

TROISIEME PARTIE

**INFLUENCE DES CONDITIONS ECOLOGIQUES
SUR LA MORPHOLOGIE DU
ROTIFERE BRACHIONUS FALCATUS ZACHARIAS**

I. INTRODUCTION

On sait que dans des lacs ou des étangs tempérés, lorsqu'on étudie une série d'échantillons de plancton prélevés successivement dans un même milieu, on observe des changements saisonniers de la morphologie de nombreuses espèces. D'une façon générale, ces modifications se traduisent par un allongement suivi d'un raccourcissement de certains organes ou de certaines régions du corps : c'est notamment le cas pour la première antenne et le dos des *Bosmina* (Cladocères), la capsule céphalique et la spina des *Daphnia* (Cladocères), les épines de la lorica de nombreux *Brachionus* et *Keratella* (Rotifères), celles du test de Pérédiniens appartenant au genre *Ceratium*, etc...

On a longtemps affirmé que ces variations saisonnières ne se manifestaient que dans les lacs des basses altitudes de la zone tempérée et ne pouvaient apparaître dans les milieux stagnants arctiques ou alpins, en raison de l'amplitude trop faible du cycle thermique annuel. Pour les mêmes raisons, cette déduction semblerait devoir être appliquée aux espèces des lacs tropicaux et équatoriaux.

WAGLER (1936) fait cependant état de variations saisonnières chez plusieurs *Daphnia* sud-africaines. Confirmant une observation inédite de DAMAS sur certains Cladocères des grands lacs congolais, nous avons constaté également d'importantes variations de formes chez différents Rotifères des lacs artificiels katangais (fig. 32).

D'autre part, AMREN (1964 a, b) a mis en évidence une variation morphologique temporelle chez plusieurs Rotifères d'étangs du Spitzberg.

L'opinion ancienne, reprise encore dans un traité récent de WELCH (1952) ne paraît plus soutenable.

Malgré l'universalité du phénomène, nos connaissances actuelles sur les causes et la signification adaptative de ces variations ne reposent, une fois de plus, que sur l'observation et l'étude expérimentale d'espèces planctoniques des eaux tempérées.

L'opinion suivant laquelle les variations morphologiques seraient liées au rythme alternant de la reproduction parthénogénétique et sexuée a suscité de longues polémiques entre partisans d'un « rythme interne de variation » prédéterminé génétiquement et ceux qui voyaient en ces modifications de la forme un simple fait phénotypique.

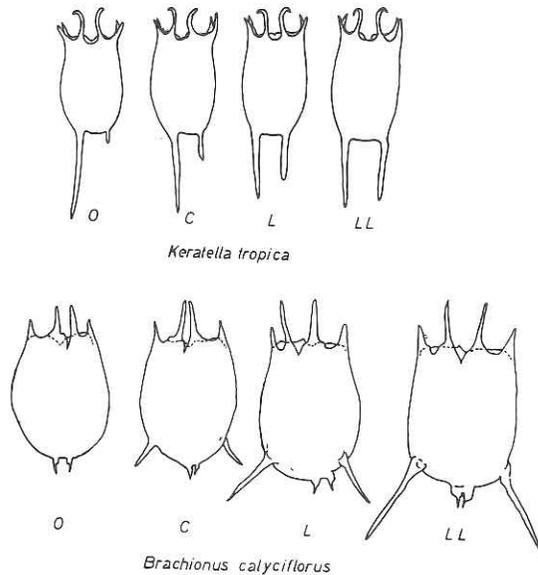


Fig. 32. — Différences d'aspects de deux Rotifères de l'héloplancton de la retenue de la Lufira.

Il est fermement établi, aujourd'hui, que ces deux phénomènes sont indépendants et que les changements d'aspect représentent une réaction de l'espèce — ou d'unités infrasécifiques — aux modifications des conditions de l'environnement qui fluctuent périodiquement dans les milieux naturels. Parmi les facteurs écologiques étudiés expérimentalement, la température et la nutrition exercent une action indiscutable ⁽¹⁾. Toutefois, malgré les progrès réalisés dans la rigueur et la précision des méthodes et des techniques, il n'est pas encore possible, croyons-nous, de hiérarchiser l'importance relative des différentes conditions du milieu. En effet, au moins pour certaines espèces, on peut penser que cette variation est déclenchée par des facteurs de nature absolument différente. Ainsi, de BEAUCHAMP (1952 a, b) a mis en évidence l'action morphogène d'une substance libérée dans le milieu d'élevage par des Rotifères du genre *Asplanchna* sur un autre Rotifère du genre *Brachionus*. Cette découverte fort inattendue a cependant été confirmée indépendamment par POURRIOT

⁽¹⁾ Nous nous référons notamment aux travaux de RUTTNER-KOLISKO (1949), BUCHNER, MULZER et RAUH (1956) pour les Rotifères ; BROOKS (1946, 1957), LIEDER (1951) et JACOBS (1961) pour les Cladocères.

(1964) et GILBERT (1966). On peut donc penser que l'induction de la variation morphologique ne se réduit pas nécessairement à un dénominateur commun.

Après un exposé des méthodes employées pour prélever les échantillons et mesurer les spécimens, nous déterminerons d'abord les limites de la variabilité des caractères étudiés au sein d'une seule et même population.

Ayant défini les critères permettant de distinguer les individus arrivés au stade final de leur développement des individus juvéniles ou immatures, nous étudierons les caractères de différentes populations de *Brachionus falcatus*, populations recueillies pendant 21 mois consécutifs dans l'exutoire et dans la région du Shangalele de la retenue de la Lufira. Cette comparaison nous permettra de mettre en évidence l'existence d'une variation morphologique chez cette espèce sténotherme chaude.

Dans un dernier chapitre, nous chercherons à expliquer cette variation en fonction des modifications survenues dans le milieu pendant la durée des observations.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Matériel

L'examen répété des échantillons de plancton prélevés dans les différents lacs artificiels montre rapidement l'existence d'une variation morphologique temporelle chez plusieurs Rotifères Brachionidae, notamment *Brachionus caudatus* BARROIS et DADAY, *Br. calyciflorus* PALLAS, *Br. falcatus* ZACHARIAS et *Keratella tropica* APSTEIN. Les exigences des méthodes biométriques et plus encore la nécessité d'étudier un grand nombre de populations échelonnées sur une période aussi longue que possible, nous ont amené à effectuer un choix parmi ces quatre espèces. Celui-ci s'est porté sur le *Brachionus falcatus* pour les raisons suivantes :

1. — *Br. falcatus* est une espèce typique des planctons tropicaux (AHLSTROM, 1940 ; de BEAUCHAMP, 1947) ;
2. — il est facilement identifiable au sein du genre, ce qui lève toute équivoque au point de vue de la systématique ;
3. — la cuticule externe est relativement rigide et forme ce que les spécialistes appellent une lorica. Grâce à elle, le corps de l'animal ne se déforme pas, notamment sous l'action des fixateurs. D'autre

part, les erreurs relatives des mesures se réduisent en raison de sa taille comparativement grande ;

4. — cette espèce est pérenne et particulièrement abondante dans l'héléoplancton de la retenue de la Lufira, même à l'époque où les eaux étaient le plus polluées ;
5. — elle s'y reproduit exclusivement par parthénogenèse, de sorte que la variation reste absolument indépendante des remaniements génétiques résultant de la fécondation ;
6. — *Br. falcatus* a fait l'objet d'une étude préliminaire dans laquelle la nature de la relation liant l'accroissement des épines à celui du corps a été précisée (MAGIS, 1962) ;
7. — HARTMANN (1920) a décrit succinctement la variation de ce brachion dans des mares de Styrie. Dans l'une (Teich I), les femelles matures portent, en juillet, des épines lombaires plus longues que le corps (104 %) et fortement courbées, elles répondent à la « variété » *lyratus* LEMMERMANN. En septembre, dans la même mare, les épines restent galbées mais deviennent plus courtes que la lorica (91 %), elles répondent alors à la « variété » *hamatus* LEMMERMANN. Dans une mare voisine (Teich II), les femelles fécondes pêchées en juillet ont des épines encore plus courtes (90,2 %) et corrélativement encore moins galbées que les précédentes. On peut voir, sur la planche IV, que l'amplitude de la variation des épines lombaires des individus katangais correspond à celle décrite par HARTMANN en Autriche.

L'analyse de la variabilité a été effectuée entièrement sur des spécimens conservés en eau formolée. 1700 femelles parthénogénétiques originaires de l'exutoire de la retenue de la Lufira et 370 provenant de la région du Shangalele ont été mesurées individuellement. Les premières se répartissent en 16 populations pêchées entre le 26.XII.1957 et le 18.VIII.1959 ; les secondes appartiennent à 6 échantillons recueillis entre le 3 janvier et le 21 octobre 1958.

2. — Mensurations

Le schéma ci-dessous (fig. 33) donne la position et les limites entre lesquelles ont été mesurées la longueur de la lorica (L_c) et celle des épines lombaires ($L_{ép}$), caractères nécessaires pour calculer la longueur relative des épines ($L_{ép}/L_c$),

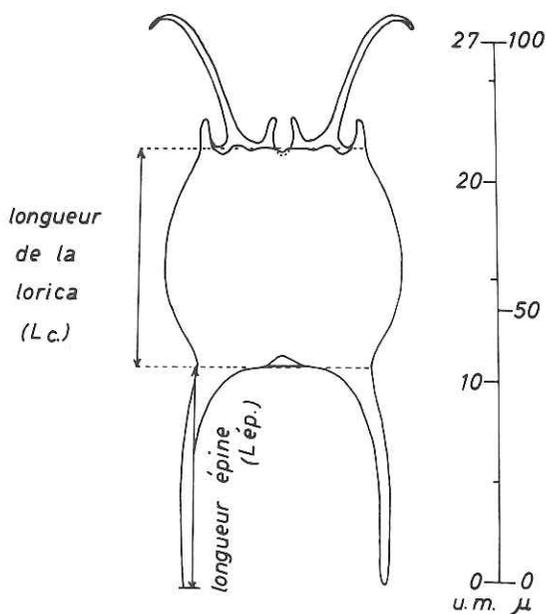


Fig. 33. — Profil schématique d'un *Brachionus falcatus* vu par sa face ventrale, montrant la position et les limites entre lesquelles sont mesurés les caractères.

Les mesures ont été relevées sur des individus étalés sur leur face dorsale, dans un plan perpendiculaire à l'axe optique du microscope, à l'aide d'un micromètre incorporé dans l'oculaire et gradué en 50 unités. Au grossissement de 250 fois, les lectures peuvent être faites avec une précision d'une demi-unité micrométrique. 27 de ces unités (u. m.) sont équivalentes à 100 microns. Ayant constaté que les épines lombaires d'un même individu n'ont pas toujours rigoureusement la même longueur, nous avons retenu la valeur moyenne des deux épines comme caractéristique de chaque spécimen.

Lorsque les épines acquièrent un certain galbe, comme c'est le cas pour les échantillons récoltés en 1959, elles doivent alors être mesurées en plusieurs fois. Nous avons alors répété ces mesures en partant d'abord de leur base puis ensuite de leur sommet. Les différences entre les lectures successives restent cependant de l'ordre de précision de l'échelle micrométrique et sont, par conséquent, satisfaisantes. Comme longueur caractéristique des épines, nous avons adopté la moyenne des quatre mensurations.

3. — Échantillonnage

Nous nous étendrons peu sur la technique d'échantillonnage des individus, déjà décrite dans notre travail de 1962, pour mettre l'accent sur les tests qui ont été appliqués en vue de contrôler la valeur du procédé. En effet, pour exploiter tout le matériel disponible, il convenait de connaître préalablement le rôle sélectif des deux engins utilisés pour la récolte du plancton (cf. p. 99). D'autre part, il était nécessaire de savoir si l'échantillon ⁽¹⁾ sur lequel étaient effectuées les mensurations représentait correctement la population d'origine.

a. — Techniques

Après avoir agité le flacon de récolte pour homogénéiser le plancton, quelques ml. de cette suspension sont prélevés à la pipette et deux gouttes sont immédiatement montées entre lame et lamelle. Ces préparations, aux dimensions standardisées, sont examinées sans délai afin d'éviter que l'évaporation du liquide ne perturbe la répartition spatiale des individus. Toute la surface de la préparation est balayée au microscope, à un grossissement total de 250 fois. Selon les proportions de l'espèce, sommairement estimées lors d'un examen préliminaire de la récolte, nous avons mesuré un par un tous les individus présents, soit dans chaque champ microscopique, soit dans un champ sur deux ou sur trois. En procédant ainsi, 8 à 10 préparations ont été examinées successivement pour chacune des populations étudiées.

b. — Influence du calibre des engins sur l'échantillonnage des tailles

Les deux histogrammes de la fig. 34 montrent la distribution des longueurs de la lorica mesurées sur des individus pêchés le même jour et au même endroit, d'une part à l'aide du filet planctonique à mailles larges (n° 12) et d'autre part à mailles étroites (n° 20).

Les deux courbes de fréquence montrent immédiatement que les classes entre lesquelles se répartit la longueur de la lorica sont pratiquement identiques dans les deux échantillons. La figure fait surtout apparaître d'étroites similitudes dans l'allure assez particulière de ces

⁽¹⁾ en réalité un « sous-échantillon » de la récolte puisque celle-ci n'était pas inventoriée intégralement.

