

Hulde aan de Erevast Secretaris

JEAN-JACQUES SYMOENS

Hommage au Secrétaire perpétuel honoraire

Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer

1995

Essai de caractérisation des lacs du Rwanda par leur communauté phytoplanctonique

par

Jean-Pierre DESCY

Chargé de cours aux Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix (Namur)



Y. VERHASELT, J.-P. DESCY, R. LEENAERTS, E. ROBBRECHT, J. SEMAL

MOTS-CLÉS. — Ecologie ; Lacs ; Phytoplancton ; Rwanda.

RESUME. — La communauté phytoplanctonique de neuf lacs du Rwanda (Afrique centrale) a été caractérisée à partir de trois campagnes d'échantillonnage à différentes saisons, en 1986-1987. Comme l'écologie de ces lacs est encore insuffisamment connue, on a tenté d'établir leurs principales caractéristiques écologiques à partir des communautés phytoplanctoniques. Une analyse factorielle des correspondances appliquée aux estimations d'abondance des taxons algaux montre une nette séparation entre des assemblages dominés par des diatomées et ceux dominés par des algues bleues. La classification des lacs provenant de ce traitement de données a été utilisée comme base pour discuter leur écologie. Il est proposé que la composition phytoplanctonique soit déterminée avant tout par des facteurs physiques, en particulier par le régime de mélange de la masse d'eau, et ensuite par la disponibilité en nutriments. Les conclusions sont comparées avec celles d'un autre inventaire effectué dans les années cinquante.

SAMENVATTING. — Karakterisering van de Rwandese meren op grond van hun fytoplanktongemeenschap. — De fytoplanktongemeenschap van negen Rwandese meren (Centraal-Afrika) werd gekarakteriseerd op grond van drie monstercampagnes. Deze vonden plaats in 1986-1987, telkens in een ander seizoen. Vermits de kennis van de ecologie van de meren nog vrij beperkt is, werd gepoogd hun voornaamste ecologische kenmerken via hun fytoplanktongemeenschap vast te stellen. Een correspondentie-analyse toegepast op de schattingen m.b.t. de abundantie van algentaxa toont een duidelijke scheiding aan tussen door kiezelalgen gedomineerde assemblages en assemblages gedomineerd door blauwwieren. De uit deze informatieverwerking voortvloeiende merenclassificatie vormde de basis voor de bespreking van hun ecologie. Men gaat ervan uit dat de fytoplanktongemeenschap in de eerste plaats bepaald wordt door fysische factoren, meer bepaald door het mengregime van de watermassa, en in de tweede plaats door de beschikbaarheid van nutriënten. De bevindingen worden vergeleken met deze van een ander onderzoek uitgevoerd in de jaren vijftig.

SUMMARY. — *Characterization of the Rwandan lakes based on their phytoplankton community.* — The phytoplankton community of nine lakes of Rwanda (Central Africa) has been characterized on the basis of three sampling series at different seasons in the years 1986-1987. Since the ecology of the lakes is still incompletely known, an attempt has been made to elucidate their main ecological characteristics through their phytoplankton community. A correspondence analysis performed on abundance estimates of the algal taxa shows a clear separation of assemblages dominated by diatoms and those dominated by Cyanobacteria. The lake classification arising from the data processing has been used as a basis for discussing their ecology. It is proposed that the phytoplankton composition is primarily determined by physical factors, particularly by the pattern of water column circulation, and secondly by nutrient availability. The conclusions are compared with those of another survey of these lakes carried out in the fifties.

Introduction

En 1952, H. Damas, professeur à l'Université de Liège, partait au Rwanda pour une mission de sept mois qui devait être consacrée à l'étude limnologique de plusieurs lacs rwandais. Cette étude se situait, déjà à cette époque, dans une problématique d'exploitation rationnelle basée sur la connaissance du milieu naturel (DAMAS 1953, 1954). Les publications de H. Damas, «Les lacs du Rwanda et leurs problèmes» (DAMAS 1953), «Etude limnologique de quelques lacs rwandais» (DAMAS 1954a, b ; 1955), sont encore actuellement des modèles du genre. Ces ouvrages contiennent une information très riche, très complète, interprétée avec un grand soin et une égale rigueur, à travers lesquels transparaît toutefois la passion de l'auteur pour son travail. Cet intérêt pour les milieux aquatiques, impliquant à la fois les connaissances et la personnalité du chercheur, se retrouve souvent dans la tradition limnologique belge : les travaux de J.-J. Symoens, dont «Les eaux douces de l'Ardenne et des régions voisines : les milieux et leur végétation algale» (SYMOENS 1957), en sont un autre exemple.

Plusieurs travaux ont suivi ceux de Damas : l'exploration des grands lacs, dont le lac Kivu (VERBEKE 1957), une étude des lacs de l'Akagera moyenne (KISS 1976) et enfin, dans les années 80, une série d'études se situant très clairement dans des projets d'aménagement de pêcheries, en particulier sur les lacs Ihéma et Muhazi (PLISNIER 1990, MUKANKOMEJE 1992, MUKANKOMEJE *et al.* 1993). Parmi celles-ci, un inventaire à grande échelle a été réalisé, l'étude BUNEP, dont les résultats concernant les peuplements piscicoles et les potentialités de leur

exploitation ont été publiés par MICHA & FRANK (1992). Le présent travail est basé sur d'autres données, essentiellement algologiques, réunies au cours de l'étude BUNEP, et qui n'avaient jusqu'à présent fait l'objet que d'un traitement partiel (KANANGIRE 1988). La démarche qui préside à notre analyse est la suivante : puisque les caractéristiques abiotiques des lacs inventoriés sont encore incomplètement connues, on va tenter de les caractériser d'après leur communauté phytoplanctonique, en se basant sur les connaissances actuelles sur l'écologie du phytoplancton. Enfin, on fera largement référence aux conclusions de DAMAS (1955), afin de répondre aux questions posées par cet auteur au terme de son analyse.

