

LES INVERTÉBRÉS

PAR

EUGÈNE LELOUP (Bruxelles)

LES INVERTÉBRÉS

Au point de vue de la biologie animale et de la zoogéographie, le lac Tanganika est unique parmi les grands lacs. Il se distingue en effet par la présence de très nombreuses espèces endémiques dont la plupart paraissent très anciennes, par l'absence de groupes animaux largement répandus dans l'ensemble des eaux douces et par l'aspect « thalassoïde » de certains mollusques gastéropodes.

Pauvre en espèces et riche en individus, la faune des Invertébrés de ce lac se caractérise par l'abondance de formes qui ne se rencontrent nulle part ailleurs. En effet, dans le Nyasa, ce grand lac africain dont l'origine tectonique, les caractéristiques morphologiques et la situation géographique ressemblent à celles du Tanganika, la majorité des espèces sont ubiquistes ou se retrouvent dans les autres lacs d'Afrique. Le très long isolement du Tanganika explique probablement le haut degré d'endémisme de sa faune. Un accroissement progressif de sa teneur en sels dissous a dû limiter les possibilités de vie et, seules, des espèces très tolérantes et peu spécialisées ont pu s'y adapter et s'y maintenir. En outre, les fusions des divers bassins hydrographiques qui, au cours de l'histoire du lac, intervinrent pour aboutir au Tanganika actuel ont suscité la formation de nombreuses espèces spéciales de la faune récente.

Parmi les invertébrés adultes, certains vivent fixés sur tout ce qui est immergé; certains rampent sur le fond, dont ils se libèrent parfois, mais temporairement, tandis que d'autres s'enfouissent dans le sol meuble. Leur distribution verticale permet de distinguer une zone supralittorale ou supratidale qui borde la limite des eaux, une zone littorale qui s'arrête vers 10-20 m de profondeur, une zone sublittorale comprise entre 10-20 et 175-200 m et une zone profonde qui descend depuis 175-200 m jusque dans les endroits les plus bas. D'autres invertébrés nagent ou flottent librement dans la région biotique de la zone pélagique.

I. — LA ZONE SUPRALITTORALE.

Telle une frange, la zone supralittorale ou supratidale, réduite à une étroite bande de terrain, cerne les eaux du lac Tanganika ⁽¹⁾. On sait que, si le lac ne

⁽¹⁾ Voir A. CAPART, 1952, pl. II, fig. 6; pl. V, fig. 1, 2, 4, et L. VAN MEEL, 1952, pl. XIX, fig. 1.

présente pas de phénomène régulier de marées journalières, il subit des variations de niveau. En effet, une fluctuation saisonnière d'une amplitude annuelle d'environ 80 cm « se superpose à une variation cyclique »⁽²⁾ à plus longue période qu'on a voulu rattacher au phénomène des taches solaires (E. DEVROEY, 1949, p. 14). Les animaux libres peuvent évidemment suivre les fluctuations de niveau de l'eau et coloniser les nouvelles régions envahies par les eaux montantes. Il apparaît avec évidence que, lors de la descente du niveau de l'eau, les animaux libres abandonnent les zones nouvellement occupées; mais, les organismes sessiles y sont voués à la destruction par dessiccation.

On observe aussi des variations locales de courte période. Ces poussées limitées et temporaires des eaux résultent de l'action passagère de vents dominants ou de dépressions barométriques.

Ces divers changements de niveau aquatique n'exercent aucune influence sur une colonisation massive de nouvelles régions. En effet, les organismes aquatiques n'ont pas le temps de s'installer dans les parages nouvellement couverts avant que l'eau ne s'en retire. En réalité, il n'existe pas de zone intertidale proprement dite.

Au point de vue de la distribution horizontale des Invertébrés, le relief du terrain joue un rôle essentiel dans la zone supralittorale. Bordant le lac, de puissants massifs montagneux⁽³⁾ alternent avec des baies plus ou moins étendues⁽⁴⁾; seuls quelques points de la rive sont protégés par des îles situées à courte distance, comme à Toa⁽⁵⁾, Kirando et Mpulungu.

Cette côte découpée fournit aux êtres vivants un nombre important d'habitats, de niches écologiques, qui peuvent être classés selon la nature de leur sol : rocheux, sableux ou vaseux. Malgré l'existence de nombreux intermédiaires, on peut y distinguer en ordre principal : les rochers, les plages de cailloux et de graviers, les plages de sable plus ou moins fin, les zones vaseuses et marécageuses des estuaires et de leurs parages.

1. Rochers. — Irréguliers et crevassés, des blocs de roches forment un liseré grisâtre de 2 m de hauteur au pied des contreforts boisés et à pentes abruptes⁽⁶⁾. Sous l'action combinée des pluies et des vagues, ils se désagrègent. Leur érosion s'effectue d'autant plus rapidement qu'ils subissent des variations importantes et brusques de la température, qui, très élevée au cours de la journée, diminue vite pendant la nuit.

Aucun organisme ne se maintient d'une façon permanente au-dessus de la limite de l'eau. Seuls quelques insectes terrestres y passent, rapides, chassant leurs proies. Parfois, des *Spekia* (fig. 15), ces gastéropodes naticoïdes operculés,

(2) Au cours des cinquante dernières années, l'amplitude des fluctuations n'a pas dépassé trois mètres (E. DEVROEY, 1949, p. 15).

(3) Voir A. CAPART, 1952, pl. V, fig. 4.

(4) Id., 1952, pl. IV, fig. 4.

(5) Id., 1952, pl. IV, fig. 2.

(6) Voir L. VAN MEEL, 1952, pl. XX. — Voir pl. XXXII, fig. 6.

y demeurent un certain temps; comme ils ne supportent pas une exondation excessive, ils ne peuvent être considérés comme amphibiens.

2. Cailloux et graviers. — A certains endroits de la rive, on trouve des accumulations plus ou moins épaisses soit de débris rocheux, éboulis chaotiques non remaniés provenant du flanc des montagnes abruptes (Tembwe, M'toto, Vua, Utinta) ⁽⁷⁾, soit de galets, de cailloux, de graviers plus ou moins irréguliers, volumineux et arrondis ⁽⁸⁾, amenés par les rivières tributaires ou rejetés par les vagues dans le fond des baies (baie au Sud du cap Tembwe, Lagosa, Moliro, Mpulungu).

Très chauds pendant le jour et froids pendant la nuit, ces amas pierreux n'abritent aucun invertébré. Toutefois, entre les pierres on peut recueillir des valves de lamellibranches, des coquilles de gastéropodes et des carapaces désarticulées de crabes. De petits serpents y cherchent refuge.

3. Sable. — Dans les endroits en pente douce s'étalent des plages de sable nu avec ou sans seuil sablonneux, dont la largeur varie avec l'inclinaison de la pente et le degré d'agitation de l'eau qui les baigne ⁽⁹⁾.

A Nyanza, Lubindi, Kigoma, Edith Bay, Albertville, un sable grossier s'étale sur des zones de 10-20 m de largeur. Ces plages sont comprises entre la limite de l'eau et la falaise ou les dunes de bordure envahies par les liserons [*Ipomœa pes-caprae* (L.) ROTH] ⁽¹⁰⁾. Souvent dépourvu de cailloux, leur sable renferme des produits de désintégration des roches avoisinantes et des débris de coquilles. Sa couleur jaune, grise, brune, rouge dépend de celle de la roche dont il provient.

Dans des endroits peu régulièrement exposés ou dans les parages des embouchures des rivières, les bandes sableuses sont généralement limitées par les roseaux (Kasoje, côte Sud de Tembwe, Sud de la Malagarasi, Kasenga, Ujiji, Usumbura). Ce sable fin provient des alluvions drainées et charriées par les eaux tributaires; parvenues dans le lac, elles sont lavées et rejetées à la côte par les vagues. Parfois, là où les vagues ne sont pas suffisamment fortes pour déraciner les plantes (Ulombolo, Sumbu, Rumonge, Lovu), les roseaux s'avancent jusque dans l'eau, supprimant ainsi toute plage libre ⁽¹¹⁾. Ces roseaux côtiers n'abritent aucun invertébré autre que des insectes et des oligochètes qui cherchent refuge parmi les racines.

Sur les plages sablonneuses, aucun animal ne vit en permanence. Les invertébrés n'y supporteraient pas les effets de la dessiccation, ni les extrêmes de la température. Seuls quelques insectes courent à la recherche de proies amenées par les vagues avec les coquilles vides de gastéropodes, les valves de lamelli-

(7) Voir L. VAN MEEL, 1952, pl. XXVII, fig. 1.

(8) ID., 1952, pl. XIX, fig. 4. — Voir M. POLL, 1952, pl. XLI, fig. 1.

(9) ID., 1952, pl. XVI, fig. 1, pl. XXXII, fig. 5. — Voir M. POLL, 1952, pl. XLIV, fig. 4.

(10) ID., 1952, pl. XVI, fig. 2.

(11) ID., 1952, pl. XXV, fig. 4, 5.

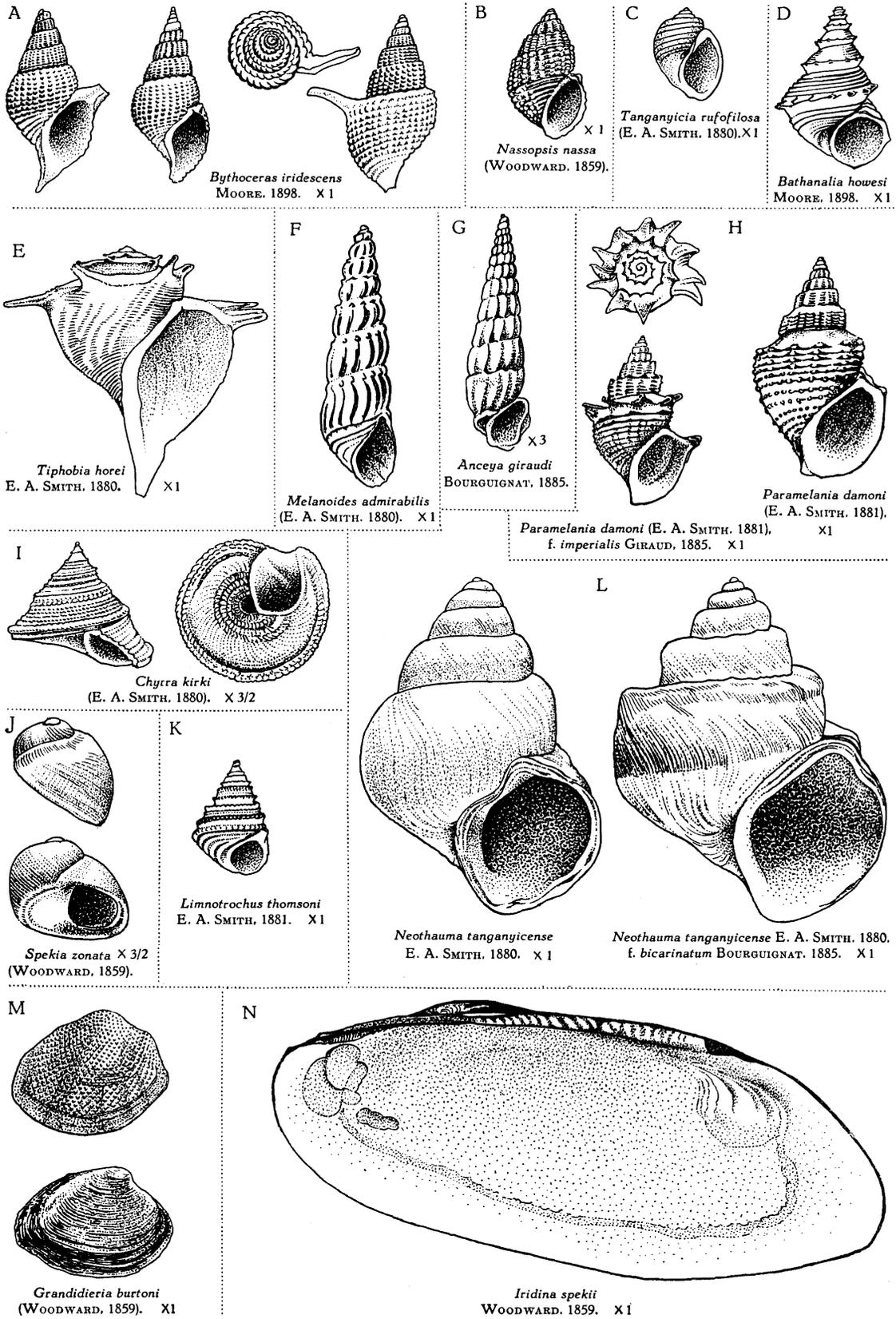


FIG. 1. — Mollusques gastéropodes et lamellibranches du lac Tanganika.

branches et les rares débris végétaux qui, arrachés à leurs milieux, s'y déposent en laisses d'importance diverse.