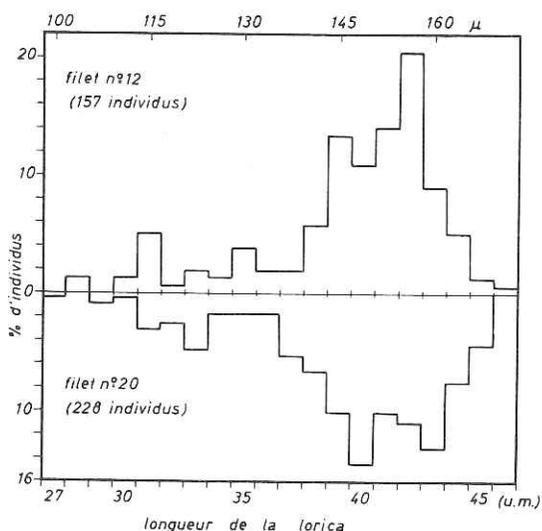


Fig. 34. — Répartition de la longueur de la lorica dans deux échantillons de *B. falcatus* recueillis simultanément dans un même secteur à l'aide des filets planctoniques n° 12 et n° 20.

deux distributions. La proportion des petits spécimens est à peine plus élevée (15,8 %) dans la population recueillie par le filet n° 20, à mailles étroites que dans celle obtenue par le filet n° 12 (14,65 %), à mailles plus larges. La comparaison des histogrammes montre, d'ailleurs, que ces petits individus n'appartiennent pas systématiquement à une classe de longueur particulière. Ainsi, dans l'échantillon du filet n° 12 ce sont les individus réunis dans la classe 31 u. m. qui sont les plus fréquents tandis que pour le filet n° 20 le maximum de fréquence équivalent s'observe à la classe 33 u. m. On conclut de ce qui précède que l'éventail des tailles du *Brachionus falcatus* n'est pas systématiquement affecté par le calibre des mailles des engins de pêche. Nous pourrions, par conséquent, tirer parti de toutes les pêches planctoniques sans nous soucier de l'engin utilisé pour leur récolte.

c. — Valeur représentative de l'échantillonnage

« Pour que les échantillons soient représentatifs de la population d'origine, il faut que tous les échantillons possibles constituent une série homogène » (LISON, 1958).

Nous avons donc soumis quelques essais préliminaires à un test d'homogénéité basé sur les propriétés du χ^2 (LISON, loc. cit.). Les tailles du *Br. falcatus* ont été réparties en deux groupes, que nous avons montré correspondre à deux groupes d'âge distincts (MAGIS, 1962). Les « petits » ou femelles parthénogénétiques immatures dont la longueur de la lorica est inférieure ou égale à 35 u. m. constituent le premier de ces groupes d'âge, les « grands » ou femelles parthénogénétiques fécondes dont la lorica mesure plus de 35 u. m., le second de ceux-ci. Les calculs du « chi au carré » se basent sur les proportions respectives de ces groupes observées dans chaque préparation (voir Annexe II).

Sur l'ensemble des valeurs individuelles du « chi au carré », une seule dépasse le seuil correspondant à un degré de liberté (Koni, 18.XII.57) et une seule égale pratiquement cette même valeur critique (N°Zilo, 30.VII.58 filet n° 20). La signification du test s'estime d'ailleurs moins sur les valeurs individuelles du « chi au carré » que sur leur somme. Dans les six essais, ces sommes ne dépassent jamais la valeur critique correspondant à leur degré de liberté respectif.

Cet accord entre les valeurs observées et théoriques du χ^2 , prouve que les procédés d'échantillonnage mis au point sélectionnent les brachions selon les lois du hasard et que l'éventail des tailles est bien représentatif de la population d'origine.

III. LIMITES DE VARIABILITE DE LA LONGUEUR DE LA LORICA ET DES EPINES LOMBAIRES DANS UNE POPULATION DE BRACHIONUS FALCATUS ZACHARIAS

Avant d'envisager les variations de l'espèce en fonction du temps, il convient tout d'abord de préciser la variabilité des caractères étudiés dans une même population puisque celle-ci réunit inévitablement des individus à différents stades de leur existence.

Dans une note préliminaire sur le *Brachionus falcatus* (Magis, 1962), nous avons déjà envisagé la variation des caractères biométriques à l'intérieur d'une même population. Mais comme les matériaux de cette étude provenaient du réservoir de Koni, il était indispensable de vérifier nos conclusions sur les brachions provenant de la retenue de la Lufira. Nous considérerons, à titre d'exemple, la population isolée de l'échantillon recueilli en décembre 1957 dans l'exutoire du lac de barrage de la Lufira.

Nous aurons l'occasion de voir que nos conclusions précédentes étaient parfaitement fondées.

1. — Longueur de la lorica (fig. 35)

La longueur de l'abscisse de la fig. 35 a été fixée de façon à comprendre les tailles extrêmes observées sur l'ensemble des 16 populations de l'exutoire (1). Les tailles sont comprises ainsi entre 23 u. m. (85μ) et 47 u. m. (175μ) (2). En supposant que ces deux dimensions puissent s'appliquer à un seul et même individu, on voit que celui-ci doublerait de longueur au cours de son existence.

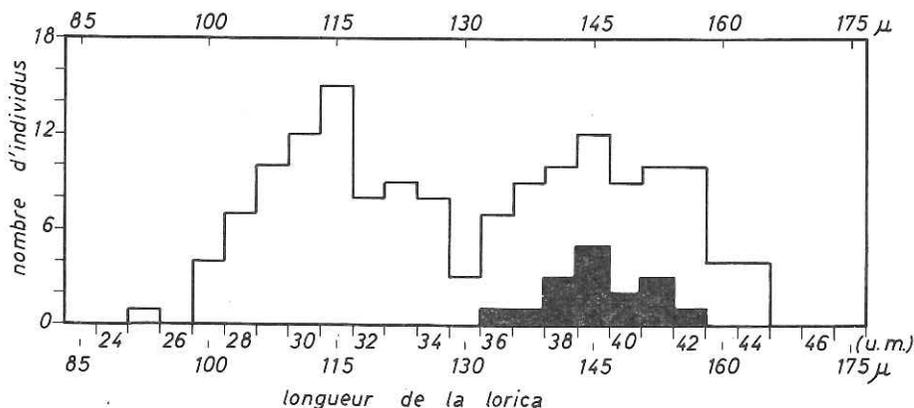


Fig. 35. — Distribution de la longueur de la lorica dans la population de *B. falcatius*, choisie comme exemple. En noir, répartition des femelles ovigères.

La longueur de la lorica des 152 individus constituant l'échantillon choisi s'étale entre un minimum de 25 u. m. ($92,5 \mu$) et un maximum de 44 u. m. (163μ).

L'histogramme montre deux maxima de fréquence, respectivement situés au niveau des classes 31 (115μ) et 39 u. m. (145μ). Ce type peu courant de distribution ne se limite pourtant pas au seul exemple choisi

(1) Les résultats de toutes les mesures relevées sur ces populations sont présentés dans les tableaux 1 à 3 de l'Annexe III. Ceux intéressant les 5 populations du Shangalele ont été réunis dans l'Annexe IV.

(2) A plusieurs reprises, nous avons mesuré cette taille minimum sur des individus venant d'éclorre. Ils se reconnaissent aisément par le fait que leurs épines lombaires sont repliées le long de la plaque ventrale de la lorica, dans une position qui se discerne déjà sur des embryons avancés.

mais se répète dans la plupart des échantillons, quelle qu'en soit l'origine. Nous avons montré, notamment, qu'il en était ainsi pour les six populations précédemment analysées (MAGIS, loc. cit.).

Des distributions de cette forme indiquent la nature hétérogène du matériel étudié, bien que la zone de séparation des deux groupes soit ici remarquablement étroite. Comment interpréter cette hétérogénéité, qui, à première vue, semble contredire les résultats des tests d'homogénéité présentés au chapitre des méthodes.

La surface noire de l'histogramme montre quelle est la répartition des femelles ovigères. Dans cette population, ces dernières se localisent entre 36 et 42 u. m. mais, si l'on considère l'ensemble des 16 échantillons de l'exutoire (tableau XX, ci-dessous), ces limites sont portées respectivement à 35 et à 45 u. m. ⁽¹⁾. On voit donc que cette catégorie particulière d'individus occupe exclusivement la moitié supérieure de l'échelle des longueurs.

TABLEAU XX

Répartition des femelles ovigères dans l'échelle des tailles du B. falcatus (exutoire du lac)

longueur de la lorica (en unités microm.)	Nombre total de ♀♀	proportions des ♀♀ ovigères (en %)
33	71	0
34	81	0
35	84	3,6
36	118	17,8
37	145	28,3
38	199	27,6
39	172	23,8
40	158	21,5
41	115	20,9
42	111	22,5
43	50	8,0
44	30	13,3
45	8	12,5
46	2	0
47	1	0

⁽¹⁾ Et même à 47 u. m. si les populations originaires du Shangalele sont prises en considération. Notez immédiatement que l'adjonction des femelles ovigères rencontrées dans cette région ne déplace pas la limite inférieure de 35 u. m.

D'après ce tableau, trois individus, appartenant seulement à deux populations, ont pu être classés comme ovigères parmi les 84 femelles réunies dans la classe 35 u. m. La proportion des femelles porteuses d'œufs, ainsi que leur fréquence dans les différentes populations, s'accroissent considérablement dès la classe 36. Cette dernière dimension pourrait donc correspondre à la ponte du premier œuf.

Dans notre travail de 1962, portant sur des populations d'un autre lac, la même analyse a conduit à des constatations absolument identiques. La concordance des résultats permet, dès lors, de situer la limite entre les deux groupes d'âge au niveau de la classe 35 u. m. Par conséquent, tout spécimen dont la lorica mesure au maximum 35 u. m. sera considéré comme immature et tout individu de taille supérieure sera classé parmi les femelles fécondes.

2. — Longueur des épines lombaires (fig. 36)

Dans l'exemple choisi, la longueur des épines lombaires est comprise entre 19 et 44,5 u. m. (70,3 à 165 μ), elle varie donc entre des limites plus étendues que la lorica. Ce fait se vérifie encore plus lorsque sont prises en considération les deux longueurs extrêmes décelées dans les 16 populations. Dans ces conditions, on obtient respectivement 18 (66,5 μ) et 58,5 u. m. (216,5 μ) soit une variation de plus de 3 fois. Comme l'indique le tableau 1 de l'Annexe III, la variabilité importante de la longueur des épines ne se manifeste pas seulement entre les divers échantillons mais aussi à l'intérieur d'une même population. Dans les deux groupes d'âge, les coefficients de variation (1) sont environ deux fois plus grands que ceux calculés pour la longueur de la lorica.

L'histogramme de fréquence présente une césure au niveau des longueurs comprises entre 27,5 et 29 u. m. ; celle-ci suggère que l'ensemble de la distribution des longueurs des épines résulte, comme pour la lorica, de la superposition de deux catégories de sujets. Mais ici, en raison de la variabilité intrinsèque plus grande, la zone de contact entre les deux groupes s'étend sur trois classes de longueur. En tenant compte de la position des femelles ovigères, on constate cependant que les deux groupes correspondent bien à ceux qui ont été définis au paragraphe précédent. La comparaison des longueurs moyennes montre une différence de 10

(1) $V \% = \frac{100.s}{\bar{X}}$ où s représente l'écart type (déviation standard) et

\bar{X} la moyenne arithmétique du caractère étudié.

u. m. entre femelles immatures et femelles fécondes, différence que le test classique de « STUDENT » prouve être hautement significative.

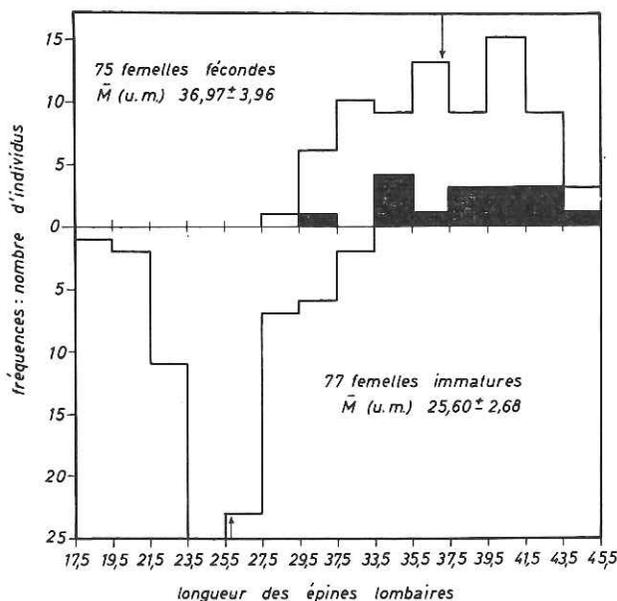


Fig. 36. — Distribution de la longueur des épines lombaires dans la population de *B. falcatus*, choisie comme exemple. En noir, répartition des femelles ovigères.

3. — Longueur relative des épines lombaires ou rapport $L_{ép}/L_c$ (fig. 37)

La longueur relative des épines lombaires des 77 femelles immatures s'échelonne de 0,680 à 1,080 mais le maximum de fréquence se situe au niveau de la classe 0,840. A l'exception de l'unique femelle ayant des appendices plus longs que la lorica, les 76 autres se caractérisent par des épines nettement plus courtes que le corps puisque la moyenne est de 0,836.

Chez les femelles fécondes, le rapport $L_{ép}/L_c$ est compris entre 0,760 et 1,080 ; un mode bien accusé apparaît dans l'histogramme à hauteur de la classe 0,920, classe où se situe également la moyenne du groupe. Contrairement à la fraction précédente, 20 individus — soit plus du quart des femelles fécondes — portent des épines soit aussi longues, soit plus longues que la lorica. Malgré la grande importance de la zone de super-

position des deux histogrammes, on ne s'étonnera donc pas que la différence de 0,100 séparant les moyennes des groupes d'âge soit hautement significative.

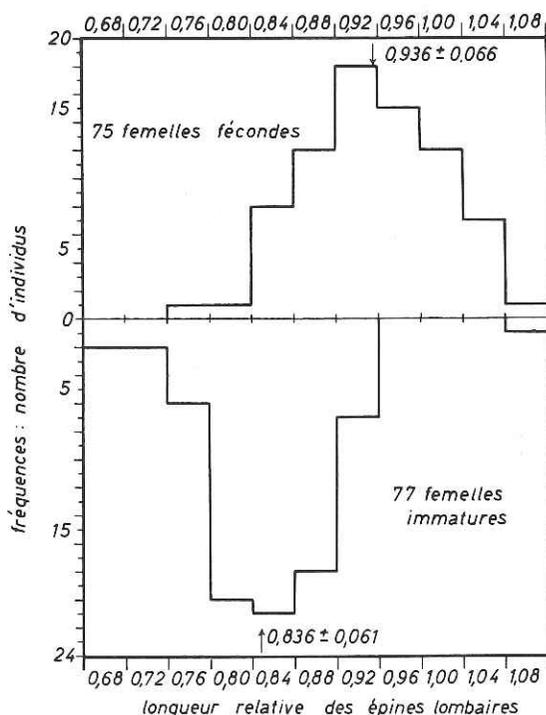


Fig. 37. — Distribution de la longueur relative des épines lombaires $L_{ép}/L_c$ dans la population de *B. falcatus*, choisie comme exemple.

