LES PRINCIPES DE LA LIMNOLOGIE

Par M. PAUL VIVIER

Garde général des Eaux et Forêts,
Assistant à la Station de recherches de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts.

(Suite) ⁽¹⁾

III. — Les différentes régions d'un lac. Leur colonisation vivante.

En général, dans tout lac un peu profond, on distingue trois régions de profondeur différente : — la *région littorale*, — la *région sublittorale*, — la *région profonde*, — sur le sol desquelles vivent des animaux et des plantes différents. Au-dessus des grands fonds, s'étend une quatrième zone, — la *région pélagique*, — domaine des êtres nageants ou flottants, du plancton.

FIG. 58. — Coupe schématique du Léman au niveau d'une côte d'érosion.
(D'après FOREL).

Les lacs subalpins (Fig. 58) présentent, surtout au niveau de leurs côtes d'érosion, un profil en travers d'une grande importance piscicole ; les matériaux arrachés à la grève par le courant de retour créé par les vagues arrivent à former une terrasse immergée terminée par un talus à forte pente ; cette terrasse, d'une inclinaison très faible (de 5° à 15°), porte le nom de *beine* ; le talus qui la termine est le *mont*. La coexistence de deux régions aussi différentes, — l'une au-dessus de la beine, vaste zone littorale, formant en surface les *eaux blanches*, — l'autre à partir du mont, correspondant aux zones pélagiques et profondes, — permet d'expliquer la présence simultanée des Cyprinidés et des Perchès sur le littoral, des Sal-

(1) Voir *Bulletin* ; — n° 68, Février 1934, p. 212.

ERRATUM. — Une erreur du dessinateur est à signaler dans le quatrième graphique de la figure 51, à la page 217. Sur ce graphique concernant la stratification hivernale d'un lac tempéré, il faut lire : 2°, 4°, 6°, 8°, 10°, 12° au lieu de 4°, 8°, 12°, 16°, 24°. Annoté et corrigé par le rédacteur en chef de la revue <https://doi.org/10.34071/1934007> est celle de la surface congelée et 4° qui est celle du maximum de densité.

monidés dans les hautes eaux. La zone sublittorale est ainsi très restreinte et mal caractérisée.

Nous aurons essentiellement en vue, dans les quelques pages qui vont suivre, les lacs subalpins, de beaucoup les plus importants, du moins en France.

A. — ZONE LITTORALE ET SUBLITTORALE

L'étendue de la zone littorale est définie par l'extension de la végétation aquatique qui dépend de la luminosité : elle varie de 3 à 7 mètres dans les lacs de l'Allemagne du Nord et descend à 30 mètres dans certains lacs subalpins. Ses caractères sont les suivants : — fonds de nature variable (caillouteux, sablonneux ou boueux), plus ou moins modifiés par l'apport d'alluvions ou par les phénomènes d'érosion ; — eau fortement transparente à

FIG. 59. — *Gammarus pulex*.

a, a' : antennes ; — m : patte-mâchoire ; — T, T' : pattes thoraciques ; — A : patte abdominale. — A la naissance des premières pattes thoraciques, on aperçoit, par transparence, les œufs dans la poche incubatrice.

FIG. 60. — *Planaria*.

B : bouche ; — O : œil ; Ph : pharynx ; T : tête.

température variable, frisant parfois, l'hiver, le point de congélation (Annecy), atteignant, l'été, 25° ; eau agitée par les vents et les courants, fortement oxygénisée.

Si les eaux sont agitées, elles hébergent, d'après HAEMPEL, les organismes suivants qui sont surtout des animaux :

Flôre.

Mousses, Algues (Cyanophycées, entre autres).

Faune.

Crustacés :

Cladocères : *Alona*, *Chydorus*, *Eurycercus*, *Peracantha*, *Acroperus*.

Copépodes : *Cyclops serrulatus* (Fischer). (Fig. 69, n° 9).

Ostracodes : *Candona*, *Cyclocypris*, *Limnocythere*.

Amphipodes : *Gammarus pulex* L. (Fig. 59).

