Chapitre 8

Pourquoi le lac s'est-il eutrophisé ? Quelles en ont été les conséquences ?

Le lac Victoria a été soumis à différentes pressions au cours du siècle dernier : croissance de la population humaine, développement des activités agricoles et industrielles, pollutions diverses, pêche intensive, introduction d'espèces exotiques, et changement climatique. Les principales conséquences de ces évènements se sont traduits par l'eutrophisation des eaux lacustres et par d'importantes modifications concernant les peuplements de poissons et les caractéristiques trophiques du lac. Quelles sont les causes de cette eutrophisation ? Et quelles en ont été les conséquences sur la dynamique du système lacustre sachant que le débat porte essentiellement sur le rôle relatif des introductions d'espèces et de l'eutrophisation dans les changements observés ?

⋆

Les activités humaines sont à l'origine des changements observés dans le fonctionnement du système lacustre. Le lac Victoria a connu une « eutrophisation anthropique [1] », dont les conséquences se sont manifestées à tous les niveaux.

Le phénomène d'eutrophisation n'est pas spécifique au lac Victoria. Beaucoup de grands lacs sont affectés par ce phénomène dont l'origine est bien connue : des apports excédentaires en éléments nutritifs provenant des activités agricoles, industrielles et des rejets urbains. En effet, le bassin du lac Victoria agit comme un immense collecteur, dont les eaux usées et de ruissellement convergent vers le lac où elles amènent, dissous ou en suspension, les divers produits qu'elles ont lessivés. Un certain nombre d'exemples, dont le lac d'Annecy en France et le lac Léman, nous ont montré qu'il était possible de contrôler le phénomène en réduisant les apports au lac par la collecte ou le traitement des eaux usées, et par des changements de pratiques agricoles. Mais cela suppose des investissements importants. Or, autour du lac Victoria, les installations de dépollution et de traitement des eaux usées sont rares, ou ne fonctionnent pas. Il faut bien évidemment comprendre que les pays riverains ont d'autres priorités d'investissements.

1. De l'anglais « cultural eutrophication », par opposition à « eutrophisation naturelle ».

1 Les causes et les sources de l'eutrophisation

L'accroissement de la population et de l'agriculture dans le bassin du Victoria, et l'établissement de grandes villes en périphérie du lac, sont à l'origine d'une forte pollution des eaux. En effet, beaucoup d'industries et de municipalités n'ont pas de système de dépollution des eaux usées.

Scheren *et al.* (2000) se sont livrés à un exercice difficile : évaluer la contribution respective de différentes sources de pollution aux apports en nutriments dans le lac. Les incertitudes étant très nombreuses, cet exercice ne peut prétendre en donner une image exacte, mais contribue à la réflexion sur la question. Selon ces auteurs, les apports annuels au lac ont été estimés à 117 000 tonnes/an d'azote et à 14 000 tonnes/an de phosphore avec toutefois des marges d'erreur importantes. D'après leur évaluation, les apports en nutriments au lac proviennent pour l'essentiel (90 %) des dépôts atmosphériques et du lessivage des sols. Les apports domestiques et industriels seraient donc « limités » à respectivement 6 et 9 % du total de l'azote et du phosphore.

Les apports en azote proviendraient surtout des dépôts atmosphériques (72 % contre 36 % pour le phosphore). Par contre, le phosphore provient en majeure partie de l'agriculture (55 % contre 22 % pour l'azote) (figure 1). Mais ces résultats préliminaires nécessiteraient d'être confirmés.

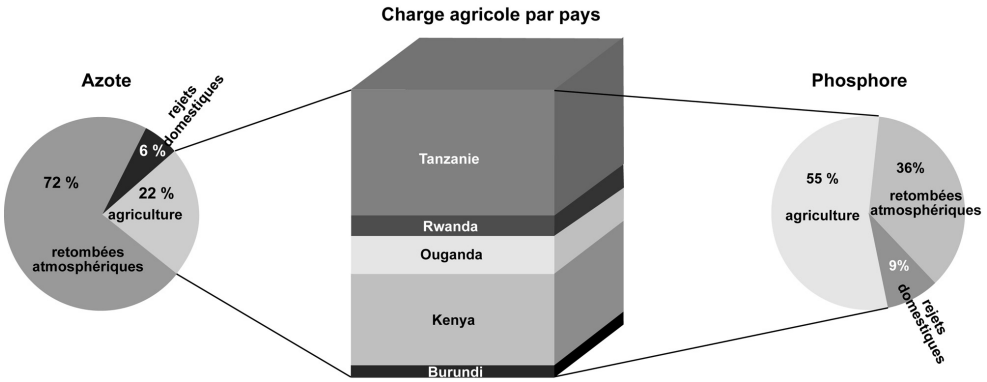


FIGURE 1 – Principales sources d'apport en azote et phosphore dans le lac Victoria et apports dus à l'agriculture par pays du bassin versant (redessiné d'après Scheren *et al.*, 2000). La quantité totale de nutriments qui se déverse dans le lac est estimée respectivement à 120 000 tonne/an et 10 000 t/an pour l'azote et le phosphore. Les valeurs concernant l'azote ne tiennent pas compte de la fixation biologique en azote

Le problème le plus important est la pollution diffuse d'origine agricole (figures 2 et 3). En effet, 90 % de la population riveraine du lac vit d'une activité agricole de subsistance et de l'élevage. Pour s'installer, les villageois coupent la forêt et la brûlent, ce qui accroît d'autant les apports atmosphériques en nutriments. Une autre source d'apports nutritifs est le lessivage des sols agricoles qui entraîne les résidus d'engrais et de pesticides, ainsi que les déchets agricoles et les lisiers produits par les nombreux troupeaux.