4. Vase, marais. — La vase, peu habitée par les animaux, mais envahie par les pionniers de la flore aquatique, se rencontre surtout au bord des plaines alluvionnaires ⁽¹²⁾. Parfois, ces dernières dépendent de fleuves importants (Malagarasi, Ruzizi) qui s'y subdivisent en de nombreux chenaux parfois très larges séparant des îles de roseaux et de papyrus. D'autres possèdent une large rivière centrale à débit important, flanquée ou non de canaux moindres (Lovu, Kafumbwe, Sumbwa, Lugumba), séparée par des régions marécageuses. Ces régions inondées soit lors de la montée des eaux du lac, soit lors des crues des fleuves, ne possèdent qu'une abondante faune d'insectes éphémères. A Albertville, une plage marécageuse et encombrée de végétation se situe entre la ligne du chemin de fer et le lac. Régulièrement aspergée de pétrole et d'insecticides destinés à combattre la pullulation des moustiques infectieux, elle est parsemée de petites mares où s'ébattent têtards et grenouilles. Lorsqu'on soulève les pierres ou les moellons, on voit s'enfuir de jeunes crabes, des forficules, des cloportes, des coléoptères, des araignées. On y récolte des mollusques prosobranches (Limnées, Planorbes, Ampullaires). En bêchant, on y trouve deux formes d'oligochètes d'environ 15-20 cm de longueur. Des annélides rougeâtres, de coupe transversale carrée (Kiambo), sont employés par les indigènes comme appâts pour la pêche. D'autres vers de terre arrondis, lisses, irisés, durs au toucher (Kibolo), rejettent un abondant liquide coelomique jaunâtre par leurs pores dorsaux lorsqu'on les retire de leurs galeries. Les pêcheurs délaissent ces derniers, parce qu'impropres à la pêche, paraît-il.

5. Marécages, étangs. — Sur le pourtour du lac, on trouve des étangs peu profonds ou des marécages ⁽¹³⁾. Séparés du lac par des dunes littorales, ils communiquent parfois avec ce dernier, du moins temporairement (étangs de Toa, de Katibili); certains en sont complètement isolés (étang Bangwe à Ujiji; étang de Tembwe; marécages du camp Jacques au Sud d'Albertville). Les premiers, véritables lagunes, ont leur région centrale libre de végétation et un fond sableux (Toa) ou vaseux (Katibili). Leur eau, en communication avec celle du lac ⁽¹⁴⁾, reçoit de larges apports de cette dernière; car, selon l'influence des vents dominants, le courant se dirige du lac vers la lagune ou vice versa. On y trouve peu d'invertébrés, surtout des mollusques lamelibranches *Grandidieria* (fig. 1 M).

Les marécages et les étangs séparés du lac se distinguent du lac par une végétation luxuriante qui envahit leurs bords ou la totalité de leur surface. Ce milieu, riche en matières organiques, surtout végétales, en décomposition, abrite une faune variée d'invertébrés : oligochètes, nématodes saprophages et libres,

⁽¹²⁾ Voir L. VAN MEEL, 1952, pl. XIII, XIV, XV.

⁽¹³⁾ ID., 1952, pl. XVII.

⁽¹⁴⁾ Voir M. POLL, 1952, pl. L, fig. 1.

hirudinées, hydracariens, insectes. Leur zooplancton comprend des entomostacés abondants : copépodes, ostracodes, cladocères. Des limnées, des planorbis, des ampullaires ⁽¹⁵⁾ grimpent le long des plantes; leurs espèces ne diffèrent pas des autres espèces communes dans les eaux africaines. On y recueille parfois de petites crevettes caridines.

Les eaux des régions marécageuses, complètement encombrées par les plantes qui bordent le lac, servent de refuge à d'innombrables larves d'éphémères. Certains soirs, celles-ci éclosent en masse. Environ une heure après le coucher du soleil, les insectes commencent à tourbillonner en nuées épaisses qui obscurcissent les endroits éclairés. Le lendemain, leurs cadavres et leurs œufs recouvrent le sol d'un tapis blanchâtre et gras.

II. — LA ZONE LITTORALE.

La zone littorale s'étend là où les plantes vertes enracinées peuvent vivre; elle finit avec la végétation aquatique. Elle comprend le fond immergé depuis la surface de l'eau jusqu'à environ 10 à 20 m de profondeur.

Dans l'ensemble, cependant, cette zone littorale ne possède qu'une étendue restreinte proportionnellement à celle de l'ensemble du lac. Elle subit l'influence des mouvements de l'eau provoqués par les vents dominants journaliers ou saisonniers, qui peuvent devenir rapidement très forts et soulever des vagues de deux à trois mètres de hauteur ⁽¹⁶⁾. Ses eaux, souvent agitées, déferlent en rouleaux impressionnants sur les plages et les accores; elles exercent leur pression alternativement dans un sens puis dans un autre. Elles éliminent une grande quantité d'organismes sessiles et elles empêchent les végétaux de se fixer, notamment dans les fonds vaseux et sableux qui n'offrent pas un substrat suffisamment ferme pour qu'ils puissent s'y fixer.

L'action mécanique de l'eau y conditionne donc la nature des fonds. Les roches déchiquetées, à pentes rapides, couvrent la plus grande superficie de cette zone; on y trouve, en proportions moindres, des plages de cailloux plus ou moins mélangés de sable ainsi que des zones de sable ou de vase plus ou moins purs ou mélangés.

La transparence de l'eau permet de voir le fond jusque vers 10 m en moyenne. De nombreuses plantes aquatiques devraient pouvoir vivre à cette profondeur. Cependant, on n'en rencontre que dans de rares endroits abrités, soit naturellement, comme les plages de Vallisnèries à Kigoma ⁽¹⁷⁾, à Rumonge, et comme les prairies de Cladophores dans la baie de Burton, soit artificiellement, telles que les Characées qui se développent à l'abri du pier, à Albertville, en face

⁽¹⁵⁾ Il faut signaler que, dans le camp indigène du C.F.L. à Albertville, certains indigènes mangent les ampullaires, à l'état cru ou cuit, entières ou découpées, assaisonnées ou non, parfois servies dans de l'huile de palme.

⁽¹⁶⁾ Voir A. CAPART, 1952, pl. XII, fig. 5, 6.

⁽¹⁷⁾ Voir pl. XXXII, fig. 2.

des ateliers C.F.L. Ces dernières, enfoncées dans une plage vaseuse peu profonde, atteignent la surface de l'eau; elles abritent des larves d'éphémères en quantités innombrables, larves qui font les délices des *Cichlidæ* littoraux. En réalité, l'extension des herbiers est limitée du côté du large par une teneur en vase du sédiment, trop forte pour permettre l'enracinement des végétaux.

Les lits des rivières et leur prolongement dans le lac peuvent être également considérés dans la zone littorale.

En résumé, étant donnée la topographie des rives du lac, cette zone périphérique se compartimente en un grand nombre de niches écologiques plus ou moins étendues qui comprennent chacune un ensemble de conditions géologiques et physico-chimiques justifiant la présence ou l'absence d'une espèce ou d'une variation déterminée (E. LELOUP, 1950). Cependant, il faut remarquer que, pour l'ensemble de la zone tanganykienne, aucun obstacle chimique ou topographique infranchissable ne semble empêcher l'occupation de tous les milieux favorables par des représentants d'une espèce déjà adaptée à l'eau du lac.

1. **Fonds rocheux.** — Dans certaines baies, la roche tourmentée affleure et donne naissance à des récifs très dangereux pour la navigation (Kolobo, M'toto, Bracone) ⁽¹⁸⁾. Sous l'eau, elle est généralement recouverte d'un tapis de fines algues verdâtres ou brunâtres que viennent brouter les herbivores tant vertébrés (poissons) qu'invertébrés (gastéropodes prosobranches). Sur les côtes ouvertes, aucun organisme sessile ou sédentaire ne supporte la violence des vagues; mais dans les baies plus tranquilles, là où l'effet des vagues est amorti (Vua, Bracone, M'toto, Mtossi), la faune est assez variée; on récolte aisément à la main de nombreux spécimens de *Spekia*, *Edgaria*, *Giraudia*, *Paramelania* (fig. 1). Parmi les rochers, on peut capturer au filet troubleau de petites crevettes atyides verdâtres qui se réfugient dans les anfractuosités. En grattant les algues de leurs supports et en les exprimant, on obtient des ostracodes et des copépodes harpactoides. Ces ostracodes, qui savent nager sur une certaine distance, sont de vrais animaux de fond; ils semblent se déplacer surtout après la chute du soleil. Parfois, des tubes ramifiés de bryozoaires rampent sur des strates gréseuses qui, comme à Edith Bay, s'étalent en dalles parallèles.

2. **Fonds de graviers et de cailloux.** — Sur les côtes rectilignes et non rocheuses, où l'agitation de l'eau se fait particulièrement violente, il ne subsiste plus que peu de sable et peu de vase. Dans de rares endroits (Kolobo, Lubunduya, Mpulungu), le fond est uniformément couvert de graviers et de cailloux, entre lesquels circulent des crabes et des crevettes. De nombreuses hirudinées libres se tiennent cachées sous les pierres, attendant qu'une proie passe à leur portée (Lubunduya). C'est également sous des pierres et dans l'eau peu profonde que furent récoltées des planaires, des larves de Diptères et de Trichoptères ainsi que des larves et des adultes d'Hétéroptères aquatiques (T. ESAKI et W. E. CHINA, 1927).

⁽¹⁸⁾ Voir A. CAPART, 1952, pl. VI, fig. 1, 2, 5. — L. VAN MEEL, 1952, pl. XX, fig. 2; pl. XXVII, fig. 2, 4.

3. **Fonds de sable.** — Dans les baies ouvertes (Moliro, Lubindi, Ujiji, Karema, Kasenga), la vase ne subsiste pas à l'état pur. Elle est enlevée par les vagues qui agitent le fond de la zone littorale. Aussi y rencontre-t-on un sable constamment lavé, plus ou moins pur, fortement éclairé, où la faune n'est pas variée. D'innombrables *Syrnolopsis* et *Grandidieria*, qui savent s'enfouir plus ou moins rapidement, se réfugient dans ce milieu instable. Leurs siphons en émergent pour filtrer la nourriture amenée par la vague ou le vent. Les *Cælatura* s'y maintiennent également. Les *Neothauma* préfèrent circuler dans certaines baies peu profondes (Albertville, Katibili) à la surface d'un sable contenant une plus forte proportion de vase ⁽¹⁹⁾. On trouve relativement peu d'exemplaires vivants parmi la masse de *Neothauma* (fig. 12) que la drague ramène. Leurs coquilles vides, parfois anormalement épaisses, parce que fortement encroûtées de calcaire, se conservent très longtemps dans cette eau alcaline. Sur certaines plages (Katibili), les indigènes ramassent les coquilles de cette espèce; ils les accumulent en tas de plusieurs mètres cubes et attendent un acheteur blanc qui en fera extraire la chaux.

Dans la baie de Tembwe par des fonds de 5-10 m, on voit de nombreuses iridines (fig. 1 N) installées à peu de distance l'une de l'autre; leurs tiers postérieurs, encrassés et recouverts de fines algues verdâtres, émergent du sable vaseux qui garde les empreintes des pieds d'hippopotames. Dans d'autres régions, comme à Albertville, les iridines se trouvent dans des fonds semblables, un peu vaseux. Les pêcheurs indigènes récoltent ces mollusques; le plus souvent, ils découpent les animaux pour appâter leurs nasses à poissons, mais ils s'en servent également pour leur propre nourriture. Ces iridines, qui atteignent 20 cm de longueur, sont les plus grands lamellibranches du lac Tanganika. Elles se maintiennent dans des endroits agités, parce que leurs coquilles, épaisses et lisses, opposent leur lourdeur à un arrachement du fond. De plus, leur charnière compte généralement un grand nombre de dents puissantes qui consolident l'attachement des valves et les tiennent solidement fermées.

