

SECONDE PARTIE

**LES BIOCOENOSES ZOOPLANCTONIQUES,
LEUR STRUCTURE,
LEURS VARIATIONS CHRONOLOGIQUES**

I. INTRODUCTION

Les données rassemblées dans la première partie du travail ont permis de définir les principaux caractères écotopiques des trois lacs artificiels et de déterminer la nature et l'ampleur de leurs variations. L'écosystème ne se définit pas exclusivement par ces critères, que certains écologistes qualifient fort malencontreusement d'« abiotiques ». Il comprend également l'ensemble de tous les organismes producteurs, consommateurs et décomposeurs qui, par leurs liens trophiques et chorologiques agissent et réagissent en permanence avec le milieu et font de lui un système dynamique et fonctionnel.

C'est donc dans le biome des lacs artificiels katangais que nous allons pénétrer, en retenant notre attention sur un de ses échelons constitutifs : les zoocoenoses planctoniques.

Nous définirons d'abord les méthodes qui ont été employées pour étudier le zooplancton, à la fois qualitativement et quantitativement. Nous décrirons ensuite les communautés zooplanctoniques en cherchant avant tout à définir la structure de la biocoenose des trois lacs étudiés. Nous pourrons ainsi dégager les traits communs et les caractéristiques faunistiques des trois milieux.

En guise d'introduction au problème de la productivité biologique des écosystèmes, qui servira de conclusion à cette deuxième partie, nous envisagerons préalablement certains aspects de la dynamique des populations, susceptibles d'aider à comprendre le problème de la productivité.

II. MÉTHODES DE RÉCOLTE ET D'ANALYSE DU ZOOPLANCTON

1. — Récolte du matériel

Les échantillons destinés à l'étude qualitative du zooplancton sont récoltés au filet de soie n° 12 ou n° 20. Les engins utilisés sont de forme cône ; longs de 1,50 m. ils ont un diamètre d'ouverture de 30 cm. et sont terminés par un flacon récolteur amovible.

Lors des pêches, les filets sont traînés lentement derrière l'embarcation pendant une dizaine de minutes, en laissant à leur cable d'attache

un mou d'une vingtaine de mètres. Dans les grands plans d'eau libre, le bateau a suivi d'abord un itinéraire rectiligne qu'il recoupait ensuite deux à trois fois par un parcours en zig-zag.

Une fraction de la pêche est immédiatement isolée en vue d'un examen sur le vivant. Le reliquat est sédimenté dans le flacon de récolte en ajoutant quelques millilitres de liquide de Lugol (solution d'iode ioduré). La conservation ultérieure de l'échantillon est assurée par addition de quelques gouttes de formol concentré.

La récolte quantitative du zooplancton est faite par filtration sur soie à bluter n° 20 de 5 litres d'eau prélevés à la bouteille de RUTTNER. La capacité de celle-ci étant d'un litre, l'opération doit donc être répétée consécutivement cinq fois. Après passage du dernier litre d'eau, le support du filtre est lavé copieusement avec de l'eau filtrée, le morceau de soie en est détaché puis lavé avec précaution dans le tube de récolte à l'aide d'eau filtrée. Le plancton est immédiatement sédimenté par le liquide de Lugol.

L'ensemble de chaque pêche quantitative est constitué de cinq à huit prélèvements de 5 litres effectués entre la surface et le fond. Le choix des niveaux intermédiaires est orienté essentiellement par la courbe des températures dressée au début de la pêche.

Ces récoltes quantitatives, au nombre de 18 dans l'exutoire de la retenue de Mwadingusha et de 13 dans les deux autres lacs, ont été effectuées aux mêmes endroits et à des dates aussi voisines que possible que les prélèvements destinés aux analyses chimiques des eaux. Chaque fois nous les avons complétées par une récolte qualitative aux filets côniques.

Cette méthode est certainement imparfaite et a été plus d'une fois critiquée (DAMAS, 1955) mais elle restait la seule utilisable dans le cadre d'une mission comme la nôtre. Elle a malgré tout le mérite de fournir des chiffres qui permettent d'utiles comparaisons non seulement d'un lac à l'autre, mais aussi aux différentes époques du cycle annuel d'un même écosystème.

2. — Examen microscopique du matériel

Un examen préliminaire sur le vivant est toujours préférable, car de nombreuses espèces, spécialement de Rotifères, se rétractent tellement au moment de la mort qu'elles deviennent méconnaissables. Les animaux sont observés entre lame et lamelle sous le binoculaire. Quatre ou cinq préparations de ce type suffisent habituellement pour fixer la liste des espèces présentes et obtenir une image approximative de leurs proportions

relatives dans l'échantillon. Ces résultats sont ensuite contrôlés par l'examen du matériel fixé.

Le dénombrement des pêches quantitatives s'effectue de la façon suivante. Les tubes de récolte reposent 24 heures en position verticale, de façon à éliminer facilement une partie du liquide surnageant. Le culot est ensuite transvasé dans une cellule fixée sur une lame porte-objet. Deux ou trois rinçages permettent de récupérer les animaux qui n'auraient pas été transvasés dans la manipulation précédente. Le plancton est alors réparti uniformément dans la cellule à l'aide d'une fine aiguille montée. Sous le binoculaire (grossissement de 20 à 30 diamètres) on procède à l'inventaire en comptant, champ après champ, tous les organismes présents ⁽¹⁾.

3. — Expressions des résultats

La richesse des eaux en plancton s'exprime souvent en nombre d'individus/litre. En dehors d'une même récolte, ces nombres ont peu de valeur comparative. Il est préférable d'estimer la population totale existant dans le lac en dessous de 1 dm², à l'endroit de la pêche. Pour cela, on calcule d'abord le nombre moyen d'individus/litre entre deux profondeurs consécutives, et on le multiplie par la hauteur, exprimée en dm, séparant ces niveaux. On procède ainsi de proche en proche et on effectue la somme de tous les nombres d'individus obtenus. Cette extrapolation est naturellement d'autant plus précise que les niveaux de prélèvements sont plus rapprochés. Les faibles profondeurs des retenues ainsi que le nombre d'échantillons étudiés lors de chaque récolte nous placent, à ce point de vue, dans de très bonnes conditions. Exprimés sous cette forme, les résultats des pêches quantitatives permettent, non seulement de comparer la « biomasse momentanée » (« standing crop ») mais peuvent également être utilisés pour illustrer la composition relative du plancton et établir la structure de la biocoenose.

⁽¹⁾ Certains auteurs chiffrent le plancton en mesurant le volume total du sédiment obtenu. Ils effectuent ensuite le dénombrement d'un aliquot de la récolte pour déterminer les proportions des principaux groupes (VAN MEEL, 1953 ; VERBEKE, 1957). D'autres expriment la quantité de plancton sous la forme d'un poids sec (KISS, 1959). Ces façons de procéder beaucoup plus rapides n'étaient pas applicables dans les lacs étudiés. Leurs eaux, en effet, tiennent en suspension une proportion trop importante de matières inertes que les méthodes précédentes feraient erronément entrer en ligne de compte.

4. — Appréciation du phytoplancton

Le phytoplancton accompagnant les animaux n'a pas été chiffré. Le degré d'abondance des algues a néanmoins été apprécié en fonction de l'échelle proposée par SRAMEK-USEK (1956). La signification des indices et les nombres d'algues qui y correspondent dans la combinaison optique utilisée sont les suivants (nombre moyen par champ microscopique) :

- 1 : RARE (moins de une)
- 2 : ISOLÉ (de une à quatre)
- 3 : DISPERSÉ (de cinq à neuf)
- 4 : NOMBREUX (de dix à quatorze)
- 5 : MASSIF (quinze et plus).

III. DESCRIPTION DES COMMUNAUTÉS ZOOPLANCTONIQUES

Nous donnerons d'abord la liste des différentes espèces observées dans les trois lacs artificiels et nous chercherons à la comparer aux documents faunistiques qui se rapportent à des lacs ou des étangs géographiquement voisins. Nous verrons ainsi dans quelle mesure le peuplement des lacs artificiels s'écarte ou se rapproche de celui de ces milieux naturels. D'autre part, les données numériques obtenues pendant notre séjour au Katanga seront exploitées en vue de déterminer, dans chaque lac, les proportions des groupes et des espèces dominantes. Nous déterminerons ainsi la structure des biocoenoses de chacun de ces milieux.

1. — Inventaire faunistique général ⁽¹⁾

a. — Crustacés

Les eaux des trois lacs artificiels hébergent 14 espèces d'Entomostracés réparties de la façon suivante :

- CLADOCÈRES : 1. — *Diaphanosoma excisum* SARS
2. — *Daphnia longispina* MULLER
3. — *Ceriodaphnia cornuta* SARS
4. — *Ceriodaphnia* sp. (cf. *quadranqula* MULLER)

⁽¹⁾ Nous remercions très vivement MM. V. BREHM, P. de BEAUCHAMP et H. HERBST qui ont aimablement identifié les Cladocères, Rotifères et Copépodes des lacs artificiels.

5. — *Ceriodaphnia reticulata* JURINE
6. — *Moina dubia* de GUERNE et RICHARD
7. — *Bosmina longirostris* MULLER
8. — *Chydorus* sp. (cf. *eurynotus* SARS)

Ces huit espèces vivent dans les trois lacs artificiels ; les sept premières fréquentent exclusivement les eaux ouvertes tandis que la dernière vit préférentiellement dans les zones littorales. *Daphnia*, *Moina* et *Bosmina* sont cosmopolites, tandis que *Diaphanosoma* et *Ceriodaphnia cornuta* sont surtout connues des régions intertropicales.

- COPEPODES : 1. — *Tropodiatomus kraepelini* POPPE et MRAZEK
2. — *Mesocyclops leuckarti aequatorialis* KIEFER
 3. — *Thermocyclops neglectus* SARS (sensu lato)
 4. — *Thermocyclops emini* MRAZEK
 5. — *Thermocyclops schurmanae* KIEFER
 6. — *Tropocyclops tenellus* KIEFER

Toutes ces espèces sont caractéristiques des milieux tropicaux et subtropicaux. Elles fréquentent principalement les eaux libres mais *Mesocyclops* et *Th. neglectus* se rencontrent également dans les eaux littorales. *Th. emini*, *Th. schurmanae* et *Tropocyclops tenellus* ont été trouvés exclusivement dans la retenue du Lualaba ; par contre, *Th. neglectus* et *Mesocyclops leuckarti* sont les espèces qui, dans les trois lacs, développent les populations les plus riches en individus. Ces deux Cyclopidés dominent également dans le plancton du lac Upemba (LINDBERG, 1951).

b. — Rotifères

Le groupe des Rotifères est beaucoup mieux représenté que les deux précédents puisqu'il compte 41 espèces. Leur inventaire figure dans le tableau XII. Les colonnes 6, 7 et 8 de ce tableau reprennent les documents publiés à propos du lac Moëro (EVENS, 1949), du lac Bangweulu (THOMASSON, 1960) et de petites mares voisines du lac Tanganika (GILLARD, 1957). L'examen de ce tableau comparé permet de tirer les conclusions suivantes :

1° 41 espèces différentes ont été reconnues dans les différentes récoltes. 36 ont pu être identifiées jusqu'au niveau spécifique. Parmi celles-ci, on dénombre 6 espèces tropicales et subtropicales, 20 espèces cosmopolites et 10 dont la répartition géographique reste trop imparfaitement connue.

Comme l'a observé RUTNER (1952) dans son étude des lacs de l'Insulinde, la proportion d'espèces cosmopolites est donc beaucoup plus élevée chez les Rotifères que chez les Cladocères et surtout les Copépodes. Il n'est pas inutile de faire remarquer que parmi les 20 espèces à vaste répartition géographique, 10 sont typiquement des sténothermes d'eau chaude sous les latitudes tempérées.

2° la liste est considérablement allongée par la présence des espèces trouvées dans le littoral de Mulandi. L'examen comparé des genres et des espèces suggère même une opposition véritable entre cette faunule et celle qui occupe les eaux libres de la retenue de la Lufira. Nous reviendrons plus loin sur ces importantes différences faunistiques.

3° le peuplement des eaux libres des trois lacs artificiels comprend pratiquement les mêmes espèces ; elles appartiennent aux genres *Keratella*, *Brachionus*, *Trichocerca*, *Asplanchna*, *Synchaeta*, *Polyarthra*, *Pedalia*, *Filinia* et *Tetramastix*. Les colonnes de comparaison 7, 8 et 9 montrent que ces mêmes espèces constituent le fond commun des populations rotatoriennes des lacs naturels voisins ; elles se retrouvent également dans les collections des sept lacs ruandais étudiés par DAMAS (1954).

4° les pêches planctoniques effectuées dans la Lufira, en amont du lac, y démontrent l'existence d'un plancton très pauvre. Les rares espèces qui fréquentent la rivière y sont toujours représentées par quelques individus isolés et sont d'ailleurs les mêmes que celles trouvées abondamment dans la retenue. Ces résultats sont conformes à ce qu'il est possible de trouver habituellement dans une rivière à courant rapide.

2. — Structure des biocoenoses des trois lacs artificiels

Pour dégager la structure des biocoenoses, nous avons exploité les données de toutes les pêches quantitatives réalisées dans les trois lacs artificiels, après avoir converti les nombres d'individus par litre d'eau mesurés aux différentes profondeurs en nombre total d'animaux sous 1 dm² de surface (cf. méthodes, p. 101). Les moyennes figurant dans les tableaux XIII et XIV ne sont accompagnées d'aucun paramètre statistique car

1° elles ont été calculées sur un échantillonnage restreint (13 et 18 pêches) et

2° leur distribution n'est pas conforme aux critères exigés pour appli-

quer valablement les tests de contrôle statistique. En se reportant à l'ensemble des observations, regroupées dans les tableaux 1-3 de l'annexe 1 on vérifiera que ces moyennes ont cependant une signification suffisante pour répondre aux questions posées ici.

TABLEAU XII

Liste des Rotifères identifiés dans les 3 lacs artificiels et dans 3 lacs naturels voisins.

	Mwandin gusha		Koni	N'Zilo	Lufira	lac Moëro	lac Bangweulu	mares l. Tanganika	Observations
	littoral	eau libre							
PSEUDOTROQUES									
Brachionidae									
Anuraeopsis fissa (GOSSE)	+	+	—	—	+	+	—	—	cosmop.C.
Brachionus angularis GOSSE	—	+	+	+	+	+	+	—	cosmop.E.
B. calyciflorus PALLAS	—	+	+	+	—	+	—	—	id. E.
B. caudatus BARROIS et DADAY	—	+	+	+	+	+	+	—	trop. et subtrop.
Br. falcatus ZACHARIAS	—	+	+	+	+	+	+	—	id. C.
Br. plicatilis MULLER	—	+	+	+	—	—	—	—	cosmop.
Br. quadridentatus HERMAN	+	+	+	—	+	+	—	+	cosmop.C.
Epiphanes clavulatus EHRENBERG	—	—	+	—	—	—	—	—	
Epiphanes macrourus BARROIS et DADAY	—	+	+	+	—	—	—	—	
Euchlanis sp. (cf. dilatata EHRENBERG)	+	—	—	—	—	—	—	—	
Euchlanis propatula de BEAUCHAMP	+	—	—	—	—	—	+	—	
Keratella tropica (APSTEIN)	—	+	+	+	+	+	+	+	trop.
Keratella javana (HAUER)	—	+(¹)	—	—	—	—	+	—	id.
Mytilina brevispina (EHRENBERG)	+	+	—	—	—	+	+	+	cosmop.C.
M. macracantha (GOSSE)	+	—	—	—	—	—	+	—	
Platytias patulus (MULLER)	+	+	+	—	+	+	+	+	cosmop.C.
Platytias quadricornis (EHRENBERG)	+	+	+	—	+	—	+	+	cosmop.
Trichotria tetractis (EHRENBERG)	+	—	—	—	—	—	+	+	cosmop.C.
Macrocaetus collinsii (GOSSE)	+	—	—	—	—	—	+	+	

(¹) Un seul exemplaire trouvé.

