

Extrait des *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*,
1967, Tome 97, fasc. 2, pages 103 à 129.

(Communication reçue le 22 juin 1967.)

**DONNÉES NOUVELLES
SUR LA VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE
DE *BRACHIONUS FALCATUS* ZACHARIAS**

(Rotifère Monogononte, Brachionidæ)

par N. MAGIS.

(Laboratoire d'Ecologie et de Systématique animales,
Institut zoologique Ed. Van Beneden, Université de Liège.)

Résumé. — 1. L'étude morphométrique d'une série de populations de *Brachionus falcatus* ZACHARIAS, originaires du lac de retenue de la Lufira (Katanga), montre que l'espèce manifeste une variabilité morphologique aussi étendue dans les régions intertropicales que dans les régions tempérées.

2. Dans les eaux polluées par la décomposition « in situ » de prairies flottantes, l'espèce se manifeste sous des formes « réduites », à épines lombaires rectilignes, plus courtes ou aussi longues que la lorica. Lorsque le milieu s'épure, la même espèce se présente, au contraire, sous des formes « exubérantes », caractérisées par des épines plus longues que la lorica et de plus en plus galbées.

3. Ces variations se déroulent indépendamment des modifications régulières de la température de l'eau et n'offrent pas de rapport direct avec les accroissements périodiques du phytoplancton.

4. Les barrières écologiques créées dans la retenue par la pollution peuvent momentanément fragmenter les populations sympatriques de l'espèce en écophénotypes aussi distincts que s'ils provenaient de milieux géographiquement isolés.

(English summary at the end of the article.)

INTRODUCTION.

Brachionus falcatus ZACHARIAS est un Rotifère très typique du zooplancton des eaux intertropicales (AHLSTROM, 1940; de BEAUCHAMP, 1947). Cette espèce a été observée en permanence dans les trois réservoirs hydroélectriques du Haut-Katanga méridional, dont nous avons entrepris l'étude synécologique (MAGIS, 1961, 1962, 1964). *B. falcatus* apparaît aussi sporadique-

ment dans le zooplancton des eaux tempérées mais il s'y comporte alors en véritable espèce sténotherme d'eau chaude (POURRIOT, 1965).

Dans l'abondante littérature consacrée à la variation morphologique des Rotifères pélagiques, les seuls renseignements dignes d'intérêt relatifs à cette espèce sont ceux publiés par HARTMANN (1920). Mais ils ont pour base des populations originaires de Styrie, c'est-à-dire d'une région périphérique de l'aire de distribution de ce brachion. Une analyse de la variabilité spécifique au sein de populations vivant dans les eaux intertropicales est donc vivement souhaitable. C'est, notamment, pour répondre à ce souhait que nous avons entrepris l'étude morphométrique d'une série de populations pêchées dans la retenue de la Lufira où les populations de *B. falcatus* constituent, en moyenne, 38 % du nombre total des Rotifères de cette biocoenose.

Avant d'aborder le problème proprement dit, il ne sera pas inutile de résumer brièvement les traits les plus particuliers du milieu lacustre où la variabilité de ce brachion a été étudiée.

1. — RAPPEL DES PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DE LA RETENUE DE LA LUFIRA.

La retenue de la Lufira (27° long. E, 11° lat. S, alt. 1.100 m) s'étale sur une ancienne plaine alluviale de la rivière. Cette pièce d'eau artificiellement créée pour les besoins en énergie électrique, mérite d'ailleurs à peine le nom de « lac » : en dépit d'une superficie énorme (410 km²), 95 % de celle-ci ont moins de 4 m de profondeur; la profondeur moyenne n'y est que de 2,6 m. En raison de ces particularités physiographiques, les variations de niveau, imposées par l'exploitation régulière et continue de la réserve d'eau, jouent un rôle capital sur l'évolution des conditions écologiques :

1) il suffit d'une baisse du plan d'eau supérieure à 1,5 m pour découvrir brutalement d'énormes superficies. A la suite de deux saisons des pluies consécutivement déficitaires (1954-55 et 1955-56), le réservoir a été vidangé deux fois de façon pratiquement complète;

2) à la faveur de ces décrues anormalement étendues, les rose-lières à *Typha*, les prairies de *Leersia*, *Oryza* et *Vossia* qui ceinturent en permanence la périphérie du lac, se sont immédiatement implantées sur les sédiments mis à nu;

3) en période de crue, ces prairies de graminées palustres se soulèvent avec leurs rhizomes et leurs racines et viennent flotter en surface. Ainsi, au début de 1957, 90 % environ de la superficie totale étaient envahis par la végétation ancrée et flottante (DAMAS, 1957);

4) entre avril 1956 et juillet 1958, à la faveur de saisons des pluies normales ou légèrement excédentaires, le plan d'eau a peu varié et est resté constamment élevé. Dans ces conditions, des prairies se sont fanées et sont entrées en putréfaction (*). Corrélativement, la surface d'eau libre est passée lentement de 10 à 40 %, entre février 1957 et septembre 1959;

5) au contact des prairies en décomposition, les eaux subissent d'importantes modifications : elles perdent leur oxygène, se chargent de CO_2 , de H_2S et de substances oxydables par le permanganate. Corrélativement, leur pH se déplace vers le point de neutralité (MAGIS, 1964).

Nous avons également montré (MAGIS, l.c.) que ces données pouvaient être extrapolées à l'ensemble du lac. Les dosages effectués mensuellement dans différentes stations de référence mettent en évidence deux grandes étapes qui ne manifestent aucun rapport avec les facteurs saisonniers, comme la température de l'eau ou l'alternance des périodes sèches et pluvieuses :

— entre juillet 1957 (début des observations) et juillet 1958, les eaux de la retenue ont montré des signes évidents de pollution organique (voir tableau I);

— à partir de cette date, parallèlement au retrait progressif de la végétation, les mesures apportent la preuve d'un retour vers des conditions de plus grande salubrité.