FIGURE 2 – Champs de thé dans la région Mityana, Ouganda (© IRD / D. Paugy)



FIGURE 3 – Grains de café avant maturation, région de Mukono, Ouganda (© sarahemcc)

Avec le développement de la population et de l'agriculture, les terres se raréfient et une partie des activités agricoles se déplace sur les zones humides et les zones littorales, accroissant les apports en nutriments et en sédiments du fait d'une érosion plus intense. L'utilisation des zones humides contribue également à réduire leur capacité tampon.

Kayombo & Jorgensen (2005) ont également établi un bilan global de l'azote dans le lac Victoria : l'apport atmosphérique est de 102 000 tonnes/an, l'augmentation dans

les sédiments de 73 400 tonnes/an et les apports diffus de 49 500 tonnes/an. Ces valeurs sont supérieures aux évaluations faites par Scheren *et al.* (*op. cit.*) Mais dans ce bilan la fixation de l'azote et la dénitrification n'ont pas été évaluées et sont donc exclues.

Tamatamah *et al.* (2005) estiment, quant à eux, que 55 % des apports en phosphore dans le lac proviennent de dépôts atmosphériques en raison des pratiques de brûlage de la biomasse et des cendres qui en résultent, avant les plantations de saison humide. Une situation similaire existe aussi dans le lac Malawi (Bootsma *et al.*, 1999) et le dans lac Tanganyika (Langenberg *et al.*, 2003).

On a longtemps émis l'hypothèse que les introductions d'espèces exotiques de poissons dans les années 1959-60 pouvaient être la cause des changements de concentrations de nutriments et donc de la modification de structure des communautés phytoplanctoniques. Cependant, force est de constater que l'augmentation de la concentration du phosphore dans les sédiments n'a pas été accompagnée d'une diminution de sa concentration dans la colonne d'eau. Cela signifie donc que les apports du phosphore dans le lac se sont accrus. Même si on n'a pas véritablement de chiffres concernant les apports des affluents, on sait néanmoins que les concentrations en phosphore réactif soluble sont plus importantes en 1990 qu'en 1960 (tableau 1).

Tableau 1 - Concentrations en nutriments dans les eaux de pluie aux environs du lac Victoria (µmol l-1) (d'après Bootsma & Hecky, 1993)

Années	Azote	Phosphore	Sulfate
1958-1959	64	0,053	19
1991	66	3,4	46

2 Les conséquences sur l'oxygénation des eaux

Il existe une étroite relation entre l'eutrophisation, la stratification thermique d'un lac et l'oxygénation des eaux dans la mesure où, pour les eaux profondes, la décomposition de la matière organique qui s'accumule sur le fond consomme de l'oxygène. Ainsi, dans un lac tropical soumis à fort ensoleillement, où l'action du vent est négligeable, il existe un profil de température dans la colonne d'eau, avec une couche superficielle (épilimnion) dont la température est proche de la température de l'air sur plusieurs mètres d'épaisseur, et une couche plus profonde et plus fraîche (hypolimnion), mais qui peut être pauvre en oxygène si la matière organique est abondante. Entre les deux couches, il existe un fort gradient de température : la thermocline.

Quand les vents soufflent, la colonne d'eau tend à s'homogénéiser du fait de la turbulence, et ce mélange vertical entraîne une remontée d'eaux profondes en surface. Si les eaux sont pauvres en oxygène, les poissons pris dans ces masses d'eau meurent par asphyxie. Ce phénomène bien connu est à l'origine de mortalités de masse observées

dans certains lacs. Dans le cas de milieux peu profonds, comme le lac Tchad, ou dans les zones littorales, ce phénomène de mortalités massives est dû à la remise en suspension du sédiment riche en matière organique sous l'effet de la turbulence après de forts coups de vents. Il se produit alors une forte demande en oxygène dans la colonne d'eau entraînant l'asphyxie des poissons.

Dans le lac Victoria, la distribution de l'oxygène suit un cycle annuel en rapport avec la stratification thermique. Durant les années 1950 et 1960, (et probablement auparavant, mais nous avons peu de données antérieures sur cette question) le lac Victoria était un lac thermiquement stratifié en certaines périodes de l'année seulement. Cette stratification se mettait en place en septembre, et se maintenait en général jusqu'en janvier. Par la suite, durant la saison des pluies, les eaux lacustres se mélangeaient sous l'effet du vent, de telle sorte que la colonne d'eau devenait isotherme entre juillet et août (Talling, 1966). Ainsi, toute l'année, la concentration en oxygène des eaux superficielles restait élevée (95 à 100 % de saturation) et, durant les périodes de mélange, elle était encore de 90 %. Durant la période de stratification, c'est seulement en dessous de 55-60 m que la concentration en oxygène des eaux diminuait, mais les périodes de complète anoxie étaient rares.

Selon quelques mesures réalisées au début des années 1980 dans le Golfe de Mwanza, la situation était encore assez similaire. Mais à la fin des années 1980, la stratification est de plus en plus marquée. Les périodes d'hypoxie sont plus longues, et les situations d'extrême hypoxie (moins de 1 mg O_2/l) plus fréquentes (Wanink *et al.*, 2001). En avril 1988, à la suite d'un violent orage, une remontée soudaine d'eau profonde, entraîna la mort d'une très grande quantité de poissons, asphyxiés par cette eau très pauvre en oxygène. Ce type d'événement était apparemment assez fréquent selon les témoignages.

En 1991, des observations réalisées dans les stations échantillonnées autrefois par Jack Talling, montrent une nette modification des conditions écologiques. La concentration en oxygène dans la couche superficielle (jusqu'à 20 m) est nettement plus élevée que dans les années 1960. En revanche, aux profondeurs supérieures à 40 m, les niveaux d'oxygène ont baissé, et durant la période de stratification, d'octobre à mars, entre 30 et 50 % des fonds du lac sont devenus anoxiques (moins de 1 mg O_2/l) (Hecky *et al.* 1994).

