

CHAPITRE IV.

LES FACTEURS COSMIQUES. LES RADIATIONS.

L'influence des radiations solaires est d'une importance tellement considérable sur les eaux d'un lac de l'espèce du lac Upemba, que son étude doit être faite séparément, alors que, logiquement, elle aurait dû être exposée ensemble avec les facteurs physiques.

Cette influence sur une partie du chimisme aquatique est telle qu'elle m'oblige à la traiter après l'étude des facteurs chimiques, ces derniers devant être connus avant de pouvoir aborder le problème dans son ensemble.

Un certain nombre de limnologues ont étudié l'action des radiations solaires totales sur les eaux lacustres ou marines; certains même ont fait des recherches sur des rayons de longueur d'onde déterminée, généralement dans la région visible du spectre, mais il semble que peu d'entre eux aient recherché leur influence réelle et en ont dégagé le retentissement profond sur le métabolisme de certaines eaux naturelles.

Il est vrai que peu d'auteurs ont eu l'occasion d'étudier des eaux tropicales, telles qu'en renferme le lac Upemba, qui offrent au limnologue un biotope tout à fait particulier, comparable en rien à ceux qu'on connaît généralement.

Je ne désire pas ériger en loi les conclusions des pages qui suivent, trop peu de recherches ayant été faites sur l'influence des radiations sur le métabolisme des eaux, et il sera nécessaire d'expérimenter sur une échelle beaucoup plus vaste, afin d'arriver à la connaissance complète de cette influence.

L'examen approfondi des chiffres analytiques en ce qui concerne l'oxygène et la productivité de certains lacs en phyto- et phytonannoplancton montre qu'il faut chercher l'anomalie apparente de certains phénomènes autre part que dans les connaissances normales de la physico-chimie ou les propriétés limnologiques généralement admises de ces lacs, mais qu'il faut aborder le problème du point de vue de la physique pure et de la photochimie.

Dans les chapitres précédents, j'ai admis jusqu'ici que la sursaturation en oxygène, qui, dans le lac qui nous occupe, dépasse de loin les valeurs enregistrées normalement dans les lacs étudiés, serait due à l'action de la fonction chlorophyllienne, poussée à l'extrême, de ces organismes nannoplanctoniques.

A l'examen, je n'ai pu admettre que difficilement la stabilité de telles quantités d'oxygène libre, en solution, à des températures ambiantes aussi élevées d'une eau lacustre, comme le lac Upemba. En outre, le fait des trente jours d'intervalle entre la production maximale du phytonannoplancton et

la teneur maximale en oxygène était si difficile à expliquer que j'ai cherché ailleurs une cause possible à cette accumulation et le mécanisme de cette dernière.

Aux fins de savoir d'où pouvait provenir cette sursaturation et si elle est bien imputable aux éléments du phytonannoplancton, je me suis livré à une série de calculs, trop longs à exposer ici. Il semble qu'il y ait une différence notable entre la quantité d'oxygène produite par les organismes du plancton et la quantité mesurée réellement.

*
**

Ne devrait-on pas, dans ce cas tellement particulier, se rappeler les anciennes recherches de A. COEHN (1910), A. COEHN et G. GROTE (1913), H. THIELE (1908) et M. KERNBAUM (1909), récemment reprises par E. I. RABINOWITSCH (1945) dans son ouvrage monographique au sujet de la photosynthèse ?

Plusieurs auteurs ont étudié la présence du peroxyde d'hydrogène H_2O_2 dans l'air atmosphérique et dans les eaux naturelles, notamment C. SCHÖNBEIN (1869), SCHMIDT (1869), STRUVE (1869), H. MEISSNER (1863), E. SCHÖNE (1893 et 1894).

D'après ce dernier auteur, on rencontrerait presque toujours l'eau oxygénée dans la pluie, la teneur étant plus forte en été (avec un maximum constaté en juillet entre midi et 16 heures). Elle croît avec la chaleur et la clarté du ciel et varie en raison inverse de la dispersion des gouttes. E. SCHÖNE attribue aux radiations solaires l'origine de l'eau oxygénée dans les précipitations atmosphériques.

L'action photochimique des radiations solaires a intéressé beaucoup de chercheurs. Tous sont unanimes à montrer que sous l'influence des rayons ultra-violetts d'une lampe à mercure en quartz, l'eau se décompose en donnant de l'eau oxygénée et de l'hydrogène.

A. TIAN (1915) a trouvé que l'ultra-violet s'étendant entre 2.500 Å et 3.000 Å décompose l'eau oxygénée, tandis qu'elle se forme au contraire pour les longueurs d'onde extrêmement courtes et inférieures à 1.900 Å. L'hydrogène et l'oxygène dégagés par ces deux réactions peuvent d'ailleurs s'unir avec formation d'eau oxygénée.

La production de celle-ci est favorisée par les très courtes longueurs d'onde et l'emploi de couches d'eau fort minces (E. WARBURG, 1915).

K. V. CHARITSCHKOFF (1910) prétend que, exposée à une lumière brillante, l'eau contenant de l'oxygène dissous renferme, au bout de quelques jours, de l'eau oxygénée. L'air dissous donne une réaction négative.

G. BARBAUDY (1931) passe en revue, dans le *Traité de Chimie minérale* de P. PASCAL, les principaux travaux qui ont été faits dans cet ordre d'idées.

Enfin, C. ELLIS et A. A. WELLS (1941), dans leur grand ouvrage sur l'action chimique des rayons ultra-violet, s'intéressent aussi à la question : « L'eau est relativement traversée par les rayons ultra-violet pour des longueurs d'onde plus grandes que 1950 Å, mais pour les valeurs inférieures, ce pouvoir décroît rapidement » [K. TSUKAMOTO (1928), E. O. HULBURT et L. H. DAWSON (1924-1928)]; d'autres auteurs avaient déjà montré dans des travaux antérieurs que les rayons ultra-violet, et même les rayons solaires, pouvaient occasionner la décomposition de l'eau pure exempte d'oxygène avec la production d'eau oxygénée. Des recherches ultérieures ont montré cependant que seulement des rayons d'une longueur d'onde déterminée (1.900 Å) étaient capables de produire un certain effet [A. TIAN (1913), J. HOUBEN et W. FISCHER (1928-1929); A. COEHN (1910)].

A. TIAN a déclaré que l'oxygène dissous dans l'eau est capable de réagir avec l'hydrogène libéré au cours de la décomposition primaire pour former du peroxyde d'hydrogène. De l'ozone produit à partir de l'oxygène pourrait réagir ensuite avec l'eau oxygénée (M. KERNBAUM, 1929). Mais il ajoute : « de nouvelles recherches seraient nécessaires ».