	Mwandin gusha		Koni	N'Zilo	Lufira	lac Moëro	lac Bangweulu	mares l. Tanganika	Observations
	littoral	eau libre							
Lepadella sp. (cf. patella MULLER)	+	—	—	—	—	—	—	—	
L. ehrenbergii PERTY	+	—	—	—	—	—	+	+	cosmop.
Synchaetidae									
Polyartha sp. (cf. prolaba WULFERT)	—	+	+	+	—	—	—	—	
Synchaeta pectinata EHRENBERG	—	+	+	+	—	—	—	—	cosmop.E.
Asplanchnidae									
Asplanchna brightwelli GOSSE	—	+	+	+	—	—	—	—	cosmop.C.
Trichocercidae									
Trichocerca chattoni de BEAUCHAMP	—	+	+	+	+	+	+	—	trop.
T. bicristata (GOSSE)	+	—	—	—	—	—	+	—	
Notommatidae									
Dicranophorus caudatus (EHRENBERG)	+	—	—	—	—	—	—	—	
Lecanidae									
Lecane sp.	+	—	—	—	—	—	—	—	
L. curvicornis MURRAY	+	—	—	+	—	—	+	—	
L. leontina (TURNER)	+	—	—	—	—	+	+	+	trop. et subtrop. cosmop.
L. luna (MULLER)	+	—	—	—	—	—	+	+	
L. ungulata (GOSSE)	+	—	—	—	—	—	+	+	
Monostyla bulla (GOSSE)	+	+	+	—	+	+	+	+	cosmop.
M. hamata STOKES	+	—	—	—	—	—	+	+	id.
M. lunaris (EHRENBERG)	+	—	—	—	—	—	+	+	id.
M. quadridentata (EHRENBERG)	+	—	—	—	—	—	+	+	cosmop.C.
GNESIOTROQUES									
Testudinellidae									
Pedalia sp. (cf. insulana HAUER)	—	+	+	+	—	—	—	—	
Filinia longiseta (EHRENBERG)	—	+	+	+	—	+	—	+	cosmop.C.
Tetramastix opoliensis ZACHARIAS	—	+	+	+	—	+	—	—	cosmop.C.
Testudinella patina (HERMAN)	+	—	—	—	—	—	+	+	cosmop.C.
Melicertidae									
Limnias annulata BAILEY	+	—	—	—	—	—	—	—	

Signification des abréviations figurant dans le Tableau :

cosmop.	cosmopolite	E	eurytherme
trop.	tropicale	C	sténotherme d'eau chaude.
subtrop.	subtropicale		

TABLEAU XIII

Proportions des groupes zoologiques fondamentaux des biocoenoses planctoniques des trois lacs artificiels étudiés.

	Mwadingusha	Koni	N'Zilo I
Nombre de pêches quantitatives	18	13	13
ROTIFÈRES			
% maximum	95,1	85,0	64,8
% minimum	23,5	21,3	10,3
% moyen	48,0	54,8	24,2
CLADOCÈRES			
% maximum	25,0	22,8	48,5
% minimum	0,3	2,0	6,9
% moyen	10,0	11,7	23,3
COPEPODES ⁽¹⁾			
% maximum	68,0	57,6	81,5
% minimum	2,9	8,5	26,8
% moyen	42,0	33,5	52,4

(¹) les nauplii, metanauplii et copépodites interviennent dans ces totaux au même titre que les adultes.

Aux niveaux des groupes zoologiques fondamentaux, les biocoenoses des deux lacs artificiels de la Lufira (Mwadingusha et Koni) sont remarquablement voisines. Dans l'une comme dans l'autre, les Cladocères en constituent la fraction la plus minime tandis que les Rotifères y représentent approximativement la moitié des animaux planctoniques, pouvant même dominer très largement, mais momentanément, l'ensemble du zooplancton.

Dans le lac de N'Zilo, ce sont, au contraire, les Copépodes qui constituent la moitié du peuplement. Les Cladocères y sont pratiquement deux fois plus nombreux que dans les deux autres lacs et les différents Rotifères n'y représentent plus, en moyenne, que le quart de la biocoenose.

Cette première approche montre que, par sa structure, la biocoenose du lac de N'Zilo est bien différente de celle des deux autres lacs.

Après avoir dégagé les particularités de la faune planctonique au niveau des groupes zoologiques, nous examinerons maintenant comment les trois communautés se distinguent à l'échelon spécifique.

L'examen comparatif des données quantitatives nous a permis de sélectionner 8 Rotifères et 1 Cladocère qui, surtout en raison du nombre

TABLEAU XIV

Proportions des différentes espèces les plus représentatives de la biocoenose des trois lacs artificiels

Espèces :	Mwadingusha	Koni	N'Zilo I
<i>Brachionus falcatus</i> ZACHARIAS			
% maximum	75,40	63,50	24,50
% minimum	16,00	8,00	2,50
% moyen	38,20	28,10	8,80
<i>Brachionus calyciflorus</i> PALLAS			
% maximum	25,40	52,00	25,20
% minimum	0,60	2,40	0,20
% moyen	9,40	26,40	5,70
<i>Brachionus caudatus</i> BARROIS et DADAY			
% maximum	35,80	26,20	présence
% minimum	0,00	0,40	sporadique
% moyen	15,30	14,20	
<i>Brachionus angularis</i> GOSSE			
% maximum	25,90	52,00	présence
% minimum	0,00	0,00	sporadique
% moyen	7,10	1,40	
<i>Keratella tropica</i> APSTEIN			
% maximum	29,00	35,50	54,90
% minimum	0,00	0,10	1,40
% moyen	9,40	13,20	20,10
<i>Tetramastix opoliensis</i> ZACHARIAS			
% maximum	31,30	19,00	73,00
% minimum	0,00	0,00	6,00
% moyen	7,30	6,70	38,50
<i>Trichocerca chattoni</i> de BEAUCHAMP			
% maximum	2,90	5,60	19,30
% minimum	0,00	0,00	0,10
% moyen	0,50	1,40	9,50
<i>Pedalia</i> sp.			
% maximum	12,10	8,90	23,40
% minimum	0,00	0,01	0,20
% moyen	2,70	2,30	7,10
<i>Daphnia longispina</i> MULLER			
% maximum	1,70	6,40	76,00
% minimum	0,00	0,00	1,30
% moyen	—	—	22,50

de leurs individus, paraissent particulièrement représentatifs de leur biocoenose respective. Le Tableau XIV donne leurs pourcentages maximum, minimum et moyen, calculés par rapport aux nombres totaux de Rotifères ou de Cladocères présents sous 1 dm² de surface.

Les pourcentages présentés montrent immédiatement que la retenue de N'Zilo se distingue immédiatement des deux autres milieux. Ainsi, les Rotifères les mieux représentés dans les retenues de la Lufira (*Brachionus falcatus*, *B. caudatus* et *B. calyciflorus*) le sont, au contraire, très mal dans le lac de N'Zilo. Inversément, *Tetramastix opoliensis*, *Keratella tropica*, *Trichocerca chattoni* et *Pedalia*, nettement dominants à N'Zilo, sont proportionnellement plus rares dans les deux autres lacs. Le cas de *Daphnia longispina* est analogue à ces derniers et montre bien que ces différences spécifiques se manifestent également parmi les Cladocères. Rappelons, enfin, que la liste des Copépodes du lac de N'Zilo comprend trois espèces qui n'ont pas été observées dans les lacs de Mwadingusha et de Koni.

3. — La biocoenose littorale et la biocoenose des eaux libres de la retenue de Mwadingusha

Comme l'indique le tableau XII (colonne 1), 25 espèces de Rotifères ont été identifiées dans la zone littorale de Mulandi ; 9 appartiennent à la famille des Lecanidae, 2 à celle des Colurinae et 10 aux Brachioninae. Dans les régions dégagées de végétation et plus profondes (colonne 2), 21 espèces ont été recensées. Parmi celles-ci un seul Lecanidae (*Monostyla bulla*) et 13 Brachioninae dont 8 font entièrement défaut dans la zone littorale. A ces exemples peut s'ajouter celui de *Chydorus* (Cladocère), espèce beaucoup plus abondante à Mulandi que dans le Shangalele et l'exutoire.

Ces différences se renforcent encore lorsque les espèces d'algues sont prises en considération. La flore des eaux ouvertes est particulièrement monotone. Elle se compose, suivant les dates, de *Melosira*, de *Synedra* (Diatomées) ou de *Microcystis* (Cyanophycée) qui peuvent toutes s'observer en masse. Dans la frange littorale, au contraire, ce sont les Desmidiées qui sont souvent abondantes et très diversifiées. Les Cyanophycées sont principalement représentées par des Oscillatoriées tandis que les espèces de Diatomées sont très différentes des genres précédents.

L'opposition entre la flore et la faune des régions littorales et des régions ouvertes est absolument classique. Si nous nous y attardons c'est parce que, dans le cas particulier de la retenue de la Lufira, les

limites de ces deux associations peuvent être momentanément perturbées par la végétation palustre. Voici deux exemples prouvant que l'extension ou le retrait des plantes modifient profondément la physionomie du plancton d'un même endroit du lac.

a. — Partie aval de la retenue de la Lufira

- a. — 11.III.57 ; profondeur 2 mètres, chenaux entre les prairies flottantes ; à 500 mètres environ de la rive (récolte prof. H. DAMAS).

Phytoplancton à base de Cyanophycées (*Lyngbia* et *Oscillatoria*) qu'accompagnent de denses amas bactériens. Faune peu abondante en individus mais assez diversifiée. Très largement dominée par les Rotifères. Les Crustacés sont représentés par quelques sujets isolés de *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyarum* et *Chydorus*, aux côtés desquels on note quelques nauplii et metanauplii de Cyclopidés. Parmi les Rotifères on note : de nombreux *Epiphanes macrourus*, *Anuraeopsis fissa*, *Brachionus quadridentatus*, *Platylas patulus* et *quadricornis*, *Mytilina brevispina*, *Dipleuchlanis propatula*, *Macrochaetus collinsii* et *Lecane luna*. Présence de Bdelloïdes et de Gastrotriches, de larves de Chironomides et de *Chaoborus*.

- b. — 21.V.58, même localisation, plan d'eau pratiquement libre.

Phytoplancton peu dense, à base de *Synedra* et de *Microcystis*, flore d'accompagnement assez pauvre et peu diversifiée : *Peridinium*, *Scenedesmus*, *Phacus*, *Lyngbia*, *Ulothrix* et *Spirogyra*. Zooplancton rotiférien dominé assez largement par les diverses espèces de *Brachionus* ; parmi les espèces recensées en 1957 ne subsistent que quelques individus d'*Epiphanes*, d'*Anuraeopsis*. Les Copépodes dominant largement les Crustacés et s'observent cette fois à tous les stades de leur développement.

Les Cladocères sont représentés par quelques *Moina dubia* et *Diaphanosoma excisum*.

b. — Zone littorale, en face de Mulandi

- a. — 18.III.59, prof. 1,60 m., à un kilomètre environ des rives, dans un chenal de piroguier ouvert entre les prairies flottantes.

Des détritiques grossiers, faits surtout de tissus végétaux, forment plus de la moitié du volume de la récolte. Le dépôt de plancton est

cependant important et constitué en majorité par des Cyano-phycées filamenteuses (*Lyngbia*, *Oscillatoria* et *Spirulina*). Zooplancton assez pauvre mais très largement dominé par les Rotifères benthiques (*Anuraeopsis fissa*, surtout).

- b. — 25.VIII.59, prof. 1,60 m., même localisation mais la dérive des flots fait place à une grande flaque d'eau libre.

Phytoplancton très largement dominé par les colonies de *Microcystis* qui forment une véritable « toile de fond » sur laquelle se détachent des filaments d'*Ulothrix*, de *Spirogyra* et d'Oscillatoriées ainsi que diverses Desmidiées de grande taille. La partie la plus importante du zooplancton est formée par les stades préimaginaux de Copépodes. Viennent ensuite *Brachionus falcatus* et *Keratella tropica* dont le nombre d'individus égale celui des Rotifères benthiques. Quelques metanauplii et copépodites de *Tropodiptomus kraepelini* démontrent bien l'apport relativement important d'animaux vivant préférentiellement dans l'eau libre. En fait l'aspect de cet échantillon est plutôt celui d'un plancton d'eau libre contaminé par des éléments d'origine benthique.

4. — Conclusions

Dans les réservoirs hydroélectriques du Haut Katanga, la masse d'eau accumulée derrière les barrages est exploitée de façon régulière et continue. Grâce à ces deux caractéristiques, les conditions écologiques de ces milieux artificiels se maintiennent entre des limites comparables à celles des milieux naturels les plus voisins (cf. première partie).

Cette situation, somme toute privilégiée, est loin d'être générale. On connaît effectivement plusieurs cas où le courant de l'affluent perturbe beaucoup plus les conditions du milieu. Il tend, entre autre chose, à s'opposer, au moins périodiquement, à l'établissement ou à la reconstitution d'une communauté planctonique véritablement lacustre (COMMISSION D'ÉTUDES DU LAC D'EGUZON, 1956 ; lac de Roznov sur la Dunajac, SIEMINSKA, 1952).

L'analyse d'une dizaine d'échantillons de plancton recueillis dans la Lufira, en amont de la retenue, a été confrontée aux données qualitatives et quantitatives obtenues dans le lac proprement dit. Les résultats de cette comparaison ne fournissent aucun indice d'une action perturbatrice du courant affluent. Les limites exactes de la zone d'influence du Lualaba n'ont pas été entièrement précisées. Nos recherches montrent cependant

qu'en 1957, un an seulement après le premier comblement du lac, la composition de la biocoenose de la baie de Kazembe avait déjà acquis des caractères lacustres incontestables. Cette conclusion rejoint celle tirée des arguments de l'étude de la température et de la stratification.

Dès lors, il n'est pas étonnant que les animaux qui composent le zooplancton des réservoirs katangais soient les mêmes que ceux recensés par les différents auteurs qui ont étudié les lacs ou autres nappes d'eau stagnante géographiquement voisines.

