

## LA BIOLOGIE LACUSTRE ÉQUATORIALE

par H. DAMAS

(Institut Ed. van Beneden, Liège)

En 1920, Cunningham a publié un mémoire très important intitulé « The Fauna of the African Lakes ». Dans ce grand travail de géographie animale, l'auteur ne se contente pas de dresser des listes faunistiques. Au contraire, il consacre une partie importante de son exposé à une revue critique des explications proposées au sujet de la distribution géographique des animaux et des caractères spéciaux de la faune de certains lacs — du Tanganika, particulièrement.

Or, ce mémoire admirablement bien documenté, qui s'étend sur plus de 110 pages, en compte à peine une consacrée à l'étude du milieu lacustre équatorial. Il n'y a d'ailleurs pas lieu d'en faire reproche à l'auteur. Jusqu'à cette date, les études sur la biologie lacustre dans les pays chauds s'étaient presque toutes bornées à la récolte de collections. Quelques voyageurs avaient bien noté la température de surface des lacs, ou prélevé des échantillons d'eau pour les faire analyser en Europe, mais ces renseignements décousus et incomplets ne pouvaient suffire à caractériser un milieu biologique.

Cependant, l'essor des études limnologiques en Europe et en Amérique du Nord montre combien la connaissance de la composition de l'eau, de sa stratification thermique et chimique, du cycle annuel de la température et des substances dissoutes, nous éclaire sur les conditions offertes à la vie aquatique. On sait en particulier que la forme et la taille d'un bassin lacustre influencent directement la stratification chimique des eaux et par là, la composition de la faune. Cette découverte due à Thienemann est un exemple éclatant de l'intérêt capital pour la géographie animale d'une étude précise des conditions de milieu.

A l'heure actuelle, l'étude hydrobiologique des lacs équatoriaux a commencé. Je voudrais vous résumer brièvement les résultats déjà acquis.

La première étude du milieu aquatique équatorial date de 1911. Elle est due à Downes qui examina les réservoirs du canal de Panama. En 1915, Juday publia les résultats de ses recherches sur quatre lacs centro-américains situés dans le Guatemala et le Salvador. Vers la même date, un de mes compatriotes, Stappers, publia la liste de ses stations d'observation dans le Tanganika. On y trouve 33 séries de mensuration de température. Malheureusement, la mort prématurée de ce naturaliste l'empêcha d'exposer les résultats complets de ses recherches et son travail demeure à peu près inconnu.

La grande guerre interrompit évidemment toutes les recherches hydrobiologiques dans la zone intertropicale. Elles ne reprirent qu'il y a une dizaine d'années, et, à peu près simultanément, dans toutes les parties du globe.

Au cours d'une enquête sur les pêcheries des lacs Victoria, Kioga et Albert, Graham et Worthington se préoccupèrent de mesurer la stratification thermique de l'eau, son pH, ainsi que de délimiter les diverses zones biologiques des lacs. Peu après, Thienemann, Ruttner et Feuerborn entreprirent une énorme enquête sur les eaux de l'archipel de la Sonde, enquête dont les résultats se publient encore à l'heure actuelle dans la grande série des « Tropische Binnengewässer ». Le travail que Ruttner y a publié sous le titre de « Hydrochemische und Hydrographische Beobachtungen aus Java, Sumatra und Bali » constitue la base fondamentale des connaissances actuelles sur la biologie lacustre équatoriale. J'aurai à y faire de fréquents appels au cours de cet exposé.

En 1932, Beadle, seul ou en collaboration avec Worthington publia des observations très importantes sur les grands lacs de l'Afrique orientale. Ce travail se compléta par une note plus courte de Miss Jenkin.

Vers la même époque, plusieurs lacs de l'Inde faisaient l'objet des recherches de Ganapaki, Padmanabho et Raghavachari.

En 1937, j'ai publié les résultats de recherches sur les lacs Kivu, Edouard et Ndalaga, voisins du Parc national Albert, au Congo belge. Enfin, Beauchamp qui a effectué l'année dernière une étude très

import  
nuscrit  
remarq  
Je tien  
Cito  
fort d  
de Jav  
cages  
étangs  
Ces  
un tou  
généra

Une  
torial  
le jeu  
été, la  
les co  
conser  
maxim  
dans  
perpé  
se str

La  
const  
réserv  
const  
prof

Les  
tion  
des la  
cline  
entre  
teur,  
de 2  
Rutt  
diffé  
sont

Qu  
prov  
lac e  
les n  
cour  
expli  
page  
ratu  
sans  
temp

importante du lac Tanganika a bien voulu me communiquer le manuscrit de son travail et m'autoriser à exposer ici les résultats très remarquables de ses recherches, avant même qu'elles ne soient publiées. Je tiens à le remercier très vivement de cette marque de confraternité.

Citons encore, bien qu'elles se rapportent à des milieux biologiques fort différents des lacs, les recherches de Van Oye sur des rivières de Java et du Congo belge, celles de Carter et Beadle sur les marécages de l'Amérique centrale et l'étude récente de Busschiel sur les étangs à poissons de Java.

Ces recherches, en somme assez peu nombreuses, forment déjà un tout fort cohérent et il est permis d'en tirer dès à présent des règles générales.

Une question préalable se posait. Observe-t-on dans un lac équatorial une stratification thermique ? Dans nos régions tempérées, le jeu des saisons provoque une stratification périodique de l'eau. En été, la chaleur solaire ne pénètre pas jusqu'au fond du lac. Seules les couches superficielles s'échauffent, tandis que les eaux profondes conservent une température d'hiver, voisine du point de densité maximum de l'eau, vers 4-5-6° C. Mais que se passe-t-il sous l'équateur, dans une région du globe dont on se représente le climat comme perpétuellement chaud, perpétuellement uniforme ? L'eau des lacs se stratifie-t-elle ?