4. **Vase.** — Dans la longue baie naturelle que forme le golfe de Burton, la rivière Musabah amène tous les sédiments terrigènes drainés sur les hauteurs des montagnes côtières; elle y constitue, à l'abri des vents dominants, une vaste plaine vaseuse d'une profondeur moyenne de 5 m et recouverte d'un tapis de Cladophores. Les coquilles fragiles et à charnière peu développée, telles que les *Pseudospatha*, les *Brazzæa*, les *Mutela*, y trouvent un endroit favorable pour se maintenir à la surface d'un substratum mou.

La rivière Lovu se déverse dans la baie du même nom, où la vase s'étend sur une grande surface plane par 10 m de profondeur. Sur ce fond, la mission hydro-biologique belge a chaluté à toute vitesse autour de la petite île qui se dresse au milieu de cette baie. Sauf des poissons, le chalut n'a rien ramené de particulier

(19) Voir pl. XXXII, fig. 1.

5. Rivières et estuaires. — Pauvres en matières minérales, les eaux des ruisseaux et des rivières tributaires ⁽²⁰⁾ possèdent une composition chimique très différente de celle du lac. D'après les mesures effectuées par M. J. KUFFERATH, à part quelques exceptions dont la principale est la Ruzizi, les eaux affluentes sont généralement très peu minéralisées et présentent un rapport calcium : magnésium inverse de celui du lac; elles sont neutres ou très légèrement acides (pH voisin de 7), moyennement riches en nitrates et en phosphates et généralement très riches en silice dissoute. Plus froides, elles plongent vers la profondeur après un trajet plus ou moins long. Ce phénomène se marque particulièrement au large de Pala dans l'axe de la rivière Lufuko, dont la large traînée des eaux limoneuses tranche sur la couleur bleu-vert de l'eau du lac ⁽²¹⁾.

Les torrents plus ou moins importants, à cours rapide, qui dévalent des pentes abruptes, ont un lit encombré de blocs rocheux atteignant parfois plusieurs mètres cubes (Kolobo, Zongwe, Mwerazi) ⁽²²⁾. Leurs eaux froides, pures, à résistivité proche de celle de l'eau distillée, recèlent une faune pauvre. Dans les creux, on pêche des crabes et des crevettes. Le long de leurs berges humides, on récolte des oligochètes longs de 20 cm, très irisés, de consistance dure et qui expulsent, par leurs pores dorsaux, un liquide jaunâtre, épais, repoussant.

Souvent les rivières comblent l'embouchure de leurs vallées ou le fond des baies par sédimentation des matières en suspension qu'elles ont charriées depuis leur aire de drainage (Vua, Msamba, Rumonge). Elles serpentent parmi ces plaines alluvionnaires dans un lit central dont les nombreux méandres se déplacent, comme on s'en rend compte lorsqu'on les survole en avion (Lugumba). En saison de pluies, le courant y acquiert une telle vitesse que les plantes ne savent s'y cramponner. Les invertébrés ne peuvent ramper ni se maintenir sur le fond généralement dur; seuls des oligochètes, profondément enfouis, résistent.

Dans les estuaires des grands fleuves (Lovu, Kafumbwe, et surtout Ruzizi, Malagarasi) qui drainent de vastes étendues terrestres, la sédimentation est importante ⁽²³⁾. De nombreux chenaux les relient séparant les îlots de papyrus et de roseaux; ils hébergent notamment de grands lamellibranches du genre *Aspatharia*, largement répandu au Congo belge. Ces mollusques servent aux pêcheurs indigènes qui emploient les animaux pour appâter leurs lignes et leurs nasses et rejettent les valves autour de leurs cases.

Une végétation assez touffue envahit les petites baies où l'eau calme s'échauffe rapidement ⁽²⁴⁾. Riche en matières végétales en décomposition, le fond abrite des oligochètes et de nombreux mollusques (Pisidies, Sphéries, Bulfimes, Corbicules et Mélanies). Ces petites criques sont bordées d'arbres épineux où des tisserins aux couleurs chatoyantes suspendent leurs nids sphériques. En passant en barque sous le couvert de ces arbres, on recueille des gastéropodes allongés du

⁽²⁰⁾ Voir M. POLL, 1952, pl. XXXVI, fig. 5; pl. XXXVII, fig. 2.

⁽²¹⁾ Voir E. LELOUP, 1949, pl. IV, fig. 3.

⁽²²⁾ Voir A. CAPART, 1952, pl. VIII, fig. 6. — L. VAN MEEL, 1952, pl. XXVIII, fig. 1, 2, 3, 4. — Voir M. POLL, 1952, pl. L, fig. 4.

⁽²³⁾ Voir L. VAN MEEL, 1952, pl. XIII, fig. 2, 3.

⁽²⁴⁾ Id., 1952, pl. XIV; pl. XV, fig. 3, 4, 5.

genre *Limicolaria* qui rampent sur les branches ou les feuilles. Dans la zone côtière, les lits des rivières à cours rapide se prolongent généralement dans le lac; dans ce cas, ils disparaissent après un trajet de quelques centaines de mètres, du moins si le pourcentage de la pente du fond n'est pas trop élevé. Ces thalwegs se remplissent de vase noirâtre et de débris végétaux : parfois des troncs d'arbres arrachés au flanc des montagnes lors des tempêtes y sont charriés et contrarient la circulation de l'eau. Un tel milieu, riche en matières végétales, favorise le développement de nombreuses crevettes. Souvent, pendant la saison sèche, le cours des rivières tributaires ralentit et ces dernières ne transportent plus les sédiments aussi loin qu'en saison de pluies. Bientôt, des bancs de sable plus ou moins vaseux encombrant leurs embouchures ⁽²⁵⁾. Très meubles, ils se déplacent constamment; ils disparaissent en temps de crues (Kalemie, Mwerazi, Lobozi) (L. STAPPERS, 1913). Aucun invertébré ne parvient à se fixer d'une façon permanente dans ce milieu instable.

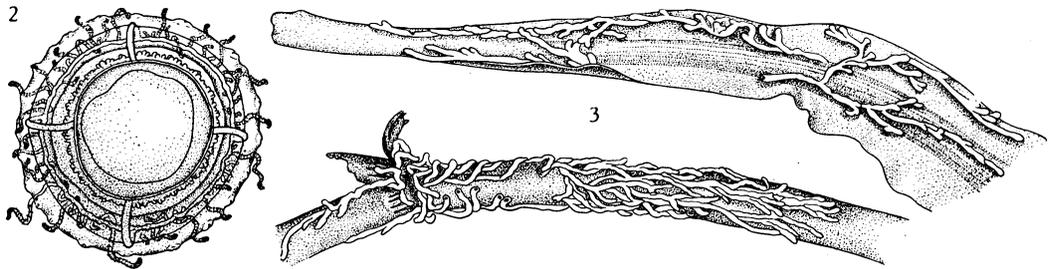


FIG. 2. — La méduse du lac Tanganika.

FIG. 3. — Colonies de bryozoaires (*Plumatella* sp.) rampant sur une tige et une feuille de potamot.
(Embouchure de la Malagarasi.)

Les sédiments entraînés par la Ruzizi et la Malagarasi forment, à l'embouchure de ces rivières, un vaste cône de déjection, à pente assez rapide pour la Ruzizi ⁽²⁶⁾. En ce qui concerne la Malagarasi, une zone vaseuse peu profonde (\pm un mètre) s'avance dans le lac au delà de la zone des îlots flottants ⁽²⁷⁾. Des touffes compactes de roseaux, isolées sur des sortes de monticules, y marquent le début de l'invasion de cette plaine vaseuse par les pionniers de la faune lacustre. D'innombrables potamots y forment une prairie ⁽²⁸⁾ où la circulation en canot est malaisée; de multiples colonies de bryozoaires étalent leurs faisceaux de longs tubes contournés sur les tiges et les feuilles des végétaux (fig. 3).

L'eau du lac est sodico-magnésienne bicarbonatée, d'une moyenne concentration de pH 9,2 à 9,3 et d'une température moyenne élevée en surface : 25 à 28° C. Ces propriétés chimiques actuelles éliminent non seulement de nombreux organismes dulcicoles, mais entravent aussi la colonisation du lac par la faune

⁽²⁵⁾ Voir A. CAPART, 1952, pl. VIII, fig. 1, 3, 4.

⁽²⁶⁾ Id., 1952, pl. IX, fig. 1.

⁽²⁷⁾ Id., 1952, pl. VIII, fig. 3, 4.

⁽²⁸⁾ Voir fig. 3, pl. XXXII, fig. 3.

de ses affluents. Une démarcation nette sépare les invertébrés tanganiens et ceux des rivières; nulle part, leurs populations ne s'interpénètrent. Cependant, parmi les mollusques lamellibranches, certaines espèces vivant habituellement dans les affluents du lac paraissent dans de bonnes conditions pour coloniser les thalwegs qui les prolongent. En effet, les embryons et les jeunes individus des corbicules, des pisidies et des sphéries y sont certainement entraînés, en même temps que les coquilles mortes, par les eaux plus froides des rivières qui coulent sur une certaine distance sans se mélanger à l'eau du lac. Peut-être s'adapteront-ils un jour dans les zones où ces eaux se mêlent et parviendront-ils à s'acclimater progressivement aux conditions chimiques différentes de l'eau du lac ?

III. — LA ZONE SUBLITTORALE.

La zone sublittorale comprend toutes les parties profondes de la région côtière comprises entre 10-20 m et 175-200 m. Elles sont tapissées par une couche d'une vase molle qui devient de plus en plus pure et fine à mesure que la profondeur augmente. Cette couche s'accroît sans cesse par l'accumulation de toutes les matières minérales ou organiques en suspension dans les couches d'eau supérieures. Les invertébrés carnivores ou détritophages peuvent y vivre jusqu'à la limite de l'oxygène, c'est-à-dire jusque vers 175-225 m dans les bassins Sud et vers 120-140 m dans les bassins Nord. Toutefois, ils sont arrêtés dans leur expansion vers le fond par la consistance de la vase noirâtre. Si le fond devient trop mou, il ne supporte plus les animaux qui s'y enfoncent et périssent asphyxiés. Seules des formes légères ou présentant une grande surface par rapport à leur poids peuvent rester au-dessus d'une vase molle. C'est ainsi que les mollusques lamellibranches ont acquis des coquilles fragiles, légères, de forme globuleuse, qui leur permettent de flotter au sein d'un milieu assez fluide d'où ils font sortir leurs siphons inhalant et exhalant (E. LELOUP, 1950, 1950 a). De leur côté, les gastéropodes ont une coquille qui s'orne de crêtes, d'aspérités ou même d'épines extrêmement fines (fig. 1 E, H), ce qui augmente leur surface de contact avec un fond trop peu cohérent.

Au cours des dragages du fond, chaluts et dragues remontent souvent un petit nombre d'animaux vivants. Dans certaines baies, ils reviennent à la surface, remplis de coquilles vides, parfois anormalement épaisses et mélangées à de rares spécimens vivants. Le pH très élevé de l'eau empêche la destruction de ces coquilles calcaires qui s'accumulent dans des endroits calmes au cours de certaines d'années.

Certains endroits se caractérisent par un biotope spécial. Ainsi devant Lagosa et Utinta, la drague ramène, parmi les graviers du fond, des amas de coquilles vides de *Neothauma* (fig. 1 L). Ces coquilles cassées, encroûtées, sont envahies par une éponge de couleur verdâtre ou jaunâtre due à la présence dans ses tissus d'algues monocellulaires, de zoochlorelles. Les éponges s'étalent en couches encroûtantes et bosselées par les oscules; par transparence, elles laissent voir les gemmules. Les coquilles abritent de nombreux petits poissons, jeunes ou

adultes, ainsi que des crabes de petite taille mais adultes. A l'intérieur, on trouve de petits tubes cylindriques, de la consistance du parchemin; ils renferment des larves d'insectes.