L'examen des rapports figurant au tableau 2 de l'Annexe III montre que cette constatation ne se limite nullement à l'exemple choisi. Dans toutes les populations, la différence entre les moyennes respectives des groupes d'âge apparaît clairement et surtout, se manifeste systématiquement dans le même sens, malgré les changements importants qui apparaissent entre les échantillons successifs.

L'étude préliminaire portant sur six populations de *B. falcatus* originaires du réservoir de Koni (MAGIS, loc. cit.) a mis en évidence des faits absolument semblables et l'on peut se rendre compte qu'il en est aussi de même dans les différentes populations provenant du secteur du Shangalele (tableau 3, Annexe III).

La concordance de ces trois sources de renseignements permet donc de généraliser en toute confiance une des principales conclusions formulées en 1962, à savoir que les femelles immatures et fécondes, coexistant dans tout échantillon de *B. falcatus*, ne diffèrent pas uniquement par les dimensions absolues des caractères envisagés mais également par les proportions que l'on peut établir entre ces mêmes caractères. Transposées en termes morphologiques, les différences numériques indiquent que les femelles juvéniles ont toujours, *en moyenne*, des épines lombaires relativement plus courtes que les individus en période de fécondité. Les différences de proportions ne se limitent d'ailleurs pas aux seules épines lombaires. Nous avons montré aussi (MAGIS, 1962), que la lorica des femelles immatures est, *en moyenne*, plus rétrécie postérieurement que celle des fécondes. Dans sa partie médiane, par contre, la lorica est pratiquement aussi large que longue, aussi bien chez les immatures que chez les fécondes.

4. Nature du rapport entre la longueur des épines lombaires et celle de la lorica

Après avoir défini la variabilité du rapport $L_{ép}/L_c$ dans la population type, nous devons chercher à en préciser plus exactement la nature. Dans ce but, nous aurons recours aux méthodes classiques de l'analyse simultanée de deux variables. La fig. 38 illustre cette relation dans un système de coordonnées arithmétiques.

L'examen de cette figure montre que :

a. à toute augmentation de longueur de la lorica correspond un accroissement simultané de la longueur des épines lombaires,

b. la relation entre la longueur des épines et celle de la lorica s'exprime graphiquement par une courbe et non par une droite ; autrement dit, les accroissements de la longueur des épines ne sont pas directement proportionnels à ceux de la lorica.

La nature et la forme de cette relation démontrent l'existence manifeste d'une dysharmonie entre la croissance des épines et celle de la lorica, dysharmonie qui explique parfaitement les différences du rapport $L_{ép}/L_c$ décelée plus haut entre les deux groupes d'âge.

Ces observations correspondent parfaitement à celles qui ont été effectuées sur les populations de Koni. Ces dysharmonies de croissance

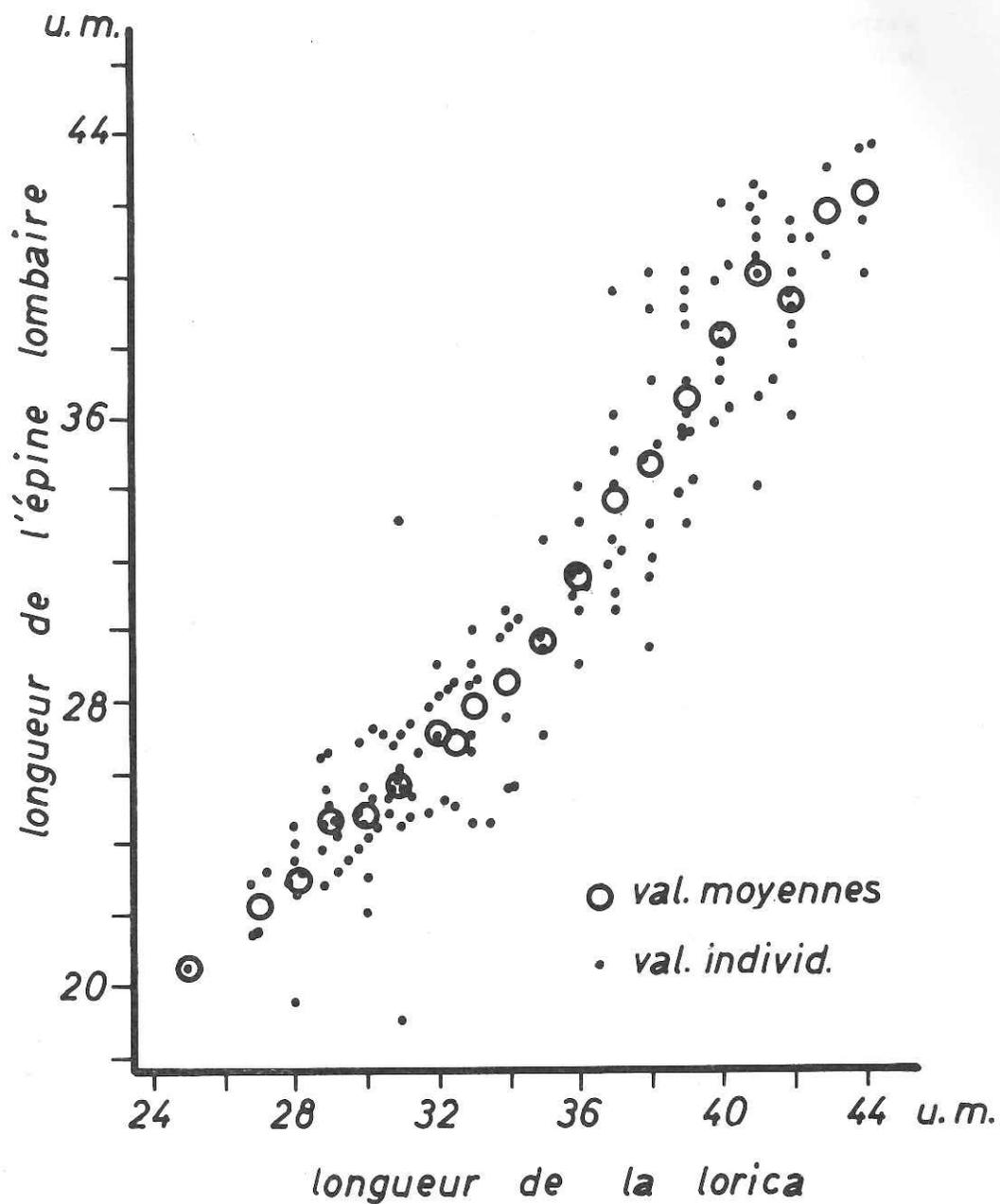


Fig. 38. — Relation entre la longueur des épines lombaires (ordonnée) et de la lorica (abscisse). Coordonnées arithmétiques graduées en unités micrométriques. Les cercles représentent les longueurs moyennes de L_{ep} de chaque classe de longueur de la lorica.

s'expriment plus aisément sous la forme logarithmique. Pour la population décrite ici, la droite d'allométrie se définit ainsi :

$$\log.L_{ep} = 1,485.\log.L_c - \log.0,812$$

Les paramètres des droites d'allométrie des différentes populations s'avèrent très peu variables et de ce fait, nous renseignent mal sur la variation des caractères biométriques envisagée dans ce travail. Nous n'en ferons donc plus mention dans la suite de cet exposé.

5. — Conclusions

Dans toute population de *Brachionus falcatus*, quelle qu'en soit l'origine, il est toujours possible d'y reconnaître un groupe de femelles parthénogénétiques immatures à côté d'un groupe de femelles fécondes. Cette distinction préalable revêt une importance toute particulière dans l'étude de la variabilité. En effet, le groupement des individus en catégories d'âge physiologique, basé notamment sur le critère de la maturité sexuelle, permet de préciser dans la variation spécifique globale, la part revenant à la variation ontogénique.

Or, la majorité des auteurs, qui, à titres divers, ont voulu étudier la variabilité des Rotifères planctoniques, ont fait largement usage de rapports de proportionnalité sans se soucier de la structure d'âge des populations. Somme toute, ils ont admis sans aucune preuve que la croissance des parties du corps qu'ils mettaient en relation s'effectuait de façon égale et homogène. Certes, la croissance relative de certains caractères peut être isométrique. Chez *Brachionum falcatus*, par exemple, il existe un rapport constant entre la largeur médiane de la lorica et sa longueur. Par contre, nous venons de le voir, les proportions des épines se modifient au cours de la vie et leur croissance par rapport à la longueur du corps est de nature allométrique. Dans ce cas, vouloir comparer le rapport L_{ep}/L_c en ignorant la structure d'âge des populations conduirait à des interprétations entachées d'erreurs importantes.

IV. VARIATION MORPHOLOGIQUE TEMPORELLE DANS LES POPULATIONS SUCCESSIVES DU BRACHIONUS FALCATUS

Après avoir précisé la variabilité de la lorica et de ses épines dans une population d'un moment déterminé, nous pouvons examiner à présent comment varient les dimensions des caractères dans une série d'échan-

tillons prélevés dans le lac, au cours de 21 mois successifs, à savoir : les 16 échantillons pêchés dans l'exutoire auxquels seront comparées les 6 populations originaires du Shangalele. Nous déterminerons ainsi les aspects phénoménologiques de la variation. Une fois ceux-ci établis, nous rechercherons dans un chapitre suivant les facteurs de l'environnement susceptibles de l'expliquer.

1. — Les populations originaires de l'exutoire

a. — La longueur des épines lombaires (fig. 39 A, Annexe III, tabl. 2)

Chez les femelles fécondes (courbe F), la grandeur moyenne des épines lombaires s'est accrue de 12 u. m., soit près de 45μ , entre décembre 1957 et août 1959. Comme on le voit sur le graphique, cet accroissement ne se déroule pas de façon continue. Il existe, en effet, deux courtes périodes pendant lesquelles la longueur des épines varie en sens divers. La première apparaît immédiatement au début des observations (décembre 1957-février 1958), la seconde se situe entre octobre 1958 et février 1959. Ces brusques oscillations se produisent quelle que soit la taille des appendices.

Chez les femelles juvéniles (courbe J), les épines ne s'accroissent que de 8,6 u. m. ($31,7 \mu$) mais, comme dans le groupe précédent, la courbe présente les mêmes discontinuités.

Nous avons montré plus haut qu'il existe une corrélation positive entre la longueur des épines lombaires et celle de lorica. La courbe illustrant les variations de L_c , adjointe au graphique A, montre que cette corrélation subsiste lorsqu'on envisage les populations les unes après les autres. Néanmoins, d'un bout à l'autre de la période d'investigation, la lorica varie entre des limites considérablement moins étendues que les épines. Une comparaison des variations de L_c et de $L_{ép}$ dans la fraction juvénile des populations conduirait aux mêmes constatations. On voit, par conséquent, que les fluctuations de la grandeur des appendices restent généralement tributaires de l'amplitude et de la fréquence des tailles de chaque population. Pour éliminer cette interférence, il est donc bien indispensable de recourir aux dimensions relatives des épines pour apprécier correctement leur variabilité.

b. — La longueur relative des épines (fig. 39 B, Annexe III, tabl. 3)

Comme ce paramètre varie en fonction de l'âge, nous examinerons

donc séparément son évolution dans les deux groupes définis précédemment.

Les valeurs moyennes du rapport $L_{ép}/L_c$ des brachions adultes (courbe F) se répartissent de mois en mois selon une courbe d'allure générale croissante, entrecoupée de deux courtes périodes durant lesquelles la longueur relative des épines se modifie en sens divers. Le tracé de cette courbe se superpose facilement à la courbe correspondante du graphique A. Autrement dit, les changements d'aspect de *B. falcatus* durant la période considérée sont bien la conséquence d'un accroissement de leurs épines proportionnellement plus grand que celui de la lorica.

A l'inverse du paramètre précédent, le rapport $L_{ép}/L_c$ évolue parallèlement chez les femelles immatures et fécondes. Ce parallélisme étroit fait mieux ressortir les discontinuités qui se manifestent dans le lent processus d'accroissement des épines.

Par rapport aux spécimens recueillis en décembre 1957, caractérisés par des épines nettement plus courtes que leur lorica, ceux pêchés en janvier 1958 s'en distinguent par des appendices significativement plus longs ⁽¹⁾ mais, en moyenne, toujours plus courts que la lorica. A cet allongement succède directement un raccourcissement qui, en février, ramène les épines à des proportions encore plus faibles que dans la population initiale. Après cette période de balancement, la longueur relative des épines s'accroît de nouveau jusqu'en mai. A ce stade, les individus ont en moyenne des appendices aussi longs que le corps.

En trois mois, le rapport s'est ainsi accru de 16,6 % chez les juvéniles et de 14,3 % chez les adultes. A partir de mai, la longueur relative des épines s'accroît plus faiblement, sans qu'apparaisse de différence significative entre les populations. L'absence de renseignements entre juillet et octobre 1958 ne permet pas d'interpréter correctement cette dernière donnée. Les observations faites dans le Shangalele (voir ci-après) suggèrent, en effet, qu'un maximum a pu s'intercaler entre ces deux échantillons.

En 1958-59, le rapport subit des fluctuations qualitativement comparables, toutefois, ce qui distingue ce cycle du précédent, ce sont les valeurs plus élevées du rapport $L_{ép}/L_c$ entre lesquelles il se déroule. Chez ces individus à appendices plus robustes, et que rien d'autre ne permet de

(1) Un tiret placé perpendiculairement sur le tronçon de courbe réunissant deux moyennes consécutives indique que leur différence est significative au niveau de probabilité de 0,05. Deux tirets attestent d'une différence plus significative encore ($P < 0,05$). Ces contrôles ont été faits en appliquant le test de STUDENT.

