

Académie royale
des
Sciences coloniales

CLASSE DES SCIENCES NATURELLES
ET MÉDICALES

Mémoires in-8°. Nouvelle série.
Tome III, fasc. 4.

Koninklijke Academie
voor
Koloniale Wetenschappen

KLASSE DER NATUUR- EN
GENEESKUNDIGE WETENSCHAPPEN

Verhandelingen in-8°. Nieuwe reeks.
Boek III, aflev. 4.

Étude limnologique de quelques lacs ruandais

IV

LES SÉDIMENTS ET LEUR FAUNE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

PAR

H. DAMAS

PROFESSEUR À L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE



Avenue Marnix, 25
BRUXELLES

Marnixlaan, 25
BRUSSEL

1956

PRIX : F 60
PRIJS:

Étude limnologique
de
quelques lacs ruandais

IV

LES SÉDIMENTS ET LEUR FAUNE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

PAR

H. DAMAS

PROFESSEUR À L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

Mémoire présenté à la séance du 19 novembre 1955.
Rapporteur : M. P. BRIEN.

QUATRIÈME PARTIE

Les sédiments et leur faune.

Préliminaire.

Trois travaux ont déjà été consacrés à étudier les résultats de l'enquête effectuée en 1952 sous les auspices de l'I. R. S. A. C. dans 7 lacs du Ruanda-Urundi. Après qu'ont été décrites la forme et la profondeur de ces lacs ⁽¹⁾, analysés les caractères thermiques et chimiques de leurs eaux ⁽²⁾, estimée leur richesse en plancton animal et végétal ⁽³⁾, il reste à étudier la faune vivant sur le fond et la nature des sédiments, puis à dégager quelques conclusions générales de l'enquête. Le travail actuel y est consacré.

Il était évidemment impossible, en quelques mois de séjour, d'arriver à préciser les lois de la distribution des animaux benthiques dans 7 lacs différents. Le temps, occupé par d'autres observations, manquait pour effectuer de nombreuses prises d'échantillons, uniformément réparties sur la surface de ces lacs qui tous sont de belle taille. Les observations ont été faites en des endroits

(1) DAMAS, H., Étude limnologique de quelques lacs ruandais, I. Le cadre géographique (*Mémoires in-8° de l'I. R. C. B.*, Sect. Sc. nat. et méd., Tome XXIV, fasc. 2, 1954).

(2) DAMAS, H., II. Étude thermique et chimique (*ibid.*, Tome XXIV, fasc. 4, 1954).

(3) DAMAS, H., III. Le plancton (*Mémoires in-8° de l'A. R. S. C.*, Cl. Sc. nat. et méd., N. S., Tome I, fasc. 3, 1955).

qui, par leur position géographique, ont paru caractéristiques. Leur nombre a dépendu et de la forme plus ou moins compliquée du lac et du temps passé au bord de chacun d'eux.

Lors de ces récoltes, autant que possible, les animaux capturés furent dénombrés. Les chiffres ainsi recueillis sont parfois cités plus loin. Ils sont trop peu abondants pour permettre une estimation de la densité de population. On ne trouvera donc dans ce travail aucune tentative pour estimer la quantité d'organismes présents sur le fond des lacs. Plus modestement, des documents ont été récoltés sur la limite d'extension en profondeur des principaux types d'animaux présents, documents qui comparés aux résultats des stations hydrographiques effectuées à la même époque, renseignent sur les conditions de peuplement du lac.

Ces observations sur la faune ont permis de récolter des échantillons de sédiments. Quelques-uns de ceux-ci étaient assez volumineux pour permettre une analyse. Dans ce cas, seul a été ramené en Europe un échantillon prélevé au point le plus profond du lac. Les analyses ont très aimablement été effectuées à Liège au Centre d'Études des Eaux dont le Directeur, M. Edm. LECLERC, voudra bien trouver ici l'expression de mes très vifs remerciements. Comme on le verra par l'examen des méthodes utilisées, les techniques de récolte ne permettaient pas l'étude d'une stratification éventuelle des sédiments. Les résultats publiés ci-dessous se rapportent donc aux échantillons pris en bloc.

Méthodes de récolte.

Le long des berges, un haveneau porté par un bambou suffisait évidemment pour ramener des échantillons de boue et de ses habitants. Dès que la profondeur atteignait quelques mètres, l'appareil utilisé était un

grappin de BIRGE-EKMAN, dont nous possédions deux types : un de 25 cm de côté et un de la taille classique (15 cm de côté).

La boue récoltée (toujours extraordinairement liquide) était reçue dans un filet rectangulaire, de soie à bluter n° 3, renforcé extérieurement par une forte toile. Il suffisait d'agiter ce filet dans l'eau à côté de la pirogue, pour voir le contenu se laver entièrement. Demeuraient seuls sur le fond les débris un peu importants et les animaux. Avant ce lavage, un échantillon de quelques cm³ était généralement prélevé pour examen immédiat au microscope.

Lorsque l'échantillon était destiné à l'analyse, la masse molle était égoutée, puis séchée au soleil. Peu à peu, elle se transforma en une pâte qui fut sectionnée en petits cubes, lesquels prirent presque la dureté de la pierre. Les circonstances interdirent d'apprécier le pourcentage d'eau contenu par les sédiments en question, sauf pour un échantillon provenant du lac Mugesera dont un volume d'un litre environ, additionné de 50 cm³ de formol, fut conservé tel quel dans une bouteille.

I. Aspect des sédiments et de leur faune.

Lac Bulera.

La récolte de sédiments et de faune profonde dans ce lac fut rendue très difficile par la grande profondeur de la cuvette et par la pente rapide des berges. Ce n'est guère que dans la bordure des plantes riveraines et dans la plaine centrale (à 165 m de profondeur) que le grappin captura quelque chose. Sur la pente, par contre, aussi bien devant la plaine de laves qu'au pied des collines anciennes, la plupart des essais (33 au total) furent infructueux.

Devant la plaine de laves, entre les plaines aquatiques,

le grappin remuait des débris végétaux (phragmites, potamots, chara) et dégageait quelques bulles de méthane. Il rapportait des animaux assez banaux : *Planorbis* (2 espèces), *Limnea*, *Ancylus*, *Melanoides*, *Pisidium*, Hémiptères (*Nepa*, *Naucoris* et Belostomatides), larves de Coléoptères hydrophiles, helmides et dytiscides dont les adultes se capturaient entre les plantes, larves de *Culex*, d'*Anopheles*, de Chiromomides variés, d'Odonates, d'Ephémères (des types *Ephemera* et *Cloeon*), quelques Tubificides et des fragments de Bryozoaires (*Plumatella*).

En dehors de la ceinture des plantes submerses, qui s'avançaient jusqu'à 4 ou 5 m de profondeur, des prises eurent lieu de 11 en 11 m, jusqu'à 99 m de distance de la berge, suivant une ligne perpendiculaire à la rive. Dans plus de la moitié des cas, le grappin accrocha une pierre, rentra vide et l'essai dut être repris. A 5 endroits, la boue rapportée ne contenait pas de traces d'animaux. Les échantillons de 6 m de prof. (33 m de distance), de 6 m (à 55 m) et de 13 m (à 88 m) rapportèrent seuls quelques animaux, inclus dans une boue noirâtre liquide contenant une forte proportion de tubes vides de Bryozoaires (*Plumatella*), quelques spicules d'Éponges et des tests de Diatomées. L'échantillon le plus profond, bien que pris à 88 m de la rive, contenait encore des débris de plantes, parfois encore verts, et, en outre, des tubes brisés de Trichoptères, des spicules d'Éponges, des tests d'une grande Diatomée rectangulaire benthique (*Biddulphia* ?) et énormément de loges d'un Amoebarien, loges constituées de spicules d'Éponges et appartenant donc vraisemblablement à un *Diffugia*. Les animaux vivants récoltés ne furent pas nombreux et les mêmes formes se rencontraient à 6 m et 13 m de profondeur. Au total, en 16 essais, furent récoltés 14 larves rouges de Chironomides d'un cm de longueur, à longues pseudobranchies, 1 larve de *Chaoborus*, 7 *Pisi-*

dium de 3 mm de diamètre et 3 *Melanoides tuberculata* de 1 à 1,5 cm de longueur. La faune vivant sur cette pente est donc excessivement peu abondante et vraisemblablement vit dans les sédiments accumulés en poche entre les blocs de laves.

Le même essai fut poursuivi devant la côte est, de la rive jusqu'à 99 m de distance, jusqu'à 75 m de profondeur. Quelques petits graviers seulement purent être récoltés et pas la moindre trace d'animaux. Le fait n'est pas fort étonnant : la pente atteint près de 75% ! Elle ne se prête donc pas à la sédimentation et le grappin ne peut mordre sur la roche qui constitue la paroi de la cuvette.

Dans la plaine centrale, à 165 m de profondeur, des incidents techniques empêchèrent d'effectuer plus d'un essai. Il rapporta 20 cm³ d'une boue noirâtre, si fine qu'elle coulait à travers les mâchoires du grappin. Ce sédiment, de nature exclusivement organique, se composait essentiellement d'amas bactériens, de tests de Diatomées planctoniques (*Cyclotella stelligera* et *Stephanodiscus* ?) et de quelques spicules d'Éponges (*Photo 1*). Il ne contenait pas d'animaux vivants, de sorte qu'aucun document ne put être rapporté sur la faune profonde du lac. Tout laisse à penser qu'elle devait être faible. L'échantillon a été conservé et son analyse chimique est commentée plus loin.

Les *Stephanodiscus* présents dans le sédiment n'existaient pas dans le plancton au moment des observations. Leur récolte sur le fond suggère l'existence de phénomènes saisonniers.

Lac Luhondo.

Dans le fond des baies du Luhondo se sont développées des prairies de carex et de fougères, mélangées de phragmites et de polygonum, prairies qui s'avancent jusqu'à 2 m de profondeur environ.

Malheureusement, le temps a manqué pour les étudier

en détail. Seule put être notée la richesse de ce biotope en Mollusques (*Physa*, *Limnea*, *Melanoides*, *Planorbis*), en larves de Chironomides, d'Éphémères, d'Odonates, en Tubificides — dont certains, ressemblant à des *Nais*, vivaient en commensaux sur les *Physa* et les *Planorbis* —, en Bryozoaires (*Plumatella*), en Hémiptères enfin, surtout du type *Belostoma*.