Une vase sableuse, noire, alluvionnaire, riche en déchets organiques, couvre les pentes des cônes de déjection de la Malagarasi et de la Ruzizi. Elle convient à de nombreux lamellibranches fragiles (*Grandidieria* f. *elongata*, *Brazzaea*, *Pseudospatha*). D'innombrables gastéropodes à épines (*Typhobia*, *Bythoceras*) et

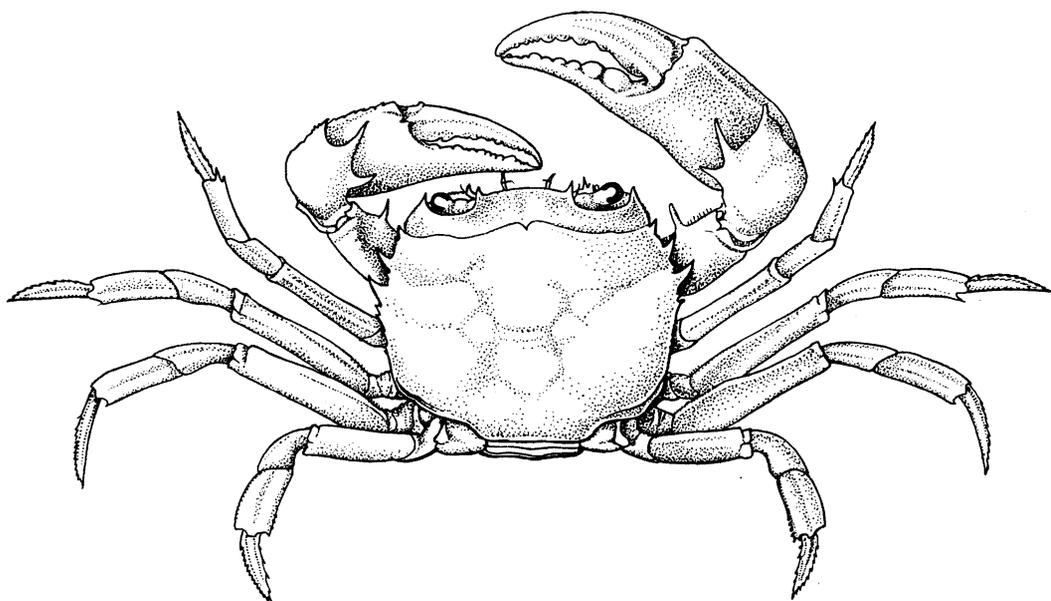


FIG. 4. — Un crabe du lac Tanganika, *Platythelpus armata*.

de petites crevettes circulent sur cette boue, à la recherche de proies, organismes ou déchets amenés par les rivières. Les membres de la mission y ont aussi capturé de nombreux crabes (fig. 4) au moyen de nasses descendues du bateau restant à l'ancre la nuit.

MOLLUSQUES GASTÉROPODES « HALOLIMNIQUES OU THALASSOÏDES ».

Alors que les lamellibranches du lac Tanganika ne présentent aucun caractère spécial qui les différencie des autres spécimens de la faune fluviale africaine (fig. 1 M-N), de nombreux mollusques gastéropodes possèdent des coquilles très épaisses ou épineuses qui leur confèrent un aspect d'espèces marines (fig. 1 A-L). L'origine de ces espèces halolimniques fut le sujet de nombreuses discussions théoriques. Dans « The Tanganyika problem », J. E. S. MOORE (1903) les considère comme appartenant à une faune marine relictée. Cet auteur estime qu'elles descendent d'espèces marines jurassiques qui avaient vécu dans le lac lorsque ce dernier constituait un bras de l'océan Indien. Mais, en 1906, il abandonna cette suggestion « but any determination based upon the structure of shells

appeared to be extremely doubtful ». Des arguments d'ordres zoologique, paléontologique et géologique ont fait abandonner cette hypothèse de l'origine marine (W. A. CUNNINGTON, 1920; V. E. FUCHS, 1936). D'autres auteurs soutiennent que cette ressemblance provient de l'influence du degré élevé de la salinité qui a dû exister dans le lac au cours de son histoire et qui se manifeste encore de nos jours par des quantités relativement grandes de sels magnésiens dissous dans l'eau. Ces espèces se seraient progressivement formées au cours d'une longue période d'isolement du lac pendant le Pléistocène moyen. A cause d'une sécheresse intense de plusieurs millions d'années, l'évaporation a provoqué dans ce lac sans écoulement une baisse de plus en plus sensible du niveau de l'eau et synchroniquement une concentration de plus en plus forte des sels minéraux, ce qui aurait fait évoluer la faune malacologique vers un faciès marin. Comment expliquer dès lors la présence de tels mollusques halolimniques dans les lacs Victoria et Nyasa, qui ne possèdent pas un contenu électrolytique aussi élevé que celui du lac Tanganyika ? De plus, selon les recherches récentes de R. S. A. BEAUCHAMP (1939, 1940, 1946), il semble que la concentration des eaux n'ait jamais été très élevée, à moins que l'évaporation ne l'ait très fortement réduite. Cet auteur suggère qu'une des causes de l'apparence marine de nombreuses espèces tanganyikiennes peut être le fait que les rapports magnésium-calcium et chlorures-sulfates ressemblent à ceux de l'eau de mer. A ma connaissance, il n'existe pas, à l'heure actuelle, une preuve que la composition chimique de l'eau ait conditionné l'aspect marin chez les animaux marins et qu'elle ait provoqué le développement de certaines espèces particulières. Il faut plutôt adopter la suggestion de P. PELSENEER (1886, 1906 a), basée sur l'organisation interne de ces mollusques, plus voisine de celle des formes caractéristiques de l'eau douce (notamment de la famille des *Melaniidæ*) que de celle des formes marines : les particularités morphologiques des gastéropodes halolimniques, qui ne descendent pas directement d'ancêtres marins, sont dues aux caractères purement physiques du lac.

Se basant sur la présence d'un stylet cristallin chez de nombreux gastéropodes ainsi que sur la constitution particulière des radules, C. M. YONGE (1938) pense que « the Prosobranchia in Tanganyika are adapted for collecting vegetable matter in various forms, living and dead, and at various depths and on different bottoms ». Mes observations confirment ce point de vue. Par contre, contrairement aux témoignages anciens, les formes à faciès marins ne se localisent pas toutes dans les endroits où l'eau est très agitée. En effet, d'une part, les gastéropodes à coquilles solides et lourdes, à dents radulaires courtes et épaisses, comme *Spekia* (fig. 15), *Nassopsis* (fig. 1 B) et *Tanganyicia* (fig. 1 C), vivent surtout dans la zone littorale, soit fortement fixés sur les roches encroûtées d'algues vertes qu'elles broutent et où les vagues déferlent avec violence, soit dans les endroits où les mouvements de l'eau balayent le fond de sable dur. Les *Spekia* à coquilles lisses semblent mieux conditionnés pour adhérer aux substrats solides; ils se trouvent dans les baies ouvertes et très exposées. Leur puissance d'adhérence permet probablement aux jeunes de mieux se défendre contre l'arrachement par les vagues. Les *Nassopsis* et les *Tanganyicia* offrent moins de résis-

tance aux chocs violents; ils se tiennent dans des baies plus abritées. plus calmes. Dans ce cas, le viviparisme de ces espèces s'expliquerait comme une adaptation à la vie en eau troublée, les jeunes individus se développant dans la poche incubatrice maternelle jusqu'à ce qu'ils soient aptes à adhérer fortement sur le fond rocheux. D'autre part, les gastéropodes à coquille fragile et épineuse tels que *Typhobia* (fig. 1 E), à dents radulaires marginales longues, abondent sur les fonds vaseux situés au large des grandes rivières par 30-75 m de profondeur. A ce niveau, il règne des conditions de vie presque uniformes; l'agitation de l'eau ne vient pas y troubler les animaux. Les mollusques benthiques y trouvent une nourriture dans les détritux végétaux amenés par les affluents. Selon C. M. YONGE (1938), le viviparisme de *Typhobia* et de *Bathanalia* peut être considéré comme une adaptation qui a rendu possible cette pénétration inusitée de Prosobranches dulcicoles dans les eaux profondes. Je ne le pense pas, car d'autres espèces (*Paramelania*, *Bythoceras*, *Chytra*), signalées aussi profondément que les *Typhobia*, ne sont pas vivipares. A mon avis, cette particularité de ces gastéropodes épineux est une adaptation à la vie sur un fond peu cohérent, quelle que soit sa profondeur, où s'enfonceraient les œufs, les larves et les tout jeunes individus dépourvus d'aspérités.

En résumé, la réunion d'un grand nombre de gastéropodes à caractères halolimniques qui individualise le lac Tanganika résulte des conditions quasi océaniques de ce lac d'une grande superficie (environ 34.000 km²) et d'une grande profondeur (maximum 1.470 m; moyenne de la plaine septentrionale : 1.250 m et de la plaine méridionale : 1.400 m).

IV. — LA ZONE PROFONDE.

La zone profonde se situe entre 175-200 m et les endroits les plus profonds. Recouverte d'une vase dont la fluidité augmente avec la profondeur du lac, elle ne présente pas trace d'invertébrés. La présence d'hydrogène sulfuré dans l'eau ambiante les empêche de coloniser ces immenses étendues.

V. — LA ZONE PÉLAGIQUE.

A. — LE MILIEU.

Sauf dans la région côtière et dans certaines zones locales peu profondes, la masse de l'eau du lac présente schématiquement la stratification suivante :

a) un épilimnion qui descend généralement jusqu'à 50 m environ de moyenne. Son épaisseur et sa température subissent des variations journalières et saisonnières;

b) un thermocline oscillant, suivant la saison, entre 25 et 80 m et où la température tombe en général de 0,5 à 2° C pour une épaisseur de 5 à 45 m;

c) un hypolimnion.

L'oxygène se cantonne dans les 100 m superficiels de la région extrême Nord et dans les 200 m de la région Sud, où il règle les limites de la couche biotique. Au-dessous de 200 m, la présence de l'hydrogène sulfuré exclut toute possibilité de vie, du moins pour les organismes supérieurs.

Toutes les substances organiques qui descendent au-dessous de 100 m dans la région Nord et de 200 m dans la région Sud subissent, en dernier lieu, l'action des bactéries réductrices; elles sont en majorité perdues pour l'économie générale du lac. De plus, les organismes consommateurs et précipitants appauvrissent sans cesse les eaux superficielles. Celles-ci ne peuvent se régénérer en ordre principal que par l'apport de substances étrangères, organiques ou minérales, provenant de la décomposition des dépôts profonds, amenées par les eaux de ruissellement et de drainage ou déposées par les courants aériens.

Pour connaître une région, il faut tenir compte de son climat, c'est-à-dire de ce que L. PONCELET (1951) appelle « l'ensemble fluctuant des propriétés physiques, chimiques et biologiques du milieu atmosphérique et tellurique propre à cette région ».

Au début de la saison chaude, donc de la saison des pluies, le vent dominant du Sud tourne au Nord. Selon R. S. A. BEAUCHAMP (1939, 1946), les eaux qui étaient poussées vers le Nord refluent à ce moment vers le Sud et provoquent par leur turbulence des échanges limités entre l'épilimnion et les couches supérieures de l'hypolimnion riches en sels nutritifs. Il en résulte donc un enrichissement en sels nutritifs et un accroissement de la population planctonique.

Ensuite des conditions plus stables règnent au cours de la saison des pluies. Mais l'influence de cette perturbation saisonnière sur le plancton de la zone pélagique a-t-elle l'importance que R. S. A. BEAUCHAMP lui attribue ? Car cette immense masse d'eau ne subit pas de différences tellement appréciables de température pour qu'elles puissent justifier des échanges conséquents. D'autre part, les vents ne soufflent pas sans arrêt avec une régularité telle qu'ils arrivent à produire leur effet d'une façon ininterrompue et uniforme sur les strates supérieures du lac. Ils n'agissent que localement et temporairement, avec une intensité qui doit varier d'année en année.

