qu'une description détaillée de la géologie d'une région aussi vaste et aussi complexe que notre dition serait un travail de longue haleine et devrait être confié à des spécialistes. Aussi nous bornerons-nous ici à transcrire quelques lignes de l'important ouvrage de L. CAHEN (1954), travail de synthèse consacré à la géologie du Congo Belge. Voici ce que dit cet auteur dans son chapitre XVII, intitulé : « Les fossés tectoniques et le volcanisme récent » :

« Que les fossés tectoniques ne sont pas de simples vallées d'érosion est attesté par la présence de failles vues par de nombreux observateurs, la netteté des escarpements, l'existence de facettes de rajeunissement indiquant leur âge relativement récent. A ces failles sont associées des brèches, des sources thermales et des épanchements volcaniques.

» 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 chiffres sont comparables à ceux qui caractérisent des fossés d'autres régions, mais diffèrent nettement de celui 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 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*.

» La puissance considérable des séries lacustres des lacs Albert et Édouard est de nature à faire rentrer ces deux fossés, et en tout cas celui du lac Albert, dans la même catégorie que le Tanganika, dont le fond a été réellement effondré.

» 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 principales venues basaltiques sont liées aux failles de direction SO-NE du fossé lac Kivu-lac Édouard-lac Albert.

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

» Ils sont localisées 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. Il semble cependant qu'il existe des failles parallèles à l'axe du Mufumbiro.

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

» La région des fossés tectoniques contient d'abondantes sources thermo-minérales qui sont généralement considérées comme liées à des failles.

» 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. Ces couches s'appuient par faille sur le socle ancien.

» Durant le Quaternaire, des failles se sont produites à plusieurs reprises; des failles postérieures à la Série de Kairo et antérieures à la Série de la Semliki (failles Kamasiennes) ont été notées. 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.

» Aucune série lacustre antérieure à la série de Kairo n'est connue dans le fossé haute Semliki-lac Édouard. Des failles éventuelles anté-Miocènes n'ont donc pu y être décelées.

» Les renseignements chronologiques pour les régions des 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.

» Pour la formation du fossé du Tanganika Nord, deux épisodes tectoniques successifs ont été admis.

» Le fossé du Tanganika s'est au moins accentué au cours du Pléistocène moyen. Rien ne permet jusqu'ici de dater avec sécurité les mouvements antérieurs.

» Enfin, le plus récent effondrement du Tanganika, postérieur à des basaltes attribués à la phase III, serait Pléistocène moyen ou supérieur. »

2. QUELQUES DONNÉES PALÉOCLIMATIQUES.

(D'après WAYLAND, 1934; voir J. LEBRUN, 1947.)

Le Centre Africain a connu, au cours de son passé géologique, les climats les plus divers. Signalons d'abord, au Carbonifère et au Permien, une période froide et humide caractérisée par la flore à *Glossopteris*. Le climat se serait ensuite réchauffé, passant par des alternances de sécheresses et d'humidité, pour devenir finalement très aride à la fin de la période du Karroo (Réthien).

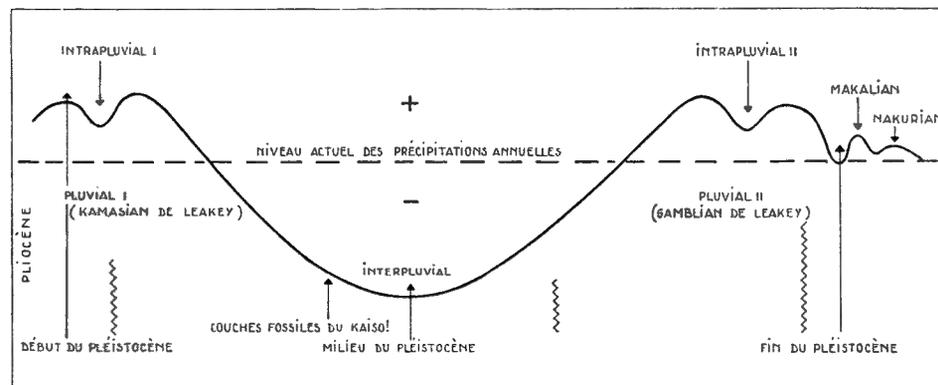


FIG. 3. — Variations des précipitations atmosphériques et principaux mouvements tectoniques (lignes brisées verticales) au cours du Pléistocène en Afrique centro-orientale (d'après WAYLAND, 1934).

Les couches du Système du Kalahari se seraient ensuite déposées « au cours d'une période climatique tropicale assez humide qui a précédé une période sèche à tendance désertique » (ROBERT, 1942).

Mais c'est surtout à partir de la fin du Tertiaire qu'il devient intéressant pour nous de suivre l'évolution du climat de notre région. On a constaté qu'aux glaciations des régions septentrionales correspondaient en Afrique des périodes à climat froid et humide. J. LEBRUN a publié une figure très parlante adaptée d'après un graphique du mémoire de WAYLAND (1934) (voir fig. 3).

La fin du Pliocène a été marquée par un regain de pluviosité qui culmine dans le grand pluvial k a g é r i e n dont les dépôts sont connus aux lacs Albert et Édouard et dans le Sud du bassin du Kasai. (Cette période est antérieure à celle schématisée dans la fig. 3.)

Il lui fait suite une période plus sèche, dont on sait peu de chose, à laquelle succède la période pluviale bien marquée du K a m a s i e n (voir fig. 3), interrompue par un fléchissement relatif de la pluviosité, et qui a laissé des traces dans tout l'Est, le Sud et même l'Ouest du Congo. Au cours de cette période se produisent d'importants mouvements tectoniques, surtout dans la région des lacs Albert et Édouard, qui tendent à créer le relief actuel.

Cette première période pluviale est suivie par une longue période interpluviale aride, étendue sur une grande partie du Pléistocène. Au cours de cette période se seraient déposées les couches fossilifères du Kaiso. Sa fin est marquée par des mouvements tectoniques très accusés qui séparent les lacs Édouard et Albert, jusqu'alors réunis, et rapprochent beaucoup la configuration générale du pays de son relief actuel. Deux phases tectoniques se sont manifestées dans la région du lac Kivu et de la partie septentrionale du lac Tanganika, durant le Pléistocène moyen.

Un regain d'humidité amène le G a m b l i e n, interrompu lui aussi par un fléchissement de la pluviosité.

Tout à la fin du Pléistocène se situe une nouvelle période, assez brève, d'abaissement de la pluviosité, elle-même suivie par une petite période pluviale correspondant à l'époque m a k a l i e n n e. Une dernière oscillation comprenant une courte période sèche et une brève période pluviale, cette dernière correspondant à l'époque n a k u r i e n n e, nous conduit aux temps actuels.

3. ORIGINE DES LACS.

(D'après J. LEBRUN et L. CAHEN.)

Ceux-ci doivent, dans l'ensemble, leur origine à la formation des fossés, mais leur figure actuelle s'est formée graduellement.

Dès le Pliocène, la dépression du graben est dessinée dans l'Est de l'Afrique, mais son relief est beaucoup moins accusé qu'il ne l'est actuellement.

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.

Durant le Kagérien, l'inter-Kagérien-Kamasien et tout le Kamasien *sensu lato* (Pléistocène inférieur et moyen), les lacs Albert et Édouard ne formaient qu'une 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 (voir A. CAPART), communiquait avec le lac unique Albert-Édouard.

Cet ensemble s'est disloqué au cours du Pléistocène, le lac Albert-Édouard se scindant en deux; le lac Édouard était alors beaucoup plus grand qu'actuellement; il comprenait le lac George et son plan d'eau était probablement situé entre 1.000 et 1.200 m. C'est plus tard, mais toujours pendant la grande période interpluviale du Pléistocène, que se seraient déposées les couches de Kaiso, accumulées au fond du lac Kaisien. D'après les géologues, ces sédiments ont été déposés en eau peu profonde. Le grand lac Kaisien, à ce moment déjà, était partiellement desséché et fragmenté en diverses pièces d'eau.

Au cours de cette période interpluviale émergèrent pour la première fois les terres basses actuellement étendues au Sud du lac Édouard; elles dessinaient alors la périphérie de la grande cuvette kaisienne.

L'interruption de l'écoulement du Kivu vers le Nord a lieu au plus tard au Gamblien. C'est également au cours de cette période que le lac Édouard reprend une partie de son extension antérieure, mouvement poursuivi au cours du Makalien; de nouveaux dépôts lacustres recouvrent partiellement les couches du Kaiso.

La question de savoir si le Tanganika a fait partie de l'ensemble a été discutée par L. CAHEN, 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, les deux lacs sont reliés par la Ruzizi. »

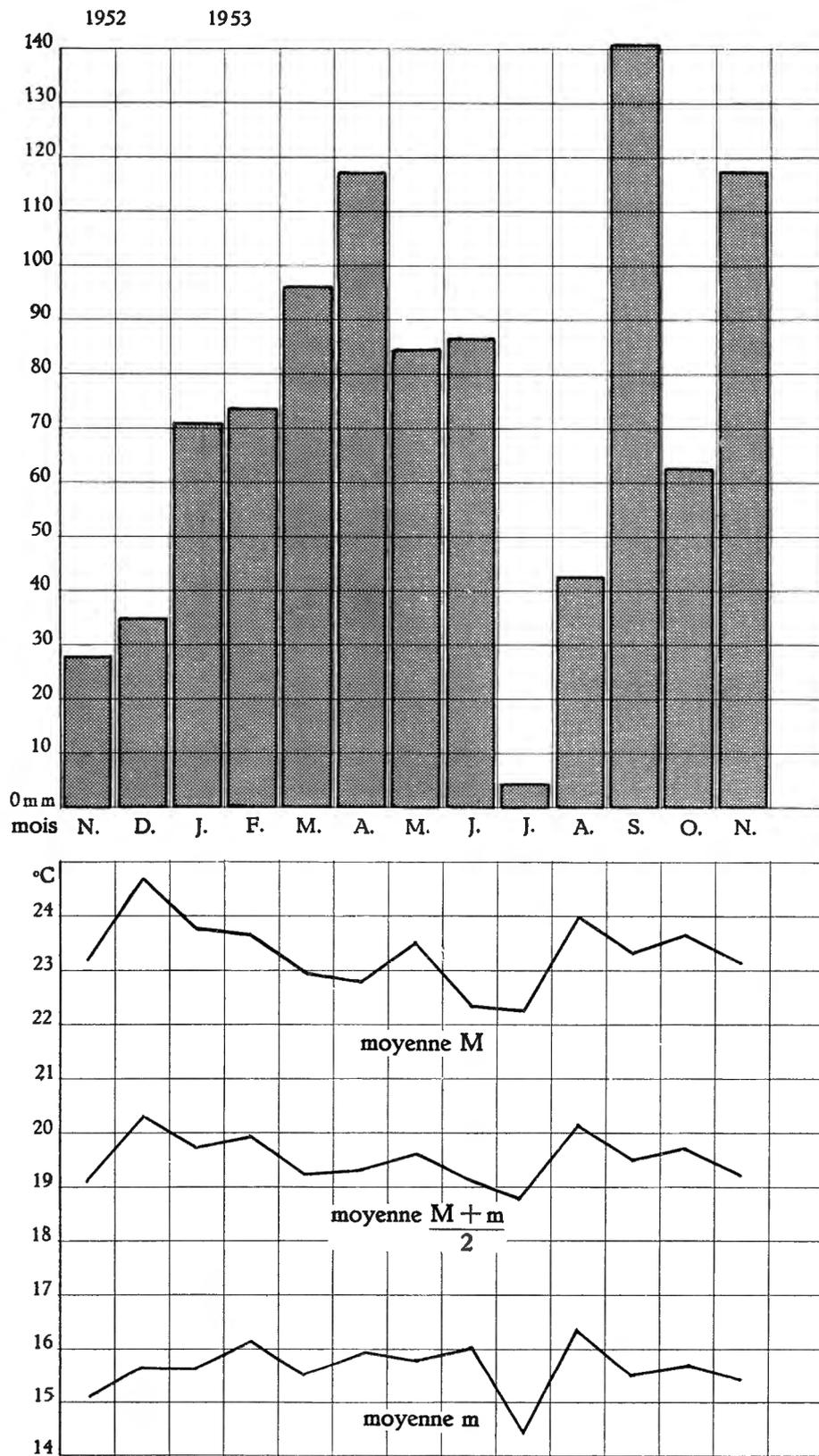


FIG. 4

CHAPITRE III.

LE CLIMAT.

(Par A. CAPART.)

1. LAC KIVU.

a) La Température a été enregistrée sous abri, à Goma, de décembre 1952 à la fin novembre 1953. Pendant cette période le maximum absolu de la température 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 au cours de la journée est d'environ 10 °C, mais il peut être réduit à 3 ou 4 °C par temps couvert. La variation mensuelle de la température moyenne est pratiquement nulle.

La moyenne annuelle pour la période d'observation est de 19,5 °C, valeur qui correspond bien aux chiffres de la région donnés par VANDENPLAS (1947) :

Kisenyi	1930-1936, moyenne annuelle : 20,4 °C;
Bukavu	1935-1939, moyenne annuelle : 20,5 °C;
Bobandana	1930-1939, moyenne annuelle : 20,4 °C.

On voit donc qu'au point de vue de la température moyenne il y a peu d'écart entre les différents postes en bordure du lac. Il est certain que la proximité des eaux du lac, à température moyenne en surface d'un peu plus de 23 °C, exerce une certaine influence modératrice.

La figure 4 résume les observations faites au cours de l'année 1953.

b) La pluviosité. — Du 1^{er} décembre 1952 au 30 novembre 1953 il a plu 183 jours à Goma. 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 (voir fig. 4).

A l'inverse des températures, la pluviosité varie assez fortement d'un endroit à l'autre des rives du lac : elle est nettement plus forte sur la rive occidentale, phénomène qui s'explique par la dominance des vents du Sud-Est et

EXPLICATION DE LA FIGURE 4.

FIG. 4. — Lac Kivu, Goma-base : variation de la pluviosité et de la température moyenne, moyenne des maxima et moyenne des minima (A. CAPART).

l'action de l'escarpement de l'île Idjwi sur les masses d'air. Voici quelques moyennes annuelles que renseignent les publications de VANDENPLAS (1943) et de l'I.N.É.A.C. (1951) :

		Période.	Moyenne annuelle	
Rive Est	{	Kisenyi	1939-1949	1,148 m
		Nyamasheke	1940-1949	1,269 m
		Ngoma	1940-1949	1,172 m
Rive Ouest	{	Kalehe	1939-1949	1,784 m
		Katana	1940-1949	1,591 m

Sur 240 pluies enregistrées au total, 28 ont dépassé 10 mm, sept : 20 mm et deux : 30 mm. Les fortes pluies sont pratiquement toutes d'origine orageuse, parfois même sous forme de grêle (juin, 2 chutes).

c) *H y g r o m é t r i e*. — Pendant les mois pluvieux, l'hygrographe enregistre souvent 100 % d'humidité de l'air. La moyenne mensuelle du mois d'avril est de 85 %, avec une moyenne des maxima de 98,5 % et une moyenne des minima de 72 %. Pour le mois de juillet 1953 ces chiffres sont respectivement 72 %, 86 % et 59 %.

d) *R é g i m e d e s v e n t s*. — 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 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 8 ou 9 h du matin. C'est d'ailleurs au moment de l'inversion des courants que se forment les trombes que l'on peut observer quelquefois dans le bassin Nord, surtout aux premières heures du jour. Elles sont presque toujours accompagnées de phénomènes orageux et suivies de fortes pluies.

Au centre du lac, l'île Idjwi est sous l'influence directe des vents dominants. La crête dorsale, élevée de quelque 800 m au-dessus du plan d'eau, provoque la chute de pluies qui tombent cependant surtout sur la région située à l'Ouest, sur les pentes de la rive occidentale du lac. Cette différence de pluviosité se marque déjà sur l'île elle-même, dont les versants orientaux sont couverts d'une végétation plus ou moins sclérophylle, alors que les versants occidentaux disparaissent sous l'épais manteau de la forêt mésophile et de la forêt de montagne.

La région au Nord du lac est parfois perturbée de jour par des courants venant du Nord-Est qui provoquent, s'ils sont dominants, de violents orages entre les volcans et le lac. Les pluies orageuses tombant dans la région de Goma à Sake sont presque toutes dues à ces perturbations.

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 à l'heure dans le bassin Nord, vers 11-12 h.

Les vents violents n'ont cependant lieu qu'à l'occasion de tornades orageuses, aussi bien dans le Nord que dans le Sud du lac. La région orientale est plus souvent l'objet de fortes perturbations. A. CAPART a pu mesurer à plusieurs reprises des vents atteignant 80 kmh et qui sont souvent de directions variables.

Les vents, surtout les fortes brises régulières d'Est à Sud-Est, provoquent des houles importantes pouvant atteindre 1,50 m de creux. Nous verrons dans la partie spéciale de ce travail que les mouvements de l'eau jouent un rôle important dans la répartition de certaines associations végétales. L'exposition des rives aux vents dominants, l'orientation des baies, etc. constituent donc un facteur écologique de première importance.

2. LAC ÉDOUARD.

a) La Température. — Les observations ont été faites à Vitshumbi, à l'extrémité Sud du lac; l'abri thermométrique était installé à 10 m de la rive. La température de l'air est particulièrement stable en cette station : on observe pour l'année 1953 une température moyenne de 22,5 °C (sur 300 jours d'observations) avec, pour les moyennes mensuelles, un minimum de 21,5 °C en juillet et un maximum de 23,9 °C en septembre; la moyenne du mois de janvier est de 21,6 °C.

La moyenne des maxima mensuels varie de 26,3 °C en janvier à 30 °C en septembre, celle des minima mensuels de 15,5 °C en juillet à 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 février, avril, juin, juillet.

La température journalière marque très nettement l'influence des brises régulières de terre et de lac (voir plus loin).

Les basses températures des rives Sud correspondent aux vents de terre provenant du massif des Virunga, celles des rives Ouest aux vents des Mitumba, celles des rives Nord à ceux des Mitumba et du Ruwenzori.

Sur le lac même, à quelque distance des côtes, les variations journalières sont de faible amplitude et dépassent rarement 5 °C avec des minima de 25 °C et des maxima de 30 °C.

L'influence modératrice de la proximité du lac devient nettement visible si nous comparons les chiffres de Vitshumbi aux données de J. LEBRUN (1947), pour une station installée au camp de la Rwindi. En 1937-1938, la température

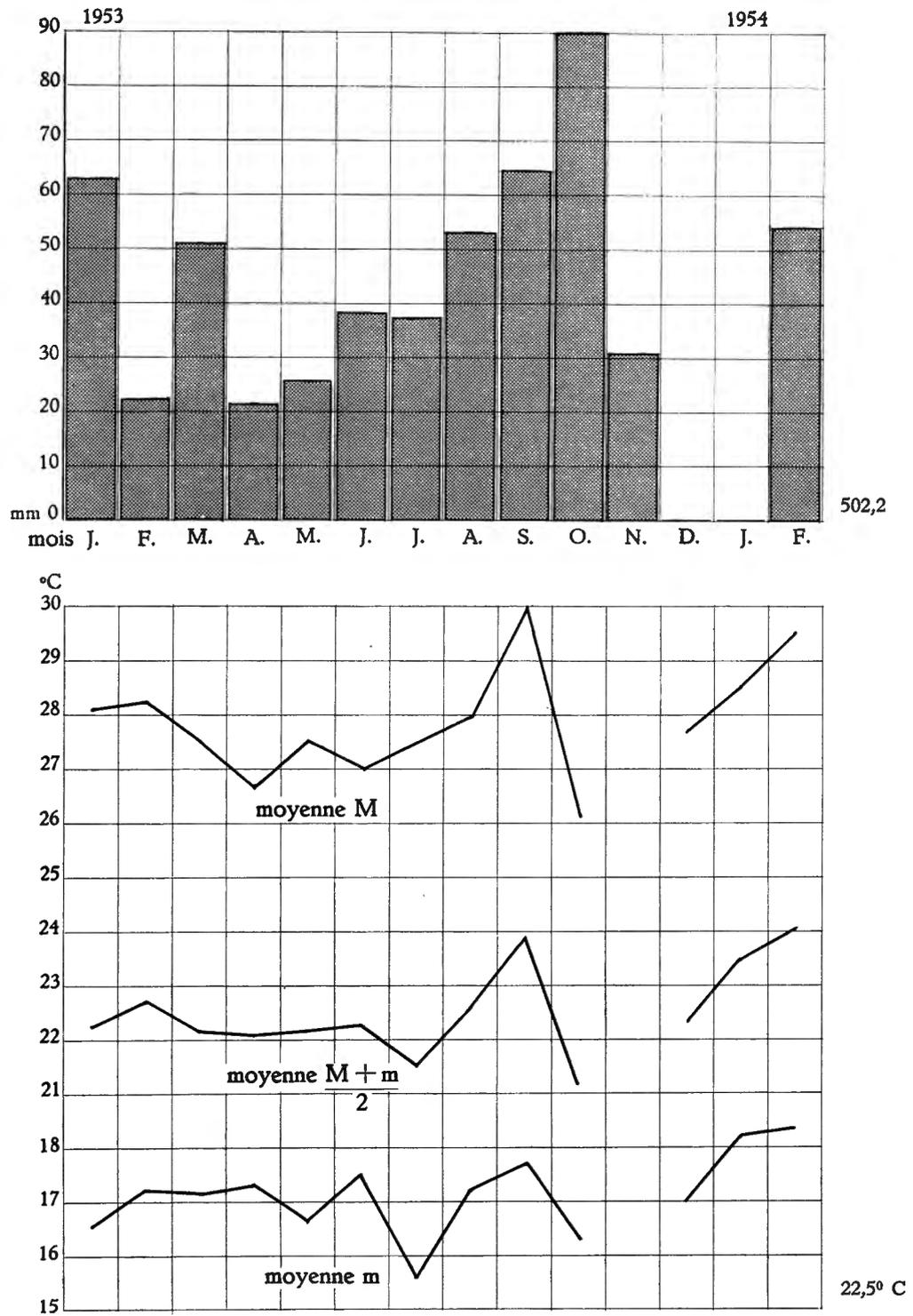


FIG. 5. — Lac Édouard, Vitshumbi : variation de la pluviosité et de la température moyenne, moyenne des maxima et moyenne des minima.

annuelle moyenne y est de $23,6$ °C, soit $1,1$ °C de plus qu'à Vitshumbi. La différence entre les maxima et les minima moyens est importante, J. LEBRUN cite 16 °C, alors qu'elle n'est que de $10,5$ °C à Vitshumbi.

J. LEBRUN signale deux saisons sèches correspondant aux solstices, mais, contrairement à bien d'autres régions du Congo, la saison sèche a une température un peu plus élevée que la saison des pluies. Nous avons vu qu'à Vitshumbi la différence est cependant peu marquée.

La figure 5 résume les observations discutées ci-dessus.

b) *La Pluviosité.* — 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; elle 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 Copile à Vitshumbi montre qu'en 1953 il est tombé $502,2$ mm 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 (voir fig. 5).

Si nous comparons ces résultats à ceux de J. LEBRUN pour le camp de la Rwindi en 1937-1938, où il avait observé respectivement $776,0$ mm en 77 jours et $1.089,0$ mm en 95 jours, il semble bien que la basse plaine du lac reçoive beaucoup moins d'eau que le camp de la Rwindi.

Si nous considérons les années 1953 et 1954, nous constatons que 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 et le mois de janvier avait même reçu 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. En tout cas, dans l'étude de la végétation, il s'agira de tenir compte d'irrégularités aussi accusées, des années à pluviosité moyenne alternant avec des années quasi désertiques.

La pluviosité est évidemment beaucoup plus forte sur les escarpements de la rive occidentale.

c) *Hygrométrie.* — Le taux d'humidité varie assez peu au cours de l'année, le minimum diurne est souvent voisin de 50 %, il correspond au maximum de température et au vent de terre. Après l'inversion du vent on observe 70 à 80 % de saturation par vent du lac, au cours de la nuit le taux atteindra progressivement la saturation; en saison des pluies la durée de la saturation s'étend parfois de 22 h à 6 h du matin.

d) *Régime des vents.* — Sur les rives Sud la proximité de la plaine plus ou moins sableuse et dénudée par endroits des rivières Rwindi et Rutshuru, s'échauffant et se refroidissant avec rapidité, alors que sur le lac la température varie peu, crée une alternance de vents de terre et de vents de lac opérant avec

régularité. La nuit le vent souffle du Sud-Ouest, c'est un vent frais et généralement de vitesse faible, 15 à 20 kmh. 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 atteindre souvent 40 à 50 kmh, puis il tend à se calmer en soirée. Parfois cependant il 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 pluie se produisent; elles sont souvent accompagnées de phénomènes orageux.

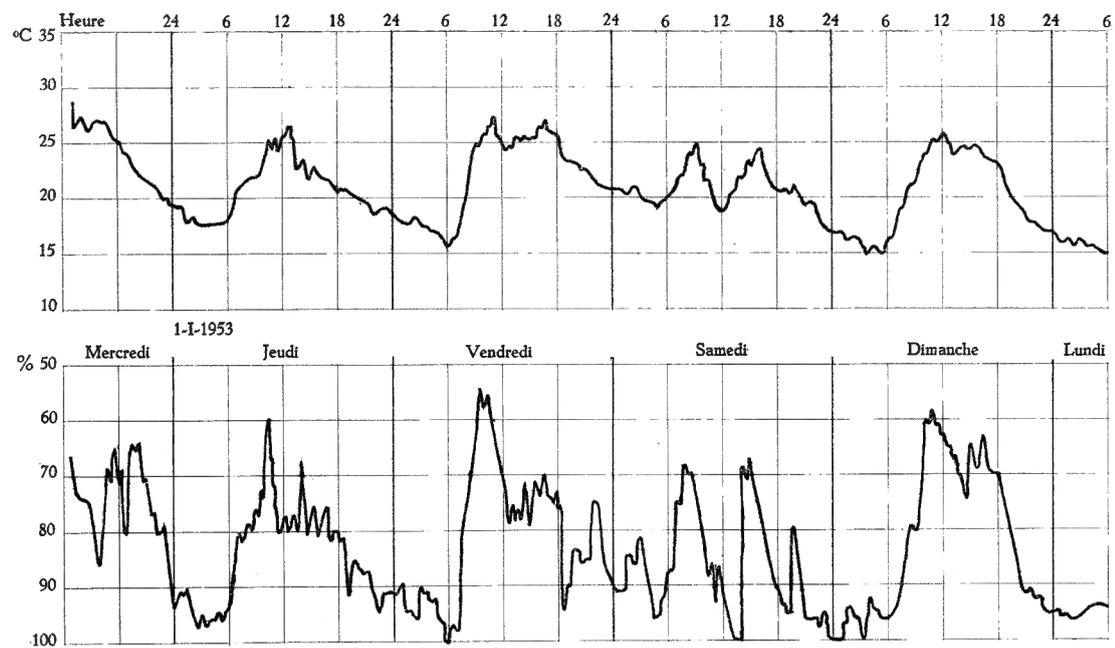


FIG. 6. — Lac Édouard, Vitshumbi.
Température et humidité relative enregistrée sous abri du 31.XII.1952 au 4.I.1953.

Nous avons vu que la température diurne enregistre fidèlement le mécanisme de ces brises régulières. Prenons comme exemple la courbe enregistrée du 31 décembre 1952 au 4 janvier 1953. A 6 h du matin la température est de ± 15 °C; à partir de ce moment elle augmente rapidement pour atteindre 25 °C environ 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 (2 et 3 janvier), suivie d'une nouvelle augmentation; la température maximum de la journée se situe vers 14 h et 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 chute de la température s'accroît pour atteindre son minimum de ± 15 °C à 6 h du matin.

La courbe de l'hygrographe accuse également le phénomène; à 6 h du matin nous observons 95-100 % d'humidité; un minimum de 50-60 % se situe entre 8 et 9 h, puis le vent du lac fait remonter le taux de l'humidité jusqu'à 80 %; celui-ci se maintient entre 60 et 80 % jusqu'à 18 h pour remonter progressivement jusqu'à 95 % au cours de la nuit.

Les tornades violentes proviennent surtout du Nord-Ouest mais parfois aussi du Nord-Est. A. CAPART a mesuré au cours de ces coups de vent des vitesses de 80 à 90 kmh. Il se forme alors dans la plaine de grands nuages de sable.

La rive Nord étant également bordée d'une grande plaine comparable à celle des Rwindi-Rutshuru, les mêmes phénomènes s'y produisent; la force du vent y est toutefois plus grande; au cours de la soirée il n'est pas rare de voir dans le Nord du lac des vents réguliers de 50 à 70 kmh qui se maintiennent pendant plusieurs heures. Ces vents soutenus provoquent une importante houle qui traverse tout le lac et peut se maintenir jusqu'au lendemain matin, alors que le vent est tombé depuis 8 à 10 heures ou même souffle en direction opposée. Le creux des vagues peut atteindre et dépasser 1 m.

e) Conclusions.

I. — D'après l'aspect de la végétation et les observations météorologiques de J. LEBRUN et celles de notre mission, le climat des rives Sud du lac Édouard serait à classer dans le type Bsh de KÖPPEN, correspondant aux climats chauds à caractère steppique où l'évaporation est intense et les apports d'eau minimes.

II. — L'importance, pour les associations végétales, de l'exposition aux vents dominants paraît évidente.

3. LAC ALBERT.

a) La Température. — A Kasenyi l'abri thermométrique avait été placé à 50 m de la rive dans une prairie située à 50 cm au-dessus du plan d'eau actuel du lac. L'enregistrement de la température et de l'humidité a été continu du 1^{er} décembre 1952 au 1^{er} octobre 1953.

Le maximum absolu de la température a été de 34,0 °C en février et mars, et 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 a eu lieu en septembre avec 23,8 °C et

le maximum en juin avec 26,7 °C, soit une différence de 2,9 °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.

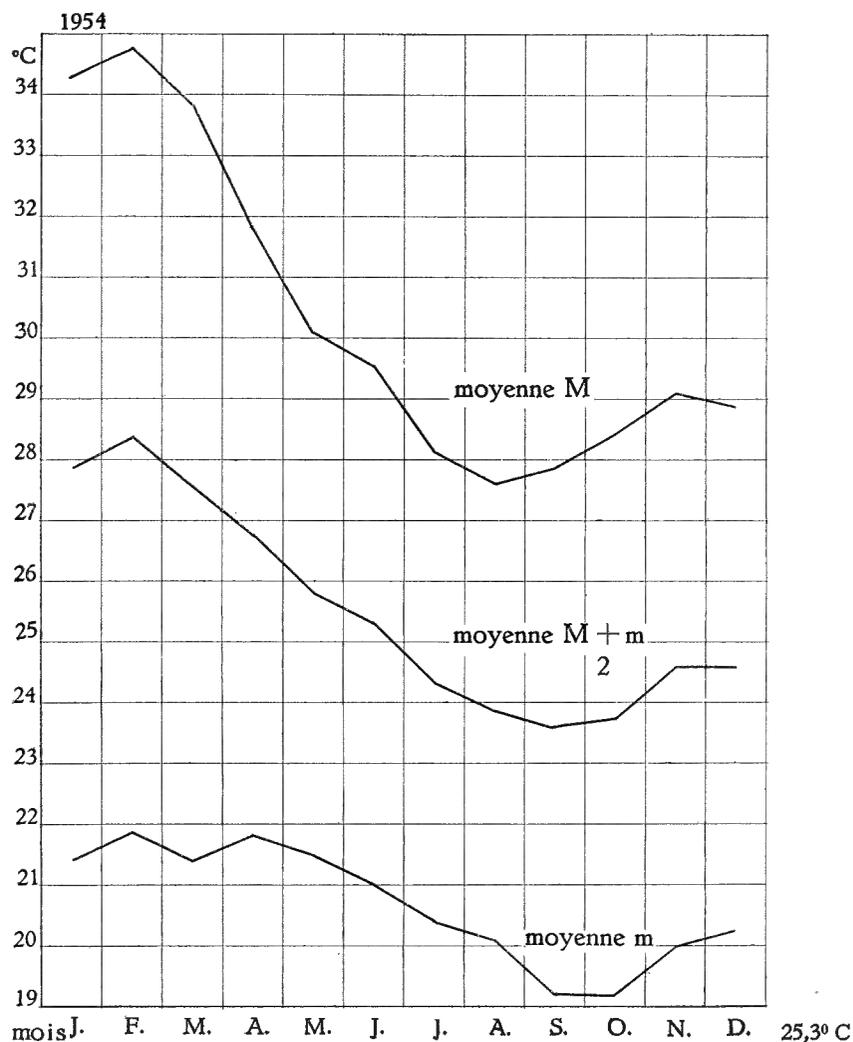


FIG. 7. — Lac Albert, Kasenyi : variations de la température moyenne; moyenne des maxima et moyenne des minima.

Pour l'année 1953, nous obtenons une température moyenne annuelle de 25,3 °C. Pour 1954, la moyenne annuelle a été de 25,6 °C (BULTOT, 1955), avec un maximum absolu de 37,3 °C en janvier et un minimum absolu en septembre. La moyenne des maxima était de 30,4 °C, celle des minima de 20,7 °C. Février a été le mois le plus chaud (28,4 °C) et septembre le plus froid (23,6 °C). Les températures enregistrées au poste météorologique officiel 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.

Il est regrettable qu'il n'y ait pas d'autres stations d'observations en bordure du lac Albert.

b) **La Pluiosité.** — Le pluviomètre de la Mission ayant été détérioré au cours de l'année nous préférons nous référer aux observations pluviométriques de la Station officielle.

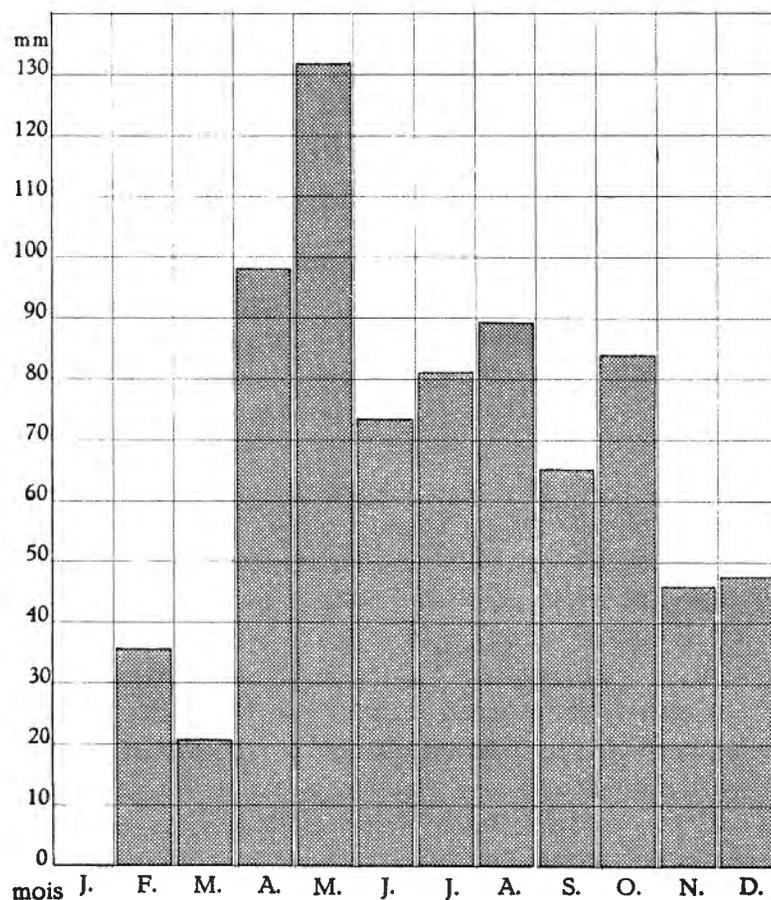


FIG. 8. — Lac Albert, Kasenyi : pluiosité au cours de l'année 1953.

Au cours de l'année 1953, il est tombé à Kasenyi 1.019,5 mm de pluie en 92 jours, soit un excédent de 64,4 mm sur la moyenne de 20 ans. Pour Mahagi-Port nous avons un peu plus de pluie qu'à Kasenyi, 1.123,2 mm (moyenne de 10 ans); pour 1954 nous trouvons dans BULTOT (1955) les valeurs suivantes pour toute l'année :

Kasenyi : 780,2 mm (déficit de 170,9 mm sur la moyenne de 20 ans).

Blukwa : 1 614,1 mm.

Mahagi-Port : 1.749,0 mm (excès de 625,8 mm sur la moyenne de 10 ans).

Ces quantités de pluie sont tombées respectivement en 101, 107 et 85 jours.

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; A. VANDENPLAS, 1937).

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 8 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); elles sont plus fréquentes dans la soirée et la nuit que pendant le jour.

c) *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 souvent vers 70 %.

d) *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 ont eu l'occasion de faire des observations dans la région du lac, 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 donnent assez souvent naissance à de grandes masses de nuages de type convectif; ils 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 de brise de terre, brise de lac déjà décrit pour l'Édouard et le Kivu; ces brises peuvent cependant atteindre de grandes violences du fait du relief très accidenté de la côte occidentale.

Si le vent du Nord, le « havuvu » des pêcheurs, est fort craint à Kasenyi, c'est que c'est le seul vent qui dans cette région crée des vagues dans les eaux peu profondes servant de lieu de pêche, devant le delta de la Semliki. Il n'en va pas de même au large ou le long de la rive escarpée occidentale, fortement battue par les vagues dès que le vent d'origine de l'Est frappe la côte.

Au cours d'orages ou même de vents de terre pendant la nuit A. CAPART a mesuré des vents atteignant 15 à 20 m/s 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 kmh. Une des caractéristiques des vents de la région du lac est leur instabilité de direction, qui donne lieu à des vagues et houles complexes souvent dangereuses pour la navigation.

Par vent régulier le creux des vagues peut atteindre facilement 1 m au large, les vagues sont courtes (4 à 5 m entre les crêtes successives). Les houles peuvent se propager sur toute la longueur du lac et interférer avec les vagues d'autres directions; il en résulte un clapotis fort désagréable pour la navigation.

Aucune mesure systématique concernant la nébulosité n'a encore été faite dans la région du lac. La visibilité est souvent mauvaise.

CHAPITRE IV.

LA NATURE DES EAUX.

Nous empruntons à notre collègue de la Mission KEA, l'entomologiste J. VERBEKE, les lignes suivantes basées en partie sur les chiffres et graphiques fournis par J. KUFFERATH et I. ELSKENS, chimistes, et A. CAPART, océanographe de la même Mission.

1. LAC KIVU.

a) Température de l'eau. — L'évolution mensuelle de la température à -1, -20 ou -50 m (zone aérobie) dans le bassin Nord est représentée à la figure 9. Entre 0 et -50 m l'eau se refroidit d'1 °C environ durant la saison sèche. La moyenne de la température de surface au cours de l'année 1953 était d'environ 23,5 °C. 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 le maximum est de 23,4 °C au bassin de Bukavu, et de 23,5 à 23,9 °C dans la baie de Kabuno, contre 24,6 à 24,7 °C au large dans le grand bassin Nord.

Dans les baies abritées, les petites mares, les creux dans les 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 roches volcaniques à Goma-base, un minimum de 16 °C environ est atteint entre 6,30 et 8 h; les maxima enregistrés sont de 31 °C entre 13,30 et 15 h et de 29 °C à 17 h; à minuit l'eau avait encore 20 °C.

La température des affluents du lac 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).

b) Transparence et couleur de l'eau. — Dans le grand bassin Nord la transparence, mesurée au disque de SECCIII, varie de 4,25 à 6 m en

période de stratification, de 3,5 à 4 m en période de brassage. Près des rives exposées les valeurs ne diffèrent pas sensiblement de celles observées au large. Dans le bassin de Bukavu ces valeurs sont respectivement de 3,75 à 4 m et de 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 du phytoplancton.

Dans certaines baies très protégées ou fermées, ces valeurs se modifient pourtant fortement et sont l'indice de conditions physiques et autres très différentes : accumulation de matières organiques, agitation faible, peu de 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 de la baie); végétation aquatique abondante avec *Nymphaea calliantha* CONARD; petite baie de Shasha près de Kirotche, dans la baie de Kabuno; zone à *Ceratophyllum submersum* L. très développée; 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, au large de Cap Komboho, décembre 1952 : transparence 1,9-2,0 m, couleur 18-19. Les affinités entre la faune et la flore de ces biotopes semblables seront discutées plus loin.

c) 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, ce qui représente 85 à 110 % de saturation (sursaturation due à l'activité planctonique). 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 la surface. La quantité de SiO₂ 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 n'y a que 6 γ/l de CO₂ au large en surface (I. ELSKENS).