Cadre géographique

Les lacs inventoriés sont ceux décrits par MICHA & FRANK (1992), c'est-à-dire (fig. 1) deux lacs de la région volcanique du nord-ouest du Rwanda (L. Bulera et L. Luhondo), trois lacs de la dépression du Bugesera, au sud du pays (L. Mugesera, L. Sake, L. Bilira), trois lacs situés dans la plaine de l'Akagera (L. Rwampanga, L. Cyambwe, L. Nasho) et enfin le lac Muhazi, au centre du pays. La plupart de ces lacs sont situés dans la plaine d'inondation des principales rivières, et certains d'entre eux sont en connexion étroite, permanente, avec celles-ci. Ainsi, les lacs Rwampanga et Nasho sont en communication avec l'Akagera par des canaux ; les lacs du Bugesera sont, par contre, séparés de la Nyabarongo par des marais à papyrus (BUNEP 1988).

Les lacs de la région des volcans et ceux du Bugesera, ainsi que le Muhazi, faisaient partie de l'inventaire de DAMAS (1954a, b). Nous ne reprenons pas les lacs Rugwero et Ihéma, pour lesquels nous ne disposons pas de données algologiques suffisantes et comparables.

Données physico-chimiques

Les analyses réalisées dans le cadre de l'étude BUNEP, au cours de quatre campagnes saisonnières, de 1986 à 1987, portaient sur de nombreux paramètres. Cependant, les techniques utilisées n'ont pas permis d'acquies des données suffisamment fiables pour certains d'entre eux : par exemple, on ne dispose que de très peu de données sur les nutriments dissous et totaux. Après une sélection effectuée dans les résultats analytiques, les données abiotiques n'apportent guère de compléments d'information par rapport aux études antérieures. Une syn-

thèse des valeurs retenues pour caractériser les lacs est donnée aux tableaux 1 et 2.

Tableau 1

Caractéristiques physiques des neuf lacs rwandais considérés. Zmax est la profondeur maximale, Zmoy la profondeur moyenne, Zs la profondeur de disparition du disque de Secchi, k' le coefficient d'extinction vertical de la lumière estimé d'après Zs, Zeu l'épaisseur de la zone euphotique, Zm la profondeur de mélange

	Altitude m	Superficie km ²	Zmax m	Zmoy m	Zs m	k' m ⁻¹	Zeu m	Zm/Zeu	Stratification prolongée
L. Bulera	1862	55	173	100	4,9	0,4	11,3	0,5-14,3	oui
L. Luhondo	1764	28	68	40	1,0	2,0	2,3	1,3-2	oui
L. Muhazi	1443	34	13	10	0,7	3,1	1,5	2,7-6,7	non
L. Mugesera	1374	54	3,8	3	0,4	5,7	0,8	3,7	non
L. Bilira	1350	6	6,5	5,5	0,5	4,3	1,1	5,1	non
L. Sake	1350	20	4,3	4	0,7	3,1	1,5	2,7	non
L. Nasho	1300	13,5	6,3	4,2	0,6	3,5	1,3	3,2	non
L. Rwampanga	1300	9,5	7	5,2	0,8	2,5	1,8	2,8	non
L. Cyambwe	1290	19,2	6,7	4,1	0,6	3,5	1,3	3,1	non

Tableau 2

Caractéristiques physico-chimiques des neuf lacs rwandais considérés. Cond. est la conductivité de l'eau, TAC l'alcalinité totale de l'eau. Les valeurs mises entre parenthèses sont considérées comme douteuses

	Cond. μS/cm	pH	TAC még l ⁻¹	Ca++ mg l ⁻¹
L. Cyambwe	110	6,8	1,3	7,0
L. Rwampanga	111	7,3	1,7	5,6
L. Bulera	115	7,4	1,1	5,8
L. Sake	160	8,4	(0,9)	12,2
L. Bilira	191	(7,7)	1,4	11,1
L. Luhondo	258	8,0	1,1	16,3
L. Mugesera	284	8,2	1,2	14,9
L. Nasho	325	7,5	2,0	16,4
L. Muhazi	533	7,9	2,3	61,2

L'analyse de ces valeurs montre que l'on peut classer les neuf lacs en trois catégories, sur base de leurs caractéristiques physiques.

Un premier groupe est constitué des deux lacs de la zone volcanique, situés à une altitude d'environ 1800 m et suffisamment profonds