En comparant les résultats obtenus dans le Shangalele et dans l'exutoire, on voit que les différentes régions de la retenue ont été inégalement affectées par la pollution. En réalité, nous avons sélectionné la première station parce qu'elle a échappé à l'envahissement des végétaux et parce que son plan d'eau n'a pratiquement pas été couvert par les prairies flottantes. L'exutoire, lui non plus, n'a pas été envahi, mais c'est dans cette portion de la retenue qu'aboutissent continuellement les eaux ayant filtré au travers de l'énorme masse des prairies.

(*) L'évolution des groupements végétaux en fonction des fluctuations du plan d'eau est détaillée dans : DAMAS, MAGIS et NASSOGNE (1959).

TABLEAU I. — Variations de la concentration de quelques substances dissoutes dans les eaux de la retenue. (Valeurs moyennes et extrêmes).

	Juillet 1957 à juillet 1958		Août 1958 à août 1959	
	Shangalele	Exutoire	Shangalele	Exutoire
O ₂ (% saturat.)	$\frac{70}{54,5-86}$	$\frac{32}{11-65}$	$\frac{88}{63,5-126}$	$\frac{48,5}{32,5-67,5}$
CO ₂ (mg./l.)	$\frac{9,3}{6,5-12,8}$	$\frac{14}{8,2-18,5}$	$\frac{4,8}{0-9,8}$	$\frac{14}{11,6-16,7}$
H ₂ S (mg./l.)	$\frac{0,33}{\text{traces}-1,19}$	$\frac{0,60}{0,10-1,70}$	$\frac{0,10}{\text{traces}-0,24}$	$\frac{0,22}{0,10-0,29}$
pH	$\frac{7,50}{7,40-7,70}$	$\frac{7,40}{7,30-7,55}$	$\frac{7,90}{7,55-8,35}$	$\frac{7,60}{7,45-7,80}$

2. — MATÉRIEL ET MÉTHODES.

a) Matériel.

Pour tenter d'apprécier les effets de l'hétérogénéité des conditions écotopiques sur la morphologie de *B. falcatus*, nous comparerons deux séries de populations :

1) la première, formée de 16 populations, totalise 1.700 femelles parthénogénétiques pêchées entre le 16-XII-1957 et le 18-VIII-1959 dans l'exutoire de la retenue, c'est-à-dire dans des eaux fortement altérées par la putréfaction des prairies flottantes;

2) la seconde série comprend 370 individus appartenant à 6 populations recueillies entre le 3 janvier et le 21 octobre 1958, dans le Shangalele, c'est-à-dire, dans des eaux où les effets de la pollution ont été moins profonds.

b) Mensurations.

Nous résumons ici les techniques d'échantillonnage et de mensuration mises au point dans notre étude sur la croissance relative de ce même *Brachionus* (MAGIS, 1962).

Les mesures ont été relevées sur des individus étalés sur leur face dorsale, dans un plan perpendiculaire à l'axe optique du microscope, à l'aide d'un micromètre incorporé dans l'oculaire.

quelques
nue.

1958 à 1959
Exutoire
$\frac{18,5}{32,5-67,5}$
$\frac{14}{11,5-16,7}$
$\frac{0,22}{0,10-0,29}$
$\frac{7,60}{7,45-7,80}$

Au grossissement de 250 fois, les lectures peuvent être faites avec une précision d'une demi-unité micrométrique; 27 de ces unités (u.m.) sont équivalentes à 100 microns. Ayant constaté que les épines lombaires d'un même individu n'ont pas toujours rigoureusement la même longueur, nous avons retenu la longueur moyenne des deux épines comme caractéristique de chaque spécimen.

Lorsque les épines acquièrent un certain galbe, comme c'est le cas des femelles récoltées en 1959, les mesures doivent être faites sur deux tronçons successifs. Nous avons alors répété ces mesures en partant d'abord de la base puis ensuite du sommet des épines. Les différences entre les lectures successives restent cependant de l'ordre de précision de l'échelle micrométrique et sont, par conséquent, satisfaisantes. Comme longueur caractéristique, nous avons adopté la moyenne des quatre mesures.

La figure 1, ci-dessous, donne la position et les limites entre lesquelles la lorica et les épines lombaires ont été mesurées.

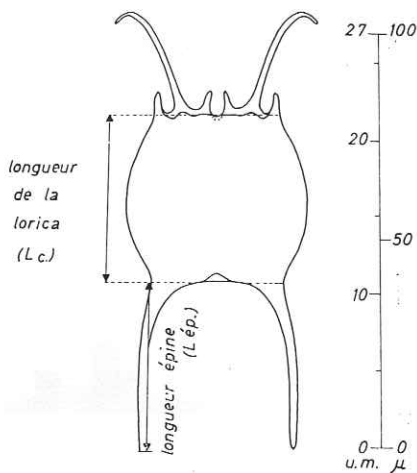


FIG. 1. — Profil schématique d'un *Brachionus falcatus* vu par sa face ventrale, montrant la position et les limites entre lesquelles sont mesurés les caractères.

3. — LIMITES DE VARIABILITÉ DE LA LONGUEUR DE LA LORICA ET DES ÉPINES LOMBAIRES DANS UNE POPULATION DE *Brachionus falcatus* ZACHARIAS.

Avant d'envisager les variations de l'espèce en fonction du lieu d'origine et de la date des récoltes, précisons d'abord la

é des con-
atus, nous

700 femel-
1957 et le
e dans des
ies flottan-

artenant à
tobre 1958,
s effets de

age et de
croissance

és sur leur
optique du
l'oculaire.

variabilité des caractères étudiés dans une même population puisque celle-ci réunit inévitablement des individus à différents stades de leur existence.

Dans une note préliminaire sur le *Brachionus falcatus* (MAGIS, 1962), nous avons déjà envisagé la variation des caractères biométriques à l'intérieur d'une même population. Mais comme les matériaux de cette étude provenaient du réservoir de Koni, il était indispensable de vérifier nos conclusions sur les brachions provenant de la retenue de la Lufira.