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

HCO ₃ ⁻ : 920 mg/l;	PO ₄ ⁼ : très variable : de 0 à 0,1 mg/l à
CO ₃ ⁻ : 90-95 mg/l;	— 60 m, plus en profondeur;
Cl ⁻ : ≈ 35 mg/l;	Na ⁺ : ≈ 130 mg/l;
SO ₄ ⁻ : ≈ 30 mg/l;	K ⁺ : ≈ 100 mg/l;
NO ₃ ⁻ : très variable : de 0 à 0,3 mg/l à	Mg ⁺⁺ : ≈ 100 mg/l;
— 50 m; l'azote est l'élément	Ca ⁺⁺ : de 5 à 15 mg/l;
limitatif;	Li ⁺ : traces;
	Sr ⁺⁺ : traces.

d) Stratification. — Les eaux en dessous de 250 m de profondeur, plus denses, présentent une stratification stable et permanente grâce à leur salinité, empêchant tout brassage thermique. C'est donc une sorte d'eau « fossile ». La couche superficielle, de 90 m d'épaisseur environ, présente une stratification

très nette pendant la grande saison sèche et un mélange total de ses eaux au début de la petite saison des pluies. Un brassage partiel se produit au début de la petite saison des pluies. Chaque brassage est suivi d'une augmentation brusque de la quantité de plancton consécutif à l'enrichissement des eaux superficielles en sels dissous. Pratiquement la couche « vivante » du lac Kivu ne s'étend pas en dessous de 75 m.

Quant à la couche intermédiaire (90 à 250 m), elle est d'une stabilité relative mais doit subir, au moins de temps en temps, un brassage partiel, dans des conditions non encore précisées (variations climatiques séculaires ?).

2. LAC ÉDOUARD.

a) *Température de l'eau.* — L'évolution de la température des eaux du large à -1, -20 et -50 m a été reproduite à la figure 9. 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 il a été noté à -1 m entre 11 et 14 h des valeurs variant de 25,15 à 30,42 °C. Près des rives on a 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 à 22,9 °C entre 10 et 12 h.

Dans une mare temporaire isolée, située dans la plaine de la Rwindi, à proximité de la rive Sud du lac, la température était de 26,2 °C à midi en fin de saison sèche. Sous une couverture de végétation de *Jussiaea repens* il a été mesuré dans une mare 24,3 °C à 14 h. Dans le lac cratère de Katwe l'eau atteint une température de 41 °C.

b) *Transparence et couleur.* — Au large la transparence varie de 1,9 à 3 m, la couleur de 19 à 22. Près des rives la transparence et la couleur diffèrent assez fortement de celles observées au large; dans la baie de Vitshumbi on a noté 0,5 m de transparence et une couleur variant 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 de couleur brun-gris à brunâtre; 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.

c) *Dosages et analyses.* — On peut noter les valeurs suivantes pour le pH : 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 partie spéciale).

Dans la baie de Katwe, l'alcalinité totale varie de 5,5 à 6,6 mg/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.

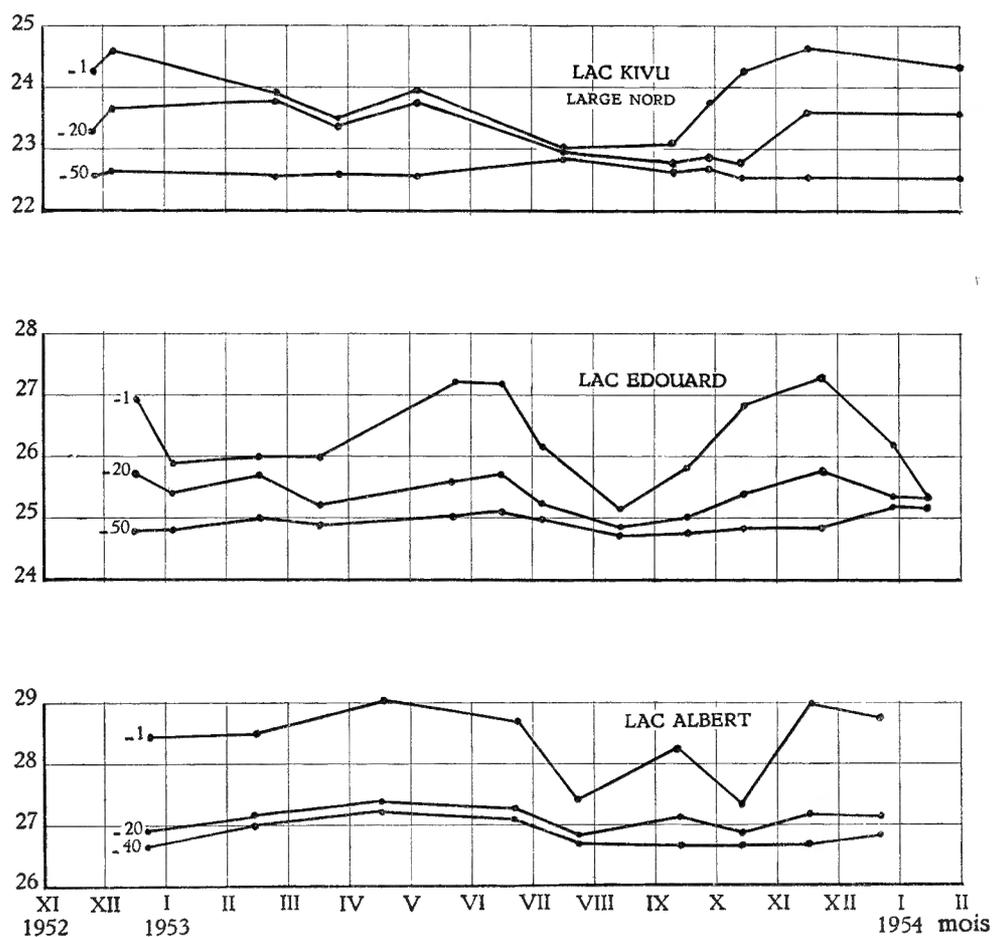


FIG. 9. — Variations de la température de l'eau à -1, -20 et -40 ou -50 m aux lacs Kivu, Édouard et Albert. Le refroidissement de l'eau de surface se fait en juin-juillet et un brassage des eaux a lieu dans les trois lacs à la même époque environ (juillet-août).

Il faut 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 dans la baie de Vitshumbi contre 1,4 et 2,0 au large.

Presque partout l'eau du lac Édouard est saturée en oxygène (80-110 %) dans les 5 m 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 γ /l de CO₂ au large, en surface. Les principaux ions dans les eaux du lac Édouard sont les suivants :

HCO ₃ ⁻ : \simeq 580 mg/l;	Cl ⁻ : 27 mg/l;
CO ₃ ⁻ : \simeq 57 mg/l;	Na ⁺ : 112 mg/l;
PO ₄ ⁼ : 0,09 mg/l;	K ⁺ : 79 mg/l;
NO ₃ ⁻ : 0,10 mg/l;	Mg ⁺⁺ : 44,5 mg/l;
SO ₄ ⁻ : 30 à 35 mg/l;	Ca ⁺⁺ : 9,7 mg/l.

Il y a de 2 à 4 mg/l de SiO₂. Le taux d'ammoniaque atteint 0,02 à 0,03 mg/l; il est donc un peu plus élevé qu'au Kivu.

Le rapport CaCO₃/MgCO₃ est égal à $\frac{1}{10}$. Pour l'eau du lac Kivu ce rapport est de $\frac{5}{100}$. 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, qui en contient 0-0,3 mg/l.

d) Stratification. — Le lac Édouard, lac à profondeur moyenne de 40 m environ, possède sur une grande partie de sa surface des eaux peu profondes, à rives basses, à pente très faible et à fonds 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 en surface dans ce lac.

Si pareil sédiment crée un habitat très favorable au point de vue trophique, il n'en est pas de même au point de vue chimique, car l'oxydation de la grande quantité de matières organiques consomme tout l'oxygène. Il s'ensuit que les sédiments profonds sont pratiquement toujours putrides et donc inhabitables pour les animaux (zone entre -40 et -115 m). L'oxygène apporté par le brassage annuel est rapidement consommé.

Ce brassage se produit en fin de saison sèche et est suivi d'un développement remarquable du plancton, puis d'une abondance de larves d'insectes et en définitive d'une augmentation de la taille moyenne des poissons.

3. LAC ALBERT.

a) Température de l'eau. — Les variations de la température de l'eau à -1, -20 et -40 m ont été reproduites à la figure 9. Les variations locales et journalières sont du même ordre de grandeur que celles notées au lac Édouard. A -1 m la température maximale est de 1,8 °C plus élevée qu'au lac Édouard.

b) Transparence et couleur. — Dans ce lac, couleur et transparence ne varient pas de la même façon que dans les deux autres, mais comme dans ces derniers, leurs variations sont parallèles aux variations de la quantité de plancton.

La transparence des eaux du lac Albert est, en moyenne, nettement supérieure à celle des eaux du lac Édouard.

c) *Dosages et analyses.* — Les propriétés chimiques de l'eau du lac Albert sont les suivantes : salinité : 0,58 g/l, soit la moitié de celle du Kivu; pH : 9, 12; oxygène en moyenne 7,71 mg/l (de 80 à 107 % de saturation); alcalinité 7,8 m.eq/l; dureté (en degrés français) : 17,0;

HCO ₃ ⁻ : 460 mg/l;	SO ₄ ⁻ : 25 mg/l;
CO ₃ ⁻ : 46 mg/l;	Cl ⁻ : 32 mg/l;
PO ₄ ⁼ : 0,40 mg/l (plus que dans les lacs Édouard et Kivu);	Na ⁺ : 97 mg/l;
NO ₃ ⁻ : 0,04 mg/l (beaucoup moins que dans les lacs Édouard et Kivu);	K ⁺ : 66 mg/l;
	Mg ⁺⁺ : 31,5 mg/l;
	Ca ⁺⁺ : 9,3 mg/l.

Il y a environ 3,4 mg/l de SiO₂ et 0,09 mg/l d'ammoniaque. Le taux de CO₂, au large en surface, ne dépasse pas 3 γ/l. Il y a peu de variations dans la composition de l'eau au cours de l'année.

d) *Stratification.* — Le lac Albert, dont la profondeur maximale ne dépasse pas 50 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 optimale et permanente de tous les organismes.

Par bien des aspects, le lac Albert rappelle le lac Tanganika, tant par la diversité de biotopes que par la richesse de sa flore et de sa faune.

CHAPITRE V.

LA FLORE. GÉNÉRALITÉS.

1. RÉSUMÉ DE L'HISTOIRE DE LA FLORE AFRICAINE.

Résumons brièvement l'histoire de la flore africaine telle qu'elle est décrite par J. LEBRUN dans son ouvrage sur la végétation de la plaine alluviale au Sud du lac Édouard (1947).

La flore des ères primaires et secondaires n'a que des relations très éloignées avec la flore actuelle et ne peut guère nous fournir des renseignements sur la distribution actuelle des végétaux. On considère que la flore contemporaine dérive de celle de l'époque tertiaire.

Des découvertes paléobotaniques au Kenya, au Sahara, en Libye, en Égypte, en Arabie, l'étude de la flore de Madagascar, etc. paraissent de nature à démontrer l'existence, à l'époque tertiaire, d'une flore forestière commune s'étendant de l'Indo-Malaisie à l'Afrique, à travers les régions intermédiaires d'Égypte et d'Arabie, régions qui jouissaient alors d'un climat chaud à caractère tropical. Une végétation forestière continue couvrait une grande partie de l'Afrique inter-tropicale.

Les modifications du climat à la fin du Tertiaire ont amené la disparition de cette forêt dans une partie de son aire. Elle s'est réfugiée dans les régions où persistait une pluviosité suffisante (montagne); certains groupes taxonomiques se sont adaptés aux nouvelles conditions climatiques plus ou moins arides.

Cette nouvelle population steppique africaine serait cependant demeurée fort pauvre sans un apport étranger venu principalement des régions sèches de l'Est de l'Asie et du Sud-Est de l'Europe (Nord de l'Inde, Thibet, Asie Mineure, Grèce). Cet essaim migrateur ne se retrouve pas à Madagascar (LÖNNBERG, 1929), détaché du continent au moins depuis le Pliocène.

La plupart de ces espèces sont des xérophytes à des degrés divers : plantes de steppes ou de savanes, parfois de marais temporaires, plantes sylvatiques sclérophylles ou tropophiles. On retrouve nettement les étapes successives de cette migration, étapes que certains d'entre eux ne paraissent pas avoir dépassées.

A ces deux éléments, représentant plus ou moins modifiés de l'ancienne flore forestière africaine et immigrants asiatiques et européens, s'est ajouté un troisième groupe constitué de types xérophytiques étroitement apparentés à la flore si hautement différenciée de l'Afrique australe, qui se retrouvent jusqu'en Abyssinie, ayant contourné les régions forestières. Cette flore, très ancienne, daterait peut-être du Secondaire et aurait occupé le centre du continent africain avant la flore forestière, par laquelle elle fut refoulée dès le mi-Tertiaire. L'Afrique australe ne fut probablement jamais recouverte d'une forêt dense continue.

Cette flore afro-australe a bénéficié de grandes possibilités d'émigration grâce au changement radical du climat à la fin du Tertiaire.

Les périodes pluviales et interpluviales du Pléistocène ont vu se dessiner toute une série de mouvements d'avance et de recul, tantôt de la flore xérophytique, tantôt de la végétation forestière. Ces mouvements peuvent expliquer, dans une certaine mesure, la composition de la flore montagnaise africaine. Pendant la période pluviale kamasienne s'est constituée une séparation assez nette entre la flore xérique de l'Afrique, au Nord et au Sud d'une barrière forestière et montagnarde plus ou moins complète, séparation qui a dû favoriser, dans une très large mesure, la formation de types distincts.

Pendant les périodes sèches, dans les plaines du graben, les ravins ombrés et frais à la base des montagnes bordières servirent, alors comme maintenant, d'abri à des colonies de plantes sylvestres relictuelles.

Les périodes pluviales ultérieures n'eurent pas la même importance biologique.

2. LA FLORE MONTAGNARDE.

La flore montagnarde, dominante à partir de 1.500-1.600 m, ne joue qu'un rôle effacé dans les plaines voisines des lacs Albert et Édouard, mais marque d'un cachet nettement orophile les groupements des abords du lac Kivu. Citons quelques espèces orophiles dont il sera fréquemment question dans la partie spéciale de ce travail :

Kosteletzkya adoensis (HOCHST.) MAST.

Olea chrysophylla LAM.

Typha angustifolia L.

Potamogeton pectinatus L.

Phragmites mauritianus KUNTH.

Themeda triandra FORSK.

Grewia similis K. SCH.

Whitfieldia longifolia T. ANDERS.

La flore des montagnes comprend au moins quatre catégories (J. LEBRUN, 1947).

1° Types mésothermes ou même microthermes à distribution « bipolaire » : types végétaux appartenant à des genres ou des familles largement distribués dans les régions tempérées, tant eurosibérienne qu'afro-australe. Ils constituent la base de la végétation des hautes altitudes sur les montagnes de l'Afrique tropicale.

2° Types mésothermes à affinités septentrionales ou méridionales : leur centre de développement se situe soit au Nord, dans la Région méditerranéenne généralement, soit au Sud, dans la Région du Cap.

3° Types de la flore tropicale adaptée à la vie en montagne.

4° Types orophiles spécialisés, sans affinités planétaires directes.

3. LES SOUCHES GÉNÉTIQUES.

Il s'agit des espèces et collectivités de même origine ancestrale, selon le concept proposé par BRAUN-BLANQUET (1923).

LEBRUN en distingue cinq dans la région qui nous occupe :

1° Aux vieux fonds de la flore du Tertiaire supérieur, progressivement adapté, s'est ajouté un lot très important de types végétaux dont le centre de distribution actuel se situe dans l'aire forestière Ouest-africaine. Les périodes pluviales quaternaires ont éminemment favorisé la pénétration de ces végétaux, généralement ligneux. Citons *Erythrococca* et *Whitfieldia*.

2° Les types végétaux xérophytiques provenant du courant migrateur nordique. On y distingue, parmi d'autres encore sans doute, une souche sino-japonaise, une souche aralo-caspienne, une souche deccanienne et une souche méditerranéenne.

3° Types méditerranéens proprement dits, dont les types représentatifs abondent surtout le long de l'arête montagneuse centro-orientale. Bon nombre d'entre eux ont gagné, par cette voie, l'Afrique du Sud. Citons les genres *Lactuca* et *Sonchus*, ainsi que *Olea chrysophylla*.

Nous mentionnerons ici les types de souche eurosibérienne, dont la pénétration en Afrique tropicale s'est faite par les mêmes voies que la souche méditerranéenne : *Nasturtium* et *Sium*.

4° L'élément génétique du Cap, constitué de types mésothermes; ils ont surtout rencontré des conditions favorables à leur migration dans les régions montagneuses de l'Afrique tropicale. Certains développent, dans la Région méditerranéenne, un centre de distribution secondaire.

5° La souche du Karroo, constituée essentiellement de types hautement xérophiles. Centres de distribution : régions arides à désertiques au Nord de la Région du Cap : *Aloe*, *Caralluma*, *Euphorbia*, *Kalanchoe*.

4. LES ÉLÉMENTS PHYTOGÉOGRAPHIQUES.

(D'après J. LEBRUN, 1947 et W. MULLENDERS, 1954.)

L'élément phytogéographique est l'expression floristique et phytosociologique d'un territoire étendu défini; il englobe les « sippes » et les collectivités géographiques caractéristiques d'une région déterminée (BRAUN-BLANQUET).

L'unité phytogéographique fondamentale est la « Région »; on en distingue de 20 à 30 selon les auteurs; elle se caractérise par une flore et une végétation hautement individualisées correspondant à des conditions climatiques particulières. Dans sa végétation on distingue :

1° L'élément base, qui ne transgresse pas ou guère ses limites.

2° Les « irradiations », « pénétrations », « enclaves », appartenant à l'élément-base d'autres Régions, souvent limitrophes.

3° Espèces ou groupements de liaison, qui apparaissent dans deux ou trois Régions, habituellement limitrophes, sans manifester une préférence marquée pour l'une d'entre elles.

4° Espèces plurirégionales et cosmopolites.

On distingue en Afrique six Régions (voir fig. 10) :

1° Région méditerranéenne.

2° Région saharo-sindienne.

3° Région soudano-zambézienne.

4° Région guinéenne.

5° Région du Cap.

6° Région Malgache.

Ce sont les Régions guinéenne et soudano-zambézienne qui nous intéressent plus spécialement ici.



FIG. 10. — Carte des principaux territoires géobotaniques en Afrique (d'après LEBRUN et MULLENDERS).

a) Dans la Région guinéenne les groupements climatiques sont représentés par des forêts denses et élevées, à sous-bois herbacé nul ou peu développé. Vers la périphérie du massif abondent de nombreuses essences à feuilles caduques, plus loin apparaissent des savanes d'origine surtout anthropique.

Le climat y est caractérisé par une humidité de l'air persistante et élevée, une pluviosité bien répartie au cours de l'année et généralement supérieure à 1.500 mm, une température moyenne assez élevée, mais sans différences très accusées entre les extrêmes.

b) La Région soudano-zambézienne se caractérise par un paysage où dominent les groupements herbeux, xériques à des degrés divers. Les groupements climaciques sont représentés par des types forestiers xéro-philés, clairs, caducifoliés ou sclérophylles, à sous-bois herbeux souvent dense. Les pays de montagne sont caractérisés par une végétation particulière en relation étroite avec le climat montagnard.

La limite méridionale de cette Région est encore fort imprécise.

Le climat est caractérisé par un régime pluvial discontinu, présentant une période sèche plus ou moins longue et plus ou moins sévère, une température moyenne généralement assez élevée, avec des écarts notables entre les extrêmes, une sécheresse de l'air assez accusée, au moins périodiquement.

La Région soudano-zambézienne est subdivisée en quatre Domaines principaux :

1° Le Domaine sahélo-soudanien : du Sénégal au lac Albert.

2° Le Domaine somalo-éthiopien : de la Nubie au lac Rodolphe. Il comprend le plateau éthiopien, l'Érythrée et la Somalie. On lui rattache généralement l'Arabie tropicale : Yemen et côte méridionale (ce domaine est actuellement partagé, selon les derniers travaux de LEBRUN, en deux territoires distincts).

3° Le Domaine oriental : compris entre la chaîne bordière du graben occidental et l'océan Indien, depuis le lac Rodolphe jusqu'au lac Nyassa au Sud.

4° Le Domaine zambézien : Mozambique, Nyassaland, Rhodésie, Angola.

A ces quatre Domaines on ajoute, mais avec certaines réserves (voir J. LEBRUN, 1947) :

5° Le Domaine du Kalahari.

6° Le Domaine du Namaqualand et du Karroo.

7° Le Domaine des savanes et forêts Sud-africaines.

5. LA VÉGÉTATION DE LA RÉGION EXPLORÉE PAR LA MISSION KEA. GÉNÉRALITÉS.

La portion du graben comprenant les lacs Kivu, Édouard et Albert est entièrement située dans le Domaine oriental de la Région soudano-zambézienne, à l'exception d'une bande assez étroite de forêt guinéenne qui traverse la Semliki et, contournant par le Nord le massif du Ruwenzori, pénètre en Uganda dans la direction du lac Victoria (voir fig. 10). On y rencontre surtout la forêt à *Cynometra alexandri* C. H. WRIGHT; celle-ci n'atteint nulle part les rives des grands lacs que nous avons étudiés.

Elle forme la séparation entre les deux Districts du Domaine oriental auxquels appartient notre dition (en partie d'après W. ROBYNS et J. LEBRUN) :

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.

Les pentes inférieures des escarpements situés entre Mahagi-Port et Kasenyi : savanes sèches à *Themeda triandra*; forêts claires; aux abords des torrents : des *Bauhinia*, *Acacia*, *Albizzia*, *Entada*, etc.

Les plaines de Kasenyi, Kawa et de la basse Semliki : savanes herbeuses sèches à nombreuses plantes grasses. Savanes à *Borassus*. Savanes arborées à *Acacia*. Galeries forestières.

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*. Dans les baies abritées apparaissent d'importantes nymphaias à *Nymphaea lotus*; dans les eaux plus agitées et à fond plus ou moins sableux on rencontre de grandes prairies immergées de *Potamogeton Schweinfurthii* ou, dans des conditions légèrement différentes, de *Najas marina* et *Vallisneria aethiopica*.

2° Le District des lacs Édouard et Kivu. — Il 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 : plaine de la haute Semliki, des Rwindi-Rutshuru, de la Ruzizi : savanes à *Themeda triandra*, savanes à bosquets xérophytes, savanes arborées 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 non explorées par notre Mission.

Au lac Kivu, le type de végétation primitive le plus fréquent est constitué par la forêt à *Newtonia Buchananii* et *Albizzia gummifera*. Elle couvre les régions situées entre le niveau du lac et ± 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, sauf que les baies abritées, au lieu d'être colonisées par des nénuphars, sont envahies par *Pistia stratiotes*. Au lac Kivu, les groupements aquatiques sont souvent très peu développés. Signalons *Nymphaea calliantha*, *Potamogeton pectinatus* et *Phragmites mauritanus*. La formation liée à l'eau 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 montre 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 (voir partie spéciale) :

1° A l'agitation continuelle des eaux de ces lacs, qui sont de véritables mers intérieures et, au lac Kivu, à la configuration des rives.

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

CHAPITRE VI.

NATURE DES FONDS COLONISÉS PAR LES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS.

1. LAC KIVU.

a) Pentes des rives. — Le lac Kivu, par son relief et la nature de ses fonds, est un lac à biotopes peu variés et réduits en étendue. Une des raisons de cette monotonie nous est donnée par la forte inclinaison des rives. A. CAPART nous dit à ce sujet :

« Nous constatons qu'il est difficile de classer les pentes immergées d'après leur origine; nous observons, en effet, des pentes de failles très semblables à celle d'origine de front de lave. Les pentes de volcans sont cependant relativement faibles et comprises entre 8 et 14° . Par contre, le bord du champ de lave de

Goma à Keshero plonge en profondeur avec des pentes atteignant souvent 25 à 30° de moyenne de 0 à 300 m. Ces chiffres ne sont cependant que des valeurs moyennes, car sur certaines portions de pentes on observe des inclinaisons atteignant 45 à 60°. Nous avons même pu observer le long de la dernière coulée de lave, des parois verticales de 30 à 50 m de haut, et il existe une paroi en surplomb de près de 15 m de haut.

» Sur les pentes que nous considérons comme des bords de failles, nous relevons des valeurs de 30° à la pointe du cap Est de Nzoguera, 27° pour la rive Est de la presqu'île de Bobandana, 25° au cap Rubaba et 13 à 16° sur la rive Est de l'île Wahu. »

On conçoit dès lors que les fonds de 0 à -6 m, les seuls susceptibles d'être colonisés par les végétaux supérieurs, occupent une surface très restreinte.

b) Nature des fonds. — Une deuxième raison qui explique le manque de diversité des biotopes du lac Kivu réside dans le fait que tous les fonds, quelle que soit leur nature, sont recouverts de tufs calcaro-magnésiens empêchant l'épanouissement normal de la végétation aquatique et semi-aquatique. Nous consacrons dans la partie spéciale de ce travail un paragraphe au mode de formation de ces tufs. Ceux-ci recouvrent des fonds de différentes natures (A. CAPART) :

I. — Les fonds rocheux sont soit d'origine tectonique, soit d'origine biologique.

A. — Les roches d'origine tectonique constituent toute la rive Nord du lac entre Kisenyi et Sake. Ce sont généralement des laves très récentes ayant pour la plupart coulé dans les eaux mêmes du lac; de ce fait, elle sont partiellement fissurées et éclatées et forment en de nombreux endroits, des amas chaotiques. En quelques endroits la rive est formée par les cônes de volcans dont la nature est alors de cendrées plus ou moins consolidées et où une stratification est bien visible (port de Goma, passe de Nzulu, etc.).

B. — Les roches d'origine biologique : les tufs (voir plus loin).

II. — Les rives Est et Ouest du lac et une grande partie des îles ont leurs rives formées de roches anciennes qui ont été mises à nu, mais qui elles aussi sont actuellement recouvertes de tufs, y compris les éboulis.

III. — Dans les bassins Sud du lac, où les rives étaient formées primitivement de terres rouges d'origine volcanique ancienne, la même couche de tufs recouvre toutes les rives de son enduit résistant.

IV. — Les vrais fonds de sable n'existent qu'à proximité des rivières ou dans le fond de baies battues par les vents. Ils sont généralement limités à quelques mètres en profondeur, où apparaissent déjà des formations gréseuses

se prolongeant presque toujours vers la plage sous une faible profondeur de 25 à 50 cm au plus; c'est le cas de Kisenyi, baie de Luvomiga, Chiazi, Wahu, etc. En quelques endroits exposés aux vagues et peu profonds, des sables littoraux peuvent être formés par destruction des tufs calcaires et donner de curieux sables à gros grains sphériques; tel est le cas sur la petite plage Est de l'île Wahu, par exemple.

V. — Si les fonds vaseux au-delà de 100 m de profondeur constituent pratiquement la totalité de la surface profonde du lac, les fonds vaseux « habitables » par des organismes sont fort réduits; on ne les rencontre que dans les baies profondes et calmes, et surtout le long de la côte Ouest du lac. Nous n'en connaissons qu'un seul exemple vraiment typique, celui de la petite baie de Shasha, baie latérale à celle de Kabuno.

c) Groupements végétaux colonisant ces divers types de rives.

I. — Les laves et cendrées n'offrent pratiquement aucune possibilité de développement aux végétaux aquatiques et semi-aquatiques. Ils sont colonisés jusqu'au bord de l'eau par la végétation sclérophylle des plaines de lave. La zone exposée aux embruns semble offrir un milieu particulièrement favorable au développement des algues vertes (*Cladophora*), qui jouent un rôle si important dans la formation des tufs. Le blanc du calcaire et le vert des algues tranchent singulièrement sur le noir bleuté des champs de lave, en une ligne continue, haute de quelques décimètres, au-dessus du plan d'eau. Certains *Ficus*, pionniers de la forêt rivulaire, parviennent d'aventure à s'installer. Parfois, dans de petites anses abritées dessinées par les laves au contact du lac, une certaine quantité de sédiments meubles peut se déposer et offrir un refuge à quelques plantes de la nymphaie, mais ceci est rare.

II. — Les rives formées de roches anciennes (rives occidentale et orientale, îles) n'offrent le plus souvent aucun support aux plantes supérieures. Souvent cependant, dans la zone située immédiatement derrière les rochers mis à nu par les vagues, se développe une puissante forêt rivulaire caractérisée par l'abondance de nombreuses espèces de *Ficus*, qui se penchent au-dessus des eaux du lac. Leur base est humectée par les embruns lorsque la houle est forte. A cette forêt rivulaire succède, en terre ferme soustraite à l'influence du lac, la forêt mésophile à *Newtonia Buchananii* et *Albizzia gummifera*, ou parfois, dans des conditions de sécheresse plus prononcée (îles devant Kibuye, certaines pentes orientales de l'île Idjwi), la forêt sclérophylle à *Euphorbia Dawei*.

III. — Les terres rouges apparaissent dans des régions tellement habitées et cultivées qu'il est pratiquement impossible de retrouver la végétation originelle. Elle devait être du même type que celle qui colonise les roches anciennes des rives Est et Ouest du lac.

IV. — Les rares données que nous possédons concernant la végétation aquatique et semi-aquatique du lac Kivu proviennent presque toutes de relevés de plantes installées sur substrat sableux. On y distingue, de la rive vers le lac :

Sur sables humides ou à nappes phréatiques près de la surface : des champs d'herbe à éléphants, *Pennisetum purpureum*, auquel s'ajoutent des roseaux.

Sur les plages : des plantes grimpantes ou rampantes (*Vigna*, *Ipomoea*).

Dans les eaux d'une profondeur maximale de 0,50 m (parfois 1 m) : *Phragmites mauritianus*.

Dans les eaux jusqu'à 2 m : les nénuphars.

Mentionnons, pour terminer, de vastes prairies monophytiques immergées de *Potamogeton pectinatus*, plante à tolérance écologique très large, dans des profondeurs de 0,50 à 3 m, ainsi que de *Najas marina* subsp. *armata* recherchant les fonds sableux dans des profondeurs de 0,20 à 6 m. Dans les eaux agitées de ± 2 m de profondeur on voit parfois des étendues assez importantes de *Scirpus subulatus* et de la forme stérile et presque entièrement immergée de *Paspalidium geminatum*.

V. — Pour terminer, les fonds vaseux, très rares et apparaissant uniquement aux embouchures de rivières, au fond de baies très abritées, sont colonisés par une végétation aquatique et semi-aquatique beaucoup plus complète, rappelant celle des lacs Édouard et Albert. Ce sont les seuls biotopes du lac où apparaissent des espèces telles que *Lemna*, *Spirodela*, *Ceratophyllum*, *Cyperus papyrus*, *Typha angustifolia*, etc.

2. LES LACS ÉDOUARD ET ALBERT.

a) Ces lacs, de profondeur moyenne, possèdent sur une grande partie de leur surface des eaux peu profondes, à rives basses à pentes très faibles et à fonds vaseux ou sablo-vaseux. Les fonds sableux sont plus rares. Il en résulte une diversité de biotopes beaucoup plus grande qu'au lac Kivu, ainsi qu'une certaine exubérance très tropicale de la vie animale et végétale. Le lac Albert rappelle par bien des aspects le lac Tanganika, tant par la diversité des biotopes que par la richesse relative de sa faune comparée à celle des lacs Édouard et Kivu.

b) Nature des fonds.

I. — Les fonds rocheux sont rares et se rencontrent presque uniquement sur les rives occidentales; au lac Édouard entre Pili-pili et Kiavinionge, au lac Albert entre Kawa et Mahagi-Port. D'après les échosondages, les fonds rocheux descendent par endroits, au lac Édouard, jusqu'à 40 m, en étant peu ou pas recouverts de sédiments. Ces fonds rocheux peuvent être de différentes natures; soit en parois lisses et fortement inclinées de roches dures, soit de formations gréseuses continues, ou encore de blocs d'éboulis plus ou moins

volumineux. Au lac Albert quelques affleurements de bancs de grès sont connus à faible profondeur le long de 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 l'isobathe de 10 à 15 m (A. CAPART).

II. — Les fonds sableux sont de peu d'étendue dans le lac Édouard. Ils se rencontrent surtout devant les estuaires de quelques rivières. Il existe quelques petites plages sableuses sur la rive occidentale, principalement près des rivières Talia et Luniasenge ainsi qu'à Musenda, Kisaka, à la Dotwe. A Kiavionge la côte est également formée d'une plage sableuse se prolongeant sous les eaux jusqu'à une dizaine de mètres de profondeur, mais souvent la couche de sable est superficielle et repose sur un banc de grès qui affleure par places. D'autres plages se sont formées dans la baie de Kasindi-Port (près de l'embouchure de la Lubilia) et au Sud des marais de l'Ishasha. Les fonds sableux sont marqués presque partout de « rippel marks » jusqu'à 4 à 5 m de profondeur (A. CAPART).

Au lac Albert on observe, à la rive rectiligne et très exposée aux vagues entre Kasenyi et Pole-pole, une longue plage sableuse assez importante. Quelques plages moins importantes, souvent parsemées de galets, entourent les cônes alluvionnaires des torrents des escarpements; une plage plus importante longe la plaine de Mahagi-Port.

III. — Ce sont cependant les fonds vaseux et vaso-sableux qui dominent largement dans les deux lacs, particulièrement dans leurs parties Sud. Au lac Édouard, le milieu vaseux représente plus de 90 % des fonds; cette vase est principalement constituée de matières organiques, provenant des énormes quantités de phyto- et de zooplancton qui se forment annuellement en surface. Les baies vaseuses profondément enfoncées dans la rive, telles que celles de Vitshumbi, Kamande, Kabare et Katwe, constituent un des milieux caractéristiques du lac. Les hippopotames, fort nombreux dans la plupart de ces baies, contribuent largement encore à apporter des débris végétaux; aussi les eaux y sont-elles très peu transparentes et fort riches en phytoplancton, qui donne aux baies de Kamande et de Katwe une intense coloration verte. De façon générale on est frappé par l'intensité de la vie dans ces baies : plantes supérieures, hippopotames, insectes, plancton, poissons, oiseaux... c'est un grouillement de vie extraordinaire.

Les vases de 0 à -40 m sont souvent noires ou vert-noir et fort meubles. Elles sont le siège d'une activité biologique intense. Elles deviennent plus claires si le degré d'oxydation est plus élevé. Leur consistance est assez variable et, en général, la fluidité augmente avec la profondeur. La cohésion est toujours forte.

Dans les vases littorales on décèle une certaine quantité de grains de quartz; dans celles déposées devant les estuaires de rivières on peut distinguer parfois une grande quantité de petits fragments de mica, apportés par l'affluent; il s'agit surtout de micas blancs apparentés au muscovite.

TABLEAU I.

Analyse granulométrique d'une vase du lac Édouard (J. VERBEKE).

Station n°	3085
Profondeur	2 m
Fractions	%
> 1 mm	—
0,20-1,00 mm	0,93
0,10-0,20 mm	2,84
0,05-0,10 mm	42,85
0,02-0,05 mm	19,83
< 0,02 mm	33,52

3085 : Lac Édouard, baie de Vitshumbi, à 1 1/2 km de la pêcherie vers la rivière Rwindi; 24.XI.1953.

Des *Diatomées* de diverses origines sont très abondantes dans les vases du lac Édouard; leur quantité augmente avec la profondeur.

Dans la vase sableuse de la zone littorale, provenant de -2 m, la fraction granulométrique de 0,05-0,1 mm est la plus forte : 42,8 % (J. VERBEKE). Le tableau I donne l'analyse granulométrique de cette vase.

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 % pour un échantillon provenant de -36 m); des fragments de micas y sont également présents.

Les analyses de deux échantillons de vases du lac Édouard ont été reproduites dans le tableau II (I. ELSKENS). Les substances quantitativement les plus importantes sont les matières volatiles à 110° et la silice (SiO₂). Cette dernière augmente avec la profondeur (68,4 à 92 m) grâce aux quantités de frustules de *Diatomées*. L'oxyde d'aluminium varierait avec la quantité de mica (teneur de la muscovite en Al₂O₃ + Fe₂O₃ : ± 40 %). La teneur en fer paraît faible pour des vases aussi organiques; leur teneur en CaO est assez forte.

c) Groupements végétaux colonisant ces divers types de rives.

I. — Les fonds rocheux ne sont pas colonisés par les végétaux supérieurs.

TABLEAU II.
Analyse chimique de deux vases du lac Édouard (I. ELSKENS).

Station n°	E. 3066	E. 3088
Profondeur	1,5 m	7 m
Matière volatile à 1.100°	21,5 ± 0,1	20,9 ± 0,1
Cendres	78,5 ± 0,1	79,1 ± 0,1
SiO ₂	55,9 ± 0,1	58,9 ± 0,1
Fe ₂ O ₃ + Al ₂ O ₃ + P ₂ O ₅	30,5 ± 0,1	—
Fe ₂ O ₃	10,6 ± 0,2	—
Al ₂ O ₃ (+ TiO ₂)	10,9 ± 0,3	—
P ₂ O ₅		—
CaO	4,6 ± 0,1	3,4 ± 0,1
MgO	3,2 ± 0,1	3,4 ± 0,1
Na ₂ O + K ₂ O + indosé (diff.)	5,8 ± 0,4	—

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

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

II. — Les rives sableuses présentent des associations très différentes selon l'importance du rôle joué par l'eau :

α) Les parties sèches sont colonisées par le groupement à *Panicum repens*, parfois accompagné de quelques chaméphytes.

β) Sur les parties humides ou à nappe phréatique proche de la surface s'installent parfois des hélophytes de l'ordre des *Papyretalia*, parfois une variante humide du groupement à *Panicum repens*, parfois, dans la zone des embruns des plages à galets, le faciès à *Cyperus maculatus*.

γ) Dans l'eau nous trouvons, sur fond sableux ou sablo-vaseux, de vastes prairies immergées de *Potamogeton pectinatus* (lac Édouard), *Potamogeton Schweinfurthii* (lac Albert), *Vallisneria aethiopica* et *Najas marina* subsp. *armata*.

III. — Les grandes baies plus ou moins calmes, vaseuses et marécageuses sont envahies par une végétation aquatique et semi-aquatique où l'on peut distinguer :

α) Dans des eaux de 1 à 2 m de profondeur : la nymphæie : au lac Édouard pas de nénuphars, au lac Albert *Nymphaea Lotus*.

β) Dans les eaux de 0,50 (0)-1 m de profondeur : le *Lemneto-Pistietum* : *Lemna*, *Pistia*, *Azolla*, *Ceratophyllum*, etc. Des baies entières sont remplies de *Pistia* (lac Édouard).

γ) La végétation amphibie, entre les grands hélophytes et le *Lemneto-Pistietum*, forme une frange de transition composée de plantes longuement étalées sur l'eau.

δ) Viennent ensuite les champs immenses de *Vossia cuspidata*, *Typha angustifolia*, *Phragmites mauritanus*, les véritables forêts à *Aeschynomene elaphroxylon*, et, aux embouchures des rivières, les marais à *Cyperus Papyrus*. Cette végétation, appartenant à l'alliance du *Papyrion*, est certainement celle qui, dans les régions marécageuses, occupe les surfaces les plus importantes.

Signalons, pour terminer, dans les grandes baies abritées et sur les hauts-fonds devant les deltas des rivières, l'existence d'importantes prairies monophytiques immergées soit à *Potamogeton*, soit à *Ceratophyllum*, ainsi que des massifs monophytiques à *Scirpus subulatus* ou *Paspalidium geminatum* dans les eaux agitées d'environ 2 m de profondeur. Les salades du Nil, *Pistia stratiotes*, plantes non fixées, peuvent, sous l'effet d'un vent persistant de direction déterminée, quitter les baies et gagner le large en grandes masses.

DEUXIÈME PARTIE

La végétation.

CHAPITRE VII.

LA VÉGÉTATION AQUATIQUE.

§ 1. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LA VÉGÉTATION DES HYDROPHYTES.

En étudiant les bords des grands lacs de l'Est du Congo, on constate rapidement que leurs rives se prêtent mal au plein épanouissement d'une végétation aquatique proprement dite, et cela pour plusieurs raisons :

a) Tout d'abord les grands massifs montagneux, souvent très abrupts, qui enserrant un peu partout le « graben », forment pendant des centaines de kilomètres un type de rive incliné à 40° et plus; la plage s'y résume à quelques éboulis (ou même à des parois rocheuses) violemment battus par les vagues et n'offrant aucune possibilité de développement aux spermatophytes. Ce relief se continue sous la surface des lacs où les grandes profondeurs sont souvent situées très près de la rive (voir A. CAPART : cartes bathymétriques).