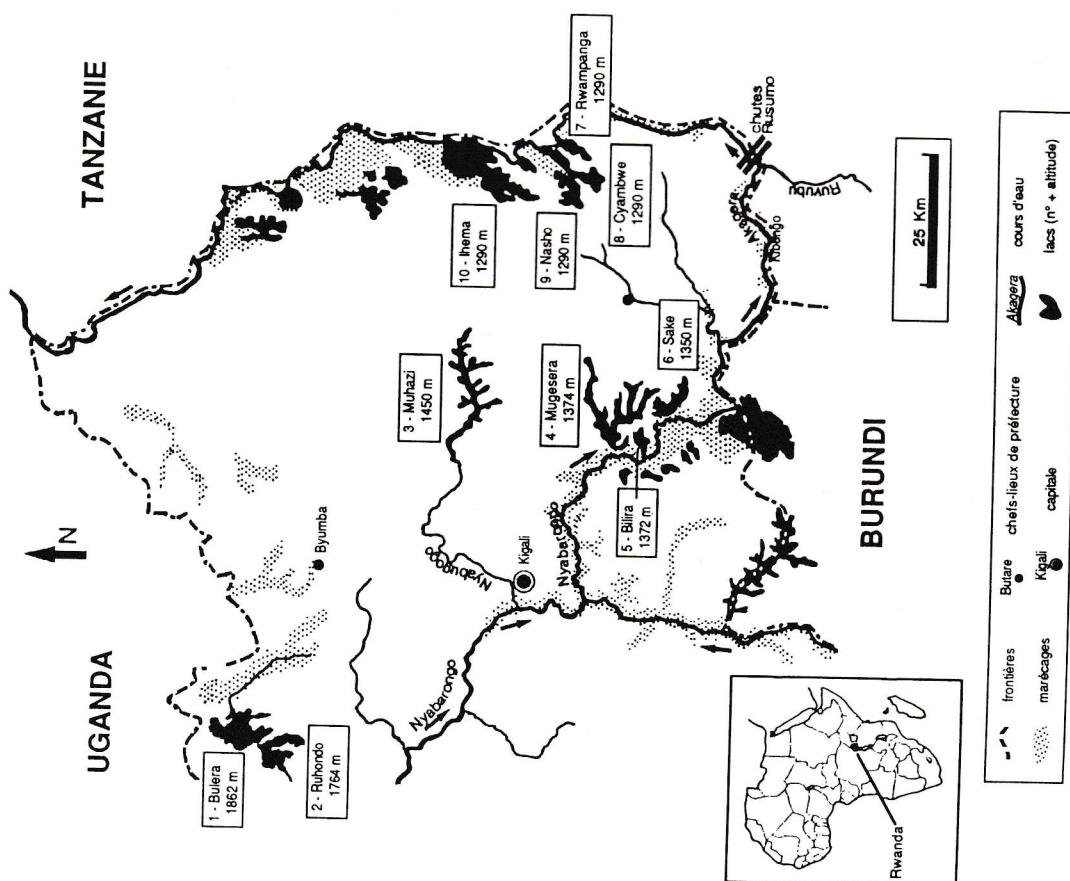


Fig. 1. — Carte du Rwanda, avec la situation des lacs étudiés.

pour présenter des périodes de stratification prolongée entrecoupées de périodes de mélange. Ainsi, au cours de l'étude BUNEP, le lac Bulera a présenté, à trois reprises, une stratification avec la limite inférieure de la zone de mélange entre 5 et 10 m et, lors de la première campagne (en petite saison sèche), une période de circulation complète ($Z_m = 173$ m). Par contre, le lac Luhondo a chaque fois présenté une zone de mélange restreinte à 3 - 5 m.

Un deuxième groupe est formé par les lacs de plaine de la Nyabarongo et de l'Akagera, qui sont peu profonds et où la différence entre la température de surface et celle du fond est faible. On peut donc supposer qu'ils ont un régime polymictique proche de celui du lac George, Ouganda (HOWARD-WILLIAMS & GANF 1981) ou du lac Ihéma (KISS 1976), c'est-à-dire une stratification diurne alternant avec un mélange en fin de nuit ou lors d'épisodes venteux. Pour cette raison, la profondeur de mélange a été estimée égale à la profondeur moyenne pour l'estimation du rapport Z_m/Z_e : il est donc clair que ce rapport n'est pas constant et qu'il peut être plus faible en situation de stratification.

Enfin, le lac Muhazi forme un cas à part, comme on le sait d'après les études plus approfondies qui y ont été réalisées (MUKANKOMEJE *et al.* 1993) : son régime est polymictique, mais les périodes de stratification peuvent durer plusieurs jours ; après un mélange dû au vent, la stratification se rétablit en quelques heures.

En ce qui concerne la transparence des eaux, le lac Bulera se distingue nettement des autres lacs, sans doute à cause de sa productivité réduite, liée à sa profondeur plus grande.

Le classement des lacs en fonction du degré de minéralisation de leurs eaux est différent (tableau 2) : en effet, certains lacs peu profonds sont aussi faiblement minéralisés que le lac Bulera ; à l'opposé, le lac Muhazi, alimenté par des affluents et des sources à relativement haute teneur en sels dissous, se distingue de tous les autres.

Ce constat physico-chimique ne diffère pas de celui de DAMAS (1954b) et l'on peut regretter que des études récentes n'aient pas porté d'éléments fondamentalement nouveaux, qui auraient été utiles pour évaluer la productivité de ces milieux. Ainsi, des valeurs de nutriments dissous et totaux manquent, ainsi que des mesures de chlorophylle *a*.

Les communautés phytoplanctoniques

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A partir d'échantillons récoltés en surface entre octobre 1986 et avril 1987, fixés au formol et concentrés par décantation, un examen semi-quantitatif a été effectué, sous forme d'une estimation de l'abondance des taxons : 1 pour un taxon peu représenté, 3 pour un taxon fréquent, 5 pour un taxon dominant. Le niveau d'identification des taxons était généralement l'espèce (Cyanobactéries, Chlorophycées, diatomées) ou le genre (Euglenophycées, Dinophycées, desmidiées). Les principaux ouvrages de détermination utilisés étaient ceux de COMPIÈRE (1974-1977) et de KOMAREK & FOTT (1983). Dans le cas du lac Muhazi, pour lequel on disposait de données d'abondance absolue et de biomasse, ces valeurs ont été exprimées dans le même système de notation simplifié.

On a ensuite procédé à un traitement des données par analyse factorielle des correspondances (AFC), grâce à un programme inspiré de LEBART *et al.* (1979). Préalablement au traitement, le tableau de relevés a été simplifié en supprimant les taxons observés une seule fois ou en effectuant des regroupements au niveau du genre. On a obtenu ainsi une matrice de données brutes comportant 25 «objets» (3×8 lacs + un relevé «synthétique» pour le lac Muhazi) et 103 «variables» (26 Cyanobactéries, 3 Dinophycées, 1 Cryptophycée, 5 Euglenophycées, 15 diatomées, 47 Chlorococcales et 6 desmidiées). On peut mentionner ici que le nombre de taxons dans les différents groupes d'algues est représentatif de la diversité de ces groupes au sein du plancton, sauf pour les desmidiées, qui présentent visiblement une diversité spécifique élevée dans certains lacs. Enfin, le choix de n'intégrer dans l'analyse qu'un seul relevé synthétique du lac Muhazi est justifié par le fait que ce lac a été étudié plus tard (de 1988 à 1990), de façon plus approfondie, et qu'il était impossible de choisir des relevés correspondant à ceux des autres lacs. Dès lors, cet échantillon composite a été introduit dans le seul but de situer le Muhazi parmi les petits lacs rwandais étudiés.