Nous considérerons, à titre d'exemple, la population isolée de l'échantillon de zooplancton recueilli dans l'exutoire en décembre 1957.

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

a) *Longueur de la lorica* (fig. 2).

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

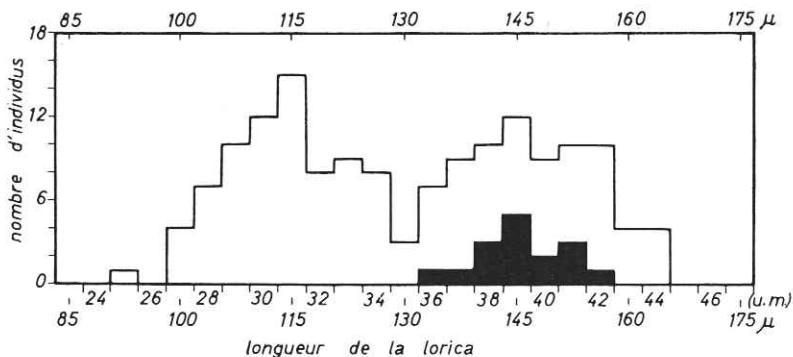


FIG. 2. — Distribution de la longueur de la lorica dans la population de *B. falcatus*, choisie comme exemple. En noir, répartition des femelles ovigères.

(*) Les résultats de toutes les mesures relevées sur ces populations sont présentés dans les tableaux I à III figurant en annexe. Les tableaux IV et V intéressent les 6 populations originaires du Shangalele.

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

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

L'histogramme montre deux maxima de fréquence, respectivement situés au niveau des classes 31 (115 μ) et 39 u.m. (145 μ). Ce type peu courant de distribution ne se limite pourtant pas au seul exemple choisi mais se répète dans la plupart des échantillons, quelle qu'en soit l'origine. Nous avons, notamment, montré qu'il en était ainsi pour les six populations précédemment analysées (MAGIS, l.c.).

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

TABLEAU II. — Répartition des femelles ovigères dans l'échelle des tailles du *B. falcatus* (16 populations originaires de l'exutoire).

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

D'après ce tableau, trois individus, appartenant seulement à deux populations, ont pu être classés comme ovigères parmi les

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

84 femelles réunies dans la classe 35 u.m. La proportion des femelles porteuses d'œufs, ainsi que leur fréquence dans les différentes populations, s'accroissent considérablement dès la classe 36. Cette dernière dimension pourrait donc correspondre à la ponte du premier œuf. Cette observation confirme entièrement celle faite dans notre étude précédente. Les deux catégories d'individus, dont l'existence est suggérée par le caractère bimodal de la distribution de fréquence de la longueur de la lorica, correspondent à deux groupes d'âge. En tenant compte du critère de la fécondité, tel qu'il vient d'être défini, on peut situer la limite de ces groupes au niveau de la classe 35 u.m. Par conséquent, toute femelle non ovigère dont la lorica mesure au maximum 35 u.m. sera considérée comme « juvénile » et toute femelle ovigère ou non, de taille supérieure, sera classée parmi les « fécondes ».

b) *Longueur des épines lombaires* (fig. 3).

Dans l'exemple choisi, la longueur des épines lombaires est comprise entre 19 et 44,5 u.m. (70,3 à 165 μ), elle varie donc entre des limites plus étendues que la lorica. Ce fait se vérifie

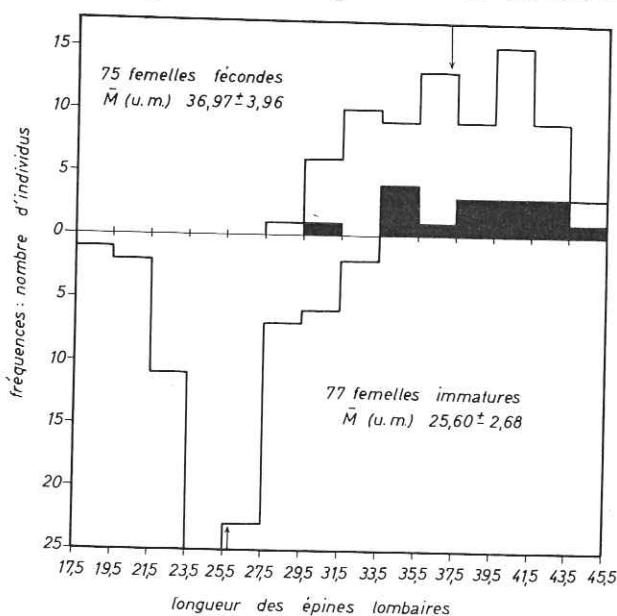


FIG. 3. — Distribution de la longueur des épines lombaires dans la population de *B. falcatus*, choisie comme exemple. En noir, répartition des femelles ovigères.

encore plus lorsque sont prises en considération les deux longueurs extrêmes décelées dans les 16 populations. Dans ces conditions, on obtient respectivement 18 (66,5 μ) et 58,5 u.m. (216,5 μ), soit une variation de plus de 3 fois. Comme l'indique le tableau II de l'Annexe, la variabilité importante de la longueur des épines ne se manifeste pas seulement entre les divers échantillons mais aussi à l'intérieur d'une même population. Dans les deux groupes d'âge, les coefficients de variation (*) sont environ deux fois plus grands que ceux calculés pour la longueur de la lorica.

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

c) *Longueur relative des épines lombaires ou rapport L_{ep}/L_c* (fig. 4).

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

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

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

X la moyenne arithmétique du caractère étudié.

lorica. Malgré la grande importance de la zone de superposition des deux histogrammes, on ne s'étonnera donc pas que la différence de 0,100 séparant les moyennes des groupes d'âge soit hautement significative.