La réponse a été positive. Dans sa première recherche, Downes constate qu'à 3 mètres de profondeur, la température de l'eau des réservoirs de Panama diminue de quelques degrés centigrades. Une constatation analogue a été faite dans tous les lacs suffisamment profonds.

Les lacs équatoriaux passent donc par des périodes de stratification thermique où la masse de leurs eaux est divisée comme celle des lacs tempérés, en épilimnion, couche de saut thermique ou thermocline et hypolimnion. Il existe cependant une différence essentielle entre les deux types de lacs : tempérés et équatoriaux. Sous l'équateur, le saut thermique est très faible, en valeur absolue, en général de 2 à 3° C. Jusqu'à présent, la valeur maximum a été observée par Ruttner dans le Ranu Klindungan : 5°5 C. C'est là une situation fort différente de celle de nos régions où les thermoclines de 12 à 15° C. sont la règle.

Quelque faible que soit numériquement ce saut thermique, il n'en provoque pas moins l'existence d'une couche limite, divisant le lac en deux masses d'eau superposées, indépendantes, entre lesquelles les mélanges ne se produisent qu'à certaines périodes de l'année. La courbe des gaz dissous vous le démontrera tantôt. Juday (1915) a expliqué ce fait assez inattendu. Il expose (je me permets de traduire page 226, par. 2) : « L'efficacité de ces petites différences de température à empêcher les mélanges des eaux à toutes profondeurs, trouve sans aucun doute son explication dans le fait que l'eau possède une température aussi élevée. La résistance thermique aux mélanges,

provenant d'une élévation de la température de l'eau de 19 à 20° C. est 25 fois plus grande que celle due à une augmentation de 4 à 5° C. C'est-à-dire qu'il faudrait 25 fois plus de travail pour mélanger deux volumes donnés d'eau à la température de 19 et 20° C. qu'il n'en faudrait si les mêmes volumes avaient la température de 4 et 5° C. respectivement. » Ruttner (1937), qui, de tous les auteurs préoccupés de ce problème, possède les mesures les plus nombreuses, a démontré que la stabilité de la stratification, causée par la différence de densité existant entre l'eau de l'épilimnion et de l'hypolimnion du fait de leur inégalité de température, atteint dans un lac équatorial une valeur tout à fait semblable à celle que l'on constate dans un lac tempéré de même taille.

A titre d'exemple, voici, exprimée en kilogrammes-mètres, la stabilité du lac Kivu en saison des pluies et en saison sèche. Les deux courbes thermiques ne diffèrent que par le fait que pendant les pluies, l'épilimnion est plus chaud de 0° 8 C. qu'en saison sèche (23° 65 contre 22° 80). En saison sèche, la résistance aux mélanges due à la différence de densité des deux couches, se mesure par 94 kilogrammes-mètres. En saison des pluies, la stabilité mesure 208 kilogrammes-mètres. De cette valeur, 141 kilogrammes-mètres, soit les 7/10, sont conditionnés par le thermocline seul. Par conséquent, 0° 8 C. de plus dans l'épilimnion ont suffi pour doubler la résistance du lac aux mélanges, à l'action mécanique du vent, par exemple. Pour permettre une comparaison plus facile, j'ai calculé la différence de température nécessaire pour provoquer dans un lac tempéré de 70 mètres de profondeur, la même stabilité que dans le Kivu en saison des pluies, en admettant la même forme de courbe thermique. Si l'eau du fond était à 4° C., cas théorique normal, l'eau de surface devrait avoir une température de 12° C. On ne nierait certainement pas dans ce cas, l'importance du thermocline.

La comparaison d'un bon nombre de courbes thermiques permet à Ruttner (1931) d'établir la loi suivante. Dans un lac équatorial, la position du thermocline dépend directement de l'étendue de la nappe d'eau. Il constate que dans les petits bassins de moins de 2 km<sup>2</sup> de superficie, la couche de saut thermique se situe entre 4 et 8 mètres. Dans les lacs d'environ 100 km<sup>2</sup>, elle se trouve entre 12 et 15 mètres. Enfin, dans la grande mer de Toba, dont la superficie dépasse les 1000 km<sup>2</sup>, elle s'observe aux environs de 30 mètres. Toutes les recherches ultérieures ont confirmé cette observation.

La chose s'explique d'ailleurs aisément. La chaleur solaire n'agit directement que sur les quelques premiers centimètres d'eau. Ce sont les courants provoqués par l'action du vent sur le lac qui se chargent de faire pénétrer cette chaleur à une certaine profondeur. On comprend immédiatement que l'influence de ces courants, la profondeur qu'ils atteignent soient proportionnelles à l'emprise du vent sur le lac et par conséquent, principalement à la superficie de ce dernier.

Cette règle générale permet d'expliquer un fait relevé par Wor-

thingt  
ce qu  
cains,  
mochi  
fait,  
des es  
il ne  
la rel  
un des  
Sa lo  
vent  
la mé  
dont  
sa lo  
existe  
pas s  
trop  
Cet  
des s  
ment  
mativ  
Pend  
et sa  
limni  
redex  
lation  
conn  
ralist  
mém  
Afric  
des e  
est d  
le cy  
Il  
les s  
pays  
hiver  
le m  
saiso  
malé  
que  
tuell  
que  
Mais  
cess:  
D  
évid  
n'ex