Insectes. (larves) :

Chironomides : *Tanytus*, *Tanytarsus*.

Perlides : *Nemura*.

Ephémérides : *Bætis*, *Ecdyurus*.

Phryganes.

Mollusques :

Limnæa ovata (Draparnaud), *Ancylus capuloides* (Jan), *Bythinia tentaculata* L. (Annecy, le Bourget).

Bryozoaires :

Fredericella sultana (Bloch), (Annecy, le Bourget).

Vers :

Hirudinées : *Nepheleis*, *Hemiclepsis*, *Herpobdella*.

Nématodes : *Dorylaimus stagnalis* (Dujardin), *Monohystera filiformis* (Bastian).

Planaires : *Planaria lugubris* (O. Schm.) (Fig. 60), *Polycelis nigra* (Ehrenb.), *Dendrocœlum lacteum* (Müller).

Poissons :

Cobitis barbatula L. — Loche.

Cottus gobio L. — Chabot.

Il est à remarquer cependant que cette dernière espèce est seule présente dans le Léman, et encore à l'état sporadique.

Certaines de ces espèces sont liées à la température (espèces sténothermes), d'autres à la forte teneur en oxygène ; quelques-unes vivent de vase (Vers, Chironomides), d'autres de détritus (Crustacés, Mollusques). Ces organismes sont riches en espèces (217 dans le lac de Neuchâtel, 106 dans le lac Léman) et par suite de la grande luminosité et parfois de la présence de plantes aquatiques, riches en individus. Le poisson y trouve donc une nourriture abondante ; c'est là qu'il passe le temps de jeunesse, comme par exemple certains Corégonés ; un alevinage fructueux de cette sous-famille de Salmonidés doit donc être effectué, l'expérience l'a montré dans le Léman, sur les berges abritées des lacs subalpins.

Si, au contraire, les eaux littorales d'un lac sont calmes parce que protégées des vents, elles hébergent une flore très abondante, qu'on répartit en plusieurs zones, de profondeurs différentes (MAGNIN) :

La *caricaie* ou zone des Carex, sur les berges ;

La *phragmitaie* ou zone des Roseaux (*Phragmites*), jusqu'à 1^m50 environ ;

La *scirpaie* ou zone des Jones (*Scirpus*), jusqu'à 3 mètres ;

La *nupharaie* ou zone des Nénuphars, jusqu'à 4 mètres environ ;

La *potamaie* ou zone des Potamots (*Potamogeton*) (Fig. 61), jusqu'à 6 mètres environ ;

La *charaie* ou zone des Charas (*Chara*) (Fig. 62), jusqu'à plus de 10 mètres ;

On trouve encore, dans les trois premières zones, les genres suivants :
Typha (Massette) (Fig. 63), *Glycèria* (Glycérie), *Equisetum* (Prêle),

FIG. 61. — *Potamogeton natans*.

FIG. 62.
Chara foetida.

FIG. 63.
A droite : *Typha angustifolia* ; — à gauche :
Typha latifolia.

Carex, *Ranunculus fluitans* L. (Renoncule), *Polygonum amphibium* L.
(Fig. 64).

Ces végétaux n'ont pas grand intérêt piscicole, sauf peut-être le *Ranunculus* qui abrite une faune abondante et le Nénuphar (*Nuphar luteum* (Sibth et Smith) dont les jeunes pousses seraient, d'après LÉGER, broutées par la Carpe.

Il n'en est pas de même des deux associations suivantes dont le rôle en pisciculture est primordial :

Potamogeton (Fig. 61), *Hippuris* (Fig. 65), *Ceratophyllum*, *Myriophyllum* (Fig. 66) (potamaie).

Chara (Fig. 62), *Nitella*, *Elodea* (Fig. 67), *Fontinalis*, Algues bleues (Oscillaires) et vertes (*Cladophora*), Diatomées (charaie).

FIG. 64. — *Polygonum amphibium*.

FIG. 65. — *Hippuris communis*.
A d. oite : fleur grossie.