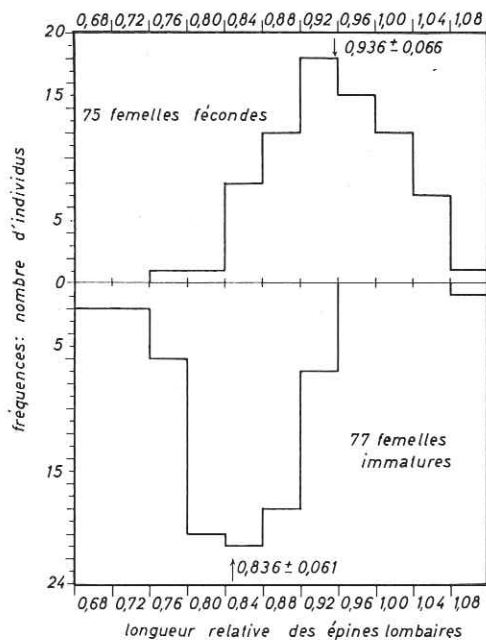


FIG. 4. — Distribution de la longueur relative des épines lombaires (L_{rd}/L_c) dans la population de *B. falcatius*, choisie comme exemple.

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

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

La concordance de ces trois sources de renseignements permet donc de généraliser en toute confiance une des principales con-

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

d) *Conclusions.*

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

Or, la majorité des auteurs qui ont voulu étudier la variabilité des Rotifères planctoniques, ont fait largement usage de rapports de proportionnalité sans se soucier de la structure d'âge des populations. Somme toute, ils ont admis sans aucune preuve que la croissance des parties du corps s'effectuait de façon égale et homogène. Certes, la croissance relative de certains caractères peut être isométrique. Chez *Brachionus falcatus*, par exemple, il existe un rapport constant entre la largeur médiane de la lorica et sa longueur. Par contre, ainsi que nous venons de le voir, les proportions des épines se modifient au cours de la vie et leur croissance par rapport à la longueur du corps est de nature allométrique. Dans ce cas, vouloir comparer le rapport L_{ep}/L_c en ignorant la structure d'âge des populations conduirait à des interprétations erronées. HARTMANN (loc. cit.) a évité cet écueil en ne mesurant que les femelles « matures ». Mais il ne définit pas avec exactitude les critères utilisés pour effectuer

cette sélection. De toute façon, comme nous le verrons, on perd une source d'information très importante lorsqu'on ne prend pas en considération tous les individus de la population présente au moment de la récolte.

4. VARIATION MORPHOLOGIQUE TEMPORELLE DANS LES POPULATIONS SUCCESSIVES DU *Brachionus falcatus*.

Après avoir précisé la variabilité de la lorica et de ses épines dans une population et à un moment déterminé, nous examinerons à présent comment varient les dimensions des caractères dans une série d'échantillons prélevés dans le lac, au cours de 21 mois successifs, à savoir : les 16 échantillons pêchés dans l'exutoire auxquels seront comparées les 6 populations originaires du Shangalele. Nous déterminerons ainsi les aspects phénoménologiques de la variation. Une fois ceux-ci établis, nous rechercherons les facteurs de l'environnement susceptibles de l'expliquer.

a) Les populations originaires de l'exutoire.

1. La longueur des épines lombaires.

Chez les femelles fécondes (fig. 5, courbe F), la grandeur moyenne des épines lombaires s'est accrue de 12 u.m., soit près de 45 μ , entre décembre 1957 et août 1959. Comme on le voit sur le graphique, cet accroissement ne se déroule pas de façon continue. Il existe, en effet, deux courtes périodes pendant lesquelles la longueur des épines varie en sens divers. La première apparaît immédiatement au début des observations (décembre 1957 - février 1958), la seconde se situe entre octobre 1958 et février 1959. Ces brusques oscillations se produisent quelle que soit la taille des appendices.

Chez les femelles juvéniles (fig. 5, A, courbe J), les épines ne s'accroissent que de 8,5 u.m. (31,7 μ), mais cette courbe présente les mêmes discontinuités.

Nous avons montré (MAGIS, 1962), qu'il existe une corrélation positive entre la longueur des épines lombaires et celle de la lorica. La courbe illustrant les variations de L_c , adjointe au graphique A, montre que cette corrélation subsiste lorsqu'on envisage les populations les unes après les autres. Néanmoins, d'un bout à l'autre de la période d'investigation, la lorica varie entre des limites considérablement moins étendues que les épi-

28
24
20
16
1,20
1,12
1,04
0,96
0,88
0,80
0,72
50
46
42
38
34
30
26
22
1
FIG
de B
du s
varia
bre 1