Ailleurs, c'est la grande plage sablonneuse à aspect marin; les eaux à ressac accusé ne renferment, à des profondeurs allant de 1 à 3 (6) m, que quatre espèces, toutes hydrophytes fixés et submergés.

Il s'agit de :

Potamogeton Schweinfurthii,
Potamogeton pectinatus,
Najas marina subsp. *armata*,
Vallisneria aethiopica.

Ces espèces y forment un groupement très pauvre mais typique des eaux agitées que nous étudierons plus en détail dans le § 4 de ce chapitre.

Mais même dans les baies profondes à eaux plus tranquilles, les groupements sont fragmentaires, les successions incomplètes. Et dans les vastes marécages des deltas de rivières quelque peu importantes comme la Rutshuru et la Semliki, où pourtant la végétation semi-aquatique se développe avec exubérance, il est très rare de trouver des individus d'association plus ou moins complets.

b) Quelles sont les raisons de cette pauvreté ? — D'une manière générale, il est évident que les dimensions des grands lacs jouent un rôle important dans l'élimination de certaines espèces.

Le terme « mers intérieures » revient sous la plume de tous les explorateurs, et il s'agit là d'une expression largement justifiée : le plus petit de ces lacs, le lac Édouard, a une surface de 2.500 km² et le plus grand, le lac Tanganika, atteint 32.000 km², c'est-à-dire une surface sensiblement égale à celle de la Belgique. Les tempêtes et les tornades, parfois d'une violence inouïe, y sont fréquentes, principalement au début de la saison des pluies. Le vent peut alors atteindre des vitesses de 120 km/h.

Ces tempêtes provoquent des vagues importantes (1 à 1,50 m) dont la répercussion, souvent très affaiblie il est vrai, se fait sentir dans les baies les mieux abritées, les anses les plus tranquilles.

On y ajoutera l'influence des brises régulières (voir partie climatologique) engendrant une forte houle. Dès lors, les endroits où l'agitation de l'eau est toujours nulle ou très faible sont fort exceptionnels.

Ce fait explique la rareté de certaines espèces; nous pensons par exemple aux *Azolla*, aux Lemnacées. Il explique aussi probablement certaines absences.

En conclusion, nous pouvons donc dire que pour les quatre grands lacs un facteur important d'appauvrissement est d'ordre mécanique : les mouvements de l'eau.

c) Mais d'autres raisons d'appauvrissement sont inhérentes aux conditions propres à chaque lac.

I. — Au Kivu il s'agit avant tout d'un problème géologique et topographique. C'est un lac de barrage formé, il y a seulement 10 à 20.000 ans, par l'apparition de l'énorme chaîne des volcans Virunga. L'eau des quelques petits lacs qui se trouvaient dans la vallée avant ces éruptions, a monté de quelques 400 m, et ce sont ces changements récents qui expliquent la forme actuelle du lac, avec ses contours infiniment découpés, ses îles nombreuses et ses baies profondes qui font parfois penser aux fjords norvégiens. Tout indique qu'il s'agit de transformations récentes.

Il serait donc possible que certaines espèces, qui apparemment pourraient très bien se développer au lac Kivu, n'y aient pas encore été apportées et qu'elles s'y multiplieront dans l'avenir.

La chose est cependant peu probable, car nous savons (voir A. CAPART) qu'avant la formation des volcans Virungas il existait dans les vallées du Kivu une série de petits lacs plus anciens, formés à la suite des éruptions volcaniques du Sud-Ouest (Kahuzi). Les plantes aquatiques y disposaient donc depuis longtemps de conditions favorables à leur épanouissement. Que le niveau de ces lacs se situait en moyenne d'environ 400 m en dessous du niveau actuel ne change rien à cet état de choses.

Une autre cause possible d'appauvrissement est la suivante : la richesse des eaux profondes du lac Kivu en méthane (à partir de -275 m) et en H_2S (à partir de -60 m) a été mise en évidence (SCHMITZ et KUFFERATH). Ces auteurs ont évalué que la durée d'accumulation du stock de méthane serait de l'ordre de 16.000 ans.

D'autre part, l'existence, dans le grand bassin Nord, de plusieurs petits cônes volcaniques sous-lacustres a été démontrée par A. CAPART.

On pourrait supposer qu'une éruption volcanique importante et récente, se produisant sous les eaux, aurait donc pu faire remonter à la surface des quantités de H_2S suffisantes pour tuer toute la flore et la faune du lac.

Cela semble cependant improbable, car la carte du lac montre des baies profondes, de nombreuses îles, et il aurait fallu une éruption d'une violence extraordinaire dans le bassin Nord pour tuer toute vie par exemple dans le bassin de Bukavu au Sud. Et il semble surtout improbable qu'une éruption d'une telle violence ait pu se produire en ne formant que de petits cônes et sans atteindre les eaux profondes, riches en méthane, qui n'ont plus été perturbées depuis tant de milliers d'années.

Mais un autre facteur, plus évident, rend difficile le développement des plantes aquatiques. Il s'agit de la nature des fonds et de leur configuration.

Il suffit de suivre un peu les bords du lac pour constater que les rives sont partout abruptes, les fonds partout fortement inclinés. Des pentes inférieures à 8° sont fort rares, beaucoup plus rares que les pentes fortes ou même que les parois verticales ou en surplomb. Il en résulte que la surface des fonds de 0 à $-6(7)$ m, qui seuls nous intéressent ici, est très réduite (voir chapitre VI).

Elle serait cependant suffisante pour permettre l'établissement de quelques groupements aquatiques bien individualisés si d'autres facteurs d'appauvrissement n'intervenaient encore. Ce sont :

1. L'agitation de l'eau : les anses tranquilles sont encore plus rares au Kivu qu'ailleurs; les eaux des « fjords » sont le plus souvent profondes et facilement mises en mouvement par les vents qui s'engouffrent dans ces longs couloirs plus ou moins rectilignes.

2. Les tufs calcaires, qui recouvrent absolument tout jusqu'à des profondeurs de plusieurs dizaines de mètres. Nous consacrerons plus loin un paragraphe au mode de formation de ces tufs et plus spécialement au rôle joué par certaines algues dans la précipitation du calcaire.

Qu'il s'agisse des laves, des sables, des vases ou des terres rouges des bassins Sud, tout est recouvert d'une carapace de dépôts calcaires et magnésiens dont l'épaisseur varie de quelques millimètres à quelques centimètres. Ce n'est vraiment qu'aux estuaires des rivières que nous trouvons du sable meuble ou de la vase. Par endroits la carapace se crevasse, il se forme des dalles de travertins (ou parfois de grès) et dans les fentes se développe une maigre végétation constituée principalement de *Potamogeton pectinatus*, *Najas marina* subsp.

armata, et, plus près de la rive, *Paspalidium geminatum*, puis *Phragmites mauritianus*; rarement les nénuphars parviennent à se maintenir.

Ces plantes se développent assez péniblement sauf dans quelques baies et estuaires où les conditions sont un peu plus favorables (voir tabl. VI, relevés n^{os} 10, 24, 26); leur existence n'est pas facilitée par le fait que le calcaire précipite sur eux et les transforme rapidement en squelettes figés.

A. CAPART signale que les fonds meubles ont été récemment plus largement répartis et que des fossiles quaternaires récents montrent qu'à ce moment la faune était plus variée. Il est probable qu'il en a été de même pour la flore. Pourquoi la formation des tufs s'est elle accélérée au cours des derniers millénaires ? Nous ne pouvons faire que des suppositions. Mais il est certain que les dépôts calcaires jouent un rôle important dans l'appauvrissement de la faune et de la flore de la région benthique du lac.

Si nous résumons ce qui précède, nous arrivons aux conclusions suivantes pour le lac Kivu :

α) Causes certaines d'appauvrissement (à noter qu'il s'agit uniquement de causes physiques) :

- 1° Agitation de l'eau.
- 2° Inclinaison des rives.
- 3° Précipitations calcaires.

β) Causes possibles :

- 1° Facteurs chimiques (par exemple, la concentration en Mg qui est de l'ordre de 100 mg/l).
- 2° L'âge du lac actuel : 10 à 20.000 ans.
- 3° Catastrophes volcaniques récentes éventuelles.
- 4° Facteurs géographiques (peu probable vu le nombre dominant d'espèces à très large distribution).

II. — Les groupements aquatiques du lac Édouard sont plus riches en espèces et mieux développés, mais certaines absences restent curieuses.

Ici, les rives faiblement inclinées sont beaucoup plus fréquentes; les fonds de 0 à -7 m occupent une surface relativement importante, et les fonds meubles, sable ou vase, existent en de nombreux endroits; les plaques de travertins et de grès sont beaucoup plus rares et ne se forment plus actuellement.

Pourquoi alors cette pauvreté en espèces ? A. CAPART montre qu'il faut en chercher l'explication dans les perturbations physico-chimiques causées par des éruptions récentes des volcans de Katwe ou même des Virunga, éruptions qui se sont produites il y a seulement 7 à 8.000 ans. Elles peuvent avoir provoqué des modifications de la salinité telles que la faune ancienne a probablement été éliminée complètement soit par la toxicité des eaux, soit par précipitation du calcaire, soit par les deux à la fois.

La flore a sans doute suivi une évolution plus ou moins parallèle à celle de la faune et son appauvrissement doit être attribué aux mêmes phénomènes (A. CAPART).

Il semble cependant qu'un autre facteur d'appauvrissement (ou de déplacement de l'équilibre), contemporain celui-ci, vient se superposer aux effets du volcanisme. C'est que nous nous trouvons en plein cœur du Parc National Albert et que les baies, les anses et les mares favorables à l'épanouissement des groupements aquatiques sont justement celles qu'affectionnent des quantités invraisemblables d'hippopotames, auxquels s'ajoutent parfois les éléphants, les buffles, etc.

Nous n'avons jamais récolté de nénuphars au lac Édouard, ni dans les mares de la plaine au Sud de Vitshumbi. Normalement, 7 à 8.000 ans devraient suffire pour qu'ils fassent leur apparition dans la région, puisqu'ils existent partout aux alentours. Et d'ailleurs, J. LEBRUN (1947) cite une récolte dans une mare de la plaine au Sud du lac, récolte rapportée avec doute à *Nymphaea maculata* SCHUM et THONN.

Si l'on sait d'autre part (L. HAUMAN, Fl. du C. B. II, 1951) que « les rhizomes (« racines » ?) de plusieurs espèces (de nénuphars) sont mangés cuits en temps de disette, que les feuilles constituent pour le bétail un fourrage précieux en temps de sécheresse, et que leurs cendres servent souvent de sel de cuisine », il devient probable que les grands animaux soient responsables de la disparition tout à fait récente des nénuphars dans la région du lac Édouard. La flore et la faune du Parc National Albert passent actuellement par une phase d'évolution rapide, recherchant un nouvel équilibre depuis la suppression de l'influence humaine. Cela ne peut évidemment se faire sans certains déséquilibres temporaires, qui diminueront progressivement en fréquence et en intensité. Nous ne serions pas étonné de voir réapparaître les nénuphars, une fois ce nouvel équilibre partiellement ou complètement atteint.

En résumé, nous voyons donc au lac Édouard les raisons suivantes d'appauvrissement :

1. Catastrophes physico-chimiques d'origine volcanique. Toxicité des eaux ou (et) précipitation de calcaire.
2. Destruction par l'abondance de certaines espèces de grands animaux (recherche d'un nouvel équilibre).
3. Les causes générales valables pour tous les lacs : agitation de l'eau et facteurs géographiques éventuels.

III. — C'est au lac A l b e r t que nous avons trouvé les associations aquatiques les plus complètes, les mieux développées et les plus variées. Des trois lacs que nous avons étudiés c'est celui qui fait le plus penser au lac Tanganika; c'est le plus grand des trois, ses biotopes sont très variés et sa faune et sa flore sont beaucoup plus riches, beaucoup plus complètes qu'aux lacs Kivu et Édouard.

Mais malgré tout, on constate encore une certaine pauvreté comparativement au lac Tanganika et aux eaux de la Cuvette Centrale Congolaise.

Le lac Albert, comme les deux précédents, a été le théâtre de bouleversements récents, moins catastrophiques peut-être, mais qui n'en ont pas moins modifié profondément la flore et la faune.

A. CAPART, au cours des sondages à ultra-sons, a découvert l'existence de 7 couches de sédiments, dont les trois dernières ont connu des alternances d'immersion et d'exposition à l'air, car ils présentent des marques d'érosion et même (pour la 2^e couche, S₂) une succession de buttes qu'on croit être d'anciennes termitières.

Au cours des derniers millénaires, le lac Albert a subi au moins trois abaissements de niveau importants. Comme sa profondeur maximum actuelle est de 58 m et sa profondeur moyenne de ± 25 m, il n'a dû subsister au cours des assèchements qu'un grand étang marécageux dont les espèces pélagiques étaient absentes. Des variations de la salinité s'y sont sans doute produites, mais elles ne semblent pas avoir été de nature à tuer toute vie aquatique. La faune et la flore du lac Albert sont donc au moins en partie anciennes et ont probablement encore été enrichies par des apports venant du Nil et peut-être de la Semliki. Mais il est certain qu'un léger appauvrissement a été le résultat final de tous ces bouleversements.

Peut-être faut-il également tenir compte des variations de niveau actuelles. Leur amplitude ne dépasse guère 4 m et leur périodicité est d'environ 4 ans (voir fig. 16). Toutefois, les plantes aquatiques possèdent des adaptations remarquables aux variations du plan d'eau et présentent en outre un cycle de développement assez court pour que les groupements puissent suivre des mouvements aussi lents d'avance et de recul des eaux. Nous verrons plus loin qu'il n'en est pas de même pour la végétation semi-aquatique et que si par exemple les stades de maturité du groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* sont rares, c'est sans doute à ce phénomène que nous devons l'attribuer.

Les facteurs justifiant une pauvreté relative de la végétation aquatique au lac Albert sont donc les suivants :

1. Vicissitudes hydrographiques.
2. Influence possible des faibles variations de niveau actuelles.
3. Facteurs généraux : agitation de l'eau et facteurs géographiques éventuels.

d) Quelles sont les conclusions générales que l'on peut dégager de ces diverses considérations ?

1. Les vicissitudes hydrographiques récentes ont exercé une influence très probable sur la composition floristique de la végétation des rives des trois lacs.

2. Les facteurs qui régissent le plus directement l'épanouissement de la flore des hydrophytes nous paraissent d'ordre physique :

Les mouvements de l'eau : présence ou absence de courant, présence ou absence de vagues, intensité des courants et des vagues. On suggère d'ailleurs

que ces caractéristiques sont plus ou moins liées à la richesse des eaux en oxygène et par là, au caractère rhéophile ou rhéophobe de la végétation aquatique.

La quantité de lumière, qui dépend de la profondeur et de la transparence des eaux, ainsi que de l'importance relative des strates flottantes et immergées.

La structure des fonds (rocheux ou meubles, pente forte ou faible).

De ces trois groupes de facteurs ce sont les premiers qui semblent les plus déterminants. Les autres conditions, température, salinité, pH et même la nature du fond (sable ou vase) ne jouent qu'un rôle secondaire, les plantes aquatiques présentant à leur égard une plasticité écologique étonnante, n'y réagissant nettement que pour des cas extrêmes.

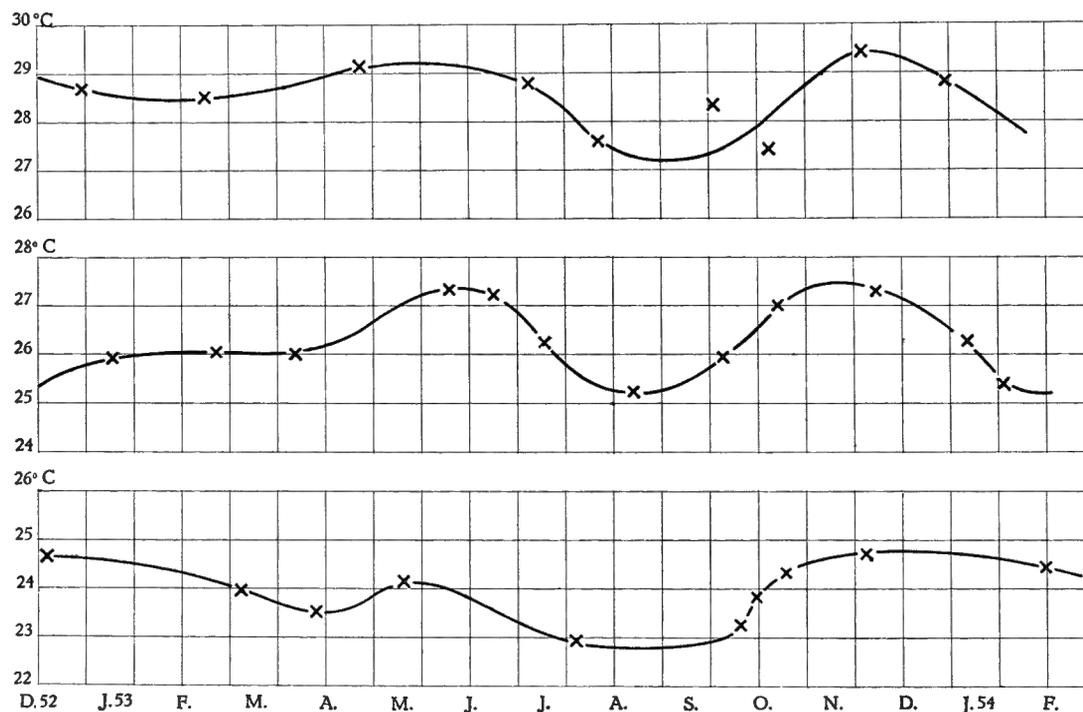


FIG. 11. — Température de l'eau de surface des lacs Kivu, Édouard et Albert : variations au cours de l'année (d'après les données fournies par I. ELSKENS).

A titre d'exemple, le graphique (fig. 11) des températures moyennes des eaux de surface des trois lacs au cours de l'année montre bien que les écarts sont trop faibles pour justifier de grandes différences dans la flore des Spermato-phytes. Ce n'est que dans le cas des lacs Mokoto, beaucoup plus froids, que nous pourrions invoquer cet argument. Certaines espèces nettement mégathermes semblent être éliminées dès que l'altitude dépasse un certain niveau; tel est le cas de *Pistia Stratiotes*, dont la limite altitudinale pourrait se situer, au Congo Belge et au Ruanda-Urundi, aux environs de 1.500 m.

La richesse du fond et de l'eau en principes nutritifs agissent, cela va de soi, sur la vitalité générale du groupement et entraînent de légères modifications quantitatives. Mais la composition floristique des communautés d'hydrophytes demeure inchangée.

L'accumulation de vase organique, d'autre part, est une conséquence de la tranquillité des eaux qui permet l'établissement de groupements végétaux à pouvoir d'atterrissement élevé. Ce n'est pas la vase qui provoque l'apparition d'un groupement déterminé, ce sont les végétaux qui, avec le plancton, produisent et retiennent la vase, et favorisent le dépôt de matières en suspension; ils transforment progressivement leur propre substrat et stabilisent de plus en plus les mouvements de l'eau. Le cas spécial — d'ailleurs très fréquent — du dépôt de boues abandonnées par des rivières en décrue doit être considéré. Nous constatons alors la formation très rapide de groupements exondés de thérophytes nitrophiles, mais temporaires (J. LÉONARD, communication orale).

Il est d'ailleurs frappant de voir que J. VERBEKE, entomologiste de la Mission KEA, aboutit à des conclusions identiques pour les groupements d'insectes et d'autres invertébrés aquatiques; pour les insectes comme pour les plantes supérieures, la distinction entre eaux eutrophes et oligotrophes n'apparaît que dans les cas extrêmes.

§ 2. LES ALGUES DU GENRE *CLADOPHORA* ET LA FORMATION DE TUF.

(A. CAPART, J. VERBEKE.)

Nous avons vu qu'au lac Kivu les rives sont recouvertes d'une couche de tufs d'une épaisseur variant de quelques millimètres à plusieurs centimètres et cela jusqu'à des profondeurs pouvant atteindre 35 m. Les laves de Goma, au niveau du plan d'eau, montrent un recouvrement de 3 à 4 cm d'épaisseur; à 5 m de profondeur, l'épaisseur atteint 6 à 7 cm. La coulée de lave de 1938 est déjà recouverte d'une couche de 2 mm. Dans le Sud du lac, l'épaisseur de la formation n'est en surface que de 3 à 4 mm; elle recouvre la terre rouge de la région, qui n'est autre chose que le résidu d'altération d'anciens basaltes.

Cette formation a de profondes répercussions sur la biologie du lac, en empêchant l'existence des organismes dont la biologie est liée aux fonds non consolidés, sable ou vase. Elle est relativement récente, car en plusieurs endroits on trouve des bancs de tuf ou de grès atteignant 8 à 12 cm d'épaisseur, et repose sur une couche non consolidée de sable ou de gravier où l'on trouve à l'état fossile des coquilles de *Corbicula*, *Melanoides*, *Planorbis* et même d'*Iridina*, espèce actuellement disparue de la faune du lac. Sous ces sédiments nous retrouvons une nouvelle couche consolidée. La composition des eaux aurait donc varié sensiblement au cours des derniers millénaires.

Il faut noter qu'au lac Édouard, sur les terrasses exondées, on observe également des couches de tufs d'origine lacustre très semblables à celles du Kivu, mais plus rares et ne semblant plus se former actuellement.

La formation de tufs étant liée à la présence de certaines algues, il apparaît que les recouvrements en profondeur ne peuvent s'expliquer que par des variations du niveau des eaux, car en dessous de 10 à 12 m il n'y a pratiquement plus d'algues. Jusqu'à 5 m de profondeur par contre le dépôt est rapide et intense.

Ces tufs, de composition calcaro-magnésienne, trouvent leur origine dans plusieurs facteurs intimement liés :

1. La teneur très élevée des eaux du lac Kivu en ions Ca^{++} , Mg^{++} et CO_3^- .
2. La teneur également très élevée des eaux en oxygène : 85 à 110 % de saturation (6 à 7 mg/l) dans les 20 premiers mètres.
3. Le développement souvent luxuriant, sur les rives, de certaines algues filamenteuses, surtout à hauteur du plan d'eau et légèrement en dessous et au-dessus, dans la zone des embruns.

Sur toutes les rives on voit ainsi apparaître à hauteur du plan d'eau une bande verte caractéristique; de nombreux organismes s'abritent dans cette végétation où la vie animale est très intense (voir les travaux d'A. CAPART et J. VERBEKE à ce sujet, ainsi que le dernier chapitre de notre étude).

C'est dans cette zone que la précipitation de Ca^{++} et Mg^{++} sous forme de carbonates est la plus forte, car elle y est favorisée par une évaporation intense de l'eau et surtout par la fixation de CO_2 par les algues.

Le bord vert de la zone d'oscillation du plan d'eau est constitué presque exclusivement de *Cladophora* cfr. *crispata* (ROTH.) KÜTZING, espèce cosmopolite, *Chlorophycée* de la famille des *Cladophoraceae* (dét. L. VAN MEEL). Cette algue se développe également sous le plan d'eau, mais perd alors rapidement une partie de sa vitalité. A partir de 2 m environ, les Diatomées prennent la première place. A une profondeur de 7,50 m, J. VERBEKE a récolté *Cladophora* cf. *glomerata* (L.) KÜTZING, *status ramosus*, espèce également cosmopolite (dét. L. VAN MEEL), qui se développe à cette profondeur sous forme de tapis discontinus. Au lac Albert des algues vertes se trouvent jusqu'à -9 m, mais au lac Tanganika, où la transparence de l'eau est plus grande, elles ont été recueillies jusqu'à -20 m environ (L. VAN MEEL).

Ces algues, notamment *Cladophora glomerata*, sont connues en Europe (W. HEERING, 1921). Elles y recherchent les eaux bien oxygénées des bords des rivières et des lacs, chutes d'eau et moulins; elles sont pérennes et leur maximum de développement se situe de juillet à novembre; en hiver, elles sont peu apparentes, fortement incrustées de calcaire et couvertes d'épiphytes. Au printemps, de nouvelles pousses, presque dépourvues d'épiphytes, rendent à la formation sa couleur caractéristique d'un vert intense.

Ces conditions physiques et cette périodicité se retrouvent au lac Kivu. Les algues y disparaissent progressivement en saison sèche, peut-être en partie sous l'action plus violente des vagues que l'on observe durant presque toute cette saison. Au cours de la saison des pluies, elles redeviennent d'un vert vif

et forment un tapis d'épaisseur variable, qui peut atteindre 5 à 10 cm à la surface de l'eau mais diminue très vite en profondeur.

D'après J. VERBEKE, la surface de cette zone d'algues, très importante comme nourriture des poissons, est d'environ 500 ha ou 5 km² pour tout le lac Kivu, ce qui représente à peu près $\frac{1}{450}$ de sa surface totale (2.370 km²). La longueur totale des rives, îles comprises, est égale à 1.196 km dont 1.000 km ou ± 90 % sont couvertes d'algues. En ce qui concerne la largeur, VERBEKE considère 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.

Dans la baie de Kabuno, où les concentrations calciques et magnésiennes sont beaucoup plus fortes (voir tabl. III), la formation des tufs est d'une nature différente. L'encroûtement est beaucoup plus rapide et la formation moins résistante. Elle est minée et habitée par de nombreuses larves d'insectes.

Les éléments constitutants des tufs 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.

TABLEAU III.

Lac Kivu. — Teneur en Ca et Mg du grand bassin Nord et de la baie de Kabuno (I. ELSKENS).
Eaux de surface.

	Grand bassin Nord	Baie de Kabuno
Dureté totale	42-44° français	312° français
Teneur en Ca	21,2 mg/l	599,4 mg/l
Teneur en Mg	101,0 mg/l	262,5 mg/l

Le tableau III (I. ELSKENS) montre que la teneur en magnésium des eaux du lac Kivu est beaucoup plus élevée que la teneur en calcium; cependant, le produit de solubilité de MgCO₃ dépassant largement celui de CaCO₃, nous trouvons dans les tufs grosso-modo 5 à 8 de Ca pour 1 de Mg.

La composition des travertins, et notamment le rapport Ca/Mg nous est donné par le tableau IV. Nous voyons que ce rapport augmente rapidement avec la profondeur. Lors d'une précipitation purement chimique ce rapport serait égal à 10 environ.

Si au lac Kivu les tapis continus d'algues occupent 90 % des rives, au lac Édouard, par contre, les algues sont limitées à quelques touffes isolées, qui se développent sur les blocs de roches ou de galets qu'on trouve çà et là,

principalement le long de la rive occidentale; ailleurs ce n'est que sur les installations 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.

TABLEAU IV.

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 ₃	MgCO ₃	Indosé	Rapport
	%		%				%
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
Stat. n° 2122 Grains calcaires à — 7,5 m (avec peu d'algues)	48,9	51,1	9,3	79,9	8,4	2,4	9,5

Rapp Ca/Mg pour précipitation purement chimique = 10 environ.

(*) I, ELSKENS : Résultats Analytiques.

Les algues y 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. 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 à 2 m près de la rive. Jadis ces algues ont dû recouvrir des surfaces plus étendues et jouer un rôle important dans la biologie du lac, tel qu'en témoignent les dépôts de tufs calcaires qu'on trouve sous l'eau en de nombreux endroits (J. VERBEKE).

Signalons, pour terminer, dans la partie Sud du lac Albert, dans les baies marécageuses et devant l'estuaire de la Semliki, de vastes étendues d'algues; on observe fréquemment ces algues roulées en boule et flottant en bancs importants à la surface de l'eau. SMITH (1950) attribue ce phénomène à l'action des vagues; l'accumulation de gaz à l'intérieur des boules les fait monter à la surface.

Dans la vallée de la Ruzizi, R. GERMAIN (1952) décrit un groupement rhéophile à *Cladophora* cf. *glomerata* et *Potamogeton pectinatus*.

§ 3. LE *LEMNETO-PISTIETUM*.

(Tabl. VI, relevés 1 à 8.)

a) Traits généraux et synécologie. — Cette association, décrite par J. LEBRUN (1947) pour la plaine des Rwindi-Rutshuru, trouve son optimum de développement dans des mares peu profondes (maximum 1 m) et à plan d'eau variable. Les caractéristiques écologiques les plus marquantes sont donc l'absence totale de vagues ou de courant et l'abaissement saisonnier du plan d'eau pouvant aller jusqu'à l'assèchement temporaire de la mare. La strate immergée ne résiste généralement pas à des conditions aussi draconiennes; la structure physionomique du groupement est par conséquent souvent caractérisée par l'absence de strate immergée et le développement luxuriant de la strate flottante, car celle-ci présente des adaptations remarquables à l'assèchement (voir J. LEBRUN, 1947). D'autres caractéristiques sont : la réaction faiblement acidophile, l'épaisse couche de vase (pouvoir d'atterrissement très élevé), la richesse en phytoplancton; pour la plaine des Rwindi-Rutshuru : l'abondance de grands animaux. Nous avons repris dans le tableau général les deux relevés de J. LEBRUN qui caractérisent cette situation (relevés 1 et 2).

Dans les lacs, ces conditions optimales, même dans les anses les plus tranquilles, ne sont jamais réalisées complètement. La périodicité du plan d'eau y est beaucoup moins marquée, ou, si elle est plus importante (lac Albert), elle n'est pas saisonnière et s'effectue avec une lenteur telle que le groupement, en se régénérant constamment, parvient à suivre les mouvements d'avance ou de recul des eaux. Il s'ensuit que la strate immergée parvient à se développer et cela d'autant mieux que la strate flottante est contrariée dans son épanouissement par l'existence de vaguelettes. Il arrive même — et nous avons fréquemment pu observer ce phénomène dans la baie de Vitshumbi — que la strate flottante se déplace sur d'assez grandes distances sous l'influence des brises de terre et de lac. Nous pouvions ainsi, tous les matins, voir les *Pistia* partir vers le large; ils revenaient le soir ou la nuit. Et si parfois la brise de lac faisait défaut, les « salades du Nil » continuaient leur voyage le lendemain, et c'est ainsi que nous avons pu observer des champs étendus de cette curieuse *Aracée* à des kilomètres de la rive.

Mais il existe des anses tellement bien abritées qu'on peut pratiquement les assimiler à des mares.

La strate immergée y est moins importante et la strate flottante y atteint des pourcentages de recouvrement voisins de 100. On y trouve des espèces telles que *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna paucicostata* et *Azolla nilotica* qui, nous l'avons constaté partout, sont des indicatrices certaines du calme absolu des eaux (Pl. I, fig. 3; Pl. II, fig. 2); elles disparaissent immédiatement si le vent (ou une autre cause) parvient à provoquer la moindre ride, le moindre courant. Les autres espèces, *Pistia stratiotes*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia Thonningii*, résistent beaucoup plus longtemps; elles sont d'ailleurs encore présentes dans

la nymphéaie et y jouent parfois un rôle assez important; il n'en reste pas moins évident qu'elles trouvent leur optimum là où l'agitation de l'eau est nulle.

Quelles sont maintenant les caractéristiques des baies et des anses dans lesquelles le *Lemneto-Pistietum* se développe le mieux ? Nous prendrons comme exemple la baie de Vitshumbi (Mwiga et Bwera) où plusieurs individus bien développés de notre association ont été relevés (cfr. relevés 6, 7 et 8). D'autres exemples peuvent être trouvés dans les anses abritées des baies de Kamande, Kabare, etc.

La baie de Vitshumbi a une profondeur de ± 10 m, là où elle aboutit dans le lac; le fond se relève ensuite assez rapidement jusqu'à une profondeur de 3 à 4 m, puis plus lentement vers les rives. Au fur et à mesure qu'on s'approche du bord et qu'on pénètre dans les anses, les eaux deviennent plus calmes et la couche de vase plus épaisse. Cette dernière est principalement constituée de matière organique en décomposition provenant de la végétation aquatique et semi-aquatique, du plancton, etc., ainsi que de l'apport considérable de détritus par les hippopotames qui sont suffisamment nombreux dans la baie pour y modifier profondément les conditions écologiques.

A son extrémité Sud-Ouest le golfe se divise en deux bras, les baies de Mwiga et de Bwera. Ces bras sont peu profonds, très riches en matière organique et c'est là que vivent surtout les hippopotames. Le brassage continu de ces eaux y détermine un cycle biologique rapide et le phytoplancton s'y développe très fortement; la transparence mesurée au disque de Secchi n'est que de quelques centimètres. On est d'ailleurs frappé, d'une façon générale, par l'intensité de vie dans ces conditions. Qu'il s'agisse des plantes, des grands animaux, du plancton, des oiseaux, des insectes ou des poissons, tout s'y développe avec rapidité et se mélange au reste dans un grouillement extraordinaire.

C'est le long des rives de ces bras, et surtout dans leurs anses latérales, que nous avons trouvé les meilleurs aspects du *Lemneto-Pistietum*, entourés d'une végétation semi-aquatique bien développée qui ne manque que là où elle est trop piétinée par les grands animaux.

En résumé, les caractéristiques de ces anses sont : périodicité et agitation de l'eau pratiquement nulles; grandes quantités de matière organique et épaisse couche de vase; brassage continu, plancton abondant; influence très forte des grands animaux (piétinement, broutage, détritus); profondeur maximum ± 1 m.

Au point de vue chimique, des différences assez sensibles entre les eaux du large et celles des anses à *Lemna* et *Pistia* sont parfois observées. Les écarts ne semblent cependant pas de nature à exercer une influence déterminante sur la composition floristique des groupements de végétaux supérieurs; les variations ne se font d'ailleurs pas toujours dans le même sens. Nous ne possédons malheureusement pas assez de données pour en tirer des conclusions définitives; le tableau V peut cependant nous donner quelques indications. Il fournit deux analyses des eaux de surface du large du lac Édouard, une analyse

des eaux de surface de la baie de Vitshumbi (échantillons pris dans le *Lemneto-Pistietum*), deux analyses des eaux de surface dans la baie de Katwe et deux analyses des eaux de la nappe phréatique à Vitshumbi (ces chiffres nous ont été communiqués par I. ELSKENS, chimiste de la Mission d'exploration des lacs Kivu, Édouard et Albert).

Nous y voyons que le pH varie dans une assez large mesure; l'amplitude de variation est de l'ordre de 1,5. Mais d'abord, cette variation n'est pas assez importante pour affecter la composition floristique d'un groupement; nous restons toujours dans des eaux fortement alcalines. Ensuite, si nous établissons la comparaison avec les eaux du large, nous voyons que l'équilibre peut se déplacer aussi bien dans le sens d'une acidification que d'une alcalinisation. Et cela n'a rien d'étonnant, car le pH dans les anses tranquilles dépend de trop de facteurs à la fois, et notamment :

De la saison et du moment de la journée, car l'activité planctonique a une grande influence sur le pH; les variations journalières sont parfois importantes (1 unité de pH et plus).

Du pouvoir d'atterrissement du groupement, de la quantité de matière organique en décomposition et du type de sa fermentation (aérobie ou anaérobie).

De la possibilité de renouvellement des eaux de l'anse par les eaux du large. Ce renouvellement peut être lent ou rapide suivant la saison et la situation de l'anse.

Des eaux d'infiltration de la nappe phréatique voisine, qui ont souvent une composition totalement différente, et ceci au voisinage des rives. Le tableau V donne deux analyses de ce type d'eaux.

La même complexité se présente pour les autres facteurs chimiques : la silice dissoute varie avec le pH, la stabilité de l'alcalinité de réserve dépend des apports d'eau du large et de la rapidité de la consommation, etc.

De façon générale il est certain que, plus les conditions écologiques des anses se rapprochent de celles des mares, plus s'observe un mouvement d'acidification, de diminution de l'alcalinité de réserve et d'une augmentation de la quantité de principes biogènes, c'est-à-dire une évolution vers une eau très eutrophe et \pm acidocline. Mais cette évolution est rarement bien visible dans les anses tranquilles, car elles sont malgré tout encore en contact avec les eaux du large.

b) Composition du groupement dans les divers lacs.

1. En étudiant le *Lemneto-Pistietum* pour chaque lac séparément, on constate certaines différences. Cette association ne paraît exister ni au lac Kivu, ni aux lacs Mokoto, dont *Pistia stratiotes* est d'ailleurs absent. (Il en est de même pour tous les lacs d'altitude du Ruanda-Urundi et de l'Est Congolais.)

Le groupement ne serait plus représenté, dans ces conditions, que par des petites mares à *Lemna cées*. Nous ne possédons d'ailleurs aucun relevé de

TABLEAU V.

Comparaison des eaux du large du lac Édouard avec celles des baies et de la nappe phréatique
(I. ÉLSKENS).

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

Station n° 683 : Édouard, large surface, 12 km de Kisaka dans axe Kisaka-Vitshumbi; 17.I.1954.

Station n° 558 : Édouard, large surface, 6,5 km au large de Kisaka; 22.V.1953.

Station n° 568 : Édouard, baie de Vitshumbi, dans le *Lemeto-Pistietum*; 29.V.1953.

Station n° 547 : Édouard, baie de Katwe; 20.IV.1953.

Station n° 612 : Édouard, baie de Katwe; 7.VIII.1953.

Station n° 666 : Kamande, au centre de la baie; transparence 0,3, vert sale; 18.XI.1953.

Station n° 545 b : Vitshumbi, eau infiltration puits creusé à 3-4 m de profondeur, à 2,50 m des fosses indigènes; 29.V.1953.

Station n° 545 a : Vitshumbi, eau puits « Copile » après 15 jours d'arrêt de fonctionnement (concentration); 1.IV.1953.

ces aspects incomplets, car même ceux-ci sont rares, et nous nous souvenons de n'en avoir vu qu'un seul, aux environs de la baie de Sake, où nous avons récolté *Spirodela polyrrhiza* et *Lemna minor*.

2. Au lac Édouard, au contraire, le groupement se développe souvent de façon luxuriante (relevés 1, 2, 4, 5 et 6), mais manque d'espèces caractéristiques réellement propres à l'association.

(Signalons aussi que trois espèces : *Wolffiella hyalina*, *Wolffia arrhiza* et *Lemna minor* ne figurent pas dans le tableau; elles font très probablement partie du cortège floristique du *Lemno-Pistietum* et ont été récoltées séparément à différents endroits sur le pourtour des lacs.)

3. Au lac Albert, le groupement se présente de façon très semblable, mais ne remplit toutefois pas des baies entières comme c'est le cas au lac Édouard. On l'observe souvent sous forme d'une frange \pm parallèle à la phragmitaie. Plus l'eau est calme et le fond peu incliné, plus la frange devient large, mais elle dépasse rarement 1 à 2 m. Au point de vue floristique, on notera que *Potamogeton pectinatus* est très rare au lac Albert (nous ne l'avons vu qu'une seule fois) et est remplacé par *Potamogeton Schweinfurthii*, qui joue d'ailleurs exactement le même rôle : celui d'une espèce très plastique se développant fort bien dans les eaux calmes et sur fond vaseux, mais trouvant son optimum dans les eaux courantes ou fortement agitées et sur un fond sableux.

c) Structure du groupement. Adaptation des espèces. — La structure générale du *Lemno-Pistietum*, telle qu'elle apparaît dans notre tableau, peut se synthétiser par les points suivants :

1. Les diverses espèces composantes se répartissent en trois groupes écologiques comme suit :

	Nombre d'espèces	Spectre brut	Spectre pondéré
Hydrophytes	14	64 %	96 %
Amphibies	4	18 %	3 %
Hélophytes	4	18 %	1 %

On voit donc que notre groupement est essentiellement une communauté d'hydrophytes, légèrement teintée d'hélophytes — comme il est de règle pour une association des eaux calmes et correspondant à un certain stade d'atterrissement — et d'amphibies. Ces dernières espèces donnent même un certain cachet au *Lemneto-Pistietum* et produisent une parenté — surtout pour certains faciès rivulaires — avec le *Jussiaeeto-Enhydretum* (LÉONARD, 1950) ou analogues.

2. Si nous séparons nos hydrophytes en espèces nageantes ou submergées, libres ou fixées, nous obtenons le spectre pondéré suivant :

Hydrophytes libres nageants	68 %	} 69 %
Hydrophytes fixés nageants	1 %	
Hydrophytes libres submergés	24 %	} 27 %
Hydrophytes fixés submergés	3 %	
Amphibies	3 %	
Hélophytes	1 %	
		100 %

On voit donc, par là, la prépondérance très accusée des hydrophytes libres nageants, et c'est là le caractère structural le plus net du *Lemneto-Pistietum* (voir fig. 12).