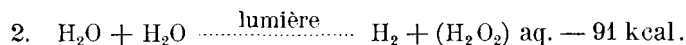
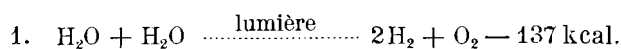
Par contre, si à 1.900 Å il y a production de H₂O₂, la lumière vive accélère la décomposition de l'eau oxygénée produite (D. DAWSON et H. BLUNT, 1879; D'ARCY, 1901), comme les radiations issues d'une lampe à vapeur de mercure, mais la décomposition s'arrête quand on cesse l'exposition. La destruction photochimique de l'eau oxygénée dans l'ultra-violet a été étudiée par V. HENRY et A. WURMSER (1913), ainsi que par J. H. MATHEWS et H. A. CURTIS (1914). La vitesse de décomposition est proportionnelle à la concentration et à l'énergie incidente de chaque radiation. Elle est retardée par la présence d'une base ou d'un acide. La photolyse de l'eau oxygénée peut être empêchée par des substances variées, minérales ou organiques, comme l'ont montré J. H. MATHEWS et H. A. CURTIS (1914).

*
**

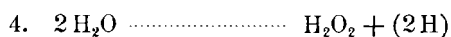
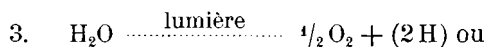
Après ce rappel de quelques considérations préliminaires, voyons maintenant quelle est l'action des rayons ultra-violet sur l'eau naturelle à l'air libre.

Les physiciens et les physico-chimistes ne se sont guère occupés de la question telle que je l'envisage ici. Néanmoins leurs expériences de laboratoire peuvent avoir un retentissement profond sur les divers problèmes qui nous occupent.

D'après les recherches de divers auteurs, l'eau peut libérer de l'oxygène par autooxydation d'après les équations :



ou bien au moyen d'une réaction d'oxydo-réduction en présence d'un accepteur capable de retenir l'hydrogène :



dans lesquelles les parenthèses indiquent l'accepteur.

Ces réactions peuvent se produire par absorption directe par l'eau des rayons ultra-violet, ou elles peuvent être sensibilisées. Si, dans les réactions 2, 3 et 4, l'accepteur lui-même est l'organisme absorbant la lumière, la réaction est une photooxydation de l'accepteur, plutôt qu'une photocatalyse réelle et ne peut être appelée que sensibilisée.

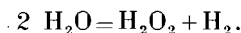
La décomposition photochimique directe de la vapeur d'eau en hydrogène et oxygène d'après la réaction 3 a été décrite par A. COEHN (1910) et en 1912 par A. COEHN et G. GROTE. La décomposition d'après la réaction 2, c'est-à-dire avec la formation de peroxyde d'hydrogène, a été découverte par H. THIELE (1908) et M. KERNBAUM (1909). A. TIAN (1916) a suggéré l'existence, dans l'eau éclairée par les rayons ultra-violet, d'un état permanent de production et de décomposition de peroxyde d'hydrogène.

Lorsque de l'oxygène est présent, tout l'hydrogène produit dans la réaction 2 est absorbé, rendant possible une accumulation de peroxyde d'hydrogène, et l'effet est une formation de peroxyde en accord avec l'équation 2.

Si nous admettons l'existence de ce mécanisme à certains moments dans l'eau du lac Upemba, le phénomène curieux de sursaturation massive et de thésaurisation de l'oxygène, à une température agissant probablement comme excitant, devient aisément explicable.

Nous devons donc chercher le mécanisme de ces réactions dans les recherches photochimiques.

G. P. PARKES et J. W. MELLOR (1939) s'expriment ainsi : « water confined in a quartz vessel is decomposed by exposure to ultra-violet light rays, from a mercury lamp, sunlight, etc., and hydrogen peroxide and hydrogen are formed :



Cette hypothèse de formation de H_2O_2 dans un lac tropical à température élevée, étant, pour autant que j'aie pu consulter la littérature, une nouvelle en limnologie, j'ai cru qu'il était du plus haut intérêt de m'intéresser à ce problème, puisque sa solution apportait en même temps la solution à d'autres problèmes dont j'aurai l'occasion de traiter plus loin.

On pourrait donc conclure de ce qui précède par l'hypothèse que dans les eaux du lac Upemba, l'oxygène se trouve distribué comme suit :

- Saturation par équilibre avec l'atmosphère;
- Sursaturation légère par la photosynthèse;
- Sursaturation par production de H_2O_2 .

Ces considérations permettraient donc d'expliquer deux problèmes physico-chimiques d'une grande importance :

1° La sursaturation massive dans le lac Upemba;

2° La légère sursaturation des eaux de certains lacs tropicaux où le phyto- et le phytonannoplancton font pratiquement défaut ou sont tout au moins présents en très faibles quantités.

Il reste maintenant à envisager un dernier problème, notamment la raison de l'absence, dans les eaux très claires, de phyto- ou de phytonannoplancton, et par ailleurs, sa grande abondance dans des eaux chargées de matières minérales en suspension ou de matières argileuses colloïdales.

Si, d'une part, ces rayons ultra-violet favorisent les oxydations, ne vont-ils pas, d'autre part, contrarier l'action chlorophyllienne des algues du plancton ?

E. RABINOWITSCH, 1945, insiste sur le fait que l'ultra-violet peut être très nocif pour les organismes à chlorophylle et détruit leur capacité de photosynthèse. Au-dessous de 300 μ la lumière est très nocive pour les plantes. D'après MEIER (1932, 1934, 1936), une illumination de 1.000 erg : cm²-seconde tue les cellules de *Chlorella* en 100 secondes, à 260 μ , et en 10.000 secondes à 302 μ .

E. V. SUCKLING (1944), traitant de la stérilisation des eaux, attribue aux rayons ultra-violet des propriétés analogues : « la lumière solaire a des propriétés destructives pour les bactéries aquatiques, mais, eu égard aux conditions climatiques, cette action n'est pas très marquée aux États-Unis. Dans les régions tropicales, cependant, c'est un facteur important dans l'auto-épuration des rivières, et, comme il a été noté par CLEMENSHA aux Indes et d'autres chercheurs dans les régions à climat chaud, il est en partie responsable de la disparition rapide des Streptocoques et certaines bactéries intestinales.