thington et Beadle (1932) et, à première vue, contradictoire avec ce que je viens d'énoncer. C'est que dans quelques grands lacs Africains, en particulier l'Albert et le Rodolphe, il n'existe pas de thermocline, mais qu'au contraire la masse de l'eau y est homogène. En fait, ces lacs, malgré leurs 45 mètres de profondeur, sont simplement des eaux trop peu profondes pour être stratifiées. C'est qu'en effet, il ne faut pas considérer uniquement la profondeur du lac, mais bien la relation entre la superficie et la profondeur. Or, le Rodolphe est un des plus grands lacs du monde. Sa superficie dépasse les 11.000 km<sup>2</sup>. Sa longueur orientée N.-S. dépasse les 300 km. On conçoit que le vent soufflant d'une extrémité à l'autre de cette bande d'eau puisse la mélanger jusqu'au fond, à 45 mètres. Il en est de même de l'Albert dont la superficie dépasse les 4000 km<sup>2</sup> et qui est traversé dans toute sa longueur par les eaux de la Semliki, une des sources du Nil. Il existe encore quelques autres cas de lacs équatoriaux dont l'eau n'est pas stratifiée. Ils s'expliquent tous de la même manière : par une trop faible profondeur de l'eau.

Cette stratification thermique est évidemment le résultat du jeu des saisons. La température du fond de l'eau exprime le refroidissement maximum subi par le lac au cours de l'année. Elle égale approximativement la température atmosphérique moyenne de l'endroit. Pendant une période de nuits froides, la surface rayonne de la chaleur et sa température diminue, s'abaisse peu à peu jusqu'à celle de l'hypolimnion. La couche de saut thermique est ainsi supprimée. Le lac redevient une masse homogène et entre dans une période de circulation verticale des eaux. Il faut avouer que, jusqu'à présent, nous connaissons mal cette partie du cycle saisonnier lacustre. Aucun naturaliste n'a encore eu l'occasion de suivre durant plusieurs années le même lac équatorial. Ruttner à Java, Beauchamp et moi-même en Afrique, avons constaté que la saison sèche amène le refroidissement des eaux lacustres et provoque des courants verticaux. La saison sèche est d'ailleurs la période de l'année aux nuits les plus froides. Mais le cycle n'a pas encore été suivi dans tous ses détails.

Il y a d'ailleurs lieu d'observer que dans la zone intertropicale, les saisons ne se suivent pas avec la même régularité que dans nos pays. Certes, la saison sèche correspond approximativement à notre hiver. Mais toutes les saisons sèches n'amènent pas nécessairement le même refroidissement des eaux. Il peut très bien se faire qu'une saison particulièrement froide imprime au lac une température anormalement basse. La stratification qui en résultera ne sera détruite que lors d'une nouvelle période aussi froide et celle-ci peut très éventuellement se faire attendre plusieurs années. Il est donc très possible que le cycle thermique des lacs équatoriaux soit éminemment irrégulier. Mais pour préciser ce point, des recherches plus longues sont nécessaires.

Dans son étude récente du lac Tanganika, Beauchamp a mis en évidence un fait qui me paraît extrêmement important. C'est qu'il n'existe probablement pas de mélange total des eaux, affectant d'un

coup tout le volume du lac, mais plutôt un mélange de proche en proche par le jeu d'une succession de courants. Etudiant la stratification du lac en un moment où la couche de saut thermique s'estompait et où, par conséquent, les eaux du lac se trouvaient en circulation verticale, il constate : « La comparaison des courbes des silicates mesurées les 11 et 13 septembre semble indiquer l'existence dans l'hypolimnion, d'un courant dont le centre de rotation se trouve à 120 mètres. Plus haut, les valeurs ont augmenté et plus bas elles ont diminué, tendant à s'uniformiser, tandis qu'à 120 mètres, la valeur est demeurée identique. » Cette observation, si elle se confirme, indique un fait extrêmement important : que les couches du fond ne viennent jamais en contact direct avec l'atmosphère, ne peuvent donc se charger d'oxygène, ni livrer à la zone éclairée du lac, la zone productrice, les sels dont elles se sont chargées par suite du déroulement des phénomènes biologiques.

Jusqu'à présent, je n'ai encore fait allusion qu'à des lacs de type normal. Il existe évidemment, sous l'équateur comme ici, des eaux à stratification anormale. Il ne s'agit même pas ici de certains lacs javanais se trouvant à l'intérieur d'un cratère encore actif, et où l'on a enregistré des températures de 95° C., car vraiment, ce ne sont pas là des milieux biologiques. Je veux simplement parler d'un lac dont la stratification thermique est permanente. C'est le Kivu, un lac de barrage créé par l'apparition des volcans Virunga en travers du Graben central africain. Les eaux du fond étant entrées en contact, à plusieurs reprises vraisemblablement, avec de la lave chaude, y ont acquis une concentration saline plus forte, et une température un peu plus élevée que celles des eaux de surface. De telle sorte que le fond du bassin est occupé par une eau plus lourde, qui jamais ne se mélange avec le restant du lac. C'est une sorte de couche « morte » extrêmement importante. En effet, sur les 478 mètres de profondeur du lac, elle occupe environ 400 m. Le cas du lac Kivu est, en somme, un peu analogue à celui du lac de la Girotte en France. Il y a lieu de préciser que les valeurs données ici à propos du lac Kivu datent de 1936. Depuis, le volcan Niamlagira étant entré en éruption, ses laves ont atteint le lac et, peut-être, modifié complètement sa thermique.

Les courbes thermiques mesurées dans les lacs équatoriaux nous indiquent donc qu'à quelques exceptions près, ces eaux sont divisées en plusieurs masses superposées, indépendantes les unes des autres. Quelle importance le fait présente-t-il pour le milieu biologique ? Evidemment, les organismes se montrent indifférents à la faible inégalité de température existant entre l'épilimnion et l'hypolimnion. Mais, la stratification agit sur eux d'une façon indirecte, ainsi que va vous le montrer l'analyse des gaz dissous.

