

REMARQUES GÉNÉRALES  
SUR LES GASTÉROPODES TANGANIKIENS.

COMPOSITION DE LA POPULATION.

Les gastéropodes accumulés dans les laisses déposées sur les plages sablonneuses du lac Tanganika appartiennent à deux faunes d'origine différente : a) celle des estuaires et des marécages qui bordent le lac; b) celle du lac même.

La première faune comprend des mollusques fluviatiles, pulmonés et prosobranches normaux, analogues à ceux qui constituent la population ordinaire et remarquablement homogène des fleuves de la région et des autres lacs de l'Afrique équatoriale. Ces espèces ubiquistes colonisent aisément de nouvelles aires grâce aux oiseaux et même aux coléoptères aquatiques qui parviennent à les transporter soit comme œufs et larves, soit comme animaux adultes. Ils peuvent aussi être amenés loin de leur habitat normal au cours des inondations en saison des pluies, pour être ensuite abandonnés lors du retrait des eaux en saison sèche.

La seconde faune se compose de prosobranches lacustres particuliers, endémiques. Appelés « thalassoïdes » par J. BOURGUIGNAT (1895) et « halolimniques » <sup>(50)</sup> par J. E. S. MOORE (1903), ces mollusques possèdent des caractères conchyliologiques qui rappellent ceux des gastéropodes marins par leur forme, leur sculpture et leur solidité.

a) Les pulmonés préfèrent des eaux calmes, côtières, de faible profondeur; ils rampent sur les plantes émergentes, surtout vivantes, et sur les fonds vaseux dans les criques, les baies et les lagunes, à l'embouchure des ruisseaux et des rivières ou dans les deltas des grands fleuves, dans les marais, les marécages et les étangs plus ou moins encombrés de végétation, répartis le long des rives du lac : *Limnæa*, *Planorbis*, *Physopsis*, *Pyrgophysa*, *Bulinus* et *Ferrissia*.

Dans ces régions, les eaux de rivière ou de pluie viennent diluer celles du lac, à concentration saline trop élevée pour ces mollusques.

Seuls, les Ancyloles *Burnupia* furent ramenés vivants des eaux du lac par une profondeur de — 70-100 m. Actuellement, cependant, aucune observation ne permet d'affirmer que ces Ancyloles ne se trouvent que dans les eaux du lac.

b) La plupart des prosobranches ordinaires habitent les mêmes endroits calmes que la majorité des pulmonés, mais de préférence dans la vase des eaux stagnantes, là où existe une décomposition importante des débris de la végétation aquatique : *Melanoides*, *Pila*, *Lanistes*, *Viviparus*, *Bythinia*, *Cleopatra*, *Potadoma*, *Patomoides*, *Tomichia*. Par contre, d'autres ne quittent pas les fonds rocheux ou sablo-vaseux du lac : *Neothauma*, *Mysorelloides*.

<sup>(50)</sup> Terme impliquant la notion d'une origine marine directe.

c) Tous les prosobranches thalassoïdes sont endémiques. Selon P. PELSENEER, ils forment un groupe de mélanoides aberrants. Ils se sont adaptés à des biotopes divers. On rencontre :  $\alpha$ ) sur les rochers des rives et des accores :  $\alpha^1$ ) dans la zone supérieure : *Spekia*, *Edgaria*, *Tanganyicia*, *Stanleya*, *Stormsia*, *Reymondia*, *Paramelania*;  $\alpha^2$ ) dans la zone inférieure : *Bathania*, *Neothauma*;  $\beta$ ) sur les fonds sablo-vaseux : *Syrnolopsis*, *Reymondia*, *Anceya*, *Martelia*, *Neothauma*, *Limnotrochus*, *Chytra*;  $\gamma$ ) sur les fonds vaseux : *Tiphobia*, *Bythoceras*.

En se basant sur les récoltes décrites par les auteurs, on peut conclure que les eaux du territoire congolais et des pays limitrophes orientaux contiennent actuellement un nombre assez restreint de mollusques. Il est aisé de prévoir que les pulmonés et les prosobranches ordinaires qui peuplent les rives du lac se répartissent en peu d'espèces, ce qui est le cas. Les recherches de la Mission hydro-biologique belge aboutissent à la même conclusion : les gastéropodes lacustres sont très abondants en individus, mais relativement pauvres en espèces.

L'eau sodico-magnésienne bicarbonatée, à pH élevé avoisinant 9, conserve bien les coquilles. En effet, au cours des dragages, le chalut ramène un nombre relativement petit de mollusques vivants par rapport à la masse des coquillages.

Un biotope d'une ampleur aussi considérable que celle du lac Tanganika se subdivise en unités écologiques qui comprennent chacune un ensemble de conditions biotiques particulières : ce sont les niches écologiques (C. ELTON, 1927).

Comme on le verra plus loin, par leur configuration et par leurs conditions chimiques, les eaux tanganyikiennes forment un milieu en général très homogène qui détermine une biocénose uniforme, composée d'espèces peu nombreuses.

Lorsque les conditions physiques et chimiques d'une niche écologique conviennent à la vie et à la reproduction de certaines espèces, les cohabitants hétérogènes des divers groupements entrent en compétition directe pour une nourriture de même genre et de même qualité. Or, actuellement, le lac Tanganika est oligotrophe. Toutefois les recherches de la mission confirment les observations de R. S. A. BEAUCHAMP (1939, 1940, 1946) quant à la richesse en sels nutritifs dissous dans l'hypolimnion. La stabilité thermique de ce lac tropical, potentiellement très productif, ne favorise pas la montée de ces sels dans les couches d'eau supérieures biotiques; elle doit être tenue pour responsable de l'oligotrophie actuelle du lac considéré dans son ensemble.

Les végétaux aquatiques supérieurs sont inconnus dans la plus grande superficie des rives du lac Tanganika. Aussi, la nourriture des gastéropodes lacustres comprend-elle généralement des matières végétales surtout microscopiques : diatomées, infusoires, algues inférieures, débris vivants ou pourrissants de plantes supérieures.

La présence d'un stylet cristallin chez tous les prosobranches tanganyikiens autorise à conclure qu'ils sont herbivores (C. M. YONGE, 1938). Par ailleurs, la structure de leurs radules indique un rapport entre leur mode de nutrition et la nature du substrat. En effet, d'une part, des radules à dents courtes et à denticules

épais caractérisent les *Bridouxia*, *Edgaria*, *Spekia*, *Stanleya*, *Stormsia*, *Syrnolopsis*, *Tanganyicia*. Elles leur permettent de racler les algues fixées sur les rochers littoraux ou sur les fonds durs sur lesquels vivent ces mollusques. Elles rappellent des radules des *Lanistes*, *Melanoides*, *Pila* et *Potadomoides*; mais elles sont moins massives, parce que les algues lacustres sont moins dures à râper que les végétaux ripicoles. D'autre part, les radules d'*Anceya*, *Bathanalia*, *Bythoceras*, *Chytra*, *Mysorelloides*, *Neothauma*, *Paramelania*, *Tiphobia* possèdent des dents marginales longues et à denticules minces. Plus délicates, elles ressemblent à celles de *Bithynia* et *Cleopatra*. Elles servent à retirer de la vase, sur laquelle les mollusques rampent, les débris d'origine végétale morts ou vivants.

Parmi les thalassoïdes, on connaît des espèces vivipares qui retiennent leurs jeunes dans la cavité palléale ou dans une poche incubatrice constituée par l'élargissement de la portion terminale de l'oviducte. Comme l'a déjà observé C. M. YONGE (1938), elles se répartissent en deux groupes. Le premier rassemble des animaux à coquilles épaisses et solides, vivant sur les fonds rocheux dans la zone de brassage ou dans les régions soumises à de violents mouvements de l'eau. Ils appartiennent aux genres *Edgaria*, *Tanganyicia*, *Neothauma*. Leur viviparisme s'explique comme une adaptation à la vie en eau agitée, les jeunes se développant à l'abri de la poche maternelle jusqu'à ce qu'ils soient aptes à adhérer fortement au substrat solide. Le second groupe réunit des espèces à coquilles plus minces, plus fragiles, épineuses : *Tiphobia*, *Bathanalia*, qui fréquentent les fonds mous, vaseux. *Tiphobia* n'est pas caractéristique des eaux profondes. Seule, la nature du fond conditionne son existence dans la zone biotique. Elle vit aussi bien près de la surface de l'eau qu'en profondeur, mais il lui faut un fond meuble. Dans son cas et celui de *Bathanalia straeleni* sp. nov., le viviparisme constitue une adaptation à la vie sur un substrat peu cohérent. Il permet aux jeunes d'acquérir rapidement dès leur naissance une taille et des aspérités suffisantes pour les empêcher de s'enfoncer et de disparaître dans la vase.

#### FRÉQUENCE RELATIVE.

Établir à l'heure actuelle la proportion relative des gastéropodes tanganiens s'avère hasardeux. Les tentatives réalisées par E. DARTEVELLE et J. SCHWETZ (1948, pp. 57, 65) se basent sur des collections trop peu importantes. Elles mentionnent improprement les divers constituants du stock. Leur classement des *Tiphobia*, par exemple, se fait sur 42 spécimens, alors qu'un trait de chalut effectué sur le cône alluvionnaire de la Ruzizi ramène des milliers d'individus vivants.