» Les rayons ordinaires du soleil ne jouent qu'un rôle minime dans cette action; celle-ci est due presque entièrement aux radiations ultra-violettes soutenues par les rayons calorifiques. Il a été suggéré que l'action bactéricide est due à des substances oxydantes comme l'ozone et le peroxyde d'hydrogène produits sous l'action du rayonnement. Il est évident que la présence d'oxygène est nécessaire pour l'action germicide des rayons ultra-violet ».

Devant ces diverses opinions et ces réactions photochimiques qui pourraient avoir une importance capitale insoupçonnée en limnologie, j'ai poussé mes recherches plus loin.

Dans une étude sur les variations du pouvoir abiotique des rayons ultra-violet avec la longueur d'onde, M. et M^{me} V. HENRI (1912) ont démontré que le pouvoir abiotique des rayons ultra-violet est particulièrement intense

pour les rayons au-dessous de 300 μ . La discussion des nombres obtenus montre que le pouvoir abiotique augmente continuellement lorsque la longueur d'onde diminue. Ils ont trouvé un parallélisme absolument remarquable entre l'absorption par l'albumine et le pouvoir abiotique, de sorte qu'on peut énoncer cette loi générale que le pouvoir abiotique des rayons ultra-violet est proportionnelle au coefficient d'absorption du protoplasme.

Dans une autre étude de V. HENRI et A. WURMSER sur la loi d'absorption photochimique pour les réactions produites par les rayons ultra-violet, ces auteurs ont abouti à une série de conclusions.

Au point de vue quantitatif, P. LASAREFF a montré, en 1906, que la loi d'absorption photochimique est une loi quantitative, c'est-à-dire qu'il y a proportionnalité entre la quantité d'énergie de rayonnement absorbée par un corps et la vitesse de l'action chimique produite; cette proportionnalité a lieu pour les différents rayons du spectre visible, le coefficient de proportionnalité étant indépendant de la longueur d'onde.

V. HENRI et A. WURMSER ont montré que pour les actions chimiques produites par les rayons ultra-violet, la question de savoir si la loi d'absorption photochimique s'applique ou non est encore en suspens. Quelques auteurs admettent que l'action photochimique pour les rayons ultra-violet est d'autant plus forte que la longueur d'onde est plus courte; au point de vue physique on cherche à expliquer cet écart de la loi d'absorption photochimique par les actions photoélectriques exercées par les rayons ultra-violet, ces derniers étant d'autant plus forts que la longueur d'onde est plus petite.

Le rayonnement de certaines longueurs d'onde étant donc considéré comme nocif pour les plantes, comment expliquer une exubérance dans des lacs tels que l'Upemba, certains estuaires et des marais déterminés ?

F. GESSNER et A. DIEHL (1951) s'expriment comme suit à ce sujet : « Nous venons de montrer que, très souvent, un jour d'illumination intensive suffit pour détruire plus de 70 % de la chlorophylle du phytoplancton. Ceci nous conduit à la question de savoir pourquoi une association si délicate parvient à se maintenir pendant un temps relativement long. Celui-ci semble en effet se trouver dans les couches superficielles sans protection contre le rayonnement solaire total.

» Lorsque des associations algales du phytoplancton sont disposées dans des cristallisoirs bas et sont soumises à l'action de la lumière solaire, il suffit d'un jour pour voir la destruction de la moitié ou des trois quarts de la chlorophylle. Si, au contraire, on recouvre les cristallisoirs de plaques de verre épais, pour absorber l'ultra-violet de longueur d'onde très courte, la destruction de la chlorophylle cesse ou elle est beaucoup moindre que dans le cas de l'action de la lumière totale.

» La destruction de la chlorophylle augmente généralement en fonction de la durée de l'action du rayonnement. Dans des eaux profondes, cette

action destructive ne se manifeste pas, car l'ultra-violet est rapidement absorbé dans l'eau, et à un mètre de profondeur on ne trouve plus que 10 % du rayonnement primitif.

» La turbulence de l'épilimnion empêche les éléments du phytoplancton de rester longtemps dans les couches supérieures et de subir ici l'action destructive du rayonnement.

» Les algues du plancton d'eaux peu profondes se sont montrées plus résistantes. Il est possible que les rayons ultra-violets aient provoqué ici une adaptation chez les organismes du plancton ».

Nous trouvons chez G. J. CLARKE et H. R. JAMES (1939) l'explication de l'existence simultanée de rayons ultra-violets et de phytoplancton dans les eaux : « Les différences entre l'absorption d'échantillons d'eau de mer non filtrée et d'eau distillée sont occasionnées principalement par des matières en suspension pour des longueurs d'onde de 8.000 Å à 4.730 Å, et pour des longueurs de 4.730 Å à 3.650 Å dans les régions côtières. Dans des régions polluées les matériaux en solution et en suspension ont une action hautement sélective sur le rayonnement avec la plus grande absorption pour les courtes longueurs d'onde ».

On peut ainsi admettre que la masse de matière argileuse en suspension agit comme écran vis-à-vis du rayonnement ultra-violet et permet un développement intense de phytonannoplancton. Au contraire, les eaux limpides, sans écran, verraient le taux de leur plancton à chlorophylle diminuer considérablement.

F. RUTTNER (1942), dans un travail récent sur l'action des rayons solaires sur la vie des eaux, s'exprime dans le même sens : « Mais le facteur lumière n'est pas seulement d'une importance capitale dans l'assimilation chlorophyllienne des organismes à chlorophylle; dans la vie des animaux, il joue aussi un rôle très apparent. Les animaux du plancton, sauf quelques exceptions, craignent les couches aquatiques supérieures durant le jour. Si l'on oblige des Daphnies, par exemple, à séjourner dans ces couches, elles sont rapidement tuées sous l'influence des rayons ultra-violets encore présents en surface mais absents dans les couches plus profondes. La migration verticale journalière de beaucoup de crustacés planctoniques et de quelques rotifères est caractéristique. Durant le jour ils se tiennent à des profondeurs considérables et remontent durant la nuit sur une distance de plusieurs mètres ».

Ce n'est pas la place ici pour m'étendre davantage sur ce sujet. Des expériences sont en cours et seront publiées sous peu au sujet de l'action des ultra-violets sur les eaux naturelles.

De l'eau distillée, optiquement vide, tenue à l'abri de la lumière solaire, a été soumise à l'action ininterrompue d'un brûleur à ultra-violet contenant 25 % de rayons à longueur d'onde de 1.950 Å. On voit très bien que la concentration en oxygène monte très lentement mais progressivement et donne lieu à des phénomènes secondaires d'importance capitale.