Un des faits capitaux démontrés par Ruttner (1941) dans son voyage aux Indes néerlandaises est que l'hypolimnion de tous les lacs équatoriaux est dépourvu d'oxygène et contient des quantités plus ou

moins i  
et s'es

Il y  
pérées.  
substa  
deux g  
à eau  
stratifi  
d'oxyg  
lacs ba  
premiè  
qu'on

La s  
rente,  
toujou  
satura

Le f  
d'oxyg  
équato  
ductio  
haute  
auraiè  
abond

Rut  
(p. 41  
forter  
la mé  
d'oxy  
gotro

L'e  
Ruttn  
résun  
torial  
nous,  
surfa  
limni  
l'équ  
est l  
des a  
en ré  
trice  
dans  
jouit  
que  
les p  
prod  
que

moins importantes d'hydrogène sulfuré. Le fait est absolument général et s'est contrôlé partout.

Il y a là une différence essentielle d'avec les lacs des régions tempérées. Chez nous, les lacs à eau normale, — non abimés par des substances exogènes, les acides humiques par exemple — se classent en deux grandes catégories. La première comprend les lacs peu profonds, à eau peu transparente, verte, chargée d'organismes. En période de stratification estivale, leur hypolimnion est à peu près dépourvu d'oxygène. A ce type appartiennent les lacs de plaine. On les nomme lacs baltiques parce que les lacs de la plaine baltique en ont été les premiers exemples étudiés. On les nomme aussi lacs eutrophes, lorsqu'on veut indiquer que leur production biologique est très forte.

La seconde catégorie comprend les lacs profonds, à eau transparente, à population faible. Leurs eaux les plus profondes contiennent toujours une quantité d'oxygène dissous égale au moins à 70% de la saturation. Ce sont les lacs alpins ou lacs oligotrophes.

Le fait général que l'hypolimnion des lacs équatoriaux est dépourvu d'oxygène, a amené Thienemann (1930) à conclure que tous les lacs équatoriaux étaient des lacs eutrophes, c'est-à-dire des eaux à production biologique abondante. Il voit là un résultat favorable de la haute température de l'équateur. D'après lui, des lacs qui, chez nous, auraient une production faible, seraient là-bas le support d'une vie abondante.

Ruttner (1931) ne s'est pas rangé à cette manière de voir. Il écrit (p. 415, fig. 5) : « Il existe toute une série, les petites pièces d'eau fortement eutrophes de Java, puis les grands lacs de Sumatra, et enfin, la mer de Toba extrêmement oligotrophe » et conclut que la courbe d'oxygène ne peut servir à caractériser le degré d'eutrophie ou d'oligotrophie d'un lac équatorial.

L'explication de cette différence d'avec les eaux de nos régions, Ruttner la trouve dans la haute température de l'eau profonde. En résumé, son raisonnement est le suivant. Comparons deux lacs, équatorial et tempéré, en période de stratification, c'est-à-dire en été chez nous, en saison des pluies, là-bas. La température de leurs eaux de surface et de leur épilimnion n'est guère différente : 20 à 25° C. L'hypolimnion, par contre, se trouve chez nous aux environs de 5° C. sous l'équateur à 20-25° C. Or, dans un lac, l'épilimnion, couche éclairée est la seule zone productrice. L'hypolimnion n'est habité que par des animaux, des consommateurs, ou des bactéries, des destructeurs. Il en résulte que dans les lacs équatoriaux et tempérés, la couche productrice — ce qu'on appelle souvent la couche trophogène — se trouve dans des conditions équivalentes. Par contre, la zone de consommation jouit, sous l'équateur, d'une température d'environ 20° plus élevée que celle dont elle jouit sous nos latitudes. D'après la loi de Van 't Hoff les processus biologiques, les oxydations en particulier, doivent s'y produire avec une activité plus que quintuplée. Ainsi s'explique que l'oxygène de la couche profonde y est rapidement consommé.

Dans les eaux tempérées, l'hypolimnion joue, en réalité, le rôle d'une glacière.

Que l'oxygène disparaisse très vite de l'hypolimnion des lacs équatoriaux est un fait dont Ruttner a donné deux exemples. Etudiant le lac de Ranau en un moment où la stratification thermique s'établissait, il constate qu'en 5 jours, la limite inférieure de présence de l'oxygène s'est relevée de 20 mètres et qu'à 70 mètres de profondeur, 2 mgr d'oxygène par litre ont été consommés dans le même laps de temps. Dans le lac de Singkarak, 8 jours ont suffi pour augmenter de 20 mètres la couche dépourvue d'oxygène et pour provoquer la disparition de 2 mgr 5 d'oxygène par litre d'eau de 50 mètres de profondeur.

Ces observations indiquent bien la rapidité des processus d'oxydation dans l'hypolimnion des lacs équatoriaux. Elles indiquent en même temps que la haute température de l'équateur agit beaucoup plus sur la couche tropholytique que sur la zone productrice du lac. Il y a donc lieu de modifier un peu la conception habituelle qui voit dans le climat perpétuellement chaud un facteur favorisant une production biologique intensive. En fait, si la production se fait à un rythme accéléré, les destructions sont aussi plus rapides. Le résultat final n'est pas nécessairement meilleur que chez nous.

Je dois ajouter que la théorie de Ruttner, telle que je viens de l'exposer, n'a pas entièrement satisfait Thienemann. Dans un travail ultérieur (1931), il accorde que les facteurs mis en évidence par Ruttner ont, sans aucun doute, grande importance. Mais il maintient cependant que quand on regarde l'ensemble d'une année, les eaux considérées par Ruttner comme oligotrophes ont une production totale égale à celle d'un lac eutrophe de chez nous, dont les eaux ne sont riches que pendant l'été, c'est-à-dire durant quelques mois.