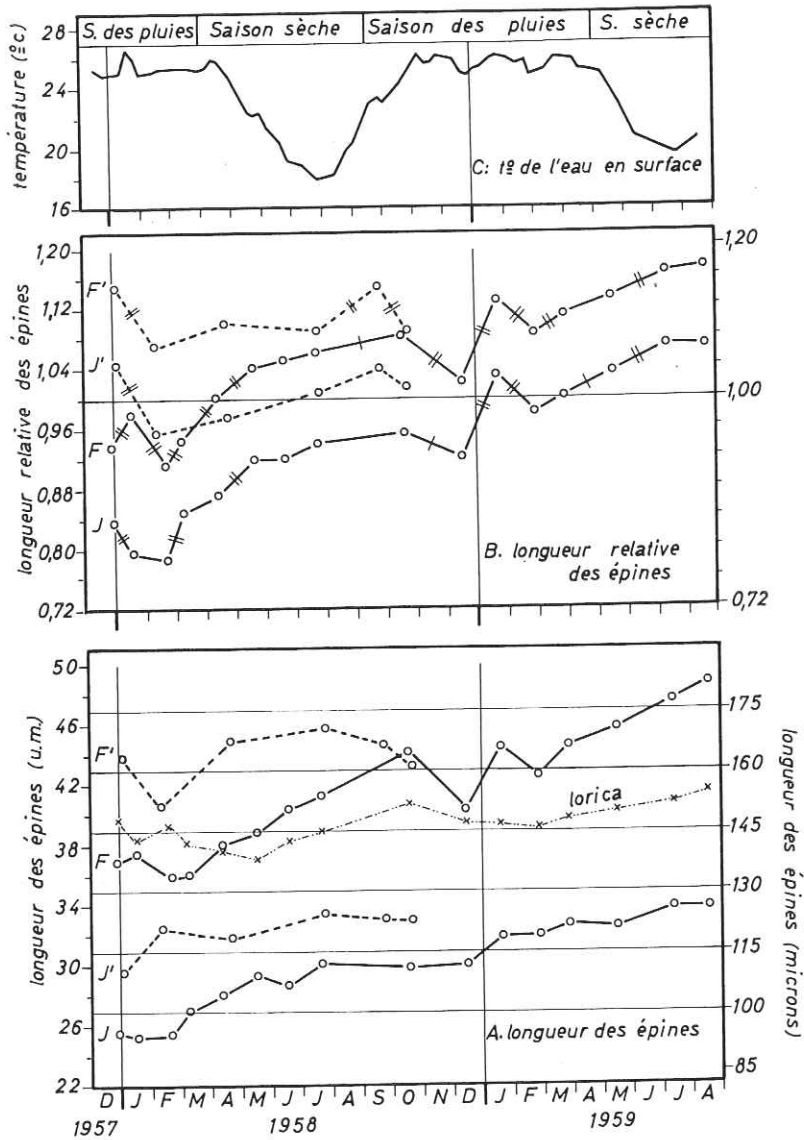


FIG. 5. — Evolution des caractères biométriques dans les populations de *Brachionus falcatus* ZACHARIAS, originaires de l'exutoire (J et F) ou du secteur du Shangalele (F' et J'). Le graphique supérieur illustre les variations des facteurs climatiques pendant la période considérée (décembre 1957 - août 1959).

nes. Une comparaison des variations de L_c et de L_{ep} dans la fraction juvénile des populations conduirait aux mêmes constatations. On voit, par conséquent, que les fluctuations de la grandeur des appendices restent généralement tributaires de l'amplitude et de la fréquence des tailles de chaque population. Pour éliminer cette interférence, il est donc indispensable de recourir aux dimensions relatives des épines pour apprécier correctement leur variabilité.

2. La longueur relative des épines.

Comme ce paramètre varie en fonction de l'âge, nous examinerons séparément son évolution dans les deux groupes définis précédemment.

Les valeurs moyennes du rapport L_{ep}/L_c des brachions adultes (fig. 5, B, courbe F) se répartissent de mois en mois selon une courbe d'allure générale croissante, entrecoupée de deux courtes périodes durant lesquelles la longueur relative des épines se modifie en sens divers. Le tracé de cette courbe se superpose facilement à la courbe correspondante du graphique A. Autrement dit, les changements d'aspect de *B. falcatus* durant la période considérée sont bien la conséquence d'un accroissement de leurs épines proportionnellement plus grand que celui de la lorica.

A l'inverse du paramètre précédent, le rapport L_{ep}/L_c évolue parallèlement chez les femelles immatures et fécondes (fig. 5 B, courbe J). Ce parallélisme étroit fait mieux ressortir les discontinuités qui se manifestent dans le lent processus d'accroissement des épines.

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

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

En t
juvénil
longue
qu'app
L'absen
permet
Les ob
rent, e
échant

En
compa
ce sont
il se d
que ric
ressant
croisse
dent;
7,3 %

Tro
et J' (

a) t
vemer
simult
ment
longue
est m
toire;

b) l
tre qu
popul
les éci
dant
tobre
pes d

c) c
nue c
de fé
Le ta
tures

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

En 1958-59, le rapport subit des fluctuations qualitativement comparables; toutefois, ce qui distingue ce cycle du précédent, ce sont les valeurs plus élevées du rapport L_{ep}/L_c entre lesquelles il se déroule. Chez ces individus à appendices plus robustes, et que rien d'autre ne permet de séparer des précédents, il est intéressant de remarquer qu'entre mars et juillet 1959, le taux d'accroissement des épines s'est réduit par rapport au cycle précédent; il n'est plus que de 9 % chez les femelles juvéniles et de 7,3 % chez les fécondes.

b) *Les populations originaires du Shangalele.*

Trois faits importants se dégagent de l'examen des courbes F' et J' (fig. 5, A, B) :

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

b) la comparaison des courbes réunies dans la figure 5 montre que, dès avril 1958, les dimensions des appendices de ces populations sont comparables à celles qui seront relevées dans les échantillons de l'exutoire en 1959. Ces derniers auront cependant des épines au galbe plus accentué. Les observations d'octobre 1958 esquissent déjà ce rapprochement dans les deux groupes d'âge;

c) dans les deux régions de la retenue, le rapport L_{ep}/L_c diminue de façon hautement significative dans le courant du mois de février, puis augmente alors lentement jusqu'en septembre. Le taux d'accroissement est de 8,7 % chez les femelles immatures et de 6,8 % chez les fécondes. Le taux d'accroissement des

épinés est donc nettement inférieur à celui mesuré à la même époque dans les populations vivant dans l'exutoire. Par contre, il est du même ordre de grandeur que celui mesuré en 1958-59, dans ce dernier biotope.

5. — DISCUSSION.

Pour comprendre et interpréter la variation qui vient d'être décrite, trois questions doivent être discutées :

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

b) comment comprendre l'augmentation des appendices lombaires qui, malgré certaines solutions de continuité, s'est manifestée si clairement dans la série des populations successives de l'exutoire de la retenue;

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

a) *Existence de populations morphologiquement distinctes dans des biotopes voisins.*

En raison de l'évolution croissante de la grandeur des épinés, on peut penser que ce ne sont pas les individus du Shangalele qui sont anormalement robustes, mais ceux de l'exutoire qui sont anormalement — mais temporairement — faibles. Tout se passe comme si, de décembre 1957 à septembre-octobre 1958, ces populations ne trouvaient pas dans leur environnement les possibilités d'exprimer des phénotypes à épinés robustes, comme elles le feront en 1958-59.