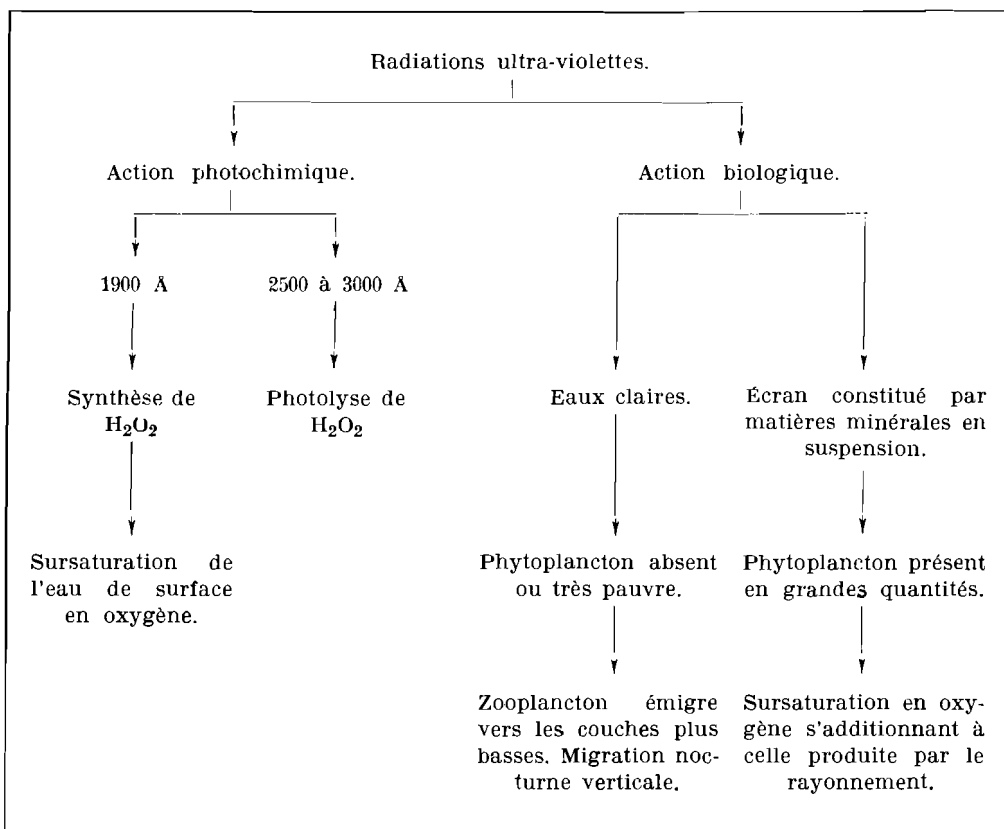
Il est toutefois difficile de se rendre exactement compte de l'évolution de cette réaction dans la nature, car il manque des données exactes sur le rayonnement.

Quoi qu'il en soit, les expériences *in vitro* donnent la conviction que l'influence de l'ultra-violet n'est pas à négliger et qu'elle permettra plus que probablement d'expliquer l'absence de phytoplancton avec cependant une légère sursaturation d'oxygène dans des eaux optiquement vides, ou presque, comme on en rencontre parfois dans certains grands lacs.

En résumé on peut ramener les diverses actions de l'ultra-violet dans un tableau récapitulatif :

TABLE 46.

Influence des radiations ultra-violettes en limnologie.



CHAPITRE V

CLASSIFICATION CHIMIQUE ET LIMNOLOGIQUE DU LAC.

Comme on a pu le voir dans les chapitres précédents, les observations permettent un essai de classification du lac Upemba respectivement aux divers points de vue morphologique, thermique et échanges gazeux.

Arrivé à la fin des considérations physico-chimiques, le moment est venu d'essayer, en outre, d'introduire les eaux du lac dans la classification rationnelle en types des eaux naturelles et dans les groupes limnologiques connus actuellement.

Comme l'a bien montré J. KUFFERATH (1951), « la lecture, l'interprétation et la comparaison entre elles des données chimiques sont souvent ardues. Elles exigent une attention comparative qui doit tenir compte, à la fois, de chaque valeur numérique et des multiples rapports de cette valeur avec toutes les autres. Une représentation graphique, avec tout ce qu'elle apporte de suggestive visualisation synthétique des rapports, rendrait ici des services certains ».

Je ne ferai pas ici la critique des diverses méthodes préconisées par les auteurs : J. RUINEN, J. TELKESSY et R. MAUCHA; une vue d'ensemble en a été donnée par J. KUFFERATH (1951), qui a apporté en même temps quelques simplifications et a mis ainsi cette méthode élégante de représentation vraiment à la portée de l'hydrobiologiste.

Je me suis donc appuyé sur sa méthode en ce qui concerne les eaux du lac Upemba.

L'expression des divers éléments trouvés dans le lac en milliéquivalents permet de voir qu'au cation CO_3^- correspondent deux anions Ca^{++} et Mg^{++} . Si le pourcentage du CO_3^- reste constant à 100 %, durant tout le cycle biologique annuel, il n'en est pas de même pour les anions qui subissent assez bien de fluctuations et dont le rapport change constamment dans le courant du cycle. Les balances ioniques dressées pour chaque mois et pour l'entièreté du lac sont groupées dans la table 46. Les représentations graphiques pour les eaux de surface seulement ont été rassemblées dans la figure 33.

Les valeurs obtenues dans la table 46 ont été calculées comme suit :

a) pour le calcium et le magnésium, on divise le poids trouvé par le quotient poids moléculaire/valence;

b) pour l'acide carbonique, on multiplie le nombre de cc HCl/N au litre, représentant l'alcalinité, par 30. On obtient ainsi les milligrammes de CO_3^- . Ce corps étant bivalent (H_2CO_3), on divise le chiffre obtenu par le quotient

pois moléculaire/valence ou $60 : 2 = 30$. C'est-à-dire que pour ce cas particulier le nombre de cc HCl/N au litre donne directement les millivalences de CO_3^- .

TABLE 47.