Pour trancher ce différend, des recherches nouvelles sont nécessaires, recherches qui tenteront d'évaluer quantitativement la vie animale et végétale de nombreux lacs de caractères différents. Il y a cependant lieu de remarquer que, sans aucun doute, il existe également des lacs équatoriaux pauvres, c'est-à-dire oligotrophes. Le Tanganika en est un. Beauchamp écrit à ce propos : « La densité du phytoplancton était extrêmement faible. Le 13 juillet, une pêche très prolongée ne procura que de très petites quantités de phytoplancton. Des pêches verticales procurèrent trop peu de plancton pour une étude quantitative. En traînant le filet 10 à 15 minutes, une demi-douzaine seulement de Copépodes furent récoltés. » Il s'agit bien là d'un lac pauvre, oligotrophe. Et cependant, à partir de 70 mètres de profondeur, les eaux du Tanganika ne contiennent plus d'oxygène.

L'absence absolue d'oxygène dans l'hypolimnion, jointe à la faible différence de température entre les 2 couches, amène parfois des conséquences extrêmement graves pour la faune lacustre. Le saut thermique ne se mesurant que par quelques degrés, il suffit parfois d'une ou deux nuits très froides pour le résorber. Les eaux de surface

et de f  
limnion  
brassag  
contien  
Tout le  
de la f

Des  
sentaie  
Indes  
éruptio  
qui est  
interve  
plus si  
superfi  
mélange  
piscico  
pendan  
moi-m  
les poi  
des ea  
pauvre

Une  
limnion  
dans l  
fond  
très p  
sur la  
même  
on ne  
larves

Lon  
1465  
une f  
fait,  
70 m  
Seule  
peuv  
effet

L'a  
qu'el  
ches.  
d'alc

(\*)  
mais  
jusqu  
5 dan

et de fond se mélangent alors brusquement. Si le volume de l'hypolimnion dépourvu d'oxygène est proportionnellement fort grand, le brassage total peut avoir comme résultat que toutes les eaux ne contiennent que très peu d'oxygène, parfois même pratiquement plus. Tout le lac devient inhabitable momentanément pour une bonne part de la faune.

Des morts catastrophiques de poissons en des moments où les eaux sentaient assez fort l'hydrogène sulfuré ont été décrites aussi bien des Indes Néerlandaises que d'Afrique. On les attribue souvent à des éruptions volcaniques sous-lacustres, même dans le cas du Victoria qui est très éloigné des volcans et dont l'histoire géologique ne fait intervenir ceux-ci à aucun moment. Ces phénomènes s'expliquent plus simplement par un appauvrissement en oxygène des couches superficielles, les seules habitables, appauvrissement consécutif à un mélange des eaux. Ruttner a indiqué que les récits de catastrophes piscicoles les placent toujours durant la saison sèche, c'est-à-dire pendant la période de refroidissement et de brassage des eaux. J'ai moi-même étudié au Congo Belge un petit lac, le Ndalaga, dans lequel les poissons n'existent qu'en saison des pluies, période de stratification des eaux. En saison sèche ils désertent le lac, ce qui s'explique par la pauvreté, que j'y ai constatée, des eaux de surface en oxygène.

Une seconde conséquence de l'absence d'oxygène dans l'hypolimnion, c'est qu'il ne peut y avoir de faune typiquement profonde dans les lacs équatoriaux. Graham (1929) décrit, par exemple, que le fond du lac Victoria en-dessous de 190 pieds est constitué de boue très pauvre en organismes. Je ne connais pas d'autres observations sur la faune du fond (1). Mais il y a tout lieu de croire qu'il en est de même de tous les lacs équatoriaux. Exactement comme, en Europe, on ne trouve dans le fond des lacs eutrophes que des Tubificides, des larves de *Chironomus* et de *Chaoborus*.

Lorsqu'on regarde la carte bathymétrique du Tanganika avec ses 1465 m de profondeur, on pense immédiatement qu'il y a là place pour une faune abyssale, analogue à celle du lac Baïkal, par exemple. En fait, il n'y a aucune chance qu'il en soit ainsi, puisque à partir de 70 m de profondeur, il n'y a plus d'oxygène dans l'eau du Tanganika. Seules, les embouchures des grands affluents, Ruzizi et Malagarasi, peuvent peut-être héberger une faune profonde. Voilà encore un effet défavorable du climat perpétuellement chaud de l'équateur.

L'alcalinité des eaux équatoriales, leur pH, la quantité de  $\text{CO}_2$  qu'elles contiennent ont également fait l'objet de beaucoup de recherches. On rencontre évidemment dans la zone intertropicale des eaux d'alcalinités très diverses. Les lacs de l'Archipel de la Sonde, le Victoria

---

(1) WORTHINGTON (1929) a également étudié la faune de l'Albert et du Kioga, mais ces lacs ne possédant pas de thermocline, doivent avoir une eau oxygénée jusqu'au fond. Ils sont d'ailleurs relativement peu profonds : 45 m dans un cas, 5 dans l'autre.

et le Georges en Afrique sont très peu alcalins, tandis que ceux d'Amérique et les lacs compris dans les Graben africains sont très alcalins. Jusqu'à présent, la valeur maximum a été constatée par Beadle (1932 *b*) dans le lac Maseche : une alcalinité égale à 0,71 N. D'autre part, dans les lacs à eau douce, l'alcalinité est en général égale à 0,002 N. Ce caractère de l'eau dépend principalement de l'histoire géologique du terrain. Dans les Graben africains, le sol est fréquemment constitué de laves basiques et les eaux se chargent de carbonates sodiques et potassiques. De plus, Miss Jenkin (1936) et Beadle (1932 *b*) ont constaté que les périodes de sécheresse amenant une concentration des eaux des lacs, amènent également une augmentation de l'alcalinité.