Le zooplancton capté par les filets classiques (soie à bluter n° 12 et n° 20) se compose, en permanence, de Rotifères, de Cladocères et de Copépodes qui représentent la presque totalité des animaux planctoniques. Tandis que tous les Copépodes appartiennent à des espèces à distribution géographique tropicale ou subtropicale, les Cladocères et les Rotifères sont représentés en majorité par des formes cosmopolites, soit eurythermes, soit sténothermes chaudes. Dans ces deux groupes, les espèces tropicales ou subtropicales comptent respectivement pour 25 et 19 % seulement.

Il ressort des seules analyses qualitatives que la faune zooplanctonique des trois lacs artificiels est constituée d'un stock d'espèces, pratiquement identique à celui des milieux naturels voisins. L'examen des proportions des groupes zoologiques fondamentaux et des espèces jugées les plus représentatives met en évidence l'existence d'au moins deux structures biocoenotiques fondamentalement distinctes : la première, observée dans le lac de N'Zilo, présente les caractéristiques suivantes :

1° abondance des Copépodes qui représentent, en moyenne, plus de la moitié des animaux planctoniques,

2° importance des Cladocères qui constituent, en moyenne, le quart de la biocoenose,

3° pauvreté des Rotifères du genre *Brachionus* qui constituent 15% seulement de la faunule rotatorienne du lac, mais dominance nette des *Keratella tropica* et *Tetramastix opoliensis* qui constituent près de 60 % de cette même faunule.

Dans les deux réservoirs de la Lufira, la structure des biocoenoses répond aux normes suivantes :

1° abondance des Rotifères qui représentent, en moyenne, la moitié des animaux présents ;

2° importance des Copépodes (40 %)

3° pauvreté caractéristique en Cladocères (10 %)

4° faune rotatorienne constituée de 70 % de *Brachionus* appartenant à plusieurs espèces.

Depuis les travaux de ZACHARIAS (1898), les Rotifères *Brachionus* sont considérés comme les indicateurs les plus éprouvés de l'association peuplant les eaux libres des milieux peu profonds, qualifiée d'HELEOPLANCTON. La variété spécifique et l'abondance des *Brachionus* dans la retenue de la Lufira et dans le réservoir de Koni est donc parfaitement conforme à la physiographie de ces milieux peu profonds. La comparaison de la biocoenose de ces deux lacs et de la communauté planctonique du lac Upemba, également fort peu profond, est tout aussi suggestive. VAN MEEL (1953) rapporte, en effet, que les Rotifères y représentent 60 à 85 % du total des animaux, tandis que les Copépodes interviennent à raison de 12 à 30 %. Dans l'Upemba comme dans les deux retenues, le groupe des Cladocères constitue donc la minorité de la biocoenose.

Les récentes missions belges dans les grands lacs de l'Afrique Centrale : Tanganika (LELOUP, 1952), Kivu (VERBEKE, 1957 ; KISS, 1959), Edouard et Albert (VERBEKE, loc. cit.) et les travaux de ILES (1959) au lac Nyassa démontrent que la région pélagique de ces lacs très profonds abrite un plancton caractérisé, au contraire, par la prédominance des Copépodes et des Cladocères aux dépens des Rotifères. La biocoenose de la retenue de N'Zilo tend incontestablement vers ce type d'association LIMNOPLANCTONIQUE.

Dans la retenue de Mwadingusha, les régions côtières peu profondes et de surcroît envahies par les végétaux palustres, hébergent une association à caractère benthique. Elle renferme un grand nombre d'espèces animales (Rotifères Lecanidae, p. ex.) et végétales (Desmidiées, Oscillatoriées) mais est pauvre en individus. L'étude chronologique de ces échantillons prouve que toutes ces formes se maintiennent tout au long de l'année. Cette stabilité est un nouvel argument en faveur du rôle mineur joué par le courant affluent. Les limites spatiales de l'association benthique et héléoplanctonique ne dépendent pas uniquement de la profondeur, comme c'est habituellement le cas, mais peuvent varier considérablement en fonction du degré d'extension des végétaux palustres. Lorsqu'ils envahissent la surface du lac, ils réduisent non seulement la superficie et le volume de l'habitat des populations caractéristiques de l'eau libre, mais ils peuvent aussi entraîner localement une véritable substitution de cet héléoplancton par les espèces benthiques.

IV. DYNAMIQUE DES POPULATIONS DES PRINCIPALES ESPÈCES DU ZOOPLANCTON DES LACS ARTIFICIELS

Les données de la littérature sur la densité des organismes planctoniques dans les lacs tropicaux sont relativement nombreuses. La plupart d'entre elles ne reflètent cependant qu'un état très momentané de la vie lacustre et celles qui envisagent des périodes plus longues fournissent des chiffres qui expriment le plus souvent l'ensemble des phyto- ou des zoocoénoses. Sans contester leur intérêt, il faut néanmoins souligner que ces résultats globaux permettent rarement de bien comprendre l'influence des conditions écologiques sur les variations qualitatives et quantitatives des biocoénoses. On ne peut oublier qu'une communauté biologique n'existe qu'en fonction des membres qui la composent, c'est-à-dire de ses espèces. Or celles-ci ne sont pas que des entités morphologiquement distinctes mais aussi des unités physiologiquement séparées, dont les réactions vis-à-vis des différents paramètres du milieu sont plus ou moins étendues, selon qu'elles sont eury- ou sténotopes.

Favorisé par la durée de notre séjour au Katanga, nous avons cru utile d'aller plus loin que nos devanciers en accordant une attention plus particulière aux différentes espèces zooplanctoniques.

Nous établirons d'abord leur phénologie et verrons dans quelle mesure leur période de vie est influencée par les facteurs climatiques saisonniers ou par d'autres causes écologiques. Dans cette même perspective causale, nous examinerons ensuite le problème de leur reproduction et de l'alternance des phases parthénogénétiques et sexuées. Ces données nous permettront alors d'interpréter les variations chronologiques de leur effectifs, nous verrons enfin comment leur distribution verticale est influencée par la stratification des eaux.

En possession de ces diverses données, nous conclurons l'exposé en montrant quels sont, dans les lacs artificiels katangais, les facteurs écologiques qui exercent le plus d'influence sur la dynamique des populations.

1. — Phénologie

Les quatre volets du Tableau XV résument les observations sur la phénologie de dix espèces qui, par le nombre de leurs individus, constituent la majorité des populations existantes.

On examinera d'abord la situation présente de la Shangalele en raison

TABLEAU XV

	SHANGALELE										MWADINGUSHA															
	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J		
BRACHIONUS	A	-	-	.	-	-	-	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
ANGULARIS	B	-	0	0	.	0	0	-	-	-	-	0	-	-	0	0	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	0											0	0												
BRACHIONUS	A	0	0	0	.	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
CAUDATUS	B	-	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	-											-	-												
BRACHIONUS	A	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
CALICYFLORUS	B	-	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	-											-	-												
BRACHIONUS	A	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
FALCATUS	B	-	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	-											-	-												
KERATELLA	A	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-		
TROPICA	B	-	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	-											-	-												
PEDALIA sp.	A	-	-	.	-	-	0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
	B	0	0	-	.	-	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	-											0	-												
TETRAMASTIX	A	0	-	.	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	0	-	
OPOLIENSIS	B	0	0	-	.	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	-											-	-												
TRICHOCERCA	A	0	0	-	.	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0
CHATTONI	B	-	-	-	.	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	-											-	-												
DAPHNIA	A	0	-	.	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
LONGISPINA	B	0	-	-	.	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0	.	0	0	.		
	C	0											-	-												
TROPODIPTOMUS	A	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-		
KRAEPELINI	B	-	-	-	.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.	-	-	.		
	C	-											-	-												

- espèce reconnue
A 1957-58

0 espèce non reconnue
B 1958-59

. pas de récolte
C 1959

TABLEAU XV (suite)

		KONI										N'ZILO I														
		J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	
BRACHIONUS ANGULARIS	A						-	-	.	-	-	-				0	0	0	.	.	-	-	-	0		
	B	.	0	0	0	-	.	-	-	.	-	.				-	-	0	0	.	0	.	0	-	0	
	C	0	0													0	.	0								
BRACHIONUS CAUDATUS	A						-	-	.	-	-	-					0	0	0	.	.	0	0	-	-	
	B	.	-	-	-	-	.	-	-	-	-	.				-	0	0	0	.	0	.	0	0	-	0
	C	-	-													-	.	0							0	
BRACHIONUS CALICYFLORUS	A						-	-	.	-	-	-								.	.	-	-	-	-	
	B	.	-	-	-	-	.	-	-	-	-	.				-	-	-	-	.	-	-	-	-	-	
	C	-	-													-	.	-							-	
BRACHIONUS FALCATUS	A						-	-	.	-	-	-								.	.	-	-	-	-	
	B	.	-	-	-	-	.	-	-	-	-	.				-	-	-	-	.	-	-	-	-	-	
	C	-	-													-	.	-							-	
KERATELLA TROPICA	A						-	-	.	-	-	-								.	.	-	-	-	-	
	B	.	-	-	-	-	.	-	-	-	-	.				-	-	-	-	.	-	-	-	-	-	
	C	-	-													-	.	-							-	
PEDALIA sp.	A						-	-	.	-	-	-								.	.	-	-	-	-	
	B	.	-	-	-	-	.	-	-	-	-	.				-	-	-	-	.	-	-	-	-	-	
	C	-	-													-	.	-							-	
TETRAMASTIX OPOLIENSIS	A						0	0	.	-	0	0	-							.	.	-	-	-	-	
	B	.	-	-	-	-	.	-	-	-	-	.				-	-	-	-	.	-	-	-	-	-	
	C	-	-													-	.	-							-	
TRICHOCERCA CHATTONI	A						0	-	.	0	0	0	0					0	-	.	.	-	-	-	-	
	B	.	-	-	-	-	.	-	-	-	-	.				-	-	-	-	.	-	-	-	-	-	
	C	-	-													-	.	-							-	
DAPHNIA LONGISPINA	A						0	0	.	-	0	0	0					0	0	0	.	.	-	-	-	
	B	.	0	-	-	-	.	0	0	0	.	0	.					-	-	-	.	-	-	-	-	
	C	-	-													-	.	-							-	
TROPIDIAPTOMUS KRAEPELINI	A						0	0	.	0	0	0	-							.	.	-	-	-	-	
	B	.	-	-	-	-	.	-	-	-	-	.				-	-	-	-	.	-	-	-	-	-	
	C	-	-													-	.	-							-	

- espèce reconnue
A 1957-58

0 espèce non reconnue
B 1958-59

. pas de récolte
C 1959

de l'étendue des observations et du grand nombre d'échantillons qualitatifs qui y ont été récoltés. On sait, d'autre part, que les effets de la pollution y ont été moins accentués et de moins longue durée que dans l'exutoire du lac de Mwadingusha. Les constatations suivantes se dégagent de l'examen du premier volet du Tableau XV :

- 1° *Brachionus calyciflorus*, *Br. falcatus*, *Keratella tropica* (Rotifères) et *Tropodiaptomus kraepelini* (Copépodes) sont systématiquement présents dans tous les échantillons ;
- 2° *Brachionus caudatus* n'a pas été repéré dans les pêches avant mars 1958. A partir de cette date, il fut recensé chaque mois sans aucune interruption ;
- 3° *Pedalia*, *Tetramastix*, *Trichocerca* (Rotifères) et *Daphnia longispina* (Cladocère) apparaissent de façon bien plus discontinue. L'alternance des périodes d'absence et de présence de ces différentes espèces ne manifeste guère de régularité. Seule *Daphnia* semble faire régulièrement défaut en juillet, au moment où les eaux passent par leur minimum thermique annuel.

Des quatre espèces indiscutablement pérennes dans les eaux du Shangalele, les *Brachionus calyciflorus* et *falcatus* sont les seules qui ont été repérées sans exception à Mwadingusha. *Keratella tropica* y a été absente pendant deux courtes périodes en 1957-58 puis a été observée de façon continue aux époques ultérieures. Le cas du Copépode *Tropodiaptomus* est plus remarquable en ce sens qu'il fait défaut à Mwadingusha pratiquement pendant toute la première année d'observation (stades nauplius et metanauplius y compris) alors qu'il se maintient sans interruption en 1958-59. L'exemple de *Tetramastix* est fort voisin de ce dernier. On remarque, d'autre part, que ce Rotifère est régulièrement présent devant le barrage en 1958-59 tandis qu'il présente quelques discontinuités dans le secteur du Shangalele. *Brachionus caudatus* montre des différences du même type pendant la période 1957-58.

A N'Zilo, le nombre d'espèces pérennes est plus élevé que dans la retenue de la Lufira. Aux diverses espèces déjà citées, s'ajoutent : *Pedalia*, *Tetramastix* et *Trichocerca*, trois espèces dont la présence est discontinue aussi bien dans la retenue de Mwadingusha que dans le réservoir de Koni. *Daphnia longispina*, absente au mois de juillet dans le Shangalele, figure au contraire dans les pêches faites le même mois, non seulement à N'Zilo mais aussi devant le barrage de Mwadingusha comme dans le lac de Koni.

Toutes ces constatations conduisent à penser que ces dix espèces

dominantes sont potentiellement capables de subsister toute l'année, malgré les modifications régulières des facteurs climatiques locaux. Dans la retenue de la Lufira, les différences faunistiques apparaissant entre le Shangalele et Mwadingusha ne peuvent donc s'expliquer par le rythme des espèces mais résultent d'une rupture dans la répartition horizontale de ces mêmes espèces.

Puisque les espèces planctoniques peuvent se maintenir dans les lacs artificiels indépendamment des saisons, on peut supposer qu'elles s'y reproduisent aussi de manière ininterrompue. C'est ce problème que nous allons examiner à présent.

2. — Reproduction

a. — Rappel de quelques notions sur l'hétérogonie des Rotifères et des Cladocères ⁽¹⁾

L'hétérogonie ou parthénogenèse cyclique comprend les cas où, comme chez les Rotifères et les Cladocères, existe une alternance plus ou moins régulière de générations bisexuées et unisexuées.

Chez les Rotifères aquatiques on distingue deux sortes de femelles : mictiques et amictiques. Indiscernables morphologiquement, elles demeurent néanmoins physiologiquement différentes puisqu'un même individu ne peut, en aucun cas, passer de l'état mictique à l'état amictique.

Les femelles amictiques pondent, exclusivement par parthénogenèse, des œufs à développement rapide émettant un seul globule polaire. Leur ontogenèse aboutit à l'éclosion d'une femelle soit amictique soit mictique. Ces dernières, également parthénogénétiques, produisent des œufs qui émettent deux globules polaires et donnent naissance à des mâles dont l'organisation générale est toujours plus ou moins régressée par rapport aux femelles. Les mâles s'accouplent exclusivement avec les femelles mictiques. Tous les œufs fécondés — les mêmes qui, parthénogénétiquement auraient livré des mâles — donnent uniquement des femelles amictiques. Ils peuvent se développer immédiatement, mais alors beaucoup plus lentement que ne le font les œufs vierges, ou bien passer en vie ralentie et n'éclore que longtemps après (d'où leur qualification légèrement abusive d'œufs « durables »). Si la discrimination des femelles est pratiquement impossible sur la base des seuls caractères morphologiques,

⁽¹⁾ Nous renvoyons le lecteur aux mises au point publiées par de BEAUCHAMP (1965) et par BERG (1934).

il est plus aisé de reconnaître à quel type les œufs se rattachent. Les œufs « durables » sont plus riches en vitellus et, surtout, sont inclus dans une coque épaisse, différemment ornementée selon les espèces. Les œufs immédiats des femelles amictiques sont moins chargés en vitellus et sont entourés d'une coque mince et transparente.