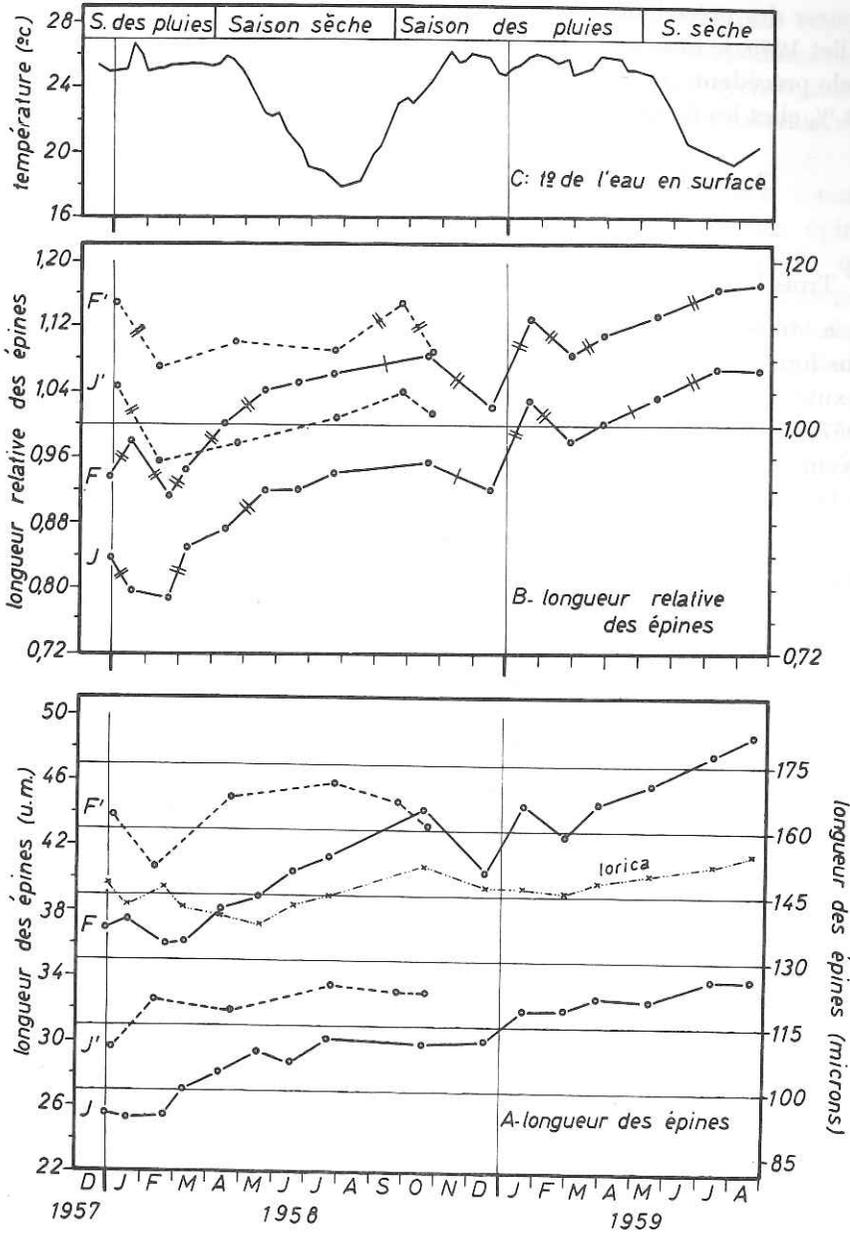


Fig. 39. — Évolution des caractères biométriques dans les populations de *Brachionus falcatus* ZACHARIAS, originaires de l'exutoire (J et F) ou du secteur du Shangalele (F' et J'). Le graphique supérieur illustre les variations des facteurs climatiques pendant la période considérée (décembre 1957-août 1959).

séparer des précédents, il est intéressant de remarquer qu'entre mars et juillet 1959, le taux d'accroissement des épines s'est réduit par rapport au cycle précédent ; il n'est plus que de 9 % chez les femelles juvéniles et de 7,3 % chez les fécondes.

2. — Les populations originaires du Shangalele

(fig. 39, Annexe IV)

Trois faits importants se dégagent de l'examen des courbes F' et J' :

a. tous les individus portent des épines lombaires significativement plus longues, en moyenne, que les femelles pêchées simultanément dans l'exutoire. La différence est particulièrement frappante entre décembre 1957 et mars 1958 puisque la longueur relative moyenne des épines des spécimens juvéniles est même supérieure à celles des femelles fécondes de l'exutoire ;

b. la comparaison des courbes réunies dans la fig. 39 montre que, dès avril 1958, les dimensions des appendices de ces populations sont comparables à celles qui seront relevées dans les échantillons de l'exutoire en 1959. Ces derniers auront cependant des épines au galbe plus accentué. Les observations d'octobre 1958 esquissent déjà ce rapprochement dans les deux groupes d'âge ;

c. dans les deux régions de la retenue, le rapport L_{ep}/L_o diminue de façon hautement significative dans le courant du mois de février puis augmente alors lentement jusqu'en septembre. Le taux d'accroissement est de 9,7 % chez les femelles immatures et de 6,8 % chez les fécondes. Le taux d'accroissement des épines est donc nettement inférieur à celui mesuré à la même époque dans les populations vivant dans l'exutoire. Par contre, il est du même ordre de grandeur que celui mesuré en 1958-59, dans ce dernier biotope.

3. — Conclusions

Dans la retenue de la Lufira, l'aspect des femelles parthénogénétiques du *Brachionus falcatus* ZACHARIAS s'est profondément modifié pendant les 21 mois d'observation. Il s'exprime par un accroissement des épines lombaires proportionnellement plus grand que celui de la lorica. La variation est bien de nature purement morphométrique car, pas plus que nos devanciers, nous n'avons pu déceler d'autres caractères morphologiques susceptibles de distinguer autrement les variants. Dans la population

initiale (XII.57), les épines sont rectilignes et, en moyenne, plus courtes que la lorica. Dans la population finale (VIII.59), les individus immatures et féconds portent des appendices au gable accusé et, en moyenne, nettement plus longs que le corps. Entre les types « réduit » et « exhubérant » on observe une série de populations intermédiaires.

Cette séquence n'est cependant pas absolument graduelle : outre certains changements dans leur rythme d'accroissement, les épines lombaires peuvent également se réduire momentanément, quelle que soit leur dimension initiale. Ces phénomènes paraissent même périodiques mais, de toute façon, ils ne peuvent être considérés comme le point final ou initial d'un cycle qui ramènerait périodiquement les animaux à des proportions sinon identiques tout au moins comparables.

L'examen des populations du Shangalele montre qu'au même moment et dans le même lac, on peut observer des *B. falcatus* d'aspect morphologique significativement différent.

V. INTERPRÉTATION DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE TEMPORELLE DE *BRACHIONUS FALCATUS*

Pour comprendre et interpréter la variation qui vient d'être décrite, il est nécessaire de discuter les trois questions suivantes :

a. comment expliquer la coexistence de populations morphologiquement distinctes dans deux biotopes pourtant voisins ;

b. comment comprendre l'augmentation des appendices lombaires qui, malgré certaines solutions de continuité, s'est manifestée si clairement au travers des populations successives d'un même biotope, l'exutoire de la retenue ;

c. quels sont les facteurs qui, pendant la même période, ont modifié momentanément le rythme de cet accroissement.

1. — Existence de populations morphologiquement distinctes dans les biotopes voisins

En raison de l'évolution croissante de la grandeur des épines, on peut penser que ce ne sont pas les individus du Shangalele qui sont anormalement robustes mais ceux de l'exutoire qui sont anormalement — mais

temporairement faibles. Tout se passe comme si, de décembre 1957 à septembre-octobre 1958, ces populations ne trouvaient pas dans leur environnement les possibilités d'exprimer des phénotypes à épines robustes, comme elles le feront en 1958-59.

Parmi les causes susceptibles d'influencer la composition phénotypique de ces populations, les facteurs climatiques saisonniers peuvent difficilement être retenus en raison de la proximité des biotopes. On voit d'ailleurs (fig. 39) que les différences morphologiques demeurent significatives en dépit des changements de saison et des modifications régulières de la température des eaux (1).

Les causes responsables du raccourcissement des épines doivent plutôt être recherchées parmi les facteurs écologiques qui ne sont pas directement tributaires des variations climatiques et, plus précisément, ceux dont l'action s'accroît de l'amont vers l'aval.

Sans qu'il soit possible d'isoler un élément particulier, nous avons vu dans la première partie de ce travail que les conditions liées à la pollution des eaux sont les seules à répondre adéquatement à ces critères. Dans l'exutoire, les effets de la pollution restent prépondérants jusqu'en juillet-août 1958 tandis que, au même moment, les eaux du Shangalele montrent un degré de pollution beaucoup moins accusé. Ce sont des questions d'« eutrophie » qu'invoque HARTMANN (1920) pour expliquer les proportions différentes des épines qu'il observe chez des *B. falcatus* originaires de deux mares très voisines. Dans la plus pauvre, l'espèce se présente avec des épines droites et plus courtes que le corps — comme dans l'exutoire — dans l'autre, plus riche, et plus stable, les spécimens sont, à la même date, porteurs d'épines plus longues que le corps et légèrement plus galbées, comme ceux du Shangalele (2).

Tandis qu'en Autriche, ces différences apparaissent dans deux écosystèmes distincts, nous les voyons ici se manifester au sein d'un seul milieu, ce qui est tout à fait remarquable.

(1) Les eaux du Shangalele sont assez généralement un peu plus chaudes que celles de l'exutoire (MAGIS, 1961). Cette différence est d'environ 1°C ; non seulement elle paraît faible, mais surtout se maintient aussi durant le cycle 1958-59. Il est donc fort improbable que les différences morphologiques résultent de l'impact direct de la température.

(2) Les rapports de proportionnalité publiés par l'auteur sont respectivement de 90,2 % et de 104 %. En parlant d'« eutrophie » HARTMANN envisage la « richesse » en organismes mais n'en donne aucune estimation numérique. Sous le même angle, il est incontestable que le Shangalele est également plus riche que l'exutoire (voir notamment le tableau V relatif aux variations journalières de l'oxygène dissous).

2. — L'évolution croissante de la grandeur des épines des femelles de l'exutoire

Les différences momentanées d'aspect entre animaux vivant au même moment dans des biotopes distincts peuvent donc être mises en relation directe avec la pollution plus ou moins prononcée des eaux de ces habitats.

Or, dans l'exutoire, les facteurs écologiques les plus directement en rapport avec les activités biologiques (O_2 , CO_2 et pH) ont manifesté des variations à long terme entièrement indépendantes des facteurs saisonniers, dans lesquelles on a pu reconnaître autant de signes d'une épuration progressive des eaux. Simultanément, le zooplancton s'enrichissait de nouvelles espèces, qui avaient trouvé refuge ailleurs et accroissait considérablement l'ensemble de ses effectifs. Le phytoplancton lui aussi était profondément remanié puisque, aux rares Diatomées, succédait une flore abondante à Cyanophycées du genre *Microcystis*.

L'évolution hétérogène des épines qui détermine les différents aspects morphologiques du *Brachionus falcatus*, se présente également comme un phénomène à long terme dont le déroulement est absolument parallèle à celui des facteurs écologiques et biocoenotiques qui viennent d'être évoqués. Ces rapports sont trop indiscutables pour qu'il soit permis de douter de leur interdépendance.

3. — Les changements de rythme de l'accroissement des épines

Le processus d'allongement des épines présente néanmoins des discontinuités qui se reproduisent d'une année à l'autre, quelles que soient la taille des appendices.

Les connaissances acquises sur la variation saisonnière des animaux planctoniques des étangs et des lacs tempérés nous suggèrent de comparer en premier lieu ces variations périodiques à celles non moins périodiques de la température de l'eau.

Pendant la période où les épines varient rapidement en grandeur et en sens (décembre-mars), le rapport $L_{ép}/L_c$ augmente et diminue en même temps que la température de l'eau. Cette dernière pourrait donc avoir un effet positif sur ces variations à court terme. Nos résultats montrent néanmoins que les épines peuvent s'accroître à d'autres moments, notamment en mai, juin et juillet, période pendant laquelle les eaux se refroidissent.

dissent. Devant de tels faits, on peut douter que la température agisse comme inducteur primaire des variations à court terme.

On sait aujourd'hui que la nourriture est également capable de produire des effets marqués sur la morphologie des animaux planctoniques, comme elle le fait chez bien d'autres.

Dans la retenue de la Lufira, la photosynthèse présente deux maxima annuels : un premier en août-septembre, lors du passage de la saison sèche froide à la saison sèche chaude, un second, entre novembre et janvier, pendant la première moitié de la saison des pluies. Pas plus que pour la température de l'eau, il n'est possible de déceler de causalité directe entre l'abondance des algues et les variations morphologiques à court terme du *Brachionus*.

VI. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'étude morphométrique du *Brachionus falcatus* ZACHARIAS montre un nouvel aspect des bouleversements qu'occasionne le développement anormal des plantes palustres sur la synécologie du lac de barrage de Mwadingusha. Outre les altérations physiques et chimiques de l'eau, outre l'appauvrissement qualitatif et quantitatif de l'héléoplancton et du phyto-plancton, la pollution résultant de la dégradation progressive des prairies flottantes est, en même temps, capable d'affecter la morphologie de certains membres de la biocénose planctonique, pourtant très tolérants. L'impact de cette altération du milieu se traduit chez le *B. falcatus* par un raccourcissement durable de certains appendices ornementaux, suffisant pour affecter le faciès de l'espèce. Ce déplacement vers les types « réduits » du spectre phénotypique est d'autant plus significatif que la même espèce apparaît au même moment sous des dehors plus « exuhérants » dans les régions du lac de retenue moins affectées par la pollution. Le morcellement écologique de l'écosystème sous l'influence des prairies lacustres, dont on a vu déjà maints exemples dans les deux parties précédentes du mémoire, se manifeste donc jusqu'au niveau des expressions phénotypiques de la morphologie de certaines espèces. Les barrières écologiques qui se créent alors suffisent à fragmenter les populations sympatriques du *Brachionus* en écophénotypes distincts, aussi distincts que s'ils provenaient de milieux isolés géographiquement. (cf. HARTMANN, 1920, p. 295).

Ce gradient de pollution dont nous venons d'apprécier les effets dans l'espace, se manifeste également dans le temps. Au fur et à mesure de

l'épuration des eaux de la retenue de la Lufira, on voit, en effet, le *Brachionus* extérioriser une série d'écophénotypes, cette fois fugaces, porteurs d'épines de plus en plus longues et de plus en plus galbées. Cette évolution morphologique à long terme au sein d'un biotope, conduit à formuler quelques remarques plus générales sur la variation de *B. falcatus*.