Par temps calme, le s/s « BARON DHANIS » laissait derrière lui un sillage en ligne droite sur plusieurs centaines de mètres. Parfois, en saison sèche, de violents vents du Sud provoquent des troubles superficiels locaux qui se font principalement sentir dans les endroits en pente douce tels que le golfe de Burton et les régions de l'extrême Nord et l'extrême Sud. T. F. ANDREWS (1948) a étudié les changements temporaires que les vents violents provoquent dans certaines conditions limnologiques du lac Érié. Il a constaté un renversement dans les mesures relatives à la turbidité, à la totalité des matières en suspension et à l'abondance des *Cyclops* et des *Diaptomus*. Par contre, les températures ne sont pas inversées quoique sujettes à de grandes variations.

Toutefois, dans de telles circonstances, les eaux, auparavant en contact avec les dépôts du fond, remontent vers la surface; elles y apportent les réserves miné-

rales et les produits de décomposition des matières organiques qui s'accumulent sans cesse sur et dans la vase du fond. Ces nouveaux apports vont être immédiatement utilisés par les organismes tant microscopiques que macroscopiques, animaux ou végétaux. Mais, seuls, les endroits peu profonds de la ceinture du lac subissent l'action bienfaisante des mouvements de l'eau provoqués par les vents. Comme ces mouvements se localisent aux couches supérieures, ils ne modifient pratiquement pas l'économie générale du lac. Ils ne causent pas rapidement le renouvellement total des sels nutritifs azotés et phosphorés dans la zone photosynthétique.

En réalité, pour la plus grande superficie du Tanganika, aucun courant de convection régulier ou saisonnier ne produit un brassage intégral, une puissante circulation directe entre l'eau de surface et l'eau profonde. Il n'y a pas de circulation totale et brutale dans la masse d'eau. D'ailleurs, celle-ci serait néfaste pour les organismes, car elle libérerait les substances nocives amassées dans la profondeur. Cependant, l'uniformité dans la température et dans la composition chimique moyenne de l'eau comprise entre 400 m et le fond atteste la présence d'une circulation lente mais suffisante pour y empêcher la formation d'une stratification thermique ou chimique.

L'ensemble donne l'impression que, dans le graben du Tanganika, une cuvette d'eau « biotique » atteignant 100-200 m d'épaisseur repose sur une masse d'eau « morte ». Le volume de la couche trophogène ne correspond qu'au quart du volume total et le cycle biologique des animaux pélagiques s'y passe en circuit fermé.

Dans cette énorme masse d'eau, les apports terrigènes des eaux tributaires restent relativement insignifiants. Ils sont rapidement éliminés dans la région côtière, où ils se trouvent précipités et sédimentés par les mollusques lamelli-branches et les éponges. Ces animaux filtrent de grandes quantités d'eau, d'où ils enlèvent toutes les particules en suspension. Celles-ci n'atteignent pas la vaste région centrale du lac, sauf peut-être au large des grands affluents comme la Ruzizi et la Malagarasi.

L'énorme accumulation de vase qui tapisse le fond du lac provient-elle des immenses dépôts anciens de poussières volcaniques émises lors de violentes éruptions de la croûte terrestre ? En partie, probablement. Mais à l'heure actuelle, la sédimentation continue grâce aux cadavres provenant des organismes habitant les régions supérieures du lac et grâce aux poussières qui, transportées par les vents, tombent sur toute la surface du lac ⁽²⁹⁾. Le rôle de ces dernières dans l'économie biologique du lac Tanganika doit être plus grand qu'on ne l'imagine. Car leur quantité totale, qui évidemment varie au cours de l'année, est visible-

⁽²⁹⁾ Ces particules, de nature organique ou minérale, infiniment ténues, dispersées dans l'atmosphère, font partie de ce qu'on appelle des aérosols atmosphériques, c'est-à-dire des systèmes colloïdaux où la phase dispersante est gazeuse et la phase dispersée, liquide ou solide (H. BIANCANI, 1951). En retombant, ces poussières contribuent également à la formation des « sols suspendus », c'est-à-dire des accumulations de débris en décomposition qui, dans les forêts tropicales, se forment sur les plus hautes branches, à 40-50 m de hauteur (C. DELMARE-DEBOUDEVILLE, 1951, p. 268).

ment considérable, surtout lorsque le soleil devient opaque pendant les quatre mois que dure en moyenne la saison sèche.

Le géophysicien H. LETTEAU (1939) a mesuré quantitativement les impuretés atmosphériques de la zone tropicale africaine. Cet auteur établit que la teneur en impuretés de l'air voisin du sol est généralement forte et surtout très élevée au voisinage des incendies de savane. Par contre, la teneur en poussières sèches arrachées au sol est assez faible; toutefois, comme les violents courants ascendants qui règnent dans ces régions entraînent les particules dans les hautes altitudes de l'atmosphère, l'auteur pense que, malgré les faibles valeurs observées au sol, il existe un nombre élevé de poussières dans une colonne d'air verticale. Il en résulte que le facteur opacité augmente. Or, on sait que le degré de continentalité d'une région accroît l'opacité. Dans son travail sur le climat écologique de la Cuvette centrale congolaise, E. BERNARD (1945) a parfaitement mis en évidence le rôle important joué par l'effet général de continentalité pour la partie orientale de la forêt congolaise. Il signale (p. 38) que la situation créée par une opacité élevée en Cuvette centrale « est aggravée par la nature steppique et désertique des vastes territoires contigus à la forêt, au Nord, au Sud et à l'Est et par la convergence de grands courants atmosphériques au-dessus du Centre africain. Ces vents : mousson Sud-Ouest, alizé Sud-Est de l'océan Indien, courant Nord-Est égyptien, se sont chargés d'impuretés au cours de leur long parcours au-dessus des régions souvent très sèches de l'Afrique. Poussières de sable provenant des vastes déserts africains, particules arrachées à la surface des sols desséchés, fumées des incendies de brousse, cendres microscopiques émises par les volcans de l'Est, noyaux salins hygroscopiques originaires des océans, grains de pollen, toutes ces impuretés charriées par les vents à des altitudes parfois considérables se concentrent au-dessus de la dépression centrale. Les calmes fréquents et les puissants courants verticaux de convection favorisent certainement l'accumulation en altitude de ces particules polluantes ».

Sans aucun doute, cette observation de E. BERNARD relative à la Cuvette centrale s'applique également au graben du lac Tanganika qui la borde à l'Est. L'examen des cartes établies par M. ROBERT (1942), A. VANDENPLAS (1943) et E. BERNARD (1945) révèle que le graben du lac Tanganika reçoit deux courants aériens principaux. D'une part, le courant égyptien, qui, en janvier, débouche de la vallée du Nil comme un vent du Nord, se trouve dévié en partie vers l'Ouest et envoie des ramifications Nord-Ouest—Sud-Est sur le lac. Parfois, l'alizé Nord-Est d'Arabie se met à souffler. D'autre part, pendant la saison sèche, l'alizé Sud-Est de l'océan Indien enfile la dépression tanganyikienne avec plus ou moins de violence. Tous ces vents passent par de vastes territoires très secs et couverts de zones sableuses arides où ils se chargent de sables désertiques. Balayant aussi de grandes étendues d'eau marine ou douce, l'air se charge en plus, d'une part, de cristaux ultra-microscopiques provenant de la dessiccation de l'eau pulvérisée lors des brassages énergiques des masses aquatiques superficielles et, d'autre part, de particules microscopiques d'origine pollinique ou planctonique (débris,

bactéries, kystes de protozoaires, spores de protophytes et d'algues) qui peuvent ainsi peupler des milieux très éloignés.

Il est évident qu'au cours des averses abondantes, les gouttelettes entraînent avec elles les impuretés en suspension dans l'atmosphère. Elles les précipitent dans les eaux du lac, où elles réagissent selon leur nature. Certaines cendres, certaines particules contiennent des éléments ou des substances chimiques indispensables à la constitution des êtres vivants (phosphates, carbonates, etc.); elles se désintègrent ou se dissolvent dans l'eau et elles sont directement ou indirectement utilisées par les organismes autotrophes. On peut envisager qu'elles remplacent, dans les eaux superficielles du lac, les éléments utilisés par les organismes destructeurs ou descendus et détruits dans la couche morte. Ces éléments nutritifs primaires de l'eau étant ainsi régénérés, les êtres vivants continuent à en profiter et à subsister. Ils entrent dans l'économie biologique générale du lac et y constituent une source nutritive indispensable. Si ce mode d'approvisionnement disparaissait, les réserves minérales des couches supérieures de l'eau de la zone pélagique s'épuiseraient progressivement; je pense que, dans les conditions actuelles du lac, les concentrations de ces réserves s'amoiendrieraient tellement qu'elles ne pourraient plus fournir aux êtres vivants la substance nécessaire à leur maintien. Les organismes ne sauraient continuer à vivre en exploitant exclusivement leurs propres produits de sécrétion et de désintégration, ainsi que les apports nutritifs limités des couches profondes.

D'un autre côté, les poussières minérales microscopiques déposées à la surface du lac descendent lentement vers le fond, où elles s'accumulent, pour participer à la formation d'une épaisse couche d'une vase tellement fluide que les bouteilles NANSEN en prélèvent sans dommage. Dans cette région tropicale continentale, la masse totale des poussières qui tombent dans le lac doit être énorme. Elle devrait faire l'objet d'une étude approfondie. L'influence des transports éoliens sur les grands lacs a d'ailleurs été mise en évidence par M. A. FITZGERALD (1934), qui note que (*vide* M. ROBERT, 1942, p. 215) « le Tchad se remplit de plus en plus de sable apporté dans son bassin par l'harmattan », ce vent sec qui souffle de l'Est.

Malgré l'indigence des renseignements précis sur cet aspect de la climatologie, il existe un argument important en faveur de l'importance des particules transportées par les vents et du rôle essentiel qu'elles jouent pour maintenir la vie dans les eaux superficielles des grands lacs africains à couche profonde morte. C'est la quantité anormale de silice dissoute dans l'eau du lac Tanganika. Les observations réalisées par J. KUFFERATH, chimiste de l'Expédition, montrent une proportion élevée de silice dans la profondeur du lac ⁽³⁰⁾. On peut supposer que cette silice provient en majorité des poussières de quartz, de sable, de grès, etc., amenées par les vents dominants.

⁽³⁰⁾ Voir J. KUFFERATH, 1952, graphique 4.

B. — LE CYCLE VITAL.

Dans la couche trophogène de la zone pélagique d'un lac, les végétaux, les bactéries et les protozoaires autotrophes tirent leurs substances des éléments simples minéraux ou organiques qui proviennent, soit, comme nous venons de le voir, des minéraux allochtones amenés par l'eau ou le vent, soit de la désintégration des êtres vivants autochtones. En effet, les produits d'excrétion de tous les organismes vivants ainsi que les produits de décomposition de leurs cadavres se fragmentent, se désintègrent et passent finalement en solution dans l'eau ambiante. La présence de pigments photosynthétiques permet à l'organisme autotrophe d'utiliser l'énergie de la lumière solaire pour élaborer des constituants cellulaires complexes depuis les plus simples matériaux. Ces êtres convertissent des substances de sources inorganiques en matière vivante et, pour vivre, ils ne dépendent d'aucun autre être.

Dans la masse aquatique et dans le fond, d'innombrables bactéries se développent. Aérobie ou anaérobie, photosynthétique ou non, elles synthétisent leurs complexes protoplasmiques à partir de sels inorganiques simples. Certaines espèces, exclusivement autotrophes, restent entièrement indépendantes de toute vie végétale ou animale. D'autres, les plus nombreuses, sont hétérotrophes, c'est-à-dire qu'elles peuvent fabriquer leur propre substance, soit en oxydant des éléments inorganiques et en réduisant l'anhydride carbonique, soit en utilisant des composés purement organiques. La composition chimique des bactéries en fait une nourriture très riche et très digestible. Elles pourvoient à la subsistance de nombreux protozoaires et de certains groupes de métazoaires, larvaires ou adultes. Parmi ces derniers, les filtrateurs les engluent dans leurs sécrétions muqueuses, les limnicoles les absorbent avec les détritiques éparpillés dans la vase et les brouteurs les avalent avec les algues.