Les Potamots abritent, en effet, une faune riche et variée, forment d'excellentes frayères pour certains Cyprinidés (Carpe, Tanche, Gardon) et constituent pour les jeunes alevins un lieu de choix. La zone des Charas héberge aussi de nombreux organismes nutritifs comme des Mollusques et des larves d'Insectes. Tous ces végétaux sont d'excellents indicateurs physico-chimiques : ainsi, — dans une eau froide (température inférieure à 13°), on trouve *Potamogeton filiformis* (Petit) ; — dans une eau très pauvre en chaux : *Myriophyllum alterniflorum* D. C. ; — dans une eau moins pauvre en chaux : *Limosella*, *Montia minor* ; — dans une eau neutre, *Cladophora* ; — dans une eau calcaire, *Chara*, *Rivularia* ; — dans une eau très calcaire : *Potamogeton crispus* L., *Potamogeton natans* L., *P. lucens* L., *P. perfoliatus* L. Il faut noter enfin la grande utilité d'une mousse : *Fontinalis antipyretica* L. comme abri de faune nutritive.

Au contraire, certaines Algues telles que les Conferves, Spirogyres, Cla-

dophores qui étouffent les bonnes plantes et gênent les alevins sont nuisibles ; il en est de même d'*Oscillatoria tenuis* Ag. qui donne aux poissons le goût de vase.

Parmi les nombreux animaux qui peuplent ces végétaux, on peut citer, outre la plupart des formes déjà vues (HAEMPEL) :

Eponges : *Spongilla*.

Bryozoaires : *Plumatella*.

Coelentérés : *Hydra vulgaris* (Pall.).

FIG. 66. — *Myriophyllum spicatum*.

FIG. 67. — *Elodea canadensis*.

Vers :

Oligochètes : *Stylaria*, *Chaetogaster*, *Lumbriculus*.

Hirudinés : *Helobdella* (lac du Bourget).

Crustacés :

Cladocères : *Daphnia pulex* (De Geer) (Fig. 69, n° 8), *Sida crystallina* (O. F. Müller), *Simocephalus*, *Graptoleberis*.

Copépodes : *Cyclops fuscus* (Jurine), etc., *Canthocamptus schmeili* (Mrazek).

Ostracodes : *Cyclocypris lacvis* (O. F. Müller).

Mollusques : *Planorbis nitidus* (Gray), *Valvata piscinalis* (Müller), *Limnea peregra* (Müller).

Cette beine herbeuse, si riche en flore et en faune, est un lieu de choix pour la plupart des Cyprinidés (Carpe, Tanche, Brème, Ablette, Chevaine, Gardon rouge et Gardon blanc, Vairon), pour les Loches (*Cobitis barbatula* L.), les Perches, les Brochets et les Anguilles.

La zone *sublittorale* commence là où cesse la végétation et où apparaissent en grand nombre les Mollusques d'eau douce ; leurs coquilles sont parfois assez nombreuses pour former une boue calcaire, la *gyttja* calcaire, caractéristique de cette zone ; à côté des Mollusques vivent des vers, *Chaetogaster*, *Ilyodrilus*, *Rhynchelmis*, et des larves de Chironomides.

Dans les lacs subalpins, cette région est peu caractérisée ; elle a pourtant été observée parfois par HAEMPEL et OBERMAYER entre 20 et 25 mètres ; elle est toujours riche en oxygène.

Le poisson caractéristique en est l'Ombre-chevalier qui demande précisément une eau oxygénisée et qui se nourrit de Mollusques et de larves de Diptères.

B. — ZONE PROFONDE. LA FAUNE DE FOND

Plus bas que les deux précédentes régions, alors que l'obscurité devient de plus en plus compacte, que les oscillations thermiques s'atténuent, que toute flore disparaît, débute ce qu'on peut appeler la *région profonde*. Dans les lacs subalpins, le sol en est limoneux, avec çà et là quelques blocs erratiques ; les détritiques des Algues (Chlorophycées), des Diatomées, des chitines d'Insectes ou des carapaces des Crustacés du plancton y forment une sédimentation, une « *gyttja* » ; la teneur en oxygène s'y trouve toujours forte. Dans les lacs baltiques, au contraire, aux fonds pauvres en oxygène, on rencontre, du moins en certains points, des boues putrides qui dégagent parfois de l'hydrogène sulfuré et qui sont peu favorables aux Salmonidés ; aussi dans le lac de Nantua qui paraît devoir se rapprocher de ce deuxième type, l'Ombre-chevalier ne serait-il pas à introduire (LÉGER).