Balances ioniques mensuelles.								
Mois	Ca ⁺⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Mg ⁺⁺	CO ₃	% des sommes des valences		
	mg/l	méq/l	mg/l	méq/l	méq/l	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	CO ₃
Eaux de surface.								
XII	36,75	1,83	9,02	0,74	2,57	71,00	29,00	100
I	20,60	1,02	7,57	0,62	1,65	61,81	38,18	100
II	33,24	1,65	2,94	0,24	1,90	86,84	13,15	100
III	21,91	1,10	8,59	0,70	1,80	61,11	38,88	100
IV	31,73	1,58	10,42	0,86	2,44	64,75	35,24	100
V	29,67	1,48	17,26	1,42	2,90	51,03	48,87	100
VI	30,74	1,53	16,37	1,35	2,88	53,10	46,90	100
VII	39,92	1,99	8,85	0,73	2,72	73,10	26,90	100
VIII	42,23	2,10	12,6	1,04	3,15	66,66	33,33	100
Eaux de fond.								
I	31,55	1,57	4,14	0,34	1,92	82,00	18,00	100
II	25,16	1,25	8,68	0,71	1,97	63,45	36,55	100
III	25,53	1,27	7,12	0,58	1,86	68,27	31,73	100
IV	27,42	1,36	14,96	1,23	2,60	52,30	47,70	100
V	32,17	1,60	15,61	1,28	2,89	55,30	44,70	100
VI	46,41	2,31	4,54	0,37	2,69	85,80	14,20	100
VII	47,99	2,39	6,38	0,52	2,92	81,80	18,20	100
VIII	54,95	2,74	9,38	0,77	3,51	78,00	22,00	100

On peut donc facilement classer les eaux du lac Upemba parmi les eaux tri-ioniques du type calci-magnésique carbonatées, c'est-à-dire du calcium et du magnésium liés à l'acide carbonique (fig. 33).

Au point de vue limnologique, le classement des eaux du lac Upemba dans le groupe eutrophe s'impose tant par sa faible profondeur, ses rives basses et sa riche flore littorale que par ses autres propriétés physiques et chimiques : la couleur verte, jaune ou vert brunâtre propre à ce groupe, la transparence souvent minime, la teneur variable en électrolytes, la couche de boue constituée par des détritits autochtones et les quantités de plancton abondantes.

Une variante proposée par E. NAUMANN est le type argilotrophe, dont l'eau contient de grandes quantités de plancton, de détritits organiques et minéraux et de matières argileuses en suspension. Cette eau est colorée par de l'argile colloïdale.

E. NAUMANN (1932) distingue encore les eaux paramixotrophes, caractérisées par l'origine lointaine de l'eau, qui est oligotrophe à l'origine, mais s'eutrophie en route et surtout dans le lac même.

Il parle encore de paratrophie lors de l'introduction de substances en suspension ou colloïdales.

Ces deux termes peuvent être appliqués au lac Upemba.

Dans une autre classification proposée par K. HÖLL (1928) et basée principalement sur des caractères chimiques, le type anorganotrophe répond, dans les grandes lignes, au type eutrophe, *sensu* E. NAUMANN.

Ces eaux ont une teneur en bicarbonate de calcium assez élevée (de 50 à 150 mg de CaO par litre), constituant un système tampon en présence d'acide carbonique libre hydrolysé $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 : \text{H}_2\text{CO}_3$. Elles ont généralement une réaction alcaline. Les variations du pH sont rares, mais peuvent être influencées par des facteurs secondaires : biologiques, physiques ou atmosphériques, qui les font osciller entre pH 6,8 et pH 8,3.

La décalcification biologique se produit régulièrement et est proportionnelle à l'importance des teneurs en calcium.

On y rencontre encore d'autres sels inorganiques en solution. Les nitrates sont abondants : 1-20 mg N_2O_5 par litre. Les matières organiques présentent une concentration moyenne.

La table 54 comporte les points communs entre les divers types proposés et le lac Upemba. Il manque malheureusement beaucoup de données numériques dans la description des auteurs, de sorte que je dois m'en tenir à leurs indications générales.

Il résulte de cette comparaison, qu'au point de vue limnologique les eaux du lac ont des points communs avec le type eutrophe, le type argilotrophe et le groupe anorganotrophe de K. HÖLL, ce qui permettrait de le grouper comme lac eu-argilo-anorganotrophe, en attendant que des études ultérieures sur les classifications des lacs puissent fournir des éléments de comparaison plus précis.

Une grosse difficulté dans la caractérisation du lac au point de vue du comportement de l'oxygène est son peu de profondeur, ce qui ne permet presque pas de comparaison avec des courbes typiques trouvées dans les lacs eutrophes des régions tempérées ou tropicales.

Je ne puis recourir, plus ou moins, qu'à un cas seulement, celui de la station 9, où une profondeur relative de 3,25 m a permis de mesurer une différence de température de 2,5° C entre les eaux de surface et de fond au mois de décembre et une concentration en oxygène de 8,779 mg/litre en surface et 2,966 mg/litre près du fond, ce qui correspond, plus ou moins, à ce qui se passe normalement dans les eaux eutrophes. Pour les autres mois, la courbe suit environ la même direction, les concentrations sont plus fortes en surface qu'au fond, sauf au mois de mars, où, comme j'ai pu le montrer autre part dans ce travail, les concentrations s'identifient à peu de chose près.

Je ne dispose malheureusement pas de chiffres pour les profondeurs intermédiaires : le temps et les conditions de travail nécessaires pour mener à bien ce genre d'investigations m'ont fait complètement défaut.

Je crois cependant que les renseignements et les chiffres que j'ai pu réunir permettent la classification proposée ci-dessus.

CHAPITRE VI.

LE PLANCTON.

Le plancton du lac Upemba peut être subdivisé en plusieurs composantes distinctes :

- 1° les matières minérales en suspension;
- 2° le microplancton;
- 3° le zooplancton;
- 4° le nanoplancton.

Au cours de nos investigations ces divers éléments ont été récoltés quantitativement de manière à fournir une base sérieuse pour établir des éléments de comparaison.

1° LES MATIÈRES MINÉRALES EN SUSPENSION.

La détermination des matières minérales en suspension a été soumise à beaucoup de difficultés, surtout le transport de litres d'eau à de grandes distances, parfois dans des conditions de terrain très difficiles, de sorte que certains échantillons m'ont fait défaut au moment de l'analyse, les flacons s'étant cassés en route, soit au Congo, soit au cours des manipulations dans les divers ports pendant le voyage Congo-Belgique.

Il me reste cependant assez de matériaux pour me permettre de calculer la teneur en matières minérales en suspension pour certains mois.

Dans ces conditions, le maximum observé était en juillet de 22,4 g par 100 litres de matière sèche à 100°; le minimum a été, pour une autre station faite au cours du même mois, de 0,1 g par 100 litres.

Le calcul des moyennes pour l'ensemble des stations durant trois mois nous donne les chiffres mentionnés dans la table 48.

TABLE 48.