RÉSULTATS

Les résultats de l'AFC sont présentés sous forme de deux diagrammes en trois dimensions correspondant à l'ordination des points représentant les variables ou les objets dans l'espace des trois premiers

axes factoriels. Les pourcentages d'inertie de ces trois premiers axes ne sont pas très élevés (pourcentage cumulé : 32,7%), ce qui témoigne d'une forte dispersion des données. Celle-ci n'est pas étonnante, puisque le traitement est réalisé sur l'ensemble des campagnes, intégrant donc la variation temporelle.

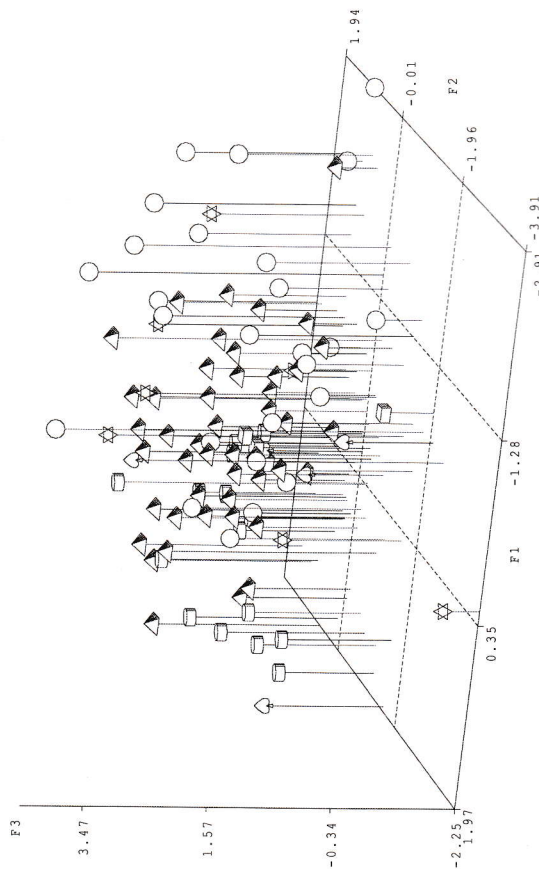


Fig. 2. — Analyse factorielle des correspondances sur les relevés de phytoplancton des neuf lacs rwandais étudiés : ordination des taxons dans l'espace des trois premiers facteurs. Cylindres : Cyanobactéries ; sphères : Chlorococcales ; pyramides : Dinophycées ; étoiles : desmidiées ; piques : Euglénophycées.

Le premier diagramme (fig. 2) reproduit l'ordination des taxons algaux, identifiés simplement par un symbole se rapportant à la catégorie taxonomique à laquelle ils appartiennent. On remarque d'emblée une discrimination nette entre les diatomées (cylindres, partie gauche du diagramme) et certaines Cyanobactéries (sphères, partie droite du diagramme), les Chlorococcales (pyramides) et d'autres Cyanobactéries occupant la partie centrale. Cette disposition des groupes algaux est représentative de leur développement dans les différents lacs : certains sont bien caractérisés, de façon temporaire ou permanente, par un assemblage à dominance de diatomées, d'autres par la dominance souvent constante de Cyanobactéries. D'autre part, les Chlorococcales sont plutôt ubiquistes, à quelques exceptions près. Les taxons appartenant aux autres catégories d'algues ne s'individualisent pas de façon très nette.

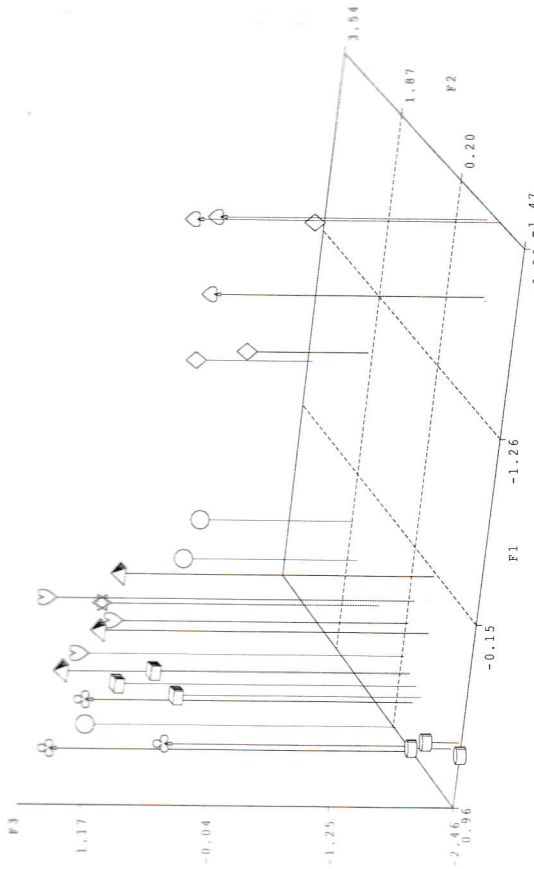


Fig. 3. — Analyse factorielle des correspondances sur les relevés de phytoplancton des neuf lacs rwandais étudiés : ordination des lacs dans l'espace des trois premiers facteurs. Cylindres : L. Nasho ; triangles : L. Mugesera ; cubes : L. Bilira ; pyramides : L. Cyambwe ; cœurs : L. Sake ; étoile : L. Muhazi ; sphères : L. Bulera ; losanges : L. Rwampanga.