Leur rôle est probablement plus important qu'on ne le croit, surtout dans un lac des pays chauds où la température élevée ne varie pratiquement pas, mais où elle favorise fortement les processus tropholytiques. C. B. TAYLOR (1940) a insisté sur l'étonnante diversité des espèces bactériennes présentes dans les eaux de certains lacs anglais. Les populations bactériennes les plus denses se décèlent dans les eaux littorales; dans la zone pélagique, leur nombre décroît progressivement à mesure qu'on s'éloigne de la rive et qu'on descend vers le fond. Cependant, elles peuvent vivre à de grandes profondeurs ⁽³¹⁾.

Il faut remarquer que, dans l'eau douce et dans l'eau de mer, il n'existe aucune indication relative à un effet bactéricide de la lumière solaire, dû à l'action de ses rayons ultra-violet; car les expériences révèlent que les radiations nocives de la lumière solaire ne pénètrent pas virtuellement au delà de quelques centimètres de profondeur et que même les eaux peu profondes ne sont pas stérilisées

⁽³¹⁾ Au cours de la croisière océanographique du navire danois « GALATHEA », Ch. ZOBELL a ramené, en 1951, des bactéries vivantes du fond de la fosse des Philippines, situé à plus de 10.000 m de profondeur.

après une exposition prolongée (C. B. FRED, F. C. WILSON and A. DAVENPORT, 1924) (C. E. ZOBELL et B. F. M. EVEN, 1935). De telles observations restent trop souvent isolées. On peut regretter qu'en général, la distribution des bactéries, leur activité, leur contribution au métabolisme des lacs d'eau douce n'aient pas suscité des études approfondies de la part des hydrobiologistes ou des limnologues.

A ma connaissance, aucune recherche bactériologique ne fut réalisée systématiquement sur les eaux du lac Tanganika.

Les bactéries, les protophytes et les protozoaires autotrophes sont dévorés par de nombreux microanimaux hétérotrophes qui, pour subsister, doivent assimiler de la matière organique constituée, soit vivante (holozoïques, holophytes), soit morte ou en désagrégation ou dissoute (saprozoïques, saprophytes). Les holozoïques montrent une spécificité vraiment remarquable envers leurs proies. Beaucoup ne se nourrissent que d'individus appartenant à une espèce déterminée, non seulement parce qu'ils leur procurent des substances assimilables, mais aussi parce que les formes et les dimensions de la nourriture répondent à leurs possibilités d'ingestion. Il se manifeste une relation positive entre l'abondance des bactéries et celle du plancton. En effet, S. A. WAKSMAN (1941) et ses collaborateurs ont démontré que, dans les mers, les bactéries sont associées avec le phytoplancton et avec les autres plantes en plus grand nombre qu'avec le zooplancton et les autres animaux.

Selon A. PÜTTER (1913), il paraît évident que la nourriture nécessaire à l'entretien de beaucoup d'animaux planctoniques n'est pas fournie en quantité suffisante par les substances organiques qu'ils ingèrent. Dans la majorité des cas, les contenus intestinaux sont maigres. Aussi, ces organismes doivent-ils utiliser une source supplémentaire de nourriture. Selon cet auteur, ils trouvent cette dernière dans les substances organiques et inorganiques dissoutes qu'ils peuvent assimiler directement sans l'intervention préalable des bactéries. Cette idée fut fortement combattue. Une telle adaptation physiologique n'est peut-être pas générale et ne se manifeste que chez certaines espèces. Ses opposants estiment que les planctophages se trouvent là où le plancton vit en quantité suffisante pour maintenir l'équilibre nutritif. De son côté, H. LOHMANN (1911) insiste sur le fait qu'un très grand pourcentage d'organismes planctoniques comprend des formes si petites qu'elles passent à travers les filets les plus fins. Il croit que ce nannoplancton délicat, d'une dimension de 5 à 6 microns, joue le rôle principal dans la nourriture notamment des microcrustacés. Récemment D. T. GAULD (1951) a constaté que certains copépodes planctoniques marins filtrant les *Chlamydomonas* ne se nourrissent que quelques heures par journée, probablement au cours de la nuit. La masse des organismes ultra-microscopiques du phytoplancton, qui ne sont retenus ni par les filets, ni même par les filtres aux mailles les plus fines, représente une proportion importante de la végétation océanique (W. R. G. ATKINS, 1945). Les flagellates autotrophes et les péridiniens en constituent de loin la part la plus considérable. En réalité, on possède peu d'informations sur la composition du nannoplancton et sur l'importance relative

de ses groupes (E. W. KNIGHT JONES, 1951). De ce qui précède, on peut conclure au besoin de recherches sur le genre de nutrition des animaux planctoniques.

En résumé, l'équilibre nutritif de la couche biotique du lac Tanganika repose sur le cycle vital suivant : cadavres *a*) poussières atmosphériques allochtones; *b*) produits autochtones de désintégration; *c*) substances ramenées des couches profondes par les mouvements de l'eau — bactéries et protistes autotrophes — bactéries et protistes hétérotrophes — invertébrés, copépodes, méduses, crevettes, etc. — poissons planctophages — vertébrés piscivores — cadavres. Le milieu s'appauvrit constamment par tout ce qui tombe dans la zone morte; il s'enrichit sans cesse en substances minérales par les poussières atmosphériques et, parfois, en produits minéraux et organiques remontant des zones profondes. On y trouve comme réducteurs : des bactéries; comme producteurs : des bactéries autotrophes, des algues photosynthétiques; comme consommateurs : les animaux uni- et multicellulaires hétérotrophes.

C. — LE ZOOPLANCTON.

L'ensemble des êtres microscopiques végétaux ou animaux, doués ou non de mouvements propres et flottant plus ou moins passivement à la surface des eaux, constitue le plancton.

Dans cet immense lac, à thermocline, à couche morte profonde, trop fortement alcalin pour la plupart des êtres vivants, soustrait aux conséquences des changements saisonniers de la température, la production se révèle peu intense pour un tel volume d'eau. Malgré la présence dans la masse totale d'éléments chimiques suffisants pour que la flore et la faune deviennent riches, je ne puis considérer le lac, dans son ensemble, que comme relativement oligotrophique, compte tenu de son volume. Les conditions homogènes qui règnent dans le milieu pélagique du lac Tanganika déterminent une biocénose assez uniforme, composée d'espèces relativement peu nombreuses.

Le zooplancton se montre plus abondant dans les eaux supérieures du large. Dans la zone côtière, il reste rare le long des côtes à profil raide et le long des côtes découvertes à pente douce, là où les eaux souvent très agitées déferlent sur les accores et sur les plages. Parfois dans les zones calmes et peu profondes des baies abritées qui reçoivent une rivière et qui sont soumises à une circulation totale des eaux, les microorganismes se multiplient avec effervescence, produisant des fleurs d'eau colorées (Sumbu).

La grande masse du zooplancton est constituée par les copépodes pélagiques. En nombre important, ces entomostracés représentent l'élément principal du plancton et la base de la nourriture pour les poissons. K. LINDBERG (1951) a noté que les plus abondants appartiennent à des espèces ubiquistes. Il faut remarquer que F. RUTTNER (1931) a constaté le même cosmopolitisme dans les êtres planctoniques des lacs tropicaux de Java et de Sumatra, où l'on pêche les mêmes espèces de Cyclopidés, de Cladocères et de Rotifères que dans les lacs de l'Europe centrale.

La microfaune planctique du lac Tanganika contient également des Roti-

fères, mais en nombre très restreint. Quelques espèces de crevettes se capturent également surtout la nuit. A l'œil nu, le zooplancton se caractérise parfois par la présence de jolies petites méduses (fig. 2), transparentes, bordées de tentacules fragiles, d'un diamètre de 2-3 cm, dont la découverte étonna tellement les premiers observateurs. Ce sont surtout leurs apparitions brusques et en quantité énorme dans un lac d'eau douce qui ont frappé les naturalistes. En réalité, elles résultent de proliférations asexuées rapides, provoquées par les conditions favorables du milieu chez des organismes qui se rencontrent dans le lac pendant toute l'année. Les pêcheurs indigènes qui accompagnaient la mission hydrobiologique belge ne les connaissaient pas; ils en ignoraient même l'existence. Lorsqu'ils les virent pour la première fois, ils les désignèrent sous le nom de « toambo-toambo », qui, en langage kiswahili, signifie « ventre-ventre ». Lorsque les méduses étaient signalées, le s/s « BARON DHANIS » stoppait; l'échelle de coupée était descendue au ras de l'eau et, généralement accompagné de MAX POLL, l'ichtyologiste de la Mission, je prélevais au filet troubleau les méduses qui, lentement, dérivait le long du flanc du bateau.

Cependant, dans son *Tanganyika Problem*, J. E. S. MOORE (1903) rapporte que certains indigènes, à qui il montrait une méduse, n'ignoraient pas leur existence. Ils affirmaient qu'elles représentaient les « yeux » du lac « They are blind lakes, asleep, Liemba (Tanganyika), on the other hand, has the eyes, one of which you have just found. In the ain Liemba also sleeps; but when the clouds dissolve, and the night wind, dies down before daylight as at this season, Tanganyika awakes like us, to look at the moon and the stars, and the lake is then full of eyes ».

Ces méduses de sexes séparés se reproduisent au cours de toute l'année par bourgeonnement direct de jeunes méduses sur le manubrium. A la fin de la saison des pluies, œufs et spermatozoïdes se développent dans l'ectoderme manubrial de certains individus. On ignore encore si l'œuf fécondé donne naissance à une méduse ou à un polype (E. LELOUP, 1951).

Le zooplancton ne manifeste pas une passivité intégrale : il ne se laisse pas balloter indifféremment au gré des mouvements de l'eau. Par ses propres moyens, il peut changer de milieu. Il montre en effet des migrations verticales quotidiennes qui le font passer rapidement par des couches d'eau de composition différente. Quoique dépourvus de la notion de la navigation dirigée, ces organismes pélagiques sont capables de choisir la couche d'eau où ils trouveront des conditions optima de vie.

Le phototaxisme du zooplancton est connu depuis longtemps. La lumière est le facteur le plus important qui règle les migrations dont l'étendue et le type se trouvent modifiés au sein d'une même espèce par l'âge, le sexe, les différences individuelles. Un animal préfère une intensité optimum de lumière et, en règle générale, il descend ou monte suivant que la lumière augmente ou diminue. Toutefois, une migration verticale, provoquée par la lumière, peut être modifiée par d'autres facteurs du milieu et notamment par la nourriture, l'oxygène, l'anhydride carbonique, la température (R. R. FORD LANG, 1938). Dans leurs

jeunes stades, les daphnies, par exemple, sont photopositives et, à l'état adulte, leur réaction à la lumière est négative. Cependant, si, dans un milieu de culture expérimentale, la réponse photonégative normale des daphnies adultes devient positive (G. L. CLARKE, 1932), ces cladocères, dans la nature, émigreraient vers la surface dans la zone phytoplanctique.

Dans le lac Tanganika, le plancton se trouve, pendant le jour, entre 50 et 125 m de profondeur. Cette localisation explique la grande transparence des eaux superficielles d'un bleu pur, dans lesquelles, à certains moments de la journée, un disque blanc ne disparaît à la vue qu'après être descendu à 25 m.

En outre, cette stabilisation diurne du plancton entre 50 et 125 m amène une diminution de la saturation en oxygène dans cette couche où les consommateurs absorbent plus que les fournisseurs ne peuvent émettre. Ensuite, les phénomènes de réduction des cadavres et des déchets de toutes espèces, qui tombent des régions plus élevées, réclament également beaucoup d'oxygène. Ces deux causes, dont les effets s'additionnent, permettent de comprendre pourquoi, à certains endroits, la saturation en oxygène est plus élevée vers 150 m de profondeur qu'entre 75-125 m.