C'est une erreur de vouloir fixer ses idées à ce sujet d'après des collections conservées dans des musées. Les conclusions qu'elles suggèrent ne peuvent que fausser la réalité. En effet, dans les pays tropicaux peu civilisés, les possibilités de récoltes dépendent de nombreux facteurs d'ordre purement matériel. Elles se trouvent notamment limitées par les moyens de transport et d'expédition. Il m'a parfois été possible de ramener en vrac des coquilles échouées sur une plage,

comme celle située au Sud de l'estuaire de la Malagarasi (stn. 144). Mais, souvent, j'ai exécuté sur place un triage préliminaire des spécimens que je désirais emporter en éliminant bon nombre de coquilles les plus communes. D'autre part, au cours de l'exploration des rives à Kala, à Tembwe, à Albertville, par exemple, les indigènes apportaient au bateau des centaines d'Iridines vivantes; après en avoir retenu trente, quarante exemplaires de tailles représentatives, je rejetais à l'eau le surplus des lamelibranches. Dans les collections, on ne trouvera donc, comme provenant de ces localités, que quelques spécimens d'*Iridina*, alors que cette espèce y est représentée par des milliers d'individus.

Aucune récolte faunistique complète n'a encore été méthodiquement entreprise sur le peuplement « in situ » en mollusques vivants dans les divers biotopes du lac Tanganika. Il est imprudent d'affirmer qu'une espèce manque dans une aire déterminée parce qu'elle n'a pas été trouvée : cette carence peut être simplement accidentelle. De plus, on sait que les espèces réputées rares se trouvent en abondance dans les milieux qui leur sont favorables.

### RÉPARTITION.

Les Gastéropodes, mollusques libres rampeurs ou fouisseurs, se sont localisés dans les habitats à conditions optimales où ils subissent l'action morphogène du milieu.

Les fluctuations journalières de la température et de la luminosité ne les affectent pas dans cette étendue d'eau si profonde; elles ne peuvent influencer ni leur distribution géographique, ni leur répartition bathymétrique.

Les gastéropodes vivent sur le fond, dont la nature physique joue un rôle des plus importants dans le développement et l'expansion des animaux. On le constate surtout à proximité du rivage où la constitution du fond varie. Le problème des régions côtières est en effet plus complexe que celui de la zone pélagique. Les phénomènes physiques, chimiques, géologiques et météorologiques y exercent une influence plus grande sur les organismes vivant dans l'eau ou sur le fond. Aussi la distribution des animaux y est-elle liée à la configuration des côtes et à la répartition de la flore verte.

Théoriquement, les mollusques peuvent envahir une aire très vaste. Pour l'ensemble du lac, aucun obstacle chimique ou topographique infranchissable n'empêche la colonisation de tous les milieux favorables par les individus d'une espèce adaptée à cette eau spéciale. Mais si les conditions écologiques actuelles du lac leur permettent une extension horizontale complète, elles les limitent notamment par la disparition de l'oxygène, dans leur expansion vers la profondeur.

#### A. — Répartition horizontale.

Les gastéropodes tanganikiens ont pu s'étendre horizontalement en longeant les bandes littorales et sublittorales des rives qui constituent un milieu géographique continu. Évidemment, la grande profondeur moyenne (1.400 m pour le

bassin Sud et 1.300 m pour le bassin Nord) empêche le passage direct par le chemin le plus court, c'est-à-dire transversalement, d'une côte à l'autre. Sauf pour de rares espèces, on peut certifier que les gastéropodes peuplent tout le pourtour du lac Tanganika. Cependant, le fait de ne pas les avoir ramenés au cours d'investigations forcément limitées ne signifie pas qu'ils n'habitent pas les régions considérées : leur absence peut être accidentelle.

Le peuplement intégral de l'aire habitable du lac Tanganika explique le manque de différenciation géographique que des auteurs ont cru constater chez certaines espèces (*Neothauma*, *Tiphobia*, *Limnotrochus*). Les récoltes de la Mission hydrobiologique belge prouvent en effet que pour ces espèces il n'existe aucune spécialisation dans certaines zones du lac. Lorsque leurs représentants sont recueillis en nombre suffisant, on constate que lorsque des conditions du milieu ne s'opposent pas à leur maintien, elles fréquentent toute la zone viable du lac.

Au cours de son extension horizontale, dans un domaine aussi vaste que le lac Tanganika, un animal rencontre une série de milieux écologiquement distincts. Ces niches écologiques lui offrent ou non, à toutes les périodes de sa vie, des conditions favorables à son maintien et à son existence, ou bien elles répondent plus spécialement à ses exigences vitales.

Car l'évolution d'un animal diffère suivant qu'il est jeune, immature ou adulte. A chaque âge, elle s'effectue sous l'impulsion de facteurs internes et externes qui peuvent n'être pas identiques. Ainsi, pour que des gastéropodes rampants survivent lors d'un changement de milieu, il faut, d'une part, que les conditions physico-chimiques du milieu libre ainsi que la nourriture planctonique conviennent aux larves nageuses. D'autre part, l'adulte doit s'accommoder à la nature physique du nouveau fond formé ou en voie de création.

Le faciès littoral originellement rocheux se présente sous des formes de plus en plus dégradées : rocs et accores battus par les vagues, éboulis de rochers cho-radiques (Zongwe, Kavala, Moliro, Msamba; Kolobo), galets et cailloux (Kabimba, Kalundu) parfois agglomérés en poudingues (Kanengela), sables de plus en plus fins (Albertville, Lubindi), parfois soudés en strates gréseuses (Edith Bay, Mpulungu) ou cimentant des blocs fossilifères (Lubunduya). Cette ceinture rocheuse est perforée aux endroits où les rivières tributaires, torrentielles ou non, viennent s'y déverser. De puissants massifs montagneux alternent avec des baies plus ou moins étalées en longueur ou en largeur.

Dans les baies étroites et courtes, les torrents et les rivières à cours rapide s'enfoncent progressivement dans l'eau du lac (Mwerazi, Moba). Ils suivent le prolongement du thalweg du cours d'eau (Lugumba) ou bien ils forment des barres intermittentes soit sableuses, soit vaseuses (Kalemie, Lobozi) (L. STAPPERS, 1913). Par contre, dans les baies larges (Malagarasi, Ruzizi), les fleuves à cours lent, à débit important, vagabondent au travers de vastes plaines alluvionnaires. A leurs embouchures, ils étalent leurs matières organiques et inorganiques sur des cônes de déjection, riches en éléments nutritifs pour la faune lacustre.

Les gastéropodes des habitats fluviatiles se répartissent sur le pourtour du lac. Ils occupent tous les espaces vitaux que leur offrent les fleuves ou les torrents affluents. D'après les mesures effectuées par J. KUFFERATH, chimiste et membre de la mission, l'eau très pure des torrents possède une résistivité qui approche celle de l'eau distillée, comme en général les eaux superficielles au Congo belge. Aucun mollusque ne résiste dans ces rivières rapides, encombrées de blocs rocheux de volume impressionnant. Par contre, les tributaires à cours lent qui flânent dans des plaines alluviales parfois très étendues (Ruzizi, Malagarasi, Lovu) possèdent une eau calcico-potassique bicarbonatée, non sursalée, plus ou moins diluée suivant la saison, de pH neutre ou légèrement alcalin. Dans les anses calmes, à courant faible, parmi les plantes aquatiques vivantes, on recueille surtout les pulmonés : Linnées, Bulimes, Physes, Planorbes. Dans les criques ou les marais, les étangs à eau stagnante, où une décomposition végétale se manifeste importante pendant toute l'année, les produits de cette décomposition joignent leurs effets néfastes à ceux de l'acide humique et à ceux de la pauvreté en calcium du sol environnant, pour rendre l'eau plutôt acide. Aussi les coquilles s'y corrodent plus ou moins selon les espèces. On y trouve de préférence les prosobranches fluviatiles ordinaires.

L'eau du lac est sodi-magnésique carbonatée (J. KUFFERATH, 1951, pp. 4, 5), fortement concentrée et d'un pH descendant rarement au-dessous de 9. Il faut noter qu'à sa naissance la Lukuga fait partie du domaine lacustre, du moins jusqu'aux environs des premiers contreforts qui cernent la baie d'Albertville. Par sa teneur importante en sels dissous et son pH élevé, l'eau du lac élimine bon nombre de groupes et d'animaux dulcicoles. Cependant, les coquilles ne s'y dissolvent pas facilement; au contraire, lorsqu'elles appartiennent à certains genres : *Moncetia* chez les lamelibranches (E. LELOUP, 1951, pl. VI, fig. 2B) et *Neothauma* chez les gastéropodes (pl. IV, fig. A de ce travail), elles s'incrument fortement de calcaires au point de devenir des masses compactes. L'érosion constatée parfois chez les gastéropodes tanganikiens provient de l'action mécanique des cailloux et des gros grains de sable qui, ballotés par les vagues, font des brèches dans les coquilles moins dures.

L'eau du lac est éminemment conservatrice pour les coquilles calcaires. D'ailleurs, comme R. S. A. BEAUCHAMP (1939) l'a déjà mentionné, la drague ramène souvent beaucoup de coquilles vides et peu ou pas d'animaux vivants.