Le second diagramme (fig. 3) permet de décrire les assemblages caractéristiques des lacs.

Tout d'abord, un groupe assez compact, sur la gauche, est formé par la plupart des lacs peu profonds (Sake, Bilira, Mugesera, Cyambwe, Muhazi) ; leur communauté algale présente peu de variations dans le temps, ce qui est indiqué par le fait que les trois symboles désignant un même lac sont proches ; elle est dominée par des Cyanobactéries à très petites cellules ou à filaments minces, à savoir principalement *Microcystis holsatica* Lemm., *M. elachista* (W. & G. S. West) Compère, *Merismopedia punctata* Mey., *Limnothrix limnetica* Lemm., ... accompagnées de nombreux taxons de Chlorococcales. Les diatomées y sont rarement bien représentées, à une exception près, celle du lac Bilira en petite saison sèche, où on trouve en abondance *Cyclotella stelligera* Cl. & Grun. Pour le lac Muhazi, ces petites Cyanobactéries sont effectivement abondantes, mais, vu leur très petite taille, elles ne représentent qu'une faible partie de la biomasse qui, rappelons-le, est dominée par deux espèces, *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. et *Ceratium hirundinella* (O.F. Müll.) Duj. (MUKANKOMEJE *et al.* 1993).

Deux lacs peu profonds se singularisent par rapport à ce premier groupe :

— Le lac Nasho, qui doit sa position rapprochée du plan F1-F2 à la présence de Cyanobactéries du genre *Nodularia* ; cette différence mise à part, la composition de son phytoplancton est proche de celle du groupe précédent ;

— Le lac Rwampanga, lui aussi présentant une faible variabilité de sa composition phytoplanctonique, qui est cependant remarquablement différente de celle des lacs de la même région ; elle se caractérise par l'abondance des diatomées, en particulier *Eunotia zasuminensis* (Cabejsz.) Korner (uniquement dans ce lac !), *Synedra acus* Kütz., *Aulacoseira ambigua* (Grun.) O. Müll., *A. granulata* (Ehr.) Ralfs et var. *angustissima* O. Müll. ; les desmidiées y sont également abondantes et variées, alors que les Cyanobactéries y sont nettement moins représentées ; enfin, les Chlorococcales y sont assez diversifiées.

En position centrale, on trouve le lac Bulera ; les deux symboles proches correspondent à des échantillons récoltés en période de stratification ; le symbole plus éloigné, sur le plan F1-F2, est celui de l'échantillon pris en petite saison sèche (période de circulation profonde). Le phytoplancton de ce lac se distingue très nettement par la faible représentation des Cyanobactéries et des Chlorococcales, par la diversité (relative) des diatomées des genres *Cyclotella*, *Aulacoseira* et *Synedra*. *Synedra acus*, ainsi que la Dinophycée *Ceratium hirundinella*, sont plus abondantes en période de stratification. De plus, les densités algales y sont nettement plus faibles qu'ailleurs.

Enfin, deux échantillons du lac Luhondo occupent une position intermédiaire entre le Bulera et le groupe des lacs peu profonds, alors que le troisième échantillon est tout à fait au sein de ce groupe. Ceci résulte de la variabilité de sa composition algale : le premier échantillon, le plus proche du centre du diagramme, se caractérise par une dominance des diatomées (surtout *Cyclotella stelligera*) et une faible représentation des Cyanobactéries ; le second est proche du premier, mais comporte plus de Cyanobactéries, dont *Limnothrix linnetica*, *Merismopedia punctata*, *Microcystis aeruginosa* ; enfin, le troisième prélèvement contient un phytoplancton tout à fait similaire à celui des lacs peu profonds de plus basse altitude.

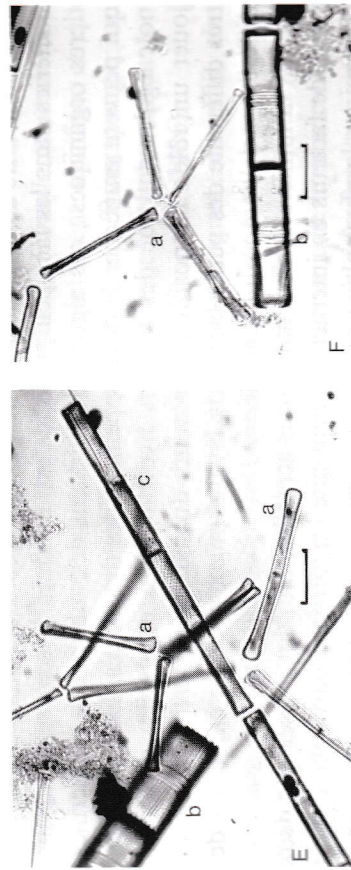
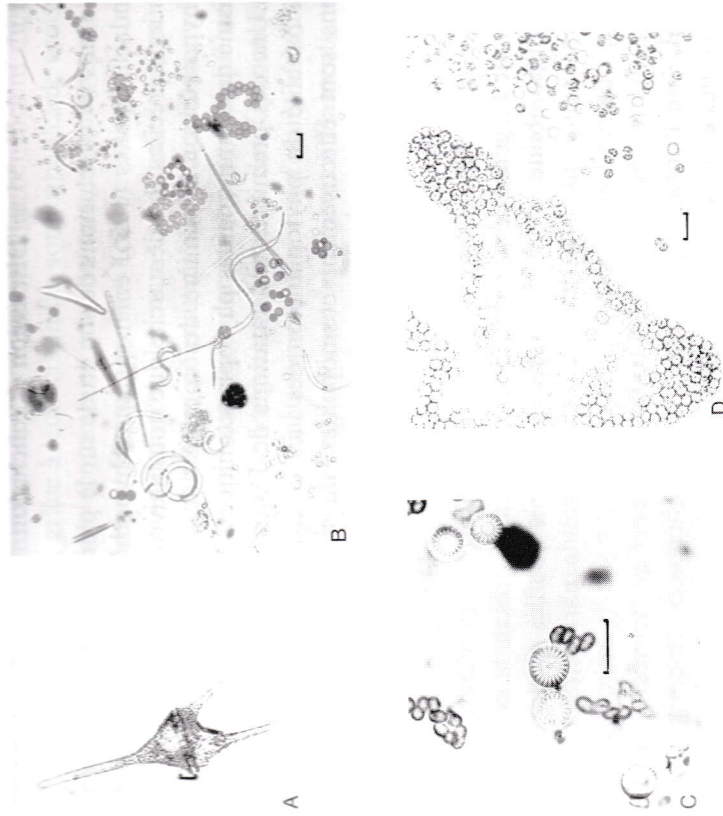