A la tombée du jour, le plancton remonte et s'étale sous la surface en se condensant surtout aux environs de 10 m de profondeur. Il demeure toute la nuit près de la surface pour redescendre lorsque le soleil commence à darder des rayons trop ardents. Cette montée nocturne du plancton a pour effet de faciliter sa capture au cours de pêches à la lumière. Descendue au niveau de l'eau, une lumière vive, en l'occurrence une forte lampe électrique munie d'un réflecteur, éclaire sans chauffer l'eau ambiante d'une manière excessive. Elle attire le zooplancton, qui s'amasse en surface sous la lampe et se groupe. Il amène à sa suite ses prédateurs, dont le petit poisson pélagique, le Ndakala⁽³²⁾, est le plus abondant. Bientôt, ces poissons deviennent à leur tour la proie de divers poissons voraces et parfois, dans les baies, d'un serpent aquatique qui les capture en s'enroulant autour d'eux. Cette poursuite nocturne du zooplancton par les bandes innombrables de Ndakalas est mise à profit par les indigènes qui les pêchent à la lueur de feux de bois installés à l'avant de leur pirogue⁽³³⁾.

Une telle migration ascendante se manifeste également au cours de journées où le ciel nuageux ne laisse pas filtrer les rayons solaires. Un jour, les membres de la Mission ont vu l'eau bouillonner sur une grande surface autour du s/s « BARON DHANIS ». Il s'agissait de bancs importants de Ndakalas chassés par les Mvolos⁽³⁴⁾, eux-mêmes poursuivis par les grands Sangalas⁽³⁵⁾. Tous ces poissons, proies et prédateurs, s'agitaient dans tous les sens, provoquant des remous.

On peut dire qu'en général, le rythme des migrations verticales quotidiennes des organismes correspond à celui de l'alternance du jour et de la nuit. Elles attei-

⁽³²⁾ *Stolothrissa tanganicæ* REGAN, 1917 (dét. M. POLL).

⁽³³⁾ Voir M. POLL, 1952, pl. IXL.

⁽³⁴⁾ *Luciolates stappersii* BOULENGER, 1914 (dét. M. POLL).

⁽³⁵⁾ Selon M. POLL, ce nom indigène indique les trois *Lates* d'une façon générale et le *L. Angustifrons* BOULENGER, 1906, plus spécialement.

gnent leur plus grande vitesse pendant les heures matinales et les heures crépusculaires, au moment où la lumière diffusée et polarisée du firmament se manifeste au maximum. De plus, cette lumière agit spécifiquement sur une série de processus biologiques et chimiques; elle accélère notamment la croissance et la reproduction des microorganismes (F. RUTTNER, 1942).

D. — COPÉPODES ET CLADOCÈRES.

Dans le lac Tanganika, les copépodes forment donc l'élément essentiel sur lequel repose l'économie de la zone pélagique.

Mais un caractère négatif frappant consiste en l'absence totale de ces autres entomostracés limnétiques, les cladocères. On ne les rencontre pas dans l'eau libre du lac, alors qu'on en recueille dans ses rivières tributaires, telles que la Lovu, et dans les étangs avoisinants, tel celui qui se trouve face au camp Jacques, au Sud d'Albertville. Certes, G. O. SARS (1909) a décelé, parmi des copépodes du lac, un spécimen de *Moina*, mais, selon cet auteur, cet unique spécimen a été, selon toute probabilité, accidentellement apporté dans le lac par quelque rivière voisine.

W. A. CUNNINGTON (1920) croit qu'une cause d'ordre chimique est fatale aux cladocères : la grande quantité de magnésium contenue dans l'eau du Tanganika. De même, A. TANSON (1931) attribue l'élimination de *Daphnia pulex* de certaines eaux à un excès de magnésium. Or, la littérature mentionne que les cladocères peuvent vivre dans des eaux beaucoup plus magnésiennes que celles du lac, fait d'ailleurs établi expérimentalement par G. E. HUTCHINSON (1930, 1932) à propos de *Daphnia magna*, *D. pulex* et *D. longispina*, et par R. S. A. BEAUCHAMP (1939) pour des cladocères provenant du marais Kibiriji, situé en bordure du lac Tanganika, près de Kigoma. De même, certains lacs où se rencontrent des cladocères sont plus riches que le Tanganika en électrolytes magnésiens et en électrolytes totaux. A mon avis, G. E. HUTCHINSON (1932) et A. PACAUD (1939) ont raison lorsque, tout en reconnaissant l'influence de la proportion relative du magnésium, ils estiment exagérée l'importance attribuée à ce facteur limitant.

Le calcium ne peut être un obstacle pour la présence de cladocères dans le lac Tanganika. En effet, A. PACAUD (1939) a démontré expérimentalement que ces entomostracés peuvent vivre dans une eau dépourvue de calcium, à condition qu'ils disposent d'une nourriture appropriée.

Les éléments nocifs, libérés lors de l'échange limité des eaux qui se passe au début de la saison chaude, n'éliminent-ils pas les cladocères ? Dans l'affirmative, ces substances seraient-elles spécifiques au point de ne pas exercer d'influence néfaste sur les copépodes ? Je ne le pense pas. Cette cause chimique n'étant pas démontrée, il semble qu'on puisse prendre en considération l'hypothèse qui rend responsables de l'élimination des cladocères de la faune tanganykienne les possibilités nutritives particulières du lac. Cette hypothèse fut émise par G. O. SARS en 1912 et développée par G. E. HUTCHINSON en 1932. G. O. SARS (1912) avait, en effet, découvert que les larves de macroures tanganykiens se distinguent par

une conformation embryonnaire très rudimentaire des mandibules et des maxilles. Incapables de se nourrir de la manière habituelle par mastication, les jeunes stades doivent assurer leur subsistance exclusivement sur les réserves vitellines qu'ils contiennent. L'auteur y voit une adaptation à la rareté de la nourriture qui convient aux larves au cours de cette première période de leur existence. Il suppose que cette pauvreté de la nourriture explique également l'absence de cladocères dans le lac.

Les entomostracés limniques, non adaptés à un mode de vie prédateur, sont des organismes qui filtrent activement l'eau ambiante. Il semble qu'au cours de vingt-quatre heures, la nutrition ne s'effectue, chez les copépodes planctoniques marins, que pendant quelques heures et très probablement pendant les heures nocturnes (D. T. GAULD, 1951). Pour retirer les particules en suspension dans l'eau, les filtrateurs capturent indistinctement des débris microscopiques de matière vivante ou non, surtout des détritiques, des bactéries et des organismes animaux et végétaux unicellulaires, soit comme stades adultes, soit comme stades reproducteurs du nannoplancton.

Selon A. PACAUD (1949), les cladocères non prédateurs et planctoniques se nourrissent essentiellement d'algues monocellulaires, tandis que les benthiques broutent un mélange de bactéries, d'algues monocellulaires et de minuscules débris organiques. En 1939, cet auteur a montré que « la population de cladocères d'une mare se modifie manifestement en fonction du cycle des cultures sur les sols du voisinage ». Certaines espèces se multiplient dans les mares polluées ou des abreuvoirs riches en matières organiques. D'autres prospèrent dans des mares non souillées de l'extérieur. Dans ces dernières, les herbiers contiennent une flore bactérienne riche et une faune importante de petits herbivores ainsi que des batraciens et des poissons; tous ces animaux y déversent leurs excréments. A. PACAUD (1949) a réalisé des élevages combinés mollusques-cladocères; il en résulte la preuve d'une relation permanente entre les cladocères et les animaux aquatiques de taille réduite, tels que les mollusques. Les produits du métabolisme des mollusques (Planorbes), plus ou moins transformés par les activités bactériennes, servent de point de départ pour la nourriture des cladocères. Car les mollusques digèrent et transforment les végétaux et les débris qu'ils absorbent, en substances qui assurent le développement et la multiplication des cladocères. La densité de la population de ces derniers n'est pas conditionnée par la quantité de « nourriture primaire métabolisée par les Planorbes », mais par sa qualité. Par l'intermédiaire des mollusques, la nourriture primaire libère dans le milieu ambiant des substances solubles ionisables et biologiquement utilisables soit directement, soit indirectement par intervention des bactéries. Les expériences d'A. PACAUD (1949) prouvent « une relation fort claire entre le taux de substances ionisables (mesuré par la résistivité), la densité de la flore bactérienne et la densité des populations de cladocères ». Seulement, la nourriture primaire libère également des substances fermentescibles et putrescibles qui, si elles enrichissent le milieu en bactéries et en microorganismes utilisables, font baisser le taux de l'oxygène dissous. Dans ce cas, par compensation (M. Fox, 1948), la

teneur en hémoglobine augmente chez les cladocères. En résumé, les observations et les expérimentations d'A. PACAUD établissent une relation entre les cladocères du benthos et leurs cohabitants, ce qui permet de supposer que la zone littorale du lac constituerait à priori un milieu favorable au développement de ces entomostracés.

Tirant ses conclusions de ses élevages expérimentaux et de ses nombreuses investigations réalisées dans des stations naturelles, A. PACAUD (1939) estime que, pour les cladocères les plus caractéristiques des petites flaques, « ... les Flagellés du nannoplancton demeurent la meilleure nourriture, les détritiques des différents types ne constituant qu'une nourriture d'entretien ». Cette affirmation est confirmée par les expériences réalisées par M. LEFÈVRE (1942) concernant l'utilisation des algues par les cladocères. Elles démontrent également que « certaines espèces donnent d'excellentes cultures de cladocères, et d'autres, au contraire, ne permettent aucun élevage ». Les espèces favorables « présentent toutes certains points communs qui sont : 1° leur petite taille; 2° la fragilité de leur membrane; 3° la faculté qu'elles ont de se maintenir en suspension dans les milieux de culture ».

Or, en ce qui concerne la zone pélagique du lac Tanganika, les constatations préliminaires permettent de conclure que détritiques et nannoplancton sont rares. D'autre part, le manque de brassage profond et de courants ascendants réguliers empêche l'arrivée, en nombre suffisant, dans les couches supérieures, des détritiques déposés dans les profondeurs soustraites à l'action des mouvements de l'eau provoqués par les vents. Dans ces couches, les débris proviennent soit des êtres planctiques eux-mêmes, soit des côtes ou des déserts avoisinants; ils sont insuffisants pour la population du lac. D'autre part, le phytoplancton dominant, composé d'algues vert-bleu et de diatomées, se montre pauvre en éléments ultra-microscopiques nus qui fournissent la nourriture principale aux cladocères dulcicoles et qui, à l'encontre des individus testacés, passent inaperçus dans le tube digestif des crustacés, même s'ils sont absorbés en grand nombre.

Cette rareté des détritiques et du nannoplancton implique comme conséquence que les entomostracés doivent filtrer un volume d'eau trop considérable pour pouvoir subsister par ce seul mode de nutrition. Dans ce cas, il ne faut pas rejeter à priori l'hypothèse d'A. PUTTER, d'autant plus que G. L. CLARKE et S. S. GELLIS (1935) ont démontré que *Daphnia* peut absorber une certaine quantité de substance organique sous la forme colloïdale. Évidemment, il faut aussi envisager le rôle éventuel des bactéries qui participent au complexe biologique du lac. Car, ces mêmes auteurs ont prouvé que les copépodes marins qui vivent et grandissent aux dépens des bactéries ou d'autres nourritures assez petites pour passer au travers des pores du papier filtre, cessent de prospérer et meurent rapidement lorsqu'on leur retire ces microorganismes.

Expérimentant sur certaines espèces de copépodes pélagiques du golfe de Marseille, L. DEVÈZE (1952) vient de mettre en lumière que « les Bactéries peuvent servir de nourriture aux copépodes planctoniques ». Des expériences en cours permettront d'établir si « une telle source de nourriture est utilisable pour

toutes les espèces de copépodes vivant dans les eaux du golfe de Marseille comme pour les autres organismes du zooplancton. Elles préciseront également si une telle source de nourriture est suffisante pour permettre un développement normal de ces animaux planctoniques ».

De ce qui précède, il se confirme une fois de plus que la cuvette trophogène du lac Tanganika constitue un champ d'investigation idéal pour les physiologistes et les biochimistes étudiant la physiologie de la nutrition chez les animaux limnoplantiques.

Comme conclusion, on peut dire que, dans l'état actuel de nos connaissances, les copépodes planctoniques qui, à l'occasion, peuvent rester à jeun trouvent dans les eaux tanganykennes des éléments nutritifs en suffisance pour subsister et proliférer dans les eaux superficielles. Par contre, le manque de microorganismes ou de détritus de taille adéquate ne permet pas le maintien dans le lac Tanganika d'une population de cladocères filtrateurs qui doivent utiliser une abondante nourriture, d'une dimension déterminée. En effet, la consommation d'algues par les copépodes qui peuplent ces eaux en grandes quantités est considérable. Elle fait comprendre l'indigence et même la disparition des protophytes et des algues de la nature et de la taille requises par les cladocères, et, par conséquent, l'absence de ces entomostracés, dont les représentants semblent moins robustes que les copépodes.