Matières en suspension en grammes par 100 l.			
Mois	Matière sèche à 100°	Cendres	Cendres %
Juin	5,648	1,020	18,05
Juillet	4,988	0,515	10,32
Août	3,015	0,6	19,90

Il résulte de ces observations que si nous prenons une moyenne de 5 g par 100 litres, soit 0,99 g de cendres, nous aurons une teneur totale pour tout le volume du lac de 46,5 tonnes de matière sèche, correspondant à 9,2 tonnes de cendres. Dispersées par km², elles donneraient un dépôt de 87 kg au km² ou 8,7 g au m².

On peut donc affirmer que la quantité de matière en suspension n'est pas sans importance, d'autant plus qu'une partie se présente sous forme colloïdale, très difficile à filtrer, possédant donc des propriétés tout à fait particulières qui ont une influence capitale sur l'évolution biologique du lac. Son rôle est primordial dans la productivité du lac. En effet, d'après certaines hypothèses que l'examen d'autres lacs ont fait adopter, ces colloïdes fonctionneraient comme écran protecteur contre les rayons ultra-violets. Ceci expliquerait la pauvreté du microplancton de certaines eaux où ces colloïdes font défaut, par opposition avec certains autres petits lacs, marais, étangs, estuaires où le phytoplancton est très abondant, à côté de ces matières en suspension.

Nous trouvons chez F. RUTTNER (1952) une observation fort intéressante au sujet des suspensions : « Nach dem bisher gesagten ist es ohne weiteres einleuchtend, dass ein blauer Farbton nur bei Abwesenheit merklicher Mengen von Humusstoffen und von gefärbten Suspensionen, also auch von Phytoplankton, entstehen kann. Blau kann daher nur ein an organischer Produktion armes Gewässer sein : « Blau ist die Wüstenfarbe des Meeres » (FR. SCHÜTT).

» Wie die tiefblauen tropischen Meere (bei aller Mannigfaltigkeit der Arten) mengenmässig eine nur sehr geringe Planktonproduktion aufweisen, so enthalten auch die Binnengewässer, je blauer um so kleinere Mengen freischwebenden Lebewesen, je blauer Sie sind. Andererseits werden Seen mit hohem Planktongehalt stets ein gelbgrünes bis gelbes Wasser führen. Es bietet uns daher die Beachtung der Farbe eines Gewässers gewisse Anhaltspunkte für die Beurteilung seiner Produktion, wofern eine erhebliche Beeinflussung durch Humusstoffe ausgeschlossen werden kann. »

2° LE MICROPLANCTON.

Le microplancton se compose d'une partie animale et d'une partie végétale.

La partie végétale est relativement pauvre. Quelques *Pediastrum*, de minuscules *Scenedesmus*, un *Staurastrum*, un très rare *Navicula*, voilà tout ce que j'ai pu voir dans les échantillons examinés. Les Diatomacées font pratiquement défaut; nous n'avons rencontré aucune Desmidiée, même en phase acide; le grand groupe même des Cyanophycées est assez mal représenté.

La partie animale du microplancton est plus riche : certains mois les petits Copépodes et leurs larves, plusieurs espèces de Rotifères pullulent à côté de quelques Cladocères et leurs larves, de même que quelques insectes.

J'ai calculé, pour les eaux du large, les rapports entre les différents groupes de la population zooplanctonique.

TABLE 49.

Population zooplanctonique. Eaux du large.							
Mois	Nombre total examiné	Copépodes	Larves	Rotifères	Cladocères	Larves	Divers
XII	5487	7,27 %	5,08 %	84,33 %	—	3,32 %	0,01 %
I	6992	9,60 %	9,34 %	78,18 %	0,04 %	2,73 %	0,10 %
IV	1193	6,37 %	11,97 %	71,23 %	0,33 %	7,71 %	0,39 %
V	292	8,43 %	21,64 %	59,47 %	0,45 %	9,34 %	0,68 %
VI	301	10,18 %	15,04 %	65,93 %	0,22 %	8,63 %	—
VIII	4073	11,21 %	14,34 %	72,33 %	0,04 %	1,85 %	0,23 %

3° LE ZOOPLANCTON.

Les récoltes faites au moyen du filet à soie n° 3 renfermaient surtout des Copépodes et des débris considérables d'exuviae de Chironomides. Ceux-ci sont si nombreux qu'à certaines époques de l'année on pouvait observer l'éclosion massive des insectes parfaits par les nuages noirs compacts s'élevant au-dessus de la surface aquatique (notamment le 26.XI.1948).

Les Copépodes de ces récoltes ont déjà été déterminés par K. LINDBERG (1951) et sont représentés par les espèces suivantes : *Mesocyclops leuckarti* (CLAUS), *Thermocyclops neglectus* (SARS) et *Mesocyclops varicans* (SARS). K. LINDBERG conclut son étude par l'observation que l'ubiquiste *Mesocyclops leuckarti* (CLAUS) prédomine de beaucoup sur l'autre, l'espèce commune africaine *Thermocyclops neglectus* (SARS). Il n'est pas impossible que l'étude de la partie zoologique du microplancton fasse encore découvrir de nouveaux détails à ce sujet.

4° LE NANNOPLANCTON.

L'élément le plus important du plancton au sens le plus large est le nannoplancton. Il est composé d'une énorme quantité d'éléments minuscules, la plupart du temps globuleux, aplatis légèrement aux pôles, quelques formes filamenteuses, toutes de dimensions réduites de l'ordre de 2,9 à 4,3 μ pour les unicellulaires globuleuses et de 72,5 à 20,3 μ de long et 2,9 à 2,1 μ de large pour les formes filamenteuses. On y trouve en outre de toutes

petites formes ressemblant à des bactéries. La densité de cette population nannoplanctonique peut s'estimer, d'après les stations et l'époque de l'année, entre 62.500 et 3.420.000 éléments par cc d'eau.

Il n'a pas encore été possible de déterminer ces éléments spécifiquement. Cette étude fera l'objet du second volume du présent travail.

Quoi qu'il en soit, la quantité de ces éléments est énorme si on la compare aux quantités de microplancton et de zooplancton récoltées aux mêmes endroits et aux mêmes époques de l'année. La table 50 groupe les chiffres exprimant le nombre de centimètres cubes des divers planctons récoltés quantitativement sur 100 litres d'eau,

TABLE 50.