Plus au large, le fond est uniformément couvert de boue, mais l'aspect de celle-ci varie suivant les endroits. Jusqu'à 6 m de profondeur, elle avait une teinte argileuse jaunâtre, et lors du lavage, se désagrégeait en petits amas sphériques. Sur le filtre, il n'en demeura que des débris végétaux noircis par la décomposition, quelques larves de Chironomides de grande taille, atteignant 4 cm de long et de plus d'1 mm de diamètre, des larves d'Éphémères (*Coenis* ?), d'Odonates (*Aeschna* ?), un Hydracarien et surtout des coquilles — vivantes ou mortes — de *Melanoides tuberculata*. A partir de 7,5 m de profondeur, la boue devint très fine, plus noire, moins chargée de débris végétaux. Elle traversait presque entièrement le tamis de soie n° 3. Un volume de plus de 3 litres, passé sur le filtre, laissa moins d'un cm³ de résidu. Le seul habitant découvert fut la larve, assez abondante d'ailleurs, du Diptère *Chaoborus* (maximum 52 ind. sur une surface de 15 × 15 cm).

Examinée au microscope, cette boue profonde se montre constituée d'innombrables petites particules sphériques : amas bactériens et plancton mort. Il s'agit d'un *gyttja* chargé d'algues. On y reconnaissait des colonies de Cyanophycées (*Microcystis*, par exemple), des tests de Diatomées, des spicules d'Éponges et quelques fibres végétales (*Photo 2*). Les échantillons les plus profonds furent prélevés respectivement à 40, 50 et 60 m de profondeur. L'aspect n'en différait guère de celui des boues prélevées à 13 m, mais leur composition ne paraissait pas aussi uniforme : des traînées brunâtres

au sein d'une masse noire laissaient soupçonner l'existence d'une stratification des sédiments et par conséquent de phénomènes saisonniers. Le mode de récolte (le grappin de BIRGE-EKMAN) ne permettait pas de contrôler cette impression, car l'extraction de la masse de boue du grappin mélangeait le tout.

Le résultat de ces 27 prises d'échantillon se relie parfaitement avec les conclusions des mesures thermiques et chimiques (DAMAS, II, 1954).

Celles-ci indiquaient, en effet, la présence d'un thermocline à 7,5 m et l'absence totale d'oxygène dans l'hypolimnion. Il est donc normal que jusqu'à 7,5 m les sédiments contiennent, outre des éléments planctoniques, de nombreux déchets de plantes amenées par les courants et que la faune ressemble à celle qui colonise les berges. Plus bas, le sédiment est essentiellement d'origine planctonique et l'absence d'oxygène ne permet la vie que du *Chaoborus*, animal spécialiste des milieux désoxygénés et qui d'ailleurs remonte chaque nuit près de la surface et compense par une respiration accrue la période d'anaérobiose qu'il passe durant les heures éclairées (BERG, 1937).

Lac Mohasi.

Outre les récoltes effectuées le long des berges, 55 échantillons y ont été prélevés à l'aide du grappin BIRGE-EKMAN.

Le Mohasi diffère des deux lacs précédents, entre autres, par l'abondance des plantes submerses. En dedans de la ceinture de phragmites qui s'avancent souvent jusqu'à près d'un mètre de profondeur, s'aperçoivent immédiatement des champs de potamots. Leurs feuilles couvrent l'eau devant tous les promontoires, mais disparaissent dans les baies et le long des côtes rectilignes. Leur limite vers le large correspond à peu près à la profondeur de 2 m. Plus loin, et partout le long des rives

dépourvues de potamots, s'étendent des champs de Chara, invisibles par suite de la couleur de l'eau. La pagaie les remuait et en faisait sortir des bulles de gaz, d'odeur souvent fétide. Leurs champs ne dépassent guère la profondeur de 2,5 m. Suivant les endroits, ils ont quelques mètres ou plusieurs dizaines de mètres de large. Dans le fond des baies, des Utriculaires et des Myriophylles se mêlaient aux plantes déjà citées.

Sur ces plantes et parmi ces plantes vivait une faune abondante : Bryozoaires, Éponges, Mollusques, Crustacés, larves d'Insectes. A peu près la même faune se retrouvait dans la boue à leur pied. Les formes les plus nombreuses étaient les Mollusques (*Planorbis* d'au moins 3 espèces, *Limnea*, *Physa*, *Melanoïdes tuberculata*, *Bythinella*, *Pisidium*), tous circulant à moitié enfouis dans la vase. Dans la même situation se trouvaient des larves d'Insectes, Odonates, Éphémères, Chironomides et des Crustacés, Ostracodes et Cladocères. La boue où ils vivaient était un mélange de détritux végétaux qui prenait par moments l'allure de tourbe.

Passé la ceinture des plantes, l'aspect du sédiment se modifie : une vase noire chargée de débris végétaux, mais aussi de grains de sable, de débris de coquilles. L'échantillon laissait un résidu abondant sur le tamis (*Photo 3*). La partie fine disparue au lavage était ici aussi d'origine planctonique : algues mortes, tests de Diatomées et Bactéries.

La proportion : matières d'origine planctonique, grains de sable, débris de coquilles, restes de plantes, se modifiait avec la profondeur. Les grains de sable étaient particulièrement abondants entre 3 et 3,5 m. Passé 5 m, ils devenaient pratiquement inexistants. La quantité de coquillages morts augmentait jusqu'à 4 m de profondeur où un échantillon représentant une surface de 15 × 15 cm en contenait 434 (principalement *Melanoïdes*). Plus bas, leur nombre diminuait assez fort. Ils deve-

naient rares à partir de 8 m. Il n'en restait d'ailleurs généralement que la partie organique, la chaux de la coquille ayant été dissoute.

Les restes de plantes devenaient de moins en moins nombreux au fur et à mesure que le lieu d'observation était plus éloigné de la rive. Mais, même au milieu du lac, au point le plus profond (11 à 13 m), il en existait encore : dans ce lac de 600 m de largeur moyenne, les courants répartissent évidemment sur toute la surface les déchets des plantes riveraines.

Enfin, les amas d'origine planctonique devenaient particulièrement abondants dans les échantillons les plus profonds : les Diatomées (*Melosira* et *Synedra*), Chlorophycées (*Tetraedron* et *Pediastrum*) et Cyanophycées (*Microcystis*, *Anaboena*) s'y reconnaissent aisément, entourés fréquemment des grains bactériens (*Photo 4*).

Les sédiments constituaient en somme une série assez progressive : au bord, prédominance des déchets végétaux, au centre *gyttja* d'origine planctonique, tandis que dans une zone intermédiaire interviennent les coquillages.

La faune peuplant ces sédiments ne montre pas une transformation aussi progressive. Jusqu'à 5 m de profondeur, elle ressemble tout à fait à celle qui existe sous les plantes submerses. Ce sont les mêmes Mollusques, larves de Chironomides rouges et vertes, de *Ceratopogon* (?), les mêmes Crustacés. Jamais elle ne s'est montrée très abondante. L'échantillon récolté à 3,9 m, qui contenait 434 coquilles mortes, contenait aussi 9 *Melanoides* vivantes, 1 *Sphaerium*, 1 Hydracarien et 2 *Chironomides* rouges. Cette récolte est assez représentative de celles qui furent effectuées. La faune est par conséquent beaucoup moins riche dans le sédiment que dans les prairies submerses. Passé 5 m de profondeur, elle diminuait encore brusquement et entre 5 et 7 m, plus

de la moitié des échantillons n'ont rapporté que des coquilles mortes.

Parfois s'ajoutait aux *Melanoides* vivantes un spécimen d'une forme caractéristique d'un autre milieu, la larve de *Chaoborus*. Celle-ci et un petit Tubificide furent les seuls habitants trouvés en dessous de 7 m de profondeur. Ils n'étaient pas nombreux : le grappin a rapporté en moyenne 7 *Chaoborus* et moins d'un Tubificide par essai.

De nouveau, ces observations cadrent parfaitement avec les mesures thermiques et chimiques qui indiquaient dans le Mohasi, l'existence d'un thermocline assez vague et de position variable entre 5 et 9 m de profondeur. C'est à ce niveau de 5 m que disparaissent presque entièrement les animaux fréquentant les rives et que se montre la larve de *Chaoborus* caractéristique des milieux désoxygénés. C'est à cet endroit aussi que la quantité de coquillages inclus dans le sédiment commence à diminuer, par suite probablement de la présence, au moins périodique, de CO² libre (constaté le 1/11/1952 à 7 m, le 5/5/1952 à 8 m).

Il est intéressant de constater que, un peu au-dessus du thermocline, le sédiment était particulièrement riche en coquillages morts. Pareille couche n'a été observée dans aucun autre lac. Est-ce faute d'observations assez nombreuses ? Il est plus probable que le Mohasi, aux eaux beaucoup plus calcaires que les autres, est aussi plus riche en Mollusques.

L'observation faite dans le Mohasi doit être rapprochée de l'existence dans les lacs baltiques, d'un dépôt de coquilles mortes à peu près au même endroit : à peu près à hauteur du thermocline. Il est naturel de penser que dans le Mohasi, comme dans ces lacs, les coquilles mortes sont peu à peu transportées vers la zone profonde et que celles qui passent dans l'hypolimnion sont dissoutes. Mais dans le lac Mohasi, le dépôt est loin d'être

pur. Les coquilles sont incorporées à un sédiment d'origine planctonique. Doit-on en conclure que dans ce lac la sédimentation s'effectue beaucoup plus vite que dans un lac tempéré ? A l'heure actuelle, il est évidemment impossible d'être absolument affirmatif, mais cette conclusion est vraisemblable.

Lac Sake.

Ce lac, de forme assez régulière, ne présentait pas une grande variété de biotopes. 23 échantillons prélevés au grappin, en plus des observations faites au haneveau, ont paru suffisants pour documenter sur la nature du fond et sa faune.

L'eau du Sake, comme celle des autres pièces d'eau de la plaine de la Nyawarongo, est si verte qu'il est impossible aux plantes submerses de s'y introduire. Presque partout les phragmites bordent le lac, d'une muraille épaisse précédant une savane boisée. Au fond des 3 baies qui se dirigent vers le nord, ces phragmites sont remplacés, par un peuplement dense de papyrus, dont la présence indique certainement l'existence d'infiltrations et de sources. La rive ouest du lac, tournée vers la rivière, en est séparée par un peuplement dense de papyrus et de fougères.