Parmi les causes susceptibles d'influencer la composition phénotypique de ces populations, les facteurs climatiques saisonniers peuvent difficilement être retenus en raison de la proximité des biotopes. On voit d'ailleurs (fig. 5) que les différences morphologiques demeurent significatives en dépit des changements de saison et des modifications régulières de la température des eaux (*).

Les causes responsables du raccourcissement des épinés doivent par conséquent être recherchées parmi les conditions écotopiques propres à chacune des deux régions. En se référant au

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

tableau I, ci-dessus, on voit que les populations du type « réduit » se localisent dans le biotope où le degré de pollution est le plus élevé.

Pour expliquer les proportions différentes des épines qu'il observe chez des *B. falcatus* originaires de deux mares très voisines, HARTMANN (1920) invoque des questions d'« eutrophie ». En parlant d'« eutrophie », HARTMANN considère la richesse en organismes mais n'en donne aucune estimation numérique. Dans la mare la plus pauvre, l'espèce se présente avec des épines droites et plus courtes que le corps — comme dans l'exutoire — dans l'autre, plus riche et plus stable, les spécimens sont, à la même date, porteurs d'épines plus longues que la lorica et relativement galbées — comme ceux du Shangalele. Les récoltes planctoniques qualitatives effectuées dans les deux régions montrent aussi que le phytoplancton du Shangalele est sensiblement plus dense que celui de l'exutoire. Dans ce biotope nous avons, d'autre part, mesuré à diverses reprises la production journalière d'oxygène (MAGIS, 1964) et nous avons constaté que les processus de production compensaient à peine les demandes d'oxygène des réactions de dégradation des prairies.

b) *L'évolution croissante de la grandeur des épines des femelles de l'exutoire.*

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

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

L'évolution hétérogonique des épines qui détermine les différents aspects morphologiques du *Brachionus falcatus*, se présente également comme un phénomène à long terme dont le déroulement est absolument parallèle à celui des facteurs éco-

topiques et biocoenotiques qui viennent d'être évoqués. Ces rapports sont trop indiscutables pour qu'il soit permis de douter de leur interdépendance.

c) *Les changements de rythme de l'accroissement des épines.*

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

Les connaissances acquises sur la variation saisonnière des animaux planctoniques des étangs et des lacs tempérés nous suggèrent de comparer en premier lieu ces variations périodiques à celles non moins périodiques de la température de l'eau (fig. 5).

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

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

Dans la retenue de la Lufira, la photosynthèse présente deux maxima annuels : un premier en août-septembre, lors du passage de la saison sèche froide à la saison sèche chaude, un second, entre novembre et janvier, pendant la première moitié de la saison des pluies (MAGIS, 1964). Pas plus que pour la température de l'eau, il n'est possible de déceler de causalité directe entre l'abondance des algues et les variations morphologiques à court terme du *Brachionus*.

6. — CONCLUSIONS.

L'analyse des dimensions absolues et relatives des épines lombaires montre que *Brachionus falcatus* ZACHARIAS est susceptible de manifester une variabilité morphologique aussi étendue dans les milieux intertropicaux que dans les eaux tempérées.

Dans la retenue de la Lufira, où *B. falcatus* a été observé pendant près de deux années, il subsiste en permanence dans tout

le lac
voqué
tante

L'in
catus

suffisa

types

signifi

des d

de la

des p

à frag

phéno

forme

affirm

prove

Ce

effets

fur e

Lufira

d'éco

plus

pholo

mule

B. fa

1.

mani

que

ment

leur

tialit

No

de l

plus

des

Kon

de l

ter

2.

trop

cept

le lac malgré les perturbations des conditions écologiques provoquées par la décomposition d'une masse anormalement importante de plantes palustres.

L'impact de cette altération du milieu se traduit chez *B. falcatus* par un raccourcissement durable des épines lombaires, suffisant pour affecter son faciès. Ce déplacement vers les types « réduits » du spectre phénotypique est d'autant plus significatif que la même espèce apparaît au même moment sous des dehors plus « exubérants » dans les régions moins polluées de la retenue. Les barrières écologiques créées sous l'influence des prairies flottantes au sein du milieu étudié, suffisent donc à fragmenter les populations sympatriques du brachion en éco-phénotypes significativement distincts. En les comparant aux formes observées en Styrie par HARTMANN (l.c.) on peut même affirmer que ces éco-phénotypes sont aussi distincts que s'ils provenaient de milieux géographiquement isolés.

Ce gradient de pollution dont nous venons d'apprécier les effets dans l'espace, se manifeste également dans le temps. Au fur et à mesure de l'épuration des eaux de la retenue de la Lufira, on voit, en effet, le *Brachionus* extérioriser une série d'éco-phénotypes, cette fois fugaces, porteurs d'épines de plus en plus longues et de plus en plus galbées. Cette évolution morphologique à long terme au sein d'un biotope, conduit à formuler quelques remarques plus générales sur la variation de *B. falcatus*.

1. Les différences de proportions des épines lombaires se manifestent dès le plus jeune âge. Ce fait laisserait supposer que la variation hétérogonique de ces organes n'est pas seulement provoquée par des accélérations ou des décélérations de leur croissance après l'éclosion, mais dépend aussi des potentialités morphogénétiques de l'embryon.

Nous avons constaté que les pontes des femelles provenant de l'exutoire du lac de barrage renfermaient une beaucoup plus grande proportion d'œufs de faible volume que les pontes des femelles vivant dans le Shangalele et dans le réservoir de Koni. Comme le volume des œufs ne dépend pas directement de la taille des femelles, ces différences pourraient donc refléter l'état métabolique général des individus.