Plancton.										
Moyennes mensuelles en cc par 100 l d'eau.										
Mois	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Zooplancton	0.100	0.150	0.150	0.240	0.100	0.130	0.115	0.100	0.180	0.120
Microplancton	0.800	1.100	0.900	1.400	0.300	0.600	0.720	0.460	1.100	0.560
Nannoplancton										
Surface	125	225	297	295	100	67,5	108	107	195	83,3
Fond	240	—	66	—	100	—	109	155	297	85,7

Ces chiffres ne tendent pas à exprimer des valeurs absolues. Mais il faut bien se rendre compte qu'un premier travail en Afrique ne permettait pas des récoltes telles qu'on aurait pu songer à des échantillons destinés à la dessiccation, voire à la destruction, de manière à pouvoir exprimer les divers planctons en milligrammes par litre, méthode évidemment beaucoup plus correcte que la nôtre. On voudra, j'espère, me concéder que le présent travail ne constitue qu'une première approximation.

On connaît des lacs du type tempéré où la production du plancton affecte la forme d'une courbe diacmique, d'autres où il n'existe pas de maximum ni de minimum, d'autres, enfin, qui ont parfois trois maxima et trois minima. Au lac Upemba la situation est la suivante : pour le nannoplancton, une courbe diacmique très nettement dessinée (fig. 13 et 29) avec deux maxima, l'un à la fin de la saison des pluies, janvier-février, l'autre en saison sèche, au mois de juillet, et un minimum situé entre le mois de mars et le mois de juin, correspondant, dans les grandes lignes, à la phase d'acidification des eaux lacustres.

Le microplancton, moins aisément contrôlable, puisque composé de deux groupes totalement différents dans leur comportement biologique : phyto- et zooplancton, l'un producteur et l'autre consommateur, a, lui aussi, deux maxima correspondant aux mêmes périodes du cycle annuel que les maxima du nanoplancton.

Le zooplancton suit sensiblement la même courbe.

Avec P. S. WELCH (1952), on peut dire que dans l'étude d'une population planctonique totale d'un lac il est nécessaire d'étudier séparément les changements rythmiques saisonniers des espèces ou groupes d'espèces planctoniques et que les maxima et minima produits ne le sont pas nécessairement par tous les composants du plancton. Il faut donc se méfier des conclusions trop générales et étudier des espèces ou des groupes de genres ou d'espèces qui ont tous leurs propriétés, leur individualité et leur plus ou moins grande dépendance de certains facteurs, dans leur biotope aquatique. « While the plankton is an organic community in which exist many interdependencies, it must be remembered that each component of this heterogenous assemblage has its own form of life cycle, its own problems of maintenance, and its own characteristic reactions to stimuli; also, that these features may differ even among those species which are most closely related taxonomically. The plankton community is, in this respect, no different from some terrestrial community in which each of the various species, while influencing associated organisms in many ways, has its own individual sequence of life-history stages, generations, and reactions.

» Each plankter is directly or indirectly subject to the complex of influences which changes of seasons impose, and the proper responses must be made, some of which result in quantitative changes, i.e. increases or decreases of size of the population. The annual quantitative history of many plankter is a succession of appearances and disappearances or of waves of development followed by decline. These sequences of increase and decline vary greatly on magnitude. In some species, the amplitude of rise and fall in quantity, while distinct, is not great enough to produce more than minimal changes in the total plankton population; in others, the change is so great that a wave of development of a single plankter may be sufficient to dominate numerically a whole plankton population and even produce the greater part of a seasonal maximum. All sorts of intergrades between these two extremes occur.

» The periods of quantitative increase and decline of the individual plankters do not, in many species, coincide with the seasonal minima and maxima of the total plankton described previously; in fact, certain species may exhibit their maxima during the general seasonal maxima and vice-versa. »

L'existence de fluctuations périodiques dans le volume du plancton a été expliquée pour les lacs d'une certaine profondeur par l'action du brassage amenant de nouvelles matières en solution du fond vers la surface.

Dans le cas d'eaux comme celles du lac Upemba, où la profondeur minimale semble devoir exclure l'existence d'un thermocline, certains semblent admettre l'influence d'inondations saisonnières qui transportent des quantités de substances nutritives essentielles dans un temps relativement court. Cependant, ajoute P. S. WELCH, dans des lacs fermés, sans apports d'eau d'une certaine importance, cette explication n'est pas soutenable.

Si nous voulons nous placer au point de vue de l'influence des inondations sur la production maximale du plancton dans le lac Upemba, on peut invoquer l'apport de matières minérales au cours de la saison des pluies aussi bien par les eaux de ruissellement coulant directement dans le lac que par le fleuve Lualaba, qui a drainé une immense région avant d'arriver dans la vallée du Kamolondo aux endroits où s'amorcent les passes vers l'Upemba. Admettant que la saison des pluies s'étende, *mutatis mutandis*, d'octobre jusqu'en avril, le maximum absolu de la quantité de plancton aux mois de janvier-février serait ainsi dû aux lavages opérés par les pluies durant les mois précédents, d'où la montée progressive constatée depuis novembre et même plus tôt. Nous ne savons malheureusement rien sur le comportement du fleuve Lualaba dans les parages du lac Upemba, aucune analyse n'ayant jamais été faite au point de vue biologique. Pour l'Expédition le prélèvement périodique d'échantillons dans le fleuve était pratiquement impossible, les communications étant très difficiles et le temps dont nous disposions strictement limité. Aussi est-ce une donnée du problème qui demeure en suspens et à laquelle l'avenir devra apporter une solution.

Dans tous les cas, l'apport de matières minérales par l'étiage du fleuve n'explique pas la seconde montée du plancton en saison sèche, au mois d'août.

Il semble dès lors très difficile de désigner un facteur isolé comme la seule cause de la périodicité du plancton. Sans aucun doute, est-ce l'interaction d'une combinaison de plusieurs facteurs agissant à des degrés et des intensités divers.

E. A. BIRGE et C. JUDAY (1934), en traitant des substances organiques dissoutes dans les eaux des lacs américains, suggèrent : « the relation between depth and plankton production, however, is by no means a simple one, since size, shape of basin and other factors have a modifying influence. The larger yields of the shallow lakes seem to be due largely to the fact that the raw materials required for the maximum growth of the phytoplankton may be used repeatedly because the water is so shallow that it is kept in complete circulation during the summer; thus the dissolved substances derived from decomposition and from other sources are uniformly distributed from surface to bottom and become available, therefore, for the phytoplankton ».

Certains auteurs ont prêté une assez grande attention à la relation azote-phosphore. On connaît mieux ce rapport pour l'eau de mer que pour les eaux douces, malgré que certains se soient occupés de la question. Son

importance découle de l'hypothèse, qui semble avoir une évidence assez défendable : que les concentrations de ces deux corps sont étroitement parallèles. Il semble que pour l'eau de mer, le rapport tende à se rapprocher d'une valeur constante, avec un excès d'azote sur la concentration en phosphore, et que les deux substances seraient contenues dans le plancton dans des proportions analogues. On connaît des variations autour de cette proportion, mais seulement dans des conditions particulières. En outre, le rapport serait différent non seulement en grandeur, mais aussi l'amplitude des variations par rapport à la moyenne proposée. Les études dans ce sens n'en sont encore que dans un premier stade et il est souhaitable que des recherches plus fouillées soient faites.