Ce marécage d'environ 4 km de large est certainement parsemé de petits monticules, car on y aperçoit des arbres épineux vivant sur la terre ferme. Il est difficile de dire jusqu'à quel point ce lac est en relation avec la rivière. Le niveau de l'un dépend dans tous les cas du niveau de l'autre : le 6/4/1952, par suite d'une crue de la rivière, le niveau du lac monta immédiatement de 60 cm.

Au pied des berges, la nature du fond varie suivant l'exposition au vent. Dans les endroits abrités, le sol était couvert entièrement de débris végétaux noircis, principalement fibres de papyrus. Par contre, au pied

de Kalenza, comme devant Lukoma, jusqu'à 2,8 m de profondeur, les instruments ramenèrent des graviers, de taille variable (jusqu'à 1 cm de longueur), quartz principalement et un peu de tourmaline, le tout mélangé à des débris végétaux en décomposition. Les plus gros de ceux-ci étaient tous creusés par des larves du type *Ephemera* et constituaient les abris de larves de Chironomides rouges et oranges. La même faune se rencontrait parmi les plantes de la rive et surtout, et en quantité beaucoup plus importante alors, dans les petites mares et les marais qui bordent le lac. Dans ces endroits, la faune était abondante et variée, mélangée d'ailleurs d'éléments terrestres tels que Fourmis, Araignées. Les animaux les plus visibles étaient évidemment les Insectes : Hémiptères de toute taille (*Plea*, *Microvelia*, *Corixa*, *Naucoris*, *Ranatra*, *Belostoma*, *Nepa*, etc...), Coléoptères (Helmides, Hydrophiles et Dystiscides avec leurs larves) et les nombreuses petites larves d'Éphémères (type *Coenis*, *Baetis* et *Ephemera*), de Chironomides, de Culicides, de Trichoptères, voire d'Odonates. Moins nombreux étaient les Mollusques (*Physa*, *Limnea*, *Bythinella*, *Melanoides*), les Ostracodes, les Cladocères (très rares), les Hydracariens, les Planaires et les Tubificides. Entre cette faune riche et variée et celle qui vivait dans les déchets de plantes cachées par l'eau, les différences étaient surtout d'ordre quantitatif.

Au-delà de 3 m de profondeur, la boue changeait complètement de nature. Elle était noire, fluide, constituée de masses glaireuses d'un mm environ de diamètre, masses paraissant formées d'amas bactériens entourant des débris végétaux d'origine planctonique. Si, de place en place, s'y trouvait un fragment de papyrus ou de phragmites, les objets les plus reconnaissables étaient les Cyanophycées planctoniques (*Photo 5*). Au-dessus de ce dépôt noir, il existait d'ailleurs une couche de couleur jaune vert sale, presque sirupeuse, constituée de planc-

ton mort ou mourant, de Bactéries et de Protozoaires. Cette couche se continuait insensiblement dans le sédiment dont elle constituait, en fait, le premier stade de formation. Cette boue liquide (un *gyttja* très spécial formé essentiellement de déchets d'algues) sentait fortement l' H_2S et des bulles de méthane s'en dégageaient. Un seul animal put y être découvert : la larve de *Chaoborus*, spécialiste des milieux désoxygénés ; le nombre d'individus capturés sur un carré de 15 cm de côté variait de 0 à 3.

Ces observations sur les sédiments et leur faune cadrent très bien avec les résultats d'analyse des eaux. En effet, jusqu'à 3 mètres de profondeur, l'eau contenait près de 4 mg/l d'oxygène. Mais à 3,25 m il fut impossible d'en mesurer la moindre trace. Cette stratification chimique, il est bon de le noter, était indépendante d'une stratification thermique. En fait, il n'existait pas de thermocline et la modification des eaux profondes était due uniquement à la richesse des sédiments en matières organiques (voir les analyses p. 23).

Lac Mugesera.

Cet énorme lac (plus de 50 km²) est divisé en longs bras de 5 à 600 m de large, d'un aspect très monotone. Au fond de chacun aboutit un marécage de plusieurs kilomètres de longueur parfois : c'est le cours inférieur d'un affluent. Vu du lac, il se présente comme une forêt de papyrus, mélangée de fougères, de graminées et de cypéracées. Ailleurs, les rives sont bordées d'une muraille uniforme de papyrus atteignant 6 m de haut, 10 à 40 m de largeur. A quelques rares endroits, comme le long de la rive sud du bras septentrional, les papyrus cédaient le pas aux phragmites.

Dans ce lac, les plantes submerses sont pratiquement absentes. Seul, l'angle N.-W. montrait quelques pieds de nénuphars. Les mêmes nénuphars couvraient une por-

tion isolée du lac, enfermée dans le barrage de papyrus qui sépare le lac de la Nyawarongo.

Presque partout, le fond du lac était recouvert de boue. La présence de gravier fut recherchée systématiquement au pied des plantes riveraines. Ce n'est que devant les phragmites du bras nord qu'il fut possible d'en découvrir un peu. Partout ailleurs, le sédiment était d'origine organique, constitué de débris de plantes près de la rive, de déchets d'origine planctonique et bactérienne au large.

Vu l'aspect uniforme du lac et de ses rives, sa profondeur régulière, il parut suffisant d'effectuer 17 prises d'échantillons. Au pied des plantes riveraines, où la profondeur variait de 0,9 à 1,5 m, les débris étaient couverts de couches glaireuses, constituées de Bryozoaires (*Plumatella*), de Rotifères, de Protozoaires, de champignons et de Bactéries que broutaient des Mollusques (*Limnea*, *Physa*, *Planorbis*) et creusaient des larves de Chironomides. A l'intérieur des tiges mortes ou vivantes, des larves d'*Ephemera* creusaient leur galeries, colonisées ensuite par d'autres larves de *Baetis*, de petits Chironomides verts et rouges, des Ostracodes, des Rotifères, des Nématodes et quelques Oligochètes (*Dero* ?). Parmi les plantes riveraines se rencontraient d'innombrables Hémiptères ressemblant à *Ranatra*, *Belostoma*, *Corixa*, *Notonecta*, *Gerris*, *Plea*, *Microvelia*.

Un échantillon prélevé un peu plus loin des rives ou à une profondeur dépassant 1,5 m montrait une boue toute différente, composée de glomérules noirâtres de 1 à 2 mm de diamètre, formée parfois de débris végétaux ou animaux, mais plus souvent de débris planctoniques entourés d'un halo de Bactéries. S'y reconnaissaient des Cyanophycées (*Lyngbia*, *Microcystis*) et parfois des Diatomées (*Melosira*, *Cyclotella*) (Photo 6), bien que celles-ci fussent pratiquement absentes du plancton.

Dans cette boue, le seul animal trouvé (et d'ailleurs en petit nombre) fut la larve de *Chaoborus*. Or, les analyses faites en même temps montrent qu'au milieu du lac, on trouvait encore 2,4 mg/l d'O₂ à 2 m de profondeur.

L'oxygène disparaissait seulement à 3 m. Les animaux benthiques, eux, ne dépassaient pas 1,5 m. La contradiction apparente entre ces deux observations montre qu'au contact du sédiment, la quantité d'oxygène devait décroître suffisamment pour exclure tous les animaux aérobies. Ceux-ci ne pouvaient donc coloniser qu'une étroite bande au pied des murailles de papyrus et de phragmites.

Lac Bilila.

Une seule visite fut faite à ce lac et, par conséquent, peu de sédiments purent être récoltés. Bien qu'appartenant aussi au système de la Nyawarongo, il diffère des deux précédents par son aspect. La plus grande partie des rives est simplement bordée de graminées banales où se dresse de place en place un *Herminiera elaphroxylon* (*Ambatch Tree*). Les phragmites manquent à peu près totalement. Les papyrus sont simplement présents à l'endroit où le lac se rapproche le plus de la rivière. Comme ailleurs, ils constituent ici le barrage entre les deux territoires.

La rareté des plantes vraiment aquatiques en bordure de ce lac est vraisemblablement à mettre en relation avec la régime du lac qui, d'après des renseignements recueillis sur place, subirait des dénivellations plus importantes que les autres : environ 2 m de hauteur.

C'est vraisemblablement pour cette raison qu'une bonne partie des rives est garnie de pierres et de graviers. A une certaine distance des rives et au centre de la cuvette, qui atteint 6,5 m de profondeur, fut trouvée la même boue organique, d'origine planctonique, que

dans les lacs Mugesera et Sake. La faune récoltée le long des rives fut assez pauvre : larves et pontes de Trichoptères. Au fond apparaissait de nouveau la larve de *Chaoborus*.

Lac Rugwero.

Cette énorme pièce d'eau de plus de 100 km², située au sud de la Nyawarongo, est presque entièrement entourée de papyrus. Ceux-ci constituent de grandes surfaces flottantes qui peuvent se détacher et, poussées par le vent, dériver sur l'eau. En juillet 1952, ces îlots étaient surtout nombreux dans la partie nord du lac, mais ils s'approchaient chaque nuit presque à l'extrémité sud, où, suivant les riverains, ils s'accumulaient à certaines saisons.

La forme du lac varie donc très fort suivant la saison. Il semble que la rive S.-E. diffère en ce que, seule, elle peut se présenter nue de végétation. Partout ailleurs, des papyrus, fougères, scirpus garnissent la berge.

Au pied de ces papyrus, dans la boue, il fut aisé de découvrir plusieurs exemplaires du grand Oligochète *Alma emini*, mais pas un seul autre animal. Au large, tous les essais ramenèrent des quantités de débris de papyrus, des tiges plus ou moins macérées ayant parfois 1 m de longueur, mais pas de sédiments véritables. Les restes abandonnés par les îlots qui parcourent le lac couvrent, sans aucun doute, tout le fond et empêchaient le grappin d'atteindre le sédiment.