Fig. 4. — Illustration de quelques composants du phytoplancton des lacs étudiés (trait d'échelle = 10 µm) : A. *Ceratium hirundinella* (Lac Bulera) ; B. Cyanobactéries du lac Cyambwe ; C. *Cyclotella stelligera* (Lac Blira) ; D. *Microcystis aeruginosa* (Lac Luhondo) ; E. Diatomées du Lac Rwampanga : a. *Eunotia zasuminensis* ; b. *Aulacoseira granulata* ; c. *A. granulata* var. *angustissima* ; F. Diatomées du Lac Rwampanga : a. *Eunotia zasuminensis* ; b. *Aulacoseira ambigua*.

Discussion et conclusion

Dans les conclusions de son étude sur le plancton de quelques lacs rwandais, DAMAS (1955) émet quelques hypothèses en réponse à des questions précises. La démarche que nous suivrons sera de réexaminer ces hypothèses à la lumière des connaissances actuelles sur le déterminisme des communautés phytoplanctoniques.

Une des premières constatations de Damas est la faible diversité et la banalité du phytoplancton des lacs inventoriés. Si beaucoup de taxons sont effectivement cosmopolites, de sorte qu'il n'y a pas à proprement parler de microflore algale tropicale (voir la discussion de KALFF & WATSON 1986), la diversité de ces lacs est relativement élevée : nos relevés complets comportent quelque 140 taxons (dont 41 Cyanobactéries et 62 Chlorococcales), alors que le niveau de détermination a été limité au genre dans certaines classes. Les progrès de la taxonomie et la disponibilité d'ouvrages récents et très fouillés pour certains groupes expliquent sans doute pour une grande part cette disparité entre les observations de Damas et les nôtres.

Une autre observation de DAMAS (1955) est que la microflore des lacs varie de l'un à l'autre, alors que les différences de composition chimique des eaux sont faibles. Il note cependant, de façon très pertinente, que le pH élevé des lacs peu profonds et productifs s'explique par la pullulation des algues qui, par leur photosynthèse, contribuent au maintien de conditions alcalines. De plus, la dominance des Cyanobactéries dans les lacs peu profonds est attribuée à la présence de matières organiques ; ces algues produiraient des substances «ectocrines» qui peuvent empêcher le développement des diatomées. Enfin, l'auteur note également que des facteurs hydrologiques et physiques doivent jouer un rôle : l'exposition aux vents du lac Rugwero par exemple, très différente des petits lacs de la Nyabarongo, pourrait expliquer des différences de composition algale.

A la lumière des connaissances actuelles, on peut penser que deux types de facteurs en interaction aient une importance particulière pour déterminer le phytoplancton : tout d'abord, les *facteurs physiques*, en particulier le régime de circulation-stratification lié à la profondeur, à la superficie et à l'exposition aux vents. Ce régime conditionne la lumière reçue par les algues, leur maintien en suspension, la disponibilité en éléments nutritifs. Il constitue la principale explication de la discrimination diatomées-Cyanobactéries en milieu eutrophe. En effet, les milieux turbides et turbulents et les périodes de circulation sont

favorables à une dominance des diatomées : elles bénéficient du maintien en suspension et, grâce à leur sciaphilie, sont capables de croissance rapide à faible lumière (comme en cas de circulation sous la zone photique ; voir notamment REYNOLDS 1994). En revanche, des milieux stratifiés et/ou stables sont favorables aux Cyanobactéries, même si la stratification est intermittente, pourvu qu'elle présente une relative stabilité. On pourrait ajouter que, vu le caractère polymictique des lacs peu profonds et l'absence de longue stratification, les Cyanobactéries à vésicules gazeuses sont très peu représentées (sauf dans le Muhazi) ; par contre, les petites formes coccoïdes et les espèces à filaments minces sont très favorisées.

Nous retiendrons donc, comme première hypothèse, que la dominance de Cyanobactéries dans les petits lacs peu profonds de la Nyabarongo et de l'Akagera s'explique par le fait qu'ils sont la plupart du temps stratifiés, bien qu'en principe polymictiques (si un mélange a lieu suite à l'effet du vent, la stratification se rétablit rapidement). La plupart des diatomées en sont exclues à cause de la sédimentation, sauf certaines d'entre elles, comme *Cyclotella stelligera* qui, grâce à son rapport surface-volume relativement élevé ($S/V = 1,2-1,4 \mu\text{m}^{-1}$), peut tirer parti de périodes de circulation plus importantes (c'est sans doute le cas dans le lac Bilira en petite saison sèche). Quant aux particularités de la composition algale du lac Rwampanga, elles s'expliquent sans doute par la connexion avec la rivière Akagera, qui doit favoriser le maintien d'une turbulence suffisante, favorable aux diatomées. En faveur de cette hypothèse, on peut citer le fait qu'*Eunotia zasiminensis*, abondante dans ce lac, est une diatomée fortement silicifiée, et que les *Aulacoseira*, également bien représentées dans le Rwampanga, sont connues pour dépendre étroitement du mélange turbulent pour leur maintien en suspension (voir notamment KILHAM *et al.* 1986).