Il est évident que la faune et la flore ne restent pas insensibles à pareille variation du milieu. Miss Jenkin et Beadle ont indiqué des limites au delà desquelles certaines formes animales et végétales disparaissent. « Il semble, écrit Miss Jenkin (*loc. cit.*, p. 165, par. 4), qu'il existe en fait des valeurs limites de la réserve alcaline, valeurs qui contrôlent la distribution : une aux environs de 0,08 N, au-dessus de laquelle certains Copépodes, Rotifères et Hémiptères ont été trouvés mais pas de Cladocères ni d'Algues vertes, et en dessous de laquelle l'association des Cyanophycées, caractéristique des lacs alcalins (*Arthrospira-Spirulina*), est très rare sinon inexistante ; une seconde à environ 0,1 N, au-dessus de laquelle certaines Cyanophycées, des Hémiptères et des Rotifères ont été trouvés mais pas de Copépodes ; et une troisième limite à environ 0,5 N, au-dessus de laquelle même les Rotifères disparaissent tandis que les algues persistent. La limite supérieure d'alcalinité tolérable par *Arthrospira platensis* n'a apparemment pas encore été trouvée. »

Quant à Beadle, il ajoute à cette liste une quatrième valeur-limite : « Il est certain, écrit-il, qu'aucun phytoplancton à l'exception d'*Arthrospira* n'a jamais été trouvé dans des eaux d'alcalinité supérieure à 0,023 N. et qu'*Arthrospira* n'a jamais été trouvée dans des eaux d'alcalinité inférieure à 0,08 N. » Notons ici que ces auteurs ne parlent jamais que des formes abondantes, de celles qui interviennent pour une part dominante dans la production biologique du lac. La valeur limite la plus basse signalée par Beadle semble avoir une certaine importance. En effet, cet auteur explique la pauvreté de la vie dans un lac-cratère situé dans une île du lac Rodolphe, par la valeur de l'alcalinité : 0,061 N, c'est-à-dire une valeur intermédiaire entre deux limites : plus grande que celle supportée par la plupart des algues, 0,023 N et moindre que la valeur minimum pour *Arthrospira* (0,08 N).

D'après ces recherches, l'alcalinité de l'eau influence directement la composition qualitative du plancton, excluant certaines espèces animales et végétales. Elle l'influence certainement aussi d'une façon indirecte. En effet, l'alcalinité de l'eau exprime en réalité son pouvoir tampon, sa possibilité d'empêcher les variations de la réaction à la suite de la consommation ou de la libération d'acide carbonique. Worthington (1932, p. 17) écrit à ce propos : « Quoique l'alcalinité du lac Georges (0,0021 N.) soit beaucoup plus faible que celle du lac

Edou  
grand  
dans  
*aqua*  
carb  
tatio  
ajout  
Geor  
L'au  
jour  
rieur  
dien  
deme  
du m  
une  
qu'e  
L'  
non  
les  
l'aci  
pH,  
l'ac  
Par  
chin  
doit  
poss  
fici  
pH  
d'ac  
l'ac  
il t  
que  
l'hy  
J'ex  
pér  
par  
cet  
d'u  
dar  
ni  
Ru  
l'a  
évi  
th  
tro  
lin

Edouard (0,0096 N.), le pH à midi y atteint une valeur beaucoup plus grande (9,9 contre 8,9). Ceci est dû à l'abondance du phytoplancton dans le lac Georges, spécialement de la Cyanophycée *Microcystis flos aquae*. Par la photosynthèse, ces petites plantes enlèvent l'acide carbonique de l'eau pendant le jour avec comme résultat une augmentation du pH. Inversement, pendant la nuit, la respiration des plantes ajoute de l'acide carbonique à l'eau si bien que le pH nocturne du lac Georges est considérablement inférieur à celui du lac Edouard. » L'auteur ne donne malheureusement pas de chiffre. Mais la variation journalière de pH qu'il a constatée dans le lac Georges doit être supérieure à 1 unité. A Java, Busschiel (1938) signale des variations quotidiennes du pH atteignant 2,4. Il est évident que les organismes ne demeurent pas indifférents à cette variation continuelle de la réaction du milieu. Par conséquent, l'augmentation de l'alcalinité de l'eau, dans une certaine limite, est sans aucun doute un facteur favorable, parce qu'elle aide à neutraliser les variations du pH.

L'influence de ce phénomène se marque surtout lorsqu'on considère non seulement la surface de l'eau, mais toute sa masse. On sait que dans les couches superficielles d'un lac, la photosynthèse consomme de l'acide carbonique dissous et décompose les carbonates augmentant le pH, tandis que dans les eaux profondes, la respiration des animaux et l'activité des bactéries libère de l'acide carbonique abaissant le pH. Par conséquent, l'eau d'un lac n'est jamais équilibrée au point de vue chimique. Pour être en équilibre stable, une eau d'alcalinité déterminée doit contenir une quantité déterminée d'acide carbonique libre et posséder un pH également déterminé. Dans un lac les couches superficielles contiennent toujours trop peu d'acide carbonique et ont un pH trop élevé; les couches profondes, au contraire, contiennent trop d'acide carbonique et ont un pH trop bas. Mais, dans un lac alcalin, l'acide carbonique ne se manifesterait pas, même au contact du fond: il transformerait simplement les carbonates en bicarbonates. Tandis que dans un lac à eau plus douce, l'acide carbonique libéré dans l'hypolimnion prendrait immédiatement le caractère d'acide agressif. J'en ai constaté un exemple dans le Ndalaga. Dans ce lac étudié en période de circulation des eaux, j'ai mesuré en surface plus de 6 mgr. par litre d'acide agressif. Ce gaz avait évidemment été apporté dans cette couche par les courants verticaux. Ceci indique que les habitants d'un lac à eau pure, peu alcaline, courent en période de circulation le danger d'être transportés brusquement dans une eau légèrement acide.