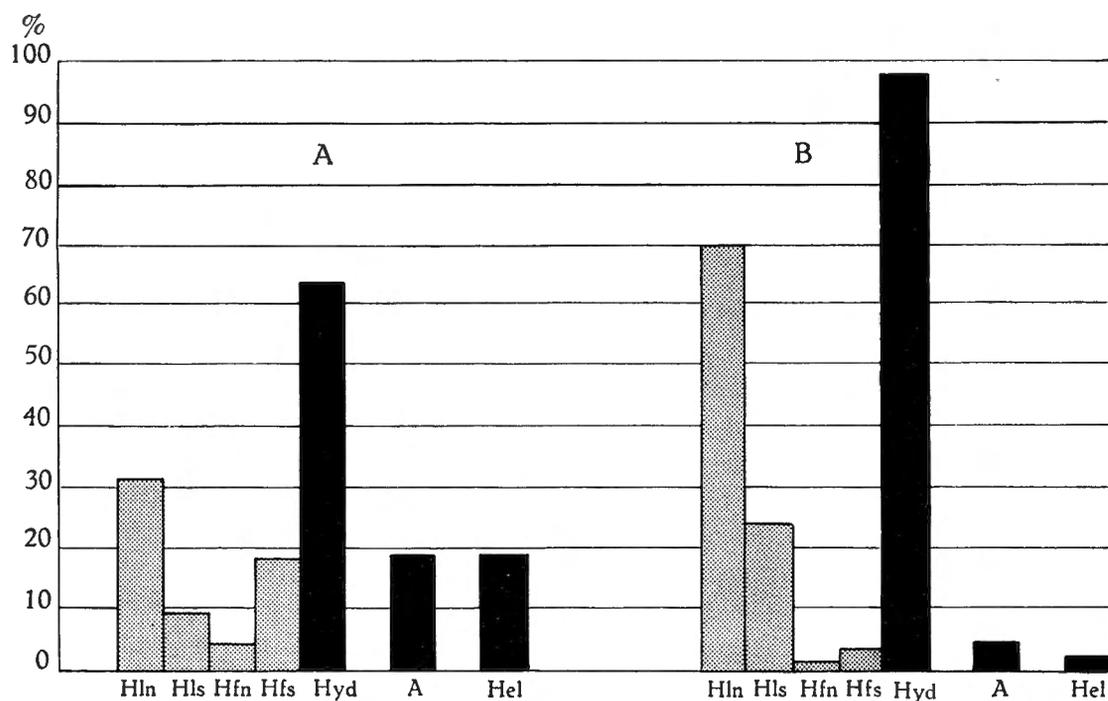


FIG. 12. — Spectres biologiques du *Lemneto-Pistietum*.
A. Spectre brut. B. Spectre corrigé.

d) *Distribution géographique.* — Les espèces les plus caractéristiques de l'association à *Pistia stratiotes* et *Lemna paucicostata* présentent toutes une très large distribution (pantropicale et même cosmopolite), à l'exception d'*Azolla nilotica* qui semble limité à l'Afrique tropicale. Les espèces ubiquistes très fréquentes dans le groupement, les deux *Ceratophyllum* et *Utricularia Thonningii*, montrent respectivement une distribution cosmopolite et une distribution analogue à celle d'*Azolla nilotica*.

La plupart des autres espèces du *Lemneto-Pistietum*, aussi bien les amphibies que les héliophytes, sont au moins paléotropicales.

Il résulte de ceci que nous avons dès à présent de fortes présomptions pour croire que le groupement présente une très large distribution et que nous trouverons des formations très voisines sur d'autres continents.

Au Congo, l'association existe vraisemblablement un peu partout et il semble que sa distribution ne soit limitée qu'en altitude; à notre connaissance, elle n'a pas été signalée au-dessus de 1.500 m, sauf à l'état très fragmentaire.

Dans la Cuvette Centrale Congolaise, on signale les espèces suivantes : *Pistia stratiotes*, *Lemna paucicostata*, *Azolla pinnata*, *Utricularia* spp., *Ricciocarpus natans*, *Wolffia arrhiza*, *Spirodela polyrrhiza*, *Ceratophyllum* spp.

En outre, il semble qu'actuellement la trop célèbre « Jacinthe d'eau », *Eichhornia crassipes*, joue un rôle important au sein de l'association, d'où elle déborde d'ailleurs largement. Sa vitalité est telle qu'elle parvient parfois à éliminer toute autre végétation (ROBYNS, 1955).

Une publication de J. LÉONARD à paraître montrera que c'est dans les mares, les marais et les anses des rivières (eaux stagnantes) de la grande forêt tropicale que nous trouvons les aspects les plus riches du *Lemneto-Pistietum*.

Un autre aspect bien développé est celui du lac Tanganika. VAN MEEL (1954) y signale de nombreuses espèces et donne l'impression d'avoir vu des individus d'association presque aussi riches que ceux de la Cuvette Centrale. Dans le volume I (1952) des résultats scientifiques de l'exploration hydrobiologique du lac Tanganika, le même auteur publie (pl. XIV) une série de photos montrant le développement exubérant du groupement.

Au lac Upemba, l'association semble beaucoup plus rare. Une photo de VAN MEEL (1953, pl. IV, fig. 2) démontre qu'elle y existe cependant; l'auteur cite *Pistia stratiotes*, des Lemnacées et des espèces amphibies.

En Uganda, EGGELING (1935) décrit un groupement ayant de très fortes affinités avec le *Lemneto-Pistietum*. Celui-ci envahit les fossés de drainage d'un marais à *Papyrus* et se compose de *Pistia stratiotes*, *Ricciocarpus natans* et *Lemna gibba*. Plus près des bords des fossés on signale trois espèces d'*Hydrocotyle*, *Utricularia exoleta* et *Ottelia ulvifolia*. Ceci indique une structure analogue à celle des groupements congolais, très facilement envahis par les espèces amphibies. Le même auteur cite encore — mais séparément — *Ceratophyllum demersum* et *Spirodela polyrrhiza*.

PHILLIPS (1930) mentionne au Territoire du Tanganyika :

Pistia stratiotes,
Wolffia arrhiza,
Lemna spp.,

tandis que A. PETER (1928) cite — de façon générale pour les petits lacs et les étangs — les espèces suivantes (en « Deutsch-Ostafrika ») :

<i>Pistia stratiotes</i> (souvent en quantité extraordinaire),	<i>Riccia</i> spp.,
<i>Lemna paucicostata</i> ,	<i>Azolla nilotica</i> ,
<i>Lemna trisulca</i> ,	<i>Azolla pinnata</i> ,
<i>Lemna gibba</i> ,	<i>Ceratophyllum demersum</i> ,
<i>Spirodela polyrrhiza</i> ,	<i>Utricularia</i> spp.,
<i>Wolffia arrhiza</i> ,	<i>Potamogeton</i> spp.

Au lac Baringo (Kenya), P. JENKIN (1932) signale *Pistia stratiotes*, *Ceratophyllum demersum*, *Azolla* spp. et *Utricularia* sp.

Dans un article sur les « sudd » du Haut-Nil, BROUN (1904) cite les hydrophytes suivants pouvant appartenir au *Lemneto-Pistietum*.

<i>Pistia stratiotes</i> ,	<i>Ceratophyllum</i> sp.,
<i>Azolla nilotica</i> ,	<i>Trapa bispinosa</i> .

D'après VAN MEEL (1954, p. 113), une publication de BRUNELLI et CANNICI (1940) mentionne au lac Tana en Abyssinie :

Pistia stratiotes,
Ceratophyllum demersum,

ainsi que

Vallisneria aethiopica,
Potamogeton Schweinfurthii

Pour terminer, TROCHAIN dans sa « contribution à l'étude de la végétation du Sénégal » (1940) signale pour la « Limnophytie » (végétation des eaux douces) :

Pistia stratiotes,
Lemna paucicostata,
Ceratophyllum demersum,

ainsi que

Eichhornia natans,
Utricularia stellaris,
Limnanthemum senegalense,
Neptunia oleracea,
Heleocharis atropurpurea,
Chara spp.

La plupart des auteurs cités ne font que décrire des aspects de la végétation et il est difficile d'en tirer des conclusions phytosociologiques précises. Mais il est certain que beaucoup ont vu des groupements très semblables au *Lemneto-Pistietum* et que la structure de ces formations est partout la même : optimum caractérisé par une abondance d'hydrophytes libres flottants : évolution en eau profonde vers la nymphe; près des rives, envahissement par la végétation amphibie (du type *Jussiaeeto-Enhydretum*) et par les grands héliophytes.

Nous n'avons pas trouvé de descriptions de groupements correspondants en Asie. Cependant presque toutes les espèces du *Lemneto-Pistietum* sont signalées en Asie tropicale et nous ne serions pas étonné de retrouver des formations presque identiques aux Indes, en Indo-Chine et en Indonésie.

Pour l'Amérique, quelques données existent, mais les différences floristiques avec les groupements africains sont plus grandes. Voici ce que dit STEHLÉ (1935) dans une étude sur la flore de la Guadeloupe et Dépendances (pp. 160-161) :

« 3° Les Hydrophytes, vivant dans l'eau ou à la surface des mares, étangs et rivières, appartiennent surtout aux Aroïdées et à quelques autres familles voisines :

» Aroïdées :

- » *Dieffenbachia Seguinae* (JACQ.) SCHOTT,
- » *Montrichardia arborescens* (L.) SCHOTT,

- » *Montrichardia aculeatum* CRUEG.,
- » *Lemna valdiviana* HEGELM.,
- » *Pistia stratiotes* L.

» Le *Pistia stratiotes* L. couvre, parfois, des mares et canaux sur toute leur surface, mais il ne m'a pas été donné d'observer la succession de ces aquatiques, dont la répartition est diffuse, à une autre association végétale. Cette espèce est une colonisatrice des étangs d'eau douce. Au Grand Étang, en particulier, elle forme des plaques périphériques importantes, gagnant progressivement vers le centre de l'étang :

- » Alismacées :
- » *Echinodorus cardifolius* (L.) GRISEB.
- » Nymphaeacées :
- » *Castalia ampla* SALISB.,
- » *Castalia amazonum* (MART. et ZUCC.) BRITT et WILS.
- » Pontederiacées :
- » *Piaropus crassipes* (MART.) BRITT.
- » Cyperacées :
- » *Cyperus ochraceus* VAHL,
- » *Cyperus alternifolius* L.,
- » *Eleocharis spiralis* R. BR. »

L. HAUMAN (1932) décrit la végétation aquatique du « Chaco » de la façon suivante :

« Sur les grandes étendues d'eau un peu plus profonde, se développent de véritables prairies flottantes constituées par les espèces suivantes : deux *Eichhornia* à fleurs bleues ou roses, hétérostyles trimorphes, et dont j'ai décrit le trimorphisme foliaire : *E. azurea* KUNTH et *E. crassipes* S. L., puis *Pontederia rotundifolia* L., tous les trois à longues tiges sympodiales et abondantes racines adventives, puis, de moindre taille, la petite Aracée cosmopolite *Pistia stratiotes* L. et l'Hydrocharitacée *Hydromystria stolonifera* MEY. toutes deux stolonifères, *Myriophyllum brasiliense* CAMB., des Lemnacées (*Spirodela polyrrhiza* SCHLEID, *Lemna gibba* L.), le robuste *Salvinia auriculata* AUBL. et les *Azolla* : tout cela, auquel on donne ici le nom de « camalotes » croît et se multiplie sur place avec une prodigieuse intensité; mais, si des pluies exceptionnelles font se déverser les lagunes dans les rivières, ces prairies flottantes seront entraînées par le Parana jusqu'au Rio de la Plata qui, en face de Buenos-Ayres, peut en être recouvert jusqu'à l'horizon (1905). On trouve aussi dans la région, dans les mares plus profondes sans doute, et à niveau plus constant, l'admirable *Victoria cruziana* d'ORB. qui ne se distingue que par des détails de l'espèce Amazonienne, *V. regia* LINDL. »

L'auteur donne (pl. IX et XII) deux photos montrant des aspects de ce type de végétation.

Dans une publication plus récente (1947) le même auteur, en collaboration avec d'autres, ajoute encore à cette liste des *Wolffia* et des *Wolffiella*, tandis que BURKART (même publication, chapitre décrivant le « Parque mesopotamico ») signale :

<i>Eichhornia azurea</i> ,		<i>Salvinia</i> ,
<i>Eichhornia crassipes</i> ,		<i>Azolla</i> ,
<i>Pontederia rotundifolia</i> ,		<i>Ricciocarpus</i> ,
<i>Hydrocleis nymphoides</i> ,		<i>Mikania micrantha</i> ,
<i>Hydromistra stolonifera</i> ,		<i>Elodea</i> ,
<i>Pistia stratiotes</i> ,		<i>Cabomba</i> ,
<i>Limnanthemum Humboldtianum</i> ,		<i>Ceratophyllum</i> ,
<i>Panicum elephantipes</i>	} graminées flottantes,	<i>Potamogeton</i> ,
<i>Paspalum repens</i>		<i>Victoria cruziana</i> ,
<i>Oplismenopsis najadas</i>		<i>Nymphaea Gibertii</i> .

Tout ceci indique une ressemblance certaine avec les groupements aquatiques africains. Dans les descriptions de la végétation aquatique de la Guadeloupe et d'Argentine, nous n'avons pas osé séparer les différents groupes d'Hydrophytes. Mais il est probable qu'on pourrait y distinguer au moins deux et probablement trois associations différentes : une association se rapprochant du *Lemneto-Pistietum*, une nympheaie, et des éléments marquant des affinités avec le *Magnocyperion* (STEHLE).

e) Dynamique du groupement. — Le tableau de l'association à *Pistia stratiotes* et *Lemna paucicostata* renferme plusieurs espèces qu'il faut considérer comme destructrices du groupement. Ces espèces appartiennent à deux groupes différents : les unes sont des espèces amphibies appartenant pour la plupart, comme nous l'avons vu, au *Jussiaeeto-Enhydretum* (LÉONARD, 1950), citons *Jussiaea repens*, *Enhydra fluctuans*, *Hydrocotyle ranunculoides* et *Ipomoea aquatica*. Les autres sont des héliophytes de la végétation semi-aquatique dont le rôle sociologique est d'ailleurs des plus divers; l'élément le plus fréquent de ce dernier groupe est *Vossia cuspidata*, mais il présente le plus souvent une vitalité très réduite au sein du *Lemneto-Pistietum*. Il en est de même pour tous les héliophytes alors que les espèces amphibies, par exemple *Jussiaea repens* et *Hydrocotyle ranunculoides*, présentent souvent une vitalité excellente, à tel point d'ailleurs que J. LEBRUN (1947) considère *Jussiaea repens* comme une caractéristique locale de l'association.

LÉGENDE DU TABLEAU VI.

Relevé 1. — J. LEBRUN (1947), p. 480. Vitshumbi, mare de Kanyanbara à l'Ouest de la piste et à quelques kilomètres au Sud du gîte de Bwera. Altitude 925 m. 29.XII. 1937. Mare de quelques ares, entourée d'un massif à *Euphorbia Dawei* N. E. BROWN et communiquant vraisemblablement avec le lac Édouard aux hautes eaux. Association flottante à *Pistia stratiotes*.

- Relevé 2. — J. LEBRUN (1947), p. 480. Entre la piste Bwera-Katanda et la Rutshuru (Gwangwa). Altitude 930 m. 10.IX.1937. Mare d'environ 100 m² entourée d'un rideau arbustif. Fond vaseux. Végétation flottante à *Pistia* et *Nymphaea*.
- Relevé 3. — Lac Édouard, baie de Kabale, pointe Birwa. Anse bien abritée derrière la pointe, entourée de *Typha* et de *Phragmites*. Importante couche de vase. Altitude 913 m. Végétation flottante à *Pistia stratiotes* et *Lemnaceae* (photos pl. I, fig. 1 et 2). 16.I.1953.
- Relevé 4. — Lac Édouard, baie de Kabale. Anse calme de la rive Est de la baie, presque séparée du lac, entourée d'arbustes de la savane. Peu de végétation semi-aquatique. Altitude 913 m. Végétation flottante à *Pistia stratiotes* et *Lemnaceae*. 24.XII.1953.
- Relevé 5. — Lac Albert, Muita (entre Kasenyi et Kawa). Dernière boucle d'une petite rivière, avant son embouchure dans le lac. Courant pratiquement nul. Altitude 615 m. Végétation flottante à *Lemnaceae* et *Azolla nilotica*. 31.VII.1953.
- Relevé 6. — Lac Édouard, baie de Vitshumbi. Anse calme de la rive Est de la baie, entourée de *Typha* et *Aeschynomene*. Importante couche de vase. Altitude 913 m. Végétation flottante à *Pistia stratiotes*. 6.I.1953.
- Relevé 7. — Lac Édouard, baie de Vitshumbi, rive Est. Importante couche de vase. Altitude 913 m. Végétation flottante à *Pistia stratiotes* dans une formation ouverte d'*Aeschynomene elaphroxylon*. 6.I.1953.
- Relevé 8. — Lac Édouard, baie de Vitshumbi, rive Ouest, devant le gîte du P.N.A. Fond vaseux. Altitude 913 m. Végétation flottante à *Pistia stratiotes*, végétation immergée à *Potamogeton pectinatus* et *Ceratophyllum demersum*. 30.III.1953.
- Relevé 9. — J. LEBRUN (1947), pp. 476 et 477. Lac Édouard, baie de Vitshumbi. Altitude 913 m. Anse plus ou moins calme sur fond sablonneux. Eaux troubles, gris glauque. Végétation aquatique en bordure d'une frange buissonnante à *Aeschynomene elaphroxylon*, 13.IX.1937.
- Relevé 10. — Lac Kivu, baie de Kabuno, petite baie de Shasha. Embouchure d'une petite rivière (la Shasha), alluvions vaseuses. Altitude 1.460 m. Baie complètement envahie par la végétation aquatique et en voie d'atterrissement rapide. Dominance de *Ceratophyllum*. Végétation flottante à *Nymphaea* et *Lemna*. 10.II.1953.
- Relevé 11. — R. GERMAIN (1952), p. 110. Terres du village de Kindava (chefferie de Ndalishizi), à 250 m de la rivière Sange. Altitude \pm 875 m. 24.I.1950. Centre d'une mare d'environ 300 m² de superficie.
- Relevé 12. — R. GERMAIN (1952), p. 110. Route Costermansville-Uvira, km 94, à quelques mètres de la route. Altitude \pm 920 m. 16.II.1950. Centre d'une mare d'environ 5 ares de superficie.
- Relevé 13. — R. GERMAIN (1952), p. 110. Terres du village de Ndudiva (chefferie de Ndalishizi). Altitude \pm 850 m. 31.I.1950. Centre d'une mare de 40 m² de superficie.
- Relevé 14. — Lac Albert, baie Isonga (à l'Ouest du delta de la Semliki). Altitude 615 m. Végétation aquatique à dominance de *Nymphaea lotus*. 18.III.1954.
- Relevé 15. — Région lac Albert, plaine au Sud de Kasenyi, marais de la rivière Sona. Altitude \pm 615 m. Végétation aquatique à *Nymphaea lotus* et *Utricularia Thoningii*. 20.XI.1953.
- Relevé 16. — Région lac Albert, plaine au Sud de Kasenyi, marais de la rivière Sona. Altitude \pm 615 m. Végétation aquatique à *Jussiaea repens* et *Nymphaea lotus*. 20.XI.1953.

- Relevé 17. — Lac Albert, baie de Sogabo (à l'Ouest du delta de la Semliki). Altitude 615 m. Végétation aquatique à *Nymphaea lotus*. 6.III.1954.
- Relevé 18. — Lac Albert, delta de la Semliki, Ngeze-ya-matete. Altitude 615 m. Petite baie calme envahie par la végétation aquatique, principalement *Nymphaea lotus* et *Potamogeton Schweinfurthii*. 16.III.1954.
- Relevé 19. — Lac Albert, baie de Sindani (à l'Ouest du delta de la Semliki). Altitude 615 m. Végétation aquatique à nénuphars et *Vallisneria aethiopica* dans baie calme.
- Relevé 20. — Lac Albert, Ndarò, rive près de la pêcherie. Altitude 615 m. Végétation aquatique à *Najas marina* et *Nymphaea lotus* dans zone à eaux calmes derrière cordon de *Typha* et *Phragmites*. 16.IV.1954.
- Relevé 21. — Lac Ndalaga (Mokoto). Petit lac à eaux calmes. Altitude 1.715 m. Végétation aquatique à nénuphars et *Ceratophyllum*. 22.VII.1953.
- Relevé 22. — Lac Lukulu (Mokoto). Petit lac peu profond à eaux calmes. Altitude 1.710 m. Nymphaie bien développée et couvrant de grandes surfaces. Dominance de nénuphars et *Ceratophyllum*. 22.VII.1953.
- Relevé 23. — Lac Ndalaga (Mokoto). Petit lac à eaux calmes. Altitude 1.715 m. Végétation aquatique à dominance de *Potamogeton Schweinfurthii*. 21.VII.1953.
- Relevé 24. — Lac Kivu, baie de Kabuno, rive Ouest du fond de la baie, près de la route Bukavu-Goma. Fond sablo-vaseux, quelques plaques de travertins. Altitude 1.460 m. Nymphaie à nénuphars, *Scirpus* et *Ceratophyllum*. 20.III.1953.
- Relevé 25. — Lac Kivu, côte ruandaise en face de l'île Bugarura. Fond sableux, eaux assez agitées. Altitude 1.460 m. Nymphaie à nénuphars, *Scirpus* et *Potamogeton*. 29.VI.1953.
- Relevé 26. — Lac Kivu, baie fermée de Sake. Fond vaseux. Altitude 1.460 m. Nymphaie à nénuphars et *Potamogeton*. Eaux calmes. 18.VIII.1953.
- Relevé 27. — Lac Kivu, baie de Kabuno, rive entre Sake et Kirotshe. Altitude 1.460 m. Végétation aquatique à nénuphars et *Scirpus*. 30.I.1953.
- Relevé 28. — J. LEBRUN (1947), p. 477. Lac Kirwa (Hangi). Altitude 1.146 m. Anse du lac sur fond de limon et de cendrées. Association flottante en bordure d'une frange de *Papyrus*. 10.I.1938.
- Relevé 29. — J. LEBRUN (1947), p. 477. Lac Kivu, baie de Kabuna-Kashanga, rive dite « Buguruwe ». Altitude 1.460 m. Anse calme du lac Kivu protégée et envahie par une phragmitaie et une végétation ripicole arbustive à *Sesbania*. Végétation aquatique entremêlée d'éléments de la phragmite. 7.VIII.1937.
- Relevé 30. — Lac Albert, Mahagi-Port, rive près du quai, fond sableux, eaux agitées. Altitude 615 m. Végétation aquatique immergée à *Najas* et *Vallisneria* entremêlée de *Scirpus* et *Paspalidium*. 20.V.1953.
- Relevé 31. — Lac Albert, Ndarò, environs pêcherie. Fond sableux, beaucoup de pierres. Altitude 615 m. Végétation aquatique immergée à *Najas* et *Vallisneria* entremêlée de *Scirpus* et *Paspalidium*. Eaux assez agitées. 22.V.1953.
- Relevé 32. — Lac Albert, Mahagi-Port. Fond sableux, eaux assez agitées. Altitude 615 m. Végétation aquatique à *Vallisneria aethiopica*. Abondance de *Scirpus subulatus*. 10.IV.1954.
- Relevé 33. — Lac Albert, extrémité Sud-Est du lac, île Kibali. Altitude 615 m. Zone extérieure de la végétation aquatique entourant l'île. Forte dominance de *Vallisneria aethiopica*. 6.III.1954.

- Relevé 34. — Lac Édouard, baie de Vitshumbi. Fond sableux recouvert d'une mince couche de sable. Eaux très peu transparentes, agitation moyenne. Altitude 913 m. Végétation aquatique à dominance de *Potamogeton* entremêlée de *Paspalidium* et *Scirpus*.
- Relevé 35. — Lac Édouard, Kasindi-Port. Baie ouverte à fond sableux. Eaux agitées et claires. Altitude 913 m. Végétation immergée de *Vallisneria*, *Potamogeton* et *Najas* par plages mono-spécifiques, entremêlée de *Paspalidium*. 2.VI.1953.
- Relevé 36. — Lac Kivu, île Bugarura. Baie ouverte à fond sableux (avec travertins). Eaux assez agitées. Altitude 1.460 m. Végétation aquatique à dominance de *Potamogeton pectinatus* entremêlée de *Scirpus*. 28.VI.1953.
- Relevé 37. — Lac Kivu, île Wahu. Baie à fond sableux. Eaux assez agitées. Altitude 1.460 m. Végétation aquatique à *Potamogeton* et *Najas* entremêlée de *Scirpus* et *Paspalidium*. 17.III.1953.

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES TABLEAUX D'ASSOCIATION.

(D'après W. MULLENDERS, 1954.)

I. — Distribution géographique :

Cosm	: cosmopolite.
Pan	: pantropicale.
Paléo	: paléotropicale.
G	: guinéenne.
SZ	: soudano-zambézienne.
SZss	: sahélo-soudanienne.
SZse	: somalo-éthiopienne.
SZo	: orientale.
SZz	: zambézienne.
Malg	: malgache.
Méd	: méditerranéenne.
Plur afr	: plurirégionale africaine.
Aa	: limitée à l'Afrique australe.

II. — Formes biologiques :

Ph	: phanérophYTE.
Pma	: mégaphanérophYTE : arbre de 30 m et plus.
Pme	: mésophanérophYTE : arbre de 8 à 30 m.
Pmi	: microphanérophYTE : arbuste et arbre de 2 à 8 m.
Pn	: nanophanérophYTE : arbustes et buissons de moins de 2 m.
Pg	: phanérophYTE grimpant : liane, etc.
Pf	: phanérophYTE fruticuleux.
Ch	: chaméphyte.
Chr	: chaméphyte rampant herbacé.
Chl	: chaméphyte sous-ligneux.
Chs	: chaméphyte succulent.
Chg	: chaméphyte graminéen.
H	: hémicryptophYTE.
Hces	: hémicryptophYTE cespiteux.
Hr	: hémicryptophYTE rosetté.

Hse	: hémicryptophyte scapeux.
G	: géophyte.
Gb	: géophyte bulbeux.
Gt	: géophyte tubéreux.
Gr	: géophyte rhizomateux.
Hel	: hélrophyte.
Th	: thérophyte.
Tces	: thérophyte cespiteux.
Tr	: thérophyte rosetté.
Tp	: thérophyte prostré.
T	: thérophyte érigé.
v	: volubile.

§ 4. LA NYMPHAIE.

(Tabl. VI, relevés 11 à 29.)

a) Traits généraux et synécologie. — Il est certain que la plasticité du *Nymphaetum*, en ce qui concerne l'agitation de l'eau, est beaucoup plus grande que celle du *Lemneto-Pistietum*. Mais, bien que nous ayons rencontré des individus d'association assez riches dans les eaux moyennement à fortement agitées du lac Kivu (voir p. ex. le relevé 25), l'optimum du groupement se situe toujours dans les eaux calmes. C'est dans les mares profondes, dans les baies bien abritées qu'on trouve le plus grand nombre d'espèces, les pourcentages de recouvrement les plus élevés.

La nympnaie est très sensible à la hauteur d'eau. Les nénuphars et les espèces qui les accompagnent se développent le mieux, quelle que soit la nature des eaux ou du fond, dans des profondeurs allant de 1 à 2 m. Au-delà de 2 m le groupement se désagrège rapidement. Il parvient parfois à se maintenir entre 50 et 100 cm.

Il est évident que les caractéristiques écologiques « secondaires », c'est-à-dire celles qui dépendent directement ou indirectement des deux principales, évoluent également. Nous verrons plus loin quelle est la dynamique du groupement.

Nous avons vu que les différences chimiques entre les eaux du *Lemneto-Pistietum* et celles du large étaient relativement peu importantes si l'on considère la sensibilité assez faible des plantes aquatiques supérieures à leur égard (tabl. V).

Ces différences sont encore plus faibles quand nous comparons les eaux de la nympnaie du type eaux calmes avec celles du large, et elles disparaissent complètement quand il s'agit de la nympnaie du type eaux agitées. Les seules différences en ce qui concerne la chimie des eaux, d'une variante de la nympnaie à l'autre, sont donc pratiquement celles qui existent entre les eaux du large de chacun des lacs. Le tableau VII (I. ELSKENS) donne quelques analyses représen-

tatives pour les eaux du large des différents lacs. Il semble bien que les écarts ne soient pas significatifs pour l'écologie des variantes et des sous-variantes de la nymphe.

TABLEAU VII.

Comparaison chimique de l'eau de surface des différents lacs.
Analyses de quelques échantillons représentatifs (I. ELSKENS).

N° de la station	316	683	558	1149	1099	1074	146
MESURES PHYSIQUES							
Extrait sec à 110° C en g/litre	1,02	0,72	—	—	—	—	—
Conductivité en 10 ⁻⁶ mho à 25° C	1.390	1.032	1.033	819	859	851	172
pH au prélèvement	9,10	8,89	9,02	9,12	9,17	—	7,60
Température en °C	—	—	—	29,04	27,9	26,7	20,7
Lac	K	E	E	A	A	A	M
MESURES CHIMIQUES							
Phosphates en mg PO ₄ /litre	0,12	0,09	0,10	0,40	0,26	0,41	0,00
Nitrates en mg NO ₃ /litre	0,18	0,10	0,09	0,04	0,34	0,02	0,19
Ammoniac en mg NH ₄ /litre	0,00	0,02	0,24	0,09	0,12	0,39	0,7
Silice dissoute en mg SiO ₂ /litre	9,0	2,0	1,4	3,4	3,8	0,9	17,3
Salinité en g/litre	—	—	—	0,58	—	—	—
Alcalinité totale en m équiv./litre	16,4	10,1	9,9	7,8	7,3	7,1	1,46
Dureté (Ca et Mg) en degrés français ...	47,0	24,2	23,5	17,0	17,0	16,1	7,10
Chlorures en mg Cl/litre	31	27	27,2	32	30,7	32	≥ 0,2
Sulfates en mg SO ₄ /litre	15	35	—	25	36,4	35,7	16,0
Oxygène en % de saturation	—	—	—	7,71=107 %	—	—	6,16=85 %
Sodium en mg Na/litre	129	112	—	97	—	—	—
Potassium en mg K/litre	85	79	—	66	—	—	—
Magnésium en mg Mg/litre	84	44,5	—	31,5	—	—	—
Calcium en mg Ca/litre	21,2	9,7	—	9,3	—	—	—

Station n° 316 : Kivu, large, surface, 5 km large Goma dans axe Goma-Kitanga; 1.II.1954.

Station n° 683 : Édouard, large, surface, 12 km de Kisaka dans axe Kisaka-Vitshumbi; 17.I.1954.

Station n° 558 : Édouard, large, surface, 6,5 km large Lisaka; 22.V.1953.

Station n° 1149 : Albert, large, surface, 13.II.1953.

Station n° 1099 : Semliki, 500 m avant embouchure.

Station n° 1074 : face embouchure Semliki.

Station n° 146 : lac Ndalaga, mi-chemin entre presqu'île et rive Nord.

b) 1. Comme l'indique déjà J. LEBRUN (1947), la structure de la nymphe est la suivante :

Strate nageante.

I. — Espèces libres :

Pistia stratiotes,
les Lemnacées,
Azolla nilotica.

II. — Espèces fixées :

Nymphaea spp.

Strate immergée.

III. — Espèces libres (ou faiblement fixées) :

Ceratophyllum spp.
Utricularia Thonningii.

IV. — Espèces fixées :

Potamogeton spp.,
Vallisneria aethiopica,
Najas marina subsp. *armata*.

2. Cette analyse de la structure est donc basée sur les rapports de dépendance des plantes à l'égard du substrat. Il est par conséquent évident que si les caractéristiques principales de ce substrat — en l'occurrence sa profondeur et son agitation — changent, les proportions des quatre groupes doivent changer aussi. Les relevés montrent que c'est bien ce qui se passe et que certaines strates peuvent même disparaître complètement.

Dans les grandes lignes l'évolution de l'association en fonction du substrat se présente comme suit :

Type A. — Dans les eaux très calmes et d'une profondeur de ± 1 m ce sont les groupes II (espèces fixées de la strate nageante) et III (espèces libres de la strate immergée) qui dominent largement.

Le groupe I (espèces libres de la strate nageante), quoique trouvant son optimum dans le *Lemneto-Pistietum*, se maintient et joue parfois encore un rôle assez important (relevés 10, 11, 14). Le groupe IV (espèces fixées de la strate immergée) est soit totalement absent (relevés 10, 11, 12, 13, [24]), soit très pauvrement représenté par les *Potamogeton*, dont la plasticité écologique est très grande, ou par quelques individus de *Vallisneria aethiopica*. Ce type A de la nymphe est représenté dans notre tableau par les relevés 10, 11, 12, 13, 14, 17, 21, 22, 23 et 28.

Nous l'avons donc trouvé dans les lacs Mokoto, dans certaines baies de l'extrémité Sud-Ouest du lac Albert et dans la petite baie de Shasha au lac Kivu, c'est-à-dire dans les endroits présentant tous les mêmes conditions écologiques : eaux très calmes, d'une profondeur de 50 cm à 2 m, très riches en plancton,

peu transparentes; épaisse couche de vase et pouvoir d'atterrissement du groupement très élevé. En d'autres mots le type A de la nymphæie existe là où les conditions écologiques sont encore très proches de celles du *Lemneto-Pistietum*. Du point de vue chimique nous pouvons faire les mêmes remarques que pour l'association à *Pistia stratiotes* et *Lemna paucicostata*, mais les différences entre les eaux de l'association et celles du large sont encore beaucoup plus atténuées, puisque les échanges sont plus faciles.

Type B. — Au fur et à mesure qu'augmentent la profondeur et l'agitation de l'eau on assiste à l'évolution suivante : disparition très rapide des espèces du *Lemneto-Pistietum* (groupe I), à l'exception parfois de *Pistia stratiotes*, qui parvient parfois à se maintenir assez longtemps; de plus, nous savons que cette espèce peut se déplacer sur d'assez grandes distances sous l'effet du vent, et il est donc fort possible que les individus que nous rencontrons dans la nymphæie viennent d'ailleurs, puis régressent plus ou moins rapidement et sont remplacés par d'autres au cours de la tempête suivante.

Les nénuphars (groupe II) se maintiennent beaucoup plus longtemps. Ils s'accommodent fort bien d'une agitation moyenne ou même assez forte, car comme leurs pétioles sont très flexibles et se développent souvent en oblique, les feuilles parviennent à suivre les mouvements de vagues mêmes importantes.

Le groupe III diminue plus rapidement, mais sans jamais disparaître complètement; même dans les relevés de la nymphæie où l'eau atteint une profondeur de 2 m et où l'agitation est forte, nous trouvons presque toujours un peu de *Ceratophyllum*. Il n'en est pas moins visible que ces espèces ne trouvent pas là leur optimum et qu'elles se développent beaucoup mieux dans le *Lemneto-Pistietum* et dans le type A de la nymphæie, où elles atteignent des coefficients beaucoup plus élevés.

Le groupe IV enfin, constitué par les espèces du groupement à *Potamogeton* spp. et *Najas marina* subsp. *armata*, joue un rôle de plus en plus important, au fur et à mesure que l'agitation de l'eau augmente. Il semble peu sensible à la profondeur (voir paragraphe suivant).

Nous avons donné les caractères écologiques secondaires du type A. Celles du type B sont les suivantes : il y a diminution, puis disparition de la couche de vase car le pouvoir d'atterrissement du groupement diminue et le peu de matière organique qui aurait pu se former est balayé par les vagues, dilué dans les eaux du large et rapidement brûlé par une oxygénation intense. Nous sommes donc le plus souvent en présence d'un fond sableux. Les eaux deviennent plus claires et ne présentent finalement plus aucune différence avec celles du large. C'est notamment le cas pour la plupart des relevés du lac Kivu, à l'exception peut-être du relevé n° 24 (voir Pl. II, fig. 4; Pl. III, fig. 1). On distingue sur ces photos :

Nymphaea cf. *calliantha* (ou *Mildbraedii*),
Potamogeton pectinatus,
Scirpus subulatus.

Sur la rive, les grandes touffes de *Cladium mariscus* (L.) POHL subsp. *Jamaicense* (CRANTZ) KÜK., et les touffes plus fines formées par *Cyperus laevigatus* L.

3. Quelques mots au sujet du spectre biologique pondéré (c'est-à-dire le spectre biologique corrigé suivant les coefficients 87,5 % = 5, 62,5 % = 4, 37,5 % = 3, 15 % = 2, 5 % = 1, 1 % = +) : Les figures 12, 13 et 15 nous donnent les spectres des différents groupements aquatiques. Nous y voyons

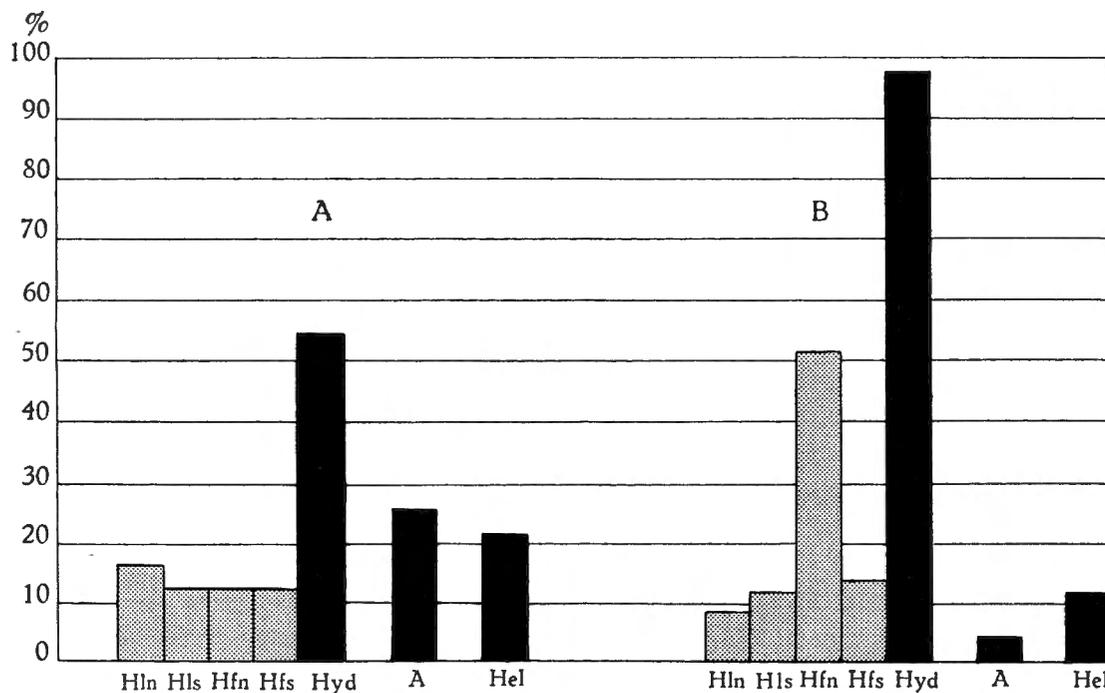


FIG. 13. — Spectres biologiques du *Nymphaetum*.
A. Spectre brut. B. Spectre corrigé.

d'abord que ces associations sont évidemment presque exclusivement constituées d'hydrophytes, à l'exception du groupement à *Potamogeton* et *Najas* dans lequel les géophytes rhizomateux (*Scirpus* et *Paspalidium*) jouent un certain rôle (22,5 %). Mais ce qui différencie nettement les groupements, ce sont les proportions des différents types d'hydrophytes. Nous avons vu que le *Lemneto-Pistietum* est constitué presque exclusivement d'hydrophytes libres, dominance d'ailleurs encore beaucoup plus forte dans les mares puisque la périodicité du niveau d'eau y limite le développement de la strate immergée.

La nymphe et le groupement à *Potamogeton* et *Najas* au contraire sont composés surtout d'hydrophytes fixés; le dernier l'est même de façon exclusive.

Pour la nymphe les spectres correspondent aux pourcentages suivants (voir fig. 13) :

1. Spectre brut :

Hydrophytes	54 %	dont	{ hydrophytes libres nageants ...	16,7 %
			{ hydrophytes libres submergés ...	12,5 %
			{ hydrophytes fixés nageants ...	12,5 %
			{ hydrophytes fixés submergés ...	12,5 %
Amphibies	25 %			
Hélophytes	21 %			

2. Spectre corrigé :

Hydrophytes	84 %	dont	{ hydrophytes libres nageants ...	8 %
			{ hydrophytes libres submergés ...	12 %
			{ hydrophytes fixés nageants ...	50 %
			{ hydrophytes fixés submergés ...	14 %
Amphibies	4 %			
Hélophytes	12 %			

La variante à *Nymphaea lotus* (lac Albert), principalement formée de relevés de type A, est surtout constituée d'espèces nageantes, tandis que la variante à *Nymphaea calliantha* et *N. Mildbraedii*, dans laquelle dominant les relevés du lac Kivu, presque tous du type B, accuse déjà une diminution des espèces de la strate nageante et une augmentation des espèces immergées. Cette amorce de renversement de la proportion des deux strates va en s'accroissant au fur et à mesure que le type B se précise; une fois que nous sommes en présence du groupement à *Potamogeton* spp. et *Najas marina* subsp. *armata*, la strate nageante a complètement disparu; il ne reste plus que des hydrophytes fixés submergés avec quelques géophytes rhizomateux, ces derniers d'ailleurs d'un caractère spécial (voir § 5).