Le lac Victoria dans les années 1990 est donc très différent de ce qu'il était dans les années 1950 et 1960. Le changement s'est manifesté par une réduction du mélange vertical des eaux, et par une stabilité accrue de la stratification. Avec l'accroissement de la production phytoplanctonique, les eaux de surface sont parfois sursaturées en oxygène ; inversement, les phases d'anoxie de l'hypolimnion persistent beaucoup plus longtemps et occupent maintenant des surfaces, et surtout des volumes, plus importantes (Hecky *et al.*, 1994). Cela aurait coïncidé avec une période de vents plus faibles, de la fin des années 1970 au début des années 1980 (Kolding *et al.*, 2008). En 1997-1998, le phénomène El Niño qui a atténué les vents de mousson a entraîné en effet un accroissement de la stratification.

Hecky *et al.*, (2010) suggèrent qu'une telle période de vents faibles et de plus grande stratification aurait pu être une forme de déclencheur physique accélérant la phase de transition du lac. En effet, c'est également au début des années 1980s que l'on a observé des changements importants dans les communautés piscicoles (voir chapitre 9, « Pourquoi y a-t-il eu des introductions d'espèces ? Et pourquoi ont-elles proliféré ? »).

Des observations plus récentes réalisées sur l'ensemble du lac en 2000-2001 et 2005-2008, viennent cependant nuancer ces conclusions car Sitoki *et al.* (2010) observent une réduction de l'étendue des zones anoxiques dans les couches profondes. La concentration moyenne en oxygène dissous, en février-mars 2000-2001, était en effet près de 3 fois inférieure à celle observée dans les couches superficielles, alors qu'à partir de 2006, la concentration en oxygène dissous des couches profondes augmente significativement (tableau 2).

Tableau 2 - Concentrations moyennes en oxygène dissous (en mg/l) à 0-5 m de profondeur et au-dessous de 40 m, dans le lac Victoria. D'après Sitoki *et al.* (2010). Les données 2000-2001 proviennent de LVFRP (Lake Victoria Fisheries Research Project), celles de 2005-2008 de IFMP (Implementation of a Fisheries Management Plan)

	Février-mars		**Août-septembre**	
	0-5 m	**> 40 m**	**0-5 m**	**> 40 m**
2000	7,1	1,8	8,1	6,3
2001	8,1	3,3	7,8	5,2
Moyenne	**7,8**	**2,5**	**7,8**	**5,7**
2006	6,4	6,9	6,6	1,7
2007	7,0	4,1	7,3	7,0
2008	7,6	4,0	7,1	6,8
2009	8,0	6,5	8,1	7,7
Moyenne	**7,2**	**6,1**	**7,2**	**5,8**

L'explication donnée par Sitoki *et al.* (*op. cit.*), serait que l'accroissement de la température de l'eau qui a été de 1°C environ depuis 1927, mais a surtout été marqué au cours de la dernière décade, aurait affaibli les gradients thermiques ainsi que l'intensité de la stratification, de telle sorte qu'il n'y aurait plus de désoxygénation permanente. Cette hypothèse mériterait de plus amples considérations et notamment la confirmation que le phénomène est spatialisé. Ils ajoutent cependant qu'il y a eu aussi un accroissement de la vitesse des vents sur le lac, ce qui a pu contribuer à améliorer la circulation verticale (Stager *et al.*, 2009).

Dans certains cas, la diminution de teneur en oxygène de l'eau peut constituer un facteur limitant pour certaines espèces sténotopes [2] dont l'habitat se limite aux zones profondes (voir chapitre 13, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils diminué ? »).

3 Les conséquences sur la transparence des eaux

La transparence des eaux dépend de divers facteurs dont la densité du plancton et celle des particules sédimentaires. La densité du phytoplancton est souvent liée au degré de trophie [3] du lac. Ainsi dans les lacs eutrophes, la transparence est faible en général en raison de l'abondance du phytoplancton.

Graham (1929) a été le premier à effectuer des mesures de transparence de l'eau au disque de Secchi [4]. Il a mesuré une transparence de l'eau de 7,5 m en moyenne dans les eaux libres, et de 2,2 m seulement près des côtes. La transparence est donc fonction de la profondeur dans les lacs peu profonds ou de la zone de rivage puisque près des côtes, la turbulence des eaux peut remettre le sédiment en suspension et provoquer une diminution de la transparence.

Ensuite, on ne possède pas d'autres mesures avant 1972. La forte diminution de la transparence observée dans les années 1980 (2 mètres au large et 1 mètre près des côtes, en moyenne) a été attribuée à l'eutrophisation *via* le développement du phytoplancton, et l'existence de blooms algaux. La transparence est restée faible jusqu'en 1995 environ, mais depuis il semble y avoir une amélioration dans les eaux libres, où la visibilité au disque de Secchi atteint 3,5-4,0 m. Ceci coïncide avec la réduction de la concentration en chlorophylle-a dans les eaux libres et une possible amélioration de la qualité des eaux. En revanche, la visibilité des eaux côtières reste faible (1,5 à 2,0 m) (Sitoki *et al.*, 2010). On notera que certaines valeurs observées dans les années 2000, ne sont pas très éloignées de celles de 1927.

À titre comparatif, dans le lac Tchad, au début des années 1970, la transparence mesurée au disque de Secchi variait en moyenne entre 0,10 et 0,50 mètre, valeurs largement plus faibles que celles observées dans le Victoria ! Dans le cas du Tchad, ce sont les particules minérales en suspension, et non l'eutrophisation, qui jouent un rôle prépondérant dans la transparence de l'eau (Lemoalle, 1973).

Comme nous le verrons, la diminution de transparence de l'eau peut constituer un facteur limitant pour certaines espèces chez lesquelles la reconnaissance de sexes se fait visuellement (voir chapitre 10, « Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »).

2. Désigne une espèce ou une entité taxinomique qui ne peut se développer que dans une gamme très restreinte de type d'habitat. Ici des espèces qui sont inféodées à une gamme de profondeur particulière. On dit également sténotopique.