Sur le pourtour du lac ou dans les vallées avoisinantes, à une certaine distance des rives et à des altitudes diverses au-dessus du niveau actuel de l'eau, on trouve des coquilles tanganikiennes isolées ou agglomérées dans du grès ou du travertin. Ces témoins des expansions passées du lac sont dénommés subfossiles. A l'heure actuelle ce phénomène continue à se manifester <sup>(51)</sup>.

---

<sup>(51)</sup> Stn. 30 — Au large de Karema, 500 à 1.000 m de la rive, petite drague, — 5-20 m. Agglomérats friables de *Grandidieria burtoni*, *Neothauma tanganyicense*, *Reymondia horei*, *Anceya giraudi*, *Edgaria nassa typica*, *Paramelania damoni imperialis*.

Kanengela — Sur la rive caillouteuse, blocs friables de *Grandidieria burtoni*, *Neothauma tanganyicense*, *Syrnolopsis lacustris*, *Edgaria nassa typica*, *Reymondia horei*, *Paramelania damoni imperialis*, *Tanganyicia rufofilosa* (Pl. IV, fig. M).

## B. — Répartition verticale.

Dans le lac Tanganika, les gastéropodes se répartissent d'après la nature du substrat, elle-même conditionnée par le degré d'agitation de l'eau. Un phénomène semblable se rencontre dans le domaine marin. En effet, J. NORTHROP (1951) a photographié les conditions sédimentaires du fond de l'océan au Sud du Cape Cod par des profondeurs de 25, 40, 110 et 700 m. A son avis, la vie permise dans ces zones est contrôlée et par la profondeur de l'eau et par le type de sédiment.

Dans la zone littorale, le relief du terrain joue un rôle essentiel dans la distribution des mollusques. L'alternance des faciès rocheux, sableux ou vaseux en explique la discontinuité, la nature physique des habitats y présidant à une localisation plus poussée. Par contre, dans la zone sublittorale, les conditions du fond sont plus uniformes, la vase s'y déposant en dehors des mouvements de l'eau. Dans ces zones calmes, le fond plus ou moins sableux ou vaseux, suivant la structure de cette côte déchiquetée, constitue une voie d'acheminement moins compliquée que celle de la zone littorale.

Les zones littorale et sublittorale, dépourvues de végétation vivante, mais engraisées par les tributaires en matières organiques décomposées, sont peuplées par une faune riche en individus. La nourriture abondante que les grosses rivières déversent dans les régions moins profondes aux extrémités du lac rend également ces endroits plus productifs.

Sauf des fluctuations lentes, saisonnières ou cycliques, le lac Tanganika n'est pas l'objet de marées ou de courants réguliers. Ni la force des courants plongeant à la sortie des rivières torrentueuses, ni celle des flots d'eau qui s'étalent à l'embouchure des grands fleuves ne parviennent à animer les couches profondes du lac. Seuls, les vents déterminent localement des mouvements temporaires d'avance et de retrait dans la masse lacustre. Ils parviennent cependant à soulever des vagues de 2-3 m de hauteur qui balaient les côtes avec violence. Sur le lac, en effet, les vents de tempêtes brusques et les courants aériens journaliers diurnes dépendent de la pureté du ciel et de la puissance du soleil qui provoquent des courants de convection par différence de température entre l'air et l'eau. Aucun brisant ni accore étendu ne s'oppose, en saison sèche, à la vigueur des vents dominants du Sud-Est; le choc des vagues est très impétueux, comme on peut en juger par les dégâts occasionnés au pier d'Albertville par gros temps.

Dans ce réservoir immense qui fait du lac Tanganika une véritable mer intérieure, la zone littorale se divise en faciès relativement peu variés.

Dans la partie supérieure des endroits rocheux fortement exposés et à pente abrupte, les rochers ou les galets restent nus. Aucun gastéropode ne s'y aventure. L'action du choc des vagues y est identique à celle qui intéresse la région intertidale des côtes marines exposées, où, selon R. G. EWANS (1947, 1947 a), elle constitue un des facteurs primordiaux qui permettent ou non la présence d'une espèce et où elle exerce une influence modificatrice sur la nature de la distribution des organismes.

Dans les baies un peu abritées, mais encore soumise à l'action des vagues, les plantes aquatiques restent rares. Toutefois, diatomées et algues verdâtres ou brunâtres encroûtent les blocs rocheux ou les cailloux jusqu'à la surface de l'eau. Le ressac y produit une oxygénation qui permet le développement de ces végétaux inférieurs, sans dépôt de fines particules. Ils servent de pâture aux gastéropodes prosobranches littoraux qui se réfugient dans les anfractuosités : *Spekia*, *Stormsia*, *Tanganyicia*, *Stanleya*, *Reymondia*, *Paramelania damoni crassigranulata* et *Edgaria nassa grandis*.

Souvent, par temps calme, les *Spekia* et les *Stormsia* rompent la surface de l'eau. Ces mollusques supportent une courte exondation au cours de laquelle on peut les prélever, en plein soleil, sur des rochers surchauffés. Tous ces opercules se sont adaptés au milieu agité. Leurs pieds, bien développés, adhèrent fortement aux rochers, et leurs coquilles, raccourcies, épaisses, lisses ou faiblement granuleuses, offrent peu de résistance aux vagues, qui ne parviennent pas à les arracher de leurs supports.

Au-dessous de la zone d'action brutale des vagues, c'est-à-dire vers 3-4 m de profondeur, la vase et le sable s'accumulent en proportions variées et la faune devient celle du milieu sablo-vaseux.

Sur les côtes ouvertes de la région littorale à pente sablonneuse douce, les végétaux ne poussent pas jusqu'au bord de l'eau. Toutefois, dans certaines régions où les vagues ne parviennent pas à déraciner les plantes, les touffes de roseaux s'avancent jusque dans l'eau. Je n'y ai pas trouvé de mollusques. Dans la partie de la baie d'Albertville, protégée par le pier, des characées forment une prairie fréquentée par *Reymondia*.

Sur les plages nues, au sable lavé et presque pur, la nourriture est rare et l'on n'y trouve pas de gastéropodes.

Dans les fonds fortement éclairés, de sable plus ou moins souillé, là où il n'existe pas trop de matières en suspension (Lubindi), on peut récolter d'innombrables individus d'espèces petites appartenant aux genres *Syrnolopsis*, *Anceya*, *Martelia* et *Reymondia*, à coquilles lisses ou faiblement sculptées. Elles s'enfouissent aisément dans la couche superficielle du fond. De cette façon, elles échappent aux vagues, qui les briseraient sur le rivage ou les laisseraient à portée de leurs nombreux ennemis, surtout des poissons. Le sol y est suffisamment mou pour que les mollusques puissent le creuser sans grands efforts, afin d'échapper à l'arrachement; mais il n'est pas assez fluide pour exiger des adaptations spéciales en vue d'échapper à l'étouffement. Ces sables renferment peu de nourriture organique. Les vagues amènent des détritiques de toutes espèces et les animaux n'y sont pas en concurrence pour la recherche de la nourriture, ce qui explique la grande concentration de certaines espèces, telle que pour *Syrnolopsis* à Lubindi. Les grands *Neothauma*, à coquilles lourdes, s'y promènent en quantité pour y trouver les matières organiques décomposées ou en solution qui s'y déposent ou se meuvent lentement le long du substrat. Sur les fonds de galets mélangés de sable vaseux, les *Neothauma* circulent également. Il faut remarquer que des individus de *Burnupia* ont été trouvés vivant sur des supports solides (troncs d'arbres) par



une profondeur de 70-100 m. Le long des côtes rocheuses ou sableuses, à mesure qu'on s'éloigne du rivage et qu'on descend vers la profondeur dans la zone sublittorale, la proportion de vase augmente, sa pureté s'affine. Le sol devient de plus en plus fluide et présente de moins en moins des points de fixation pour une faune sessile. 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.

Aux embouchures des grandes rivières, les sédiments organiques et inorganiques, drainés par les fleuves sur de vastes surfaces, contribuent à la formation de cônes alluvionnaires (Malagarasi, Ruzizi) ou de vastes plages vaseuses (Lovu, Lugumba). Mais, dans la plus grande partie du lac, depuis la surface jusqu'à la limite de la zone biotique, vers 175-200 m, les détritits végétaux et animaux d'origine planctonique s'amoncellent et se décomposent dans une vase molle, noirâtre. Sur de tels fonds meubles, d'origine et de consistance différentes, les animaux doivent échapper à l'enfouissement. On y rencontre des gastéropodes porteurs d'épines et de prolongements siphoneux (*Tiphobia*, *Bythoceras*, *Paramelania damoni imperialis*). Les épines, les crêtes, les aspérités des coquilles augmentent leur surface de contact et leur permettent de se maintenir au-dessus d'un sol mou en évitant l'asphyxie par étouffement dans une vase fluide et d'y progresser à la recherche de débris à grignoter.