Avant de passer à l'interprétation du tableau d'association, il convient de faire une remarque importante au sujet de la systématique des nénuphars africains, bien mise en évidence par L. HAUMAN dans la « Flore du Congo Belge » (vol. II, 1951, p. 154) :

« La systématique des espèces africaines est extrêmement confuse; les caractères sur lesquels elle se base, dimensions des feuilles et des fleurs, nombre des organes de celles-ci (pétales et étamines), sont extraordinairement variables, non seulement suivant les stations plus ou moins favorables (la profondeur, l'agitation de l'eau, la nature du sol), mais surtout au cours du développement d'un même individu, et cela tant pour les feuilles (immergées, flottantes, émergées) que pour les fleurs, car les premières à se développer sont plus petites et moins riches en pétales et étamines que celles qui se produiront sur la plante plus robuste. Les couleurs (corolles, étamines, stigmates) variables aussi, du reste, ne sont le plus souvent pas renseignées par les collecteurs, et la longueur relative des étamines extérieures et des pétales, une des bases du système de

GILG, paraît de même éminemment variable. La délimitation des espèces reste donc, en général, très difficile, malgré les travaux de CONARD, de GILG et de PETER. »

Nous voyons donc que la prudence s'impose en ce qui concerne les interprétations basées sur la floristique du groupement.

c) Le tableau des relevés montre que nous distinguons plusieurs variantes régionales de la nymphaie. En principe chacune de ces variantes pourrait présenter soit le type A, soit le type B (cette division en deux types est d'ailleurs absolument artificielle et ne sert qu'à préciser les idées, car tous les intermédiaires existent). Ces variantes sont les suivantes :

1. La variante à *Nymphaea lotus* : C'est celle de la plaine de la Ruzizi (GERMAIN) et du lac Albert. Le type A (eaux calmes) est bien illustré par les relevés de R. GERMAIN (mares de la plaine; relevés 11, 12 et 13) et par le relevé 14 (lac Albert). Le type B (eaux agitées) se reconnaît dans le relevé 18 et surtout dans les relevés 19 et 20 qui constituent la transition vers le groupement à *Potamogeton* spp. et *Najas marina* subsp. *armata*.

Du point de vue floristique signalons surtout, dans la plaine de la Ruzizi, la présence d'*Utricularia stellaris* et au lac Albert celle d'*Utricularia Thonningii* (voir § 7).

2 La variante à *Nymphaea calliantha* et *Nymphaea Mildbraedii* :

I. — Sous-variante à *Potamogeton Schweinfurthii* : Elle existe aux lacs Mokoto. On n'y trouve évidemment que le type A des eaux calmes, puisque ces lacs sont trop petits pour avoir des zones à eaux agitées. Signalons le coefficient de 3.3 qu'atteint *Potamogeton Schweinfurthii* dans le relevé 23 et le coefficient très bas de +.2 des nénuphars. Il faut probablement chercher l'explication de cette situation dans la faible profondeur (50 à 100 cm), qui diminue sensiblement la force de concurrence des nénuphars. Ceci est important pour l'idée que nous développons plus loin : c'est que *Potamogeton Schweinfurthii* est une espèce écologiquement très plastique; mais si elle atteint des coefficients élevés dans les eaux agitées c'est peut-être moins parce qu'elle y trouve son optimum que parce que la force de concurrence des autres espèces y est fortement diminuée ou même inexistante.

Le pouvoir de sédimentation de la nymphaie des lacs Mokoto est très grand. La couche de vase est épaisse et certaines parties du lac Lukulu, par exemple, sont en voie d'atterrissement rapide.

Du point de vue floristique nous ne pouvons signaler que l'extrême pauvreté de cette sous-variante (4 espèces).

II. — Sous-variante à *Potamogeton pectinatus* : C'est la sous-variante du lac Kivu; elle a été signalée également au lac Kirwa (J. LEBRUN, 1947).

Le lac Kivu présente très peu d'endroits où les eaux sont vraiment calmes; aussi le type A est mal représenté et l'ensemble des relevés donne une impression de grande homogénéité. Peut-être l'abondance des *Ceratophyllum* dans les relevés 24 et 28 indiquerait-elle une tendance d'évolution vers le type A mais en général nous sommes en présence du type B. Pourtant le type A se retrouve dans le relevé n° 10 (baie de Shasha): nous l'avons mis dans la colonne « transition » parce que ses affinités avec le *Lemneto-Pistietum* sont encore très fortes (et le seraient probablement encore plus si *Pistia stratiotes* existait au lac Kivu).

On peut donc considérer ce relevé comme intermédiaire entre le *Lemneto-Pistietum* et le type A du *Nymphaeetum* du Kivu; il est donc probable que si la configuration des rives de ce lac était plus favorable à l'épanouissement de la végétation aquatique, nous y trouverions une gamme complète de nymphéales.

Du point de vue floristique, constatons l'absence de *Vallisneria aethiopica*; cette espèce n'a pas encore été signalée au lac Kivu; *Najas marina* subsp. *armata* manque également aux relevés de la sous-variante; elle existe cependant dans le lac (voir groupement à *Potamogeton* et *Najas*) et pénètre parfois dans la nymphéale. Autre absence: *Utricularia Thoningii*. Nous avons déjà donné la raison pour laquelle nous croyons devoir expliquer que le lac Kivu est le plus pauvre des trois grands lacs que nous avons étudiés.

Il est évident que le pouvoir de sédimentation de cette sous-variante est très faible. D'abord la nymphéale est presque toujours du type B (eaux agitées) et de plus nous avons vu que la formation de travertins est souvent un facteur très défavorable pour les plantes aquatiques et tend à faire diminuer le pourcentage de recouvrement de façon très sensible.

Nous ne possédons aucun relevé de la nymphéale du lac Édouard. L'absence de nénuphars a rendu très difficile le dépistage des individus d'association, car ils ressemblent physionomiquement soit au *Lemneto-Pistietum*, soit au groupement à *Potamogeton* et *Najas*. Mais il est certain que la nymphéale existe au lac Édouard et si elle ne figure pas dans notre tableau c'est uniquement à cause de son caractère fragmentaire. J. VERBEKE, entomologiste de notre Mission, signale d'ailleurs que les groupements d'invertébrés aquatiques propres à la nymphéale se développent aussi bien au lac Édouard qu'ailleurs.

d) Distribution géographique de la nymphéale. — Notre tableau ne renferme comme espèces réellement propres au *Nymphaeetum* que les 4 nénuphars. Leurs distributions se répartissent comme suit :

1 espèce paléotropicale,

2 espèces de liaison :

a) G + SZ,

b) SZ + Cap,

1 espèce soudano-zambézienne.

Toutes les autres espèces fréquentes dans la nympheie sont soit ubiquistes (*Potamogeton pectinatus*, les *Ceratophyllum*, *Utricularia Thonningii*), soit présentes un peu partout, tout en ayant leur optimum dans un groupement déterminé. C'est le cas pour *Vallisneria aethiopica* et *Potamogeton Schweinfurthii*, et dans une moindre mesure pour *Najas marina* subsp. *armata*.

Ces espèces présentent les distributions suivantes :

- 2 espèces cosmopolites,
- 1 espèce pantropicale,
- 2 espèces paléotropicales,
- 1 espèce plurirégionale africaine,
- 1 espèce de liaison : G + SZ.

Nous voyons donc qu'en ne tenant compte que des nénuphars on arrive à une distribution assez limitée. Mais nous avons vu qu'il est dangereux de se baser sur les *Nymphaea* uniquement, car leur systématique est encore assez confuse et on peut s'attendre à quelques mises en synonymie.

Si par contre nous ajoutons les autres espèces, la répartition géographique globale s'élargit considérablement.

La nympheie est très fréquente au Congo. Dans la Cuvette Centrale Congolaise elle comprend (LÉONARD, 1950) :

- Nymphaea lotus*,
- Utricularia Thonningii*,
- Utricularia stellaris*,
- Nymphoides* sp.,

Ainsi que beaucoup d'espèces ubiquistes.

La même association, mais sans *Nymphoides*, est décrite par GERMAIN (1952) dans la plaine de la Ruzizi.

Au lac Tanganika on signale de nombreuses espèces. Il est malheureusement impossible de déterminer s'il s'agit d'une seule ou de deux associations.

Citons la présence de :

- Nymphaea lotus*,
- Nymphaea capensis*,
- Nymphaea calliantha*,
- Nymphaea Mildbraedii*,
- Nymphaea ovalifolia*,
- Utricularia Thonningii*,
- Utricularia exoleta*,

ainsi que

- Potamogeton pectinatus*,
- Potamogeton Schweinfurthii*,
- Najas horrida* (= *N. pectinata*),
- Vallisneria aethiopica*.

L. VAN MEEL (1952) a publié quelques photos de la nympheaie du Tanganika : pl. XV, fig. 3 et 4; pl. XVII, fig. 6.

Le même auteur signale (1953) au lac Upemba la présence de :

<i>Nymphaea lotus</i> ,	<i>Potamogeton</i> sp.,
<i>Nymphaea capensis</i> ,	<i>Myriophyllum</i> sp.
<i>Utricularia</i> sp.	

Dans cette publication les photos : pl. VIII, fig. 2; pl. X, fig. 2 et surtout pl. XI, fig. 1 et 2 montrent quelques beaux aspects de la nympheaie du lac Upemba.

Dans le Namanve marais en Uganda, EGGELING (1935) dénombre les espèces suivantes dans la « *Nymphaea zone* » :

<i>Nymphaea</i> aff. <i>Heudelotii</i> PLANCH,	<i>Trapa bispinosa</i> ROXB.,
<i>Nymphaea</i> aff. <i>zanzibarensis</i> CASPARY,	<i>Brasenia peltata</i> PURSGG.,
<i>Nymphaea lotus</i> L.,	<i>Limnanthemum niloticum</i> K. et P.,
<i>Utricularia Thonningii</i> SCHUM.,	<i>Ottelia ulvifolia</i> WALP.

PETER (1928) décrit la nympheaie, pour l'ensemble du Territoire du Tanganika et le Ruanda-Urundi, de la façon suivante : Les nénuphars les plus fréquents sont *Nymphaea lotus* et *Nymphaea capensis*, auxquels s'ajoutent souvent à l'Est, dans les régions côtières, *Nymphaea sansibariensis* CASP. L'auteur cite encore une douzaine d'autres *Nymphaea*, moins fréquents et à distribution réduite. Ajoutons *Aeschynomene fluitans* PETER, *Limnanthemum Kirkii* N. E. BR., *Limnanthemum Thunbergianum* GRISEB., *Aponogeton leptostachyus* E. MEY., *Utricularia Thonningii*, *Utricularia stellaris*.

Pour le même territoire ENGLER (1895) cite :

<i>Nymphaea Lotus</i> L.,	<i>Potamogeton octandrus</i> HASSK.,
<i>Nymphaea stellata</i> WILLD.	<i>Potamogeton Schweinfurthii</i> L.,
<i>Utricularia stellaris</i> L.,	<i>Potamogeton pectinatus</i> L.,
<i>Utricularia reflexa</i> OLIV.,	<i>Vallisneria aethiopica</i> FENZL.,
<i>Utricularia oliveri</i> KAMIENSKI,	<i>Najas minor</i> ALL.,
<i>Potamogeton nodosus</i> POIR.,	<i>Najas interrupta</i> K. SCHUM.

et PHILLIPS (1930) relève dans la partie centrale du Tanganyika Territory les hydrophytes *Utricularia Thonningii* et *Potamogeton nodosus*.

FRIES (1921) décrit une série d'associations aquatiques du lac Bangweolo. La nympheaie y est composée de :

<i>Nymphaea Mildbraedii</i> ,	<i>Ottelia gigas</i> ,
<i>Nymphaea magnifica</i> (proche de <i>N. cal-</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i> ,
<i>liantha</i>),	<i>Utricularia foliosa</i> ,
<i>Brasenia purpurea</i> ,	<i>Utricularia reflexa</i> ,
<i>Hydrilla verticillata</i> ,	<i>Utricularia Thonningii</i> var. <i>laciniata</i> ,
<i>Boothia Aschersoniana</i> ,	<i>Lagarosiphon</i> sp.

Au lac Baringo (K e n y a), P. JENKIN (1932) a noté la présence de *Nymphaea* sp., *Utricularia* sp. et *Najas minor* ALL., et au lac Naivasha (i d e m) BEADLE (1932) a observé *Nymphaea* sp., *Utricularia* sp., *Potamogeton* sp. et *Najas* sp.

BROUN (1904) (« S u d d » d u H a u t - N i l) mentionne *Nymphaea lotus*, *Utricularia aethiopica*, ainsi que *Trapa bispinosa* et *Ottelia ulvifolia*.

Pour le Sénégal nous trouvons dans l'ouvrage de TROCHAIN (1940) les espèces suivantes susceptibles de figurer dans la nympheia :

<i>Nymphaea Lotus</i> ,	<i>Najas pectinata</i> ,
<i>Nymphaea maculata</i> ,	<i>Najas graminea</i> .
<i>Utricularia stellaris</i> ,	

En ce qui concerne les nympheias d'Asie et d'Amérique nous pouvons renvoyer à ce qui a été dit au sujet de la distribution du *Lemneto-Pistietum* et des groupements aquatiques en général. Pour l'Asie nous n'avons pas trouvé de description de groupements mais la plupart des espèces africaines de la nympheia se retrouvent en Asie tropicale. Pour l'Amérique nous possédons les données de STEHLÉ, HAUMAN, CABRERA, etc., qui nous montrent des groupements dont la structure est très semblable à celle des associations centro-africaines; les différences floristiques cependant sont assez marquées.

§ 5. LE GROUPEMENT À *POTAMOGETON* spp. ET *NAJAS MARINA* subsp. *ARMATA*.

a) Traits généraux. — Ce groupement des eaux agitées ne possède pas d'espèces caractéristiques propres dans notre dition et se présente dans une certaine mesure comme une dégradation de la nympheia; la strate flottante et certaines espèces de la strate immergée (celles du groupe III : *Ceratophyllum* spp. et *Utricularia Thonningii*) disparaissent. Seul le groupe IV (p. 81) résiste à une forte agitation de l'eau ou à une augmentation de la profondeur au-delà de 2m. Il se développe parfois avec une certaine exubérance, car il s'agit soit d'espèces réellement rhéophiles, soit d'espèces très plastiques qui se développent mieux parce que la concurrence des autres est éliminée.

Toutes les espèces du groupement n'ont pas exactement le même comportement. Dans les eaux moyennement agitées et d'une profondeur de ± 1 à 3 m, *Potamogeton pectinatus* forme souvent de vastes prairies monospécifiques. Ceci se produit fréquemment dans les parties larges des grandes baies. Le fond y est soit sableux, soit formé de sédiments plus fins mais qui ne sont jamais noirs. *Vallisneria aethiopica* et *Najas marina* subsp. *armata*, au contraire, semblent surtout rechercher des eaux très oxygénées; ces espèces présentent, par exemple, une vitalité excellente près des rives, sur fond sableux peu incliné, et dans un ressac continu mais amorti par le manque de profondeur (quelques dm). Le comportement de *Potamogeton Schweinfurthii* n'a pu être déterminé avec précision. Il semblerait que cette espèce soit d'une plasticité étonnante : certains relevés de la nympheia, même du type A, comportent des coefficients allant

jusque 3 . 3, mais nous avons également observé des prairies étendues de cet hydrophyte devant les grandes plages rectilignes et dans un ressac presque marin.

Notre groupement n'est donc pas d'une homogénéité absolue. Seule l'étude détaillée du plancton nous permettrait de le définir avec précision.

b) La composition floristique varie suivant les lacs.
— Nous avons :

Au Kivu :

Potamogeton pectinatus,
Najas marina subsp. *armata*.

A l'Édouard :

Potamogeton pectinatus,
Najas marina subsp. *armata*,
Vallisneria aethiopica.

A l'Albert :

Potamogeton Schweinfurthii,
Vallisneria aethiopica,
Najas marina subsp. *armata*,
Potamogeton pectinatus (très rare).

Ces espèces sont souvent accompagnées de deux autres, qui ne trouvent probablement pas leur optimum dans le groupement mais peuvent y atteindre des coefficients relativement élevés; elles apparaissent d'ailleurs déjà dans la nymphæaie du type B, surtout au lac Kivu. Il s'agit de *Scirpus subulatus* et de la forme aquatique souvent stérile de *Paspalidium geminatum*.

Le plus souvent ces deux espèces forment des prairies étendues et monospécifiques dans des eaux d'environ 2 m de profondeur. Elles supportent une agitation moyenne (*Paspalidium*) à forte (*Scirpus*) et forment parfois des sortes de barrières parallèles aux rives et à une certaine distance de celles-ci (jusqu'à 50 m). Ceci vaut surtout pour *Scirpus subulatus* et est très bien visible au lac Albert dans la région de Kasenyi. Cette Cypéracée constitue parfois des massifs étendus sous forme de longues bandes parallèles à la rive, de 5 à 10 m de largeur, là où l'eau atteint une profondeur de 1 à 2 m (Pl. III, fig. 3 et 4). Ces bandes sont souvent séparées de la rive par une large zone (jusqu'à 50 m) pratiquement dépourvue de végétation, à fond sableux, et où la profondeur d'eau était de 0,80 à 1 m au moment des sondages, c'est-à-dire en décembre 1952. Cette zone correspond probablement à une ancienne plage; l'amplitude de la variation du plan d'eau du lac Albert est de plusieurs mètres en une période d'environ 4 ans, et une coupe de la rive montre une série de terrasses de largeur variable. A. HULOT explique d'ailleurs la disparition presque totale du *Citharinus citharinus* GEOFF. par ces variations importantes et rapides du plan d'eau, qui privent parfois brusquement les alevins de l'inondation périodique normale et peu importante qui met à leur disposition une végétation dont ils ont besoin pour se développer et dans laquelle ils peuvent se soustraire aux voraces.

Dans cette bande étroite, *Scirpus subulatus* est pratiquement la seule espèce présente. On y rencontre parfois *Vallisneria aethiopica* et *Najas marina*, c'est-à-dire les plantes des fonds sableux et des eaux agitées.

La formation résiste remarquablement bien à l'agitation de l'eau, même pendant les tornades fréquentes et particulièrement violentes de cette région.

Derrière les *Scirpus*, la profondeur augmente brusquement et atteint rapidement 4 à 6 m.

Le profil type pour cette région serait donc le suivant (fig. 14) :

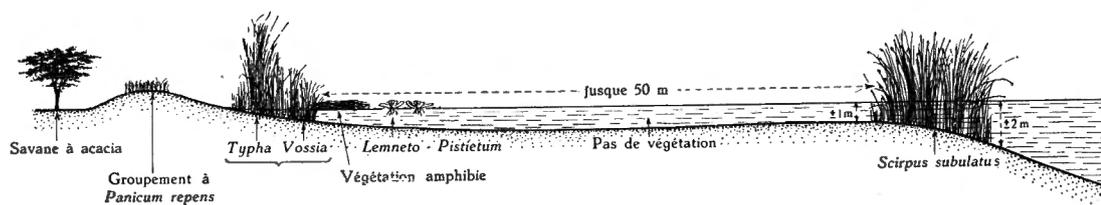


FIG. 14. — Coupe à travers la végétation des rives du lac Albert, aux environs de Kasenyi.

La photo n° 3 de la Planche III, prise de la rive vers le large, montre bien la zone libre (seuls s'y développent quelques touffes de *Phragmites mauritianus*), et le ruban étroit formé par *Scirpus subulatus*.

Sur la photo n° 4 de la Planche III on distingue :

I. — *Scirpus subulatus*. Formation peu développée à droite, très dense à gauche.

II. — La zone pratiquement dépourvue de végétation.

III. — A cette distance le *Lemneto-Pistietum* et la végétation amphibie sont peu visibles.

IV. — Les grands héliophytes :

a) Ceinture de *Vossia cuspidata* GRIFF.

b) Faciès à *Typha angustifolia* L.

V. — La savane à *Acacia*.

Les photos n° 1 et 2 de la Planche IV montrent quelques aspects du même type de végétation au lac Édouard, où ils sont beaucoup plus rares.

Dans l'aspect de la figure 1, *Paspalidium geminatum* domine largement; dans celui de la figure 2, c'est *Scirpus subulatus* qui prend la première place, accompagné de *Paspalidium geminatum* et *Potamogeton pectinatus*.

c) Le spectre biologique pondéré (fig. 15) montre de fortes différences avec les deux groupements aquatiques précédents (fig. 12 et 13). Il y a disparition complète de toute la strate nageante, ainsi que des hydrophytes

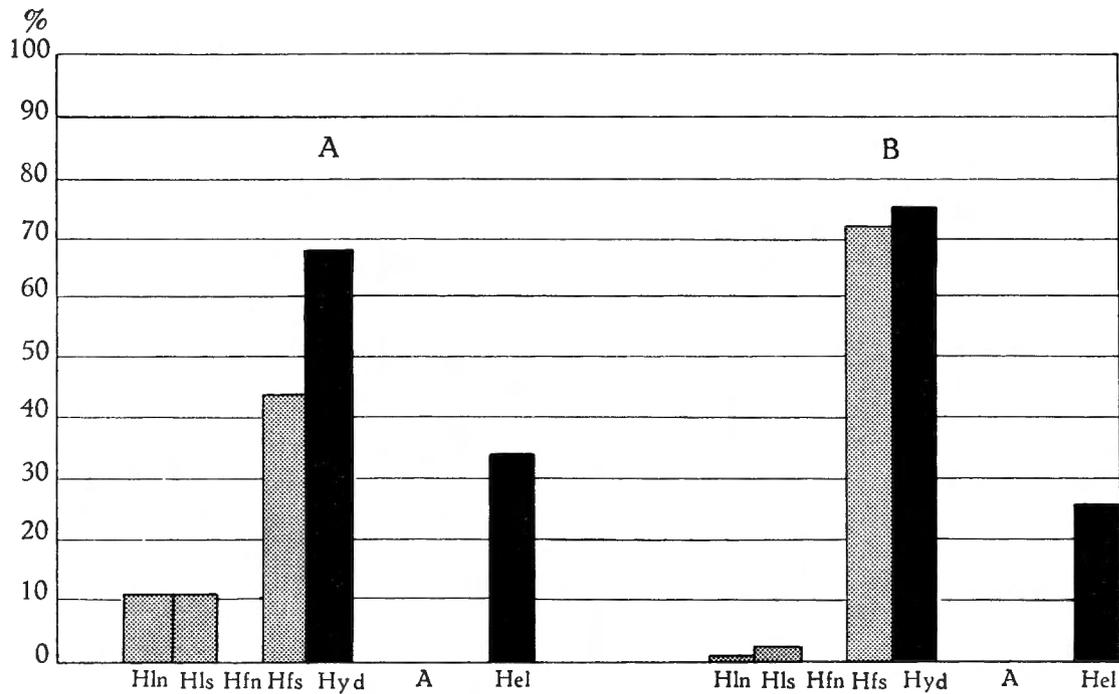


FIG. 15. — Spectres biologiques
du groupement à *Potamogeton* spp. et *Najas marina* subsp. *armata*.
A. Spectre brut. B. Spectre corrigé.

libres submergés. Le groupement est largement dominé par les hydrophytes fixés submergés (75 %) et renferme un pourcentage assez élevé de géophytes rhizomateux (22,5 %). Ces derniers sont représentés exclusivement par *Paspalidium geminatum* et *Scirpus subulatus*.

Les diverses espèces composantes ne se répartissent donc qu'en deux groupes : les hydrophytes (fixés submergés) et les héliophytes.

d) Répartition géographique. — Nous avons vu que les espèces du groupement sont au nombre de 4 :

Vallisneria aethiopica,
Najas marina subsp. *armata*,
Potamogeton pectinatus,
Potamogeton Schweinfurthii.

Elles ont toutes une très large distribution et on peut y distinguer :

- 1 espèce cosmopolite,
- 1 espèce pantropicale,
- 1 espèce paléotropicale,
- 1 espèce plurirégionale africaine.

Elles sont très souvent accompagnées de *Paspalidium geminatum* et *Scirpus subulatus*, espèces respectivement pantropicale et paléotropicale.

Nous pouvons être bref pour la distribution globale du groupement, puisqu'il ne possède pas de caractéristiques et que ses espèces ont déjà été citées au cours de la discussion de la nymphe.

GERMAIN (1952) décrit une formation immergée voisine de notre groupement et propre à l'eau courante du cours moyen de la Ruzizi : les caractéristiques locales sont *Cladophora* cfr. *glomerata* et *Potamogeton pectinatus*; le groupement a été dénommé d'après ces deux espèces.

Au lac Tanganika les quatre espèces de notre groupement sont présentes et il est possible qu'on pourra y rattacher d'autres dont l'optimum écologique n'est pas encore bien connu. La même constatation peut être faite pour la plupart des eaux de l'Afrique tropicale et il paraît superflu de recommencer ici l'énumération telle qu'elle a été faite pour le *Lemneto-Pistietum* et la nymphe. Notons cependant que FRIES (1921) décrit des prairies aquatiques à *Eleocharis plantaginea* — espèce portant aujourd'hui le nom de *E. dulcis* (BURM. f.) TRIM — dans lesquelles *Najas marina* var. *angustifolia* est parfois très abondant.

En Asie, NARAYANAYA (1928), dans une étude sur l'enherbement de canaux d'irrigation au Deccan, décrit des groupements rhéophiles dont la ressemblance avec notre groupement des eaux agitées est évidente. Il cite les espèces suivantes :

- Potamogeton perfoliatus* L.,
- Potamogeton indicus* ROXB. (= *P. nodosus* POIR.),
- Potamogeton pectinatus* L.,
- Hydrilla verticillata* PRESL.,
- Vallisneria spiralis* L.,
- Ceratophyllum demersum* L.

La vitesse du courant y varie de 30 à 75 cm/sec.

Les ouvrages consacrés à la végétation de l'Amérique du Sud que nous avons pu consulter ne donnent pas de descriptions de groupements rhéophiles.

Nous n'avons pas cru pouvoir attribuer la valeur d'une association à ce groupement paucispécifique (quatre espèces dont on ne trouve d'ailleurs jamais que trois ensemble et qui se retrouvent toutes dans la nymphe). Mais nous n'avons pas non plus voulu le laisser dans le *Nymphaeetum* et cela pour plusieurs raisons : c'est que d'abord les conditions écologiques sont totalement différentes; les conditions optimales pour l'association à nénuphars sont : des eaux calmes d'une profondeur de 1 à 2 m, riches en plancton et en matière organique, etc.

Les *Potamogeton*, *Najas* et *Vallisneria*, au contraire, sont peu sensibles à la profondeur et se développent dans les eaux moyennement ou fortement agitées, claires et beaucoup moins riches en plancton. Le substrat de la nymphe est souvent vaseux; celui de notre groupement est toujours sableux.

Autre raison : les groupements d'insectes aquatiques (voir J. VERBEKE, 1957) sont totalement différents dans la nymphe et dans le groupement à *Potamogeton* et *Najas*, et nous sommes convaincu qu'il en est de même pour le phyto- et zooplancton.

Le groupement n'étant pas lié aux eaux calmes, nous le trouvons en de tout autres endroits que la nymphe et le *Lemneto-Pistietum*. Il se développe bien devant les grandes plages rectilignes, à l'entrée des grandes baies, sur les hauts-fonds au large (par exemple devant la Semliki), etc.

§ 6. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

CONCERNANT LES GROUPEMENTS AQUATIQUES ÉTUDIÉS.

a) Nous avons donc passé en revue les trois groupements aquatiques qu'on peut distinguer dans les lacs Kivu, Édouard et Albert.

Nous pourrions schématiser la végétation des rives comme suit :

1. Végétation semi-aquatique (avec frange extérieure de végétation amphibie).

Profondeur de 0 à 30(50) cm.

2. *Lemneto-Pistietum*.

Profondeur de (0)30 à 100 cm.

Eaux calmes.

3. Nymphe.

Profondeur de (50)100 à 200 cm.

Eaux calmes ou faiblement agitées.

4. Groupement à *Potamogeton* spp. et *Najas marina* subsp. *armata*.

Profondeur variable.

Eaux moyennement à fortement agitées.

Il est évident que ces chiffres n'ont rien d'absolu et qu'un pareil schéma présente de nombreuses variantes. En outre, comme le critère écologique que nous appliquons est basé sur la profondeur et l'agitation de l'eau, nous devons nécessairement trouver tous les intermédiaires entre les différentes associations que nous définissons de cette manière. Les relevés 9 et 10 (colonne « transition ») (tabl. VI) démontrent qu'il en est bien ainsi. Il en est d'ailleurs de même pour

le relevé 3 (lac Albert), mais nous l'avons laissé au milieu des relevés du lac Édouard pour mettre en évidence les similitudes floristiques.

Ces relevés de transition nous expliquent bien le mécanisme de la succession des groupements :

Le relevé 9 est un relevé du lac Édouard publié par J. LEBRUN (1947) et classé par lui dans le *Nymphaetum afro-orientale*. Il est certain, s'il y avait des nénuphars au lac Édouard, que ceux-ci auraient joué un rôle plus ou moins important dans cet individu d'association; toutes les conditions requises sont réunies : la profondeur est de 100 à 150 cm et les eaux sont encore calmes; *Lemna paucicostata* parvient à s'y maintenir. Nous sommes donc vraisemblablement en présence d'un individu de la nymphaie, incomplet par l'action des grands animaux et encore proche du *Lemneto-Pistietum* (présence de *Lemna*, abondance de *Ceratophyllum* et absence de *Potamogeton pectinatus*, *Najas marina* et *Vallisneria aethiopica*).

Le relevé 10, plus riche en espèces, montre le même type de transition : les eaux sont très calmes, le fond est vaseux; les *Lemnacées* sont bien représentées et les *Ceratophyllum* sont d'une abondance telle qu'à certains endroits il semble y avoir plus de plantes que d'eau. Mais la profondeur est juste suffisante pour que les nénuphars fassent leur apparition; il en est de même pour *Scirpus subulatus*, qui a son optimum dans les eaux agitées d'une profondeur de 1,50 m et plus.

Cette vue dynamique des associations, avec toutes leurs transitions, demande à être précisée par la discussion des successions de ces groupements. Mais là aussi le danger d'une systématisation exagérée existe, et malgré le fait que nous sommes, dans le cas qui nous occupe, en présence de seulement trois groupements et deux facteurs écologiques déterminants, il nous est impossible de donner autre chose que des exemples de successions n'ayant aucune valeur absolue et permettant de nombreuses variantes. Voici trois de ces exemples (de la rive vers le large) :

a) Eaux calmes :

Végétation semi-aquatique.
Végétation amphibie.
Lemneto-Pistietum.
Nymphaetum type A.
Eau libre.

b) Eaux moyennement agitées :

Végétation semi-aquatique.
Nymphaie type B.
Groupement à *Potamogeton* et *Najas*.
Eau libre.

c) Eaux agitées :

Plage sableuse ou rive rocheuse avec végétation semi-aquatique mal développée ou absente.

Groupement à *Potamogeton* et *Najas*.

Eau libre.

Il s'agit évidemment d'exemples schématisés, puisque le plus souvent l'agitation de l'eau et la profondeur varient simultanément.

b) Relations syngénétiques des groupements aquatiques. — Nous connaissons actuellement quatre associations aquatiques au Congo Belge, classées de la façon suivante (voir LEBRUN, 1947; LÉONARD, 1950) :

Classe : *Potametea* TÜXEN et PREISING, 1942.

Ordre : *Nymphaetalia Loti* LEBRUN, 1947.

Alliance : *Nymphaeion Loti* LEBRUN, 1947.

1. Association à *Pistia stratiotes* et *Lemna paucicostata* (*Lemneto-Pistietum* LEBRUN, 1947).
2. Association à *Nymphaea calliantha* et *Nymphaea Mildbraedii* (*Nymphaeetum afro-orientale* LEBRUN, 1947).
3. Association à *Nymphaea Lotus* et *Utricularia Thonningii* [*Utricularieto-Nymphaeetum* (LEBRUN, 1947) LÉONARD, 1950].
4. Association à *Ranalisma humile* et *Eichhornia natans* (*Eichhornieto-Ranalismetum* LÉONARD, 1950).

L'étude des groupements aquatiques dans notre dition démontre qu'il y a beaucoup plus d'affinités entre les deux nymphées que, par exemple, entre celles-ci et le *Lemneto-Pistietum*. Il n'y a pratiquement pas de différences écologiques entre les deux nymphées; d'autre part, les différences floristiques sont peu importantes et on trouve beaucoup d'intermédiaires.

Les espèces caractéristiques dans les différentes régions sont les suivantes :

Dans la Cuvette Centrale Congolaise :

Nymphaea Lotus,
Utricularia Thonningii,
Utricularia stellaris,
Nymphoides sp.

Au lac Albert :

Nymphaea Lotus,
Nymphaea cf. *capensis*,
Utricularia Thonningii.

Aux lacs Mokoto :

Nymphaea Mildbraedii,
Nymphaea calliantha,
Utricularia Thonningii.

Au lac Kivu :

Nymphaea Mildbraedii,
Nymphaea calliantha.

Où trouver la limite entre les deux associations ? Elles sont malheureusement partout pauvres en espèces caractéristiques; il est probable qu'une étude des algues et éventuellement du plancton permettrait de résoudre le problème. D'autre part, toutes les espèces citées ci-dessus sont signalées au lac Tanganika; par conséquent, il serait fort intéressant d'effectuer des relevés de la nymphaie dans ce lac et de vérifier si les espèces caractéristiques des deux associations se trouvent parfois ensemble ou non.

Une chose est certaine : le système des quatre associations aquatiques faisant partie de la même alliance réclame une légère modification; il n'est pas possible d'utiliser le même échelon pour les deux nymphaies et pour le *Lemneto-Pistietum*. Il faut donc : ou bien mettre les deux nymphaies en synonymie et y établir des variantes régionales, ou bien placer les deux nymphaies, d'une part, et le *Lemneto-Pistietum*, d'autre part, dans deux alliances différentes; J. LÉONARD nous fait savoir que dans une publication à paraître il optera pour la seconde de ces deux solutions.

Il est bien entendu que le système que nous avons établi pour les lacs Kivu, Édouard, Albert et Mokoto — une seule nymphaie avec variantes et sous-variantes (voir tabl. VI) — ne constitue pas une prise de position en la matière et n'a qu'une valeur strictement locale. Le besoin d'une synthèse du type dont J. LÉONARD a publié une première tentative dans l'encyclopédie du Congo Belge (1950) se fait sentir avec de plus en plus d'urgence. Mais peut-être est-il encore un peu tôt pour l'entreprendre ?

c) Quelques considérations concernant le spectre biologique des trois groupements aquatiques. — Les différences de pourcentages de types d'hydrophytes peuvent expliquer dans une certaine mesure le comportement des groupements à l'égard des deux facteurs écologiques déterminants : l'agitation de l'eau et la profondeur.

Le *Lemneto-Pistietum* est constitué presque exclusivement d'espèces libres, qu'il s'agisse de la strate flottante ou de la strate immergée. Ces espèces sont évidemment peu sensibles à la profondeur, mais elles disparaissent immédiatement si les eaux ne sont pas absolument calmes. La profondeur n'intervient donc que dans la mesure où celle-ci va de pair avec une augmentation de l'agitation de l'eau.

Mais pour la nymphaie le contraire se produit. Ici c'est la profondeur qui vient au premier rang, puisque l'épanouissement du groupement est limité par la longueur des pétioles des feuilles de nénuphar. L'agitation de l'eau peut varier dans des limites assez larges sans provoquer la disparition de l'association.

Autre situation encore pour le groupement à *Potamogeton* spp. et *Najas marina* subsp. *armata*. Celui-ci n'est directement sensible ni à la profon-

deur ni à l'agitation de l'eau, puisqu'il est constitué d'espèces très plastiques et immergées, donc non liées au plan d'eau. La profondeur n'intervient que dans la mesure où elle modifie la lumière (quantitativement et qualitativement), et l'agitation de l'eau semble surtout agir en éliminant la concurrence des autres espèces. Il serait cependant intéressant d'étudier quelle est la sensibilité des espèces de ce groupement à la teneur en oxygène des eaux.

d) D'un lac à l'autre, les mêmes espèces ont le même comportement, autrement dit, les différences écologiques qui existent entre les trois lacs étudiés n'influencent pas ou très peu le comportement d'une espèce ou d'un groupe d'espèces.

CHAPITRE VIII.

LA VÉGÉTATION AMPHIBIE.

L'ASSOCIATION À *JUSSIEUA REPENS* ET *ENHYDRA FLUCTUANS* (*JUSSIEUETO-ENHYDRETUM* LÉONARD, 1950).

Nos tableaux VI (végétation aquatique) et VIII (grands héliophytes) comprennent plusieurs espèces amphibies appartenant sans aucun doute au *Jussieueto-Enhydretum*. Ces plantes jouent un rôle parfois considérable dans le *Lemneto-Pistietum* et dans la phragmitaie, particulièrement dans les faciès à *Typha angustifolia* et à *Aeschynomene elaphroxylon* (voir chap. IX).

Nous ne possédons aucun relevé séparé de cette association; l'abondance de certaines espèces amphibies dans les tableaux cités permet cependant de supposer que le *Jussieueto-Enhydretum*, quoique moins développé et plus fragmentaire que dans la Cuvette Centrale Congolaise, existe dans notre dition et que notre inexpérience est seule responsable de son incorporation, au cours des études sur le terrain, dans les deux alliances voisines. Il est néanmoins possible de tirer de nos données, aussi fragmentaires qu'elles soient, quelques conclusions concernant l'écologie et la composition floristique de ce groupement qui fait partie d'une alliance séparée, le *Jussieuion* (LÉONARD, 1950).

*
* *

a) On sait qu'il s'agit d'herbes longuement étalées sur l'eau et formant parfois de véritables tapis flottants. Leur place normale, sur les rives des grands lacs, se situe, dans les baies assez calmes à très calmes, entre le *Lemneto-Pistietum* et le *Phragmitetum*, et le groupement se présente sous forme d'une frange de largeur variable mais souvent très étroite. La formation envahit également toutes les « clairières » parmi les grands héliophytes et elle forme un tapis continu dans le stade de maturité du faciès à *Aeschynomene elaphroxylon*.

Elle résiste cependant à une certaine agitation de l'eau et nous nous rappelons en avoir vu d'étroites franges devant la phragmitaie, là où le *Lemneto-Pistietum* est complètement éliminé par les vaguelettes ou le courant.

Elle est pratiquement absente devant les grandes plages sableuses et les rives rocheuses, où le ressac est trop violent. Certaines espèces cependant — et nous pensons surtout à *Ipomoea aquatica* — peuvent se comporter comme pionnières sur les parties humides des plages sableuses.

Les photos 3 et 4 de la Planche IV montrent quelques aspects partiels du *Jussieueto-Enhydretum*. On y distingue surtout *Pycreus Mundtii* et *Panicum repens*. Ce dernier se comporte souvent comme plante amphibie. Nous avons vu (Pl. II, fig. 1 et 3) quel est le rôle joué par *Hydrocotyle ranunculoides* et *Ipomoea aquatica* dans le *Lemneto-Pistietum*. La figure 15 est particulièrement significative à cet égard.

b) Le groupement est pratiquement inexistant au lac Kivu malgré le fait que plus de la moitié de ses espèces y soient représentées. Il est plus que probable que nous devons imputer cette absence aux conditions écologiques défavorables : présence de tufs, agitation de l'eau, etc. Il nous faut cependant signaler, le long du courant principal de l'embouchure de la rivière Mtayo qui se jette dans la baie fermée de Sake, l'existence d'une formation dont l'écologie et la structure sont celles du *Jussieuion*, c'est-à-dire une végétation plus ou moins longuement étalée sur l'eau formant une frange de quelques décimètres de largeur devant les grands hélophytes, et baignée par le courant de la rivière. Nous y avons effectué le relevé suivant :

<i>Rorippa nasturtium-aquaticum</i>	4.5
<i>Veronica anagallis</i>	+ .2
<i>Panicum repens</i>	+ .3
<i>Commelina diffusa</i>	+ .2
<i>Berula Thunbergii</i>	+ .2

Cette « cressonnière » apparaîtrait régulièrement dans les parties calmes des torrents et petites rivières qui descendent des montagnes du Kivu et pourrait constituer une autre association de l'Alliance du *Jussieuion*.