Parmi ces débris de végétaux, une faune composite a été récoltée : des Mollusques (*Melanoides tuberculata*, *Physa*), des larves de Chironomides rouges et jaunes, des Hydracariens, c'est-à-dire des formes plus ou moins aérobies et des larves de *Chaoborus* forme anaérobie. Ce mélange traduit évidemment l'allure composite du dépôt qui doit présenter côte à côte, à quelques centimètres de distance peut-être, des milieux très divers. La pré-

sence de formes aérobies s'explique aisément, car même à 10 cm au-dessus de la boue, l'eau était encore saturée d'oxygène.

Il n'est donc pas question, dans ce lac, de modifications des dépôts et de leur faune, suivant la profondeur. L'abondance des débris de papyrus masque tout autre sédiment. Les dépôts d'origine planctonique deviennent invisibles. La présence d'oxygène jusqu'au fond, présence due certainement à la grande étendue du lac qui permet au vent de brasser toute la masse, assure aux organismes aérobies des possibilités d'existence en tous points du lac.

La faune vivant sur le fond des lacs ruandais visités ne paraît donc ni très variée, ni très abondante. En fait, ce n'est que le long des rives, dans les marécages, entre et sur les plantes aquatiques, que ses représentants sont un peu nombreux. Dans les sédiments proprement dits, la faune s'appauvrit en espèces et en nombre d'individus. Cependant, dans tous les lacs, dans la zone relativement bien oxygénée de l'épilimnion, la faune riveraine s'avance plus ou moins loin. Comme cette zone n'est jamais très profonde, une part très petite de la surface du lac seulement leur est accessible. Seul, le Rugwero fait exception à cette règle, car sa grande surface (plus de 100 km²) et sa faible profondeur (4,5 m au maximum) permettent aux vents de le brasser jusqu'au fond et le réduisent en fait à un énorme épilimnion. Aussi, la faune des rives peut s'y avancer jusqu'au centre où d'ailleurs elle se mélange avec des animaux anaérobies, vivant à une certaine profondeur dans les sédiments.

Dans les autres lacs, la plus grande partie des sédiments n'est en fait colonisée que par des animaux anaérobies, en l'occurrence les larves de Diptères *Chaoborus*. Encore faut-il ajouter que le nombre d'individus trouvés par unité de surface a toujours été extrêmement faible. Les

chiffres maximum par échantillon sont : Luhondo 52 ind. (230 ind/m²) — Mohasi 13 ind. (58 ind/m²) — Sake 3 ind. (13 ind/m²) — Mugesera et Rugwero 2 ind. (9 ind/m²). Les chiffres sont remarquablement faibles : BERG signale 1.290 ind/m² dans Esrom Sø au Danemark, BRAUN jusqu'à 8.850 ind/m² dans le lago Salgado au Brésil. Les observations faites dans le Ruanda rappellent plus celles de DEEVEY dans les lacs Amatitlan et Guija (Guatémala).

Évidemment, ces populations sont peut-être soumises à des variations saisonnières et les captures ont peut être été effectuées à des moments peu favorables. Le contraste est cependant étonnant entre la richesse en plancton de ces eaux et la pauvreté de la faune du fond. Il est particulièrement net pour les lacs de la plaine de la Nyawarongo : Sake, Mugesera et Rugwero, dans l'eau desquels le disque de SECCHI disparaissait déjà à 0,30 m de profondeur.

La vie animale se développe donc assez mal sur le fond de tous ces lacs. Elle doit se maintenir le long des berges et dans la zone superficielle bien oxygénée. Plus profondément, même un organisme spécialisé comme le *Chaoborus* n'y existe pas en quantité très grande.

II. Analyse des sédiments.

Origine des sédiments.

La description qui précède suggère déjà que ces sédiments sont tous d'origine lacustre. Sur les bords seulement ont pu être observés des matériaux étrangers provenant d'ailleurs des parois de la cuvette elle-même : lave ou pierres dans le lac Bulera, gravier dans le Sake, le Mugesera et le Bilila. Presque partout la cuvette est masquée par un dépôt d'origine biologique : débris de plantes des rives, restes d'animaux, plancton mort et bactéries.

Nulle part n'a été remarqué un dépôt alluvionnaire tel qu'en provoquerait un affluent : ceux-ci ont leur cours inférieur toujours barré par d'immenses marécages où s'arrêtent évidemment les matières en suspension. Quant aux lacs de la plaine de la Nyawarongo qui sont en relation directe avec la rivière et dont le niveau suit le niveau de celle-ci, ils sont aussi séparés de la rivière par des champs de papyrus dont la largeur est rarement inférieure à 2 km. Si la Nyawarongo charrie énormément d'alluvions, celles-ci ne pénètrent guère dans les lacs voisins. Du haut de la colline de Shuri, il est facile de s'en convaincre : tandis que la rivière roule une eau boueuse, jaune, les lacs ont une couleur vert bleue. Aucune différence de teinte n'apparaît entre leurs extrémités, qu'elles soient proches ou éloignées de la rivière.

De même, l'examen microscopique des sédiments n'a pas permis d'y remarquer des particules argileuses qui auraient été soufflées par le vent jusqu'au milieu du lac. Certes, le phénomène doit exister. Autour du Luhondo, les collines sont cultivées en terrasses ; autour du Mohasi, la terre est souvent nue et d'aspect latérique ; autour du Mugesera et du Sake, les champs de manioc sont vastes. Il serait étonnant qu'en saison sèche la poussière n'en soit pas arrachée et jetée par le vent dans le lac. Mais il faut souligner que le phénomène doit être d'importance tout à fait secondaire : il ne laisse pas de traces visibles dans le sédiment.

Essentiellement donc, les sédiments de ces lacs sont tous autochtones et d'origine biologique.

Ainsi qu'il a été dit plus haut, seuls des échantillons prélevés dans la zone profonde des lacs ont été ramenés pour analyse. L'examen sur place avait montré son origine essentiellement planctonique et sa composition : petites sphérules d'1 à 2 mm de diamètre. Par dessiccation, les échantillons s'étaient transformés en une masse noire homogène, si dure qu'elle dut être brisée au marteau.

Une analyse de la grosseur des particules eût donc été illusoire. Même l'ébullition prolongée ne rendait pas au sédiment sa consistance première. Que la boue séchée au soleil ait atteint pareille dureté, montre qu'il a dû s'en extraire une quantité énorme d'eau.

Teneur en eau.

Elle a été estimée dans le seul cas du lac Mugesera. La moyenne de 2 essais effectués donne :

Eau extraite par filtration sous dépression (à la trompe)	73,1 %
Eau extraite par dessiccation à 105°	97,9 %

Ces chiffres ne sont évidemment pas applicables tels quels à tous les échantillons. Ils sont de l'ordre de grandeur de ceux observés dans la couche supérieure d'autres sédiments lacustres [TWENHOFEL, CARTER et MCKELAY (1942) — KLEEREKOPER et GRENIER (1952)]. Dans tous les sédiments étudiés, la phase aqueuse constituait l'immense part de l'échantillon rapporté : il s'agissait toujours d'une boue fluide, qu'il était d'ailleurs possible d'aspirer à la pompe à travers plusieurs mètres de tuyau de caoutchouc d'un centimètre de diamètre.

Teneur en méthane.

Il eût été intéressant de pouvoir déterminer cette autre caractéristique. Malheureusement il est impossible d'affirmer autre chose que la richesse du sédiment en gaz occlus. Ils se révélaient lors de toutes les visites dans les lacs peu profonds : Mugesera, Sake, Bilila, Rugwero et même Mohasi. Dans les anses calmes, la surface de l'eau était continuellement brisée par des bulles qui venaient éclater à l'eau libre. Certains jours, à la suite d'une chute de pression barométrique, le phénomène prenait beaucoup d'ampleur et le méthane amenait jusque contre la surface des fragments d'allure spongieuse du sédiment.

Constitution des sédiments.

L'analyse des 6 échantillons rapportés n'a pas porté sur tous les constituants possibles, mais sur ceux qui peuvent intervenir d'une façon ou d'une autre dans le cycle de la matière vivante. Le tableau suivant réunit les résultats exprimés en % du poids de l'échantillon préalablement séché à 105°.

Lacs	Bulera	Luhondo	Mohasi I	Mohasi II	Mugesera	Sake
Prof. des prises	160 m	60 m	11 m	11,80 m	3,4 m	4,0 m
Prof. max.	165 m	66 m	13 m	13 m	3,8 m	4,5 m
Partie détruite par calcination	28,6	26,6	26,5	25,1	53,2	76,4
SiO ²	45,4	39,8	36,4	36,8	20,0	10,4
Fe ² O ³	12,8	14,8	14,8	15,4	21,6	10,1
CaO	+	1,4	2,8	1,1	2,6	2,1
MgO	0,10	+	+	0,22	2,04	+
P ² O ⁵	0,28	0,14	0,11	0,18	0,11	0,21
CO ²	0	0	0	0	0	0
N/NH ³	0,005	0,0175	0,007	0,017	0,055	0,015
N	0,45	0,55	0,22	0,2-0,15	1,76	2,25
MnO	0	0	0	0	0,54	0
Total	87,8 %	83,3 %	80,8 %	79,0 %	101,9 %	101,47 %

Le premier fait à ressortir de ce tableau, c'est le total — environ 100% — atteint par les analyses des deux derniers échantillons, tandis que les autres se maintiennent entre 79 et 88%. Ce qui manque à ces derniers, c'est évidemment Al²O³, qui n'a pas été recherché — la poussière d'argile que le vent peut avoir arrachée aux collines voisines et répandue sur le lac. Or, les chances que semblables dispersions d'argile se produisent sont évidemment aussi grandes dans ces deux lacs que dans le Mohasi, car, de part et d'autres, les collines voisines sont relativement dégarnies de végétation ou cultivées. Le sol y est donc nu. L'absence de traces d'argile dans les échantillons du Mugesera et du Sake suggère que dans ces lacs peu profonds de la plaine de la Nyawarongo,

lacs à eau extraordinairement riche en algues planctoniques, les matériaux d'origine biologique se déposent à une vitesse extrêmement grande et masquent complètement tous les apports exogènes.

Le fort pourcentage de matériaux détruits par la calcination est le second fait important. Comme l'analyse n'a pu montrer l'existence de carbonates, cette perte à l'ignition est due essentiellement aux *matières organiques* et à l'eau de constitution. Au moins $1/4$ du résidu sec et parfois les $3/4$ sont détruits par la calcination. De nouveau, les deux lacs les moins profonds prennent dans le tableau une position à part, la teneur des sédiments en matière oxydables y est beaucoup plus forte qu'ailleurs. Des chiffres de 53 et 76% rappellent ceux observés dans les sédiments de lacs tempérés alimentés par des eaux humiques. Mais ici, les matières organiques du sédiment ne sont pas exogènes : elles proviennent des innombrables Cyanophycées et Bactéries vivant dans ces énormes mares.