La faune du fond est assez bien connue dans les lacs subalpins de l'Europe centrale, très voisins de nos grands lacs savoyards ; la teneur en gaz dissous, la température, l'obscurité, la pression de l'eau, les conditions de nourriture (boue ou êtres vivants) y créent des groupements caractéristiques. Les animaux particuliers de cette zone sont cependant très peu nombreux ; ce sont deux Crustacés aveugles, un Amphipode, le *Niphar puteanus* Koch, et un Isopode, l'*Asellus cavaticus* (Schiödte).

HAEMPEL a signalé dans les lacs subalpins :

Vers :

Turbellariés : *Planaria alpina* (Dana) (Fig. 60).

Nématodes : *Trilobus gracilis* (Bast.), *Ironus ignavus* (Bast.).

Oligochètes : *Pelosclex velutinus* (Grube).

Crustacés :

Copépodes : *Canthocamptus schmeili*, var. *harmata* (Mrazech)
(forme glaciale).

Ostracodes : *Candona neglecta* (Sars.), *Limnocythere*.

Insectes (larves) :

Chironomides : *Tanytarsus*.

Mollusques :

Pisidium conventus (Clessin), *P. personatum* (Malm).

Le *Peloscolex* et le *Tanytarsus* sont très intéressants, car ils ne vivent que dans les fonds riches en oxygène. La larve de la seconde espèce est constante dans tous les lacs subalpins qui ont été appelés par THIENEMANN

FIG. 68. — Variations du poids de la faune de fond du lac Mälär.
(D'après GUNNAR ALM).

lacs à *Tanytarsus*. Cette zone profonde héberge des Corégones et des Ombles-chevaliers ; dans les lacs subalpins français on trouve aussi des Lottes.

Dans les lacs baltiques, tels que le lac Mälär (Suède), dont le fond, toujours pauvre en oxygène, ne dépasse jamais 60 mètres et n'atteint pas en général 30 mètres, GUNNAR ALM (1) a étudié la répartition des animaux qu'il a rencontrés et qui sont surtout :

- 1° Des larves de Chironomides (*Chironomus plumosus*, *Tanypus*).
- 2° Des Oligochètes (*Tubifex*), anormalement abondants.
- 3° Un Crustacé relique particulier à ce lac, le *Pontoporeja*.

Les variations du poids total, suivant la profondeur, de ces trois groupes d'animaux, sont données par un graphique (Fig. 68).

LUNDBECK (2) a montré, dans son étude de la faune de fond des lacs de

(1) *Undersökningar öfver Mälarens Bottenfauna* ; — Stockholm, 1927.

(2) *Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen der Bodentierwelt norddeutschen Seen* ; — *Zeitschrift für Fischerei*, tome XXIV, 1926.

FIG. 69. — Quelques organismes du zooplancton.

(D'après LESTAGE).

1 : *Diaptomus castor* (Entomostracé); — 2 : *Cyclops strenuus* (Entomostracé); — 3 : *Unionicola crassipes* (Hydrachnide); — 4 : *Bosmina longirostris* (Entomostracé); — 5 : *Bosmina coregoni* (Entomostracé); — 6 : *Schizocerca* (Rotifère); — 7 : *Notholca longispina* (Rotifère); — 8 : *Daphnia pulex* (Entomostracé); — 9 : *Cyclops serrulatus*, larve nauplius (Entomostracé); — 10 : *Daphnia cucullata* (Entomostracé); — 11 : *Limnocalanus macrurus* (Rotifère); — 12 : *Asplanchna priodonta* (Rotifère); — 13 : *Triarthra longisetia* (Rotifère); — 14 : *Synchaeta* (Rotifère); — 15 : *Anuraea cochlearis* (Rotifère); — 16 : *Anuraea aculeata* (Rotifère); — 17 : *Corethra*, larve (Diptère).

l'Allemagne du Nord, l'importance piscicole de ces recherches théoriques ; ainsi le rendement du Mälär qui est faible (2 kg. 9 par hectare et par an) pourrait être accru en développant le peuplement de Perches et de Brèmes (cette dernière moins intéressante) qui se nourrissent de la faune du fond.