Aux lacs Édouard et Albert, au contraire, la végétation amphibie parvient assez souvent à s'installer. L'association se présente de façon très semblable dans les deux lacs, avec toutefois les différences suivantes :

1. *Hydrocotyle ranunculoides*, qui joue un rôle très important au lac Édouard, n'a pas été récolté au lac Albert.

2. Le contraire se présente pour *Ipomoea aquatica*.

Cette espèce domine souvent au lac Albert, alors qu'elle n'a été récoltée qu'une fois au lac Édouard; la détermination de cet exemplaire est d'ailleurs incertaine étant donné qu'il s'agit d'un échantillon stérile.

c) Le groupement se compose des espèces suivantes :

<i>Commelina diffusa</i> ,	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> ,
<i>Enhydra fluctuans</i> ,	<i>Jussieua repens</i> ,
<i>Ipomoea aquatica</i> ,	<i>Alternanthera sessilis</i> (forme aquatique),
<i>Pycneus Mundtii</i> ,	<i>Hemarthria natans</i> (rare).

Dans les eaux très calmes les espèces suivantes dominant :

Au lac Édouard :

Hydrocotyle ranunculoides,
Enhydra fluctuans;

Au lac Albert :

Ipomoea aquatica.

Dans les grandes baies un peu moins tranquilles, c'est presque toujours *Pycneus Mundtii* qui prend la première place; *Jussieua repens* est surtout abondant dans les mares et les marais des plaines; *Commelina diffusa* se développe souvent un peu en arrière des autres espèces et forme la transition (avec *Vigna luteola*, etc.) vers la phragmitaie, dans laquelle elle est d'ailleurs toujours présente.

Nous donnons ci-dessous un relevé malheureusement assez peu caractéristique du lac Édouard :

Petite baie sableuse au Sud de l'embouchure de la Rwindi. Plage sableuse gardée constamment humide par les embruns; flaques d'eau dans les dépressions. Pelouse dense de 20 à 50 cm de haut.

Le 21 janvier 1953 :

<i>Enhydra fluctuans</i>	4.4
<i>Pycneus Mundtii</i>	+ 2
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	+ 2
<i>Jussieua abyssinica</i>	1.3
<i>Cyperus Richardii</i>	1.1
<i>Sphaeranthus</i> sp.	1.1
<i>Cyperus laevigatus</i>	+ 2
<i>Polygonum salicifolium</i>	+ 2
<i>Cyperus papyrus</i>	+ 2
<i>Vossia cuspidata</i>	+ 2
<i>Cyperus</i> cf. <i>dives</i>	+ 1
<i>Eleusine indica</i>	+ 2
<i>Cyperus dichroostachyus</i>	+ 2
Cf. <i>Aeschynomene elaphroxylon</i> (plantules) ...	+ 1
<i>Ammania senegalensis</i>	+ 1

d) Les distributions géographiques des espèces composantes se répartissent comme suit :

- 5 espèces pantropicales,
- 1 espèce paléotropicale (*Ipomoea aquatica*),
- 1 espèce plurirégionale africaine (*Pycneus Mundtii*),
- 1 espèce de liaison Région soudano-zambézienne-Région malgache (*Hemarthria natans*).

Nous constatons donc, comme pour la végétation aquatique, une dominance accusée des espèces à très large distribution.

L'alliance du *Jussiaeion* est encore peu connue et la littérature ne permet guère d'établir sa répartition dans les régions tropicales du globe. Pour ce qui est du Congo Belge et du Ruanda-Urundi, seul GERMAIN (1952) décrit une « association à *Pycnus Mundtii* et *Hemarthria altissima* (= *H. natans*) » qui pourrait avoir certaines affinités avec le *Jussiaeeto-Enhydretum*. Il apparaît sur les bancs de sable de la Ruzizi.

L'auteur publie une photo (n° 35) qui montre que là aussi *Pycnus Mundtii* recherche les endroits encore un peu exposés aux vagues et aux courants. Le groupement comporte quelques espèces des sables fluviaux périodiquement inondés-exondés; il est, tout comme dans les grands lacs, envahi par les grands héliophytes et même par des espèces du *Magnocyperion africanum*.

Le groupement à *Pycnus Mundtii* et *Pycnus* cfr. *globosus* var. *nilagerica* décrit par TATON et RISOPOULOS (1955) semble différent de celui signalé par GERMAIN (1952) et du *Jussiaeeto-Enhydretum* LÉONARD (1950). Sa composition floristique est totalement différente et ses auteurs le maintiennent d'ailleurs dans l'alliance du *Papyrion*; ils émettent une hypothèse selon laquelle il jouerait un rôle destructeur vis-à-vis de l'association à *Cyperus papyrus*. Il ressemblerait donc fort au groupement à *Pycnus Mundtii* du Sénégal étudié par TROCHAIN (1940) et qui envahirait la typhaie. Une remarque de PETER (1928) semble indiquer un comportement analogue de cette formation dans les fonds marécageux au Territoire du Tanganyika. *Pycnus Mundtii* forme, dans ces cas, un enchevêtrement de rhizomes produisant une masse spongieuse comparable aux tourbières hautes des régions tempérées, étouffant les grands héliophytes.

Le *Jussiaeeto-Enhydretum*, au contraire, tel qu'on le connaît de la région de Yangambi, de la Ruzizi et des rives des grands lacs, est constitué par une végétation longuement étalée sur l'eau, qui, au lieu de détruire les groupements de grands héliophytes, se conduit comme pionnier. *Pycnus Mundtii*, espèce sociale envahissante à plasticité écologique assez grande, joue parfois un rôle important au sein de cette végétation amphibie, mais souvent son comportement est totalement différent, aussi bien au Congo qu'ailleurs. Il semble par conséquent peu désirable de considérer cette espèce comme caractéristique d'un groupement déterminé.

Est-ce dire que la végétation amphibie n'existe qu'au Congo Belge ? Telle n'est certes pas notre opinion. Nous n'avons trouvé aucune description, chez les auteurs parlant de la végétation des autres pays de l'Afrique tropicale, de groupements pouvant s'intégrer dans l'alliance du *Jussiaeion*. Cependant les espèces amphibies apparaissent parfois avec une telle régularité dans les listes de plantes aquatiques publiées notamment par TROCHAIN (1940), PETER (1928), BROUN (1904), etc. qu'il devient certain que le *Jussiaeion* existe dans les contrées qu'ils décrivent.

Pour ce qui est de l'Asie et de l'Amérique du Sud : il est difficile de tirer des conclusions de la littérature. Tous les auteurs confondent le *Jussiaeion* avec d'autres alliances, et, les différences floristiques étant parfois importantes, il

n'est pas souvent possible de savoir si telle ou telle espèce citée doit être considérée comme amphibie ou non. Les quelques données que nous possédons permettent cependant de supposer que le *Jussiaeion* est une alliance pantropicale. Citons à titre d'exemple une liste de plantes d'eaux calmes signalées par HAINES (1925) dans la région de Bihar et Orissa (Indes) :

<i>Myriophyllum,</i>	<i>Hydrocharis,</i>
<i>Jussiaea repens,</i>	<i>Pistia stratiotes,</i>
<i>Trapa,</i>	<i>Lemna,</i>
<i>Limnanthemum (= Nymphoides),</i>	<i>Hygrophiza aristata,</i>
<i>Ipomoea reptans (= I. aquatica),</i>	<i>Eichhornia crassipes.</i>
<i>Achyranthes aquatica,</i>	

Il est facile de voir que cette liste est composée d'un mélange d'espèces de deux groupements, dont l'un est très voisin du *Lemneto-Pistietum* et l'autre fait sans aucun doute partie de l'alliance du *Jussiaeion*.

CHAPITRE IX.

LA VÉGÉTATION SEMI-AQUATIQUE.

La végétation semi-aquatique congolaise appartient entièrement à l'ordre des *Papyretalia*; elle est caractérisée par un substrat gorgé d'eau et inondé pendant au moins une partie de l'année. Nous traiterons dans ce chapitre principalement d'une alliance appartenant à cet ordre, le *Papyrion* LEBRUN, 1947, et dirons quelques mots du *Magnocyperion africanum* LEBRUN, 1947.

§ 1. L'ALLIANCE DU PAPYRION.

a) TRAITS GÉNÉRAUX ET SYNÉCOLOGIE.

Les associations du *Papyrion* sont baignées par un plan d'eau profond (de l'ordre de 1 m) pendant au moins une partie de l'année. Elles se présentent généralement sous l'aspect de vastes champs de grands héliophytes dont la hauteur varie de 2 à 5 m; une exception doit être faite pour le type dominé par *Aeschynomene elaphroxylon*, arbuste très ramifié à grandes fleurs jaunes, devenant dans les stades de maturité un petit arbre pouvant atteindre 8 m de haut et donnant ainsi un tout autre aspect à la phragmitaie. Nous verrons d'ailleurs qu'il apparaît certaines raisons pour considérer cette formation comme distincte.

Sur les rives des lacs Édouard et Albert, ce sont sans aucun doute les différents aspects du *Papyrion* tels qu'ils sont présentés dans le tableau VIII qui

couvrent les surfaces les plus étendues. La plupart des embouchures de rivières, et tout d'abord les vastes deltas de la Semliki et de la Rutshuru, sont caractérisés par des roselières, des typhaies, des marais à Papyrus s'étendant à perte de vue, comblant les fossés aux basses eaux, puis noyés par les crues, s'avancant dans le lac par période de temps calme, puis arrachés par les tempêtes, formant parfois des îlots flottants pouvant atteindre plusieurs ha de surface; ceux-ci se fixent ailleurs ou traversent (à l'Albert) le lac dans toute sa longueur; ils finissent alors par descendre le Nil pour participer à la constitution des barrages végétaux ou « Sudds ».

Toutes les rives basses sont envahies par ces formations dont la vitalité est extraordinaire, surtout sur les substrats riches en matière organique. Leur pouvoir d'atterrissement est très élevé dans notre dition, mais cette action est peu durable car les variations de niveau des lacs sont trop importantes.

Nous avons réuni en un seul tableau 6 groupes de relevés, chacun caractérisé physionomiquement par la dominance d'une espèce déterminée. On pourrait croire qu'il s'agit là de 6 faciès d'une seule et même association, mais nous verrons que cette homogénéité apparente n'est due qu'à la pauvreté floristique de notre dition et qu'en réalité on peut y distinguer au moins trois ensembles différents, selon l'écologie de chacune de ces formations. Dans les pages qui vont suivre nous décrirons séparément ces 6 types physionomiques en nous efforçant, pour autant que la chose soit possible, de situer chacun d'eux dans l'association ou du moins dans l'alliance qui semble le mieux lui convenir.

1. Le type à *Vossia cuspidata*.

L'amplitude écologique de *Vossia cuspidata* est assez grande, ainsi que son pouvoir d'adaptation à la variabilité du substrat. Il en est d'ailleurs de même pour les espèces dominantes des 5 autres types physionomiques et c'est évidemment à cette souplesse que ces plantes doivent leur extraordinaire pouvoir d'envahissement. Nous décrirons chaque fois les deux aspects extrêmes, celui des hautes eaux (a) et celui des basses eaux (b).

a) A certains endroits et notamment dans le delta de la Rutshuru, *Vossia cuspidata* forme une frange extérieure à la phragmitaie d'une largeur de 1 à 2 m environ. Ce cordon n'est protégé de l'agitation des eaux par aucun autre type de végétation, si ce n'est parfois par des groupements d'hydrophytes fixés submergés (les *Potamogeton*, etc.) dont le pouvoir d'amortissement du choc des vagues est d'ailleurs assez relatif. Dans ces formations *Vossia cuspidata* est la seule espèce constituante et se présente souvent comme une plante étalée, à extrémités redressées. La profondeur d'eau en ces endroits est de 50 à 100 cm. Nous sommes donc, de toute évidence, en présence de fragments de prairie aquatique ayant moins d'affinités avec le *Papyrion* qu'avec l'*Echinochloion tropicale* LÉONARD, 1950 et nous n'hésitons pas à les rattacher à l'*Echinochloetum pyramidalis* décrit par LÉONARD (1950) comme végétation de tous les districts guinéens congolais, « occupant les bancs de sable des larges cours d'eau, les mares en voie d'atterrissement ou formant d'étroites franges en bordure des

groupements ripicoles ligneux ». Cette association comporte, dans la Cuvette Centrale Congolaise, plusieurs variantes dont une « prairie aquatique à *Vossia cuspidata* : variante rare dont l'optimum est atteint en eau profonde à proximité des chutes ou des rapides ».

Là aussi *Vossia cuspidata* recherche donc les endroits où l'agitation de l'eau est forte.

b) Cependant *Vossia cuspidata* a le plus souvent un tout autre comportement dans notre dition. En effet, tous les relevés du tableau VIII (relevés 1-9) concernant ce type de végétation ont été effectués dans des formations établies sur sol humide ou trempé où l'eau n'apparaît que dans les pistes des grands animaux ou dans les petites dépressions. Parfois, on marche sur un véritable tapis de chaumes couchés, morts ou vivants, de *Vossia*. L'espèce dominante est accompagnée de toute une série de plantes propres à l'alliance du *Papyrion*. Présentés de cette façon les vastes champs de *Vossia cuspidata*, qui couvrent des surfaces considérables dans les marais notamment du Sud des lacs Édouard et Albert, ne constituent qu'un faciès de l'association à *Phragmites mauritianus* (*Phragmitetum afro-lacustre* LEBRUN, 1947) (voir ci-dessous).

Faut-il conclure de ce qui précède que le type de végétation dominé par *Vossia cuspidata* peut trouver son optimum dans deux alliances différentes ? Il nous semble que non et nous nous permettons d'émettre ici quelques considérations qui demandent d'ailleurs une vérification approfondie sur le terrain :

On sait que, par exemple, le niveau du lac Albert est soumis à deux types de fluctuations : des fluctuations plus ou moins saisonnières assez peu importantes de l'ordre de quelques dm et des variations anormales de l'ordre de 3(4) m, beaucoup plus lentes et se produisant avec une périodicité de ± 4 ans (voir fig. 16).

(Signalons en passant qu'il apparaît un parallélisme remarquable entre les variations de niveau du lac Albert et le nombre de taches solaires mensuelles, parallélisme d'ailleurs vérifié pour d'autres lacs et pendant de très longues périodes) (P. DEPASSE, 1956.)

Il existe donc une différence écologique importante avec les groupements semi-aquatiques de la Cuvette Centrale souvent soumis à des variations saisonnières importantes (plusieurs mètres) et qui ne connaissent pas ces fluctuations lentes s'étalant sur des périodes de plusieurs années.

Nous croyons que certaines anomalies concernant la végétation semi-aquatique de notre dition — et nous en rencontrerons assez souvent au cours de ce chapitre — peuvent trouver leur explication dans l'existence de ce facteur. Les espèces qui résistent à plusieurs mois d'inondation ou d'exondation sont évidemment beaucoup plus nombreuses que celles qui y résistent pendant plusieurs années. D'autre part, certains groupements à cycle biologique rapide pourront suivre, du moins partiellement, les mouvements d'avance ou de recul des eaux, alors que d'autres resteront sur place et se maintiendront tant bien que

mal, comme, par exemple, le groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* que nous décrivons un peu plus loin.

Reprenons le cas de *Vossia cuspidata*. Nous avons vu que cette plante recherche dans la Cuvette Centrale les eaux profondes (plusieurs mètres) et très agitées à proximité des chutes et des rapides. Ses chaumes peuvent y atteindre jusqu'à 30 m de longueur (communication orale de J. LÉONARD), ce qui constitue évidemment une adaptation remarquable aux fluctuations du plan d'eau. Dans ces endroits *Vossia* fleurit régulièrement et semble de toute évidence se trouver dans la situation qui constitue son optimum écologique.

Ce n'est pas du tout le cas dans la région des grands lacs; *Vossia* n'y fleurit pour ainsi dire jamais et ses chaumes n'atteignent pas de grandes longueurs. Il semble se trouver, aussi bien dans le cas (a) que dans le cas (b), en dehors de son optimum écologique tout en conservant une force de concurrence assez considérable.

Cependant il paraît logique de penser que *Vossia cuspidata* est plus près de son optimum dans le cas (a) (cordon extérieur en eau profonde et exposé aux vagues) que dans le cas (b). La seule récolte de *Vossia* en fleurs que nous possédons provient d'ailleurs d'un de ces cordons. De plus, le fait qu'il arrive parfois que dans le cas (b) le sol est couvert d'un tapis de chaumes couchés — assez court il est vrai — de *Vossia*, semble indiquer que ces formations ont connu des périodes d'inondation et d'exondation auxquelles elles résistent fort bien, malgré le fait que ces fluctuations ne soient pas saisonnières.

Les relevés que nous possédons ne nous permettent qu'une seule attitude : considérer le groupement à *Vossia cuspidata* comme un faciès du *Phragmitetum afro-lacustre* (voir tableau VIII). Seule une étude approfondie du comportement de *Vossia* en période de crue et de décrue permettra de décider si cette attitude est pleinement justifiée ou non. Vu la lenteur des fluctuations, cette observation devrait être étalée sur plusieurs années.

Signalons que GERMAIN (1952) décrit un groupement à *Vossia cuspidata* encore plus « extrême » où *Vossia* se comporte comme hémicryptophyte cespiteux et a donc complètement perdu son pouvoir d'adaptation aux fluctuations du plan d'eau. L'auteur conclut de la façon suivante (p. 120) :

« Le cas de *Vossia cuspidata* offre une certaine analogie avec celui de l'*Echinochloa pyramidalis*. A la limite de leur aire de distribution, ou en dehors de leur zone d'optimum écologique, il faut admettre que des espèces d'une alliance peuvent transgresser dans une autre et y former des sortes de peuplements qui n'ont sans doute que la valeur de simples faciès locaux. »

N'oublions pas non plus qu'un certain nombre de perturbations dans les successions normales peuvent provenir de l'existence « d'îles flottantes », c'est-à-dire de lambeaux de végétation semi-aquatique arrachés aux bords du lac, principalement dans les régions des deltas des rivières importantes. Ces îlots

partent à la dérive, parcourent parfois des distances considérables et sont souvent poussés à la rive en d'autres endroits, au hasard des vents et des courants; là, ils se fixent plus ou moins et, selon les nouvelles conditions écologiques rencontrées, ou bien continuent à vivre, ou bien périssent lentement, ou bien prennent un développement considérable. Nous consacrons plus loin quelques alinéas à la description plus détaillée de ces îles flottantes.

2. Le type à *Phragmites mauritianus*.

C'est, avec le type à *Typha angustifolia*, celui qui présente le moins d'anomalies dans la région des grands lacs. On peut le rattacher sans hésitation à l'alliance du *Papyrion* LEBRUN, 1947 et le considérer plus précisément comme représentant le faciès type de l'association à *Phragmites mauritianus*.

Au sens strict cette association exige la présence d'une nappe d'eau permanente. Dans ce cas, sa composition floristique est généralement des plus réduite et se résume même très souvent au seul *Phragmites mauritianus*. Celui-ci se développe vigoureusement, forme des peuplements très denses pouvant atteindre une hauteur de 5 à 6 m et ne laisse pénétrer qu'une quantité de lumière nettement inférieure au taux nécessaire à l'installation d'autres espèces (voir Pl. V, photo 3). Ce n'est que sur les bords extérieurs de ces formations, et le long des pistes qu'y frayent les grands animaux, qu'on peut trouver quelques *Ipomoea* ou certains *Vigna*. La profondeur d'eau est en général assez faible, mais peut atteindre 1 m. Le fond est très variable, mais il semble bien que le groupement atteigne son optimum sur sable; nous avons cependant vu des peuplements importants installés sur épaisse couche de vase.

Si les eaux dépassent la profondeur de 1 m, *Phragmites mauritianus* se trouve rapidement seul, puis perd de sa vitalité et ne fleurit plus. On trouve cependant d'assez grandes étendues de roseaux stériles et plus ou moins clairsemés, notamment au lac Kivu, dans des eaux agitées d'environ 1 m de profondeur.

Si au contraire les eaux baissent temporairement on assiste rapidement au plein épanouissement de l'association. Celle-ci est normalement soumise à une certaine périodicité du plan d'eau et son optimum biologique se situe au moment de l'étiage. La plupart des espèces fleurissent alors et quelques plantes saisonnières de petite taille peuvent faire une apparition fugace à l'intérieur du groupement.

Si la période d'exondation se prolonge pendant de longs mois, ou même pendant plusieurs années comme cela se produit régulièrement au lac Albert (voir relevés 10, 11 et 12), nous assistons à l'invasion du groupement, d'abord par des espèces nitrophiles, puis par des espèces de groupements plus secs.

Comme *Phragmites mauritianus* possède un pouvoir d'adaptation assez étonnant — il existe, à l'état stérile il est vrai, dans des eaux de plus d'un mètre de profondeur aussi bien que sur les sables mobiles de la rive colonisés par *Panicum repens* — il se maintient souvent très longtemps, et si les eaux reviennent avant qu'il ait complètement disparu il a tôt fait de reprendre son ancienne dominance.

3. Le type à *Typha angustifolia*.

Celui-ci est donc, avec le type à *Phragmites mauritianus*, celui qui répond le mieux à la définition écologique du *Phragmitetum afro-lacustre*, c'est-à-dire un groupement se développant sur un substrat gorgé d'eau et baigné par une nappe d'eau d'épaisseur variable pouvant atteindre, dans ce cas-ci, 70-80 cm. L'optimum pour *Typha* semble se situer entre 10 et 40 cm. Il apparaît avec une grande régularité sur tous les substrats remplissant ces conditions, parfois en compagnie d'autres grands héliophytes, souvent seul et étouffant toute autre végétation.

Typha angustifolia est le principal constituant des îles flottantes, avec *Vossia cuspidata* et parfois *Cyperus papyrus*. Il est d'ailleurs difficile de circuler dans les typhaias, étant donné que le plancher végétal plus ou moins flottant cède sous le pied et que, d'autre part, le fond est pratiquement toujours constitué d'une épaisse couche de vase souvent assez liquide.

L'espèce qui accompagne le plus fréquemment *Typha* est *Vossia cuspidata*. Les deux héliophytes ne se mélangent pas vraiment, mais constituent une sorte de mosaïque, conséquence de leur reproduction presque uniquement végétative.

4. Le type à *Cyperus cf. dives*.

Une remarque concernant la systématique d'abord : nous avons confondu sur le terrain *Cyperus dives* et *Cyperus alopecuroides*, et n'avons jamais pu établir s'il s'agit dans nos relevés de l'une ou l'autre, ou d'un mélange de ces deux espèces. Elles semblent se comporter écologiquement de façon presque identique et sont d'ailleurs très proches l'une de l'autre sur le plan systématique. Si donc par la suite nous parlons de *Cyperus cf. dives* il faudra entendre par là : *Cyperus dives* ou/et *Cyperus alopecuroides*.

Le tableau du *Papyrion* montre que nous considérons ce type encore comme un faciès du *Phragmitetum afro-lacustre* LEBRUN, 1947. Il est plus rare que les trois précédents et semble écologiquement un peu mieux individualisé que ceux-ci, tout en gardant les caractéristiques principales de la phragmitaie. Nous le trouverons toujours sur une épaisse couche de vase, dans des eaux absolument calmes et légèrement moins profondes que celles des faciès à *Phragmites* et *Typha*. La formation est très recherchée par les grands animaux et surtout par les hippopotames, ce qui est particulièrement visible au lac Édouard où elle est parcourue dans tous les sens par les pistes d'animaux.

Le *Cyperus cf. dives* est manifestement bien à sa place dans ce milieu, car nulle part ailleurs il n'est aussi vigoureux et aussi abondamment en fleurs. Les autres espèces sont peu nombreuses. Notons la présence constante de *Typha angustifolia* et *Melanthera scandens*, espèces assez communes dans notre tableau du *Papyrion*, mais montrant une certaine préférence pour la vase et les eaux calmes et peu profondes. D'autres indicatrices dans ce sens sont *Pluchea ovalis*, *Berula Thunbergii* et *Cyperus articulatus*, ainsi que l'abondance d'*Enhydra fluctuans*.

5. Type à *Aeschynomene elaphroxylon*.

Au cours de l'étude de ce type de la phragmitaie nous nous sommes heurté au même genre de difficultés que lors de la description du type à *Vossia cuspidata*. Cependant, alors que *Vossia* se trouve, dans notre dition, souvent en arrière de ce qui semble être sa situation normale, *Aeschynomene* se développe fréquemment trop en avant, c'est-à-dire en eau trop profonde.

En effet, il semble logique de penser que la succession normale de la végétation des rives est la suivante :

végétation aquatique,
 végétation amphibie,
 végétation semi-aquatique herbacée,
 végétation arbustive ripicole.

Aeschynomene elaphroxylon, étant un arbuste ou même un petit arbre pouvant atteindre 8 m de haut, devrait donc normalement trouver sa place dans la dernière de ces quatre catégories et former ainsi un groupement correspondant plus ou moins à l'*Alchorneetum* de la Cuvette Centrale Congolaise. Cette supposition est confirmée par le fait que la succession normale, quoique plutôt rare, existe notamment au lac Albert (relevés 30, 31 et 32), et que c'est là uniquement qu'*Aeschynomene* présente un port arborescent typique et atteint une hauteur de 7 à 8 m. Nous pouvons donc être beaucoup moins hésitant que dans le cas de *Vossia cuspidata* et affirmer que les trois relevés cités ci-dessus sont ceux qui représentent le mieux ce que nous avons une forte tendance à appeler, malgré l'absence totale d'arguments floristiques, le groupement à *Aeschynomene elaphroxylon*. C'est cette absence de différentielles floristiques qui nous oblige à présenter ce groupement comme un simple faciès de la phragmitaie, mais nous croyons que des études ultérieures démontreront qu'il faut le considérer soit comme un stade de maturité de la phragmitaie, soit comme un groupement distinct.

La structure de la végétation des relevés 30, 31 et 32 est la suivante :

I. — La strate arborescente, composée uniquement d'*Aeschynomene elaphroxylon*.

II. — Les plantes grimpantes. Les plus fréquentes sont *Ipomoea aquatica* au lac Albert et *Ipomoea riparia* au lac Édouard; deux espèces également fréquentes, mais de taille moindre, sont *Melanthera scandens* et *Vigna luteola*.

III. — La strate herbacée, constituée d'un tapis continu de plantes amphibies, ainsi que de débris végétaux et de vase, le tout formant une masse plus ou moins mouvante et gorgée d'eau.

Le bord extérieur de la formation (côté terre) est souvent envahi par des plantes d'autres alliances et notamment par des espèces du *Magnocyperion*.

Nous avons vu que cet aspect du type à *Aeschynomene* est assez rare sur les rives des grands lacs, au moins pendant la période où nous y avons travaillé, c'est-à-dire de fin 1952 à début 1954. Très fréquemment en effet l'« Ambatsch » ou « Ambach » (*Aeschynomene elaphroxylon*) semble réellement faire partie de la phragmitaie et se comporte exactement comme par exemple *Typha angustifolia* ou d'autres grands hélophytes. Il n'a pas alors le port arborescent, mais reste un arbuste ramifié de 4-6 m de haut. La plupart de nos relevés ont été effectués dans ce genre de formations, ce qui accentue évidemment les ressemblances avec les trois types précédents. Nous sommes actuellement convaincu qu'il s'agit là d'un stade final de la phragmitaie en voie d'atterrissement rapide; tôt ou tard *Aeschynomene* éliminera le gros des hélophytes herbacés et formera un groupement plus ou moins arborescent, ripicole, devant lequel se développera la phragmitaie. Tout ceci à condition que les variations du plan d'eau ne viennent pas troubler l'évolution normale, et c'est vraisemblablement souvent ce qui se passe; *Aeschynomene*, malgré sa croissance extraordinairement rapide, a tout de même un développement plus lent que les hélophytes herbacés. Après des variations de niveau rapides et importantes ou après une tornade, une grande partie de la végétation des bords peut être détruite ou arrachée aux rives. Si ensuite il s'établit une période de calme, *Aeschynomene* sera le dernier de la succession à reprendre sa place.

Un aspect tout à fait anormal du groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* est celui où cet arbuste se trouve loin devant la phragmitaie, dans un milieu qui est plutôt celui de la nympheaie. La formation est alors continuellement inondée (profondeur d'eau 50 à 150 cm) et reste pratiquement monospécifique. Seules quelques espèces amphibies peuvent parfois s'y développer au niveau du plan d'eau autour des troncs souvent irréguliers, là où ceux-ci retiennent des débris végétaux et un peu de vase. La formation est du type ouvert; on y circule assez aisément en pirogue. Au cours des tempêtes et des tornades l'agitation de l'eau y est suffisamment forte pour balayer les hydrophytes et même la plus grande partie des plantes amphibies qui auraient pu s'installer autour des Ambatsch. Ceux-ci ont un port arbustif et dépassent rarement le plan d'eau de plus de 2 à 3 m.

De nombreux oiseaux (tisserins, cormorans, etc.) s'y installent souvent, parfois en quantités telles qu'ils tuent les arbustes par leurs excréments (lac Édouard).

Ce stade du groupement est assez fréquent aux lacs Édouard et Albert. Des photos publiées par VAN MEEL (1953) démontrent qu'il en est de même au lac Upemba. Il s'agit probablement de vestiges d'anciens groupements partiellement détruits soit par des variations de niveau, soit par des tornades, soit par l'action de l'homme. En effet, nous ne devons pas oublier qu'*Aeschynomene elaphroxylon* produit un bois très durable et plus léger que le liège, et qu'il est par conséquent particulièrement apprécié par les pêcheurs qui l'utilisent pour la fabrication de flotteurs de filet, de sièges et de constructions provisoires. Très

souvent le port arbustif d'*Aeschynomene* est dû à l'influence humaine; après abattage l'Ambatsch rejette vigoureusement.

D'autre part, l'abattage de toute une « forêt » d'*Aeschynomene* implique évidemment la destruction de la plupart des plantes qui accompagnent les arbustes (strate herbacée et plantes grimpantes).

Autre observation : selon les pêcheurs européens — mais nous n'avons jamais pu contrôler leurs dires — les *Aeschynomene* partiraient parfois à la dérive en masses importantes. Il est évident, si ces masses sont poussées à la rive en d'autres endroits, qu'elles resteront plus loin du bord que les *Typha*, *Papyrus*, etc., car elles seront retenues par les branches et l'enchevêtrement des troncs. Si les *Aeschynomene* parviennent alors à prendre racine ils se trouveront devant la phragmitaie. Cette hypothèse demande évidemment à être contrôlée, ce qui serait probablement assez facile en déterrants un certain nombre d'Ambatsch. L'enracinement et la configuration de la base des troncs nous apprendraient probablement beaucoup sur leur histoire.

6. L'association à *Cyperus papyrus* et *Dryopteris gongyloides*.

Notre tableau VIII renferme deux types de relevés se rapportant à cette association : d'une part ceux des lacs Édouard et Albert, d'autre part ceux des lacs Mokoto. Les premiers ne se distinguent que légèrement des relevés précédents (1-39) et c'est d'ailleurs pour cette raison que nous les présentons dans le même tableau. Il faut cependant signaler la présence de *Cyclosorus striatus* dans deux relevés (42 et 43) et l'abondance de *Vigna luteola* et *Polygonum pulchrum*. D'autre part, il apparaît clairement que *Cyperus papyrus* ne trouve pas ses conditions écologiques optimales sur les rives des grands lacs. Il ne se développe qu'aux embouchures et deltas des rivières et même là il reste souvent assez petit, surtout au lac Édouard. Si donc la formation à *Papyrus* a, dans notre dition, de fortes affinités avec le *Phragmitetum afro-lacustre*, c'est parce que les conditions écologiques qu'elle exige pour se développer pleinement n'y existent pas, mais se réalisent partiellement dans les marais des embouchures des rivières.

Quels sont les facteurs écologiques en cause ? Rien ne peut être affirmé avec certitude à ce sujet, mais nous avons fréquemment pu vérifier les trois observations suivantes :

a) Il n'y a jamais de *Papyrus* sur les rives sableuses soumises à l'action d'un ressac important.

b) Là où nous avons trouvé *Cyperus papyrus* le pH est toujours sensiblement plus bas qu'au large des grands lacs. L'association fait son apparition à partir d'un pH légèrement supérieur à 8, mais atteint un maximum de vitalité pour des pH voisins de la neutralité ou légèrement acides. Il est probable aussi que la concentration élevée en sels des grands lacs est défavorable au développement des *Papyrus*.

c) Il semblerait aussi que *Cyperus papyrus* recherche un léger mouvement des eaux, provoqué soit par un faible courant ou une lente filtration de l'eau à travers les marais, soit par de lentes fluctuations du plan d'eau, soit encore par des vaguelettes.

Les derniers relevés du tableau (48-52) ont été effectués aux lacs Mokoto et dans les vallées aux environs de ces lacs. Dans ce cas, les différences avec la phragmitaie sont plus grandes et il est facile de voir que nous sommes en présence d'une autre association de la même alliance ayant de fortes affinités avec l'association à *Cyperus papyrus* et *Dryopteris gongylodes* GERMAIN, 1952 (voir aussi les relevés publiés par TATON et RISOPOULOS en avril 1955). Il est d'ailleurs évident que les différences entre les relevés de GERMAIN, d'une part, et ceux de TATON et RISOPOULOS ainsi que les nôtres, d'autre part, proviennent surtout des différences d'altitude, directement ou indirectement (température des eaux, etc.).

Nos relevés des grands lacs tendent vers cette association (présence de *Cyclosorus striatus*, abondance de *Polygonum pulchrum*), mais comme nous sommes encore assez loin des conditions écologiques exigées, les affinités avec la phragmitaie restent très fortes, et nous sommes une fois de plus obligé de présenter ces relevés dans le tableau général.

LÉGENDE DU TABLEAU VIII.

- Relevé 1. — Lac Édouard, rive entre la baie de Kabale et l'embouchure de la Rutshuru. Végétation à grands héliophytes où domine *Typha angustifolia*, sauf dans la frange extérieure exposée à des eaux souvent fortement agitées, où *Vossia cuspidata* devient la dominante exclusive. 16.I.1953.
- Relevé 2. — Lac Édouard, Vitshumbi. Frange assez étroite de *Vossia cuspidata*, très souvent interrompue par des pistes d'hippopotames ou par des plages d'herbes basses. 30.III.1953.
- Relevé 3. — Lac Édouard, embouchure de la Rutshuru, quatrième bras (bulindi ya ine). Faciès à *Vossia cuspidata* dans des eaux non agitées, de faible profondeur. 21.XII.1953.
- Relevé 4. — Lac Édouard, baie de Kamande. Faciès à *Vossia cuspidata* dans des eaux peu profondes et non agitées; stade de maturité. 6.I.1954.
- Relevé 5. — Lac Édouard, marais de l'Ishasha. Faciès à *Vossia cuspidata* dans des eaux peu profondes et non agitées. 11.I.1954.
- Relevé 6. — Lac Édouard, embouchure de la Talia. Faciès à *Vossia cuspidata* dans des eaux peu profondes et non agitées. 14.I.1954.
- Relevé 7. — Lac Albert, embouchure de la Semliki, Ngezi ya tano. Faciès à *Vossia cuspidata* dans des eaux peu profondes et peu agitées. 11.III.1954.
- Relevé 8. — Lac Albert, rive au Nord de Kasenyi (Kazungi). Faciès à *Vossia cuspidata* sur sol marécageux. 13.III.1954.

- Relevé 9. — Lac Albert, embouchure de la Semliki, Ngeze kidoko. Faciès à *Vossia cuspidata*. 16.III.1954.
- Relevé 10. — Lac Albert, embouchure de la Semliki, Ngeze ya matete. Stade de maturité du faciès à *Phragmites mauritianus*, installé sur la terre ferme (période de basses eaux) et envahi par des plantes nitrophiles et par des espèces de savane. 16.III.1954.
- Relevé 11. — Lac Albert, embouchure de la « Petite Semliki » près de la frontière ugandaise. Même type de stade de maturité. 15.III.1954.
- Relevé 12. — Idem.
- Relevé 13. — Lac Kivu, baie au Sud du port de Kalehe, bien abritée. Roselières très denses et couvrant une surface considérable. Couche de vase, sol trempé ou sous quelques centimètres d'eau. Au fur et à mesure qu'on se rapproche du lac la quantité de *Pennisetum purpureum* diminue et les autres espèces disparaissent graduellement. Une fois que la profondeur atteint 10 cm ou plus, il ne reste plus que des *Phragmites*. 22.II.1953.
- Relevé 14. — Lac Kivu, route Goma-Bukavu, Km 172; entre Kirotshe et Bobandana, bords de la baie Shasha, très abritée. Roselière vigoureuse sur épaisse couche de vase très humide. 10.III.1953.
- Relevé 15. — Lac Kivu, baie de Kabuno, endroit calme près de l'embouchure de la petite rivière Ilanga. Roselière très dense formant une bande parallèle à la rive d'une largeur moyenne d'environ 20 m. 20.III.1953.
- Relevé 16. — Lac Édouard, baie de Vitshumbi, petite anse tranquille. Frange ripicole à dominance de *Phragmites mauritianus*. *Vossia cuspidata* est plus abondant vers l'extérieur (côté lac) de la frange. 6.I.1953.
- Relevé 17. — Lac Édouard, Bigoma (pointe de l'extrémité Est de la baie de Vitshumbi). Pointe battue par les vagues; épaisse couche de vase. Massifs très vigoureux de roseaux en mosaïque avec d'autres héliophytes. 30.XII.1953.
- Relevé 18. — Lac Kivu, baie fermée de Sake, embouchure de la rivière Mtayo. Petit delta réunissant sur une surface restreinte un grand nombre de groupements aquatiques et semi-aquatiques, pour la plupart inexistant dans le lac même. Fragment de typhaie. 14.VII.1953.
- Relevé 19. — Lac Édouard, embouchure de la Rutshuru, troisième bras (bulindi ya tatu). Groupement mélangé à *Typha* et *Vossia* dans eaux peu profondes et non agitées. 21.XII.1953.
- Relevé 20. — Lac Albert, environs de la pêcherie Désirant au Sud de Kasenyi. Typhaie en frange ripicole sur épaisse couche de vase. Eaux peu ou pas agitées de 0 à 40 cm de profondeur. 12.V.1953.
- Relevé 21. — Lac Albert, rive Sud-Ouest, baie de Nyamavi. Typhaie en frange ripicole; quantité importante de *Cyperus papyrus*. 6.III.1954.
- Relevé 22. — Lac Albert, baie de la rive Sud derrière la pointe de Gwakasendu. Typhaie en frange ripicole sur sol très humide. Période de basses eaux. 12.III.1954.
- Relevé 23. — Lac Albert, extrémité Sud-Ouest, île Mokondji. Typhaie couvrant toute la petite île. Vase. 12.III.1954.
- Relevé 24. — Lac Albert, extrémité Sud-Ouest, baie de Sindani. Typhaie en frange ripicole assez étroite. Vase. 18.III.1954.