La différence entre le lac Sake (76%) et le lac Mugesera (53%) s'explique probablement par les conditions de récolte. Dans le premier, le fond était couvert d'une couche de plancton mourant, d'épaisseur variant de 0,5 à 1 m, couche dense et se continuant insensiblement dans la boue du fond. L'échantillon rapporté est évidemment un mélange de la boue du fond et de ces restes de plancton. Dans le Mugesera, pareille couche n'existait pas : elle venait probablement d'être dispersée et remise plus ou moins en suspension par un changement climatique. L'échantillon provient de sédiments plus anciens, de type plus transformé.

Les sédiments des lacs Bulera, Luhondo et Mohasi ont pratiquement la même teneur en matières oxydables (de 25 à 29%), bien que leurs caractères hydrographiques d'une part, et leurs populations planctoniques d'autre part, fussent assez différents. Ce résultat est assez

inattendu, car le Bulera s'opposait à tous les autres en ce qu'il contenait des eaux oxygénées jusqu'au fond (0,52 mg/l à 160 m). Plus normale est la similitude des pourcentages constatés dans les lacs Luhondo et Mohasi, car, malgré la différence de leurs profondeurs, leur stratification chimique et leur population planctonique se ressemblaient très fort. Comme les teneurs des sédiments en *azote* (N total et N/NH⁴) sont toujours très faibles, les matières organiques présentes doivent être principalement des celluloses et leurs dérivés, constituées probablement surtout par les enveloppes des Cyanophycées.

Tous les échantillons dégageaient d'ailleurs, après attaque par la potasse à chaud, une couleur brune très forte, indice de la présence d'acides humiques.

Dans les sédiments indonésiens étudiés par HUMMEL (1931), les pourcentages de matières détruites à la calcination devaient varier de 14,15 à 27,67 % (p. 667). Encore ce dernier chiffre constitue-il une exception, car la moyenne de 15 mesures est de 19,40. Les sédiments des lacs ruandais se montrent donc nettement plus riches en matières organiques que ceux des lacs indonésiens.

La teneur en *silice* est toujours fort élevée dans ces sédiments, principalement dans ceux des lacs profonds. Elle s'explique aisément par le nombre de tests de Diatomées et de spicules d'Éponges décelées par l'examen microscopique. Aussi, le lac où les Diatomées se développent le mieux, le Bulera, présente le pourcentage le plus élevé (45%), tandis que les pièces d'eau de la Nyawarongo, dominées par les Cyanophycées, ont un pourcentage beaucoup plus faible (10 et 20%). Dans les sédiments indonésiens, les pourcentages de silice variaient de 36,11 à 58,18.

Le seul autre constituant important est le *fer*, dont la teneur varie de 10 (Sake) à 21% (Mugesera). Les chiffres comparables du tableau de HUMMEL sont 2,04

et 8,25, beaucoup plus faibles par conséquent. Il est indiqué dans le tableau comme oxyde, mais devait se trouver probablement sous forme de sulfure à en juger par la couleur noire des échantillons. Il est étonnant que les valeurs extrêmes du tableau soient fournies par le Mugesera et le Sake, deux lacs voisins à caractères identiques à presque tous les points de vue. L'explication probable est, ici encore, le fait que l'échantillon prélevé dans le Sake était en grande partie du plancton mort à peine transformé.

Les faibles teneurs en *calcium* et *magnésium* ne sont pas étonnantes dans des sédiments formés dans des eaux douces (dureté variant entre 3 et 20° fr.) chargées d'ailleurs au contact du fond de CO² libre. Les quantités de *phosphates* décelées dans les sédiments sont toujours faibles (entre 0,11 et 0,28%). Ces chiffres sont de l'ordre de grandeur de ceux observés par HUMMEL dans les sédiments de lacs d'Indonésie, beaucoup inférieurs à ceux obtenus par BLACK dans des sédiments de lacs du Wisconsin et de l'Alaska. Peut-être le fait que les sédiments ruandais et indonésiens sont tous deux très pauvres en phosphates n'est-il pas une coïncidence, mais provient-il de ce que ce corps, indispensable au développement des algues, est réutilisé plus rapidement dans les eaux équatoriales que dans les eaux tempérées ou froides, et que, dans les premières, il est toujours retenu dans la matière vivante. Cependant, la faible teneur reprise au tableau ne doit pas faire illusion. Il existe en réalité des quantités considérables de phosphates dans ces sédiments. Dans le cas du lac Mugesera, les chiffres font conclure à la présence de 22 g de phosphates par m³ de sédiments (teneur en eau env. 98% -P²O⁵ 0,11% le chiffre le plus faible). Comme le lac dépasse 55 km², cela signifie que les 10 premiers centimètres de sédiments contiennent plus de 120 tonnes de P²O⁵.

Il résulte donc des examens et des analyses que le fond de ces lacs ruandais est couvert uniformément d'un *gyttja* fluide, noir, d'origine planctonique, riche en matières organiques en décomposition. Pareil sédiment influence énormément le lac en absorbant l'oxygène dissous, ce qui expulse un bon nombre d'organismes comme le montre la composition appauvrie de leur faune. Le développement des algues planctoniques lui-même en est certainement influencé, car les produits organiques libérés par la putréfaction des cadavres est certainement plus favorable à la multiplication des Cyanophycées qu'à celle des Chlorophycées ou des Diatomées. Dans les cas extrêmes, ceux des grandes mares de la plaine de la Nyawarongo si peu profondes que le sédiment agit sur toute l'épaisseur de l'eau, le phytoplancton n'est plus guère composé que de Cyanophycées (DAMAS, 1955).

En réduisant la teneur en oxygène de l'eau, en favorisant le développement des Cyanophycées, ces sédiments organiques ont un effet néfaste sur l'écologie du lac. Cependant, les substances qu'ils contiennent pourraient être utiles. Plusieurs suggestions dans cet ordre d'idées peuvent être faites.

La première est l'introduction dans le lac de Poissons qui ingurgitent des quantités considérables de boue pour se nourrir probablement des bactéries et des Protozoaires qui s'y trouvent. La faune africaine compte plusieurs espèces de Poissons de ce type écologique, notamment certains *Tilapia* (E. A. F. R. O. 1954) et *Citharinus* (HULOT, 1950). Leur introduction dans les lacs ruandais où les dépôts de boue sont importants, c'est-à-dire en pratique tous sauf le Bulera, mériterait d'être tentée. Elle ajouterait aux ressources des pêcheries un nouveau type de Poisson qui n'entrerait pas en concurrence avec les *Tilapia* planctonophages actuellement introduits et ne nuirait par conséquent pas à leur développement.

Au contraire, en réduisant la quantité de matières organiques couvrant le fond, ces organismes pourraient peut-être aider à rendre le milieu moins favorable aux Cyanophycées et ainsi empêcher celles-ci de dominer aussi fort les Chlorophycées et les Diatomées, meilleure nourriture pour les formes planctonophages. Si l'idée émise ci-dessus se révélait exacte, le bénéfice d'une pareille introduction pourrait être double : le capital Poissons du lac serait augmenté par l'adjonction d'un nouveau type, mais aussi par une meilleure croissance des formes préexistantes.

Évidemment, pareil essai ne pourrait mener à une utilisation complète des sédiments organiques couvrant le fond des lacs, car ces Poissons ne pénétreraient pas dans la zone désoxygénée. Aussi, on peut suggérer une autre forme d'utilisation : leur pompage et leur épandage comme engrais sur les champs voisins. La chose est certainement possible dans les lacs peu profonds de la plaine de la Nyawarongo et même le long des rives dans le Mohasi et le Luhondo. Une pompe aspirante et foulante du type employé pour vider les égouts ou les fosses à purin, installée sur un bac, permettrait de sortir du lac sans grand effort des mètres cubes de cette boue liquide. Une filtration grossière réduirait son volume des $3/5$ au moins. La matière noire, plastique, ainsi obtenue pourrait être épandue sur les champs et incorporée comme engrais lorsque ceux-ci sont retournés à la houe. Certes, les quantités de matières ainsi fournies ne seraient pas énormes : un mètre cube de boue du Mugesera (en suivant les données publiées plus haut) donnerait environ 980 litres d'eau, 5 kg de CaO, 0,4 kg de MgO, 0,2 kg de matières azotées, 22 gr de P^2O^5 . Mais cet engrais est là en quantités énormes à côté des champs et, dans le Ruanda, les sources d'engrais sont rares. L'essai mériterait d'être tenté sur une petite surface, car il est impossible de prédire exactement l'effet de cette matière

complexe sur la croissance des végétaux. Si cet essai réussissait, il aurait aussi un double avantage : il diminuerait une cause de pollution du lac tout en enrichissant les champs d'alentour.

Résumé et conclusions de la quatrième partie.