Certaines rivières, moins importantes mais plus impétueuses, telles que la Moba et la Lufuko, creusent dans les sédiments lacustres des dépressions qui prolongent leurs thalwegs, dépressions où l'eau plus froide des affluents coule sur une certaine distance sans se mélanger à celle du lac. Il faut mentionner que certains lamellibranches fluviatiles (*Corbicula*, *Pisidium*, *Sphaerium*, *Melanoides admirabilis*) arrivent à vivre dans les eaux diluées et riches en matières en suspension dans les prolongements sous-lacustres (E. LELOUP, 1950).

Les observations des auteurs antérieurs ont démontré, comme pourrait le faire supposer la morphologie de leurs coquilles épineuses, que certains gastéropodes thalassoïdes ne vivaient que dans des eaux profondes, par exemple, *Bathanalia howesi* (—126-300 m), *Tiphobia horei* (—76-300 m). Cette conception suppose l'existence d'une faune spécialement cantonnée dans ces eaux. Si l'on ne tient compte que des spécimens recueillis avec les animaux (*Bathanalia howesi* n'a pas encore été ramené vivant), *Tiphobia horei* vit actuellement dans le lac depuis la surface jusqu'à —100-125 m. On peut supposer qu'à certains endroits, *Tiphobia*, à coquille plus légère et plus globuleuse que *Bathanalia*, peut vivre sur des fonds plus meubles et par conséquent à une profondeur plus grande.

Actuellement, le manque d'oxygène arrête les gastéropodes vers la limite de 150-200 m de profondeur suivant le bassin, limite au-dessous de laquelle aucun invertébré ni vertébré ne peuple le fond. Cependant, comme J. BROOKS (1950, p. 47) le fait remarquer, rien ne permet d'infirmer ou de confirmer qu'à certaines époques les possibilités de vie profonde aient existé et que des groupes d'animaux aient colonisé le lac Tanganika à des profondeurs plus importantes que celles d'aujourd'hui.

En général, la zone des gastéropodes s'étend de la ligne du rivage jusque vers —100-125 m, là où le fond se transforme en une vase très fine, molle, fortement imprégnée de  $H^2S$ , qui couvre toutes les parties profondes et qui résulte de l'accumulation de restes planctoniques et de sédiments microscopiques d'origine éolienne.

Une faune bathyale n'existe pas dans le lac Tanganika.

Pour l'extension bathymétrique des espèces et pour leur distribution horizontale, il ne faut tenir compte que des animaux vivants recueillis en place. En effet, entraînées par leur propre poids, les coquilles mortes, qui ne s'enfoncent pas dans la vase du fond, peuvent à la moindre agitation de l'eau rouler le long des pentes sur un sol plus ou moins ferme, à une profondeur plus grande que celle où elles vivent couramment et où la présence de gaz nocifs ( $H^2S$ ) les empêcherait de subsister. D'autre part, des coquilles s'amassent sur certaines plages en pente douce, où elles sont amenées doucement par les vagues depuis des régions plus profondes ou plus lointaines. Elles font partie des débris côtiers dont les laisses comprennent, à divers stades de conservation, des amas de matières organiques, provenant d'animaux ou de végétaux récents, subfossiles ou fossiles, ainsi que des accumulations de débris de roches variées. De telles concentrations de formes aquatiques, littorales ou sublittorales et de formes terrestres amenées par le vent ou tombées à l'eau et déplacées par les vagues, donnent une idée fautive pour la distinction entre les espèces fluviatiles et les espèces lacustres. Ainsi, le triage des coquilles ramassées en vrac sur une plage sableuse limitant un bras méridional de la Malagarasi (stn. 144) a permis de reconnaître 29 espèces et formes dont 6 de pulmonés, 3 de prosobranches ordinaires fluviatiles, 2 de prosobranches ordinaires lacustres et 18 de prosobranches thalassoïdes.

#### ORIGINE DES MOLLUSQUES TANGANIKIENS.

En règle générale, la distribution actuelle des animaux et des plantes est déterminée non seulement par les conditions physico-chimiques présentes, mais aussi par l'évolution des espèces en rapport avec les transformations historico-géographiques de leur habitat depuis les temps préhistoriques.

La faune et la flore récentes du lac Tanganika proviennent des modifications que leurs représentants ont subies au cours des changements successifs intervenus dans le lac au cours des époques géologiques. Aussi, l'origine et l'évolution de la faune des gastéropodes tanganikiens sont-elles étroitement liées au problème général de l'origine et de l'histoire du lac lui-même. Les méthodes de la géologie doivent résoudre la question de l'origine du lac, qui n'a pas encore reçu de réponse satisfaisante, l'ordre d'apparition et de succession des phénomènes restant encore à élucider. En effet, la paléogéographie de cette région volcanique reste peu connue. Les conclusions géologiques et géomorphologiques actuelles sont établies sur un nombre relativement petit d'observations approfondies et coordonnées. Elles ne permettent que de formuler des hypothèses trop instables sur le passé géomorphique complexe et long du lac Tanganika.

Dès qu'elle fut formulée, la théorie de l'origine marine de la faune « relicte » tanganykienne, défendue avec vigueur par J. E. S. MOORE, fut immédiatement combattue par des malacologistes contemporains : P. PELSENER et E. A. SMITH. Actuellement, elle est abandonnée. En effet, si une similitude morphologique coïncide avec une similitude éthologique, l'identité de l'aspect physique chez les animaux ne prouve pas nécessairement l'identité de leur origine. D'ailleurs, les observations tendent à démontrer que cette faune très spécialisée dérive de mollusques dulcicoles qui ont évolué dans une pièce d'eau immense et isolée pendant très longtemps.

En 1950, M. POLL résume les étapes de l'histoire géographique du lac Tanganyika telle qu'on peut actuellement les concevoir et « pour autant qu'il soit possible de les reconstituer ». Deux faits semblent acquis pour les géologues : l'origine tectonique de ce lac exceptionnellement ancien et la longue période d'isolement sans écoulement. Comme les autres grands lacs de l'Afrique centrale, le Tanganyika résulte d'une fracture, d'un de ces grands effondrements qui ont affecté le continent africain à différentes époques. On ne peut préciser actuellement quelles étaient l'importance de ces lacs ni leurs interrelations passées. De plus, on ne sait avec précision si la cuvette a toujours été unique ou si elle résulte de la fusion de plusieurs bassins.

Localisées dans de tels lacs isolés de bonne heure, les faunes d'origine potamique et par conséquent communes se sont adaptées à leur nouveau genre de vie. Elles ont évolué chacune dans un sens particulier au point de donner naissance à des formes animales hautement spécialisées (faune des Kaisobeds, par exemple).

On sait que le métabolisme des organismes est en général plus élevé dans un milieu chaud que dans un milieu froid. Aussi, dans un milieu à température constamment élevée, comme dans le lac Tanganyika, la différenciation en espèces endémiques a dû s'effectuer plus rapidement que dans les régions froides ou tempérées. Des habitudes plutôt sédentaires ont également favorisé l'isolement des populations locales de gastéropodes, mollusques à déplacements relativement restreints.

Au point de vue de l'économie générale du lac, il est important de connaître la façon dont la profonde dépression du Tanganyika a été remplie d'eau. Fut-elle comblée par de l'eau juvénile, par des vapeurs, des brouillards, des pluies atmosphériques, par la fonte de neiges ou de glaciers ? On l'ignore. Sa composition fortement alcaline prouve cependant une dissolution active des roches volcaniques avoisinantes, comme c'est le cas pour le lac Kivu, qui, par la Ruzizi, se déverse dans le Tanganyika. Aussi, de nombreux auteurs ont-ils mis en évidence le caractère de spécialisation de la faune endémique du lac Tanganyika relativement à celle des autres lacs de l'Afrique centrale.

Il semble que, pendant le Pléistocène, le lac Tanganyika, proche de la région subaride, ait passé par deux fortes périodes pluvieuses séparées par une longue période d'extrême aridité. On peut penser qu'au cours de cette sécheresse intense, toute la faune aquatique de la région a disparu dans la plupart des lacs ; à cause de sa profondeur, le lac Tanganyika ne s'est pas desséché complètement et sa faune primitive a pu y survivre, ce qui ne se serait pas présenté dans les autres résér-

voirs moins profonds. Évidemment, la concentration saline a dû s'y élever progressivement dans de notables proportions. Lorsque les pluies ont comblé à nouveau les divers lacs asséchés des grabens, l'eau atmosphérique a dilué de fortes concentrations salines. L'eau s'est adoucie et la faune potamique a de nouveau envahi et repeuplé ces lacs.

La fluctuation de niveau constatée à la fin du siècle dernier laisse supposer qu'au cours de son histoire le lac Tanganika a eu des exutoires temporaires provoqués par une montée excessive de ses eaux lors de pluies anormalement abondantes ou d'insolations déficientes.

Les premiers contreforts et les fonds des baies se trouvent à une certaine distance du bord de l'eau, dont ils sont séparés par des étendues plus ou moins importantes, situées légèrement au-dessus du niveau aquatique. Ces dernières sont constituées de marais isolés par des barres de sable mêlé de coquilles actuelles du lac (Tembwe, Sumbu, Mtossi, Rumonge, Ujiji). D'ailleurs, le calcaire coquillier contenu dans les terrains de cette origine explique la présence, par exemple au Nord de Kigoma et à Rumonge, de cultures de légumineuses dans des champs de sable grossier, séparés du lac par une courte plage en pente douce, colonisée par le liseron, *Ipomœa pes-capræ* (L.) ROTH. Le niveau de l'eau a dû s'élever parfois bien au-dessus de son niveau actuel, comme en témoignent la terrasse qui se dessine à 10-20 m de hauteur et les « subfossiles » qui se retrouvent dans les vallées latérales, loin à l'intérieur des terres. De plus, il semble (B. WILLIS, 1936) que la surface du lac a longtemps oscillé à des niveaux variables, mais inférieurs de 550 m au niveau actuel.