1. Les différences de proportions des épines lombaires se manifestent dès le plus jeune âge. Ce fait laisserait supposer que la variation hétérogonique de ces organes n'est pas seulement provoquée par des accélérations ou des décélérations de leur croissance après l'éclosion, mais dépend aussi des potentialités morphogénétiques de l'embryon. Nous formulons cette hypothèse en nous basant sur les deux indices suivants. En comparant le volume des œufs pondus par les femelles de diverses origines (fig. 25), nous avons constaté que les pontes des femelles provenant de l'exutoire du lac de barrage renfermaient une proportion d'œufs de faible volume beaucoup plus grande que celles des femelles vivant dans le Shangalele et dans le réservoir de Koni. Comme le volume des œufs ne dépend pas directement de la taille des femelles, ces différences pourraient donc refléter l'état métabolique général des femelles. Le second indice nous est fourni par la comparaison des coefficients de croissance relative des épines. Ceux-ci s'avèrent pratiquement identiques dans les populations du Shangalele et de l'exutoire, alors que la grandeur absolue des appendices est pourtant très différente.

2. En dépit de nos incertitudes sur le rôle exact des facteurs trophiques, il faut néanmoins attirer l'attention sur un fait susceptible d'avoir contribué au déplacement des phénotypes. Pendant la durée des observations, la flore initiale à Diatomée a été remplacée progressivement par une flore beaucoup plus riche de Cyanophycées du genre *Microcystis*. En raison de leur forte taille, les *Synedra* et *Melosira* ne sont pas ingérées par les Rotifères filtrants comme notre *Brachionus*. La valeur nutritive des Cyanophycées est contestée du fait, notamment, de la capsule mucilagineuse qui les entoure et des substances ectocrines qu'elles libèrent dans le milieu. POURRIOT (1965) cite cependant plusieurs références d'auteurs ayant montré que divers Brachionidae utilisent avec profit les produits de décomposition des colonies de *Microcystis*. Ce n'est sans doute pas par simple hasard que les écophénotypes « exhubérants » apparaissent et se maintiennent en même temps que ces Cyanophytes. Il serait fort intéressant d'étudier le spectre alimentaire de *B. falcatus* et de connaître plus en détail ses possibilités d'utiliser les fines particules détritiques en suspension dans l'eau. C'est seulement lorsqu'on possédera ces

renseignements que l'on pourra interpréter correctement le rôle de la nourriture sur la morphologie de l'espèce.

3. Dans le cadre particulier de cette étude, il n'a pas été possible d'isoler un écophénotype représentant le point initial d'une séquence qui aurait abouti à la reconduction d'un phénotype voisin. En d'autres termes, nous n'avons pu mettre en évidence de cyclomorphose au sens étymologique du terme. Pour émettre une opinion définitive, il aurait certes fallu disposer d'une série d'observations encore plus étendue de façon, notamment, à déterminer le comportement du *Brachionus* dans des conditions de stabilité écologique plus grandes. Il est clair qu'une partie au moins de la variation échappe aux facteurs climatiques primordiaux que sont la température et l'alternance des saisons sèches et pluvieuses. Cette indépendance autorise à penser que la variation des espèces planctoniques, envisagée dans son cadre le plus général, est liée à une gamme étendue de causes inductrices qui ne sont pas nécessairement interdépendantes. Suivant les caractères génotypiques de chaque espèce, suivant aussi leur distribution géographique, ce sont tantôt l'un, tantôt l'autre des facteurs impliqués qui prennent le pas sur les autres et agissent alors de façon prépondérante. Le terme « cyclomorphose » introduit à l'époque où l'on croyait à la dépendance de la variation morphologique et du cycle alternant des générations parthénogénétiques et sexuées nous paraît donc trop restrictif. Avec RUTTNER-KOLISKO (1949), nous pensons que le terme « variation temporelle » (Temporale Variationen) recouvre mieux l'ensemble et l'universalité des faits observés dans ce domaine.

4. Dans la série des intermédiaires qui réunissent les phénotypes extrêmes, on identifie aisément d'abord la « variété » *hamatus*, ensuite la « variété » *lyratus* proposées par LEMMERMANN. Notre étude montre clairement que ces noms ne désignent rien d'autre qu'une expression écophénotypique fugace de l'espèce. Elles ne constituent donc pas de réelles entités infrasécifiques, au sens où l'entend la Systématique moderne. Si ces noms devaient être conservés, il faudrait les qualifier simplement de « forme », terme neutre sans valeur taxinomique.

CONCLUSIONS GENERALES

Trois lacs artificiels du Haut-Katanga, compris entre 10 et 11° de latitude sud ont été étudiés pendant deux années consécutives au point de vue de leur synécologie. Ces trois lacs diffèrent notamment par leur bassin d'alimentation, la morphométrie de leur cuvette, leur âge et leur mode d'exploitation. Un examen superficiel permettait cependant de douter que ces « retenues » d'eau, de faible profondeur et d'origine relativement récente, auraient déjà atteint le statut de milieu lacustre proprement dit.

En comparant les eaux des affluents principaux, en amont, à celles de la zone d'inondation aux points de vue du régime des crues et des décrues, du cycle thermique annuel, de la stratification et de la composition chimique, nous avons apporté la preuve que les eaux des rivières « barrées » séjournent suffisamment longtemps dans les cuvettes pour y acquérir les caractères écotopiques et biocoenotiques d'eaux stagnantes. En fait, ces milieux artificiels se sont révélés très comparables aux lacs naturels de la région, notamment au lac Upemba dont VAN MEEL (1953) a donné une monographie détaillée :

- les crues et les décrues suivent un rythme aussi régulier et aussi continu que dans un lac naturel possédant un affluent et un effluent,
- le cycle thermique annuel est, dans les trois lacs artificiels, superposable à celui des lacs compris sous les mêmes latitudes, au nord et au sud de l'Equateur,
- les biocoenoses des lacs artificiels sont constituées à partir des mêmes espèces que celles peuplant les lacs naturels africains et la biomasse planctonique est du même ordre de grandeur.

Bien qu'artificiels et d'origine récente, tous trois ont donc acquis le statut écologique d'écosystème lacustre.

* * *

Dans la retenue de la Lufira, l'exploitation industrielle des réserves d'eau provoque irrégulièrement des bouleversements profonds de l'économie lacustre, lorsque les saisons des pluies accusent de trop grands déficits. A cause de la morphométrie de la cuvette, fort inhabituelle

pour un réservoir hydroélectrique, tout abaissement du niveau du plan d'eau supérieur à 1,5 m. découvre brutalement d'énormes superficies. Ces boues humides sont immédiatementensemencées par les graines des végétaux palustres, très abondants sur toute la périphérie du lac. Ces plantes sont capables de survivre à la crue et, certaines années, le plan d'eau est couvert à 90-95 % de prairies et d'îlots de végétation flottante. L'étude continue de la retenue pendant une phase de régression des végétaux, complétée par des observations au contact direct des prairies flottantes nous ont permis de préciser le rôle et l'importance de ce facteur écologique exogène à différents niveaux de l'économie lacustre :

a. — Influence des plantes sur la composition chimique des eaux

La décomposition « in situ » des prairies flottantes accroît considérablement les quantités de diverses substances à caractère réducteur et entraîne corrélativement un déplacement du pH vers son point de neutralité. Ces réactions se déroulent principalement dans les couches superficielles où se fait normalement la photosynthèse des algues planctoniques. Des mesures journalières de la productivité primaire (sous forme d'oxygène libéré) montrent que, pendant plusieurs mois, les processus de dégradation entrent localement en compétition avec les processus de production. Dans tout le lac, la prolifération des plantes et leur dégradation ultérieure sont ainsi à l'origine d'un cycle de pollution à long terme, entièrement indépendant des facteurs saisonniers. Il est capable de masquer le cycle à court terme produit par les deux proliférations annuelles du phytoplancton.

Finissant par se déposer sur le fond, les plantes mortes accroissent considérablement la masse des sédiments organiques. La dégradation de ces dépôts maintenus, de surcroît, à haute température toute l'année, provoque la désoxygénation immédiate des couches profondes, dès que les eaux se stratifient thermiquement. Alors que dans les lacs tempérés l'influence des sédiments se fait sentir sur quelques centimètres, dans les lacs équatoriaux et tropicaux peu profonds leur action s'étend sur plusieurs mètres. Le bilan se solde par un accroissement du volume de la zone tropholytique aux dépens de celui de la zone trophogène.

b. — Influence des plantes sur la biocoenose héléoplanctonique

L'accumulation des îlots flottants en certains endroits du lac peut amener l'élimination de la plupart des algues et des animaux pélagiques

auxquels se substituent des éléments de la flore et de la faune littorales. Cette association est peut-être plus variée en espèces mais elle est considérablement plus pauvre en individus.

Le déplacement des prairies flottantes et la pollution du milieu combinent aussi leurs effets pour modifier la répartition horizontale de plusieurs espèces de l'héléoplancton. La composition qualitative du plancton qui parvient à se maintenir dans les régions les plus polluées est ainsi appauvrie. Il apparaît que les Cladocères sont beaucoup plus sensibles à cette situation que les Copépodes Cyclopidés et les Rotifères.

En plus de ses effets sur la composition qualitative, la putréfaction des plantes provoque également une diminution quantitative du plancton. Nous avons pu estimer que le nombre d'animaux par dm^2 de surface est de deux à trois fois plus faible que celui mesuré dans des conditions plus normales.

c. — Influence des plantes sur la morphologie des espèces

Les effets de la décomposition des plantes sur l'économie du lac peuvent être suivis jusqu'au niveau des expressions phénotypiques de la morphologie de certaines espèces. Nous l'avons vérifié sur le Rotifère *Brachionus falcatus* ZACHARIAS. Chez ce brachion, la longueur relative des épines qui prolongent sa lorica est d'autant plus faible que les eaux sont plus altérées par la putréfaction des plantes. Par le biais de cette étude morphométrique, nous avons pu prouver que la pollution crée, à l'intérieur de l'écosystème, des barrières écologiques fragmentant les populations sympatriques d'une même espèce en écophénotypes aussi distincts que s'ils provenaient de milieux géographiquement isolés.

* * *

Le zooplancton des lacs artificiels est directement comparable à celui des lacs naturels voisins. Il est constitué d'espèces tropicales et équatoriales, particulièrement nombreuses parmi les Copépodes. Il comprend également une proportion importante d'espèces cosmopolites, ces dernières représentent même plus de la moitié des Rotifères identifiés jusqu'à l'échelon spécifique.

Les caractères physiographiques des trois lacs artificiels conditionnent indiscutablement la structure de leur biocoenose zooplanctonique. Dans la retenue du Lualaba, la plus profonde, les Copépodes représentent, en moyenne, plus de la moitié de la biocoenose et les Cladocères

le quart de celle-ci. Parmi les Rotifères, les différentes espèces du genre *Brachionus* constituent seulement 15 % de cette faunule. Dans les deux lacs de la Lufira, moins profonds, ces mêmes espèces de *Brachionus* représentent, au contraire, 70 % des Rotifères présents et ceux-ci constituent, en moyenne, la moitié du nombre des animaux recensés dans les récoltes. Ces indices faunistiques permettent de classer le plancton des deux lacs de la Lufira dans l'association héléoplanctonique, caractéristique des eaux libres des lacs peu profonds ou des grands étangs. Le zooplancton de la retenue du Lualaba tend incontestablement vers un limnoplacton, caractéristique des lacs profonds.

A l'inverse de ce qui s'observe généralement dans les lacs et plus encore dans les étangs des régions tempérées, la composition relative du zooplancton ainsi que le nombre total d'animaux/dm² varient dans les limites remarquablement étroites. Cette stabilité est la conséquence du rôle très secondaire que les conditions climatiques impriment aux milieux.

a. — Homogénéité de la structure biocoenotique en fonction du temps

En dépit des variations très régulières de l'état thermique des eaux, la différence entre les températures extrêmes est au maximum de 10° C. En outre, la durée de la période où les eaux sont les plus froides est tout au plus d'un mois. L'analyse simultanée de la phénologie et de la reproduction des espèces planctoniques les plus représentatives de chaque biocoenose prouve que, dans ces conditions, toutes peuvent vivre et se multiplier sans interruption. Les espèces cosmopolites mais sténothermes d'eau chaude, qui sont cycliques sous les latitudes tempérées, deviennent par conséquent pérennes dans les eaux tropicales, au même titre que les espèces eurythermes et celles typiquement tropicales. L'analyse démographique des populations de Copépodes, effectuée de mois en mois, a montré que les proportions de nauplii et de metanauplii restent constamment élevées et peu variables. Ces constatations confirment celles faites par d'autres auteurs dans d'autres lacs africains. Elles suggèrent que, dans les milieux tropicaux, la durée des stades de croissance des animaux n'est guère modifiée par les changements de saisons alors qu'elle subit, au contraire, de fortes variations saisonnières dans les régions tempérées.

b. — Variations limitées du nombre total d'animaux/dm²

Dans les trois lacs artificiels, le nombre total d'animaux/dm² varie

tout au plus dans un rapport de 4,5, si l'on fait abstraction des nombres mesurés pendant la période de pollution de la retenue de la Lufira. Dans les grands lacs africains, comme ceux de la Rift Valley, le « standing crop » est conditionné principalement par la stratification et les brassages de la masse lacustre et varie dans des proportions beaucoup plus étendues. Dans les trois lacs katangais, les brassages ont également un effet stimulant mais de courte durée. La circulation des eaux ne semble d'ailleurs pas indispensable pour provoquer l'accroissement du « standing crop ». Ainsi, dans la retenue de la Lufira, les populations zooplanctoniques les plus nombreuses ont été observées en pleine saison des pluies alors que les eaux manifestaient une tendance très nette à se stratifier. Des faits analogues ont été observés dans plusieurs lacs amazonéens peu profonds. Ils ont été expliqués par les apports allochtones amenés par les affluents. Dans les lacs profonds, le débit des affluents est comparativement petit par rapport au volume lacustre et leurs apports ne compensent pas la raréfaction progressive des éléments nutritifs qui se manifeste dans la zone trophogène. Dans les milieux peu profonds, le débit des affluents est au contraire comparativement grand par rapport au volume de la cuvette lacustre, de sorte que les apports allochtones peuvent suppléer et même accroître les sels nutritifs nécessaires au phytoplancton d'abord, au zooplancton ensuite. L'absence de stratification réellement importante des sels dissous, constatée dans les trois retenues, plaide incontestablement en faveur de cette interprétation. Ce problème exige cependant de nouvelles recherches. Dans cet ordre d'idée, une étude des lacs Moëro et Bangweulu mériterait d'être entreprise, d'autant mieux que, par plusieurs caractères physiographiques, ces lacs naturels rappellent assez bien la retenue de la Lufira.