2. En dépit de nos incertitudes sur le rôle exact des facteurs trophiques, il faut néanmoins attirer l'attention sur un fait susceptible d'avoir contribué au déplacement des phénotypes. Pen-

dant la durée des observations, la flore initiale à Diatomées a été remplacée progressivement par une flore beaucoup plus riche en Cyanophycées du genre *Microcystis*. En raison de leur forte taille, les *Synedra* et *Melosira* ne sont pas ingérées par les Rotifères filtrants comme notre *Brachionus*. La valeur nutritive des Cyanophycées est contestée du fait, notamment, de la capsule mucilagineuse qui les entoure et des substances ectocrines qu'elles libèrent dans le milieu. POURRIOT (1965) cite cependant plusieurs références d'auteurs ayant montré que divers Brachionidae utilisent avec profit les produits de décomposition des colonies de *Microcystis*. Ce n'est sans doute pas par simple hasard que les écophénotypes « exubérants » apparaissent et se maintiennent en même temps que ces Cyanophytes. Il serait fort intéressant d'étudier le spectre alimentaire de *B. falcatus* et de connaître plus en détail ses possibilités d'utiliser les fines particules détritiques en suspension dans l'eau. C'est seulement lorsqu'on possèdera ces renseignements que l'on pourra interpréter correctement le rôle de la nourriture sur la morphologie de l'espèce.

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

RUTTNER-KOLISKO (1949), nous pensons que le terme « variations temporelles » (Temporale Variationen) décrit mieux l'ensemble et l'universalité des faits observés dans ce domaine.

4. Dans la série des intermédiaires qui réunissent les phénotypes extrêmes, on identifie aisément d'abord la « variété » *hamatus*, ensuite la « variété » *lyratus* proposées par LEMMERMANN (cf. AHLSTROM, l.c., RYLOV, 1935). Notre étude montre clairement que ces noms ne désignent rien d'autre qu'une expression écophénotypique fugace de l'espèce. Elles ne constituent donc pas de réelles entités infraspécifiques, au sens où l'entend la Systématique moderne. Si ces noms devaient être conservés, il faudrait les qualifier simplement de « forme », terme neutre sans valeur taxinomique.

SUMMARY.

In order to analyze the morphological variability of Brachionus falcatus ZACHARIAS, populations originated from Lake Lufira, an artificial lake in Katanga, were studied morphometrically. It has been pointed out that this variability is as large in this intertropical ecosystem as in the temperate zone where Brachionus has been so far studied. In lake Lufira, the decomposition « in situ » of floating semi-aquatic plants induces an organic pollution of the waters. The effects of this pollution on the facies of the Brachionus were tested. Under these conditions, the species bears right lumbar spines, shorter or as long as the lorica. During the subsequent epuration of the waters, Brachionus shows spines longer than his lorica and simultaneously most and most curved. This sequence of variation is absolutely independant from the thermic cycle of the water and, in the environment studied, does not follow the periodical growth of the phytoplankton.

The decomposition of plants, on the other hand, disturbs momentarily the homogeneity of the ecotopical conditions in the lake and splits the sympatric populations of the species into ecophenotypes which are as distinct morphological as if they were originated from geographically isolated habitats.

BIBLIOGRAPHIE.

- AHLSTROM, E.H. (1940). — A revision of the rotatorian genera *Brachionus* and *Platyias* with descriptions of one new species and two new varieties. *Bull. amer. Mus. Nat. Hist.*, 77 (1940-41), 143.
- BEAUCHAMP, P. de (1947). — Sur la répartition de quelques Brachions (Rotifères). *C.R. Soc. Biogéogr.*, 24, 206 et 573.
- DAMAS, H. (1957). — dans Mission scientifique interdisciplinaire d'étude du Haut-Katanga. Premier rapport (mai 1957). FULREAC, Univ. Liège.

- DAMAS, H., MAGIS, N. et NASSOGNE, A. (1959). — Contribution à l'étude hydrobiologique des lacs de Mwadingusha, Koni et N'Zilo. *Bull. trim. C.E.P.S.I., Elisabethville*, 46, 49 pp.
- HARTMANN, O. (1920). — Studien über der Polymorphismus der Rotatorien mit besonderer Berücksichtigung von *Anuraea aculeata*. *Arch. f. Hydrob.*, 12, 209.
- MAGIS, N. (1961). — Nouvelle contribution à l'étude hydrobiologique des lacs de Mwadingusha, Koni et N'Zilo. FULREAC, Univ. Liège.
- MAGIS, N. (1962). — Croissance allométrique chez *Brachionus falcatus* ZACHARIAS (Rotifère, Brachionidae). *Ann. Soc. roy. zool. Belg.*, 92 (1961-62), 153.
- MAGIS, N. (1964). — Etude limnologique des lacs artificiels de la Lufira et du Lualaba (Haut-Katanga). II. Etude chimique des eaux de la retenue de la Lufira (Lac de Mwadingusha). *Bull. Soc. roy. Sc. Liège*, 33, 684.
- MAGIS, N. (1967). — Le zooplancton des lacs artificiels du Haut-Katanga méridional, étude faunistique et écologique. FULREAC, Univ. Liège (sous presse).
- POURRIOT, R. (1965). — Recherches sur l'écologie des Rotifères. *Vie et Milieu, suppl.* 21, 244 pp.
- RUTTNER-KOLISKO, A. (1949). — Zum Formwechsel- und Artproblem von *Anuraea aculeata* (*Keratella quadrata*). *Hydrobiologia*, 1, 425.
- RYLOV, W.M. (1935). — Das Zooplancton der Binnengewässer. *Die Binnengewässer*, 15. Schweizerbart, Stuttgart.
-

à l'étude
Bull. trim.

er Rotato-
. Arch. f.

ogique des

s falcatus
, 92 (1961-

els de la
s eaux de
Sc. Liège,

at-Katanga
iège (sous

es. *Vie et*

artproblem
125.

e *Binnen-*

ANNEXE.

*Résultats des mensurations effectuées
sur Brachionus falcatus ZACHARIAS.*

TABLEAU I. — Longueurs de la lorica dans les 16 populations de *B. falcatus* (en u.m.) originaires de l'exutoire.