L'hétérogonie se manifeste également chez la plupart des Cladocères. La séquence des phénomènes diffère toutefois de celle décelée chez les Rotifères. Alors qu'il existe, chez ces derniers, deux types absolument distincts de femelles, une même femelle de Cladocère peut pondre des œufs parthénogénétiques mâles et femelles (qui se développent immédiatement) et, après avoir été fécondée, expulser des œufs à développement retardé (ephippia). L'animal issu de ces derniers est toujours, comme chez les Rotifères, une femelle amictique.

b. — Reproduction des Copépodes dans les lacs artificiels

La multiplication des Copépodes d'eau douce est exclusivement amphigonique. La fécondation obligatoire n'empêche pourtant pas l'existence d'œufs à développement retardé. D'autre part, des périodes de diapause ont été mises en évidence chez certains stades préimaginaux (copépodites). Ces deux faits sont connus depuis longtemps mais leur étude analytique est abordée depuis peu par les écologistes et les biochimistes (CARLISLE et PITMAN, 1961 ; SMYLY, 1962 ; WIERBICKA, 1962). Il n'est donc pas encore possible d'inférer leur influence exacte sur la dynamique des populations.

Le tableau XVI fournit les proportions de nauplii et de metanauplii rencontrées dans les 18 pêches planctoniques quantitatives effectuées dans l'exutoire de la retenue de la Lufira.

L'aspect le plus intéressant de ce tableau est qu'il montre la proportion toujours très élevée de nauplii et de metanauplii au sein de chaque population. L'amplitude des variations de ces pourcentages est, en outre, très faible et la série présentée ne suggère aucune variation susceptible d'être mise significativement en rapport avec les facteurs saisonniers.

Le dépouillement des documents obtenus à Koni et à N'Zilo fournit des chiffres strictement comparables et aboutit aux mêmes conclusions. Pour une valeur moyenne de 64,6 % à Mwadingusha, on compte 66,8 % de nauplii et de metanauplii dans les populations de Koni et 65,1 % à N'Zilo.

La continuité de la reproduction des Copépodes est corroborée par

l'existence, dans tous les échantillons, de femelles ovigères de Calanides et de Cyclopidés.

TABLEAU XVI

Proportions des nauplii et des metanauplii dans les populations de Copépodes de Mwadingusha.

DATES	Nombre total de Copépodes	Nombre de nauplii et metanauplii	Proportions de nauplii et metanauplii (%)
1957			
7 octobre	3.388	1.845	54,5
21 novembre	5.515	2.875	52,1
17 décembre	3.937	2.846	72,3
1958			
18 janvier	6.128	4.434	72,3
22 février	12.509	8.169	65,3
5 avril	223	170	76,2
27 avril	5.728	3.239	56,5
22 mai	11.762	6.533	55,5
21 juin	11.674	8.151	69,8
26 juillet	9.393	6.901	73,5
30 août	13.394	8.666	64,7
28 octobre	5.593	3.327	59,5
26 novembre	22.608	12.011	53,1
27 décembre	18.892	13.686	72,4
1959			
20 janvier	23.076	14.714	63,8
28 février	25.592	17.956	70,2
9 mai	8.318	5.414	65,1
18 août	12.379	8.275	66,8

c. — Reproduction sexuée des Rotifères et des Cladocères

Des femelles mictiques de Rotifères ont été effectivement observées parmi les populations des espèces suivantes : *Brachionus calyciflorus* (Planche I), *Brachionus caudatus*, *Keratella tropica* (Brachioninae), *Pedalia* sp., *Filinia longiseta* et *Tetramastix opoliensis* (Pterodidae). Pour les trois premières espèces, 20 femelles mictiques ovigères seulement ont été repérées. Il s'agit d'un nombre véritablement dérisoire, comparé à celui des femelles amictiques observées en ponte. Pour les trois genres de Pterodidae, les femelles mictiques totalisent une soixantaine d'obser-

vations. Ce nombre est certes plus élevé que le précédent mais il reste également faible comparativement à celui des individus amictiques des mêmes espèces. Il faut néanmoins souligner que les femelles de Pterodidae porteuses d'œufs durables n'ont été observées que dans les échantillons de plancton récoltés pendant la saison sèche chaude et durant toute la saison des pluies. Cette localisation semblerait donc indiquer que la production de femelles mictiques présente une régularité qui n'a pu être mise en évidence chez les Brachioninae.

Des ephippia de Cladocères flottant dans l'eau ou reposant sur les boues du fond ont été vus également en très petit nombre. Quelques femelles de *Daphnia longispina* porteuses d'un éphippium dans la chambre incubatrice ont été isolées et quelques mâles de *Moina dubia* ont été identifiés.

Ces faits démontrent que dans les lacs artificiels katangais, les espèces de Rotifères et de Cladocères peuvent présenter les deux types de reproduction. La rareté des documents suggère néanmoins que les phases sexuelles n'y acquièrent pas l'importance qu'elles possèdent dans les lacs et les étangs des régions tempérées. C'est donc essentiellement par voie parthénogénétique que les populations de Cladocères et de Rotifères se multiplient pendant toute l'année.

d. — Reproduction asexuée des Rotifères et des Cladocères

En raison de la durée excessivement courte du cycle vital des Rotifères ⁽¹⁾, les nombres de femelles ovigères que l'on pourrait calculer à partir des données quantitatives ne présentent guère de signification, leur espacement est en effet beaucoup trop long. Nous ne pourrions donc pas, ainsi que nous l'avons fait pour les Copépodes, appuyer nos conclusions sur des données numériques.

Lors de l'analyse du plancton, vivant ou fixé, nous avons cependant pris soin de noter chaque fois la présence de femelles ovigères. Le tableau XVII résume, à titre d'exemple, les observations réalisées sur les 23 prélèvements (filets n° 12 et n° 20 réunis) effectués dans le Shangalele entre juillet 1957 et juillet 1959 (cf. Tableau XV, premier volet).

(1) Durée moyenne de vie mesurée « in vitro » chez quelques espèces des régions tempérées : *Hydatina senta* : 8 jours (FERRIS, 1932) ; *Proales sordida* : 8 à 9 jours (JENNINGS et LYNCH, 1928) ; *Brachionus calyciflorus* : 6 jours (EDMONDSON, 1945) ; *Eosphora najas* : 8 à 10 jours (POURRIOT, 1960). Élevages généralement réalisés à la température du laboratoire.

TABLEAU XVII

Résumé des observations sur les femelles amictiques en ponte
(populations du Shangalele)

ESPÈCES	nombre de fois où l'espèce est identifiée	nombre de fois où des femelles en ponte sont reconnues
<i>Brachionus angularis</i>	14	14
<i>B. caudatus</i>	16	15
<i>B. calyciflorus</i>	23	23
<i>B. falcatus</i>	23	21
<i>Keratella tropica</i>	23	20
<i>Pedalia</i> sp.	18	11
<i>Tetramastix opoliensis</i>	18	16
<i>Trichocerca chattoni</i>	12	9

La comparaison des deux colonnes du tableau XVII montre que des femelles en ponte de toutes ces espèces peuvent être identifiées pratiquement dans chaque population. Dans la série apparaissent incontestablement des cas où les femelles amictiques ovigères font complètement défaut. Mais comme ils ne précèdent jamais une période d'extinction de l'espèce, ils n'expriment, semble-t-il, qu'une situation absolument momentanée. Pour s'en convaincre, il suffit simplement de comparer des pêches réalisées dans des délais plus courts. Le 10 février 1958, par exemple, notre attention est attirée par l'absence de toute femelle en ponte dans la population de *Brachionus falcatus* vivant en amont du barrage de Mwangusha, le prélèvement est répété le 15, au même endroit, et l'examen microscopique de la récolte révèle, au contraire, la présence d'un nombre appréciable de femelles amictiques portant des œufs. Les raisons de ces différences peuvent être attribuées au hasard qui entoure toute récolte dans la nature. Il nous paraît plus vraisemblable de voir en elles l'intervention de causes biologiques qui affecteraient momentanément la structure démographique des populations, comme des accélérations ou des décélérations du rythme de ponte ou des modifications de la durée de la croissance qui se répercuteraient sur la durée des différents stades du cycle vital des Rotifères (voir troisième partie). Seule des cultures en conditions contrôlées pourraient évidemment répondre à ces questions.

Les observations effectuées sur les Rotifères peuvent être étendues aux Cladocères. Chez ces derniers, les femelles parthénogénétiques por-

tent également des œufs dans leur chambre incubatrice à tous les moments de l'année, et, dans toutes les pêches, il est possible d'identifier des individus immâtures.

e. — Cycle thermique et volume des œufs amictiques du *Brachionus falcatus* ZACHARIAS

On vient de montrer que la reproduction des espèces planctoniques se déroule sans interruption, malgré les modifications régulières de la température de l'eau. Néanmoins, nous avons voulu rechercher si ce facteur écologique n'exerçait pas une influence sur la « qualité » des pontes. Pour répondre à cette question, le volume des œufs du Rotifère *Brachionus falcatus* — espèce qui sera étudiée en détail dans la troisième partie du mémoire — a été calculé dans différentes populations recueillies aux diverses périodes du cycle thermique annuel, dans le Shangalele (454 œufs) à Mwadingusha (265) et dans le réservoir de Koni (320) (1).

Sous forme d'histogrammes, la fig. 25 réunit toutes les mensurations. Les classes dans lesquelles les volumes (en unités micrométriques³, cf. troisième partie du travail) ont été regroupés sont définies par leur point médian. Pour faciliter la comparaison, les fréquences ont été exprimées en % du nombre total d'œufs considéré dans chaque période.

Il n'y a pas lieu d'entrer dans l'interprétation détaillée de ces distributions plurimodales que seules pourraient fournir des observations sur le vivant. On fera simplement remarquer que les œufs dont le volume est compris entre 400 et 1.800 u. m³ appartiennent à des pontes groupées. Les limites de la distribution des pontes isolées, de très loin les plus nombreuses, sont comprises entre 2.000 et 6.800 u. m³. Les différentes classes modales, qui s'isolent dans toutes les distributions, pourraient correspondre à la variation du volume des œufs pondus successivement par une même femelle durant sa période de fécondité. JENNINGS et LYNCH (1922) ont, en effet, décrit et figuré une variation de ce type chez *Hydatina senta*. Notre hypothèse se fonde sur les constatations suivantes :

— les essais entrepris en vue de démontrer une corrélation entre le

(1) L'œuf de ce brachion est un ellipsoïde très régulier lorsqu'il est pondu isolément. Dans les pontes simultanées (cf. Planche IV), les œufs sont plus petits et tendent vers la forme sphérique. Les axes ont été mesurés à l'aide d'un micromètre en prenant comme limites le périmètre extérieur de la coque. L'épaisseur de celle-ci reste très constante de sorte que ces dimensions « hors tout » s'avèrent beaucoup plus comparables que celles qui seraient prises directement sur l'embryon.

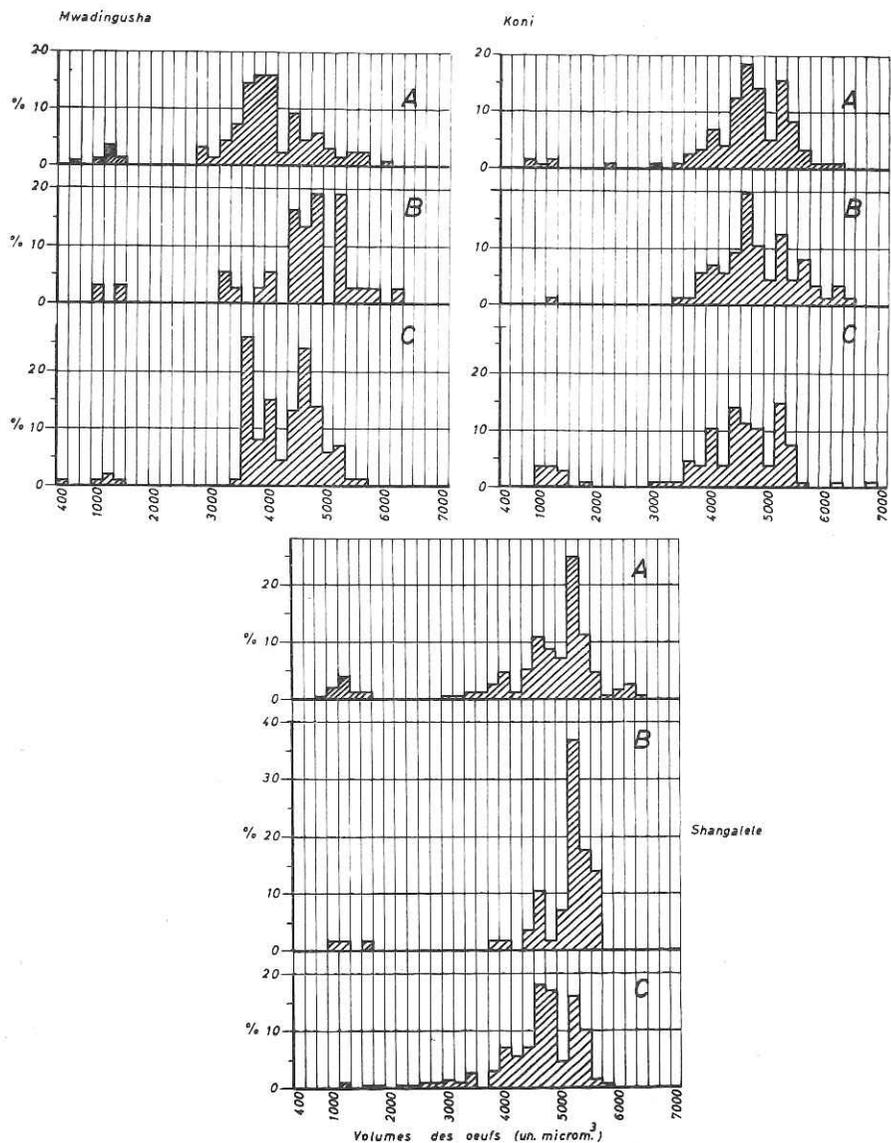


Fig. 25. — Répartition du volume des œufs amictiques de *B. falcatus* ZACHARIAS en fonction du lieu d'origine des populations et en fonction des trois périodes du cycle thermique annuel.