Dans les écosystèmes lacustres peu profonds des régions intertropicales, la dynamique des populations planctoniques et, corrélativement, la productivité biologique sont donc très peu influencées par le rythme des facteurs saisonniers. D'autres facteurs écologiques peuvent cependant rompre cette apparente harmonie. La retenue de la Lufira constitue un exemple particulièrement démonstratif du rôle joué par le développement de la végétation palustre riveraine, provoqué artificiellement par un mode d'exploitation qui s'inscrit en marge des phénomènes biologiques lacustres.

* * *

Dans la classification des types lacustres proposée par THIENEMANN,

les trois lacs artificiels se classent indiscutablement dans la catégorie des eaux eutrophes, à forte production biologique. Dans cette optique, la retenue de la Lufira, assimilable à un étang de grande superficie, est certainement la plus productive, dans la mesure où son plan d'eau est maintenu entre des limites raisonnables.

Il se fait que le lac de Mwadingusha — comme aussi les deux autres réservoirs hydroélectriques — non seulement est exploité aux fins de production d'énergie électrique mais est aussi le siège d'importantes pêcheries. Nous avons précisé ailleurs (GOORTS, MAGIS et WILMET, 1961 ; MAGIS, 1961 b) les conditions qui devaient être réunies pour exploiter rationnellement ce niveau de la pyramide écologique de l'écosystème. Or toute la vie et la productivité de ce lac artificiel peu profond sont coordonnées par le rapport entre la masse des pluies et la demande d'eau par l'industrie, bien plus qu'elles ne sont conditionnées par les facteurs climatiques. C'est l'Homme qui, en définitive, accélérera — à ses dépens — ou retardera — à son profit — l'évolution de cet écosystème situé à la limite entre l'étang et le marécage.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- AHLSTROM, E. H., 1940, *Bull. am. Mus. Nat. Hist.*, 77, 143-184.
- AMREN, H., 1964a, *Zool. Bidr.*, Uppsala, 36, 161-191.
- AMREN, H., 1964b, *Zool. Bidr.*, Uppsala, 36, 193-208.
- BAAS BECKING, L.G.M., 1934, *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. Den Haag
- BALDI, E., 1951, *Assoc. int. Limn. théor. et appl.*, 11, 35.
- BEAUCHAMP, P. de, 1947, *C. R. Soc. Biogéogr.* n° 208, 40-43.
- BEAUCHAMP, P. de, 1952, *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 234, 573-575.
- BEAUCHAMP, P. de, 1952b, *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 235, 1355-1357.
- BEAUCHAMP, P. de, 1965, in GRASSE, P. P., *Traité de Zoologie*, IV (fasc. III), 1225-1379, Masson, Paris.
- BERG, K., 1934, *Biol. Rev.* 9, 139-174.
- BETTE, R., 1931. *Bull. Scéances Inst. r. Colon. belge*, 526-544.
- BOURGUIGNON, P., STREEL, M., CALEMBERT, J., 1960, *Prospection pédo-botanique des plaines supérieures de la Lufira (Ht. Katanga)*. FULREAC, Université de Liège, éd.
- BRAUN, P., 1952, *Schweiz. Z. Hydrol.* 14, 1-128.
- BROOKS, J. L., 1946, *Ecol. Monogr.* 16, 409.
- BROOKS, J. L., 1947, *Proc. nat. Ac. Sc. Washington*, 33, 141.
- BUCHNER, H., MULZER, F., RAUH, F., 1957, *Biol. Zentralbl.* 76, 289-315.
- CARLISLE, P. et PITMAN, W. J., 1961, *Nature*, 190, 827-828.
- DAMAS, H., 1954, *Mém. (in 8°) Inst. r. colon. belge (sect. Sc. nat. et méd.)* 24, 1-116.
- DAMAS, H., 1955, *Mém. (in 8°) Ac. r. Sc. Colon. (classe Sc. nat. et méd.)* n. s. 1, 1-67.
- DAMAS, H., 1957, in *Mission scientifique interdisciplinaire d'étude du Haut-Katanga*. FULREAC, Liège, 26-33.
- DAMAS, H., 1964, *Verh. int. Verein. Limnol.* 15, 128-138.
- DAMAS, H., MAGIS, N., et NASSOGNE, A., 1959, *Bull. trim. Centre ét. probl. soc. ind. (CEPSI)*. Elisabethville, 46, 1-49.
- DANSEREAU, F., 1957, *Biogeography. An Ecological perspective*. Ronald Press Company, New-York.
- DUBOIS, J. Th., 1958, *Hydrobiol.*, 10, 215.
- DUSSART, B., 1966, *Limnologie. L'étude des eaux continentales*. Gauthier-Villars, Paris.
- DUVIGNEAUD, P. et collaborateurs, 1962, *Documentation n° 23 du Secrétariat général de la réforme de l'Enseignement moyen*. Min. Educ. Nat. et Cult., Bruxelles.
- EDMONDSON, W. T., 1945, *Ecol. Monogr.* (Durham), N. C., 15, 141-172.
- EVENES, E., 1949, *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 41, 233 et 42, 1.

- GILBERT, J. J., 1966, *Science*, 151, 1234-1237.
- GILLARD, A., 1957, *Natuurwet. Tijdsch.*, 38, 113-141.
- GOORTS, P., MAGIS, N., WILMET, J., 1961, Les aspects biologiques, humains et économiques de la pêche dans le lac de Barrage de la Lufira. FULREAC, Univ. de Liège.
- GOUSSEF, G., 1952, *Vie et Milieu*, 3, 113-135.
- HARDING, D., 1961, *Nature*, 191, 119-121.
- HARDING, D., 1964, *Ass. intern. Limn. théor. et appl.* 15, 139-149.
- HARTMANN, O., 1920, *Arch. f. Hydrobiol.* 12, 209-310.
- HUTCHINSON, G. E., 1957, *A treatise on Limnology*, vol. 1, J. Wiley and Sons, New-York.
- HUXLEY, J., 1962, *Endeavour*, 21, 98-107 (éd. française).
- ILES, T. D., 1960, *Ann. rep. Joint Fish. Res. Org.* n° 9 (1959), 9-11.
- JACOBS, J., 1961, *Arch. f. Hydrobiol.*, 58, 7-71.
- JENNINGS, H. S. et LYNCH, R. S., 1928a, *J. exp. Zool.* 50, 345.
- JENNINGS, H. S. et LYNCH, R. S., 1928b, *ibid.* 51, 339.
- KISS, R., 1959, *Fol. Scient. Afr. Centr.* 5, 78-80.
- KUFFERATH, J., 1951, *Bull. Inst. r. Sc. Nat. Belgique*, 27, n° 43, 44 et 45.
- LELOUP, E., 1952, in Exploration hydrobiologique du lac Tanganika (1946-47). *Inst. r. Sc. nat. Belgique*, 1, 70.
- LIEDER, U., 1951, *Naturwissensch.* 38, 39-44.
- LIETAR, J., 1956, *Ann. Soc. belge Méd. trop.* 36, 919-1036.
- LINDBERG, H., 1951, in Exploration Parc nat. Upemba (Mission G. F. de Witte, 1946-49). *Inst. Parcs nat. Congo belge*, Bruxelles, 2, 1-13.
- LISON, L., 1958, *Statistique appliquée à la biologie expérimentale*. Gauthier-Villars, Paris.
- LIVRE DE L'EAU, 1954, vol. I. C.B.E.D.E., édit. Liège.
- MAGIS, N., 1961a, Nouvelle contribution à l'étude hydrobiologique des lacs de Mwadingusha, Koni et N'Zilo. FULREAC, Université de Liège.
- MAGIS, N., 1961b, La pêche dans les lacs de retenue de Koni et de N'Zilo I. FULREAC, Université de Liège.
- MAGIS N., 1962a, *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 47, 38-84.
- MAGIS, N., 1962b, *Ann. Soc. r. Zool. Belgique*, 92, 153-169.
- MAUCHA, R., 1932, *Hydrochemische Methoden in der Limnologie (Die Binnengewässer, XII)*, E. Schweizerbart, édit. Stuttgart.
- MORTIMER, C. H., et MOORE, W. H., 1953, *Assoc. int. Limnol. théor. et appl., communic.* n° 2.
- PIROCCHI, L., 1949, *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 5, 257.
- POURRIOT, R., 1960, *Hydrobiol.* 16, 309-322.
- POURRIOT, R., 1964, *Bull. Soc. zool. France*, 89, 555-561.
- POURRIOT, R., 1965, *Vie et Milieu*, suppl. n° 21, 1-224.

- RAVERA, O., 1954, *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 8, 109-150.
- ROBERT, M., 1956, Géologie et Géographie du Katanga y compris l'étude des ressources et de la mise en valeur, U.M.H.K. édit. Bruxelles.
- RUTTNER, F., 1940, *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 23, 1-287.
- RUTTNER, F., 1931, *Arch. f. Hydrobiol.*, Suppl. 8, 197-454.
- RUTTNER, F., 1952, *Arch. f. Hydrobiol.*, Suppl. 21, 1-274.
- RUTTNER, F., 1953, *Fundamentals of Limnology*. Univ. of Toronto Press, Toronto.
- RUTTNER-KOLISKO, A., 1949, *Hydrobiol.*, 1, 425-468.
- RUWET, J. C., 1961, Contribution à l'étude des problèmes piscicoles du lac de retenue de la Lufira, FULREAC, Université de Liège.
- RUWET, J. C., 1963, *Bull. Soc. r. Sc. Liège*, 32, 516-528.
- SIEMINSKA, J., 1952, *Mem. Ac. Sc. Cracovie*, 18, 1-109.
- SMYLY, W. J. P., 1962, *Crustaceana*, 4, 273-280.
- SRAMEK-HUSEK, R., 1956, *Arch. f. Hydrobiol.* 51, 376-390.
- STANKOVIC, S., 1960, The balkan lake Ohrid and its living world. (Monographiae biologicae, IX) W. Junk, Den Haag.
- THIENEMANN, A., 1925, Die Binnengewässer Mitteleuropas. Vol. I, E. Schweizerbart éd. Stuttgart.
- THOMASSON, K., 1960, *Nov. Act. reg. soc. sc. Upsal.* (Ser. IV), 17, 1-43.
- TONOLLI, V., 1949, *Memor. Ist. it. Idrobiol.* 5, 191-208.
- VAN MEEL, L., 1953, in « Exploration Parc Nat. Upemba », (Mission G. F. de Witte, 1946-49). *Inst. Parcs Nat. Congo Belge*, 9, 1-190.
- VERBEKE, J., 1957, in « Exploration hydrobiologique des lacs Kivu, Édouard et Albert (1952-54) », *Inst. r. Sc. nat. Belgique*, 3, 1-177.
- VINCKE, I., 1959, *Riv. Parassitol.*, 20, 423-434.
- WAGLER, E., 1936, *Arch. f. Hydrobiol.*, 30, 505.
- WELCH, P. S., 1948, *Limnological methods*. The Blakiston Company, Philadelphia.
- WELCH, P. S., 1952, *Limnology*, (Sd. édit.) Mac Graw-Hill Book Company, New-York.
- WESTLAKE, D. F., 1963, *Biol. Rev.*, 478, 385-425.
- WIERZBICKA, M., 1962, *Polsk. Arch. Hydrobiol.*, 10, 215-229.
- YOSHIMURA, S., 1936, *Jap. J. Astron. Geophys.*, 30, 61.
- ZACCHARIAS, O., 1898, *Zool. Anz.* 31, 24.

ANNEXES

ANNEXE I

DONNÉES QUANTITATIVES SUR LE ZOOPLANCTON

(« standing crop »)

Tableau 1 : lac de retenue de Mwadingusha

Tableau 2 : réservoir de Koni

Tableau 3 : lac de retenue de N'Zilo I

TABLEAU 1

Lac de Mwadingusha : nombre d'animaux planctoniques par dm² de surface.

	Nombre total	Rotifères		Cladocères		Copépodes		Phytoplancton
		abs.	rel. (%)	abs.	rel. (%)	abs.	rel. (%)	
<i>Réchauffement</i>								
07.X.57 (s.s.)	7.967	4.474	56,3	105	1,3	3.388	42,5	D. Synedra (3)
21.XI.57 (s.p.)	8.108	2.534	31,3	59	0,7	5.515	68,0	id. (3)
<i>Constance thermique</i>								
07.XII.57 (s.p.)	10.061	6.089	50,5	35	0,4	3.937	39,1	id. (2)
08.I.58 (s.p.)	12.544	6.390	50,9	26	0,3	6.128	48,8	id. (2)
22.II.58 (s.p.)	20.545	7.443	36,2	539	2,9	12.509	60,9	id. (2)
05.IV.58 (s.p.)	7.663	7.291	95,1	149	1,9	223	2,9	C. Lyngbia (4)
27.IV.58 (fin s.p.)	13.788	7.994	58,0	66	0,5	5.728	41,5	id. (3)
<i>Refroidissement</i>								
22.V.58 (s.s.)	42.093	29.173	69,3	1.158	2,8	11.762	27,9	D. Synedra (3)
21.VI.58 (s.s.)	24.240	9.867	40,7	2.699	11,1	11.674	48,2	id. (4)
26.VII.58 (s.s.)	18.266	4.300	23,5	4.573	25,0	9.393	41,4	{ D. Synedra (2) D. Melosira (2)
<i>Réchauffement</i>								
30.VIII.58 (s.s.)	27.280	8.798	32,2	5.088	18,6	13.394	49,1	C. Microcystis (4)
28.X.58 (s.p.)	13.773	4.840	35,1	3.340	24,3	5.593	40,6	{ C. Microcystis (3) C. Anaboena (3)
26.XI.58 (s.p.)	45.747	16.672	36,4	6.467	14,1	22.608	49,4	C. Microcystis (4)
<i>Constance thermique</i>								
27.XII.58 (s.p.)	58.986	25.969	44,0	14.125	24,0	18.892	32,0	{ C. Microcystis (2) D. Synedra (2)
20.I.59 (s.p.)	51.388	24.198	47,1	4.114	8,0	23.076	44,9	D. Synedra (4)
28.II.59 (s.p.)	60.072	24.942	41,5	9.538	15,9	25.592	42,6	C. Microcystis (4)
09.v.59 (fin s.p.)	21.131	11.625	55,0	1.188	5,6	8.138	38,5	id. (2)
<i>Réchauffement</i>								
18.VIII.59 (s.s.)	43.348	21.310	49,2	9.659	22,3	12.379	28,5	id. (5)

TABEAU 2

Lac de Koni : nombre d'animaux planctoniques par dm² de surface.