En se basant sur le fait qu'une eau lacustre ne possède jamais le pH ni la quantité de  $\text{CO}_2$  dissous que l'équilibre théorique supposerait, Ruttner (1932) a proposé une méthode d'évaluer la zone du lac où l'activité des plantes l'emporte sur la respiration animale. Elle est évidemment limitée vers le bas par l'endroit où se coupent les courbes théoriques et réelles du pH et du  $\text{CO}_2$  dissous. Il a constaté que la zone trophogène ainsi délimitée correspond approximativement à l'épilimnion.

Sur la stratification des phosphates, sels ammoniacaux, nitrates, nitrites, silicates, sels de fer et de manganèse nous possédons également quelques données. Comme règle générale, on peut affirmer que la concentration de tous ces corps augmente avec la profondeur. Font seuls exception les nitrates présents exclusivement dans l'épilimnion et les nitrites qu'on n'observe que dans une couche mince, dont la position n'est pas encore bien précisée.

Toutes les autres substances sont plus abondantes dans les couches profondes qu'en surface. C'est le résultat logique du cycle de la matière organique dans les lacs.

Il se déroule évidemment sous l'équateur comme chez nous. Dans les couches superficielles, grâce à la photosynthèse, les algues et les diatomées consomment des sels minéraux et les transforment en leur substance. Eventuellement, ces plantes microscopiques seront consommées par les animaux. Mais cadavres de plantes et d'animaux cessant de flotter dans la masse de l'eau, descendent lentement vers le fond où les bactéries les décomposeront en remettant en solution les corps minéraux. On constate donc dans les couches profondes de tous les lacs une concentration plus forte de toutes les substances minérales engagées dans le cycle de la matière vivante : carbonates, phosphates, silicates, corps ammoniacaux, sels de fer et de manganèse. Cet enrichissement de l'hypolimnion est particulièrement important dans les lacs à production intense, les lacs eutrophes.

A ce point de vue, les lacs équatoriaux ne nous apprennent rien de neuf. Il y a simplement lieu de noter que les valeurs y observées sont en général plus fortes que celles mesurées dans les eaux tempérées. La raison en est vraisemblablement double. En premier lieu le cycle biologique se déroule certainement plus rapidement sous l'équateur que chez nous. En second lieu, l'uniformité du climat peut amener une stagnation des eaux pendant plusieurs années et par conséquent un enrichissement anormal des eaux profondes. Les valeurs de loin les plus grandes ont d'ailleurs été observées dans le lac Kivu, lac à stagnation permanente. On y mesure dans le fond 56 mgr. par litre d'N ammoniacal et 3 mgr. par litre de P sous forme de phosphates.

Cette accumulation dans la couche profonde, non éclairée, de sels minéraux utilisables par les plantes amènerait rapidement une stérilisation du lac, si elle n'était en partie compensée par l'apport des eaux de pluie et des affluents. Il n'empêche qu'une période de stratification prolongée amène une diminution progressive de la quantité de phytoplancton. Au contraire, en période de circulation, les courants verticaux ramènent en surface des quantités considérables de corps ammoniacaux, de phosphates et de silicates et provoquent un développement subit de la flore. La chose a été particulièrement bien constatée au Tanganika par Beauchamp. Il écrit que, dans ce grand boyau de 500 km de longueur, orienté du Nord vers le Sud, la période de mélange des eaux commence à l'extrémité sud du lac, la plus éloignée de l'équateur, pour se déplacer progressivement vers le Nord. Dès qu'apparaissent les courants verticaux, le plancton se développe. Les

poisso  
du la  
saison

Cet  
capi  
produ  
C'est  
dont  
inhal  
que  
d'apr  
cher  
lacs  
strat  
une

Le  
déve  
nuit  
fond  
des  
phyt  
men

Da  
men  
sais  
des  
accu  
être  
sous  
l'épi

E

Kiv

ne s

de t

la n

tric

fond

S

ther

de l

enc

pro

BEA

BEA

poissons attirés par cette nourriture abondante se réunissent au sud du lac, suivis évidemment par les pêcheurs. Avec l'avancement de la saison, on voit les pêcheries indigènes se transporter du sud vers le nord.

Cet exemple me permet d'insister à nouveau sur l'importance capitale de la stratification thermique des lacs équatoriaux. Toute la production biologique du lac est déterminée en fait par ce facteur. C'est lui qui divise les eaux en 2 masses superposées et indépendantes, dont l'inférieure est rapidement dépourvue d'oxygène, devenant ainsi inhabitable pour un bon nombre d'organismes. C'est pourquoi, ainsi que je l'ai autrefois proposé, la classification des lacs équatoriaux d'après leur capacité de production biologique, devra certainement chercher sa base dans le type de leur stratification. Elle séparera les lacs suivant que leurs eaux ne sont pas stratifiées, présentent une stratification périodique détruite à chaque saison sèche, ou possèdent une stratification permanente.

Le premier cas est celui de lacs trop peu profonds pour qu'il s'y développe un thermocline. C'est la situation la plus favorable. Chaque nuit, les eaux sont entièrement brassées. L'oxygène est ramené jusqu'au fond. Les substances minérales remises en solution par le déroulement des processus biologiques sont ramenées dans la zone d'activité du phytoplancton. Le cycle biologique peut immédiatement recommencer.