A. — refroidissement des eaux —

B. — réchauffement —

C. — période de constance thermique relative en saison des pluies (période 1957-58).

volume des œufs et la taille des femelles qui les portent se sont avérés entièrement négatifs : des femelles de même taille peuvent porter des œufs couvrant pratiquement toute l'échelle des volumes ;

— la correspondance des classes modales (4.000, 4.600 et 5.200 u.m³) est remarquable lorsque les histogrammes obtenus dans les différentes régions sont comparés entre eux. Il en est de même lorsque, dans un même biotope, on compare les distributions obtenues aux différentes époques du cycle thermique.

En vue de dégager le rôle éventuel de la température sur le volume des œufs du brachion, on examinera d'abord les populations de l'espèce originaires du réservoir de Koni, et, dans la retenue de la Lufira, celles provenant du Shangalele. Sur les graphiques A, B et C on voit :

- que le volume des œufs restent compris pratiquement entre les mêmes limites,
- que les classes modales occupent la même position, quelle que soit la provenance et quelle que soit l'époque envisagées.

Ces deux particularités importantes et constantes permettent d'affirmer que le volume des œufs n'est donc pas directement influencé par les conditions thermiques variables de l'environnement.

La comparaison des histogrammes relatifs aux femelles ovigères pêchées dans le secteur du barrage de Mwadingusha, montre que le volume des œufs de ces populations est plus variable. Mais on peut douter que la température joue un rôle réellement décisif dans cette variation :

- lors du refroidissement (A), au cours duquel la température atteint 18-19° C, la proportion des œufs peu volumineux (3.800 et 4.000 u.m³) est de 41 % ; elle est de 49 % dans le graphique C, correspondant à une époque où la température se maintient constamment entre 25 et 26° C.
- d'autre part, à toutes les époques, les températures mesurées dans le secteur du barrage ne sont pas fondamentalement différentes de celles obtenues dans le Shangalele ou dans le réservoir de Koni. Malgré cela, les pontes mesurées à Mwadingusha renferment systématiquement une proportion de petits œufs plus élevée que dans les deux autres régions étudiées.

Par conséquent, le volume des œufs apparaît bien plus influencé par les différences de provenance que par les différences de température survenant annuellement. Comme ces différences locales se manifestent dans le

même écosystème aussi bien que dans des milieux différents, on est conduit à rechercher la cause du phénomène dans les conditions écologiques propres à ces biotopes. La question sera reprise dans la troisième partie du travail.

3. — Les variations quantitatives des espèces dominantes

Les documents présentés et analysés ci-dessus indiquent que les modifications saisonnières des facteurs climatiques locaux ne paraissent pas influencer de façon directe et importante la phénologie et la reproduction des espèces les plus représentatives des trois biocoenoses. Mais avant d'interpréter définitivement le rôle de ces facteurs écologiques sur la dynamique des populations planctoniques, il faut encore examiner comment les effectifs de ces espèces varient au cours du temps. Il aurait été fort intéressant de comparer nos observations à celles réalisées dans d'autres lacs tropicaux, malheureusement, aucune donnée sur le sujet n'a encore fait l'objet de publication.

Nous étudierons principalement les populations de l'exutoire du lac de Mwadingusha car c'est dans cette région que les observations ont été les plus nombreuses et les plus suivies et c'est aussi dans l'exutoire que nous avons recueillis le plus de renseignements sur la nature physique et chimique du milieu. Les renseignements obtenus à Koni et à N'Zilo seront cependant considérés de manière comparative. Signalons enfin que les quantités d'individus mesurées dans les 18 récoltes sont représentées fig. 26 par la racine cubique du nombre total de spécimens présents sous 1 dm² de surface aux lieux des prélèvements.

a. *Brachionus falcatus* ZACHARIAS.

Le nombre d'individus varie remarquablement peu de mois en mois. La seule augmentation réellement significative se situe en mai 1958 et est suivie, jusqu'en fin-juillet, d'une période où les effectifs sont un peu moins riches. Les solutions de continuité dans la série des pêches ne permettent pas de préciser si cet accroissement est de nature périodique.

Dans les deux autres lacs, les populations de *Br. falcatus* augmentent assez régulièrement en mars (N'Zilo), entre mars et mai (Koni), époques qui correspondent à une extension du volume des couches épilimniques à la suite de brassages partiels plus (N'Zilo) ou moins (Koni) étendus. (cf. fig. 8).

Un fait paraît commun aux trois lacs : la période de circulation totale

de la saison sèche froide n'entraîne aucun accroissement significatif des individus de l'espèce.

b. *Brachionus calyciflorus* PALLAS

Cette espèce se raréfie régulièrement dans le courant d'avril, à la fin de la période de constance thermique relative. Dans l'intervalle, on distingue un accroissement assez significatif en mai (1958), au début du refroidissement, puis un autre en décembre-janvier, durant la période de constance thermique relative, pendant une période de stratification. A Koni, les populations de *Br. calyciflorus* sont plus riches qu'à Mwadingusha, (cf. Tableau XIV). Les nombres successivement obtenus indiquent que les populations sont capables de s'accroître significativement à n'importe quel moment. Toutefois, c'est en dehors de la saison des pluies, que se localisent les plus fortes densités. Il en est de même à N'Zilo. Les maxima absolus y ont été régulièrement mesurés en juillet, au moment de la circulation totale.

Dans le lac de la Lufira, le graphique 2 de la fig. 26 montre une différence assez sensible dans les effectifs de l'espèce. Ceux-ci ont été systématiquement plus pauvres entre décembre 1957 et avril 1958 que par après.

c. *Brachionus caudatus* BARROIS et DADAY.

En juxtaposant les données du lac de Mwadingusha et du réservoir de Koni, on remarque chaque année une raréfaction des effectifs en mars.

A cet appauvrissement succède directement un accroissement progressif du nombre d'individus jusqu'à un maximum enregistré en juin. L'espèce varie alors relativement peu jusqu'en septembre. Aussi bien à M'sha qu'à Koni, une chute a été observée également en octobre, mais est de très courte durée, puisqu'en novembre les effectifs redeviennent aussi nombreux qu'avant. Nous n'avons pu contrôler la répétition de cette courte raréfaction du début de la saison des pluies. Comme dans le cas précédent, les nombres d'individus mesurés en 1958-59 ont été plus grands que ceux obtenus en 1957-58.

d. *Brachionus angularis* (GOSSE).

La diminution progressive des individus de l'espèce entre juin et octobre est un phénomène paraissant assez régulier à Mwadingusha comme à Koni. Cette espèce pourrait donc être défavorisée par les conditions prévalant en saison sèche. Certains individus au moins sont capables de subsister à ces conditions (cf. tableau XV). En dehors de

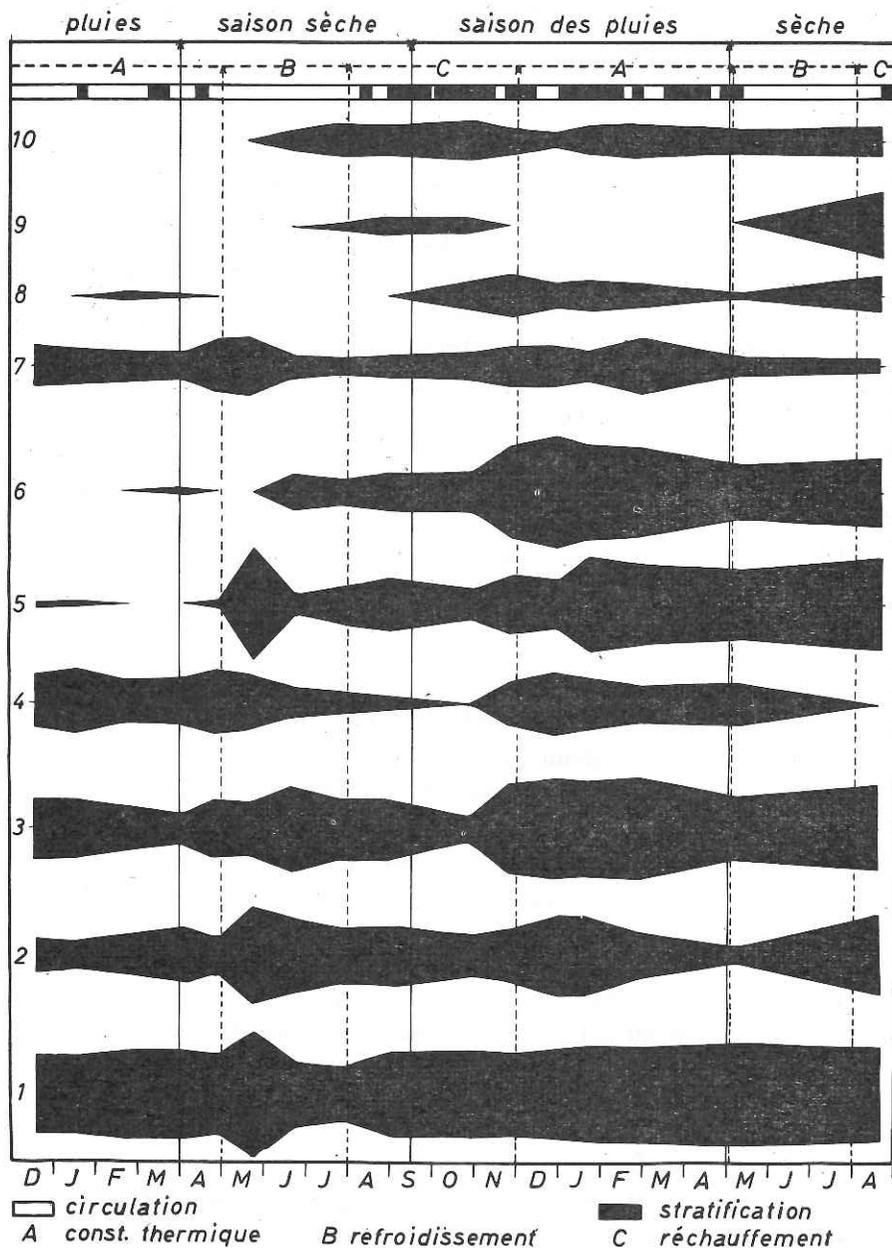


Fig. 26. — Variations saisonnières du nombre des individus appartenant aux dix espèces les plus représentatives du plancton de l'exutoire de la retenue de la Lufira. (décembre 1957-août 1959). 1. — *Brachionus falcatus*; 2. — *Br. calyciflorus*; 3. — *Br. caudatus*; 4. — *Br. angularis*; 5. — *Keratella tropica*; 6. — *Tetramastix opoliensis*; 7. — *Pedalia* sp.; 8. — *Trichocerca chattoni*; 9. — *Daphnia longispina*; 10. — *Tropodiptomus kraepelini*.

ces époques, les effectifs, comparativement peu nombreux de l'espèce, s'avèrent peu variables d'une année à l'autre.

e. *Keratella tropica* (APSTEIN).

En même temps que les *Br. falcatus* et *calyciflorus*, l'espèce présente un maximum de densité très significatif en mai 1958, mais il est de très courte durée. Pas plus à Mwadingusha qu'à Koni, les maxima et minima enregistrés ultérieurement apparaissent réguliers. A N'Zilo, les accroissements et les diminutions des effectifs se manifestent également aux différentes saisons. Toutefois, les nombres les plus grands y ont été observés lors des brassages partiels ou totaux. La fig. 26 (5) montre néanmoins que ces conditions ne sont pas nécessairement indispensables pour accroître les populations de l'espèce.

f. *Tetramastix opoliensis* ZACHARIAS.

Bien qu'il s'agisse d'une espèce pérenne, ainsi qu'on l'a précisé plus haut, *Tetramastix* ne s'est maintenu de façon durable qu'à partir de la fin-juin 1958. Le nombre de ses individus, d'abord faible, varie fort peu jusqu'à la fin octobre. A partir de ce moment, les populations s'accroissent sensiblement jusqu'en décembre, et conservent des effectifs élevés jusqu'en février. Les individus sont moins nombreux en mai, à la fin de la période de constance thermique, et redeviennent un peu plus abondants en août, à la fin de la période de refroidissement.

A N'Zilo, où l'espèce est recensée sans interruption, le nombre total d'individus sous un dm² de surface s'accroît significativement deux fois au cours du cycle annuel. En août d'abord, immédiatement après la circulation totale de juillet, en mars, ensuite, à la faveur des brassages partiels de la saison des pluies.

g. *Pedalia* sp.

Le nombre de *Pedalia* n'est jamais très élevé dans le plancton de l'exutoire de la retenue de Mwadingusha. En outre, il varie relativement peu. L'étude du graphique (?) (fig. 26) indique cependant une diminution des individus durant les mois de la saison sèche froide (période B). Ce comportement se reproduit dans le réservoir de Koni comme dans la retenue du Lualaba, ce qui lui donne une signification incontestable.

h. *Trichocerca chattoni* de BEAUCHAMP.

C'est à partir du mois d'août 1958 que l'espèce s'installe définitivement dans le plancton de l'extrême aval du lac de Mwadingusha. Elle y

accroît ses effectifs jusqu'en novembre puis décroît jusqu'à la fin de la période de constance thermique relative. A N'Zilo, où elle est pérenne tout en étant relativement peu abondante, *Trichocerca* varie peu et présente des maxima et des minima à n'importe quel moment du cycle annuel.

i. *Daphnia longispina* MULLER.

La distribution chronologique trop discontinue de cette espèce, n'autorise aucune conclusion. A N'Zilo, par contre, les populations de ce Cladocère présentent annuellement un seul maximum de densité (v. p. 108). Il se situe très régulièrement au moment de la circulation totale de juillet. Le nombre élevé de *Daphnia* enregistré en août 1959 aussi bien à Mwadingusha que dans le lac de Koni présente des rapports certains avec les faits constatés à N'Zilo.

j. *Tropodiptomus kraepelini* (POPPE et MRAZEK).

Le nombre d'adultes et de copépodites de ce Diaptomide varie relativement peu à partir de juin 1958, moment où l'espèce figure régulièrement dans le plancton.

Les données des pêches quantitatives pratiquées à N'Zilo, où *Tropodiptomus* a été dénombré dans toutes les récoltes, ne fournissent aucun argument en faveur d'une variation rythmique de ses effectifs. Il en est de même à Koni, où il apparaît dans le plancton exactement à la même époque que dans l'exutoire.

Parmi les dix espèces dont les variations quantitatives viennent d'être passées en revue, 7 apparaissent très indifférentes vis à vis des facteurs saisonniers. Leurs effectifs s'accroissent et diminuent bien au cours de l'année mais l'amplitude de ces variations reste toujours très faible.

En ce qui concerne les trois autres, *Brachionus angularis* et *Pedalia* sp. sont manifestement plus abondantes en saison des pluies qu'en saison sèche. *Daphnia longispina*, au contraire, est réellement typique de la phase du refroidissement des eaux. Parmi toutes les espèces, elle est d'ailleurs la seule dont les variations quantitatives modifient significativement la composition relative du plancton de la retenue de N'Zilo.