1) La faune existant le long des berges et dans les sédiments des lacs ruandais est une faune assez banale, ne comptant aucune forme remarquable. Assez riche le long des berges, elle s'appauvrit peu à peu lorsque la profondeur augmente ;

2) Lorsque le lac est assez profond pour posséder un thermocline, ce dernier marque un changement brusque dans la composition de la faune. Les formes aérobies s'arrêtent à son niveau. Plus bas n'existe que la larve de *Chaoborus*, parfois l'un ou l'autre Tubificide. Les quantités d'animaux trouvés dans cette zone ont toujours été faibles ;

3) Dans le Rugwero, qui n'est qu'un immense épilimnion, la faune aérobie colonise jusqu'au centre du lac ;

4) Dans le Mohasi, le niveau du thermocline est marqué par une zone fortement enrichie en coquilles mortes, qui rappelle la zone analogue des lacs tempérés. Mais les gisements coquilliers sont mélangés de *gyttja*, ce qui suggère une sédimentation rapide du plancton ;

5) Tous les sédiments observés sont d'origine lacustre : débris de plantes le long des berges et même sur toute l'étendue du seul Rugwero, *gyttja* en dessous du niveau du thermocline. La proportion de Diatomées dans le *gyttja* est d'autant plus forte que le lac est plus profond. Dans les grandes mares de la plaine de la Nyawarongo, le sédiment est essentiellement constitué d'algues mortes et de bactéries ;

6) Dans les deux lacs les plus profonds, la structure des sédiments montre des traces de phénomènes saisonniers ;

7) La teneur en eau des sédiments profonds est toujours très élevée. Dans le seul cas où une analyse fut possible, elle atteignait 98% ;

8) Le pourcentage de ce sédiment détruit par la calcination varie de 26 à 29% dans les lacs Bulera, Luhondo, Mohasi et est de 56% dans le Mugesera, de 76% dans le Sake. Étant donné l'absence de carbonates et la faible teneur en azote, il doit s'agir de dérivés cellulosiques ;

9) Dans les deux lacs les plus riches en matières organiques (lacs peu profonds de la plaine de la Nyawarongo), l'analyse ne laisse pas supposer l'existence d'argile soufflée par le vent dans le lac. Comme ce phénomène doit exister, il faut admettre qu'il est masqué par une sédimentation planctonique très rapide ;

10) La teneur en SiO_2 varie de 10,4 à 45,4. Elle est d'autant plus grande que le lac est plus profond ;

11) Tous les sédiments sont assez riches en fer (de 10 à 21%) ;

12) Par contre, tous sont pauvres en Ca, Mg, Mn, P, N ;

13) L'économie générale des lacs ruandais doit être fortement influencée par la richesse des sédiments en produits organiques. Ceux-ci consomment l'oxygène de l'eau et doivent favoriser la croissance des Cyanophycées. Il est suggéré de tenter d'utiliser ces sédiments organiques en introduisant dans les lacs des poissons se nourrissant spécialement de boue organique (comme le *Citharinus*) et en pompant la boue liquide pour s'en servir comme engrais.

Conclusions générales.

Après avoir, dans trois publications précédentes et dans celle-ci, décrit la forme, la profondeur des 7 lacs étudiés et même tenté d'imaginer leur histoire, analysé les caractères thermiques et chimiques de leurs eaux, estimé leur richesse en plancton animal et végétal, examiné la faune benthique et la nature des sédiments, il reste à dégager de cette enquête quelques conclusions générales. Les problèmes qui peuvent être abordés concernent l'existence éventuelle de types lacustres bien tranchés, l'évolution spontanée des lacs ruandais, leur productivité et leur rendement économique.

I. Types lacustres.

Les altitudes inégales de ces lacs (de 1.350 à 2.000 m), leurs différences de taille (de 6 à 100 km²), la variété de leurs formes (de la vallée noyée à la cuvette largement ouverte), la diversité de leur environnement (les hautes montagnes et les volcans du Bulera, les collines ondulées du Buganza, la dépression du Bugesera), tous leurs caractères géographiques en un mot, faisaient espérer trouver parmi eux des types bien tranchés, s'opposant par leurs conditions écologiques, leur faune et leur flore. Certes, cet espoir n'a pas été déçu, car entre les extrêmes, le Bulera avec ses 175 m de profondeur, son eau transparente, son plancton rare, mais de composition harmonieuse, et le Sake ou le Mugesera, ces grandes mares de 3 à 4 m de profondeur, aux eaux vertes, presque putrides, surchargées de Cyanophycées, l'opposition est grande. Mais (et c'est le premier résultat de cette enquête), les autres lacs ne constituent pas une série progressive. Suivant le point de vue auquel on les examine, profon-

deur, richesse en organismes, nature des organismes, sédiments, ils se groupent différemment.

Cependant, en réunissant tous les documents, il semble que d'un *point de vue limnologique*, on puisse (à titre provisoire) suggérer un groupement en 4 catégories qui accorderait une position isolée aussi bien au Bulera qu'au Rugwero, et réunirait d'une part le Luhondo au Mohasi, d'autre part, le Sake au Mugesera et au Bilila.

Le dernier groupe (Sake — Mugesera — Bilila) s'impose évidemment. Il s'agit d'énormes mares peu profondes et abritées des vents, qui joignent la Nyawarongo. Tous leurs caractères les rapprochent : cuvettes peu creusées, bordure de phragmites et de papyrus, absence de plantes submerses, eau verte peu transparente, surchargée de Cyanophycées, n'abritant guère que des Copépodes et des Rotifères, boue de fond très organique du type *Algengyttja* très pauvre en organismes animaux et dont l'influence prive le dernier mètre d'eau de tout oxygène malgré l'absence d'une stratification thermique.

Pourquoi le Rugwero, qui a la même profondeur et est situé également en bordure de la Nyawarongo et de la plaine de papyrus, doit-il être séparé des lacs déjà cités ? Au point de vue géographique, il appartient au même ensemble. Mais, la boue du fond n'est pas un véritable *gyttja*, son plancton est très varié, riche en Cladocères comme en Cyclopidés ou en Rotifères, en Chlorophycées, en Diatomées, en Desmidiées même, aussi bien qu'en Cyanophycées. Ces caractères différents s'expliquent, semble-t-il, par les meilleures conditions d'oxygénation : jusqu'au contact du fond, l'eau s'est montrée saturée en oxygène. Ce fait doit être dû, simplement à l'énorme taille et à la forme arrondie du lac qui permettent au vent de le remuer jusqu'au fond. Le plancton y est d'ailleurs probablement aussi richement développé que dans les lacs du type précédent, car la transparence de l'eau n'y était pas plus grande, ce qui y

interdit également le développement de plantes submerses.

Le groupe Mohasi-Luhondo réunit des lacs morphométriquement très différents, puisque le premier n'a que 13 m et le second mesure 68 m de profondeur. Mais la présence en eux d'un thermocline situé de part et d'autre à environ 7,5 m de profondeur divise leurs eaux, au moins à certaines périodes de l'année, en deux masses dont l'inférieure est entièrement dépourvue d'oxygène. Sur le fond, les restes des organismes vivants dans les couches supérieures constituent un *gyttja* abondant mélangé de tests de Diatomées et aussi de particules d'argile soufflées par le vent sur le lac. Ce dépôt, noir de pyrite, plus transformé que celui qui couvre les lacs de la Nyawarongo, n'héberge que des Chaoborus, formes typiques de milieux désoxygénés, et rejette dans le lac assez de substances organiques pour assurer la dominance des Cyanophycées. A part la présence dans le seul Mohasi d'une Méduse proche de *Limnocnida tanganyicae*, le plancton des deux lacs est identique, composé essentiellement de Copépodes, de Rotifères et de Cyanophycées avec de-ci de-là l'un ou l'autre Cladocère, Diatomée ou Chlorophycée. Le long des rives, les plantes submerses sont abondantes et la faune qu'elles abritent variée, plus, semble-t-il d'ailleurs, dans le Mohasi que dans le Luhondo.

Le Bulera enfin, le plus élevé en altitude et le plus profond, constitue aussi un type à part. La pureté et la transparence de ses eaux, son plancton rare, mais harmonieusement composé, la rareté des plantes submerses, qui ne peuvent s'implanter qu'en quelques endroits de ses rives très accores, opposent ce lac à tous les autres. Pour autant que les mesures faites dans ce lac soient caractéristiques, la stratification thermique de ses eaux doit y être très labile, aisément bouleversée par le climat, par l'apport d'eaux froides par les affluents.

Sur son fond, la boue qui se dépose ne diffère pas essentiellement de celle des autres lacs : c'est aussi un *gyttja* plus chargé seulement de restes de Diatomées. C'est aussi une boue organique. Mais le volume du lac est énorme et peut-être les dépôts d'épaisseur moindre. Aussi, leur influence sur les eaux et sur les habitants est pratiquement nulle.

Les lacs visités se répartissent donc assez bien en quatre types limnologiques qui ne sont pas exactement ceux que l'examen de la carte avait fait prévoir. L'analyse du réseau hydrographique ruandais suggérait, en effet, une position spéciale pour les deux lacs profonds du Nord, Bulera et Luhondo, créés l'un et l'autre par un barrage de laves.

Il ne semble pas téméraire d'extrapoler le résultat de cette enquête et de ranger dans ces quatre catégories les quatre autres lacs ruandais. La plaine de l'Akanyaru et celle de la Kagera comptent, en effet, un bon nombre de pièces d'eau, de tailles fort diverses qui se trouvent dans les mêmes situations que celle de la Nyawarongo et doivent appartenir aux deux premiers types cités. Elles en diffèrent surtout par leurs altitudes un peu différentes : 1.400 m environ pour les lacs du système de l'Akanyaru, 1.350 m pour ceux du système de la Nyawarongo et 1.250 m pour ceux du système de la Kagera. Toutes ces pièces d'eau se trouvent dans des vallées peu profondes ou dans des plaines et sont en relation avec d'immenses marécages de papyrus comme les quatre lacs étudiés ici. Suivant leur forme, suivant qu'il s'agit de longues vallées noyées ou d'espaces largement ouverts au vent, elles se rapprochent donc vraisemblablement du type Mugesera ou du type Rugwero. Appartiennent donc à la première catégorie : les quatre grands lacs étirés dans les vallées affluentes de l'Akanyaru, tous les petits lacs, non étudiés dans ce voyage, éparpillés dans la plaine de la Nyawarongo.

et peut-être l'une ou l'autre petite mare perdue dans les marécages joignant la Kagera. La plupart des lacs de la plaine de la Kagera, par contre, sont d'une telle superficie et ont une forme si arrondie qu'il est tentant de les rapprocher du Rugwero.

Quant au Bulera, sa grande profondeur en fait un type à part ne possédant point, dans cette région, de correspondant.

II. Évolution des lacs ruandais.

Tous ces lacs doivent leur origine au barrage d'une vallée ou d'un ensemble de vallées. Le Bulera et le Luhondo ont été créés par une coulée de laves interceptant un réseau hydrographique. Les autres doivent vraisemblablement leur origine à des mouvements tectoniques et furent immédiatement beaucoup moins profonds. Sauf dans les deux premiers, la sédimentation paraît être intense et a déjà certainement réduit la profondeur. La croissance des papyrus le long de leurs rives, principalement au niveau des têtes d'affluents, diminue en même temps leur superficie. Aussi, tous ceux qui sont situés dans les plaines de l'Akanyaru, de la Nyawarongo, de la Kagera et même le Mohasi semblent destinés à disparaître rapidement pour être remplacés par d'énormes marécages analogues à ceux qui occupent déjà maintenant certaines vallées voisines. En fait, ils ne constituent que les points les plus profonds d'une énorme zone marécageuse qui traverse en zig-zag le Ruanda.