3. La trophie définit l'état d'évolution d'une masse d'eau en fonction de sa concentration en matières nutritives. Un écosystème très pauvre est dit oligotrophe, un intermédiaire est dit mésotrophe et enfin un milieu très riche est dit eutrophe. Le stade ultime, hypereutrophe se traduit par la mort des macro-organismes qui y vivent.

4. Un disque Secchi est un dispositif permettant de mesurer la transparence d'une étendue d'eau. Il consiste en un disque d'une vingtaine de centimètres, noir et blanc (chaque quart alternativement). Le disque, lesté, est fixé au bout d'une corde. On le laisse descendre jusqu'à disparition, puis on note la longueur de la corde déroulée.

4 Les peuplements phytoplanctoniques : des diatomées aux cyanobactéries

Dans la plupart des lacs tempérés, le phosphore est considéré comme le facteur limitant de la production primaire. Jack Talling a suggéré, quant à lui, que l'azote constituait l'élément limitant dans le lac Victoria. Il basait son argumentation sur la très faible concentration des eaux en nitrates, alors que le phosphore était en quantités mesurables. De fait, le rapport nitrate sur phosphate est relativement bas, ce qui favorise les cyanobactéries filamenteuses.

Talling (1965) a réalisé une étude assez complète du phytoplancton entre 1950 et 1960. Ses travaux mettent en évidence une succession saisonnière des peuplements phytoplanctoniques, composés essentiellement de diatomées (*Melosira* maintenant appelée *Aulacoseira*, *Stephanodiscus* et *Nitzchia*), de petites cyanobactéries (*Anabaena*) et d'algues vertes. La biomasse reste alors relativement stable toute l'année, et les concentrations en chlorophylle de l'épilimnion varient entre 1,2 et 5,5 mg/m^3. En 1974, les *Aulacoseira* dominaient encore les peuplements dans le golfe de Mwanza.

Par la suite, on observe d'importantes modifications des peuplements algaux dans les années 1980. Le système est alors dominé par des cyanobactéries fixant l'azote telles que *Cylindrospermopsis*, *Planktolyngbya* et *Anabaena*, ainsi que par des diatomées faiblement siliceuses telles que *Nitzschia* (Ochumba & Kibaara 1989 ; Lehman & Branstrator 1993 ; Kling *et al.* 2001).

En réalité, les communautés phytoplanctoniques ont commencé à changer dès les années 1920, comme l'ont montré des analyses de carottes sédimentaires (voir également le § 6, « Les données paléosédimentaires »). Les nouvelles associations de diatomées se sont établies dans les années 1970. La dominance actuelle des *Nitzschia* sur les *Aulacoseira* coïncide avec la forte diminution de la teneur en silice soluble réactive qui est, dans les années 1990, presque 10 fois plus faible que dans les années 1960 (tableau 3).

Tableau 3 - Comparaison historique entre les teneurs en nutriments et la production primaire du lac Victoria (source : Hecky *et al.*, 2010)

	1960-61		**1990**	
	Côte	**Large**	**Côte**	**Large**
Phosphore total (µmoles/l)	1,2	1,1	2,8	3,0
Silice (µM)	74	66	10	25
Chlorophylle-*a* (µg/l)	13	3	71	13,5
Productivité primaire (mg $O_2/m^2/h$)	11	7,4	22	14

Il est probable que la diminution de la silice soluble a joué un rôle dans la disparition des grandes diatomées. Ce déclin a également laissé des traces dans le sédiment où l'on observe un accroissement de la sédimentation de la silice biogénique. Ces changements coïncident également avec les hauts niveaux du lac.

Il est d'ailleurs fréquent de constater que l'eutrophisation des lacs est presque toujours accompagnée d'une diminution de la teneur en silice. Quoi qu'il en soit, la productivité primaire a sensiblement augmenté puisqu'elle est passée, en moyenne, de 7,4 en 1960 à 14 en 1990 (en g O_2/m^2/heure), soit presque le double (Bootsma. & Hecky, 1993 ; Hecky *et al.*, 2010).

Des analyses détaillées des diatomées fossiles dans des carottages couvrant 10 000 ans de sédimentation, ont mis en évidence que les changements observés de nos jours dans la composition algale, se sont déjà produits épisodiquement dans le passé. La dominance, à certaines périodes, de diatomées fortement siliceuses est considérée comme caractéristique de lacs ayant une période bien marquée de mélange des eaux (Stager *et al.*, 1997). Ce qui semblerait indiquer une possible alternance dans le passé de cycles de vents forts et de mélange des eaux, et des périodes de relative stabilité. Néanmoins, les observations paléo-limnologiques montrent que les espèces algales sont restées sensiblement les mêmes depuis 12 400 ans, les changements observés ayant débuté il y a 80 ans seulement (Stager & Johnson 2000).

On a parfois suggéré que l'eutrophisation d'un lac pouvait être bénéfique pour les espèces de poissons capables de digérer les cyanobactéries (algues bleues), comme certains tilapias. Toutefois, ces algues bleues sont peu énergisantes, notamment pour le zooplancton échelon intermédiaire entre le phytoplancton et de nombreuses espèces de poissons. Pour certains (Jonna & Lehman, 2002), l'appauvrissement du nombre d'espèces de poissons phytoplanctonophages a favorisé le développement du phytoplancton et, en conséquence, celui de certaines populations de zooplancton herbivores, comme les Cladocères. Néanmoins, 85 % du zooplancton est constitué de Copépodes. Si comme cela semble s'avérer, les densités de zooplancton ont tendance à croître, il pourrait y avoir une influence positive sur l'extension des espèces de poissons zooplanctonophages. Mais tout ceci reste du domaine des hypothèses !