Dans la retenue de Mwadingusha, les populations de plusieurs espèces apparaissent incontestablement plus riches durant la saison des pluies 1958-59 que pendant la période correspondante du cycle annuel précédent. C'est le cas de *Brachionus calyciflorus* et de *B. caudatus* parmi les espèces qui ont été recensées en permanence dans l'exutoire. Mais c'est aussi le cas de plusieurs autres qui ont fait momentanément défaut dans les relevés :

Keratella, *Tetramastix* et *Trichocerca*. Chez toutes ces espèces, les différences d'effectifs entre ces deux périodes paraissent bien plus importantes que les variations qu'elles manifestent de mois en mois. Ces différences doivent incontestablement être mises en rapport avec l'évolution à long terme des conditions écologiques, correspondant à la régression des prairies flottantes.

A N'Zilo et, dans une mesure moindre, dans le réservoir de Koni, la densité des populations de plusieurs espèces est généralement plus faible pendant les mois où les eaux sont thermiquement et chimiquement stratifiées. Les effectifs s'accroissent, au contraire, aux époques de la circulation totale (saison sèche froide) ou partielle (saison des pluies). Nous reviendrons sur ce phénomène classique lorsque nous étudierons, plus loin, les variations de la biomasse.

4. — Influence de la stratification des eaux sur la répartition verticale du zooplancton

Dans les trois lacs artificiels, le volume des couches hypolimniques est régulièrement supérieur à celui que l'on devrait trouver si la température entraînait seule en jeu. Cette anomalie résulte d'une rupture d'identité entre la stratification thermique et celle des corps chimiques, liés au métabolisme des organismes. Nous allons tenter de préciser comment le zooplancton réagit devant cette situation si générale.

Les figures 27 et 28 donnent des exemples de la distribution verticale des Copépodes (Cop.), Cladocères (C) et Rotifères (R) dans les différents lacs et aux différentes époques du cycle thermique annuel. Suivant un usage très répandu (RUTTNER, 1953), les racines cubiques des nombres d'individus/litre ont été portées en regard des différentes profondeurs. Les images obtenues représentent, par conséquent, la projection dans un plan de la densité des individus sur le diamètre d'un cylindre contenant un litre d'eau. Dans chaque cas, les diagrammes du plancton ont été complétés par la courbe des températures, relevées au moment de la pêche, et par la courbe de la saturation en oxygène, mesurée à une date voisine. Nous avons choisi l'oxygène car il reflète le mieux les écarts entre la stratification thermique et la stratification chimique.

La fig. 27 montre que :

1° en juin-juillet, pendant la période de circulation totale (graphiques B, E et H), les populations animales s'étendent uniformément de la sur-

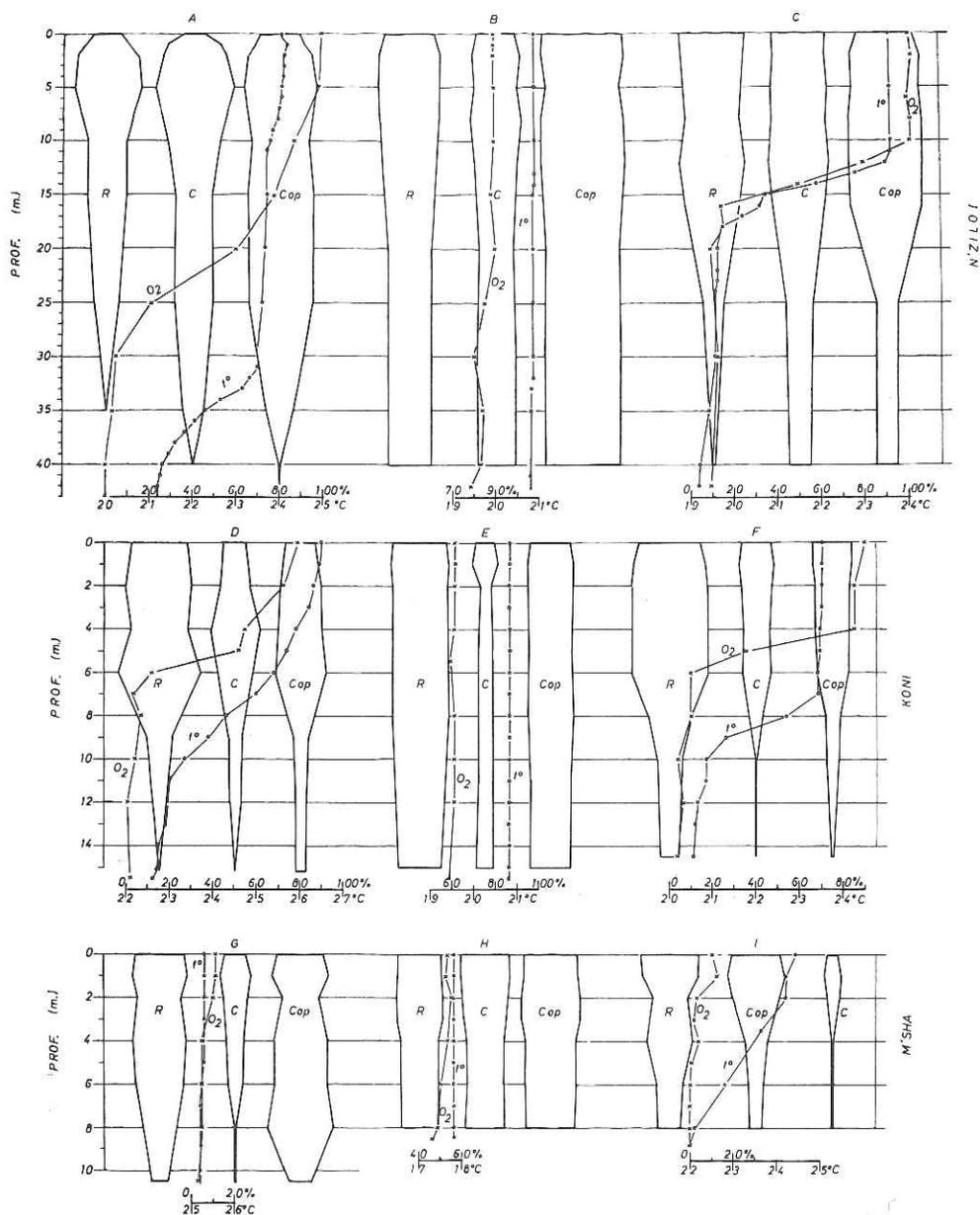


Fig. 27. — Répartition des trois groupes principaux du zooplancton en fonction de la profondeur. Au-dessus, retenue de Lualaba ; au milieu, réservoir de Koni ; en-dessous, retenue de la Lufira. R : Rotifères ; C : Cladocères ; Cop : Copépodes (ensemble des nauplii, metanauplii, copépodites et adultes).

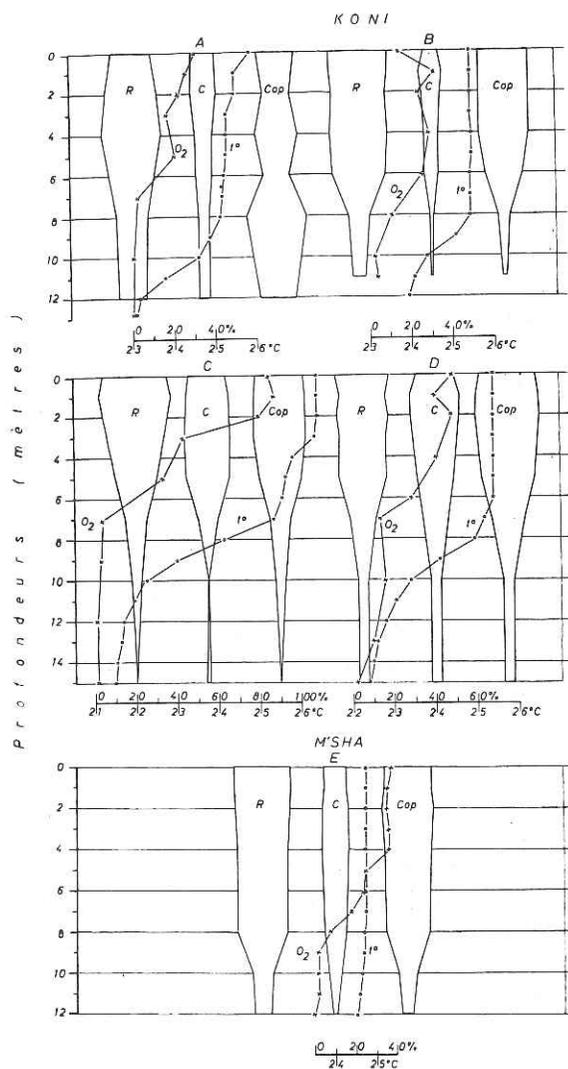


Fig. 28. — Répartition du zooplancton en fonction de la profondeur, pendant la période de constance thermique relative. A-D, réservoir de Koni ; E, retenue de la Lufira.

face jusqu'au fond, en raison de l'homogénéité thermique et chimique des milieux.

2° en septembre-octobre, à la fin de la saison sèche, les eaux se stratifient thermiquement ce qui entraîne une désoxygénation pratiquement immédiate des couches hypolimniques. Les populations animales réagissent à ces conditions et se concentrent dans les couches à caractère épilimnique (graphiques C, F et I).

3° Durant la période de stagnation, les conditions varient très sensiblement d'un lac à l'autre. Dans la retenue de Mwadingusha, par exemple, les brassages fréquents permettent au zooplancton de réoccuper l'ensemble du volume d'eau (graphique G). A N'Zilo, le thermocline est progressivement refoulé en profondeur sous l'influence des pluies. Le graphique A montre que le plancton suit ce brassage et reste dense jusqu'à 25 mètres de profondeur. A Koni, le brassage partiel est beaucoup plus faible et les animaux restent localisés dans les couches épilimniques, comme lors de la mise en place de la stratification.

La fig. 28 réunit une série de courbes illustrant la densité des animaux durant la période de constance thermique relative des eaux (saison des pluies) à Koni (graphiques A-D) et à Mwadingusha (graphiques E). Sur ces schémas, l'hiatus entre la stratification thermique et chimique apparaît plus clairement que dans la fig. 26. L'examen des variations de la densité des animaux montre que ceux-ci se distribuent bien plus étroitement en fonction des concentrations en oxygène dissous qu'en fonction de la température. Le graphique A de la fig. 27 montre que le zooplancton de la retenue de N'Zilo réagit de la même façon à l'extension anormale du volume de l'hypolimnion. En comparant tous les résultats obtenus, on peut préciser que la raréfaction significative du plancton se manifeste habituellement à des profondeurs où l'oxygène se chiffre entre 0,9 et 1,2 mg./l., c'est-à-dire aux environs de 10 % de la saturation.

5. — Conclusions

a. — Influence de la température sur la dynamique des populations zooplanctoniques

Dans la conjonction des facteurs du milieu, la température est, sous nos latitudes, celui qui contrôle le plus les modifications périodiques des milieux lacustres. Corrélativement, par voie directe ou indirecte, la tem-

pérature conditionne également la dynamique des populations planctoniques. D'une part, les espèces pérennes présentent des différences de densité notoires, d'autre part, de nombreuses espèces n'entrent en activité qu'à des époques déterminées et restent en repos — soit sous forme d'œufs de durée, soit de stades de diapause — lorsque les conditions écologiques ne répondent plus à leurs exigences physiologiques. Par exemple, dans le lac Ohrid, le zooplancton d'été est complètement modifié par l'apparition presque simultanée de plus de 50 % des espèces de Rotifères recensées (STANKOVIC, 1960). Dans le lac Majeur, la composition du plancton présente également une alternance remarquable. Ce sont aussi les Rotifères qui, chaque année, fixent la physionomie du plancton d'été tandis que les Copépodes dominent la biocoenose aux autres saisons (PIROCCHI, 1947 ; BALDI, 1951).

Dans les trois lacs artificiels tropicaux, la température est aussi le facteur écologique qui varie le plus régulièrement, malgré cette périodicité, la composition des trois biocoenoses manifeste une très grande stabilité. Une des raisons de cette uniformité réside certainement dans le fait que l'écart annuel entre les températures extrêmes est nettement plus faible au Katanga que sous les climats tempérés. En se référant aux récentes observations faites en France par POURRIOT (1965), on voit par exemple que les premiers individus de *Brachionus falcatus* n'apparaissent que lorsque la température atteint 16°C, c'est-à-dire, approximativement la température la plus basse mesurée en juillet dans les régions les moins profondes des lacs artificiels. De même, *Tetramastix opoliensis* n'entre en activité qu'à partir de 19°C. Dans la liste présentée par POURRIOT, on peut trouver un grand nombre d'espèces benthiques qui sont également des sténothermes d'eau chaude. C'est notamment le cas de *Platyias patulus*, *Trichotria tetractis* ou *Testudinella patina* que nous avons également repérés sans interruption dans les pêches littorales du lac de Mwadingusha. Ainsi, tous ces Rotifères qui, dans les régions tempérées, présentent un cycle saisonnier se maintiennent au contraire toute l'année là où les variations de température restent dans les limites de leur tolérance physiologique.

Les considérations préliminaires qui se dégagent de l'examen de la reproduction parthénogénétique ou zygogénétique des divers animaux planctoniques suggèrent que le rythme de ponte n'est guère influencé directement par l'état thermique de l'environnement. Cette indépendance constitue aussi un élément favorable à la stabilité des biocoenoses de ces lacs artificiels tropicaux. La continuité de la reproduction permet également la reconstitution rapide des populations dont les effectifs auraient

eu à souffrir de l'action limitante d'autres facteurs écologiques, nous en verrons un exemple prochainement.

La température de l'eau ne paraît donc pas jouer un rôle direct prépondérant sur la dynamique des populations zooplanctoniques mais elle agit indiscutablement de façon indirecte. L'analyse des variations quantitatives des espèces démontre, en effet, que les populations de la plupart d'entre elles s'accroissent assez régulièrement chaque fois que les eaux sont remises en circulation. Parmi les dix espèces étudiées, c'est le Cladocère *Daphnia longispina* qui réagit le plus à l'action stimulante du brassage total de la saison sèche froide. L'augmentation de ses populations suffit, en effet, à modifier légèrement la structure des biocoenoses durant cette courte période. Le rôle des brassages sera réenvisagé dans le chapitre suivant.

b. — Influence d'autres facteurs écologiques

Si les biocoenoses des lacs de barrage tropicaux sont fort peu influencées par la température, d'autres facteurs écologiques peuvent jouer, par contre, un rôle limitant autrement efficace. La retenue de la Lufira en montre un exemple particulièrement démonstratif.

Sous les effets de la pollution engendrée par la décomposition des prairies flottantes, nous avons constaté les faits suivants :

a) dans les aires totalement envahies par les flots de végétation, la faune héléoplanctonique peut être remplacée entièrement par des espèces benthiques (voir chapitre précédent)

b) dans les zones très altérées par la pollution, comme dans l'exutoire de la retenue, la faune pélagique est appauvrie par élimination de certaines espèces appartenant aux trois principaux groupes zoologiques ;

c) dans ces mêmes régions, les effectifs des populations des espèces plus résistantes sont également appauvris.