Les connexions avec les autres réseaux hydrographiques ont certainement permis au lac Tanganika de recevoir des immigrants des populations fluviales des bassins environnants; certains y ont évolué en types spéciaux mieux adaptés à leur nouveau milieu au cours de son long isolement. Toutefois, il est impossible de déterminer la proportion de la contribution qu'ont apportée au peuplement les divers systèmes fluviaux avec lesquels le lac Tanganika peut avoir été, éventuellement en relation, c'est-à-dire avec le Nil par la Ruzizi, les lacs Kivu, Édouard, Albert, avec le lac Victoria par la Malagarasi, avec le lac Rukwa par la Karema Gap, avec les lacs Moero et Bangwelo par la Lovu, et avec le bassin du fleuve Congo par la Lukuga et la Liemba.

En réalité, le peuplement du lac Tanganika par les espèces anciennes de gastéropodes restera une énigme dont la solution sera soumise aux fluctuations d'hypothèses plus ou moins pertinentes. Proviennent-ils d'une transformation d'organismes fluviaux préexistants dans les eaux de la région effondrée et qui ont dû s'adapter à une vie lacustre ? Résulte-t-il d'une invasion unique ou d'une immigration multiple d'animaux par la voie des rivières tributaires ou émissaires ? Procède-t-il de l'action combinée de ces deux phénomènes ? Il semble que la masse actuelle de la faune tanganikienne provienne d'une mixture de faunes d'origines diverses, dérivant toutes d'ancêtres typiquement fluviaux.

Les gastéropodes ne fournissent aucune indication à ce sujet. Toutefois, la présence simultanée dans le lac de descendants anciens et récents des lamelli-

branches du genre *Cælatura* semble prouver que la faune actuelle résulte d'invasions qui se sont succédé aux différentes époques géologiques (F. HAAS, 1936; E. LÉLOUP, 1950). L'origine spécifique des espèces lacustres tanganyikiennes reste obscure; on ignore les populations qui peuplaient jadis les eaux courantes de l'Afrique centrale. Leurs caractères conchyliologiques ne permettent ni de déceler l'époque de leur migration, ancienne ou moderne, ni si elles appartenaient à des espèces voisines ou éloignées.

On sait que parmi les constituants d'un système fluvial, on trouve de nombreux types de milieux : a) lénitiques (rivières, fleuves); b) lotiques (marais, lacs). La faune d'un fleuve à cours lent ne ressemble pas à celle d'un fleuve à cours rapide, ni à celle d'un petit lac, elle-même différente de celle d'un grand lac. La faune varie selon le mouvement ou la tranquillité de l'eau, la profondeur, la vitesse du courant, la structure et la composition du fond, la composition chimique, la quantité de végétation (C. DAWLEY, 1947). Certaines espèces de mollusques très tolérants se trouvent dans de nombreux habitats, tandis que d'autres se limitent à un ou deux. Les animaux qui envahissent une niche écologique inoccupée ou qui sont soumis à une transformation de milieu se différencieront d'autant plus qu'ils sont moins spécialisés, c'est-à-dire plus primitifs. Ils doivent, sous peine de mort, satisfaire les besoins nouveaux créés par les circonstances et sortir victorieux de la lutte entre le milieu extérieur et leur patrimoine héréditaire. Le facteur isolement, seul, ne peut engendrer des formes nouvelles. La séparation géologique du lac Tanganika n'explique pas la différenciation des espèces avoisinantes qui l'ont peuplé. Toutefois, elle a favorisé, notamment par accumulation de vase, la création de biotopes nouveaux qui ont façonné de nouvelles formes d'organismes. Ainsi ont pris naissance des accommodats locaux dont la distribution est discontinue parce que leurs milieux morphogènes sont séparés par des distances plus ou moins longues.

Des causes extrinsèques déterminent mécaniquement des variations en dehors de celles provenant d'hérédités ontogéniques. Ainsi, chez *Limnæa limosa* (LINNÉ) (= *L. ovata* s.l.), la variation de la coquille, de la forme du corps et du pied peut s'expliquer comme modificative. Une exposition plus ou moins grande à une influence mécanique semble être le principal facteur du milieu (B. HUBENDICK, 1946).

E. RABAUD (1925) a démontré une relation étroite entre les formes, les fonctionnements et les manières de vivre. Des adaptations morphologiques se produisent sous l'influence directe du milieu, sans sélection préalable des formes avantageuses. Les modifications ne portent pas nécessairement sur l'ensemble de l'organisme, mais elles donnent lieu à des formes qui concordent aux conditions de vie des animaux.

Si l'action spécifique du milieu intervient brusquement, elle est généralement nuisible et fatale. Lente et progressive, elle est tolérée. Elle produit alors une modification dans le comportement physiologique de tout l'animal ou d'un organe qui évolue vers une organisation plus perfectionnée. Cette modification agit progressivement sur la forme de l'organe, qui acquiert de nouveaux caractères.

voirs moins profonds. Évidemment, la concentration saline a dû s'y élever progressivement dans de notables proportions. Lorsque les pluies ont comblé à nouveau les divers lacs asséchés des grabens, l'eau atmosphérique a dilué de fortes concentrations salines. L'eau s'est adoucie et la faune potamique a de nouveau envahi et repeuplé ces lacs.

La fluctuation de niveau constatée à la fin du siècle dernier laisse supposer qu'au cours de son histoire le lac Tanganika a eu des exutoires temporaires provoqués par une montée excessive de ses eaux lors de pluies anormalement abondantes ou d'insolations déficientes.

Les premiers contreforts et les fonds des baies se trouvent à une certaine distance du bord de l'eau, dont ils sont séparés par des étendues plus ou moins importantes, situées légèrement au-dessus du niveau aquatique. Ces dernières sont constituées de marais isolés par des barres de sable mêlé de coquilles actuelles du lac (Tembwe, Sumbu, Mtossi, Rumonge, Ujiji). D'ailleurs, le calcaire coquillier contenu dans les terrains de cette origine explique la présence, par exemple au Nord de Kigoma et à Rumonge, de cultures de légumineuses dans des champs de sable grossier, séparés du lac par une courte plage en pente douce, colonisée par le liseron, *Ipomœa pes-capræ* (L.) ROTM. Le niveau de l'eau a dû s'élever parfois bien au-dessus de son niveau actuel, comme en témoignent la terrasse qui se dessine à 10-20 m de hauteur et les « subfossiles » qui se retrouvent dans les vallées latérales, loin à l'intérieur des terres. De plus, il semble (B. WILLIS, 1936) que la surface du lac a longtemps oscillé à des niveaux variables, mais inférieurs de 550 m au niveau actuel.

Les connexions avec les autres réseaux hydrographiques ont certainement permis au lac Tanganika de recevoir des immigrants des populations fluviales des bassins environnants; certains y ont évolué en types spéciaux mieux adaptés à leur nouveau milieu au cours de son long isolement. Toutefois, il est impossible de déterminer la proportion de la contribution qu'ont apportée au peuplement les divers systèmes fluviaux avec lesquels le lac Tanganika peut avoir été, éventuellement en relation, c'est-à-dire avec le Nil par la Ruzizi, les lacs Kivu, Édouard, Albert, avec le lac Victoria par la Malagarasi, avec le lac Rukwa par la Karema Gap, avec les lacs Moero et Bangwelo par la Lovu, et avec le bassin du fleuve Congo par la Lukuga et la Liemba.

En réalité, le peuplement du lac Tanganika par les espèces anciennes de gastéropodes restera une énigme dont la solution sera soumise aux fluctuations d'hypothèses plus ou moins pertinentes. Proviennent-ils d'une transformation d'organismes fluviaux préexistants dans les eaux de la région effondrée et qui ont dû s'adapter à une vie lacustre ? Résulte-t-il d'une invasion unique ou d'une immigration multiple d'animaux par la voie des rivières tributaires ou émissaires ? Procède-t-il de l'action combinée de ces deux phénomènes ? Il semble que la masse actuelle de la faune tanganikienne provienne d'une mixture de faunes d'origines diverses, dérivant toutes d'ancêtres typiquement fluviaux.

Les gastéropodes ne fournissent aucune indication à ce sujet. Toutefois, la présence simultanée dans le lac de descendants anciens et récents des lamelli-

branches du genre *Cælatura* semble prouver que la faune actuelle résulte d'invasions qui se sont succédé aux différentes époques géologiques (F. HAAS, 1936; E. LELÓUP, 1950). L'origine spécifique des espèces lacustres tanganiennes reste obscure; on ignore les populations qui peuplaient jadis les eaux courantes de l'Afrique centrale. Leurs caractères conchyliologiques ne permettent ni de déceler l'époque de leur migration, ancienne ou moderne, ni si elles appartenaient à des espèces voisines ou éloignées.