5 La production primaire : retour vers la normale ?

Les changements dans les communautés algales se sont d'abord accompagnés de taux plus élevés de photosynthèse et de fixation de l'azote. En effet, on a observé un doublement de la productivité du phytoplancton pélagique, et un accroissement de la biomasse de l'ordre de 4 à 5, lors du passage aux cyanobactéries fixatrices d'azote, accompagné d'une sursaturation en oxygène (Hecky 1993 ; Lung'Ayia *et al.* 2001).

Dans les années 1960, la concentration en chlorophylle, était de 3,0 à 4,6 µg/l au large ou dans les eaux côtières. Après les années 1980, les concentrations ont fortement augmenté, pour atteindre, à la fin des années 1990, des valeurs de 40 à 60 µg/l respectivement au large et dans les eaux côtières, avec des records pouvant approcher 650 µg/l. dans les baies fermées.

Lors des mesures réalisées dans les années 2000, les concentrations en chlorophylle-a des eaux de surface étaient du même ordre de grandeur en 2000-2001 et en 2005-2008 : 9,7 et 10,6 µg/l en moyenne respectivement. Cependant ces concentrations étaient plus élevées à proximité des côtes (11,9 et 15,3 µg/l respectivement en 2000-2001 et 2005-2008) qu'au large (7,5 et 5,8 µg/l respectivement) (Sitoki *et al.*, 2010). Les concentrations en chlorophylle-a ont donc sérieusement baissé, et sont désormais du niveau de celles observées dans les années 1960, notamment au large.

6 Les données paléosédimentaires

Les modifications observées durant les dernières décades, ont été confirmées par des données paléolimnologiques provenant de carottes sédimentaires prélevées en différents endroits du lac dans les années 1990. Leur analyse met en évidence que les modifications observées depuis les années 1960, ont débuté en réalité bien plus tôt : la communauté planctonique était déjà en cours de changement lorsque Jack Talling réalisa ses observations dans les années 1960. Dès les années 1920, on note en effet une augmentation des taux de sédimentation de l'azote et du carbone. La sédimentation du phosphore reste stationnaire dans la première moitié du XX^{e} siècle puis augmente à partir des années 1950 et s'accélère dans les années 1990. Dans les années 1960, les dépôts de silice biogénique commencent également à augmenter, et au cours des années 1970, il y a un accroissement important des dépôts de silice et du carbone issu de la production primaire. Ces observations sont à rapprocher de la diminution de la concentration en silice dissoute dans les eaux de surface à la même époque, et des changements dans la composition du phytoplancton.

Entre les années 1960 et 1980, le sédiment lacustre enregistre, en continu, un apport croissant en phosphore, des changements dans la communauté des diatomées, un accroissement de la productivité primaire, ainsi qu'une réduction de la teneur en oxygène dans l'hypolimnion [5]. La chronostratigraphie [6] met donc en évidence que les changements majeurs, en ce qui concerne les conditions trophiques du lac, étaient déjà survenus avant que l'on n'observe une modification des communautés piscicoles. Néanmoins, l'accroissement de la productivité primaire a probablement contribué à stimuler la production halieutique comme en témoigne l'accroissement des captures à partir des années 1980.

Les carottes sédimentaires confirment aussi les changements observés dans les peuplements d'invertébrés benthiques. Le rapport entre l'abondance des chironomides *Procladius brevipetiolatus* et *Chironomus imicola*, qui ne supportent pas l'anoxie, et les chironomides qui la tolèrent, évolue rapidement vers les espèces tolérantes à partir des années 1960s (Hecky 1993 ; Hecky *et al.*, 2010 ; Vershuren *et al.* 2002).

5. L'hypolimnion est la couche d'eau la plus profonde d'un lac.

6. La chronostratigraphie est une branche de la stratigraphie (étude de la succession des différentes couches géologiques), dont l'objet est l'étude de l'âge des couches de sol en relation avec le temps.

7 Conséquences de l'eutrophisation sur les espèces

L'eutrophisation, et ses conséquences en matière d'oxygénation des eaux et de production végétale, ont eu également des répercussions sur la biologie d'un certain nombre d'espèces qui ont joué un rôle clé dans l'évolution du système écologique.

7.1 Conséquences de l'eutrophisation sur les haplochromines

Ce groupe de poissons fait l'objet d'un long développement dans le chapitre 10 (« Pourquoi les haplochromines endémiques ont-ils décliné ? »). Nous nous contentons donc de rappeler que l'eutrophisation du lac a joué un rôle sur la dynamique des *Haplochromis via* la diminution de la transparence des eaux du lac et l'augmentation de la zone anoxique ou pauvre en oxygène.

7.2 Conséquences de l'eutrophisation sur les *dagaa*[7]

Plusieurs auteurs attribuent la recrudescence des populations de *Rastrineobola argentea* (le *dagaa*) à la diminution des populations d'haplochromines en faisant état d'une corrélation négative dans l'abondance de ces deux taxons. Ils arguent du fait que les *dagaa* se sont multipliés depuis la disparition des *Haplochromis*, en raison d'une moindre concurrence alimentaire. Cette argumentation est un peu simpliste, et probablement partielle, car l'abondance des sardines est surtout en étroite relation avec l'eutrophisation du lac et l'accroissement de la biomasse phytoplanctonique qui supporte une importante production de zooplancton, base de la nourriture des *dagaa*. Comme ces petits cyprinidés sont pélagiques, la désoxygénation des couches intermédiaires et profondes ne les touche pas, contrairement à un certain nombre de petits cichlidés. Tout est donc réuni pour que les populations de *Rastrineobola* se développent. On notera que parmi les espèces d'haplochromines qui ont réapparu ces dernières années, la plupart sont zooplanctophages. La forte biomasse de sardine n'est donc pas uniquement due à la réduction de la concurrence avec les cichlidés zooplanctophages et c'est l'accroissement de la production primaire qui en est probablement à l'origine.