Les effets de la pollution du milieu sur la dynamique des populations héléoplanctoniques pourraient également se manifester des deux façons suivantes :

a) la distribution statistique du volume des œufs pondus par les femelles amictiques de *Brachionus falcatus*, vivant dans l'exutoire, renferme une proportion d'œufs petits notablement plus forte que dans le Shangalele et le réservoir de Koni. Cette différence, on l'a vu, est entière-

ment indépendante des conditions climatiques et pourrait donc résulter de la pollution du milieu ;

b) en se décomposant, les prairies finissent par sombrer et accroissent par le fait même la masse des sédiments organiques. En période de stagnation, l'intensité des processus de dégradation des sédiments entraîne immédiatement un accroissement anormal du volume de la zone tropholytique aux dépens de la zone trophogène. Cet hiatus, on l'a vu, se répercute indiscutablement sur la distribution verticale du zooplancton. La concentration des animaux dans un habitat restreint peut accroître la compétition interspécifique et, par conséquent, le développement de certaines espèces de la zoocoenose.

V. INDICES DE LA PRODUCTION BIOLOGIQUE DES LACS ARTIFICIELS DU HAUT-KATANGA

Après avoir défini la structure des biocoenoses des trois lacs artificiels et vu comment leurs espèces dominantes réagissaient aux facteurs climatiques et aux conditions de leur environnement, nous allons considérer, à présent, le zooplancton dans son ensemble, autrement dit, comme étage particulier de la pyramide écologique de ces différents écosystèmes.

Le résultat d'une récolte quantitative du plancton par les méthodes définies précédemment, fournit simplement une estimation de ce que les écologistes dénomment « standing crop ». On appelle ainsi la quantité de zooplancton (exprimé en poids ou en nombre d'individus) sélectionné par les procédés de récolte, présente à un moment donné, dans une aire déterminée du lac (WESTLAKE, 1963 ; DUSSART, 1966).

Le « standing crop » n'est donc pas, en lui-même, une mesure de la biomasse au sens strict du terme, pas plus qu'il ne donne une mesure approchée de la production de l'écosystème. En effet, il ne fournit aucun renseignement sur la vitesse de croissance des populations et sur la vitesse de leur renouvellement. Malgré toutes ces imperfections et grâce surtout à la répétition des récoltes, les résultats obtenus peuvent être utilisés comme des indices permettant de se faire une première idée de la nature trophique des lacs artificiels.

Nous examinerons d'abord les variations chronologiques du « standing crop » et verrons quels facteurs écologiques les conditionnent. Connaissant la variabilité du nombre total d'animaux au cours des cycles annuels, nous tenterons de comparer ces chiffres à ceux obtenus par d'autres naturalistes dans d'autres régions du globe.

1. — Les variations chronologiques du « standing crop » dans les lacs artificiels

a. — Lac de retenue de la Lufira (fig. 29 ; Annexe 1, tabl. 1).

Dans l'exutoire du lac de la Lufira, le nombre total d'individus par dm^2 a varié entre un minimum de 7.663 (05.IV.58) et un maximum de 60.000 (28.II.59), soit dans un rapport de 8:1, environ.

Entre le 26.XI.58 et le 28.II.59, la courbe présente un maximum très accentué. L'abondance prolongée des animaux (de 45.000 à 60.000) se superpose à une richesse plus grande des Diatomées (*Synedra*) et des Cyanophycées (*Microcystis*), comme le prouvent les indices d'abondance du phytoplancton représentés sur l'échelle. Cet accroissement des organismes producteurs se répercute d'ailleurs sur la composition chimique des eaux, comme le montrent les différentes courbes de la fig. 18. On dispose ainsi d'un ensemble parfaitement convergent de faits qui permettent d'affirmer que la production biologique du lac atteint, durant cette période, ses valeurs les plus élevées de toute la série. Ce phénomène se manifeste au moment de la crue du lac (cf. fig. 5) alors que les eaux sont pourtant stratifiées. Il est même tout à fait remarquable de constater que la stratification a été plus nette et plus durable à cette époque que pendant les mois correspondants des années précédentes.

Un accroissement beaucoup moins accusé se dessine également entre décembre 1957 et février 1958. Nous pensons qu'il exprime cependant un phénomène du même type que celui qui vient d'être décrit. En effet, le zooplancton passe peu après par un minimum (05 et 27.IV.58), appauvrissement relatif que l'on constate également en mai 1959, à la fin de la saison des pluies.

Les lacunes qui se glissent dans la série d'observations ne permettent pas de caractériser correctement la nature périodique des maxima et des minima qui se succèdent durant la saison sèche. Leur existence indéniable permet de penser que, dans la retenue de la Lufira, le zooplancton peut s'accroître à n'importe quelle saison sous l'influence de facteurs écologiques différents.

L'examen de la fig. 29 conduit à d'autres constatations. Entre la pêche initiale du 7 octobre 1957 et celle pratiquée le 27 avril 1958, le phytoplancton est presque exclusivement composé de Diatomées *Synedra* dont les indices d'abondance sont remarquablement peu élevés (2-3). Simultanément, les quantités d'animaux/ dm^2 sont peu abondantes (de 7.663 à 20.500 individus) et la biocoenose comprend alors un nombre dérisoire de

Cladocères (25 à 600/dm³) qui représentent de 0,3 à 3 % seulement de l'ensemble du zooplancton.

A partir du 22 mai 1958 et jusqu'à la fin de la période d'observation, en août 1959, les indices d'abondance du phytoplancton sont régulière-

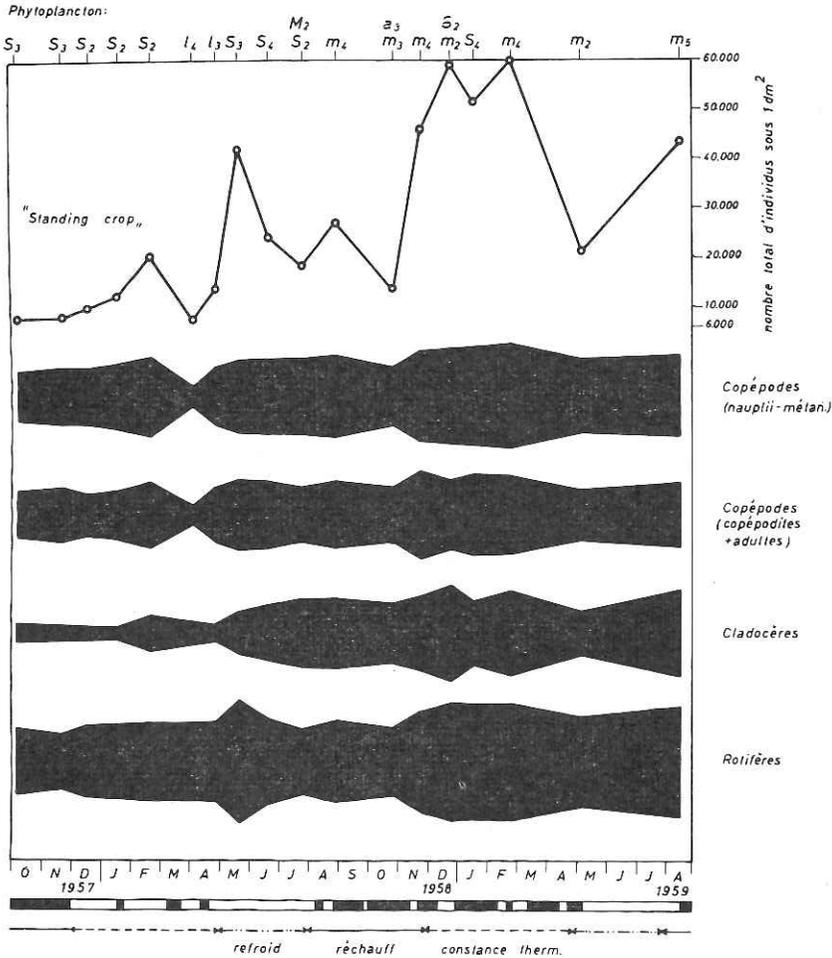


Fig. 29. — Lac de retenue de la Lufira, variations du « standing crop » pendant la période comprise entre octobre 1957 et août 1959. Les périodes de stratification et de brassage sont indiquées sur l'échelle inférieure du graphique, respectivement par des zones noires et des zones blanches. Le phytoplancton est rappelé par les indices d'abondance des algues dominantes : S, *Synedra* ; l, *Lyngbia* ; M, *Melosira* ; a, *Anabaena* ; m, *Microcystis*. (Voir tableau 1, Annexe 1).

ment plus élevés que les précédents. On assiste à la disparition progressive des *Synedra* auxquelles se substituent les Cyanophycées coloniales du genre *Microcystis*. Parallèlement, le « standing crop » augmente, principalement à cause de la multiplication des Cladocères. Ce groupe totalise désormais toujours plus de 1000 individus/dm² et représente souvent de 15 à 25 % de l'ensemble du « standing crop ». La faune planctonique ne se modifie pas exclusivement sur le plan quantitatif puisque, comme on l'a vu au chapitre précédent, les Rotifères, les Copépodes et les Cladocères voient grossir presque simultanément le nombre de leurs espèces. Ces différentes modifications débutent et s'achèvent durant la courte période du refroidissement des eaux de 1958. C'est aussi pendant ces quelques mois que la nature du milieu s'est profondément modifiée, les eaux passant d'un stade de forte pollution à un état d'épuration relative. La correspondance de ces événements est telle qu'il paraît impossible de nier leur corrélation.

b. — Le réservoir de Koni (fig. 30 ; Annexe 1, tabl. 2)

Les résultats des 13 pêches planctoniques quantitatives, pratiquées à l'aplomb du barrage de Koni entre le 24 mars 1958 et le 24 août 1959, montrent que la quantité de zooplancton a varié entre un maximum de 29.148 (04.X.58) et un minimum de 11.633 individus/dm². Le rapport entre ces valeurs extrêmes du « standing crop » est de 2,5 seulement. Dès lors, il est malaisé d'apprécier la véritable signification des fluctuations observées, d'autant plus que les circonstances ont empêché l'étude du plancton en juillet, époque pendant laquelle les eaux sont en circulation totale.

L'examen de la courbe permet de voir que les quantités d'animaux sont généralement un peu plus faibles pendant les périodes de constance thermique (stratification) qu'au moment du refroidissement des eaux et de leur remise en circulation. Des accroissements de courte durée peuvent néanmoins se produire à d'autres moments, alors que le lac est fortement stratifié (cf. 04 et 27.X.58). Cette observation laisse croire que des modifications du milieu, autres que celles déterminées par l'absence ou la présence d'un métalimnion, sont capables d'influencer le « standing crop » de ce réservoir.

c. — Lac de retenue du Lualaba (fig. 31 ; Annexe 1, tabl. 3)

Entre le 3 mars 1958 et le 2 septembre 1959, le nombre d'animaux

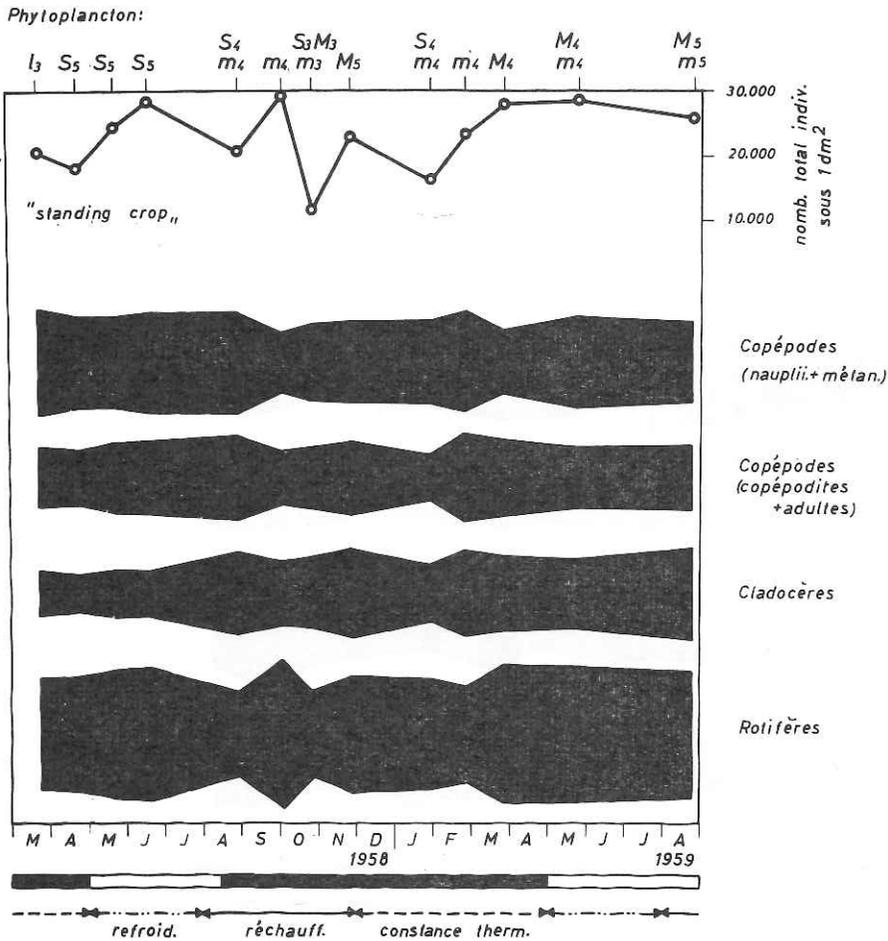


Fig. 30. — Réservoir de Koni, variations du « standing crop » pendant la période comprise entre mars 1958 et août 1959. (voir tableau 2, Annexe 1).

planctoniques a varié entre un maximum de 33.000 (28.VII.59) et un minimum de 8.000 (30.IV.58) individus/dm², soit dans un rapport de 4:1 environ. Cette amplitude est un peu supérieure à celle observée à Koni mais deux fois plus faible que dans la retenue de la Lufira, influencée, il est vrai, par le développement des prairies flottantes.