Au point de vue géographique, ils s'opposent donc à ces véritables lacs de barrages extrêmement profonds que sont le Bulera et le Luhondo.

Cependant, l'étude précédente amène à dissocier ces types géographiques, à réunir en un type intermédiaire le Luhondo et le Mohasi, et à écarter en un type à part le Rugwero, magnifique exemple cependant d'un lac de plaine.

Il est remarquable que l'analyse de leur population

amène à rapprocher ces deux lacs Bulera et Rugwero si différents à tout autre point de vue. Tandis que tous les autres lacs visités appartiennent à un type que d'après leur phytoplancton on pourrait appeler le *lac à Cyanophycées*, ceux-ci sont des *lacs à Diatomées-Chlorophycées*. Dans ce dernier type, on trouve côte à côte un lac extrêmement eutrophe et un lac profond à eaux claires, qu'il semble logique de regarder comme oligotrophe.

Si l'on considère, comme il est tentant de le faire, le lac profond à eaux transparentes, à plancton varié, comme le type original, on est amené à conclure que dans les lacs africains *le progrès vers l'eutrophie peut se faire suivant deux voies*. La première, probablement la plus fréquente, conduit à la mare surchargée de Cyanophycées. La seconde, qui exige une bonne oxygénation de l'eau et par conséquent un lac très étalé, se fait en conservant à peu près la faune et la flore harmonieusement composées de lac primitif. De ces deux séries, seule la première est à l'heure présente un peu complète et se lit comme suit : Bulera — Luhondo — Mohasi — Bilila — Sake — Mugesera — marécages de papyrus. L'autre ne montre dans le Ruanda que les deux types extrêmes : Bulera-Rugwero. Mais les documents publiés indiquent qu'un stade intermédiaire au moins existe dans l'énorme lac Victoria (cf. les rapports de l'*East African Fishery Research Association*).

III. Productivité des lacs équatoriaux.

Les deux séries évolutives qui viennent d'être citées débutent par un lac à eaux transparentes, peu peuplées, le Bulera, pour se terminer par des lacs à eaux vertes dans lesquelles le disque de SECCHI disparaît déjà à une trentaine de centimètres de profondeur. Peut-on à propos parler d'une évolution d'un type oligotrophe à des types eutrophes, c'est-à-dire employer, dans cette

région équatoriale, des termes inventés pour la région tempérée et ayant, dans cette dernière région, une signification précise ? Il s'agit, en fait, de comparer la productivité de ces lacs équatoriaux avec celle des lacs européens ou des lacs nord-américains. A l'heure actuelle, donner une solution définitive à ce problème est évidemment impossible, car trop peu de documents ont été réunis sur la vitesse de reproduction des organismes aquatiques dans leurs conditions d'existence. Cependant, il est intéressant de situer l'état de la question en ce moment.

Il paraît indubitable, en premier lieu, que les grandes mares de la plaine de la Nyawarongo ont une productivité, par unité de temps et de volume, plus grande que celle des lacs les plus eutrophes de nos régions. Leur plancton est excessivement riche. Tout laisse croire (et surtout la grande uniformité des conditions climatiques) que cette richesse varie peu au cours de l'année. Comme l'analyse ne permet pas de reconnaître dans leurs sédiments les particules terreuses que le vent doit certainement chasser dans le lac, il faut admettre que les dépôts d'origine planctonique croissent rapidement. Ces caractères témoignent d'un rythme de production plus important que dans les lacs de nos régions.

Quant à décider si le lac à Diatomées-Chlorophycées (Rugwero) a une productivité moindre ou plus forte que le lac à Cyanophycées (Mugesera-Sake) paraît impossible. Leurs eaux sont aussi vertes et aussi peu transparentes. Arriverait-on même à estimer exactement la quantité dont les organismes ont grandi par unité de temps, qu'on se trouverait devant deux masses de matières très différentes et de valeurs très inégales pour l'économie générale du lac.

Le problème est plus complexe pour les autres types lacustres. Certes, le Luhondo et le Mohasi aux sédiments abondants, au plancton riche en Cyanophycées sont à

ranger tous deux dans le type eutrophe. Mais il est impossible, à l'heure présente, de les comparer utilement aux lacs de régions tempérées.

Quant au Bulera, le lac le moins riche de tous, le considérera-t-on comme oligotrophe ? THIENEMANN (1931) a nié la possibilité d'existence de ce type lacustre dans la région équatoriale, principalement à cause de la permanence d'une température élevée, voisine de l'optimum biologique. RUTTNER (1952), discutant cette question, fait remarquer que la productivité d'une eau équatoriale peut être réduite par le manque d'apport de substances pouvant servir de nourriture aux algues et ainsi donner le départ au cycle biologique ; que d'ailleurs si la température est optimale toute l'année aux basses latitudes, les heures ensoleillées sont plus nombreuses durant l'été dans nos régions. Qu'il existe, sous l'équateur, des lacs dont la productivité biologique n'est pas plus élevée que celle des lacs oligotrophes européens n'est donc pas à exclure. D'ailleurs, VAAS et SACHLAN (1951) ont décrit la population algale de quelques mares javanaises qu'ils considèrent comme typiquement oligotrophes. Ces mares sont plus riches en Desmidiées que le Bulera.

L'impression de celui qui visite le Bulera est qu'il s'agit d'un lac oligotrophe, à faible production biologique. Cette conviction est due essentiellement au maigre développement des plantes submerses et à la rareté du plancton. Certes, d'autres caractères peuvent être invoqués pour justifier l'opinion contraire : par exemple, la présence d'un *gyttja* à Diatomées sur le fond, l'importance relative dans ce dépôt des matières détruites par la calcination, nettement supérieure à ce qui s'observe dans les lacs typiquement alpins. La même observation a d'ailleurs été faite par HUMMEL (1931) à propos des sédiments indonésiens. Dans un cas comme dans l'autre, le fait peut s'expliquer par la pauvreté en oxygène des

couches de fond, qui empêche une minéralisation complète des dépôts. Les caractères habituellement utilisés comme tests pour déterminer le degré d'eutrophie ou d'oligotrophie d'un lac (courbe d'oxygène dissous, composition de la faune du fond, du plancton) ne peuvent être employés ici. En effet, ou bien ils se révèlent fonction d'autres facteurs, comme la courbe d'oxygène, ou bien nos connaissances actuelles demeurent insuffisantes. Tant que des études n'auront pas été faites dans un certain nombre de lacs, par la méthode de STEEMAN-NIELSEN (1952) de mesure d'absorption du C_{14} , il sera nécessaire de se plier à une impression en la matière.

Les documents récoltés au Bulera, le fait que l'eau de son affluent principal lui vient après avoir été filtrée dans d'immenses marais qui doivent avoir retenu tous les éléments fécondants, amènent donc à considérer provisoirement ce lac comme oligotrophe.

IV. Rendement économique des lacs ruandais.

Les lacs visités présentent donc une gamme de conditions écologiques variées. La plupart d'entre eux ont une productivité biologique importante. Et cependant, leur rendement économique est extrêmement faible. Dans presque tous, des poissons de l'espèce de *Tilapia nilotica* ont été introduits et constituent la base de pêcheries. Celles-ci ne sont bien développées que dans le Mohasi et le Rugwero où les poissons se sont le mieux propagés. Seules les pêcheries du Mohasi fournissent des statistiques utilisables. Le total des poissons pêchés en 1952 fut environ 300 tonnes. Le lac ayant 52 km², le rendement est donc d'un peu plus de 57 kg/ha. Ce chiffre, assez semblable au rendement en Salmonides des lacs alpins, peut paraître honorable, mais ne supporte pas la comparaison avec les rendements obtenus en d'autres régions équatoriales. BUSCHKIEL (1930) signale

une production d'environ 122 kg/ha dans le Ranu Klindungan, lac javanais de 200 ha environ, de 134 m de profondeur, qui « in seiner Gesamtheit gemessen zu den armeren Seen Javas gehört » et une production de 2.000 kg/ha dans le lac Tjiburuj.

S'il ne peut être question dans un lac de grande taille, d'approcher les rendements extraordinaires obtenus au Katanga dans les élevages de *Tilapia* (plus de 5.000 kg/ha, DE BONDT, 1950), on peut légitimement souhaiter voir augmenter la production des lacs ruandais. La doubler l'amènerait simplement à égalité avec celle du Ranu Klindungan, lac javanais pauvre.

Peut-on découvrir la cause du faible rendement piscicole de ce lac ? Dire qu'elle est due au fait que les Poissons présents dans le lac ne sont pas capables d'utiliser à fond la nourriture qui leur est fournie peut paraître une tautologie, mais amène à la conclusion absolument pratique que l'espèce *Tilapia nilotica* qui y fut introduite autrefois ne peut suffire à occuper toutes les niches écologiques intéressantes.

L'étude du plancton a permis de préciser combien les Cyanophycées masquent presque partout les autres types d'algues, caractère du milieu qui n'est certes pas favorable aux poissons planctonophages. La pullulation des Cyanophycées est due certainement à l'abondance des substances organiques présentes en solution dans l'eau, substances qui proviennent en grande partie des restes d'animaux et de végétaux accumulés sur le fond. S'il existait dans les lacs ruandais un type de poisson, analogue aux *Citharinus* par exemple, capable d'utiliser ces déchets, la productivité des lacs en poissons pourrait peut-être nettement augmenter. Peut-être en même temps, ces organismes mangeurs de détritiques arriveraient-ils à réduire la quantité de substances organiques présentes dans l'eau et, par ce détour, influenceraient-ils la composition qualitative de plancton, en rendant le

milieu plus favorable aux Chlorophycées et aux Diatomées. Évidemment il faudrait choisir une espèce qui ne puisse à aucun moment de son existence entrer en concurrence avec les *Tilapia* existant déjà. Mais les études poursuivies dans les centres de recherches piscicoles d'Élisabethville (DE BONDT) et de Yangambi (HULOT) fourniraient à ce point de vue les renseignements nécessaires.