Dans le second cas, le lac est, relativement à sa surface, suffisamment profond pour que les eaux se stratifient. Comme, pendant la saison sèche, les courants verticaux produits par le refroidissement des eaux de surface ramènent dans la couche éclairée les sels minéraux accumulés dans le fond, la production biologique de ces lacs pourra être encore assez bonne. Mais, les animaux s'y trouveront toujours sous la menace d'une asphyxie brutale, provoquée par le mélange de l'épilimnion et des couches dépourvues d'oxygène.

Enfin, la troisième catégorie ne comprend jusqu'à présent que le Kivu, lac à stratification permanente. Les eaux profondes, plus lourdes, ne se mélangent jamais avec le restant du lac, constituent une sorte de trappe où viennent s'accumuler les produits ultimes du cycle de la matière vivante. C'est autant de perdu pour les couches productrices. De sorte que le lac tout entier est stérilisé par sa couche profonde.

Sur cette première classification des lacs suivant leur stratification thermique, viendront se greffer les divisions provoquées par la nature de l'eau, la taille, la profondeur du lac, etc. Mais, nous ne pouvons encore préciser suffisamment l'influence directe de ces facteurs sur la productivité biologique du lac. C'est le rôle des recherches futures.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BEADLE, L. C., 1932 a. — Observations on the bionomics of some East African swamps. *Journ. Lin. Soc. Zool.*, XXXVIII.  
BEADLE, L. C., 1932 b. — The waters of some East African Lakes in relation to their flora and fauna. *Ibidem.*

- BEAUCHAMP, 1939. — Hydrology of Lake Tanganyika. *Manuscrit.*
- BUSSCHIEL, 1933. — Stoffwechsel in tropischen Teich. *Arch. f. Hydrob.*, suppl. XVI.
- CARTER, G. S., 1934. — The freshwaters of the rain-forest areas of British Guiana. *Journ. Lin. Soc. Zool.*, XXXIX.
- CARTER, G. S. et BEADLE, L. C., 1930. — Report of an expedition to Paraguay and Brazil in 1926-27. 1. Physico-chemical Nature of the environment. *Journ. Lin. Soc. Zool.*, XXXVII.
- CUNNINGTON, W. A., 1920. — The Fauna of the African Lakes. *Proc. Zool. Soc. London.*
- DAMAS, H., 1937. — Recherches hydrobiologiques dans les lacs Kivu, Edouard et Ndalaga. *Inst. des Parcs nationaux Bruxelles.*
- DAMAS, H., 1938. — La stratification thermique et chimique des lacs Kivu, Edouard et Ndalaga (Congo Belge). *Inter. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie (I. V. L.) Congrès de Paris 1937.*
- DAMAS, H., 1938. — Quelques caractères écologiques de 3 lacs équatoriaux. *Ann. Soc. R. Zool. Belgique* LXVIII.
- DOWNES, 1911. — A study of the water supplies of the Isthmus of Panama. *Proc. Med. As. of Isthmus of Panama*, III.
- GANAPATI, S. V. et PADMANABHA PILLAI, K., 1936. — Organic matter in a tropical Lake in South India. *Archiv. f. Hydrob.*, XXX.
- GRAHAM, M., 1929. — The Victoria Nyanza and its Fisheries. *Crown Agents for the Colonies London.*
- JENKIN, P. M., 1932. — Reports on the Percy Sladen Expedition to some Rift Valley Lakes in Kenya. 1. Introductory account of the biological survey of five freshwater and alkaline lakes. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 10, IX.
- JENKIN, P. M., 1936. — Idem. 7. Summary of the ecological results, with special reference to the alkaline lakes. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, ser. 10, XVIII.
- OYE, P., van, 1922. — Einteilung der Binnengewässer Javas. *Int. Rev. d. ges. Hyd. u. Hydr.*, X.
- OYE, P., van, 1927. — Le potamoplancton du Ruki au Congo Belge. *Int. Rev. d. ges. Hyd. u. Hydr.*, XVI.
- RUTTNER, F., 1931. — Hydrographische und Hydrobiologische Beobachtungen aus Java, Sumatra und Bali. *Arch. f. Hydrob.*, suppl. VIII.
- RUTTNER, F., 1937. — Stabilität und Umschichtung in tropischen und temperierten Seen. *Arch. f. Hydrobiol.*, suppl. XV.
- RAGHAVACHARI, T. N. S. et GANAPATI, S. V., 1929. — Some observations on the water of the Red Hills lake at Madras. *Ind. II. Mad. Res.*, XVI.
- STAPPERS, 1913. — Exploration hydrographique et biologique des lacs Tanganyika et Moero. Répertoire général. Vromant, Bruxelles.
- THIENEMANN, A., 1930. — Die Deutsche Limnologische Sunda Expedition. *Deutsche Forschung — aus der arbeit der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.*
- THIENEMANN, A. Depuis 1930. — «Tropische Binnengewässer» en cours de publication.
- THIENEMANN, A., 1931. — Tropische Seen und Seetypenlehre. *Archiv. f. Hydrob.*, suppl. IX.
- WORTHINGTON, E. B., 1929. — A report on the Fishing survey of lakes Albert and Kioga. *Crown agents for the Colonies London.*
- WORTHINGTON, E. B., 1930. — Observations on the temperature, etc. of the Victoria and Albert Nyanzas. *Inter. Rev. d. ges. Hyd. u. Hydr.*, XXIV.
- WORTHINGTON, E. B., 1932. — A report on the Fisheries of Uganda. *Crown Agents for the Colonies. London.*
- WORTHINGTON, E. B. et BEADLE, L. C., 1932. — Thermoclines in tropical lakes. *Nature*, CXXXIX, p. 55.