	Nombre total	Rotifères		Cladocères		Copépodes		Phytoplancton
		abs.	rel. (%)	abs.	rel. (%)	abs.	rel. (%)	
<i>A. Constance thermique</i>								
24.III.58 (s.p.)	20.624	10.051	48,75	647	3,15	9.926	48,1	C. Lyngbia (3)
25.IV.58 (fin s.p.)	17.992	11.257	62,6	364	2,0	6.371	35,4	D. Synedra (5)
<i>B. Refroidissement</i>								
23.V.58 (s.s.)	24.451	15.942	65,2	723	3,0	7.786	32,0	id. (5)
20.VI.58 (s.s.)	28.353	17.883	63,1	698	2,5	9.772	34,4	id. (5)
<i>C. Réchauffement</i>								
29.VIII.58 (s.s.)	20.639	4.393	21,3	4.371	21,1	11.875	57,6	{ D. Synedra (4) C. Microcystis (4)
04.X.58 (s.s.)	29.148	24.780	85,0	1.898	6,5	2.470	8,5	{ C. Microcystis (4) D. Synedra (3)
27.X.58 (s.s.)	11.623	4.432	38,1	2.413	20,8	4.788	41,1	{ D. Melosira (3) C. Microcystis (3)
28.XI.58 (s.p.)	22.863	11.346	49,8	4.844	21,2	6.613	29,0	{ D. Melosira (5)
<i>D. Constance thermique</i>								
01.II.59 (s.p.)	16.165	10.004	61,9	1.383	8,6	4.778	29,5	{ D. Synedra (4) C. Microcystis (4)
27.II.59 (s.p.)	23.118	6.583	28,5	4.791	20,7	11.744	50,8	{ C. Microcystis (4) D. Melosira (4)
27.III.59 (s.p.)	27.784	19.516	70,2	3.216	11,6	5.052	18,2	
<i>E. Refroidissement</i>								
25.V.59 (s.s.)	28.363	18.665	65,8	2.396	8,5	7.302	25,7	{ D. Melosira (4) C. Microcystis (4)
<i>F. Réchauffement</i>								
24.VIII.59 (s.s.)	25.892	14.681	56,7	5.383	20,8	5.828	22,5	{ D. Melosira (5) C. Microcystis (5)

TABLEAU 3

Lac de N'Zilo I : nombre d'animaux planctoniques par dm² de surface.

	Nombre total	Rotifères		Cladocères		Copépodes		Phytoplancton
		abs.	rel. (%)	abs.	rel. (%)	abs.	rel. (%)	
A. <i>Constance thermique</i>								
03.III.58 s.p.)	15.395	2.716	17,6	4.221	27,4	8.458	55,0	D. Melosira (5)
30.IV.58 (fin s.p.)	8.165	954	11,8	2.760	34,2	4.451	54,0	D. id. (4)
B. <i>Refroidissement</i>								
30.V.58 (s.s.)	13.608	2.659	19,5	1.869	13,7	9.080	66,7	C. Microcystis (5)
05.VII.58 (s.s.)	26.619	5.483	20,6	2.704	10,2	18.432	69,2	C. id. (5)
brassage total								
30.VII.58 (s.s.)	15.443	3.098	20,1	2.987	19,3	9.358	60,6	C. id. (5)
C. <i>Réchauffement</i>								
03.IX.58 (s.s.)	22.756	3.680	16,2	2.338	10,3	16.738	73,5	C. id. (5)
30.IX.58 (fin s.s.)	15.265	4.340	28,4	3.618	23,7	7.307	47,9	C. id. (4)
D. <i>Constance thermique</i>								
03.XII.58 (s.p.)	9.415	975	10,3	773	8,2	7.667	81,5	{ C. id. (5) D. Melosira (4)
06.I.59 (s.p.)	20.955	4.353	20,8	6.837	32,6	9.765	46,6	C. Microcystis (5)
07.III.59 (s.p.)	11.928	7.728	64,8	819	6,9	3.381	28,3	C. id. (5)
E. <i>Refroidissement</i>								
05.VI.59 (s.s.)	9.479	2.289	24,1	4.001	42,2	3.189	33,7	C. Microcystis (5)
28.VII.59 (s.s.)	32.846	8.114	25,7	15.944	48,5	8.788	26,8	C. id. (5)
brassage total								
F. <i>Réchauffement</i>								
02.IX.59 (s.s.)	15.204	5.508	36,2	3.991	26,3	5.705	37,5	C. id. (5)

ANNEXE II

VALEUR STATISTIQUE DE L'ÉCHANTILLONNAGE (TESTS DU χ^2)

LAME n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	TOTAL
N'ZILO, 30.7.58 filet n° 12											
Nombre total	7	10	10	15	11	9	17	15	12	11	117
sujets « petits »	2	2	1	5	2	3	3	5	3	2	28 (23,9 %)
sujets « grands »	5	8	9	10	9	6	14	10	9	9	89 (76,1 %)
χ^2	0,08	0,08	1,07	0,73	0,20	0,44	0,37	0,73	0,01	0,02	3,91
N'ZILO, 30.7.58 filet n° 20											
Nombre total	7	3	5	6	2	3	8	3	3	2	42
sujets « petits »	2	1	3	1	0	0	4	0	2	2	15 (35,7 %)
sujets « grands »	5	2	2	5	2	3	4	3	1	0	27 (64,3 %)
χ^2	0,15	0,01	1,28	0,95	1,11	1,67	0,71	1,67	1,25	3,60	12,4
KONI, 22.4.58 filet n° 12											
Nombre total	39	38	32	27	21	—	—	—	—	—	157
sujets « petits »	7	6	5	4	1	—	—	—	—	—	23 (14,65 %)
sujets « grands »	32	32	27	23	20	—	—	—	—	—	134 (85,35 %)
χ^2	0,34	0,04	0,02	0,01	1,64	—	—	—	—	—	2,04
KONI, 22.4.58 filet n° 20											
Nombre total	36	45	42	61	44	—	—	—	—	—	228
sujets « petits »	3	6	7	14	6	—	—	—	—	—	36 (15,8 %)
sujets « grands »	33	39	35	47	38	—	—	—	—	—	192 (84,2 %)
χ^2	0,69	0,20	0,02	2,35	0,15	—	—	—	—	—	3,41
KONI, 17.6.58 filet n° 12											
Nombre total	5	5	7	5	8	6	7	9	8	8	68
sujets « petits »	2	3	3	1	5	2	4	2	2	3	27 (39,7 %)
sujets « grands »	3	2	4	4	3	4	3	7	6	5	41 (60,3 %)
χ^2	0,19	0,86	0,05	0,81	1,74	0,10	0,89	1,12	0,72	0,01	6,47
KONI, 18.12.57 filet n° 20											
Nombre total	13	10	14	13	14	14	13	16	—	—	107
sujets « petits »	5	6	9	6	11	5	6	8	—	—	56 (52,4 %)
sujets « grands »	8	4	5	7	3	9	7	8	—	—	51 (47,6 %)
χ^2	1,00	0,23	0,80	0,20	3,86	1,55	0,20	0,03	—	—	7,87

Valeurs critiques du χ^2 au seuil de probabilité de 5 % : 1 D(egré) L(iberté) : 3,84 ;
5 D. L. : 11,07 ; 8 D. L. : 15,51 ; 10 D. L. : 18,31 (LISON, 1958, p. 323).

ANNEXE III

DONNEES BIOMETRIQUES SUR LES 16 POPULATIONS DE *B. FALCATUS*
ORIGINAIRES DE L'EXUTOIRE

Tableau 1 : longueurs de la lorica des femelles parthénogénétiques.

Tableau 2 : longueurs des épines lombaires de ces mêmes femelles.

Tableau 3 : longueur relative des épines lombaires.

TABLEAU I

Longueurs de la lorica dans les 16 populations de *B. falcatus* (en u. m.)

Dates	Nombre d'ob- servations	limites des distrib.	moyenne (u. m.)	écart type (u. m.)	coeff. de variation (%)
26.XII.57					
juvén.	77	25-35	30,79	2,21	7,17
fécondes	75	36-44	39,61	2,27	5,74
16.I.58					
juvén.	63	27-35	31,51	2,45	7,78
fécondes	122	35-42	38,31	1,50	3,92
22.II.58					
fécondes	24	27-35	32,02	2,17	6,78
	80	35,5-44	39,40	1,98	5,00
08.III.58					
juvén.	44	27-35	31,86	2,38	7,46
fécondes	49	36-40	38,16	1,15	3,00
12.IV.58					
juvén.	37	28-35	31,37	1,76	5,61
fécondes	65	35,5-40	37,75	1,15	3,05
17.V.58					
juvén.	59	25,5-35	31,65	2,24	7,09
fécondes	89	35,5-41	37,29	1,14	3,07
18.VI.58					
juvén.	28	26-35	31,23	2,44	7,82
fécondes	52	35-41	38,36	1,76	4,58
22.VII.58					
juvén.	31	26-35	31,84	2,87	9,00
fécondes	66	36-42	38,94	1,61	4,13

TABLEAU I (suite)

Dates	Nombre d'observations	limites des distrib.	moyenne (u. m.)	écart type (u. m.)	coeffic. de variation (%)
17.X.58					
juvén.	14	28-35	31,29	2,37	7,58
fécondes	51	36-44	40,76	2,05	5,02
15.XII.58					
juvén.	33	23-35	32,76	2,61	7,98
fécondes	65	36-45	39,49	2,37	6,00
20.I.59					
juvén.	34	23-35	30,97	3,03	9,77
fécondes	87	36-42	39,51	1,66	4,19
28.II.59					
juvén.	25	27-35	32,64	1,99	6,09
f.condes	73	35,5-44,5	39,18	2,17	5,55
27.III.59					
juvén.	30	28-35	32,60	2,02	6,21
fécondes	66	35,5-44	39,83	2,08	5,23
16.V.59					
juvén.	36	26-35	31,49	2,31	7,34
fécondes	60	35,5-47	40,39	2,57	6,37
11.VII.59					
juvén.	36	27-35	31,71	2,08	6,58
fécondes	49	36-45	40,94	2,63	6,43
18.VIII.59					
juvén.	21	28-35	31,81	2,22	6,98
fécondes	63	36-46	41,56	2,33	5,61

TABLEAU 2

Longueurs des épines lombaires dans les 16 populations de *B. falcatus* (en u. m.)

Dates	Nombre d'observations	limites des distrib.	moyenne (u. m.)	écart type (u. m.)	coeffic. de variation (%)
26.XII.57					
juvén.	77	19-33	25,60	2,68	10,48
fécondes	75	29-44,5	36,97	3,96	10,72
16.I.58					
juvén.	63	18-33,5	25,32	4,11	16,25
fécondes	122	31-43	37,52	2,81	7,49
22.II.58					
juvén.	24	19,5-30	25,46	3,16	12,40
fécondes	80	30,5-42,5	35,96	3,02	8,40
08.III.58					
juvén.	44	19,5-33	27,09	3,64	13,45
fécondes	49	32,5-40	36,13	1,73	4,79
12.IV.58					
juvén.	37	24-34,5	28,09	2,82	10,00
fécondes	65	34-44,5	38,15	2,10	5,50
17.V.58					
juvén.	59	21,5-37	29,30	3,61	12,32
fécondes	89	33,5-43,5	38,87	2,11	5,43
18.VI.58					
juvén.	28	19-36	28,70	3,78	13,19
fécondes	52	35,5-44,5	40,42	2,13	5,27
22.VII.58					
juvén.	31	23-37,5	30,18	4,21	14,00
fécondes	66	34-48	41,27	3,07	7,43
17.X.58					
juvén.	14	25,5-35	29,82	3,13	10,50
fécondes	51	35,5-50	44,24	3,65	8,24
15.XII.58					
juvén.	33	21,5-35	30,12	3,91	13,00
fécondes	65	32,5-50	40,35	4,25	10,53

TABLEAU 2 (suite)

Dates	Nombre d'observations	limites des distrib.	moyenne (u. m.)	écart type (u. m.)	coeffic. de variation (%)
20.I.59					
juvén.	34	22-38,5	31,96	4,11	12,85
fécondes	87	38,5-49	44,54	2,80	6,30
28.II.59					
juvén.	25	24-37,5	32,02	3,18	9,90
fécondes	73	36-49,5	42,57	3,10	7,28
27.III.59					
juvén.	30	26-38,5	32,75	3,39	10,35
fécondes	66	34,5-50	44,63	4,55	10,19
16.V.59					
juvén.	36	25,5-38,5	32,61	3,31	10,15
fécondes	60	35,5-57	45,78	4,50	9,80
11.VII.59					
juvén.	36	27,5-40,5	33,89	3,46	10,20
fécondes	49	38-57	47,72	4,25	8,90
18.VIII.59					
juvén.	21	30-40	33,85	2,87	8,50
fécondes	63	38,5-58,5	48,83	2,32	4,75

TABLEAU 3

Longueur relative des épines dans les populations successives de *Br. falcatus* provenant de l'exutoire de la retenue de la Lufira.