La courbe montre chaque année un maximum en juillet, lors du brassage total des eaux. Cette prolifération des organismes succède à un appauvrissement qui, en mars-avril, correspond à la fin de la période de stagnation des eaux. Dans l'exutoire du lac de retenue du Lualaba, il

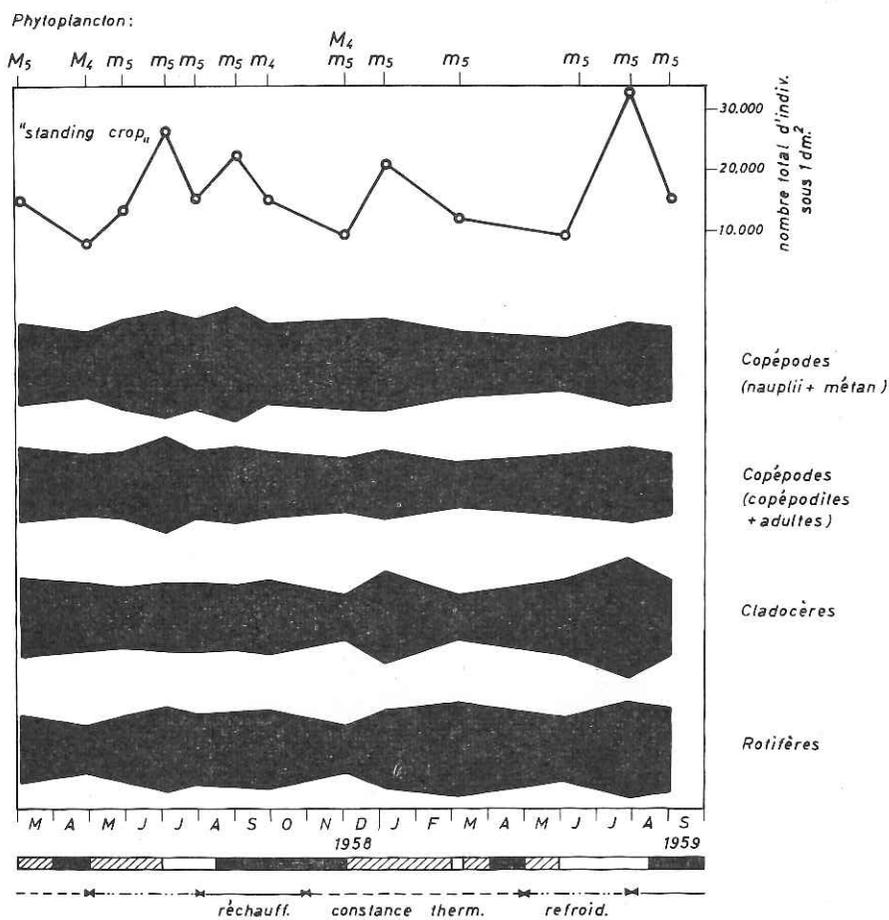


Fig. 31. — Lac de retenue du Lualaba, variations du « standing crop » pendant la période comprise entre mars 1958 et septembre 1959. (voir tableau 3, Annexe 1). Sur l'échelle inférieure du graphique, les zones hachurées rappellent les périodes de brassage partiel.

existe donc une corrélation très manifeste entre l'importance du « standing crop » et l'état thermique des couches d'eau. Les brassages partiels qui, dans ce lac, se manifestent durant la saison des pluies peuvent également expliquer les accroissements du « standing crop » durant cette période du cycle annuel (cf. Janvier 1959).

Deux observations ont été réalisées en juillet 1958, au moment où le lac se trouvait en brassage total. Le 5 juillet, 26.000 individus sont dénombrés

sous 1 dm², nombre pratiquement double de celui obtenu en mai. Le 30 juillet, la population totale ne comptait plus que 15.000 individus, nombre tout à fait moyen. On peut donc conclure que l'augmentation de la densité du zooplancton, consécutive au brassage total est un phénomène de très courte durée.

La fig. 31 montre que la composition relative du plancton demeure très stable au cours du temps. On doit cependant retenir une augmentation de la population de Cladocères au moment du brassage annuel. Nous savons (voir plus haut) qu'il résulte de l'accroissement significatif des populations de *Daphnia longispina*.

d. — Conclusions

Dans la retenue de la Lufira, l'examen des variations chronologiques du « standing crop » met en évidence un aspect particulièrement important des effets néfastes produits par la putréfaction des prairies flottantes. Les nombres d'animaux observés pendant la saison des pluies 1957-58 (d'octobre à avril), au moment où les eaux de l'exutoire étaient les plus souillées, sont de deux à trois fois plus faibles que ceux obtenus ultérieurement. Le zooplancton n'est d'ailleurs pas le seul étage de la pyramide écologique affecté par la pollution. Nos observations indiquent que le phytoplancton l'est aussi, dans une mesure qui, malheureusement n'a pu être appréciée. Si l'on fait abstraction de ces valeurs anormalement basses et explicables, il est intéressant de constater que le « standing crop » fluctuerait ainsi dans un rapport de 4,5 à 1, c'est-à-dire dans le même ordre de grandeur que dans la retenue de N'Zilo.

A Mwadingusha, les maxima planctoniques peuvent apparaître aussi bien en saison sèche qu'en saison des pluies et ne montrent guère de périodicité. Dans l'exutoire du lac de N'Zilo, par contre, les variations du « standing crop » se superposent aux modifications périodiques de la stratification. Pendant les périodes de circulation, nous avons dénombré une moyenne de 19.600 individus/dm² alors qu'elle est de 13.200 durant les périodes de stratification. Cette différence de 33 % peut être tenue comme significative. La périodicité des variations du « standing crop » dans la retenue du Lualaba est analogue à ce que VERBEKE (1957) a vu dans les lacs Kivu, Edouard et Albert, elle correspond également à celle mise en évidence dans les lacs tempérés ayant une (Ohrid, STANKOVIC, 1960 ; Majeur, PIRROCHI, 1947) ou deux périodes de circulation totale (Mendota ; cité par WELCH, 1952 ; Lunz, étudié par RUTTNER, 1930).

L'action enrichissante du barrage est un phénomène bien connu qui

s'explique par la remise en circulation des sels et autres éléments nutritifs précédemment isolés dans l'hypolimnion. Dans ces lacs profonds, ces phénomènes mécaniques provoquent généralement une augmentation importante du phyto- et du zooplancton. En reprenant les données de VERBEKE (loc. cit.), le volume du plancton recueilli sur toute la hauteur de la zone aérobie du lac Kivu est environ 17 fois plus grand après la circulation des eaux et 40 fois plus grand dans l'Edouard. On le voit, ces proportions sont autrement plus grandes que dans la retenue du Lualaba. Les observations faites par BRAUN (1952) dans plusieurs petits lacs amazonéens pourraient expliquer de telles différences.

Dans ces lacs peu profonds, cet auteur a constaté que les maxima planctoniques se situent très souvent en saison des pluies et les explique par l'abondance des éléments allochtones dont les eaux sont alors chargées. Il est intéressant de remarquer que dans le lac de Mwadingusha les poussées du zooplancton de la saison des pluies se localisent effectivement au moment de la crue du lac. La température n'étant plus un facteur limitant, le problème de la périodicité des maxima du plancton des lacs tropicaux est ainsi transposé sur le plan de leur ravitaillement en éléments nutritifs. Si le débit des affluents est petit par rapport au volume lacustre, comme dans les lacs de la Rift Valley, l'approvisionnement allochtone reste faible et il faudra attendre les brassages pour libérer les éléments nutritifs piégés dans l'hypolimnion. Si le débit des affluents est proportionnellement plus grand, comme dans le lac de Mwadingusha, les maxima les plus élevés se situeront en saison des pluies, à la faveur des crues. Tous les cas intermédiaires peuvent évidemment exister, la retenue de N'Zilo en offre un premier exemple.

2. — Caractères trophiques des lacs artificiels

Le tableau XIX, ci-après, rassemble les éléments qui vont permettre de comparer les nombres d'animaux/dm² observés dans les lacs katangais et dans 10 autres lacs équatoriaux et tempérés, pour lesquels nous avons soit trouvé, soit calculé le « standing crop ».

Comparons, en premier lieu, nos résultats à ceux publiés par DAMAS, puisque nous avons appliqué exactement ses méthodes de prélèvement et de comptage. Par unité de surface, les quantités de zooplancton obtenues dans les lacs artificiels sont du même ordre de grandeur que celles observées dans l'Edouard et sur toute la hauteur de la zone aérobie du lac Kivu. Par contre, les nombres d'individus/dm² paraissent significativement plus grands que ceux des lacs d'altitude du Rwanda.

TABLEAU XIX

Valeurs comparées du « standing crop » dans une série de lacs

Lacs	alt. (m.)	lat. et long.	prof. locale (m.)	Dates et saisons	Zoo- planton ind/dm ²	Référence
1° Rift Valey Kivu (Nord)	1455	2°S-29°E	65 m.	15.IV.35	25.500	DAMAS, 1964
Edouard (Bugazia)	937	0°,20'S-29°30'E	88	20.V.35 début saison sèche : (cir- lation)	32.000	DAMAS, 1964
2° lacs d'altitude rwandais						
Bulera	1862	1°30'S-29°45'E	160	9.VI.52 sèche (stra- tification)	7.170	DAMAS, 1955
Luhondo	1764	1°30'S-29°45'E	50	20.VI.52 sèche (stra- tification)	12.790	DAMAS, 1955
Mohasi	1450	1°50'S-30°20'E	11	30.IV.52 pluies (stra- tification)	7.940	DAMAS, 1955
Mugesera	1350	2°07'S-30°20'E	2,80	1.IV.52 pluies	4.030	DAMAS, 1955
Sake	1350	2°13'S-30°22'E	3,80	20.III.52 pluies	5.040	DAMAS, 1955
Ohrid	690	41°05'N-20°45'E	200	sept. 1952 avril 1953 juillet 1953 avril 1954 juillet 1954	44.650 9.000 20.000 9.000 74.250	STANKOVIC, 1960
Lunzer Untersee	607	45°47'N-15°4'E	25-32	VII.08 III.08 IV.09 VI.09	69.800 3.317 5.605 15.729	RUTTNER, 1930
Plöner See (grand lac)		54°08'N-10°25'E	39	4.VI.52 08.I.53 30.I.53 25.II.53 18.III.53 26.V.53	22.600 9.070 8.650 7.080 9.750 39.194	HERBST, 1955

Lacs	alt. (m.)	lat. et long.	prof. locale (m.)	Dates et saisons	Zoo- planton ind/dm ²	Référence
Retenue de la Lufira	1100	11°S-27°E	10-12	28.II.59	60.072	original
				pluies		
				05.IV.58	7.663	
				pluies		
				moyenne des 18 récoltes	27.055	
Réservoir de Koni	985	10°45'S-27°15'E	12-15	25.V.59	28.363	original
				sèche		
				27.X.58 dé- but des	11.633	»
				pluies		
				moyenne des 13 récoltes	22.843	
Retenue du Lualaba	1200	10°30'S-25°30'E	28	29.VII.59	32.846	original
				saison sèche		
				30.IV.58	8.165	
				fin des pluies		
				moyenne des 13 récoltes	16.698	

Ces étroites similitudes constituent un argument supplémentaire pour homologuer les trois lacs artificiels aux milieux lacustres naturels intertropicaux.

Dans le cas des lacs tempérés à une (Ohrid) ou deux périodes de circulation totale (Lunzer Untersee et Plönersee), les maxima du « standing-crop » peuvent atteindre et même dépasser ceux trouvés dans les lacs artificiels. Les exemples présentés dans le Tableau montrent cependant que les minima planctoniques de ces lacs tempérés sont, sinon beaucoup plus faibles, tout au moins plus prolongés, en raison de la durée plus longue de la mauvaise saison.

L'interprétation des quantités d'animaux présentes à un moment donné réclame beaucoup de prudence, surtout lorsqu'on y cherche un indice de la production biologique. Dans le dénombrement des récoltes, chaque spécimen est, en effet, considéré comme une unité, quel que soit son stade de croissance. C'est le cas notamment pour les différents stades des Copépodes qui retiendront plus spécialement notre attention.

Nous avons vu (Tableau XVI), dans la retenue de la Lufira, que les nauplii et les métanauplii des différentes espèces représentaient de 52 à

76 % du total des Copépodes présents au moment des 18 récoltes. Cette importante proportion de jeunes stades est confirmée non seulement par l'étude des populations vivant à Koni et à N'Zilo mais également par les observations de DAMAS (1964) dans les lacs de la Rift Valley et dans ceux de la république rwandaise. L'ensemble de ses données, représentant plus de 50 échantillons quantitatifs, montre qu'il est tout à fait exceptionnel de trouver des populations de Copépodes renfermant moins de 50 % de nauplii et de métanauplii.

Les graphiques publiés par RUTNER (1930) pour la Lunzer Untersee comme ceux figurant dans le travail de RAVERA (1954) pour le lac Majeur, montrent indiscutablement que la structure démographique des populations de Copépodes est autrement variable. Comme le suggère l'étude de la dynamique des populations d'*Eudiatomus vulgaris* du lac Majeur réalisée par TONOLLI (1961), ces modifications sont en rapport avec les différences de la durée du développement qui, pour cette espèce et dans le milieu considéré est 4,25 fois plus lente à 7 qu'à 19°C.

Bien que le « standing crop » ne soit pas, en moyenne, beaucoup plus élevé dans les lacs artificiels que dans un lac subalpin (Lunzer Untersee) ou un lac baltique (Plöner See), la succession des générations y est toute-fois beaucoup plus rapide. C'est par ce biais que la productivité des eaux de la zone intertropicale pourrait dépasser celle de la zone tempérée. Cette interprétation trouverait un appui supplémentaire dans le fait que les différents poissons Cichlidae s'y reproduisent également sans interruption, mais avec un rythme quelque peu ralenti pendant la période du refroidissement des eaux (MAGIS, 1961a, b ; RUWET, 1961).

Dans la classification des types lacustres proposée par THIENEMANN (1925), le Plöner See est cité comme exemple particulièrement caractéristique du type EUTROPHE, catégorie où sont réunis les lacs à forte production biologique. Les indications fournies dans le Tableau XIX montrent que les trois lacs de barrage entrent parfaitement dans cette rubrique. Aux arguments tirés du « standing crop » s'en ajoutent d'autres découlant de la composition qualitative du phyto- et du zooplancton. Bon nombre de formes observées régulièrement dans les trois lacs artificiels sont connues effectivement comme des indicatrices de milieux eutrophes. Citons, à titre d'exemples, la *Melosira granulata*, les *Microcystis*, deux algues qui ont leur période de dominance ; parmi les Rotifères ; *Brachionus falcatus* et *B. calyciflorus* ; les Cladocères : *Daphnia longispina* et *Bosmina longirostris* ; enfin, le Copépode *Mesocyclops leuckarti*, qui domine les populations de Crustacés des trois milieux.

Sous l'angle de leur production biologique, nous suggérons de classer les retenues du Haut-Katanga dans l'ordre décroissant suivant :

a. *la retenue de la Lufira* (en dehors des périodes de crise). FORT PRODUCTIVE. Base d'appréciation : nature des eaux dures, riches en Ca et en Mg ; brassages fréquents ; rives basses ceinturées de végétaux ; présence locale de prairies lacustres à *Chara*, *Myriophyllum* et *Potamots* ; valeurs maximales et moyennes du « standing crop » élevées.

b. *le réservoir de Koni*. PRODUCTIF. Base d'appréciation : eaux légèrement appauvries en Ca et Mg ; stratification plus nette, cuvette plus encaissée et profondeur moyenne plus grande, moindre développement des prairies lacustres ; « standing crop » plus faible qu'en amont.

c. *La retenue du Lualaba*. ASSEZ PRODUCTIVE. Base d'appréciation : eaux plus douces que sur la Lufira, moins riches en Ca et Mg ; brassages moins fréquents et moins complets que dans le premier, par suite de la profondeur moyenne plus grande ; rives beaucoup plus accores, pas de prairies lacustres. Tout porte cependant à croire que le lac de N'Zilo, en raison de son jeune âge actuel, atteindra une production plus élevée qu'à présent.