Le *dagaa* doit aussi son essor à sa flexibilité alimentaire. Bien que principalement zooplanctonophage il est, en effet, capable d'utiliser d'autres sources de nourriture, et de devenir beaucoup plus généraliste en se nourrissant de proies devenues plus abondantes en raison de la diminution de prédation par les haplochromines (Wanink, 1998). Ainsi, à partir des années 1980, *R. argentea* a élargi son régime alimentaire en consommant, en plus du zooplancton habituel, des crevettes (*Caridina nilotica*) et des larves de macro-invertébrés (chironomidés, chaoboridés...), proies énergiquement plus riches que le zooplancton (Wanink *et al.*, 2001). Depuis qu'elle occupe cette nouvelle niche alimentaire, on a pu constater que l'espèce a changé de morphologie. Ainsi, en moyenne, elle possède moins d'arcs branchiaux mais, à l'inverse, chacun d'eux possède plus de branchiospines et de filaments branchiaux qui permettent à

7. La sardine du lac (*Rastrineobola argentea*) est un petit cyprinidé dont le nom local varie selon les pays : *nsalali* (Tanzanie), *mukene* (Ouganda) et *omena* (Kenya). Le nom de *dagaa*, le plus généralisé dorénavant, est devenu populaire au début des années 1970, lorsque la pêche au lamparo a été introduite. Ce nom provient en fait de *ndagala* utilisé par les pêcheurs tanzaniens du lac Tanganyika pour désigner les clupéidés de ce lac qu'ils capturaient en les attirant également grâce à une source lumineuse (Wanink, 1998). Nous avons adopté ici le nom local dorénavant le plus employé.

l'espèce d'extraire plus facilement l'oxygène de l'eau. Cette faculté lui permet de mieux s'adapter aux nouvelles conditions lacustres. D'un autre côté, le plus faible nombre d'arcs branchiaux lui permet de filtrer des proies de taille plus importante comme les crevettes et les macro-invertébrés (Wanink & Witte, 2000).

7.3 Conséquences de l'eutrophisation sur les *Lates*

La croissance rapide et importante des populations de *Lates* dans les années 1980 reste en partie une énigme. Dans les autres régions d'Afrique où l'espèce est connue, il n'a jamais été observé un tel phénomène. Cette explosion démographique est-elle liée au processus d'eutrophisation ? C'est probable, mais on doit néanmoins rappeler que dans le lac Tchad qui était un lac eutrophe dans les années 1960, le *Lates* n'a pas manifesté de telles dispositions. Il en est de même dans le lac Albert lui aussi en voie d'eutrophisation ! Il doit donc y avoir eu une conjonction particulière de facteurs qui ont permis cette explosion démographique de la perche du Nil. On admet généralement que la capacité d'invasion d'une espèce est favorisée dans les milieux perturbés par les interventions humaines. Ce schéma correspond bien à ce que l'on observe dans cet écosystème très anthropisé.

Pour se développer, il faut en effet qu'une espèce trouve de quoi s'alimenter, puis qu'elle ait la possibilité de se reproduire et enfin que les jeunes survivent en nombre suffisant pour que la population se développe. Après les introductions, il a fallu attendre une bonne vingtaine d'années avant de constater le boom de la perche du Nil. Dans les années 1960, les cichlidés endémiques étaient très nombreux, et la nourriture n'était donc pas un facteur limitant pour le développement des *Lates*. On peut penser également que lorsqu'ils étaient nombreux, certains cichlidés carnassiers pouvaient s'alimenter d'œufs et de larves de perche du Nil, tandis que d'autres concurrençaient les juvéniles de *Lates* en se nourrissant de plancton, de larves d'insectes ou de crevettes.

Un scénario possible est que l'eutrophisation et la pêche ont fragilisé les populations de cichlidés pélagiques augmentant les chances de survie des œufs et des larves de *Lates* : diminution de la compétition alimentaire et moindre prédation sur les œufs et les juvéniles. C'est dans ce contexte que certains se sont posés la question : « Large Nile perch as a pioneer for juvenile Nile perch [8] ? » car les adultes favoriseraient leurs juvéniles en éliminant les compétiteurs potentiels de ces derniers.

On peut également penser que l'accroissement considérable de la biomasse de crevettes dans les années 1980 a fourni une manne abondante aux jeunes *Lates* qui s'en nourrissant. Quant aux *Lates* adultes, ils trouvent encore une abondante source de nourriture avec les crevettes adultes, les espèces de poissons qui subsistent et surtout en dévorant leurs propres juvéniles (Witte *et al.*, 2013). Le cannibalisme est en effet largement pratiqué chez les poissons carnivores et ne constitue pas une spécificité des *Lates*.

8. « La perche du Nil adulte est-elle pionnière pour ses juvéniles ? » (Dans le sens : les adultes favorisent-ils les juvéniles ? [Goudswaard *et al.*, 2008].)

7.4 Conséquences de l'eutrophisation sur les crevettes

La biomasse de crevettes (*Caridina nilotica*), initialement peu importante dans le lac, s'est accrue rapidement au point que ces crustacés sont désormais devenus un élément important dans les pêcheries engendrant une nouvelle économie. Pour expliquer cette explosion, le scénario actuel le plus vraisemblable ayant abouti à ce changement peut se résumer comme suit (Goudswaard *et al.*, 2006) :

- Avant l'introduction des *Lates* et le déclin des *Haplochromis*, certaines de ces espèces, principalement zooplanctonophages et détritivores, se nourrissaient de crevettes. Cette prédation qui concernait principalement les stades jeunes a pu constituer un facteur limitant l'abondance de *Caridina*.
- L'invasion de perches du Nil adultes et subadultes, au début des années 1980 entraîne une réduction des populations d'haplochromines.
- Il s'ensuit un relâchement de la prédation sur les crevettes juvéniles, provoquant un meilleur recrutement du crustacé et une augmentation du stock de *C. nilotica*.
- Simultanément, le lac entre dans une phase d'eutrophisation prononcée, avec un accroissement de la production de phytoplancton, qui n'est qu'en partie consommé. Le plancton non consommé, une fois mort, tombe sur le fond et devient alors une abondante source de nourriture pour les détritivores comme les crevettes, ce qui favorise également leur recrutement.
- À leur tour, les crevettes juvéniles deviennent une importante source de nourriture pour les jeunes perches du Nil, tandis que les *Caridina* adultes remplacent, en partie, les haplochromines dans le régime alimentaire des *Lates* adultes.