Le rôle de la lumière est également à souligner : en effet, tous ces lacs peu profonds sont turbides (la turbidité étant partiellement due au développement du phytoplancton) et ont un rapport moyen Z_m/Z_e proche de 3 ou supérieur. Ceci signifie que le plancton dans une colonne d'eau turbulente n'est exposé à la lumière que pendant une fraction de temps au cours d'un épisode de mélange. Or, la petite taille des éléments du plancton, soulignée par DAMAS (1955), confère aux cellules et aux minces filaments un rapport surface/volume élevé, et en fait ainsi des antennes efficaces pour capter la lumière (REYNOLDS 1994), en même temps qu'elle leur procure une bonne flottabilité, suffisante dans des lacs polymictiques à stratification instable.

Le rôle des *facteurs chimiques* est aussi à mettre en évidence. Le pH élevé des lacs peu profonds doit, comme l'entrevoit DAMAS (1955), être un des facteurs explicatifs de la dominance des Cyanobactéries dans les lacs peu profonds et eutrophes. Ces «algues» possèdent en effet un métabolisme du carbone inorganique particulièrement efficient, qui leur confère, à pH élevé, un avantage vis-à-vis des autres algues (SHAPIRO 1990) : cette propriété expliquerait en grande partie leur dominance fréquente dans les milieux eutrophes. On peut ajouter que les Cyanobactéries sont considérées comme compétiteurs supérieurs dans les milieux où le rapport azote/phosphore est relativement bas. Si l'on ne possède pas de données sur ces nutriments, on sait que les lacs peu profonds, grâce aux mélanges fréquents, bénéficient d'un important recyclage interne des nutriments, en particulier le phosphore, qui diffuse à partir des sédiments en période de stratification (HOWARD-WILLIAMS & GANF 1981). La forte disponibilité en phosphore dans ces lacs explique leur forte productivité algale, qui entraîne un appauvrissement en CO₂ favorable aux Cyanobactéries. *In fine*, ce sont donc encore les facteurs physiques qui créent les conditions de croissance des algues, et le métabolisme de ces dernières qui contribue à maintenir un pH diurne élevé.

Vu la faible représentation des Cyanobactéries à hétérocystes, fixatrices d'azote (seul le genre *Anabaenopsis* est assez fréquent), on peut penser que ces petits lacs ne sont pas ou peu carencés en azote inorganique. Toutefois, le lac Nasho pourrait faire exception : les *Nodularia* sont en effet des espèces à hétérocystes, bien développées dans ce lac.

Par rapport aux lacs de la Nyabarongo et de l'Akagera, le lac Muhazi est assez différent, même si la composition floristique de son phytoplancton est similaire. En effet, on sait, d'après les études de MUKANKOMEJE *et al.* (1993), que la biomasse algale est dominée par *Microcystis aeruginosa*, Cyanophycée coloniaire dont les cellules contiennent des vésicules gazeuses, et *Ceratium hirundinella*, unicellulaire flagellé de grande taille. Ces deux espèces sont typiques de milieux stratifiés où la migration verticale active constitue un avantage pour une utilisation optimale de la lumière et des nutriments : elles sont donc d'excellents indicateurs de conditions de stratification stable, se rétablissant rapidement à une profondeur optimale si un mélange se produit suite à l'action du vent. D'autre part, il semble bien établi que la biomasse algale du lac Muhazi ne soit pas carencée en nutriments, sauf dans la partie est du lac où, du fait de la profondeur plus grande, la stratification est plus stable.

La situation est évidemment toute différente dans le lac Bulera, ainsi que l'AFC le met en évidence, en particulier en période de stratification. A cette période, les espèces dominantes sont *Ceratium hirundinella* et *Synedra acus*, très longue et mince diatomée. Cette dernière espèce est connue pour sa compétitivité dans les milieux où le rapport silice/phosphore est élevé (KULHAM *et al.* 1986), autrement dit pour sa grande efficacité d'utilisation du phosphore à faible concentration. On peut en déduire qu'il y aurait une carence marquée en phosphore dans le lac Bulera, ce qui expliquerait la faible biomasse algale qui s'y développe, ainsi que la rareté des Cyanobactéries et des Chlorococcales, préférant des eaux plus eutrophes. Une période de mélange enrichirait les eaux en phosphore, comme dans un lac tempéré, ce qui expliquerait le développement des diatomées d'eau plus eutrophe (*Cyclotella stelligera* et *Aulacoseira* spp.), qui sont également favorisées par la circulation de la masse d'eau et l'augmentation du rapport Zm/Ze.

Enfin, le phytoplancton du lac Luhondo ne ressemble à celui du Bulera que dans le premier échantillon, recueilli en petite saison sèche, où on voit en particulier une prolifération des *Cyclotella stelligera*. Par contre, la microflore des deux autres échantillons, s'enrichissant progressivement en Cyanobactéries et Chlorococcales et s'appauvrissant en diatomées, indique nettement des conditions plus eutrophes et plus stables. On peut penser que le lac a connu un épisode de circulation précédant le premier prélèvement, et que les diatomées ont été progressivement exclues par sédimentation lorsque la stratification s'est installée. Le lac Luhondo serait donc le seul à présenter une saisonnalité marquée.