- Relevé 25. — Lac Albert, plaine de Ndaro, bords du lac aux environs de la pêcherie Chrisocheris. Typhaie sur fond sableux. 16.IV.1954.
- Relevé 26. — Lac Édouard, baie de Kabale, pointe Birwa. Importante couche de vase. Typhaie très étendue et d'une hauteur de 2 à 3 m, d'où émergent çà et là des touffes de *Phragmites* atteignant 5 m de hauteur. Cette végétation se trouve dans une anse bien abritée derrière la pointe; la profondeur d'eau y atteint 50 à 100 cm.
- Relevé 27. — Lac Albert, extrémité Sud-Ouest, pointe Gwakasendu. Stade de maturité du groupement à *Aeschynomene elaphroxylon*. Épaisse couche de vase. 12.III.1954.
- Relevé 28. — Lac Albert, extrémité Sud-Ouest, pointe Gwakasendu. Stade de maturité du groupement à *Aeschynomene elaphroxylon*, à trois strates : une strate arborescente formée par les Ambatsch, une strate herbacée composée de plantes amphibies, et des plantes grimpantes. Vase. 12.III.1954.
- Relevé 29. — Lac Albert, plaine de Ndaro, bords du lac aux environs de la pêcherie Chrisocheris. Stade de maturité du groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* (cf. relevé 28). 16.IV.1954.
- Relevé 30. — Lac Édouard, rive Ouest de la baie de Vitshumbi au lieu dit Kwasoko. Groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* bien développé dans des eaux d'une profondeur de 50 à 100 cm. Les débris végétaux et les déchets des hippopotames s'accumulent entre les troncs et forment des planchers flottants ou reposant sur le fond, et gorgés d'eau, sur lesquels se développent des espèces herbacées. 22.XII.1953.
- Relevé 31. — Lac Édouard, marais de l'embouchure de l'Ishasha. Groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* bien développé dans des eaux d'une profondeur de 0 à 50 cm. Abondance de matière organique d'origine végétale et animale. Véritable forêt inextricable d'une hauteur d'environ 7 m. 11.I.1954.
- Relevé 32. — Lac Albert, extrémité Sud-Ouest, Bokondji. Groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* de développement moyen (hauteur environ 5 m). 6.III.1954.
- Relevé 33. — Lac Albert, extrémité Sud-Ouest, baie de Sindani. Groupement très ouvert d'*Aeschynomene elaphroxylon* avec tapis herbeux remontant autour des troncs de « Kombokombo » et prolongé encore en hauteur par *Ipomoea aquatica* qui peut atteindre le sommet des *Aeschynomene*. Le tout est parcouru dans tous les sens par des espèces de canaux. 18.XI.1954.
- Relevé 34. — Lac Édouard, baie de Vitshumbi, anse tranquille de la rive Est. Groupement arbustif assez ouvert à *Aeschynomene elaphroxylon* et *Typha angustifolia*; épaisse couche de vase, profondeur 80 à 100 cm. Frange extérieure (côté lac) de *Vossia cuspidata*. 6.I.1953.
- Relevé 35. — Lac Édouard, marais de l'Ishasha. Groupement ouvert d'*Aeschynomene elaphroxylon*, dans lequel on peut circuler assez aisément en pirogue. Les quelques plantes herbacées ne peuvent se maintenir que contre les troncs d'ambatsch. Ces derniers sont petits et rabougris. 10.I.1954.
- Relevé 36. — Lac Albert, embouchure de la rivière Zangoba (à quelques kilomètres au Sud de Ndaro). Même formation que celle du relevé 35, ouverte et exposée aux vagues. 16.IV.1954.
- Relevé 37. — Lac Édouard, embouchure de la rivière Rwindi. Marais à *Papyrus* parcouru par de nombreux canaux d'une profondeur de 75 à 100 cm. 21.I.1953.

- Relevé 38. — Lac Édouard, Pilipili, rive Nord de la baie Mbirisi. Marais à *Papyrus* isolé du lac et à proximité d'un petit ruisseau. Nombreux couloirs d'hippopotames. Épaisse couche de boue très humide. Eau stagnante uniquement dans les pistes des grands animaux. 9.II.1953.
- Relevé 39. — Lac Édouard, fond de la baie de Kamande à proximité de l'embouchure de la rivière Lula. Marais à *Papyrus*; groupement très dense. 1.V.1954.
- Relevé 40. — Idem, un peu plus près de la Lula.
- Relevé 41. — Lac Albert, embouchure de la Semliki, Ngezi ya tano. Marais à *Papyrus*. 11.III.1954.
- Relevé 42. — Lac Albert, côté Ouest de l'embouchure de la Semliki, au lieu dit Isonga. Immense marais à *Papyrus*, avec bordure extérieure à *Vossia cuspidata*. Succession des groupements : *Nymphaea lotus*, *Vossia cuspidata*, *Cyperus papyrus*, *Aeschynomene elaphroxylon*. 18.III.1954.
- Relevé 43. — Lac Albert, petit marais isolé du lac, au Sud de la forêt de Kawa. Marais à *Papyrus* dans lequel se perdent les eaux d'un petit ruisseau. 23.III.1954.
- Relevé 44. — Lac Albert, plaine de Ndarro, environs de la pêcherie Chrisocheris. Marais à *Papyrus* dans des eaux plus ou moins stagnantes. 16.IV.1954.
- Relevé 45. — Région des lacs Mokoto, rivière Katanda (déversoir du lac Ndalaga dans le lac Lukulu). Marais à *Papyrus* assez clair, nombreuses herbes de « sous-bois », principalement des plantes grimpantes. 21.VII.1953.
- Relevé 46. — Région des lacs Mokoto, vallée profonde de la rivière Rushebere. Fond de vallée occupé par de vastes marais à *Cyperus papyrus* dans lesquels l'eau de la rivière filtre lentement. 21.VII.1953.
- Relevé 47. — Lac Lukulu (un des lacs Mokoto), marécages des bords du lac, profondeur d'eau 30 à 100 cm, marais à *Papyrus*. 22.VII.1953.
- Relevé 48. — Lac Lukulu (un des lacs Mokoto), marécages des bords du lac, profondeur 30 à 60 cm, marais à *Papyrus* un peu plus ouvert que le précédent. 22.VII.1953.
- Relevé 49. — Lac Ndalaga (un des lacs Mokoto), marécages des bords du lac, marais à *Papyrus* atteignant 4 m de hauteur. 22.VII.1953.

b) COMPARAISON DE CES SIX TYPES DANS LES DIVERS LACS.

1. Type à *Vossia cuspidata*.

Lac Kivu : *Vossia* n'y a jamais été signalé.

Lac Édouard : *Vossia* y joue un rôle important dans la végétation semi-aquatique. Toutes les rives du Sud-Ouest, du Sud et du Sud-Est montrent l'existence de groupements étendus de cette graminée sociale. Comme nous l'avons déjà indiqué, il s'agit le plus souvent de groupements sur sol trempé ou baigné par quelques cm d'eau. Plus rarement, *Vossia* forme un cordon protecteur devant la phragmitaie, dans des eaux d'une profondeur de 50 cm à 1 m.

Lac Albert : La formation est fort semblable à celle du lac Édouard, mais elle couvre des surfaces moins importantes et fait plutôt partie d'une mosaïque

de grands héliophytes. Il est souvent clair que *Vossia* recherche le côté lac de la phragmitaie.

2. Type à *Phragmites mauritianus*.

Lac Kivu : Dans ce lac, c'est le seul type de végétation semi-aquatique couvrant des surfaces de quelque importance. Dans la plupart des baies plus ou moins calmes on trouve des individus d'association du *Phragmitetum afro-lucustre*, souvent composés de *Phragmites* seul (formations continuellement inondées), parfois de *Phragmites* et d'autres plantes, surtout grimpantes (formations temporairement inondées ou sur sol très humide).

Lac Édouard : Les beaux faciès à *Phragmites mauritianus* sont assez rares; nous en avons trouvé à Kabale et à Bigoma près de Vitshumbi. Les roseaux s'y développent puissamment, atteignant des hauteurs de 5 à 6, parfois 7 m et présentant un aspect bambusoïde très caractéristique. La formation ne laissant pénétrer que très peu de lumière est pauvre en espèces sauf bien entendu, dans sa frange extérieure où nous pouvons relever de nombreuses plantes grimpantes.

Nous savons que *Phragmites mauritianus* possède une adaptabilité étonnante aux conditions écologiques les plus diverses. Aussi voyons-nous qu'il joue un rôle souvent important dans les autres faciès de la phragmitaie, et même dans des groupements beaucoup plus secs tels le groupement à *Panicum repens*, où il peut encore atteindre des coefficients de 2.2. Cependant dans ces situations extrêmes *Phragmites* ne fleurit plus et reste assez petit.

Lac Albert : Le hasard de l'exploration a voulu que tous les beaux relevés du faciès à *Phragmites* au lac Albert aient été effectués au début de l'année 1954, c'est-à-dire à un moment de basses eaux après une période d'inondation dont le

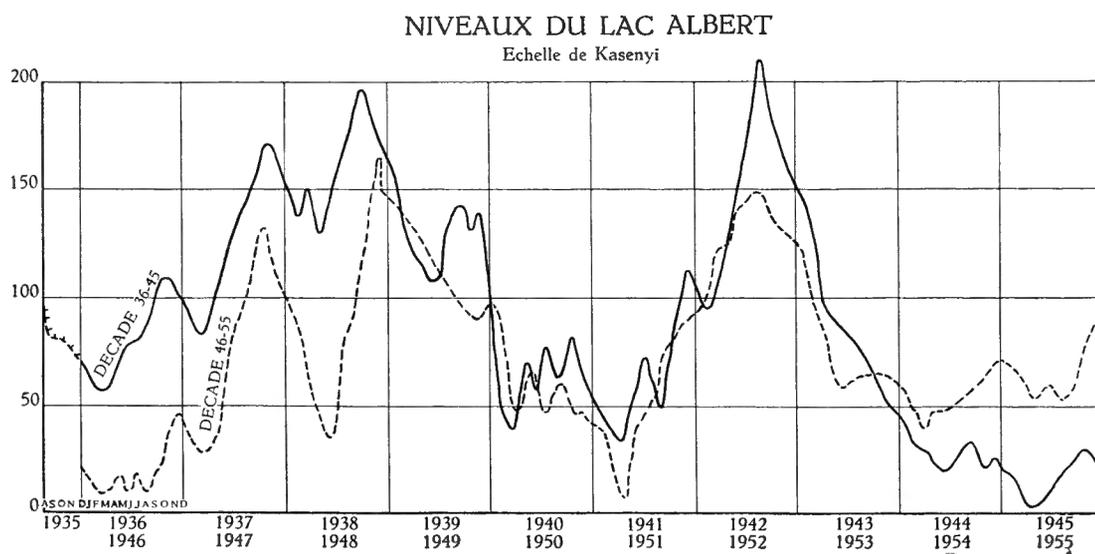


FIG. 16. — Les variations de niveau du lac Albert (d'après DEPASSE, 1956).

maximum se situe dans la seconde moitié de l'année 1952. En moins de deux ans les eaux avaient baissé de près de 2 m (fig. 16). Ceci explique pourquoi les groupements semblaient à ce moment être installés sur la terre ferme (mais sur sol très humide ou à nappe phréatique proche de la surface) et étaient envahis par des espèces d'autres associations : plantes nitrophiles et pélophiles et même espèces des savanes ! Les roseaux étaient cependant très vigoureux et fleurissaient abondamment; la plupart des autres espèces présentes étaient également en fleurs.

A part cette remarque nous pouvons dire que le type à *Phragmites mauritianus* du lac Albert ressemble fortement à celui du lac Édouard. On y constate la même pénétration (mosaïque) dans les autres types de la phragmitaie (type à *Vossia*, à *Typha*, stades initiaux du groupement à *Aeschynomene*) et la même amplitude écologique très large de *Phragmites* à l'égard du plan d'eau.

3. Type à *Typha angustifolia*.

Lac Kivu : Ce faciès de la phragmitaie n'existe pas au bord du lac proprement dit. Cependant *Typha angustifolia* joue un rôle important dans les groupements semi-aquatiques de l'embouchure de la Mtayo (baie fermée de Sake).

Lac Édouard : Ici les surfaces couvertes par le groupement à *Typha* sont beaucoup plus considérables. Très souvent il s'agit d'un mélange assez intime *Typha-Vossia*, mais parfois *Typha* domine à lui seul. Cette espèce envahit également les clairières entre les *Aeschynomene*.

Lac Albert : Nous avons pu observer d'immenses typhaies dans la partie Sud du lac : les rives basses du delta de la Semliki, des baies peu profondes et vaseuses du Sud-Ouest et de certaines îles marécageuses sont complètement couvertes de champs de *Typha*.

4. Type à *Cyperus cf. dives*.

Lac Kivu : Nous n'avons pas rencontré ce faciès sur les rives du lac.

Lac Édouard : *Cyperus cf. dives* y existe un peu partout, souvent un peu en arrière des autres grands héliophytes. Son caractère est cependant moins prononcé que celui des autres dominants du *Papyrion* et nous le trouvons très souvent à l'état de quelques individus plus ou moins isolés.

Il arrive pourtant que *Cyperus cf. dives* couvre des surfaces relativement importantes sans se mélanger à d'autres héliophytes. C'est le cas notamment sur la rive Ouest de la baie de Kabale et dans certaines parties des marais de l'Ishasha.

Lac Albert : Quoique *Cyperus cf. dives* apparaisse régulièrement dans les différents types de la phragmitaie, il ne semble pas former de faciès monospécifiques comme c'est le cas au lac Édouard.

5. Groupement à *Aeschynomene elaphroxylon*.

Lac Kivu : Le groupement n'y existe pas. La présence de quelques *Sesbania Sesban* indiquerait pourtant que l'absence de végétation arbustive ripicole est surtout due à la configuration des rives.

Lac Édouard : Dans les parties Sud-Ouest, Sud et Sud-Est du lac, *Aeschynomene elaphroxylon* joue un rôle assez important. A l'embouchure de l'Ishasha, dans les baies de Vitshumbi, Mwigga, Kamande, etc. on trouve des formations bien développées, forêts marécageuses inextricables atteignant des hauteurs de 5, 6 et même 7 m. Cependant, nous n'avons jamais rencontré la forme arborescente d'*Aeschynomene* au lac Édouard. Même s'il atteint 7 m de haut, le port reste arbustif (exploitation par les pêcheurs); le tronc se divise rapidement, le plus souvent dès la base, et s'épanouit en un large dôme souvent recouvert de petites lianes (principalement *Ipomoea riparia*).

Lac Albert : Le groupement y couvre des surfaces importantes le long de toutes les rives du Sud-Ouest et du Sud du lac, ainsi que dans les marécages de la plaine de Ndaró. Il est probable que l'Ambatsch soit également abondant sur les rives anglaises.

C'est uniquement au lac Albert que nous avons trouvé les stades de maturité remarquables par le port arborescent d'*Aeschynomene elaphroxylon*. Au fouillis inextricable des groupements du lac Édouard fait place une forêt composée d'arbres de ± 8 m de hauteur, dans laquelle la lumière pénètre abondamment et qui ne connaît pratiquement pas de sous-étage, car tous les *Aeschynomene* semblent avoir le même âge. Ceci indiquerait une fois de plus combien le groupement dépend des variations périodiques du plan d'eau. Le sol spongieux est recouvert d'un tapis continu de plantes amphibies, parfois parcouru de « canaux ».

La plupart des formations du lac Albert présentaient cet aspect au moment où nous y avons effectué le plus grand nombre de nos relevés, c'est-à-dire pendant le premier trimestre de 1954, période, comme nous l'avons déjà vu, de très basses eaux.

6. L'association à *Cyperus papyrus* et *Dryopteris gongyloides*.

Lac Kivu : Nous n'avons que très rarement trouvé *Cyperus papyrus* sur les bords du lac même; il apparaît parfois aux embouchures des petites rivières (Kakombo, à ± 18 km au Nord de Bukavu). Un petit peuplement existe dans le delta de la Mtayo, dans la baie fermée de Sake.

Lac Édouard : Nous avons vu que *Cyperus papyrus* y forme quelques groupements aux embouchures des rivières (Rwindi, Lula). Il ne semble pas y rencontrer de conditions vraiment optimales.

Lac Albert : Il existe sur les rives congolaises quelques marais à *Papyrus* importants, notamment dans la région du delta de la Semliki (Isonga) et sur les rives de la plaine de Ndaró. *Cyperus papyrus* s'y développe déjà beaucoup mieux qu'au lac Édouard (est-ce à cause du pH un peu moins élevé ?) et forme parfois des peuplements étendus où il constitue la seule espèce dominante; souvent aussi il s'intègre dans la mosaïque des grands héliophytes de la phragmitaie.

c) LES SPECTRES BIOLOGIQUES.

Les quatre groupes de deux spectres (voir graphiques) se rapportent aux groupements et faciès suivants :

1. Deux spectres globaux pour toute l'alliance du *Papyrion*, se décomposent comme suit :

Spectre brut :

Phanérophytes	27	17,7 %
Hémicryptophytes	7	4,6 %
Chaméphytes	39	25,5 %
Géophytes	49	32,0 %
Thérophytes	23	15,0 %
Hydrophytes	8	5,3 %
Total	153	100,1 %

Spectre corrigé :

Phanérophytes	529,5	13,6 %
Hémicryptophytes	33	0,8 %
Chaméphytes	214	5,5 %
Géophytes	3.049	78,2 %
Thérophytes	42	1,1 %
Hydrophytes	30	0,8 %
Total	3.897,5	100,0 %

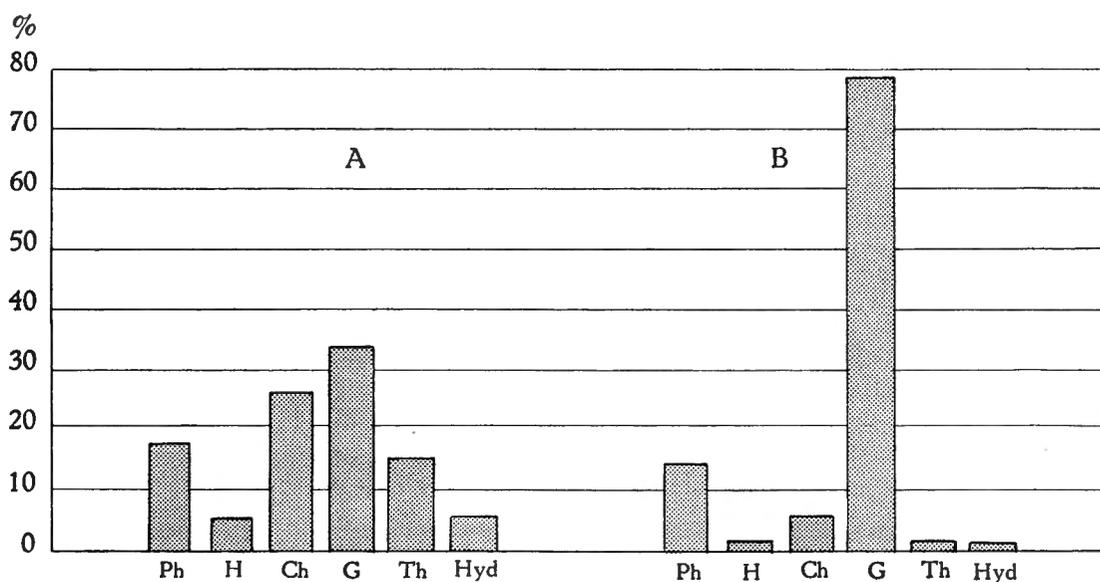


FIG. 17. — Spectres biologiques globaux du *Papyrion*.
A. Spectre brut. B. Spectre corrigé.

2. Deux spectres se rapportent aux 4 faciès (*Vossia*, *Phragmites*, *Typha* et *Cyperus cf. dives*) du *Phragmitetum* :

Spectre brut :

Phanérophytes	10	13,9 %
Hémicryptophytes	4	5,0 %
Chaméphytes	18	25,0 %
Géophytes	26	36,1 %
Thérophytes	10	13,9 %
Hydrophytes	4	5,6 %
Total ...						72	100,1 %

Spectre corrigé :

Phanérophytes	109	4,9 %
Hémicryptophytes	30	1,4 %
Chaméphytes	114	5,1 %
Géophytes	1.942,5	87,5 %
Thérophytes	12	0,5 %
Hydrophytes	14	0,6 %
Total ...						2.221,5	100,0 %

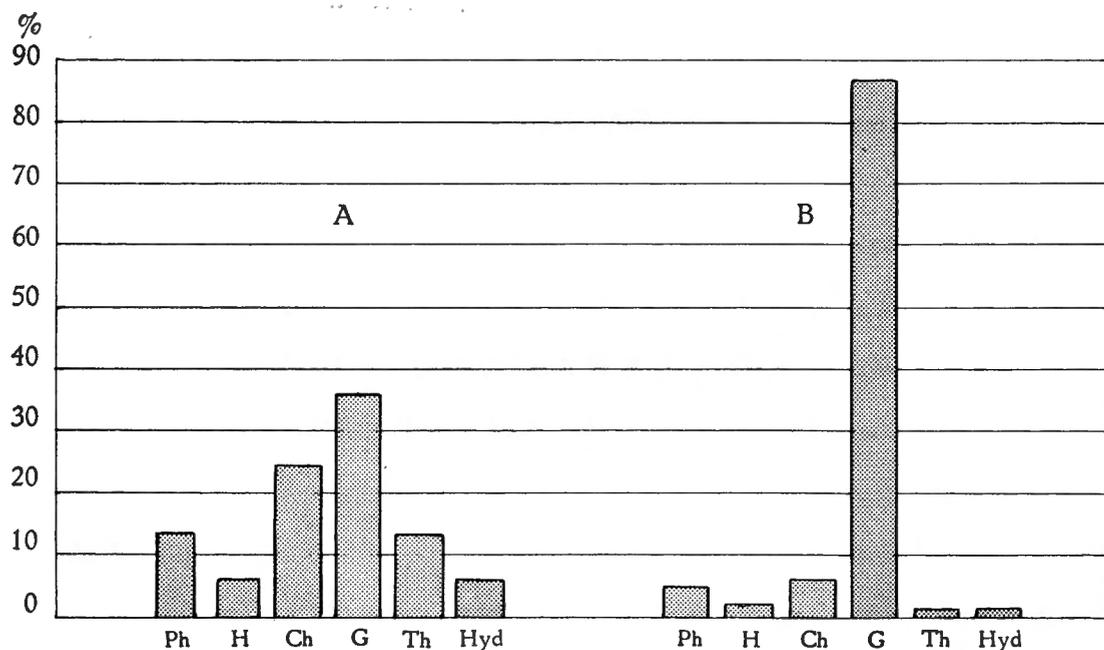


FIG. 18. — Spectres biologiques du *Phragmitetum*.
A. Spectre brut. B. Spectre corrigé.

3. Deux spectres du groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* :

Spectre brut :

Phanérophytes	6	21,4 %
Hémicryptophytes	—	—
Chaméphytes	7	25,0 %
Géophytes	12	42,8 %
Thérophytes	2	7,1 %
Hydrophytes	1	3,6 %
Total	28	99,9 %

Spectre corrigé :

Phanérophytes	371,5	73,6 %
Hémicryptophytes	—	—
Chaméphytes	25	5,0 %
Géophytes	98	19,4 %
Thérophytes	3	0,6 %
Hydrophytes	8	1,6 %
Total	505,5	100,2 %

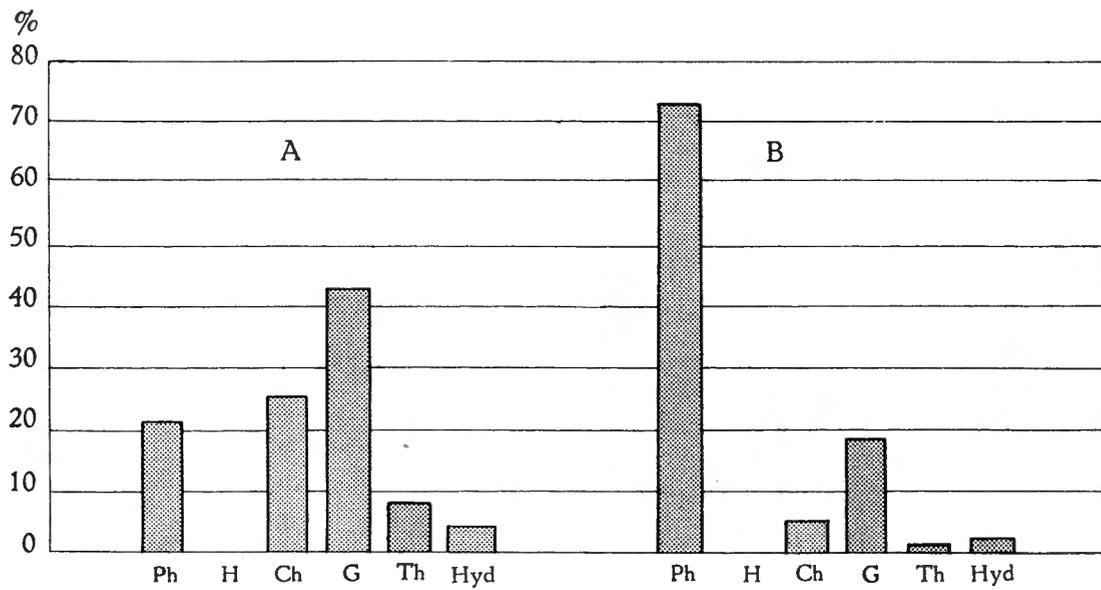


FIG. 19. — Spectres biologiques du type à *Aeschynomene*.
A. Spectre brut. B. Spectre corrigé.

4. Deux spectres de l'association à *Cyperus papyrus* et *Dryopteris gongyloides* :

Spectre brut :

Phanérophytes	11	20,8 %
Hémicryptophytes	3	5,7 %
Chaméphytes	14	26,4 %
Géophytes	11	20,8 %
Thérophytes	11	20,8 %
Hydrophytes	3	5,7 %
Total	53	100,2 %

Spectre corrigé :

Phanérophytes	49	4,2 %
Hémicryptophytes	3	0,3 %
Chaméphytes	75	6,4 %
Géophytes	1.008,5	86,2 %
Thérophytes	8	2,4 %
Hydrophytes	8	0,7 %
Total	1.170,5	100,2 %

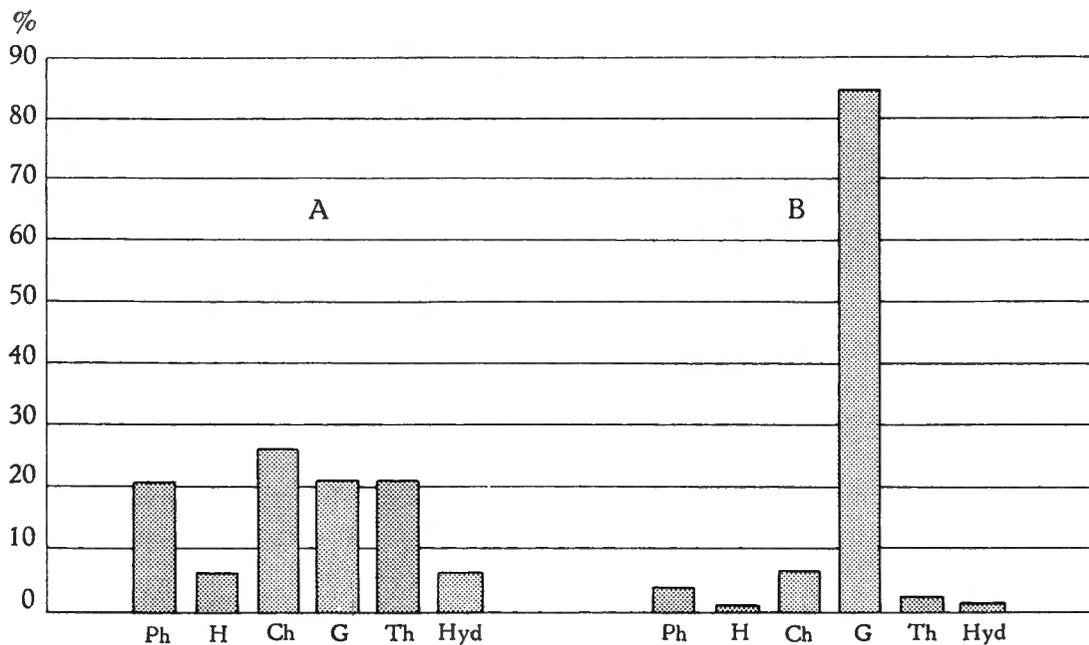


FIG. 20. — Spectres biologiques du type à *Cyperus papyrus*.
A. Spectre brut. B. Spectre corrigé.

Les spectres bruts nous montrent déjà le rôle prépondérant joué par les géophytes dans toutes les associations, groupements et faciès du *Papyrion*. J. LEBRUN (1947) mentionne à titre de comparaison que le spectre biologique brut du *Scirpeto-Phragmitetum*, phragmitaie de l'Europe occidentale, comprend, dans le district hesbayen de Belgique, 60 % de géophytes et 40 % d'hémicryptophytes. Signalons la rareté des hémicryptophytes, pouvant aller jusqu'à l'absence totale (groupement à *Aeschynomene*) dans les associations africaines. Par contre les phanérophytes y jouent un certain rôle, principalement par le fait que nos relevés se rapportent rarement à la phragmitaie continuellement inondée — c'est-à-dire au *Phragmitetum afro-lacustre* sensu stricto — mais à des individus d'association soumis à des conditions d'inondations plus irrégulières. A titre d'exemple nous avons indiqué, dans la colonne « Divers » du tableau VIII, les espèces pionnières des groupements forestiers. L'abondance d'*Aeschynomene elaphroxylon* constitue un autre facteur expliquant la présence des phanérophytes au sein du *Papyrion*; nous avons exposé plus haut les raisons qui nous incitent à croire que l'optimum de cette espèce ligneuse se situe dans une autre alliance.

Dans les spectres corrigés le rôle des géophytes devient presque exclusif, sauf, évidemment, dans le groupement à *Aeschynomene*.

La présence d'un certain nombre de thérophytes, visible surtout dans les spectres bruts, peut être expliquée en grande partie par le fait qu'un certain nombre de relevés ont été effectués au moment de l'étiage. Il s'agit d'ailleurs presque exclusivement d'espèces nitrophiles ou pélophiles.

d) RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.

GERMAIN décrit dans la plaine de la Ruzizi (1952) :

1. Une association à *Phragmites mauritianus* (*Phragmitetum afro-lacustre* LEBRUN, 1947). De même que dans nos relevés l'association sensu stricto, c'est-à-dire continuellement inondée, présente une composition floristique des plus réduite, tandis que les aspects soumis à des conditions d'inondation plus variables sont plus riches et permettent l'immixtion d'espèces compagnes, nitrophiles et pélophiles.

2. Une association à *Cyperus papyrus* et *Dryopteris gongylodes* qui correspond assez bien à nos relevés des grands lacs. GERMAIN émet également l'opinion qu'il pourrait y avoir une intolérance de *Cyperus papyrus* à l'égard des eaux salines.

3. Un groupement à *Vossia cuspidata*. *Vossia* y a le même comportement que dans notre dition : il devient hémicryptophyte et forme un groupement faisant partie de l'alliance du *Papyrion* (voir ci-dessus).

MULLENDERS (1954) signale dans la région de Kaniama deux « sociations » faisant partie de l'alliance du *Papyrion* :

1. La sociation à *Cyperus papyrus* : Elle ne contient que deux espèces : *Cyperus papyrus* et *Dryopteris gongylodes*.

2. La sociation à *Pennisetum purpureum* et *Scleria racemosa* : nous parlons plus loin de cette formation.

LÉONARD (1950) classe ces groupements dans l'alliance du *Papyrion* et ajoute :

« Les groupements à *Cyperus papyrus* subsp. *zairensis* et à *Pennisetum purpureum*, formant des plages peu étendues aux bords des eaux dans la Cuvette Centrale, ainsi que les groupements à *Typha angustifolia* subsp. *australis* et les marécages à *Cyperus papyrus* subsp. div. des régions orientales appartiennent également à cette alliance. »

Nous avons déjà vu que le groupement à *Vossia cuspidata* a un tout autre comportement dans la Cuvette Centrale que dans notre dition et est classé par LÉONARD dans l'alliance de l'*Echinochloion tropicale* LÉONARD, 1950.

TATON et RISOPOULOS (1955) décrivent, dans la région de Nioka, des marais à *Papyrus* qu'ils rattachent à l'association à *Cyperus papyrus* et *Dryopteris gongyloides* de GERMAIN (1952). Nos relevés, spécialement ceux des lacs Mokoto, font sans aucun doute partie de la même association.

Au lac Upemba, VAN MEEL (1953) ne signale ni *Vossia cuspidata* ni *Phragmites mauritianus*. Le *Phragmitetum* y est surtout composé d'immenses typhaies avec çà et là quelques touffes de *Cyperus papyrus*. Quelques marais à *Papyrus* existent sur les rives Nord et Ouest du lac. Le groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* joue un rôle très important et présente les mêmes anomalies qu'aux lacs Édouard et Albert. Comme exemple de succession « normale » il faut signaler la photo 1 de la Planche III.

Les données phytosociologiques concernant la végétation des rives du lac Tanganika sont encore trop peu complètes pour qu'on puisse risquer une énumération des associations et faciès semi-aquatiques. Les publications de VAN MEEL (1954) et J. J. SYMOENS (1956) indiquent l'existence d'une végétation probablement assez semblable à celle du lac Albert, du moins en ce qui concerne les structures, les successions et les espèces dominantes.

En résumé nous connaissons donc actuellement au Congo et au Ruanda-Urundi les associations et faciès suivants faisant partie du *Papyrion* :

I. — La phragmitaie :

1. Faciès à *Phragmites mauritianus* : Lacs Kivu, Édouard, Albert; Tanganika; Cuvette Centrale; Ruanda-Urundi. Pas au lac Upemba ?

2. Faciès à *Vossia cuspidata* : Lacs Albert, Édouard, Tanganika. Dans la Cuvette Centrale *Vossia* joue un rôle dans l'*Echinochloion tropicale*. Pas au lac Upemba ?

3. Faciès à *Typha angustifolia* : Important aux lacs Albert, Édouard, Tanganika, Upemba.

4. Faciès à *Cyperus* cf. *dives* : Surtout au lac Édouard, un peu au lac Albert. (Tanganika ?)

II. — La ou les associations à *Cyperus papyrus* : Un peu partout.

III. — Un groupement à *Pennisetum purpureum* : Encore assez mal défini (cfr. LÉONARD, 1950; MULLENDERS, 1954), discuté ci-après, et qui semble former une transition vers d'autres alliances.

IV. — Le groupement à *Aeschynomene elaphroxylon* qu'il faudra probablement rapprocher d'une autre alliance, l'*Alchorneion*, connu de la Cuvette Centrale Congolaise.

Passons maintenant à l'Afrique en dehors du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. Énumérer ce qui a été décrit dans ce domaine serait de peu d'utilité étant donné que la plupart des auteurs se sont trouvés devant les mêmes difficultés que les nôtres : les différences écologiques peu tranchées entre les groupements, la grande amplitude d'adaptation à l'égard du substrat, ainsi que les anomalies dans les successions qui en résultent.

Nous nous bornerons donc aux quelques remarques générales suivantes :

1. *Vossia cuspidata* : La plupart des auteurs le signalent en passant (PETER, 1928). Seul ENGLER (1895) dit son importance dans certaines régions : « *Vossia cuspidata* se développe du lac Victoria jusqu'en Abyssinie et au Nyassaland, parfois en telles quantités sur les bords des fleuves qu'il forme des barrières végétales qui peuvent arrêter la navigation fluviale. » TROCHAIN (1940) décrit un groupement à *Echinochloa stagnina* et *Vossia cuspidata*.

Certains auteurs ont peut-être confondu *Vossia* et *Echinochloa*, d'autres mélangent *Vossia* et *Phragmites*.

2. *Phragmites mauritianus* : Ce roseau est répandu un peu partout, mais on signale des formations particulièrement étendues au Territoire du Tanganyika (PETER, 1928; ENGLER, 1895). FRIES (1921) mentionne au lac Bangweolo des roselières constituées par un *Phragmites* déterminé comme *P. pungens*.

3. *Typha angustifolia* : Couvre des surfaces importantes au Territoire du Tanganyika (PETER, 1928; PHILLIPS, 1930), dans les marais du Haut-Nil (BROUN, 1904) et au Sénégal (TROCHAIN, 1940).

4. Aucune trace du faciès à *Cyperus* cf. *dives*, mais les changements fréquents de la nomenclature des Cypéracées et l'incertitude de notre détermination rendent les recherches bibliographiques très difficiles.

5. Aucun des ouvrages que nous ayons pu consulter ne parle du groupement à *Aeschynomene elaphroxylon*, qui est pourtant très répandu au Congo Belge.

BROUN (1904), ENGLER (1895) et FRIES (1921) notent la présence de l'Ambatsch dans les marais à papyrus mais ne semblent pas l'avoir observé comme espèce dominante d'une végétation arbustive ripicole. En outre, il apparaît que le lac Bangweolo est souvent bordé d'un cordon arbustif où domine *Smithia riparia*, arbuste d'ailleurs fort semblable à l'Ambatsch, alors que ce dernier ne se développe qu'à l'état de phanérophite isolé parmi les papyrus.

6. Pour terminer il semble bien qu'une des formations les plus répandues soit le marais à papyrus. Au point de vue physiologique ces marécages, parfois extrêmement vastes, présentent une remarquable homogénéité, mais il sera probablement nécessaire d'y distinguer plusieurs associations. *Cyperus papyrus* couvre de grandes étendues en Uganda, au Kenya, au Territoire du Tanganyika, dans les marais du Haut-Nil. Il est présent dans toute l'Afrique tropicale et même dans la Région méditerranéenne. D'après V. TACKHOLM (1950) il y aurait eu, à une époque relativement récente, beaucoup de Papyrus en Basse-Égypte et sa quasi-disparition serait due à l'action humaine surtout, éventuellement à certains changements physiques ou chimiques.

Nous n'avons pas trouvé de publications récentes décrivant la végétation semi-aquatique de l'Asie vu sous l'angle phytosociologique. Tout fait croire cependant que les alliances africaines existent dans les pays de l'Asie tropicale. Il se pourrait même que certaines associations africaines et asiatiques soient très proches les unes des autres.

La végétation semi-aquatique de l'Amérique du Sud semble très complexe et varie évidemment suivant la latitude et l'altitude. CABRERA (1953) nous montre cependant qu'aux environs de Buenos-Aires la structure et les successions de la végétation aquatique et semi-aquatique sont les mêmes qu'en Afrique et que nous pourrions souvent parler du même ordre, sinon de la même alliance.

e) LES ÎLES DE VÉGÉTATION FLOTTANTE.

Nous ne les avons observées qu'au lac Albert, principalement devant Kasenyi. Dans cette région il arrive assez fréquemment que, pendant une tornade, de grandes masses de végétation flottante soient détachées des rives du delta de la Semliki et des baies limitrophes. Ces îlots, qui peuvent atteindre plusieurs ha de surface, se mettent à dériver au gré des vents et des courants et peuvent soit atteindre et descendre le Nil, soit se fixer ailleurs sur les rives du lac. Les plantes qui les constituent accomplissent souvent normalement leur cycle évolutif et peuvent coloniser des rives dont elles étaient absentes auparavant. Ce phénomène permet certainement d'expliquer une partie des anomalies de succession que nous avons exposées tout au long de ce chapitre, mais malheureusement nous n'avons pas eu l'occasion d'observer en détail les effets de ces « migrations », car cette étude demanderait un séjour prolongé dans une région déterminée.

Les photos 1, 2 et 3 de la Planche VII ont été prises devant Kasenyi après une violente tempête. On voit que la quantité de végétation ainsi mise en mouvement en quelques heures est considérable.

Dans les grandes lignes la composition des îles flottantes est la suivante :

1. La grande masse est formée par *Typha angustifolia* et *Vossia cuspidata*, auxquels s'ajoutent parfois, en petites touffes isolées, les trois autres dominants du Papyrus : *Phragmites mauritianus*, *Cyperus papyrus* et — très rarement —

Aeschynomene elaphroxylon. Généralement *Vossia cuspidata* forme une frange autour d'une grande partie de l'îlot dont *Typha angustifolia* occupe le centre.

2. Les représentants du *Jussieueto-Enhydretum* sont évidemment plus rares, puisque l'île est constamment rongée sur sa circonférence extérieure par l'agitation beaucoup plus forte des eaux du large. Malgré cela, *Pycnus Mundtii* parvient assez souvent à se maintenir grâce à l'enchevêtrement de ses rhizomes.

3. Du *Lemneto-Pistietum* on ne retrouve guère que *Pistia stratiotes*, retenu entre les rhizomes et la base des chaumes des grands hélophytes. Beaucoup de « salades du Nil » se détachent d'ailleurs au cours du déplacement de l'îlot, mais les photos montrent que, malgré la distance déjà parcourue depuis le delta de la Semliki (une vingtaine de km), la présence de *Pistia* est encore très nettement visible sur tout le pourtour des îlots.

Certaines îles flottantes particulièrement étendues peuvent évidemment transporter des individus d'association très complets aussi bien dans leur centre que sur leurs bords extérieurs. C'est ainsi que nous avons pu noter, dans une île de ± 1 ha de surface, des espèces telles que *Cyperus laevigatus*, *Ipomoea aquatica*, *Jussieua* sp., et même *Ceratophyllum demersum*, *Najas marina* subsp. *armata* et *Vallisneria aethiopica*.

f) SUCCESSIONS ET RELATIONS SYNGÉNÉTIQUES.