Dates	Nombre d'observations	Limites des distributions	Moyenne (u. m.)	Ecart type (u. m.)	Coeff. de variation (%)
26. XII. 57					
juvén.	77	25 - 35	30,79	2,21	7,17
fécondes	75	36 - 44	39,61	2,27	5,74
16. I. 58					
juvén.	63	27 - 35	31,51	2,45	7,78
fécondes	122	35 - 42	38,31	1,50	3,92
22. II. 58					
juvén.	24	27 - 35	32,02	2,17	6,78
fécondes	80	35,5 - 44	39,40	1,98	5,00
08. III. 58					
juvén.	44	27 - 35	31,86	2,38	7,46
fécondes	49	36 - 40	38,16	1,15	3,00
12. IV. 58					
juvén.	37	28 - 35	31,36	1,76	5,61
fécondes	65	35,5 - 40	37,75	1,15	3,05
17. V. 58					
juvén.	59	25,5 - 35	31,65	2,24	7,09
fécondes	89	35,5 - 41	37,29	1,14	3,07
18. VI. 58					
juvén.	28	26 - 35	31,23	2,44	7,82
fécondes	52	35 - 41	38,36	1,76	4,58
22. VII. 58					
juvén.	31	26 - 35	31,84	2,87	9,00
fécondes	66	36 - 42	38,94	1,61	4,13
17. X. 58					
juvén.	14	28 - 35	31,29	2,37	7,58
fécondes	51	36 - 44	40,76	2,05	5,02
15. XII. 58					
juvén.	33	23 - 35	32,76	2,61	7,98
fécondes	65	36 - 45	39,49	2,37	6,00
20. I. 59					
juvén.	34	23 - 35	30,97	3,03	9,77
fécondes	87	36 - 42	39,51	1,66	4,19
28. II. 59					
juvén.	25	27 - 35	32,64	1,99	6,09
fécondes	73	35,5 - 44,5	39,18	2,17	5,55
27. III. 59					
juvén.	30	28 - 35	32,60	2,02	6,21
fécondes	66	35,5 - 44	39,83	2,08	5,23
16. V. 59					
juvén.	36	26 - 35	31,49	2,31	7,34
fécondes	60	35,5 - 47	40,39	2,57	6,37
11. VII. 59					
juvén.	36	27 - 35	31,71	2,08	6,58
fécondes	49	36 - 45	40,94	2,63	6,43
18. VIII. 59					
juvén.	21	28 - 35	31,81	2,22	6,98
fécondes	63	36 - 46	41,56	2,33	5,61

TABLEAU II. — Longueurs des épines lombaires dans les 16 populations de *B. falcatus* (en u.m.) originaires de l'exutoire.

Dates	Nombre d'observations	Limites des distributions	Moyenne (u. m.)	Ecart type (u. m.)	Coeffic. de variation (%)
26. XII. 57					
juvén.	77	19 - 33	25,60	2,68	10,48
fécondes	75	29 - 44,5	36,97	3,96	10,72
16. I. 58					
juvén.	63	18 - 33,5	25,32	4,11	16,25
fécondes	122	31 - 43	37,52	2,81	7,49
22. II. 58					
juvén.	24	19,5 - 30	25,46	3,16	12,40
fécondes	80	30,5 - 42,5	35,96	3,02	8,40
08. III. 58					
juvén.	44	19,5 - 33	27,09	3,64	13,45
fécondes	49	32,5 - 40	36,13	1,73	4,79
12. IV. 58					
juvén.	37	24 - 34,5	28,09	2,82	10,00
fécondes	65	34 - 44,5	38,15	2,10	5,50
17. V. 58					
juvén.	59	21,5 - 37	29,30	3,61	12,32
fécondes	89	33,5 - 43,5	38,87	2,11	5,43
18. VI. 58					
juvén.	28	19 - 36	28,70	3,78	13,19
fécondes	52	35,5 - 44,5	40,42	2,13	5,27
22. VII. 58					
juvén.	31	23 - 37,5	30,18	4,21	14,00
fécondes	66	34 - 48	41,27	3,07	7,43
17. X. 58					
juvén.	14	25,5 - 35	29,82	3,13	10,50
fécondes	51	35,5 - 50	44,24	3,65	8,24
15. XII. 58					
juvén.	33	21,5 - 35	30,12	3,91	13,00
fécondes	65	32,5 - 50	40,35	4,25	10,53
20. I. 59					
juvén.	34	22 - 38,5	31,96	4,11	12,85
fécondes	87	38,5 - 49	44,54	2,80	6,30
28. II. 59					
juvén.	25	24 - 37,5	32,02	3,18	9,90
fécondes	73	36 - 49,5	42,57	3,10	7,28
27. III. 59					
juvén.	30	26 - 38,5	32,75	3,39	10,35
fécondes	66	34,5 - 50	44,63	4,55	10,19
16. V. 59					
juvén.	36	25,5 - 38,5	32,61	3,31	10,15
fécondes	60	35,5 - 57	45,78	4,50	9,80
11. VII. 59					
juvén.	36	27,5 - 40,5	33,89	3,46	10,20
fécondes	49	38 - 57	47,72	4,25	8,90
18. VIII. 59					
juvén.	21	30 - 40	33,85	2,87	8,50
fécondes	63	38,5 - 58,5	48,83	2,32	4,75

populations
re.Coeff. de
variation (%)7,17
5,747,78
3,926,78
5,007,46
3,005,61
3,057,09
3,077,82
4,589,00
4,137,58
5,027,98
6,009,77
4,196,09
5,556,21
5,237,34
6,376,58
6,436,98
5,61

TABLEAU IV. — Longueurs de la lorica et des épines lombaires (u.m.) dans les six populations originaires du Shangalele.

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

TABLEAU V. — Longueur relative des épines dans les six populations de *B. falcatus* originaires du Shangalele.

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