On sait que parmi les constituants d'un système fluvial, on trouve de nombreux types de milieux : *a*) lénitiques (rivières, fleuves); *b*) lotiques (marais, lacs). La faune d'un fleuve à cours lent ne ressemble pas à celle d'un fleuve à cours rapide, ni à celle d'un petit lac, elle-même différente de celle d'un grand lac. La faune varie selon le mouvement ou la tranquillité de l'eau, la profondeur, la vitesse du courant, la structure et la composition du fond, la composition chimique, la quantité de végétation (C. DAWLEY, 1947). Certaines espèces de mollusques très tolérants se trouvent dans de nombreux habitats, tandis que d'autres se limitent à un ou deux. Les animaux qui envahissent une niche écologique inoccupée ou qui sont soumis à une transformation de milieu se différencieront d'autant plus qu'ils sont moins spécialisés, c'est-à-dire plus primitifs. Ils doivent, sous peine de mort, satisfaire les besoins nouveaux créés par les circonstances et sortir victorieux de la lutte entre le milieu extérieur et leur patrimoine héréditaire. Le facteur isolement, seul, ne peut engendrer des formes nouvelles. La séparation géologique du lac Tanganika n'explique pas la différenciation des espèces avoisinantes qui l'ont peuplé. Toutefois, elle a favorisé, notamment par accumulation de vase, la création de biotopes nouveaux qui ont façonné de nouvelles formes d'organismes. Ainsi ont pris naissance des accommodats locaux dont la distribution est discontinue parce que leurs milieux morphogènes sont séparés par des distances plus ou moins longues.

Des causes extrinsèques déterminent mécaniquement des variations en dehors de celles provenant d'hérédités ontogéniques. Ainsi, chez *Limnæa limosa* (LINNÉ) (= *L. ovata* s.l.), la variation de la coquille, de la forme du corps et du pied peut s'expliquer comme modificative. Une exposition plus ou moins grande à une influence mécanique semble être le principal facteur du milieu (B. HUBENDICK, 1946).

E. RABAUD (1925) a démontré une relation étroite entre les formes, les fonctionnements et les manières de vivre. Des adaptations morphologiques se produisent sous l'influence directe du milieu, sans sélection préalable des formes avantageuses. Les modifications ne portent pas nécessairement sur l'ensemble de l'organisme, mais elles donnent lieu à des formes qui concordent aux conditions de vie des animaux.

Si l'action spécifique du milieu intervient brusquement, elle est généralement nuisible et fatale. Lente et progressive, elle est tolérée. Elle produit alors une modification dans le comportement physiologique de tout l'animal ou d'un organe qui évolue vers une organisation plus perfectionnée. Cette modification agit progressivement sur la forme de l'organe, qui acquiert de nouveaux caractéristiques.

tères adaptatifs. Toute cause extérieure agit d'abord sur le fonctionnement de l'animal : « la variation est physiologique avant d'être morphologique » (P. PELSENEER, 1920). En effet, le stimulant physique ou chimique rend l'organe plus apte à fonctionner une nouvelle fois. Par la répétition, l'acte s'améliore progressivement et il accumule lentement ses effets adaptatifs sur l'organe, dont il a finalement modifié la forme.

Les jeunes étant plus adaptables et plus réceptifs, l'action des facteurs extérieurs les impressionne davantage. Par conséquent, le temps dans la production des variations ainsi que leur durée exercent une influence favorable dans la spécialisation des formes locales durables.

L'isolement du Tanganika, phénomène reconnu par les géologues, a contribué grandement à la création des espèces actuelles de gastéropodes par la continuité de l'action du milieu. Les changements provoqués par les facteurs écologiques deviennent permanents à la suite d'un isolement prolongé. Par contre, si la durée de la cause extrinsèque est insuffisante, la variation adaptative en cours de développement s'atténue, s'arrête et disparaît.

*Limnæa stagnalis* a une taille qui dépend notamment du volume du milieu liquide habité et ses nombreuses variétés dépendent du régime alimentaire de la nature du fond, de la profondeur, du mouvement des eaux. L'action morphogène des conditions extérieures permanentes défavorables se manifeste dans les élevages en captivité, où, expérimentalement, on peut provoquer des modifications ontogénétiques d'auto-adaptation qui se rencontrent dans la nature sous l'influence de facteurs constants du milieu (P. PELSENEER, 1920). De plus, elle a été observée sur des individus d'espèces nouvellement immigrées ou importées qui, dans leur nouveau milieu, se montrent beaucoup plus variables que dans les régions d'où ils viennent.

Certes, les causes modificatrices, qu'elles soient multiples ou uniques, n'agissent pas toujours de la même façon sur deux espèces voisines appartenant à des genres voisins. Mais, généralement, les espèces vivant dans un milieu semblable présentent une ressemblance adaptative, une convergence dans la forme de leur coquille. Les formes les moins spécialisées, donc les moins différenciées, sont plus plastiques, plus adaptables, donc plus susceptibles de variations diverses. Les mollusques dulcicoles manifestent une tendance à varier plus grande que celle des mollusques marins. Il semble que, plus jeunes, ils n'aient pas encore atteint un stade stable de leur évolution.

De nombreux exemples probants démontrent que chez les mollusques, des modifications morphologiques répondent à des conditions écologiques aussi bien dans le milieu marin que dans le milieu dulcicole. Les coquilles des Patelles, toujours plus étroites par rapport à la longueur, ont une spire conique plus haute en milieu calme, tandis que dans la zone des brisants elles sont aplaties (P. PELSENEER, 1920). *Helicostoa sinensis* LAMY, 1926, vit sur les roches immergées des rivières à courant fort. Les coquilles adhèrent aux rochers peu après leur naissance. Les tours initiaux sont normaux; mais les suivants s'étalent irrégulièrement en s'attachant fortement au substrat, de sorte que la coquille adulte ressem-



ble à un gastéropode aplati et discoïde. De son côté, *Potadoma agglutinans* BEQUAERT et CLENCH, 1941, vit dans les crevasses étroites des roches plongées dans un courant violent. Leurs individus s'accolent aux parois des fentes ou sur d'autres spécimens de la même espèce; leurs coquilles s'accroissent irrégulièrement et se déforment suivant l'aspect du substrat.

Étudiant une région du Wisconsin, F. C. BAKER (1928) mentionne qu'à la suite de la construction d'une digue, une série de petites criques furent transformées en lacs artificiels largement étalés et peu profonds. Les gastéropodes habitant ses anciennes criques et petites rivières furent rapidement plongés dans un milieu lacustre. Certains ont émigré ou sont morts. D'autres ont continué à vivre dans leur nouveau biotope; au cours des années, ils se sont modifiés en variétés reconnaissables par une coquille plus globuleuse et une région ombilicale plus élargie.

Dans le Nord de l'Europe, il arrive fréquemment qu'une pièce d'eau soit habitée par ce qui peut être considéré essentiellement comme une race de *Lymnæa stagnalis* (A. MOZLEY, 1939). Parfois, le degré de variabilité manifesté par les individus trouvés dans un lac ou un étang peut être très important, à l'approche de celui qui peut être trouvé dans toute l'étendue de la distribution géographique de l'espèce.

Selon H. WATSON (1939), l'exceptionnelle variabilité de *Lymnæa ovata* semble largement due à la possibilité de modifier sa coquille pour s'adapter au milieu environnant. En effet, d'une part, W. ROSZKOWSKI (1914) a montré que, maintenue en aquarium, la forme élancée des profondeurs du lac de Genève retourne à la forme normale de *Limnæa ovata* en une seule génération. E. BOYCOTT (1938) signale le même fait pour la forme globuleuse, très différente de *Limnæa peregia* qui se trouve sur les côtes de nombreux lacs écossais.

On est donc fondé à croire que, par spécialisation à la vie intra-lacustre, les formes des mollusques qui peuplèrent le lac Tanganika se sont altérées durant leur séjour dans le lac. Par conséquent, de nombreuses espèces signalées par les auteurs dans les diverses niches écologiques du lac ne peuvent réellement être considérées que comme des formes ou des accommodats par les taxonomistes. Car leurs descendants ont élaboré des variantes écologiques spécialement adaptées localement à la vie lacustre et héréditaires, selon F. HAAS (1936), des formes endémiques caractéristiques de cet habitat particulier. En nombre relativement restreint, elles sont représentées par une grande quantité d'individus adultes et jeunes.

L'identification d'une espèce est surtout basée sur des caractères morphologiques, mais des critères physiologiques et écologiques contribuent au concept d'une espèce vivante (YEN TENG-CHIEN, 1951). Selon E. MAYR (J. DELACOUR et E. MAYR, 1949), « les espèces sont des groupes de populations naturelles qui peuvent se croiser et qui sont isolées reproductivement d'autres groupes semblables ».