Comme pour les *dagaa*, l'abondance des crevettes est sous la double dépendance de la prédation, et de la production planctonique qui devient, sous forme détritique, la source alimentaire essentielle de ces crustacés. Les *Caridina* sont ainsi devenues l'espèce clé nécessaire au développement du *Lates*.

7.5 Conséquences de l'eutrophisation sur la jacinthe d'eau

Entre 1989 et 1997, la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*), originaire d'Amérique du Sud, s'est considérablement développée dans le lac. Son essor a probablement été favorisé par l'enrichissement du milieu en azote et phosphore. À son paroxysme, au milieu des années 1990, son expansion a été telle que la jacinthe est devenue un obstacle à la navigation et aux activités de pêche (figure 4).

On sait également que cette plante qui forme d'épais tapis flottants, empêche la pénétration de la lumière dans les plans d'eau. En outre, elle produit une grande quantité de biomasse végétale dont la décomposition consomme beaucoup d'oxygène. Globalement, la jacinthe participe donc à la réduction de la teneur en oxygène des eaux, réduisant ainsi les habitats disponibles pour les haplochromines. En revanche, elle semble fournir un habitat adéquat pour les dipneustes et les poissons-chats et certains auteurs ont estimé que la prolifération de la jacinthe d'eau avait permis un retour modeste de ces taxons (Goudswaard *et al.*, 2002).



FIGURE 4 – Il arrive parfois que la densité de jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) est telle que toutes les activités de pêche ou de navigation sont impossible (© IRD / C. Lévêque)

Après 1998, sous les effets conjugués de la lutte mécanique au succès contesté, de la lutte biologique (utilisation de coléoptères) et des variations du niveau de l'eau, l'extension de la jacinthe a été partiellement maîtrisée. En 2012 néanmoins, quelques pêcheurs aient constaté une recrudescence partielle de cette peste...

8 Conclusions

Beaucoup de travaux concluent que l'eutrophisation est la cause principale des changements observés dans le fonctionnement du système lacustre (cycles biogéochimiques, production planctonique) et la productivité halieutique (Hecky *et al.*, 2010). D'autres auteurs estiment cependant que les modifications des peuplements planctoniques peuvent également résulter de modifications dans les chaînes trophiques consécutives à l'introduction du *Lates*. Selon l'hypothèse des cascades trophiques, qui n'explique pas tout, la disparition des haplochromines herbivores dévorés par les *Lates*, a pu avoir comme effet de relâcher la prédation sur le phytoplancton et de permettre ainsi sa prolifération.

Malgré cela, comme on le verra dans le chapitre 16 (« Quelles perspectives pour l'anthroposystème Victoria ? »), la situation du lac Victoria semble s'être améliorée dans plusieurs domaines par rapport aux années 1980 : la stratification est moins accentuée et les eaux mieux oxygénées (Sitoki *et al.*, 2010), la désoxygénation n'est plus permanente, les eaux superficielles ne sont plus sursaturées en oxygène et les concentrations en chlorophylle-*a* se situent actuellement dans la moyenne des lacs tropicaux (Huszar *et al.* 2006). Enfin, la transparence s'améliore.

Comment ces améliorations (relatives) des conditions écologiques peuvent elles s'expliquer, étant donné que les concentrations en éléments nutritifs n'ont pas diminué ? Difficile de répondre à cette question. On voit poindre une nouvelle fois l'explication *top-down* : la pêche intensive des perches du Nil aurait permis aux autres espèces de se reconstituer partiellement (Balirwa *et al.*, 2003) et par voie de conséquence au système de retrouver partiellement ses conditions antérieures. Mais tout cela reste spéculatif.

Références

Balirwa J.S., Chapman C.A., Chapman L.J., Cowx I.G., Geheb K., Kaufman L., Lowe-MCConnell R.H., Seehausen O., Wanink J.H., Welcomme R.L.& Witte F., 2003. Biodiversity and fishery sustainability in the Lake Victoria basin : an unexpected marriage ? *BioScience*, 53,8 : 703-715.

Bootsma H.A. & Hecky R.E., 1993. Conservation of the African Great Lakes : a limnological perspective. *Conservation Biology*, 7, 3 : 644-656.

Bootsma H.A., Mwita J., Mwichande B., Hecky R.E., Kihedu J. & Mwambungu J., 1999. The atmospheric deposition of nutrients on Lake Malawi / Nyasa : 85-111. *In* Bootsma H.A. & Hecky R.E. (eds), *Water quality report*. Lake Malawi / Nyasa Biodiversity Project.

Goudswaard K.P.C., Witte F. & Chapman L.J., 2002. Decline of the African lungfish (*Protopterus aethiopicus*) in Lake Victoria (East Africa). *African Journal of Ecology*, 40 : 42-52.

Goudswaard K.P.C., Witte F. & Wanink J.H., 2006. The shrimp *Caridina nilotica* in Lake Victoria (East Africa), before and after the Nile perch increase. *Hydrobiologia*, 563 : 31-44.

Graham M., 1929. *The Victoria Nyanza and its fisheries. A report on the fishing survey of Lake Victoria 1927-1928, and its appendices*. Crown Agents for the Colonies, London, 255 p.

Hecky R.E., 1993. The eutrophication of Lake Victoria. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie*, 25 : 39-48.