C. — RÉGION PÉLAGIQUE : ÉTUDE SOMMAIRE DU PLANCTON

Au-dessus de la zone profonde s'étend une région des hautes eaux, la *région pélagique* : là, plus d'animaux rampants, plus de Mollusques, plus de Phanérogames, de Mousses et de Prêles, mais des organismes légers, sans mouvements propres comme les Diatomées, ou excellents nageurs, comme les Entomostracés pélagiques, les Rotifères et certains Protozoaires ; ces êtres, souvent très nombreux, forment le *plancton*, qui se différencie en : — plancton végétal ou *phytoplankton*, — plancton animal ou *zooplankton*.

On peut distinguer dans tout lac trois régions de profondeur différente, très marquées durant l'été : — l'*hypolimnion*, région profonde, aux faibles variations thermiques, souvent peu oxygénisée (lacs baltiques), toujours pauvre en plancton ; — l'*épilimnion*, région superficielle soumise aux variations de température, toujours riche en oxygène et en plancton. Entre ces deux régions s'étend une couche de transition, d'épaisseur variable, parfois réduite à quelques mètres où les variations de température sont très marquées et que, pour cette raison, ainsi qu'il a été dit plus haut, on appelle *métalimnion*, « couche de saut » ou « thermocline ».

Dans nos grands lacs subalpins où la région pélagique est toujours bien marquée, ses caractères sont les suivants : eau constamment renouvelée par l'action de la stratification thermique et des courants ; température décroissant avec la profondeur, mais ne descendant pas au-dessous de 4° C. ; transparence variable avec le lac et avec la saison, généralement grande ; pression progressivement croissante ; teneur en oxygène toujours supérieure à 6 cc.

L'importance piscicole du plancton est telle qu'il faut nous arrêter un instant.

Le nombre des espèces d'animaux et de végétaux qui le composent, est extrêmement considérable ; qu'il nous suffise d'indiquer les éléments les plus constants :

1° *Phytoplankton* (Fig. 70).

Algues ::

Chlorophycées : — *Chlamydomonas*, *Botryococcus*.

Schizophycées : — *Anabaena flos aquæ* (Zyngb.) (n° 28) ; — *Microcystis aeruginosa*.

Diatomées : — *Navicula*, *Synedra*, *Asterionella* (n° 36).

Flagellés : — *Dinobryon* (n° 20), *Mallomonas*.

Péridiniens : — *Ceratium hirundinella* (O.-F. Müller) ; — *C. cornutum* (Clap. et Lachm.) (n° 18) ; — *Peridinium* (n° 26).

FIG. 70. — Quelques organismes du plancton (Héliozoaires et Phytoplancton).

(D'après LESTAGE).

18 : *Ceratium* (Péridinien); — 19 : *Actinophrys* (Héliozoaire); — 20 : *Dinobryon* (Flagellé); — 21 : *Cælospherium*; — 22 : *Glenodinium* (Péridinien); — 23 : *Codonella*; — 24 : *Eudorina* (Chlorophycée); — 25 : *Cyclotella* (Diatomée); — 26 : *Peridinium* (Péridinien); — 27 : *Gleiotrychia* (Héliozoaire); — 28 : *Anabaena* (Schizophycées); — 29 : *Staurastrum* (Chlorophycée); — 30 : *Pediastrum* (Chlorophycée); — 31 : *Pandorina* (Chlorophycée); — 32 : *Pediastrum* (Chlorophycée); — 33 : *Scenedesmus* (Chlorophycée); — 34 : *Tabellaria* (Diatomée); — 35 : *Volvox* (Chlorophycée); — 36 : *Asterionella* (Diatomée); — 37 : *Melosira* (Diatomée); — 38 : *Fragilaria* (Diatomée).