En résumé, l'hypothèse de base qui ressort de l'analyse qui précède est que le phytoplancton de tous ces lacs est déterminé par des facteurs physiques (régime de stratification-circulation, pénétration de la lumière), dépendant de leur morphométrie, de leur profondeur et de leur exposition au vent ; ces facteurs conditionnent aussi la disponibilité en nutriments. Quant aux autres facteurs chimiques, en particulier le degré de minéralisation, ils n'exercent que très peu d'influence sur la microflore algale des neuf lacs étudiés. Enfin, il faut ajouter que, dans des milieux stables, la compétition pour les ressources peut jouer un rôle : ceci explique le succès des Cyanobactéries, compétiteurs supérieurs pour le carbone inorganique, dans les petits lacs eutrophes peu profonds. Tout ceci confirme la vision de DAMAS (1955) et apporte peut-être quelques réponses aux questions qu'il posait.

BIBLIOGRAPHIE

- BUNEP 1988. Etude pour le développement de la pêche et l'empoisonnement des lacs du nord et de l'est du Rwanda. — Rapport définitif. Phase II. Ministère de l'Agriculture et de l'Elevage (Rwanda), 434 pp.
- COMPÈRE, P. 1974. Algues de la région du lac Tchad. II. Cyanobactéries. — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **8** : 165-198.
- COMPÈRE, P. 1975. Algues de la région du lac Tchad. III. Rhodophycées, Euglénophycées, Dinophycées, Chrysophycées, Xanthophycées. — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **9** (3) : 167-192.
- COMPÈRE, P. 1975. Algues de la région du lac Tchad. IV. Diatomophycées. — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **9** (4) : 203-290.
- COMPÈRE, P. 1976. Algues de la région Tchad. V. Chlorophytes : 1^{ère} partie. — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **10** (2) : 77-118.
- COMPÈRE, P. 1976. Algues de la région du lac Tchad. VI. Chlorophytes : 2^{ème} partie : Ulotrichophycées, Zygnematacées (1). — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **10** (3) : 135-164.
- COMPÈRE, P. 1977. Algues de la région du lac Tchad. VII. Chlorophytes : 3^{ème} partie : Desmidiées. — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, **11** (2) : 77-177.
- DAMAS, H. 1953. Les lacs du Ruanda et leurs problèmes. — *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **84** : 17-38.
- DAMAS, H. 1954a. Etude limnologique de quelques lacs ruandais. I. Le cadre géographique. — *Mém. Inst. Royal Colon. Belge, Cl. Sci. nat. et méd., nouv. sér.*, 63 pp. + annexes.
- DAMAS, H. 1954b. Etude limnologique de quelques lacs ruandais. II. Etude thermique et chimique. — *Mém. Inst. Royal Colon. Belge, Cl. Sci. nat. et méd., nouv. sér.*, **24** (4), 116 pp.
- DAMAS, H. 1955. Etude limnologique de quelques lacs ruandais. III. Le plancton. — *Mém. Inst. Royal Colon. Belge, Cl. Sci. nat. et méd., nouv. sér.*, **1** (3), 66 pp.
- HOWARD-WILLIAMS, C. & GANE, G. G. 1981. Shallow waters. — In : SYMOENS, J.-J., BURGIS, M. & GAUDET, J. J. (eds.), The ecology and utilization of African inland waters. UNEP reports and proceedings, Nairobi, ser. I, pp. 103-113.
- KALFE, J. & WATSON, S. 1986. Phytoplankton and its dynamics in two tropical lakes : a tropical and temperate zone comparison. — *Hydrobiologia*, **138** : 161-176.
- KANANGIRE, K. 1989. Typologie des lacs ruandais sur base de leurs caractéristiques abiotiques et biotiques. — Mém. Certif. Ecologie des Eaux Continentales, FUNDP, Namur, 81 pp. + annexes.
- KILHAM, P., KILHAM, S. S. & HECKY, R. E. 1986. Hypothesized resource relationships among African planktonic diatoms. — *Limnol. Oceanogr.*, **31** (6) : 1169-1181.
- KISS, R. 1976. Etude hydrobiologique des lacs de l'Akagera moyenne. — *Inst. Nat. Rech. Sci., Butare*, **16** : 167.
- KOMAREK, J. & FORT, B. 1983. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung Chlo-rococcales. — In : HUBER-PESTALOZZI, G. (eds.), Das Phytoplankton des Süßwassers, Stuttgart, 1044 pp.
- LIBART, L., MORINEAU, A., FENELON, J. P. 1979. Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes. — Dunod, Paris, 510 pp.
- MICHA, J.-C., FRANK, V. 1991. Ressources et caractéristiques piscicoles des lacs rwandais (Bassin nilotique). — *Bull. Séanc. Acad. r. Sci. Outre-Mer*, **37** (3) : 379-398.
- MUKANKOMEJE, R. 1992. Production algale et consommation par le tilapia, *Oreochromis niloticus* L., au Lac Muhazi (Rwanda). — Thèse de Doctorat, FUNDP, Namur, Belgique, 254 pp.
- MUKANKOMEJE, R., PLISNIER, P. D., DESCY, J.-P. & MASSAUT, L. 1993. Lake Muhazi, Rwanda : limnological features and phytoplankton production. — *Hydrobiologia*, **257** : 107-120.
- PLISNIER, P. D. 1990. Ecologie comparée et exploitation rationnelle de deux populations d'*Haplochromis* spp. (Teleostei, Cichlidae) des lacs Ihema et Muhazi (Rwanda). — Thèse de Doctorat, UCL, Louvain-la-Neuve, Belgium, 328 pp.
- REYNOLDS, C. S. 1994. The long, the short and the stalled : on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. — *Hydrobiologia*, **289** : 9-21.
- SHAPIRO, J. 1990. Current beliefs regarding dominance by blue-greens : The case for CO₂ and pH. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **24** : 38-54.
- SYMOENS, J.-J. 1957. Les eaux douces de l'Ardenne et des régions voisines : les milieux et leur végétation algale. — *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **89** : 111-314.
- VERBEKE, J. 1957. Recherches écologiques sur la faune des grands lacs de l'Est du Congo Belge. — *Inst. roy. Sci. Nat. Belg.*, **B3** (1), 177 pp.