Hecky R.E., Bugenyi F.W.B., Ochumba P., Talling J.F., Mugidde R., Gophen M. & Kaufman L., 1994. Desoxygenation of the deep water of Lake Victoria, East Africa. *Limnology and Oceanography*, 39, 6 : 1476-1481.

Hecky R.E., Mugidde R., Ramlal P.S., Talbot M.R. & Kling G.W., 2010. Multiple stressors cause rapid ecosystem change in Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 55, Suppl. 1 : 19-42.

Huszar V.L.M., Caraco N.F., Roland F. & Cole J., 2006. Nutrient-chlorophyll relationships in tropical-subtropical lakes : Do temperate models fit ? *Biogeochemistry* 79, 1-2 : 239- 250.

Jonna R. & Lehman J.T., 2002. Invasion of Lake Victoria by the large bodied herbivorous cladoceran *Daphnia magma* : 321-333. *In* Odada E.O. & Olago D.O. (eds), *The East African African Great Lakes : Limnology, Palaeolimnology and Biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 586 p.

Kayombo S. & Jorgensen S.E., 2005. Lake Victoria : experience and lessons learned brief. ILEC, Lake Basin Management Initiative : 431-446. http ://iwlearn.net/iw-projects/1665/experience-notes-and-lessons-learned/lakevictoria_2005.pdf/view.

Kling H.J., Mugidde R. & Hecky R.E., 2001. Recent changes in the phytoplankton community of lake Victoria in response to eutrophication : 47-65. *In* Munawar M. & Hecky R.E. (eds), *The great lakes of the world (GLOW) : food-web, health and integrity*. Backhuys, Leiden, The Netherlands, 471 p.

Kolding J., van Zwieten P., Mkumbo O., Silsbe G. & Hecky R.E., 2008. Are the Lake Victoria fisheries threatened by exploitation or Eutrophication ? Towards an ecosystem-based approach to management : 309-355. *In* Bianchi G. & Skjoldal H.R. (eds), *The ecosystem approach to fisheries*. Cabi, Wallingford, U.K., 384 p.

Langenberg V.T., Nyamushahu, Roijackers R. & Koelmans A.A., 2003. External nutrient sources for Lake Tanganyika. *Journal of Great Lakes Research*, 29, Suppl. 2 : 169-180.

Lehman J.T. & Branstrator, 1993. Effects of nutrients and grazing on the phytoplankton of lake Victoria. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie*, 25 : 850-855.

Lemoalle J., 1973. L'énergie lumineuse et l'activité photosynthétique du phytoplancton dans le lac Tchad. *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie*, 7, 2 : 95-116.

Lung'Ayia H.B.O., M'Harzi A., Tackx M., Gichuki J. & Symoens J.-J., 2000. Phytoplankton community structure and environment in the Kenyan waters of Lake Victoria. *Freshwater Biology*, 43 : 529-543.

Ochumba P.B.O. & Kibaara D.I., 1989. Observations on blue-green algal blooms in the open waters of Lake Victoria, Kenya. *African Journal of Ecology*, 27,1 : 23-34.

Scheren P.A.G.M., Zanting H.A. & Lemmens A.M.C., 2000. Estimation of water pollution sources in Lake Victoria, East Africa : Application and elaboration of the rapid assessment methodology. *Journal of Environmental Management*, 58 : 235-248.

Sitoki L., Gichuki J., Ezekiel C., Wanda F., Mkumbo O.C. & Marshal B.E., 2010. The environment of Lake Victoria (East Africa) : current status and historical changes. *International Review of Hydrobiology*, 95, 3 : 209-223.

Stager J.C., Cumming B.F. & Meeker L., 1997. A high-resolution 11,400-yr diatom record from Lake Victoria, East Africa. *Quaternary Research*, 47, 1 : 81-89.

Stager J.C. & Johnson T.C., 2000. A 12,400 ^{14}C yr offshore diatom record from east central Lake Victoria, East Africa. *Journal of Paleolimnology*, 23 : 373-383.

Stager J.C., Hecky R. E., Grzesik D., Cumming B.F. & Kling H., 2009. Diatom evidence for the timing and causes of eutrophication in Lake Victoria, East Africa. *Hydrobiologia* 636 : 463-478.

Talling J.F., 1965. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 50, 1 : 1-32.

Talling J.F., 1966. The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Internationale Revue der Gesamten HydroBiologie und Hydrogeographie*, 51, 4 : 545-621.

Tamatamah R.A., Hecky R.E. & Duthie H.C., 2005. The atmospheric deposition of phosphorus in Lake Victoria (East Africa). *Biogeochemistry*, 73 : 325-344.

Wanink J.H., 1998. *The pelagic cyprinid* Rastrineobola argentea *as a crucial link in the disrupted ecosystem of Lake Victoria. Dwarfs and giants – African adventures*. Ph.D. thesis, University of Leiden, The Netherlands, 288 p.

Wanink J.H. & Witte F., 2000. Rapid morphological changes following niche shift in the zooplanktivorous cyprinid *Rastrineobola argentea* from Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 50, 3 : 365-372.

Wanink J.H., Kashindye J.J., Goudswaard K.P.C. & Witte F., 2001. Dwelling at the oxycline : does increased stratification provide a predation refugium for the Lake Victoria sardine *Rastrineobola argentea* ? *Freshwater Biology*, 46 : 75-85.

Witte, F., Kishe-Machumu M.A., Mkumbo O.C., Wanink J.H., Goudswaard K.P.C., Van Rijssel J.C. & van Oijen M.J.P., 2013. The fish fauna of Lake Victoria during a century of human induced perturbations : 49-66. *In* Snoeks J. & Getahun A. (eds), *Proceedings of the fourth international conference on African fish and fisheries. Addis Ababa, Ethiopia, 22-26 September 2008*. Zoological Documentation Online Series, Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium, 76 p. http ://www.africamuseum.be/museum/research/publications/rmca/online/conference2008-addisababa_africanfish.pdf.