2° Zooplancton (Fig. 69).

Rotifères :

Asplanchna priondonta (Gosse) (n° 12) ; — *Polyarthra platypera* (Ehr.) ; — *Triarthra longiseta* (Ehr.) (n° 13) ; — *Anuraea cochlearis* (Gosse) (n° 16) ; — *Notholca longispina* (Kellic) (n° 7).

FIG. 71. — *Leptodora Kindtii*.

a : puissante antenne nageuse ; — b : œil en arrière duquel se voit le cerveau ; — d : poche incubatrice sur la partie dorsale du corps articulé, transparent.

(D'après R. WOLTERECK).

Entomostracés :

Cladocères : — *Daphnia longispina* (O.-F. Müller) ; — *Bosmina coregoni* (Baird) (fig. 69, n° 5) ; — *Leptodora Kindtii* (Focke) (1) (fig. 71) ; — *Bythotrephes longimanus* (F. Leydig) (fig. 72) ; — *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin).

Copépodes : — *Cyclops*, nombreuses espèces dont *C. strenuus* (Fischer) (fig. 69, n° 2) ; — *Diaptomus*, nombreuses espèces dont *D. castor* (fig. 69, n° 1).

FIG. 72. — *Bythotrephes longimanus*.

a : antenne natatoire ; — b : œil ; — c : pattes ; — d : poche incubatrice.

(D'après R. WOLTERECK).

Parmi les *influences physiques* qui agissent sur le plancton et qui commandent ses variations et sa répartition, il faut citer surtout la température et la lumière.

La *température* a non seulement une action mécanique que nous avons étudiée plus haut et qui produit des courants, mais une action biologique propre ; ainsi le Copépode *Limnocalanus macrurus*, qui craint les oscillations thermiques, reste cantonné dans l'hypolimnion ; *Notholca*, *Anuraea*,

(1) Constant seulement dans les lacs subalpins (Léman, Annecy, le Bourget).

Diaphanosoma, *Daphnia* et *Bosmina* aiment la chaleur ; *Leptodora* et *Bythotrephes* sont moins exigeants ; *Cyclops strenuus* et *Heterocope* préfèrent le froid ; les uns et les autres sont des organismes sténothermes. Parmi les espèces eurythermes, c'est-à-dire peu sensibles à l'action de la température, il faut mentionner *Diaptomus gracilis* et *Cyclops Leuckarti*.

La lumière a une action plus marquée et d'une grande importance piscicole ; nous avons vu déjà qu'elle circonscrit le phytoplancton aux couches superficielles ; au contraire, elle fait fuir certains Rotifères et surtout les Entomostracés ; ainsi *Diaptomus*, *Polyarthra*, *Triarthra* évitent les couches

Fig. 73. — Variations des Entomostracés du plancton au cours d'une journée. — Capture de 0 à 5 mètres. — Lac de Constance.

(D'après AUERBACH).

supérieures d'une eau couverte de glace nue ; ils les affectionnent au contraire lorsque la glace est protégée de la lumière par une épaisse couche de neige. Les Entomostracés, qui sont, le jour, peu abondants en surface, deviennent après le coucher du soleil extrêmement nombreux (fig. 73) ; c'est peut-être la cause du phénomène suivant que l'on observe dans les lacs subalpins et surtout dans le Léman : les filets « maillants » appelés « pics », sont tendus au coucher du soleil et levés avant la pointe du jour ; or, en période de pleine lune, les Corégones ne se font pas capturer ; comme ils se nourrissent exclusivement d'Entomostracés, il est probable que ces organismes ne remontent pas autant en surface par suite d'un éclaircissement plus grand ; les poissons qui les suivent font de même. Le fait est curieux et mériterait d'être éclairci par des observations précises (1).

(A suivre).

(1) Les figures 59 à 67, 69 et 70 ont été empruntées à l'excellent *Manuel des pêcheurs, pisciculteurs et gardes-pêche*, édité par la Société centrale pour la protection de la pêche fluviale, dont la partie scientifique a été rédigée par M. J.-A. LESTAGE.