De nombreux auteurs ont essayé d'établir des relations entre le milieu et la forme de la coquille. Ils ont surtout insisté sur l'influence de la masse de l'eau,

des mouvements de l'eau, de la quantité de nourriture et d'oxygène, de la dessiccation, de l'accumulation de produits métaboliques nocifs, etc. Des chercheurs ont démontré que, dans certains cas, la forme de la coquille se modifie par intervention de facteurs génétiques, soit par mutation, soit par adjonction d'un gène étranger; les cellules reproductrices transmettraient les nouveaux caractères. D'autres biologistes affirment que la forme du test résulte de modifications phénotypiques. Certes, ils reconnaissent le rôle transmetteur des cellules reproductrices, mais, à leur avis, c'est le milieu qui stimule l'organisme et qui provoque la forme nouvelle, mieux accordée.

Les caractères morphologiques expriment extérieurement une harmonie interne. Les différences dans la structure intime des organes internes ne sont pas influencées par le milieu : elles sont conditionnées purement génétiquement. La coquille suit les transformations des formes extérieures générales de l'animal, qui réagit aux influences extérieures. Elle peut servir pour les comparaisons morphologiques, car elle reproduit fidèlement le corps de l'animal (B. HUBENDICK, 1951). Sa dimension, sa forme et sa structure dépendent moins des conditions raciales ou spécifiques, fixées héréditairement, que des conditions de milieu telles que la quantité de nourriture, la composition chimique de l'eau, la nature du fond, les mouvements de l'eau, la périodicité annuelle du climat. Étudiant les Limnées de la Suède, B. HUBENDICK (1946) constate qu'à un pied très étalé, surtout à l'avant, correspond une forme générale du corps plus basse et plus large.

Le taxonomiste ne peut méconnaître l'importance des caractères qui concernent la coquille. Dans la limite du possible, il doit tenir compte de la structure anatomique du jeune et de l'adulte, car les parties molles montrent une constance morphologique plus régulière. Chaque forme qui ne diffère des formes semblables que par un caractère très peu important, quoique constant, ne peut pas être considérée comme une espèce (B. HUBENDICK, 1951); cette dernière est une unité biologique offrant des variations géno- et phénotypiques.

Généralement, les formes récentes ne sont pas le terme d'une évolution; au contraire, elles continuent à s'adapter aux facteurs internes et externes. Dans un lac comme le Tanganika, elles subissent des variations provoquées par les conditions écologiques spéciales dues à l'isolement et à l'évolution dans le milieu aquatique, mais conditionnées par leurs possibilités génétiques.

Les variations morphologiques ne s'effectuent pas toujours avec la même intensité chez toutes les espèces. Toutefois, une population recueillie vivante « in situ » présente un caractère d'homogénéité très remarquable. Par contre, des exemplaires roulés, récoltés en vrac dans une laisse déposée par les vagues, proviennent de biotopes différents et leur ensemble constitue une population hétérogène. Or, dans un petit étang isolé ou dans une série d'étangs de type similaire unis par des communications courtes, les conditions physico-chimiques sont relativement uniformes. En conséquence, les mêmes facteurs physico-chimiques environnants agissent probablement de la même façon sur tous les individus de la population de l'étang, les variations cophénotypiques se manifestant au minimum dans les résultantes morphologiques. Les variations dans la

population sont normalement assez restreintes; les caractères externes sont conditionnés par la réaction morphologique des divers organes de l'animal aux conditions extérieures.

Le lac Tanganika est une immense étendue d'eau reposant sur des fonds divers. Certaines récoltes peuvent faire croire à une variation du point de vue géographique. Or, les caractères morphologiques, seuls décelables extérieurement chez les gastéropodes, sont la forme générale de la coquille et son ornementation. Elles varient selon le milieu physique, c'est-à-dire selon le fond fréquenté par l'animal et selon le milieu chimique, notamment la quantité d'éléments nécessaires à la formation de la coquille. Le milieu modifie donc l'aspect de l'animal vivant et le degré de modification dépend évidemment de la puissance de variabilité de l'organisme. Chez les espèces de gastéropodes tanganiens, les différences conchyliologiques expriment les variations individuelles qui peuvent intervenir dans une population; mais elles n'atteignent pas une ampleur suffisante pour justifier la distinction de races géographiques.

Résumant les résultats de ses travaux sur la variation chez les *Lymnæidæ* récentes, B. HUBENDICK (1951) conclut que la forme de la coquille dans des populations morphologiquement uniformes semble due à une constitution génétique homogène. Dans des populations non morphologiquement uniformes, la forme de la coquille serait conditionnée par une constitution génétique hétérogène. Lorsqu'une espèce hermaphrodite est autoreproductrice, un seul individu peut donner naissance à une population entière dans une nouvelle localité. Évidemment, dans ce cas, l'évolution de la population génétiquement homogène est conditionnée écophénotypiquement et elle est réduite à des mutations. Par contre, une reproduction croisée peut contribuer à une différenciation relativement importante.

Normalement, chaque milieu possède une forme définie homogène. La différence de biotopes que présente le lac Tanganika a incité divers auteurs à trouver des distinctions entre les populations de gastéropodes suivant les degrés de latitude où elles furent découvertes. Il est évident que semblables différenciations en races géographiques ne sont pas à prendre en considération dans un lac qui n'offre pas de barrières infranchissables pour des organismes vagabonds.

### LES ESPÈCES THALASSOÏDES.

Les auteurs reconnaissent que les lamellibranches tanganiens ne présentent pas un aspect bien différent de celui des espèces fluviatiles ou lacustres des autres cours d'eau ou lacs d'Afrique.

Les gastéropodes, au contraire, ont fait l'objet de discussions théoriques passionnées. L'étude qui précède montre nettement que les espèces de prosobranches operculés vivant dans les eaux mêmes du lac Tanganika sont en petit nombre. Il faut en effet en exclure tous les pulmonés et les prosobranches ordinaires qui habitent les eaux riveraines, mais qui ne s'aventurent pas dans le lac. Ils appar-

tiennent aux faunes fluviale et lacustre habituelles. Par contre, les prosobranches thalassoïdes et *Neothauma*, *Burnupia* constituent une faune évoluée localement (P. PELSENEER, 1886) et constituée d'espèces qui, s'adaptant progressivement à un nouveau milieu, se sont graduellement transformées après la formation du lac. Cependant, le caractère thalassoïde de ces prosobranches endémiques ne se présente pas comme un fait exceptionnel; il se trouve dans d'autres zones du globe, notamment dans les lacs Baïkal, Ochrida, Nyassa et même Moero, dans les mers Caspienne et d'Aral et dans le fleuve Congo. Il marque de son empreinte les accommodats qui satisfont aux exigences écologiques des espèces.

Dans un travail récent, E. DARTEVELLE et J. SCHWETZ (1948) résument presque toutes les hypothèses <sup>(52)</sup> émises à cette époque sur l'origine des mollusques endémiques et sur la cause de leur aspect thalassoïde.

Dans l'état actuel de nos connaissances, la théorie du lac Tanganika « mer relicte » (J. E. S. MOORE, 1903) est abandonnée. Les gastéropodes tanganiens ne sont pas « des types marins modifiés » (H. CROSSE, 1881; E. von MARTENS, 1894; H. PILSBRY et J. BEQUAERT, 1927). Ils descendent d'une ancienne faune lacustre (C. A. WHITE, 1881; L. TAUSCH, 1884).

Les hypothèses sur la raison de l'aspect thalassoïde acquis par des mollusques dulcicoles se basent : a) sur les propriétés chimiques de l'eau (H. CROSSE, 1881; J. BOURGUIGNAT, 1888; C. F. ANCEY, 1906; V. E. FUCHS, 1936; R. S. A. BEAUCHAMP, 1939, 1940, 1946; M. ROBERT, 1942); b) sur la convergence due au caractère physique du lac (P. PELSENEER, 1886; J. CORNET, 1896; L. GERMAIN, 1907, 1908, 1920; Ph. DAUTZENBERG et L. GERMAIN, 1914; W. A. CUNNINGTON, 1920; Ém. de MARTONNE, 1932; L. CUENOT, 1932).

Récemment, R. S. A. BEAUCHAMP (1939, 1940, 1946) reprit l'idée qu'une des causes de l'apparence marine pourrait être due à la composition de l'eau; dans le lac, les rapports chlorures/sulfates et magnésium/calcium sont devenus semblables à ceux de l'eau de mer, et de larges quantités de potassium et de magnésium ont causé le développement d'espèces particulières. Aucune observation positive ne prouve que, dans le domaine marin, la composition chimique de l'eau provoque la forme chez les gastéropodes.

E. DARTEVELLE et J. SCHWETZ (1948) ironisent à propos de la théorie de la convergence, qui « explique le moins, pour ne pas dire qui n'explique rien du tout ». Or, la convergence n'est pas une cause qui prétend expliquer un fait naturel, un phénomène exprimé par les variations « parallèles » de DARWIN, c'est-à-dire par des modifications analogues, qui interviennent dans un même milieu chez certaines espèces appartenant à des groupes assez éloignés et qui les rendent assez semblables extérieurement (P. PELSENEER, 1920).

La convergence est la « ressemblance superficielle des êtres de genres et d'embranchements différents, résultant de leur existence dans des conditions de

---

<sup>(52)</sup> Les observations de R. S. A. BEAUCHAMP (1939, 1940, 1946) ne sont pas mentionnées.

vie pareille..., une des formes de l'action des milieux qui, lorsqu'ils sont les mêmes, impriment à la matière vivante des formes apparentes plus ou moins semblables » <sup>(53)</sup>.