Dates des récoltes	immatures		fécondes	
	N ₁	M ₁ (± écart type)	N ₂	M ₂ (± écart type)
26.XII.57	77	0,836 (± 0,061)	75	0,936 (± 0,066)
16.I.58	63	0,797 (± 0,079)	122	0,979 (± 0,059)
22.II.58	24	0,788 (± 0,041)	80	0,911 (± 0,039)
08.III.58	44	0,850 (± 0,063)	49	0,944 (± 0,010)
12.IV.58	37	0,873 (± 0,048)	65	1,010 (± 0,039)
17.V.58	59	0,919 (± 0,064)	89	1,041 (± 0,056)
18.VI.58	28	0,919 (± 0,064)	52	1,050 (± 0,042)
22.VII.58	31	0,941 (± 0,054)	66	1,061 (± 0,052)
17.X.58	14	0,951 (± 0,044)	51	1,083 (± 0,054)
15.XII.58	33	0,921 (± 0,045)	65	1,021 (± 0,053)
20.I.59	34	1,028 (± 0,047)	87	1,128 (± 0,045)
28.II.59	25	0,979 (± 0,052)	73	1,085 (± 0,046)
27.III.59	30	1,001 (± 0,063)	66	1,119 (± 0,053)
16.V.59	36	1,032 (± 0,053)	60	1,131 (± 0,056)
11.VII.59	36	1,069 (± 0,052)	49	1,165 (± 0,053)
18.VIII.59	21	1,067 (± 0,046)	62	1,173 (± 0,046)

ANNEXE IV

DONNEES BIOMETRIQUES SUR LES 6 POPULATIONS DE B. FALCATUS
ORIGINAIRES DU SHANGALELE

Tableau 1 : longueurs de la lorica et des épines lombaires

Tableau 2 : longueur relative des épines lombaires.

TABLEAU 1

Longueurs de la lorica et des épines lombaires (u. m.)

Dates des récoltes	LORICA				EPINES LOMBAIRES			
	N ₁	\bar{M} (± éc. type)	N ₂	\bar{M} (± éc. type)	N ₁	\bar{M} (± éc. type)	N ₂	\bar{M} (± éc. type)
03.I.58	17	30,88 (± 2,42)	17	38,24 (± 2,20)	17	29,59 (± 3,87)	17	43,79 (± 4,24)
11.II.58	11	32,55 (± 2,51)	40	38,35 (± 1,67)	11	32,54 (± 7,50)	40	40,74 (± 3,14)
22.IV.68	21	32,62 (± 2,00)	60	40,95 (± 2,74)	21	31,76 (± 3,55)	60	44,97 (± 5,01)
23.VII.58	29	33,17 (± 1,39)	20	42,20 (± 4,21)	29	33,48 (± 2,37)	20	45,80 (± 5,32)
23.IX.58	38	31,70 (± 2,03)	34	39,00 (± 2,02)	38	33,10 (± 3,85)	34	44,74 (± 4,63)
21.X.58	29	32,57 (± 1,92)	54	39,67 (± 2,48)	29	33,05 (± 2,98)	54	43,19 (± 4,39)

TABLEAU 2

Longueur relative des épines dans quelques populations de *B. falcatus*
provenant du Shangalele

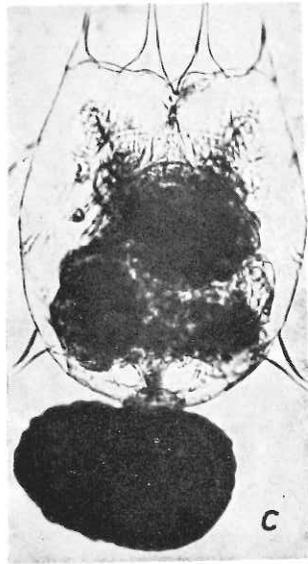
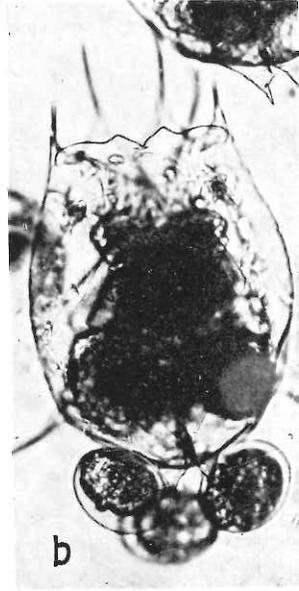
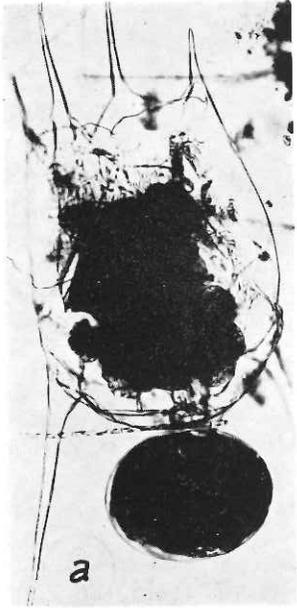
Dates des récoltes	immatures		fécondes	
	N ₁	\bar{M}_1 (± éc. type)	N ₂	\bar{M}_2 (± éc. type)
03.I.58	17	1,047 (± 0,08)	17	1,148 (± 0,110)
11.II.58	11	0,956 (± 0,126)	40	1,068 (± 0,079)
22.IV.58	21	0,975 (± 0,070)	60	1,100 (± 0,082)
23.VII.58	29	1,008 (± 0,055)	20	1,090 (± 0,059)
23.IX.58	38	1,039 (± 0,088)	34	1,147 (± 0,083)
21.X.58	29	1,012 (± 0,066)	54	1,089 (± 0,076)

IMPRIMERIE GEORGE MICHELS, S. A., 6, RUE DE LA PAIX, LIÈGE

IMPRIMÉ EN BELGIQUE

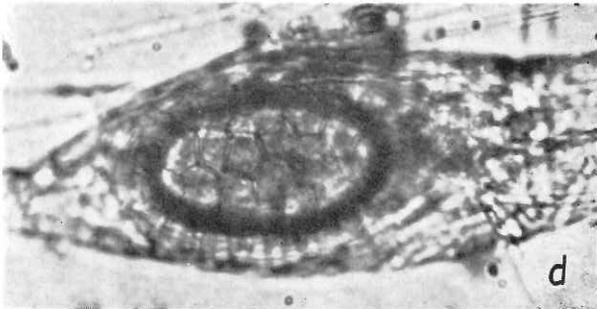
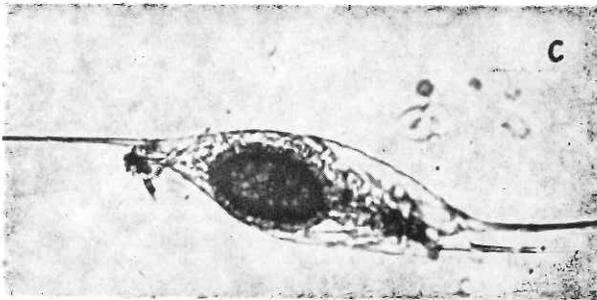
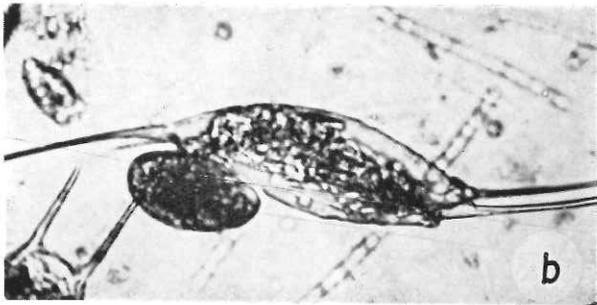
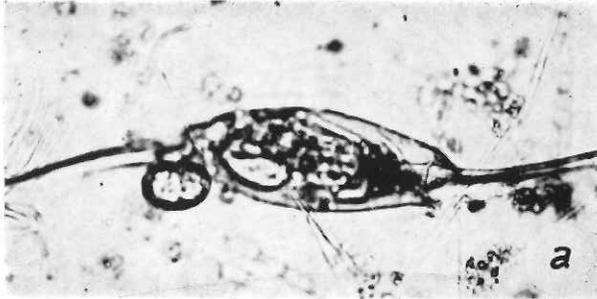
D/1967/0464/1

PLANCHE I



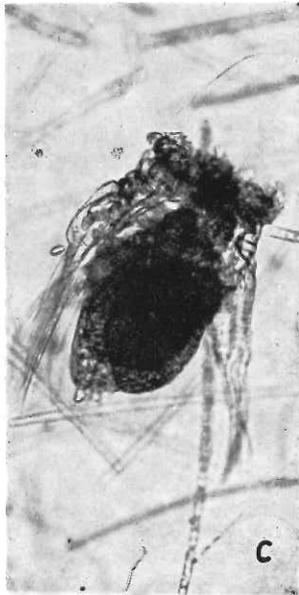
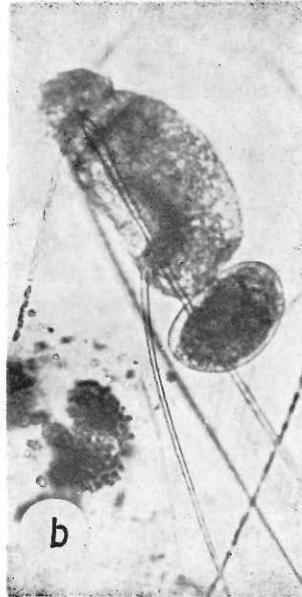
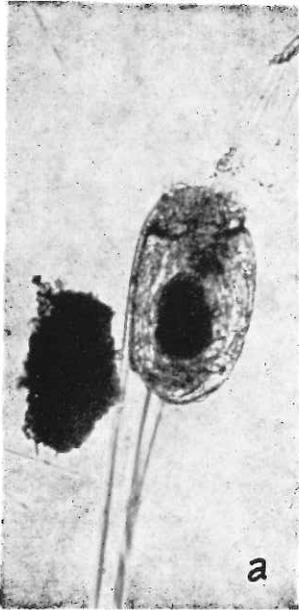
Brachionus calyciflorus PALLAS
a, b. — femelles amictiques ovigères (110 ×)
c. — femelle mictique porteuse d'un œuf durable (110 ×)

PLANCHE II



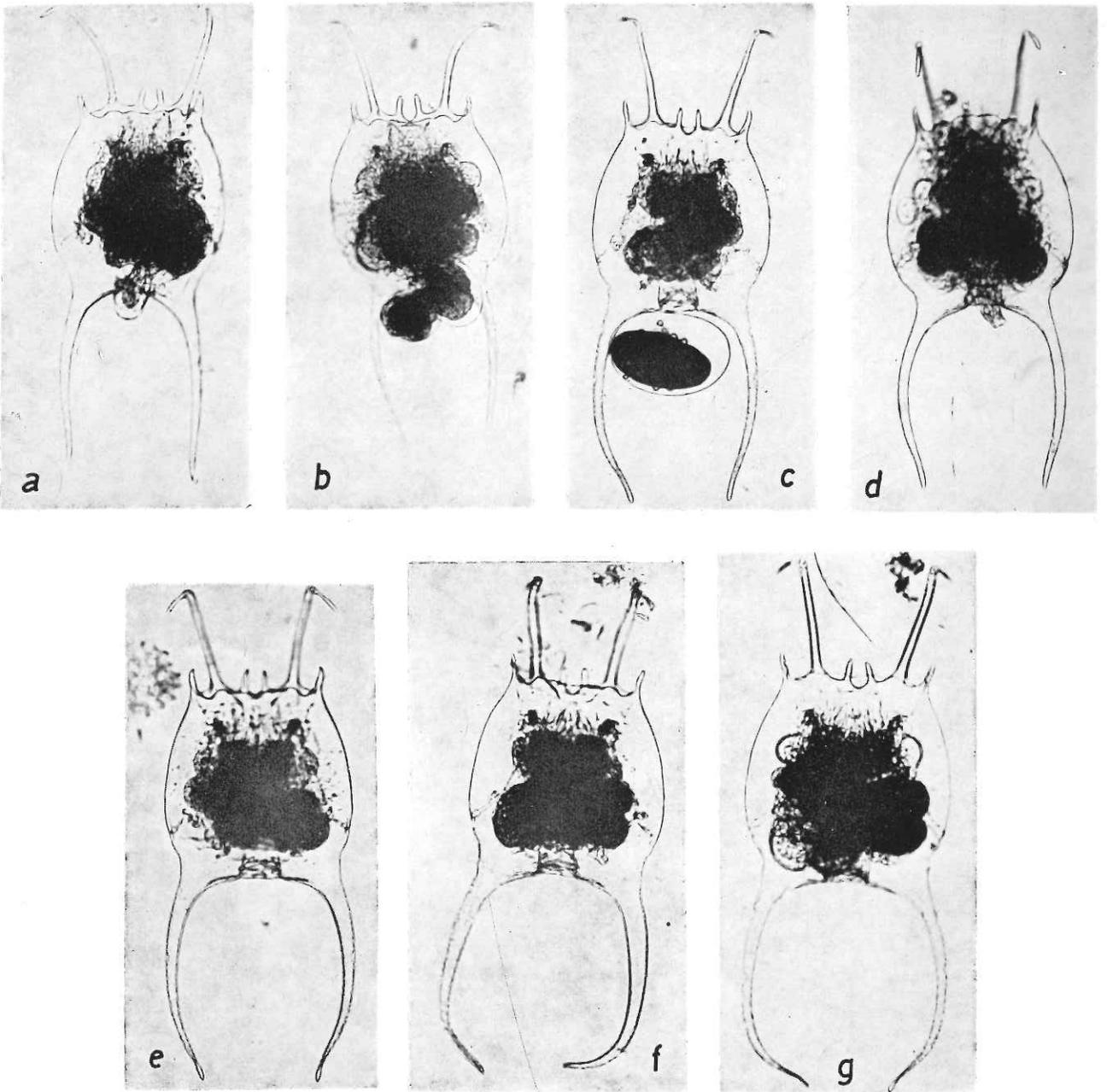
Tetramastix opoliensis ZACHARIAS
a, b. — femelles amictiques (110 ×)
c. — femelle mictique (110 ×)
d. — œuf durable « in utero » (400 ×)

PLANCHE III



Filinia longiseta EHRENBERG
a. — femelle mictique (110 ×)
b. — femelle amictique (id.)
Pedalia sp. (cf. *insulana* HAUER)
c. — femelle mictique (110 ×)

PLANCHE IV



Variations de la longueur et de la courbure des épines lombaires chez
Brachionus falcatus ZACHARIAS (110 ×)

Les individus a et b, à épines droites, sont comparables à ceux observés par
HARTMANN (1920) dans le « Teich » II, en juillet.

Les individus c, d et e, à épines légèrement courbes, peuvent être comparés à ceux
vus par cet auteur dans le « Teich » I, au mois de septembre.

Les individus f et g, à épines franchement courbes, sont semblables à ceux
pêchés dans le même « Teich » I, mais au mois de juillet.