Cette déficience d'une matière nutritive microscopique, d'une taille définie, au moment propice, explique également l'absence des grands cladocères prédateurs qui, à l'état adulte, absorbent des proies plus volumineuses. En effet, elle exerce une influence fatale sur les jeunes stades de ces animaux pélagiques qui, eux, ont besoin d'une nourriture microscopique appropriée.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- ANDREWS, T. F., 1948, *Temporary changes of certain limnological conditions in western lake Erie produced by a windstorm*. (Ecology, vol. 29, n° 4, Oct. 1948, p. 501.)
- ATKINS, W. R. G., 1945, *Autotrophic flagellates as the major constituent of the oceanic phytoplankton*. (Nature, vol. 156, p. 446.)
- BEAUCHAMP, R. S. A., 1939, *Hydrology of lake Tanganyika*. (Rev. Int. Hydrob., 39, pp. 316-353, pl. 4 et 5, 20 fig.)
- 1940, *Chemistry and hydrography of lake Tanganyika*. (Nature, London, 146, p. 253.)
- 1946, *Lake Tanganyika*. (Nature, n° 3981, vol. 157, pp. 183-184.)
- BERNARD, E., 0000, *Le climat écologique de la cuvette centrale congolaise*. (I.N.E.A.C., Bruxelles, p. 179.)
- BIANCANI, H., 1951, *Les aérosols marins*. (Communication présentée au IV^e Congrès intern. de la Mer, Ostende, 20-22 juillet.)
- CAPART, A., 1952, *Milieu physique*. (Rés. Sc., Expl. hydrob. lac Tanganika, vol. I, introduction, p. 1, pl. I-XII.)
- CLARKE, G. L., 1932, *Quantitative aspects of the change of phototropic sign in Daphnia*. (Y. Exp. Biol., IX, p. 180.)
- CLARKE, G. L. and GELLIS, S. S., 1935, *The nutrition of copepods in relation to the food-cycle of the sea*. (Biol. Bull. 68, pp. 231-246.)
- CUNNINGTON, W. A., 1920, *The fauna of the African lakes : a study in comparative limnology with special reference to Tanganyika*. (Proc. Zool. Soc., London, p. 507.)
- DELAMARE-DEBOUTEVILLE, C., 1951, *Les dépendances du sol et les sols suspendus. Considérations sur les facteurs historiques en biocénotique*. (Année biologique, t. 27, p. 267.)
- DEVÈZE, L., 1952, *Utilisation par les Copépodes pélagiques des Bactéries planctoniques comme nourriture*. (C. R. Ac. Sc., Paris, t. 234, p. 2016.)
- DEVROEY, E. J., 1949, *A propos de la stabilisation du niveau du lac Tanganika et de l'amélioration de la navigabilité du fleuve Congo (bief moyen du Lualaba, Kindu, Ponthierville)*. (Inst. Roy. Col. Belg., Mém. Coll. in-8°, t. V, fasc. 3.)
- ESAKI, T. et CHINA, W. E., 1927, *A new family of aquatic Heteroptera*. (Trans. Entom. Soc. London, vol. LXXV, p. 279.)
- FITZGERALD, M. A., 1934, *Afrika* (Londres.)
- FRED, E. B., WILSON, F. C. and DAVENPORT, A., 1924, *The distribution and significance of bacteria in lake Mendota*. (Ecology 5, pp. 322-339.)
- FUCHS, V. E., 1936, *Extinct pleistocene mollusca from lake Edward, Uganda and their bearing on the Tanganyika problem*. (J. Lin. Soc., London, XL, p. 93.)
- GAULD, D. T., 1931, *The grazing rate of planktonic copepods*. (J. Biol. Ass. U. K., vol. 29, n° 3, 1951, p. 695.)
- GROSS, F. et ZENTHEM, F., 1948, *The buoyancy of plankton diatoms : a problem of cell physiology*. (Proc. R. Soc., vol. 135, p. 382.)

- HUTCHINSON, E., 1930, *On the chemical ecology of lake Tanganyika*. (Science, 71, p. 616.)
— 1932, *Experimental studies in Ecology. I. The magnesium tolerance of daphnoidæ and its ecological significance*. (Int. Rev. Hydr., 28, p. 90.)
- KNIGHT-JONES, E. W., 1951, *Preliminary studies of nannoplankton and ultraplankton systematics and abundance by a quantitative culture method*. (J. Conseil Int. Exp. Mer, vol. XVII, p. 140.)
- KUFFERATH, J., 1952, *Milieu biochimique*. (Rés. Sc. Expl. Hydrob. lac Tanganika, vol. I, Introduction, p. 23.)
- LANGFORD, R. R., 1938, *Diurnal and seasonal changes in the distribution of the limnetic crustacea of lake Nipissing-Ontario*. (N° LVI, Publications of the Ontario fisheries research laboratory n° 45. University of Toronto. Biological series.)
- LEFÈVRE, M., 1942, *L'utilisation des algues d'eau douce par les cladocères*. (Bull. Biol., C. LXXXVI, p. 250.)
- LELOUP, E., 1949, *Relevé des stations*. (Rés. Sc. Expl. hydrob. lac Tanganika, vol. II, fasc. 1.)
— 1950, *Lamellibranches*. (Rés. Sc. Expl. hydrob. lac Tanganika, vol. III, fasc. 1.)
— 1950 a, *Relation entre la consistance du fond et la forme des coquilles chez les lamellibranches du lac Tanganika*. (Journal de Conchyliologie, Paris, 1950, vol. XC, n° 1.)
— 1951, *Méduses*. (Rés. Sc. Expl. hydrob. lac Tanganika, vol. III, fasc. 2, p. 27.)
- LETTEAU, H., 1939, *Kern- und Staubgehalt der Bodenluft und die atmosphärische Schwächung der Sonnenstrahlung über Afrika und den angrenzenden Meeren*. (Gerl. Beitr. zur Geophysik, 55, Leipzig, pp. 103-137.)
- LINDBERG, K., 1951, *Cyclopidés*. (Rés. Sc. Expl. hydrob. lac Tanganika, vol. III, fasc. 2, p. 45.)
- LOHMANN, H. 1911, *Ueber das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande*. (Int. Rev. Hydrob. Hydrog., 4, 5 pl., 5 fig., texte, pp. 1-38.)
- MOORE, J. E. S., 1903, *The Tanganyika problem*. (London, 1903.)
— 1906, *Halolimnic faunas and the Tanganyika problem*. (Rep. British Ass. Adv. Sc., York, p. 601.)
- PACAUD, A., 1939, *Contribution à l'écologie des cladocères*. (Bull. biol. France et Belgique, Suppl. XXV.)
— 1949, *Elevages combinés Mollusques-Cladocères. Introduction à l'étude d'une biocoenose limnique*. (Extrait du Journal des Recherches du C.N.R.S., n° 9, 1949, p. 1.)
- PELSENEER, P., 1886, *Notice sur les mollusques recueillis par M. le Capitaine Storms dans la région du Tanganika*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. de Belgique, t. IV, p. 101.)
— 1906 a, *Halolimnic faunas and the Tanganyika problem*. (Rep. Brit. Ass. Adv. Sc., York, p. 602.)
- POLL, M., 1950, *Histoire du peuplement et origine des espèces de la faune ichthyologique du lac Tanganika*. (Ann. Soc. R. Zool., Bruxelles, pp. 111-140, pl. I-III.)
— 1952, *Vertébrés*. (Rés. Sc. Expl. Hydrob. lac Tanganika, vol. I, Introduction, p. 89, pl. XXXIII-L.)
- PONCELET, L., 1951, *Aperçu sur le climat du littoral belge*. (Communication présentée au IV^e Congrès intern. de la Mer, Ostende, 20-22 juillet.)
- PUTTER, A., 1913, *Joint discussion with section D on the physiology of aquatic organisms. The nutrition of marine animals by dissolved organic material*. (Rep. 82nd Meet. Brit. Assoc. Adv. Science, Dundee, 1912, p. 654.)

- ROBERT, M., 1942, *Le Congo physique* (2nd éd., Bruxelles).
- RUTTNER, F., 1931, *Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali.* (Arch. f. Hydrob., Suppl. VIII, pp. 197-460.)
- 1942, *Verhalten und Wirkung der Sonnenstrahlung in Lebensraum der Gewässer.* (Scientia, vol. 36, p. 80.)
- SARS, G. O., 1912, *Report on some larval and young stages of prawns from lake Tanganyika.* (Proc. Zool. Soc., London, 1912, p. 426.)
- 1909, *Report on the Copepoda.* (Proc. Zool. Soc., London, 1909, p. 31.)
- STAPPERS, L., 1913, *Note sur les variations saisonnières de l'embouchure de la Lobozi, affluent du lac Tanganyika.* (Revue congolaise, 4^e av., n^o 2.)
- TANSON, A., 1931, *Die Wirkung der ausseren Bedingungen auf die Veränderungen des Geschlechtes und auf die Entwinckelung von Daphnia pulex De Geer.* (Arch. f. Entw. Mech. O. Org. Abt. D., vol. 123.)
- TAYLOR, C. B., 1940, *Bacteria in freshwaters.* (Freshw. Biol. Ass. Brit. Emp., Ambleside, 7^e ann. Rep., p. 51.)
- VANDENPLAS, A., 1943, *La pluie au Congo belge.* (Bull. Agri. Congo belge, vol. XXXIV, p. 273.)
- VAN MEEL, L., 1952, *Milieu végétal.* (Rés. Sc. Expl. Hydrob. lac Tanganyika, vol. I, Introduction, p. 39, pl. XIII-XXXI.)
- WAKSMAN, S. A., 1941, *Aquatic bacteria in relation to the cycle of organic matter in lakes.* (Symposium on hydrobiology, Univ. Wisconsin, Press. Madison.)
- YONGE, C. M., 1938, *The prosobranch of lake Tanganyika.* (Nature, vol. 142, p. 464.)
- ZOBELL, C. E. and MC ERVEN, G. F., 1935, *The lethal action of sunlight upon bacteria in sea water.* (Biol. Bull., 68, pp. 93-106.)

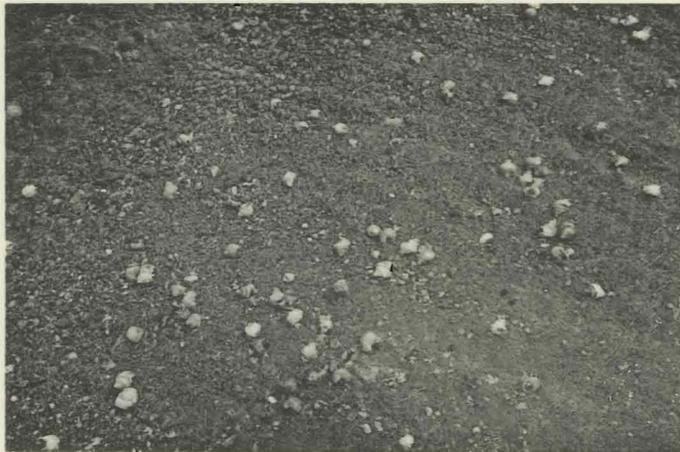


Fig. 1. — Rive sableuse à Kasoje. Vue sous eau, répartition des coquilles de *Neothauma*. 15-XII-1946. St: 18. C.



Fig. 2. — Végétation sous-lacustre dans la baie de Kigoma. *Najas* sp. 10-I-1947. St: 60 C.



Fig. 3. — Estuaire de la Malagarasi. Végétation de *Potamogeton* sp. et *Azolla pinnata* R. Br. Colonies de Bryozoaires sur *Potamogeton*. 25-II-1947. C.



Fig. 4. — Méduses au large du Cap Tembwe. 16-I-1947. P.



Fig. 5. — Rive au Sud d'Albertville. M.



Fig. 6. — Rive dans la baie de M'toto. 15-III-1947, St.175. M.