La végétation du lac Kivu présente un tout autre caractère que celle des deux autres lacs. Le schéma (fig. 21) donne un exemple théorique d'une succession aussi complète que possible. Nous y voyons que les plantes supérieures dépassent rarement la profondeur de 5 m et que les fonds de -5 à -2 m ne sont colonisés que par une seule espèce, *Potamogeton pectinatus*. A partir d'une profondeur d'environ 2 m apparaissent alors d'autres espèces, d'abord les *Nymphaea* et *Najas marina* subsp. *armata*, auxquels viennent s'ajouter assez rapidement (vers -1,50 m) *Scirpus subulatus* ou la forme aquatique stérile de *Paspalidium geminatum*. Vers -1 m nous assistons à la disparition de la plupart des espèces citées ci-dessus (à l'exception, souvent, de *Najas marina*, qui semble très bien s'accommoder d'eaux peu profondes); c'est alors que *Phragmites mauritianus* fait son apparition, d'abord à l'état stérile; ensuite il passe par un stade optimal pour disparaître graduellement vers le niveau 0, où *Pennisetum purpureum* prend la première place. Ce dernier et le faciès à *Phragmites mauritianus* sont parfois séparés l'un de l'autre par une étroite plage sableuse plus ou moins couverte de *Vigna luteola*, *Ipomoea cairica* (voir photo 4 de la planche VII); mais souvent aussi les deux groupements passent progressivement de l'un à l'autre, et il n'y a pas d'interruption dans la strate des grands hélophytes. Cependant, certaines espèces semblent trouver leur optimum à la limite des deux formations. C'est très net pour *Scleria racemosa*, qui au lac Kivu se trouve toujours là où sa base est régulièrement mouillée par les vagues, c'est-à-dire parmi les derniers roseaux et

les premières « herbes à éléphant »; pour cette raison il ne figure pas dans nos relevés puisque ceux-ci ont toujours été effectués autant que possible dans la partie optimale des groupements.

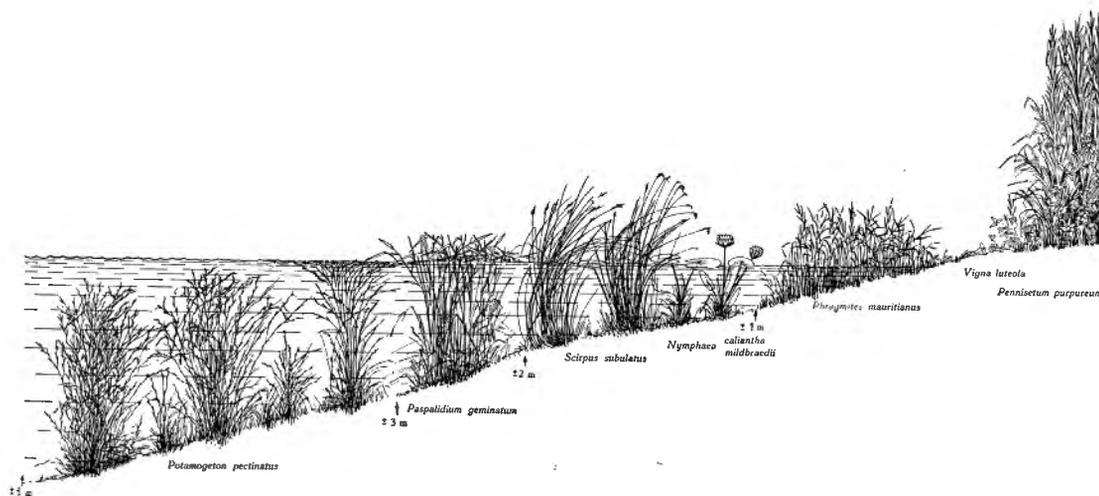


FIG. 21. — Coupe théorique à travers la végétation des rives du lac Kivu.

La même chose se passe pour *Melanthera scandens*, mais cette espèce possède une amplitude écologique beaucoup plus grande que la précédente, et tout en paraissant trouver son optimum dans la moitié la moins inondée de la phragmitaie, elle est encore abondante dans tout le groupement à *Pennisetum purpureum* (voir § 2).

Autre exemple : *Vigna luteola*. Il apparaît un peu avant le niveau 0, mais est surtout abondant sur les plages sableuses et sur les bords des groupements à grandes graminées. (Il joue également un rôle important dans des groupements plus ou moins sclérophylles sur champ de lave, en savane à sol pierreux, etc.) Le comportement de *Ipomoea cairica* est à peu près identique.

Il est évident qu'en réalité les successions sont rarement aussi complètes que celle du schéma. On ne trouve notamment que très exceptionnellement un *Nymphaetum* et un *Phragmitetum* bien développés dans la même coupe, et cela se conçoit puisque leurs tolérances à l'égard de l'agitation de l'eau ne sont pas les mêmes.

La situation est assez différente aux lacs Édouard et Albert. Nous y trouvons évidemment la succession normale : végétation aquatique-végétation amphibie-végétation semi-aquatique; il s'agit de détailler cette dernière. Il serait fastidieux de reprendre ici une partie des remarques que nous avons faites lors de la discussion de chacun des faciès. On aura pu conclure que la succession normale est difficile à dépister, étant donné qu'il s'agit le plus souvent de simples faciès d'une même association, faciès dont l'existence semble surtout due au caractère social des espèces dominantes. Nous avons également signalé les pertur-

bations dues aux variations de niveau et aux migrations des îles flottantes. Mais il semble bien qu'il sera finalement possible de trouver certaines raisons écologiques permettant d'établir une succession, et d'après ce qui précède celle-ci sera peut-être du type suivant (du large vers la rive) :

- | | | |
|----|---|--|
| I | { | 1. <i>Vossia cuspidata</i> , |
| | { | 2. <i>Typha angustifolia</i> (toujours eaux calmes), |
| | { | 3. <i>Phragmites mauritianus</i> (eaux calmes et agitées), |
| II | { | 4. <i>Aeschynome elaphroxylon</i> , |

l'association à *Cyperus papyrus* étant classée à part vu ses exigences écologiques particulières; elle prendrait plus ou moins la place de *Typha angustifolia* ou *Phragmites mauritianus* dans d'autres types d'eaux.

Nous pouvons être bref en ce qui concerne les relations syngénétiques des groupements étudiés dans ce paragraphe.

En résumé nous distinguons dans notre dition :

A. — Alliance du *Papyrion* :

I. — *Phragmitetum afro-lacustre* :

1. Faciès à *Phragmites mauritianus*,
2. Faciès à *Typha angustifolia*,
3. Faciès à *Vossia cuspidata* (nous avons vu que ce dernier pourrait avoir des affinités avec l'*Echinochloion tropicale*),
4. Faciès à *Cyperus cf. dives*;

II. — Association à *Cyperus papyrus* et *Dryopteris gongylodes*.

B. — Un groupement non classé qui floristiquement se rattache plus ou moins au *Papyrion* mais qui par sa structure et sa place dans la série devra sans doute être reporté dans l'*Alchorneion*. Il s'agit du groupement à *Aeschynomene elaphroxylon*.

§ 2. LE GROUPEMENT À *PENNISSETUM PURPUREUM*.

(Tabl. IX.)

a) TRAITS GÉNÉRAUX ET SYNÉCOLOGIE.

Le cas de *Pennisetum purpureum* est loin d'être résolu, et seules des données précises et abondantes concernant l'écologie de cette graminée géante pourront nous faire comprendre son comportement. Il semblerait que ce genre de recherches devrait surtout porter sur les exigences édaphiques et plus spécialement sur les besoins en eau et en azote de l'herbe à éléphants. En effet, nous voyons que *Pennisetum* forme deux types de groupements appartenant à deux classes différentes. Le premier est un groupement secondaire des défrichements et des anciennes cultures, appartenant à l'alliance du *Panicion*. Signalons que dans ce cas *Pennisetum* rechercherait toujours les sols frais à bonne économie en eau.

TABLEAU N° IX. — Groupement à *Pennisetum purpureum*.

N° d'herbier	Distribution (1)	Forme biologique (2)	Numéro des relevés	1	2	3	4	5	6
				K	K	K	K	K	K
			Lac	200	100	100	100	100	100
			Surface des relevés (m²)	100	100	100	100	100	100
			Recouvrement (%)	3-4	3-4	3-4	3-4	4-5	4
			Hauteur de la végétation (m)						
Caractéristique locale du groupement :									
168, 359, 410, 586	G-SZ	H	<i>Pennisetum purpureum</i>	4.4	4.5	4.5	4.5	5.5	4.5
Caractéristique du <i>Papyrion</i> :									
393	Plurirégionale africaine	Gr	<i>Phragmites mauritianus</i>	1.1	1.1	1.1	1.1	+1	+1
Caractéristiques du <i>Magnocyperion</i> :									
199, 644, 708	Omni-SZ	Hsc	<i>Crassocephalum picridifolium</i>	+1
192, 713	SZ-Cap	Gr	<i>Mentha aquatica</i>	+2
105, 155, 204, 597, 598, etc.	Pan	Gr	<i>Leersia hexandra</i>	+2
Caractéristiques des <i>Papyretalia</i> :									
7, 218, 667	Pan	Chl	<i>Vigna luteola</i>	1.1	.	2.1	1.1	2.1	1.2
20, 189, 407	G-SZ	Pg	<i>Melanthera scandens</i>	1.1	2.2	.	+1	1.1	.
208, 631	G-SZ	Chl	<i>Hibiscus rostellatus</i>	+1	+1	.	.
36, 69, 226, 354, 392, etc.	Paléo	Gr	<i>Polygonum pulchrum</i>	+1
190, 412, 1238	Plurirégionale africaine	Gr	<i>Cyperus alternifolius</i> subsp. <i>flabelliformis</i>	+2
212, 655	Pan	Gr	<i>Cladium mariscus</i> subsp. <i>jamaicense</i>	×	.	.
221	SZ-G	G	<i>Cf. Echinochloa pyramidalis</i>	+1	.
Nitrophiles-rudérales :									
209	G-SZ	Pf	<i>Triumfetta cordifolia</i> var. <i>tomentosa</i>	+1	.	.	+1
4, 200, 600, 635, 953	SZ-Monts Cameroun	Pf	<i>Kosteletzkya adoensis</i>	+1
57, 205	G-SZ	T	<i>Crassocephalum vitellinum</i>	+2
224	Pan	T	<i>Leonotis nepetaefolia</i>	1.1	.
Compagnes :									
60, 167, 193, 289, 399, etc.	Pan	Chl	<i>Ipomoea cairica</i>	+2	+1	+1	+1	1.2
210	SZ (or-z)	Gt	<i>Aframomum sanguineum</i>	+1	1.1	.	.
196	Omni-SZ	Pg	<i>Clematis</i> cf. <i>simensis</i>	1.1
198, 231, 1147	G-SZ	Pme	<i>Ficus Vallis-Choudae</i>	+2
201	SZ (or)	Pn	<i>Vernonia lasiopus</i>	+2
202	SZ (or-z)	Pmi	<i>Cf. Myrica usambarensis</i>	ind.
123, 206	Pan	T	<i>Achyranthes aspera</i> var. <i>argentea</i>	+2
213, 545, 554, 665	SZ (or-z)	Pg	<i>Gynura ruwenzoriensis</i>	+1	.	.
214, 509, 550, 810, 1025, 1197, etc.	G-SZ	Chl	<i>Cissampelos mucronata</i>	+1	.	.
102, 216, 530, 1436	Paléo	Thv	<i>Melothria punctata</i>	+1	.	.
114, 220, 477	G-SZ	Gt	<i>Cissus adenocaulis</i>	+2	.
5, 70, 322, 370, 585	Pan	Chr	<i>Commelina diffusa</i>	+1
154, 223	Paléo	Pg	<i>Hewittia sublobata</i>	1.1	.
227	Paléo	Pg	<i>Ipomoea</i> cf. <i>Wightii</i>	+1
203	—	—	<i>Brachiaria</i> sp.	+2	+2
197	—	Pg ?	<i>Cissus</i> sp.	+1
228	—	Pg ?	<i>Cissus</i> sp.	+1
222	—	—	<i>Laggera</i> sp.	+1	.

(1) Voir abréviations p. 78.

(2) Voir abréviations pp. 78-79

Le deuxième est un groupement de la série primaire des lieux humides, déjà signalé ou décrit par PETER, LÉONARD, GERMAIN et MULLENDERS, que nous avons fréquemment pu observer sur les bords du lac Kivu, toujours dans les mêmes circonstances : en groupement succédant au faciès à *Phragmites mauritianus* et installé sur sables humides ou sur fond sableux inondé (maximum quelques cm d'eau).

Sur les bords du lac, les *Pennisetum* peuvent atteindre une hauteur de 4-5 m et former des peuplements très denses souvent à recouvrement de 100 %, mais en général de surface assez restreinte. Le groupement se compose d'une strate supérieure formée par les grandes herbes *Pennisetum purpureum* et *Phragmites mauritianus*, d'un certain nombre de plantes grimpantes comme *Vigna luteola*, *Melanthera scandens* et *Ipomoea cairica*, et enfin d'une strate inférieure composée d'un grand nombre d'espèces n'apparaissant en général qu'une seule fois dans notre tableau.

Si nous consacrons à ce groupement un paragraphe spécial dans le chapitre de la végétation semi-aquatique c'est pour la raison suivante : Nos relevés contiennent un certain nombre de plantes nitrophiles-rudérales, cependant ni le nombre ni la fréquence de ces espèces ne permettent de classer le groupement dans la végétation rudérale, culturale et postculturale. En outre les espèces appartenant au *Papyretalia* (caractéristiques de l'Ordre et des Alliances) jouent dans ce cas un rôle trop important pour qu'on ne songe pas à un rapprochement avec les groupements semi-aquatiques. La plupart des auteurs le classent dans l'Alliance du *Papyrion*. (LÉONARD, 1950; communication orale de J. LEBRUN.)

b) COMPARAISON DU GROUPEMENT DANS LES DIVERS LACS.

Nous n'avons pas rencontré ce groupement sur les bords des lacs Édouard et Albert. Il existe cependant de grandes étendues de *Pennisetum purpureum* dans la plaine aux environs de Rutshuru, mais nous n'avons malheureusement pas eu l'occasion d'étudier ces formations, probablement beaucoup plus rudérales que celles que nous avons explorées.

Tous nos relevés proviennent des bords du lac Kivu.

LÉGENDE DU TABLEAU IX.

Relevé 1. — Lac Kivu, baie de Kabuno, baie latérale de Shasha. Groupement à *Pennisetum purpureum* sur vase alluvionnaire. Altitude 1.460 m. 10.III.1953.

Relevé 2. — Lac Kivu, rive de la baie de Kabuno aux environs de Bobandana. Groupement dense à *Pennisetum purpureum* situé entre la rive et les cultures. Altitude 1.460 m. 10.III.1953.

Relevé 3. — Lac Kivu, île Wahu, bout de la grande baie. Végétation semi-aquatique à *Phragmites mauritianus* dans l'eau, à *Pennisetum pupureum* sur la plage humide, à laquelle succède la forêt mésophile. Altitude 1.460 m. 15.III.1953.

Relevé 4. — Lac Kivu, île Wahu, rive Nord de la grande baie, végétation à *Pennisetum purpureum* sur sables humides. Altitude 1.460 m. 15.III.1953.

Relevé 5. — Lac Kivu, île Wahu, rive Est. Groupement à *Pennisetum purpureum* sur sables humides. Altitude 1.460 m. 16.III.1953.

Relevé 6. — Lac Kivu, île Wahu, rive Sud de la grande baie près de la pointe. Groupement à *Pennisetum purpureum* sur sables humides. Altitude 1.460 m. 17.III.1953.

c) SPECTRES BIOLOGIQUES.

I. — Le spectre biologique brut de notre groupement s'établit comme suit, voir graphique fig. n° 22) :

Phanérophytes	10	33,3 %
Hémicryptophytes	2	6,7 %
Chaméphytes	5	16,7 %
Géophytes	9	30,0 %
Thérophytes	4	13,3 %
Total							
Total								30	100,0 %

L'image que nous obtenons ainsi du groupement paraît assez confuse, mais peut cependant être simplifiée si on tient compte des considérations suivantes :

Ce qui semble le plus anormal est la proportion particulièrement élevée des phanérophytes. Mais tout d'abord il s'agit pour 50 % d'espèces grimpantes du type *Melanthera scandens*, le reste étant composé de plantes ligneuses de petite taille ou même fruticuleuses. D'autre part, 7 des phanérophytes sur 10 sont situés parmi les espèces compagnes et n'apparaissent que dans un relevé sur six, et 2 autres sont des plantes nitrophiles-rudérales qui accusent également un coefficient de présence assez insignifiant. Il s'ensuit que dans le groupement proprement dit il n'y a qu'un seul phanérophyte jouant un certain rôle; il s'agit de *Melanthera scandens*.

Le rôle des phanérophytes étant ainsi défini, nous voyons que le restant du spectre brut se présente de façon plutôt normale pour un groupement ayant certaines affinités avec la classe des *Papyretalia*.

II. — Le spectre corrigé peut nous donner d'autres indications. Il se compose comme suit (voir même graphique) :

Phanérophytes	0,1 %
Hémicryptophytes	73,5 %
Chaméphytes	10,6 %
Géophytes	6,4 %
Thérophytes	1,5 %
Total								...
Total								100,1 %

Nous voyons donc que les phanérophtes ne couvrent qu'une surface négligeable et jouent un rôle tout à fait secondaire. La proportion des hémicryptophytes par contre est considérable, et cela uniquement à cause de la dominance de *Pennisetum purpureum*. C'est là un argument de plus pour dire que dans notre région le groupement à *Pennisetum purpureum*, tout en ayant de fortes affinités avec le *Papyrion*, ne peut toutefois y être rattaché directement puisqu'une forte proportion d'hémicryptophytes est incompatible avec les conditions écologiques de l'alliance considérée, c'est-à-dire avec un plan d'eau permanent pouvant atteindre 1 m de profondeur. En effet, les associations du *Papyrion* sont généralement caractérisées par une très forte proportion de géophytes, type biologique n'intervenant que pour 6,4 % dans le cas présent. Nous pensons d'ailleurs que si LÉONARD (1950) mentionne l'existence d'un groupement à *Pennisetum purpureum* dans la Cuvette Centrale Congolaise, groupement apparaissant dans des eaux parfois assez profondes au moins pendant une partie de l'année et classé dans le *Papyrion*, il est probable que dans ce cas l'herbe à éléphants se comporte comme géophyte.

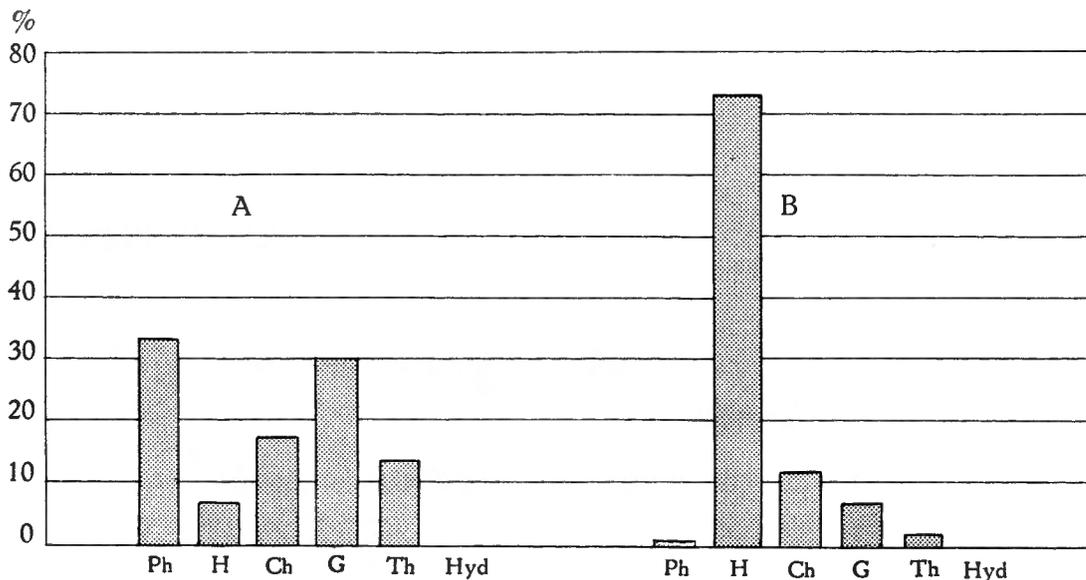


FIG. 22. — Spectres biologiques du groupement à *Pennisetum purpureum*.
A. Spectre brut. B. Spectre corrigé.

Notre groupement à *Pennisetum* marquerait donc une transition vers des associations de terre ferme. L'apparition dans les espèces compagnes d'un certain nombre de plantes forestières constitue d'ailleurs une indication dans ce sens.

d) DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

L'analyse géographique du groupement fournit les résultats suivants :

A. — Sans tenir compte des espèces compagnes :

- 4 espèces pantropicales;
- 1 espèce paléotropicale;
- 2 espèces plurirégionales africaines;
- 7 espèces de liaison guinéennes et soudano-zambéziennes;
- 1 espèce (omni) soudano-zambézienne.

15

B. — Avec les espèces compagnes :

- 6 espèces pantropicales;
- 4 espèces paléotropicales;
- 2 espèces plurirégionales africaines;
- 10 espèces de liaison guinéennes et soudano-zambéziennes;
- 1 espèce de liaison soudano-zambézienne et afro-australe;
- 6 espèces soudano-zambéziennes, dont :
 - 2 espèces omni-soudano-zambéziennes;
 - 3 espèces orientales et zambéziennes;
 - 1 espèce orientale.

Le rôle joué par les espèces à large distribution est donc encore important, ce qui est normal étant donné le nombre élevé des espèces appartenant aux Alliances et à l'Ordre des *Papyretalia*. Les plantes faisant partie de l'élément soudano-zambézien sont rares et apparaissent surtout dans les compagnes. Notons le nombre important des espèces de liaison guinéennes et soudano-zambéziennes.

Déterminer quelle est la distribution géographique du groupement à *Pennisetum purpureum* en tant qu'entité est chose moins aisée, surtout si nous considérons cette formation dans un sens limité de groupement rivulaire tel que nous l'avons décrit ci-dessus.

Les affinités avec la sociation à *Pennisetum purpureum* et *Scleria racemosa* de la région de Kaniama (MULLENDERS, 1954) sont tout à fait évidentes, surtout si on sait que *Scleria racemosa*, qui malheureusement n'apparaît pas dans le tableau, existe dans notre dition et se développe souvent en bordure du groupement à *Pennisetum* entre celui-ci et le faciès à *Phragmites mauritianus*. D'autre part, les caractéristiques écologiques principales sont très semblables dans les deux cas.

LÉONARD (1950) signale l'existence d'un groupement à *Pennisetum purpureum* dans la Cuvette Centrale Congolaise qui, comme nous l'avons déjà vu, supporte un plan d'eau assez élevé.

Les deux auteurs cités ci-dessus classent cette formation primaire dans l'Alliance du *Papyrion*.

GERMAIN (1952) a étudié une Association à *Pennisetum purpureum* et *Desmodium salicifolium* qu'il décrit dans le chapitre traitant de la végétation rudérale, culturale et post-culturelle. Il signale cependant que la formation se retrouve aussi dans la série primaire qui s'établit sur les bancs de sable; d'autre part, son tableau d'association (tabl. LVI) renferme un grand nombre d'espèces appartenant aux *Papyretalia*, atteignant des coefficients souvent élevés, ce qui indique de fortes affinités avec la végétation semi-aquatique. L'auteur soupçonne d'ailleurs la nécessité de distinguer dans l'avenir plusieurs associations distinctes dominées par *Pennisetum purpureum*.

Pour terminer, signalons encore que MULLENDERS (l. c.) décrit une Sociation à *Pennisetum purpureum* et *Acalypha ciliata* nettement secondaire et faisant partie du *Panicion maximi*, qui n'a guère de points de contact avec le groupement de GERMAIN.

En résumé, les formations à *Pennisetum purpureum* semblent assez répandues au Congo Belge et au Ruanda-Urundi, aussi bien dans la série primaire semi-aquatique que dans la série rudérale.

En dehors de ce territoire, ENGLER (1895), PETER (1928) et PHILLIPS (1930) mentionnent des formations à *Pennisetum purpureum* répandues un peu partout en Afrique orientale (principalement au Tanganyika Territory) et apparaissant surtout sur les bords des cours d'eau et dans les dépressions humides, mais parfois aussi en savane. ENGLER observe que l'herbe à éléphants reste un peu plus petit dans les stations de savane.

e) DYNAMIQUE DU GROUPEMENT.

Le groupement tel que nous l'avons décrit des bords du lac Kivu évolue, probablement de façon très lente, vers la forêt mésophile, forêt à propos de laquelle nous écrirons quelques lignes à la fin de ce travail.

§ 3. LE MAGNOCYPERION.

Nos carnets de terrain ne renferment pas de relevés typiques de cette alliance dont les aspects caractéristiques se localisent plutôt dans les plaines alluvionnaires, autour des mares, des étangs et des dépressions où s'accumulent les eaux en saison des pluies. Il est évidemment possible que le plan d'eau du lac exerce, dans les terrains environnants, une influence sur la nappe phréatique dont le comportement pourrait être différent de celle des plaines, causant la disparition de certaines espèces de l'alliance; cependant il semble bien que cette influence ne se fait sentir qu'à très faible distance de la rive (quelques mètres). Il se pourrait d'autre part qu'une investigation plus détaillée nous fasse découvrir des individus d'association plus complets.

TABLEAU X.
Magnocyperion.

Numéro des relevés	1	2	3
Lac	A	E	E
Surface des relevés (m ²)	100	300	100
Recouvrement (%)..	100	80	100
Hauteur de la végétation (cm)	100	150	150
Caractéristiques de l'alliance (<i>Magnocyperion africanum</i>) :			
<i>Cyperus articulatus</i>	r	4.4	+ .2
<i>Cyperus laevigatus</i>	2.3	+ .1	+ .3
<i>Pluchea ovalis</i>	r	r	1.2
<i>Cyperus</i> cf. <i>alopecuroides</i>	r	+ .1	+ .1
Caractéristiques de l'ordre (<i>Papyretalia</i>) :			
<i>Vigna luteola</i>	+ .1	+ .1	+ .1
<i>Paspalidium geminatum</i>	+ .1	+ .1	+ .1
<i>Phragmites mauritianus</i>	r	r	+ .2
<i>Vossia cuspidata</i>	r	.	+ .1
<i>Ipomoea riparia</i>	r	ind.
<i>Cyperus alternifolius</i> subsp. <i>flabelliformis</i>	1.2	.	.
<i>Berula Thunbergii</i>	+ .2	.
<i>Typha angustifolia</i>	r	.	.
<i>Diplachnae malabarica</i>	r	.	.
Amphibies :			
<i>Commelina diffusa</i>	+ .1	+ .2
<i>Enhydra fluctans</i>	r	1.2
<i>Pycnus Mundtii</i>	r	.
<i>Alternanthera sessilis</i>	r	.
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	r	.
Nitrophiles rudérales :			
<i>Eleusine indica</i>	ind.
<i>Justicia anselliana</i>	+ .1
Compagnes :			
<i>Panicum repens</i>	+ .2	r	+ .2
<i>Hibiscus diversifolius</i>	r	+ .1
<i>Spilanthes oleracea</i>	r	+ .1
<i>Ipomoea cairica</i>	ind.	.	+ .1
<i>Cynodon dactylon</i>	2.3
<i>Kosteletzkya adoensis</i>	+ .1	.
<i>Centella asiatica</i>	r	.

Nous possédons néanmoins trois relevés qui, sans être typiques, se situent sans aucun doute dans l'alliance considérée. Nous pouvons les rapprocher — et ceci compte particulièrement pour le relevé 2 — de l'association à *Cyperus articulatus* et *Asteracantha longifolia* (ou *Cypereto-Asteracanthetum* LEBRUN, 1947).

LÉGENDE DU TABLEAU X.

- Relevé 1. — Lac Albert, embouchure de la Semliki, environs Ngeze Kidoko. Marais à *Cyperus laevigatus* en bordure du lac. Altitude 616 m. 16.III.1954.
- Relevé 2. — Lac Édouard, environs de Vitshumbi, baie de Mwiga. Végétation semi-aquatique à zonation nettement visible. Au bord du lac *Aeschynomene elaphroxylon*, puis *Cyperus* cf. *alopecuroides*, suivi de *Cyperus articulatus* et finalement *Sporobolus robustus*. Altitude 915 m. 4.I.1954.
- Relevé 3. — Lac Édouard, Katanda. Rive du lac couverte d'une épaisse couche de déjections d'hippopotames. Végétation composée d'une strate supérieure, où domine *Pluchea ovalis*, et d'une strate herbeuse, où *Cynodon dactylon* et *Enhydra fluctuans* jouent le rôle principal. Altitude 915 m. 21.XII.1953.

L'abondance des espèces du *Magnocyperion* et leur présence dans chacun des trois relevés montrent bien qu'il s'agit d'aspects d'une végétation paludicole ne pouvant être classée que dans l'alliance du *Magnocyperion africanun*. Sans pouvoir les rattacher au *Cypereto-Asteracanthetum*, les affinités des trois relevés avec cette association sont incontestables. Notons toutefois une certaine abondance d'espèces amphibies et d'espèces de l'ordre (*Papyretalia*) dans lesquelles nous pouvons distinguer certaines espèces propres à l'alliance du *Papyrion* telles que *Paspalidium geminatum*, *Phragmites mauritianus* et *Typha angustifolia*.

D'autre part, le relevé n° 3 doit être considéré séparément puisqu'il apparaît sur un substrat tout à fait spécial constitué presque exclusivement de déjections d'hippopotame, formant une couche d'un mètre et plus d'épaisseur et entièrement gorgée d'eau. Notons le coefficient de 1.2 accusé par *Enhydra fluctuans* et la présence de deux espèces nitrophiles.

CHAPITRE X

LE GROUPEMENT À *SPOROBOLUS ROBUSTUS*.

(Tabl. XI.)

Ce groupement a été observé uniquement sur les rives Sud et Sud-Est du lac Édouard, notamment aux environs des marais de l'embouchure de la rivière Ishasha, et autour des baies de Kabale, de Vitshumbi, de Mwiga. Physionomiquement l'identité du groupement saute aux yeux (voir Pl. VIII, photos 1 et 2); il se présente sous forme de vastes massifs qui, vu de loin, semblent composés de *Sporobolus robustus* uniquement.

Nous n'avons trouvé que le stade final du groupement. Celui-ci est généralement installé sur un substrat sablo-argileux présentant des signes d'anciennes inondations, probablement temporaires. Le pH en surface y descend souvent jusqu'à des valeurs voisines de 4, mais augmente rapidement en profondeur; cette surface est parfois crevassée présentant l'aspect d'une ancienne boue fortement minéralisée. D'après les habitants, l'eau stagnerait quelque temps dans le groupement au moment des fortes pluies, phénomène que nous n'avons jamais pu observer personnellement mais qui — vu la configuration du terrain — semble possible (voir fig. 23).

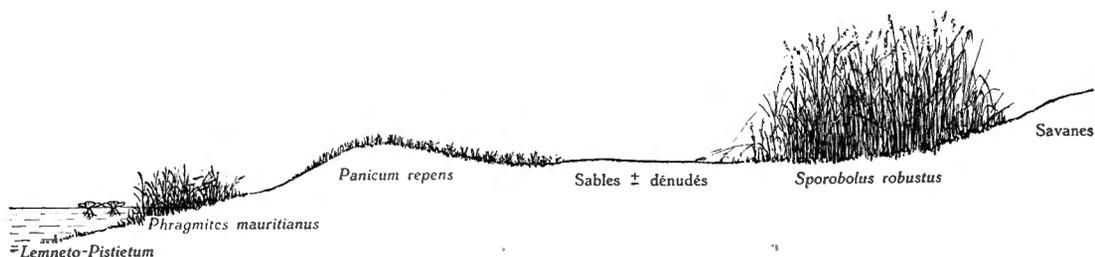


Fig. 23. — Lac Édouard. Végétation des rives.

Il nous a été impossible de déterminer dans quelle alliance il convient de classer ce groupement, car, comme le montre clairement le tableau XI, nos relevés ont tous été effectués dans son stade final, déjà fortement envahi par un grand nombre d'espèces des savanes herbeuses et des forêts claires, ainsi que par des nitrophiles-rudérales. Seule la présence de *Pluchea ovalis* dans les trois relevés pourrait indiquer d'anciennes relations avec les groupements de substrats plus ou moins humides.

TABLEAU N° XI. — Groupement à *Sporobolus robustus*.

N° d'herbier	Distribution (1)	Forme biologique (2)	Numéro du relevé			
			1	2	3	
			Lac	E	E	E
			Surface du relevé (m²)	600	600	150
			Recouvrement de la végétation (%)	90	90	85
			Hauteur de la végétation (m)	2	2	1,5
8, 307, 457	G+SZ	Gr	Caractéristique locale du groupement :			
			<i>Sporobolus robustus</i>	4.5	4.5	4.5
11, 300, 395, 589, 719, 952 24, 705, 824, 947, 948	Paléo Pan	Pn (Ch ?) Gr	Espèce des <i>Papyretalia</i> :			
			<i>Pluchea ovalis</i>	ind.	r	+ .1
			<i>Cyperus laevigatus</i>	r	.
40, 308 78, 262, 294, 513, 1011, 1113 970 381 973	SZ (or+z) G+SZ Paléo Omni-SZ SZ (or). Endémique	Chl Hces T G Chs	Espèces des savanes herbeuses en général :			
			<i>Hibiscus aponeurus</i>	+ .1	r
			<i>Sporobolus pyramidalis</i>	+ .1	r	.
			<i>Alysicarpus glumaceus</i>	r	.
			<i>Asparagus abyssinicus</i>	ind.	.
			<i>Notonia Bequaertii</i>	ind.	.
74, 483 302 (T. 29) (T. 512, T. 590) 109 (T. 30, T. 67) 81, 259 76, 510 604 570, 868 (T. 41) 77, 144 (T. 709) 473 75 253, 806	SZ (se+or+z) Omni-SZ Paléo SZ (or) SZ (or). Endémique G+SZ G+SZ Omni-SZ Omni-SZ, -> G SZ+malg., faibles -> G Pan Pan Paléo SZ (or) SZ (or) Paléo	Pmi Chl Pg Pn Pg Chr Pmi Pmi Pmi Pg Ch Chl Pg Gr Chl Pg	Espèces des forêts claires en général :			
			<i>Grewia similis</i>	+ .1	r	1.1
			<i>Dyschoriste radicans</i>	r	r	r
			<i>Cissus quadrangularis</i>	+ .1	1.2	.
			<i>Erythrococca bongensis</i>	r	+ .1
			<i>Hymenosicyos Bequaertii</i>	r	+ .1	.
			<i>Cyanotis foecunda</i>	+ .1	r	.
			<i>Hoslundia opposita</i>	ind.	+ .1	.
			<i>Capparis tomentosa</i>	r	.	r
			<i>Carissa edulis</i>	r	.	r
			<i>Crassocephalum Bojeri</i>	+ .2	.
			<i>Rhynchosia minima</i>	+ .1	.	.
			<i>Lantana trifolia</i>	+ .1	.
			<i>Cissus rotundifolia</i>	r
			<i>Sansevieria Dawei</i>	r	.	.
			<i>Solanum cyano-purpureum</i>	ind.	.
			<i>Asparagus subfalcatius</i>	ind.	.	.
6, 335, 555, 833 79, 306, 472 969 25, 418, 459 56, 158, 900 567 334, 440, 999, 1322 520 1318	Pan Pan Paléo Paléo Paléo Paléo Plurirégionale africaine Omni-SZ SZ (or)	Ch Th (Ch) Th Chl Chr Pmi Chg Chr Chl	Nitrophiles-rudérales :			
			<i>Asystasia gangetica</i>	+ .2	+ .1
			<i>Achyranthes aspera</i>	r	.	1.1
			<i>Aerva lanata</i>	r	r	r
			<i>Talinum portulacifolium</i>	+ .2	.	.
			<i>Commelina benghalensis</i>	+ .1
			<i>Crotalaria axillaris</i>	+ .1	.
			<i>Chloris gayana</i>	r	.
			<i>Justicia matammensis</i>	ind.	.	.
			<i>Solanum beniense</i>	ind.	.	.
12, 263, 295, 303, 512, etc. (T. 35, T. 714) 34, 64 26, 976 (T. 38) 10, 264, 287, 321, 394, etc. 387 972 82, 299, 964 968 (T. 68) (T. 71) (T. 145) (T. 150, T. 412) (T. 51) 183, 356, 505 974	Cosmopolite Paléo SZ (se+or) G+SZ+Cap SZ, -> G Paléo Omni-SZ, -> G SZ (or). Endémique SZ (or) Pan SZ+G+malg. G+SZ Pan Pan SZ (or+z) Pan, Paléo	Chr Pn (Ch ?) Ch Chs Gr (Hces) Gr Pg Chl Chl Th (Chl) Chl Pn H Chl Chs Chl Chl	Compagnes :			
			<i>Cynodon dactylon</i>	+ .1	.	+ .2
			<i>Pupalia lappacea</i>	+ .1	r	.
			<i>Barleria ventricosa</i>	r	r	.
			<i>Kalanchoe cf. crenata</i>	r	r
			<i>Cyperus dubius</i> var. <i>coloratus</i>	r	ind.	.
			<i>Panicum repens</i>	+ .1	.
			<i>Rhynchosia sublobata</i>	+ .2	.
			<i>Plectranthus fragrans</i>	+ .1	.
			<i>Hibiscus pycnostemon</i>	r	.	.
			<i>Conyza aegyptiaca</i>	r	.
			<i>Indigofera cf. subulata</i>	r	.
			<i>Crotalaria aculeata</i> var. <i>Claessensii</i>	r	.
			<i>Eriochloa procera</i>	r
			<i>Teramnus labialis</i>	r
			<i>Aloe lateritia</i>	ind.	.	.
			<i>Vigna vexillata</i>	ind.	.
			<i>Ipomoea obscura</i>	X

(1) Voir abréviations p. 78.

(2) Voir abréviations pp. 78-79.

LÉGENDE DU TABLEAU XI.

Relevé 1. — Lac Édouard, Vitshumbi, environs du gîte P.N.A. Vaste champ de *Sporobolus robustus* envahi par de nombreuses plantes de savanes. Altitude 916 m. 23.XII.1953.

Relevé 2. — Lac Édouard, baie de Kabale, groupement à *Sporobolus robustus* installé sur les rives basses et sablo-argileuses de la baie. Altitude 916 m. 24.XII.1953.

Relevé 3. — Lac Édouard, environs de l'embouchure de la rivière Shasha, groupement à *Sporobolus robustus* installé sur les rives basses et sablo-argileuses du lac au Sud des grands marais. Altitude 916 m. 11.I.1954.

Sporobolus robustus est une grande graminée vivace à chaumes robustes pouvant atteindre 2 à 3 m de haut. Elle est localisée en Afrique aux régions maritimes et lacustres et le plus souvent installée sur des sables marécageux. Elle est tenue pour une espèce halophile, signalée par TROCHAIN (1942) comme une caractéristique de son « groupement des eaux saumâtres à *Sporobolus robustus* », présentant des relations étroites avec la mangrove.

Dans les endroits où nous avons trouvé *Sporobolus robustus* la nappe phréatique se trouve près de la surface. Nous avons vu (tabl. V, p. 69) que les eaux de cette nappe sont beaucoup plus concentrées que celles du lac; signalons les teneurs exceptionnellement élevées en chlorures, en sulfates, ainsi qu'en calcium et magnésium. Les appétences halophiles du *Sporobolus* peuvent donc pleinement se satisfaire dans ces eaux fortement minéralisées.

Un coup d'œil sur les formes biologiques indiquées au tableau XI suffit pour voir que, si les géophytes jouent encore un rôle important dans le spectre corrigé à cause des coefficients de 4 . 5 qu'atteint *Sporobolus robustus* dans chaque relevé, il n'en est pas moins évident que nous sommes en présence d'un groupement composé presque exclusivement de phanérophytes de petite taille et d'un grand nombre de chaméphytes. Le spectre brut ferait donc clairement ressortir que nous quittons, avec ce groupement, les sols hydromorphes pour entrer dans la savane. Il ne s'agit pas là cependant d'une situation normale pour le groupement à *Sporobolus robustus* qui habituellement semble être lié aux rives. L'assèchement du substrat et l'invasion par les végétaux de savane seraient dus à un abaissement récent du niveau du lac. On constate d'ailleurs que *Sporobolus robustus*, dans ces conditions, perd son caractère héliophyte du type géophyte rhizomateux, pour adopter de plus en plus le port et le comportement des hémicryptophytes cespiteux. Nous avons vu que le même phénomène se produit dans les cas de *Vossia cuspidata* et d'*Echinochloa pyramidalis*.

Nous expliquons la présence d'une certaine quantité d'espèces nitrophiles-rudérales, comme nous l'avons déjà fait pour d'autres groupements de la région du lac Édouard, par la présence sur les rives de ce lac d'un nombre important de grands animaux. Le groupement à *Sporobolus robustus* est littéralement sillonné dans tous les sens par des pistes d'hippopotames; la présence des animaux a d'ailleurs rendu fort désagréable le travail botanique dans cette formation, à certaines heures de la journée.