En effet, les mêmes réactions continues de la matière vivante aboutissent à des formes extérieures identiques dans leur ensemble chez des organismes différents les uns des autres par leurs traits essentiels, telle, par exemple, la forme aplatie chez les divers groupes d'animaux torrenticoles. Ainsi, par réaction, les gastéropodes des zones rocheuses exposées du lac Tanganika acquièrent une forme globuleuse qui offre moins de prise aux chocs de l'eau (*Spekia*, *Tanganyicia*, *Stanleya*). Par contre, la vie rampante à la surface d'un substrat mou, peu cohérent, amène une forme allongée et l'apparition de rangées d'appendices, ou d'épines qui servent de soutien et d'appui (*Tiphobia*, *Bythoceras*, *Paramelania damoni imperialis*).

De nombreux auteurs ont constaté que les facteurs mécaniques de l'eau et du fond agissent sur la forme de l'animal et, par conséquent, sur sa coquille ainsi que sur l'épaisseur et l'ornementation de celle-ci. Les Limnées fréquentant des régions agitées des lacs, donc exposées à l'action des vagues, possèdent une coquille plus courte et plus ramassée, plus épaisse, plus robuste et plus fortement constituée que celles des régions calmes. Ces caractères différentiels sont quelquefois si marqués, qu'ils prêtent aisément à la création d'espèces nouvelles lorsque les faits observés restent fragmentaires. Ainsi, H. BLANC (1913) a démontré que, parmi les gastéropodes pulmonés de la faune profonde du lac Léman, *Limnæa profunda* CLESSIN, 1878, *L. Forelii* CLESSIN, 1848 et *L. abyssicola* BROU, 1874, ne sont que des formes adaptées d'espèces (*L. ovata* et *L. palustris*) vivant dans la végétation littorale du lac ou dans les mares avoisinantes.

On sait que les mollusques dulcicoles qui, généralement, ont une coquille lisse acquièrent une sculpture plus ou moins importante lorsqu'ils habitent dans les lacs ou dans les grands fleuves à cours lent. Leurs coquilles s'épaississent et s'ornent de plis, de sillons, de tubercules. Ces accommodats, survenant à un moment critique dans l'existence de l'animal, n'acquièrent pas nécessairement une stabilité héréditaire, *Io spinosa* est l'exemple typique du gastéropode à coquilles lisses dans les têtes de rivières et à coquilles tuberculeuses ou épineuses à l'embouchure des grands fleuves.

*Neritina*, *Ætheria*, *Purpura lapillus*, *Patella vulgata*, *Ranella*, *Trophon magellanicus* prouvent que, dans les eaux rapides des fleuves ou agitées des torrents ou des brisants, les espèces sont représentées par des spécimens à coquilles lisses, noueuses ou à côtes treillisées, tandis que dans les eaux tranquilles, les individus de ces mêmes espèces développent une coquille pourvue d'épines, de lamelles imbriquées d'arêtes, d'expansions ailées ou foliacées (P. PELSENER, 1920). Les *Murex* portent des épines longues et minces dans les eaux calmes et abritées, courtes et épaisses dans les eaux agitées.

<sup>(53)</sup> Dictionnaire « LAROUSSE, XX<sup>e</sup> siècle », en 6 volumes, p. 455.

La nature physique des habitats conditionne la distribution des espèces et la composition des populations, d'où la variabilité de ces dernières surtout dans la zone littorale avec ses milieux divers.

En effet, la composition physique du fond règle l'habitat de prédilection des gastéropodes dans un milieu qui, comme le lac Tanganika, montre, en dehors de la zone des estuaires et de leur voisinage immédiat, une uniformité assez grande dans la température, le niveau, la nature et la quantité des substances et des sels dissous et en suspension dans l'eau et dans le fond. En réalité, le volume, la profondeur et les mouvements de l'eau influencent les gastéropodes, qui adaptent rapidement leur forme et leur comportement à toute altération écologique du milieu. V. WILLEM (1896), entre autres, a démontré que le volume de la coquille chez *Lymnæa stagnalis* varie en proportion directe du volume de l'eau où elle vit. Mais, dans des étendues aussi immenses que le lac Tanganika, lorsque le volume et la profondeur sont suffisants, les vents dominants agissent sur les couches superficielles de l'eau; ils provoquent la formation de vagues qui déferlent avec fracas sur les rives dénudées, rocheuses ou sableuses, des endroits exposés.

Seuls, les gastéropodes à coquilles particulièrement solides qui adhèrent solidement aux rochers ou qui s'ancrent fermement dans le sol peuvent résister aux furieux assauts des vagues. Ils subissent, dans le lac Tanganika, les mêmes conditions physiques que les mollusques qui habitent les milieux analogues du domaine marin.

Comme nous l'avons vu précédemment, les thalassoïdes se rencontrent dans la région supérieure de la zone littorale, conditionnée par les mouvements de va-et-vient de l'eau, aussi bien que dans la région profonde et calme de la zone sublittorale et que dans les endroits abrités de la zone littorale. Ils se trouvent surtout sur les deux faciès de dureté opposée : les rochers et la vase.

L'espèce *Paramelania damoni* (E. A. SMITH, 1881) fournit un bel exemple de modification thalassoïde en rapport avec le degré d'agitation de l'eau et par conséquent de la fermeté du substrat. Ses formes typiques ont une coquille allongée acuminée, garnie de tubercules épais; elles vivent sur des fonds durs de rochers ou de cailloux ou de sables très grossiers situés à une profondeur qui les met à l'abri des mouvements violents de l'eau. Par contre, les spécimens de la forme *crassigranulata* offrent une coquille épaisse, arrondie, plus courte, à sommet obtus, à tubercules surbaissés; ils fréquentent les endroits où les rochers littoraux subissent les violents remous des vagues et des ressacs. Au contraire, les individus de la forme *imperialis* montrent des coquilles plus fragiles, allongées, à spire longue, à sommet pointu, à tubercules minces, saillant parfois en forme d'épines; ils rampent sur les fonds mous, vaseux, calmes, en dehors de la zone agitée.

Pour les thalassoïdes des zones vaseuses, la profondeur importe peu. En effet, *Tiphobia horei* E. A. SMITH, 1880, se déplace, aussi épineuse, sur le fond meuble des cônes alluvionnaires, aussi bien près de la surface que par — 100-125 m. Elle semble arrêtée par le manque d'oxygène dans son expansion vers la profondeur, et ce au-dessus du plan du thermocline.

Pour R. S. A. BEAUCHAMP (1939), l'épaisseur des coquilles de *Tiphobia* qui vivent dans les eaux calmes et protégées est en relation avec les conditions locales du milieu. En effet, à Kirando, par exemple, elles abondent à l'abri des îles sur la vase sableuse et consistante où les algues et l'oxygène se trouvent en quantité; leurs coquilles y sont lourdes. D'un autre côté, les coquilles des spécimens qui vivent en profondeur restent très fines et translucides. Cette finesse de la coquille se retrouve par ailleurs, là où la nourriture en détritux végétaux est abondante, mais où font presque défaut des éléments essentiels à la formation de la coquille, le calcium notamment; il s'agit des embouchures des grandes rivières, dont l'eau contient peu de substances dissoutes.

A la fin de leur exposé, E. DARTEVELLE et J. SCHWETZ (1948) ne formulent aucune conclusion personnelle; ils se contentent de conclure avec W. H. HUDLESTON (1904) que le problème du Tanganika reste irrésolu. Une telle conclusion négative peut s'appliquer à nos connaissances relatives aux époques de pénétration dans le lac des mollusques dulcicoles et à leur histoire qui s'est déroulée synchroniquement avec celle du lac même. Mais, la raison de l'aspect thalassoïde réside dans les faciès « marins » d'un lac dont les dimensions l'assimilent à une mer et où l'agitation de l'eau conditionne la nature des substrats. Cette conception se rapproche de celle formulée par P. PELSENEER (1886).

Les biotopes qui, physiquement, caractérisent le relief côtier marin se retrouvent au lac Tanganika; seule, l'absence de marées régulières empêche la formation d'une zone intertidale. On comprend dès lors pourquoi le point de vue « marin » a si fortement impressionné les premiers observateurs. Toutefois, ces derniers ont accordé une importance exagérée à l'hypothèse de l'origine nécessairement marine de la faune. Les représentants de celle-ci n'ont subi en fait que des convergences « marines » provoquées par les caractères morphogènes de niches écologiques « marines ».

Le problème du lac Tanganika, pour employer l'expression de J. E. S. MOORE (1903), n'existe que pour les géologues et les paléobiologistes. En effet, pour les biologistes, le problème des formes thalassoïdes se comprend naturellement par les caractères physiques d'un lac dont l'élément liquide et les substrats agissent sur les organismes vivants comme ceux du domaine marin. Les espèces des gastéropodes thalassoïdes actuels du lac Tanganika résultent de modifications morphologiques consécutives à une adaptation physiologique à des biotopes particuliers d'espèces dulcicoles anciennement répandues en Afrique centrale. Au cours d'une longue période d'isolement, les descendants de ces dernières ont réagi aux conditions des nouveaux milieux formés dans un lac immense; ils s'y sont accommodés.

---