Une autre source de nourriture existe, non exploitée au moment des recherches : les plantes submerses et riveraines. La famille de Cichlidés compte plusieurs formes, essentiellement phytophages. Leur type est le *Tilapia melanopleura*, si bien étudié par DE BONDT, qui a montré la possibilité d'élever, en étangs, côte à côte, des *Tilapia* planctonophages et phytophages. Ces formes coexistent sans se gêner dans leur croissance. Ce qui fut réussi en étangs est certes possible, au moins en partie, dans les lacs. Des animaux phytophages auraient de plus l'intérêt de nettoyer plus ou moins les plages, et de libérer des surfaces plus grandes pour la confection des nids des *Tilapia*. À l'heure actuelle, les aires de pontes convenables sont peu nombreuses.

Il paraît donc possible d'introduire dans ces lacs ruandais au moins deux types nouveaux de Poissons qui n'entreraient pas en concurrence avec le type actuellement présent. Cette constatation souligne le fait très important *que les lacs ruandais constituent en réalité des milieux à colonisation inachevée.*

Alors que la faune piscicole africaine est extraordinairement riche, qu'en particulier le lac Victoria, au réseau hydrographique duquel les lacs ruandais se rattachent, compte des représentants de 7 familles (GRAHAM, 1929), il n'existait dans les lacs ruandais avant l'arrivée des Européens qu'une espèce de *Clarias* et quelques espèces d'*Haplochromis*. Si la faune est aussi pauvre,

c'est certainement que la colonisation de ces espaces est encore inachevée. C'est un signe de jeunesse relative.

Université de Liège

Institut Ed. van Beneden,
Laboratoire d'Écologie animale.

Institut pour la Recherche Scientifique
en Afrique Centrale (I. R. S. A. C.)

Centre d'Uvira.

Bibliographie.

- BERG, K. (*Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Med.*, **13**, 1937, n° 11, pp. 1-101).
- BLACK, C. S. (*Trans. Wisconsin Ac.*, **24**, 1929, pp. 128-139).
- BONDT, J. F. DE (*Bull. agr. Congo belge*, **41**, 1950, pp. 197-202).
- BRAUN, R. (*Revue Suisse Hydr.*, **14**, 1952, pp. 1-128).
- BUSCHKIEL, A. L. (*Arch. f. Hydrobiol., Suppl.* **8**, 1930, pp. 21-40).
- DAMAS, H. (*Mém. in-8° Institut Royal Colonial Belge*, Sect. Sc. nat. et méd., Tome 24, fasc. 2, Bruxelles, 1954).
- (*ibid.*, Tome 24, fasc. 4, Bruxelles, 1954).
- (*Mém. in-8° Acad. roy. Sc. colon.*, Classe Sc. nat. et méd., N. S., Tome I, fasc. 3, Bruxelles, 1955).
- DEEVEY, E. S. (*Verh. Int. Ver. Limnol.*, **12**, 1955, pp. 278-283).
- East African Fisheries Research Organisation (Annual Report, 1949-1953)*.
- GRAHAM, M., *The Victoria Nyanza and its Fisheries (The Crown Agents for the Colonies, London, 1929)*.
- HULOT (*Bull. agr. Congo belge*, **41**, 1950, pp. 145-176).
- HUMMEL (*Arch. f. Hydr., Suppl.* **8**, 1931, pp. 615-676).
- KLEEREKOPER et GRENIER (*Canadian Journ. Zoology*, **30**, 1932, pp. 219-242).
- RUTTNER, F. (*Arch. f. Hydrobiol., Suppl.* **21**, 1952, pp. 1-274).
- STEEMAN-NIELSEN, E. (*Journ. Conseil Expl. Mer*, **18**, 1952, pp. 117-140).
- THIENEMANN, A. (*Arch. f. Hydrobiol., Suppl.* **9**, 1931, pp. 205-231).
- TWENHOFEL, W. H.-CARTEZ, S. L. et Mc KELAY, U. E. (*Am. Journ. Sc.*, 1942, pp. 529-549).
- VAAS et SACHLAN (*Hydrobiologia*, **1**, 1951, pp. 238-250).

TABLE DES MATIÈRES

QUATRIÈME PARTIE

PRÉLIMINAIRE	3
MÉTHODES DE RÉCOLTE	4
I. ASPECTS DES SÉDIMENTS ET DE LEUR FAUNE :	
Lac Bulera	5
Lac Luhondo	7
Lac Mohasi	9
Lac Sake	13
Lac Mugesera	15
Lac Bilila	17
Lac Rugwero	18
II. ANALYSE DES SÉDIMENTS :	
Origine des sédiments	20
Teneur en eau	22
Teneur en méthane	22
Constitution des sédiments	23
Résumé et conclusions de la quatrième partie	29
CONCLUSIONS GÉNÉRALES :	
I. Types lacustres	31
II. Évolution des lacs ruandais	35
III. Productivité des lacs équatoriaux	36
IV. Rendement économique des lacs ruandais	39
BIBLIOGRAPHIE	43
PHOTOGRAPHIES	<i>in fine</i>

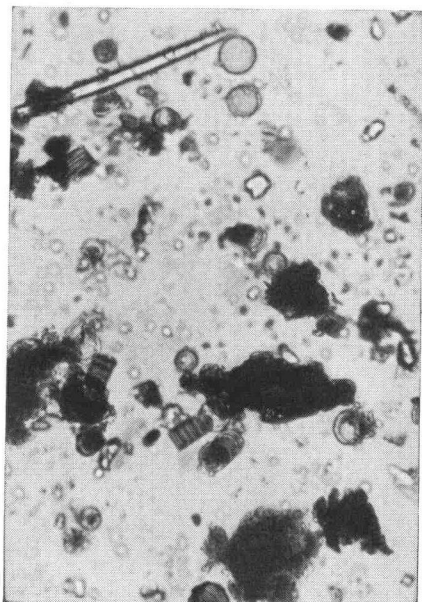


PHOTO 1. — Lac Bulera : boue de 165 m de profondeur. Déchets d'algues ; spicules d'Éponge ; tests de Diatomées. 140 ×.

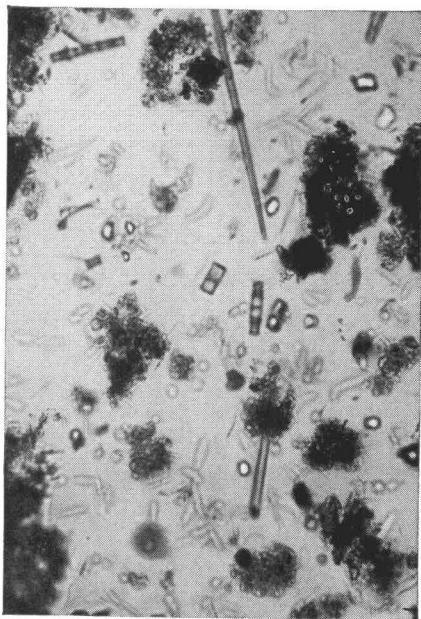


PHOTO 2. — Lac Luhondo : boue de 60 m de profondeur. Déchets d'algues ; Diatomées. 140 ×.



PHOTO 3. — Lac Mohasi : boue de 3,75 m de profondeur. Déchets de plantes ; coquilles de *Melanoides tuberculata* et de *Sphaerium*. Matériaux terrigènes. 1/3 ×.

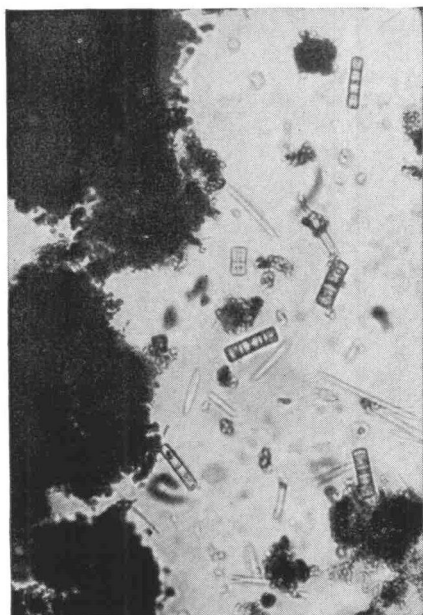


PHOTO 4. — Lac Mohasi : boue de 11,80 m de profondeur. Déchets d'algues (Cyanophycées et Chlorophycées), tests de Diatomées. 140 ×.

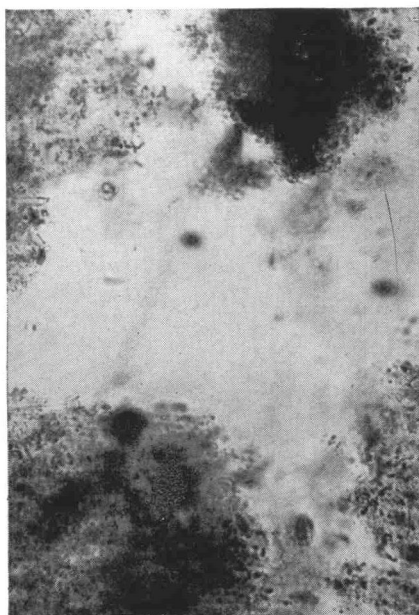


PHOTO 5. — Lac Sake : boue de 3,90 m de profondeur. Cyanophycées et Bactéries. 140 ×.

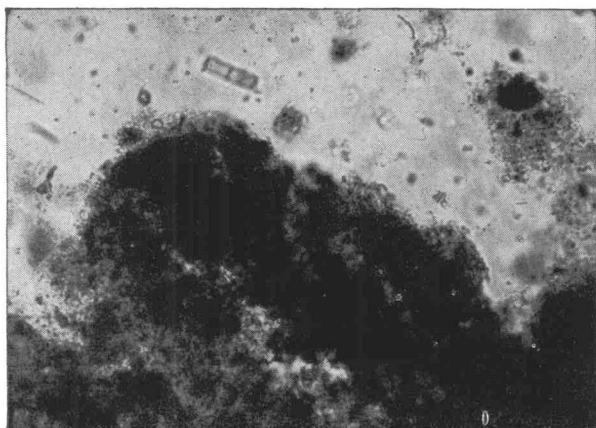


PHOTO 6. — Lac Mugesera : boue de 3 m de profondeur. Cyanophycées, Bactéries, Diatomées. 140 ×.