Comme je dispose de quelques chiffres de nitrates et de phosphates, j'ai calculé les valeurs correspondantes en azote et phosphore, de même que le rapport. On trouve ces données dans la table 51.

TABLE 51.

Concentrations moyennes en azote et phosphore en mg/litre. Rapport N : P. Eaux de surface.			
Mois	N	P	N : P
Décembre 1948	3,19	0	∞
Janvier 1949	1,79	0,071	25,07
Février	3,17	—	—
Mars	2,98	0,065	45,72
Avril	1,31	0,029	45,01
Mai	1,73	0,573	30,26
Juin	1,05	0	∞
Juillet	2,22	0	∞
Août	0,91	0,030	25,57

F. RUTTNER (1952), en parlant de la loi du minimum, fait observer très judicieusement : « Wegen der sehr verschiedenen Ansprüche, welche die einzelnen Organismen an die Umweltbedingungen stellen, ist für ein Verständnis des Stoffwechsels der Gewässer eine eingehende Kenntnis der Physiologie der Arten und Rassen notwendig. Auf diesem eine mühsame Kleinarbeit mit Reinkulturen erfordernden Gebiet sind wie erst in den Anfängen ».

L'interprétation de ces valeurs est très délicate et est loin de donner une idée claire satisfaisante. Si nous comparons le rapport N : P avec les chiffres de la table 50 pour les quantités moyennes de nannoplancton reportées plus haut sur le graphique figure 34, nous nous trouvons devant la situation suivante :

TABLE 52.

Corrélations entre le rapport N : P et les quantités de nannoplancton en cc par 100 l.		
Mois	Rapport N : P	Le nannoplancton :
Décembre 1948	∞	croît 225 cc
Janvier 1949	25,07	maximum 297 cc
Février	?	maximum 295 cc
Mars	45,72	décroit 100 cc
Avril	45,01	minimum 67 cc
Mai	30,26	croît 108 cc
Juin	∞	croît 107 cc
Juillet	∞	maximum 195 cc
Août	25,57	décroit 83 cc

Il ne faut pas chercher très loin pour remarquer tout de suite qu'il n'y a, dans ce cas, aucun rapport particulier apparent entre le volume du nannoplancton et le rapport N : P. Même pour les océans, H. U. SVERDRUP, M. W. JOHNSON et R. H. FLEMING (1946) ne semblent pas attacher une importance exagérée à ce rapport : « The utilisation of nitrates and phosphates in the synthesis of organic substance proceeds at an approximately parallel rate so that, although both may be become markedly reduced by plants, the ratio of the two approaches fifteen atoms of nitrogen to one atom of phosphorus, with some deviation called the « anomaly of the nitrate-phosphate ratio », perhaps dependent upon stages in the nitrogen cycle, a more rapid bacterial regeneration of phosphates, and the history of the particular body of water. In keeping with this there is an agreement in the ratio of nitrate-nitrogen to phosphate-phosphorus in offshore waters and of the nitrogen-to-phosphorus ratio found in the organic substance of mixed plankton. This agreement suggests that the composition of the composite population of the sea, both animals and plants, is determined by the ratio of these elements in sea water. Although the two elements discussed above have been shown to be vital to plant production, yet in

nature the diatom population has been known to decrease while these nutrients were still present in sufficient quantity to support production. In these instances the limiting factors must be looked for elsewhere ».

A. THIENEMANN (1925) n'est pas très explicite non plus.

D. S. RAWSON (1936), W. R. G. ATKINS, A. H. WIEBE (1931) ont traité la question pour des lacs et des rivières de l'Amérique du Nord.

Il résulte de toutes ces recherches que nous savons relativement peu au sujet des variations des diverses formes de l'azote par rapport à la production du plancton. Il est difficile d'assigner le rôle de facteur limitant au phosphore ou à l'azote aussi longtemps que nous ne serons pas en possession de relevés complets.

Je ne puis donc insister davantage sur ce problème en ce qui concerne la production du phytoplancton du lac Upemba ⁽¹⁾.

(1) Le présent volume était déjà sous presse lorsque j'eus connaissance d'un travail fort intéressant de W. OHLE (1952) : « Die hypolimnische Kohlendionyd-Akkumulation als produktionsbiologischer Indikator », publié dans *Archiv für Hydrobiologie*, XLVI, pp. 153-285.

CHAPITRE VII.

**INTERACTION DES CYCLES BIOLOGIQUE
ET PHYSICO-CHIMIQUE DU LAC.**

En possession des diverses considérations sur les principaux facteurs étudiés dans les chapitres précédents, essayons maintenant d'en dégager une vue d'ensemble sur leur interaction.

Un tel essai, extrêmement complexe à réaliser, est cependant nécessaire, car il est impossible de comprendre le chimisme d'une eau sans se baser sur ses relations logiques avec le métabolisme des divers éléments de sa biocénose.

Nous allons donc reprendre brièvement ici les divers facteurs un à un et voir comment ils réagissent les uns sur les autres (fig. 34).

*
**

L'oxygène, comme nous l'avons vu précédemment, est généralement présent en quantités telles que le % normal est une sursaturation poussée très loin. Cette production massive est due partiellement à une croissance exubérante du nannoplancton et partiellement à l'action photochimique des rayons ultra-violet. Il est à remarquer que le début de la croissance des sommets de la courbe diacmique de l'oxygène se trouve à peu de chose près aux changements de saison, c'est-à-dire au début de la petite saison sèche et au début de la saison sèche proprement dite. Une seconde remarque importante est la curieuse propriété de l'oxygène de manifester son maximum dans le lac Upemba environ trente jours après le maximum produit par les organismes qui lui ont donné naissance.

La consommation a lieu par la respiration des vertébrés et invertébrés aquatiques, mais surtout par la quantité considérable de matières organiques provenant de la dégradation de la matière vivante et principalement par le nannoplancton lors des périodes de décroissance, de même que la production de quantités incalculables de déchets de Chironomides. L'oxydation consomme des quantités considérables d'oxygène, dont la courbe décrit une décroissance très rapide quelques jours après le début de la chute du nannoplancton. Ces diverses phases se dessinent très nettement sur les graphiques de la figure 34.

Les oxydations dont les eaux du lac sont le siège aux dépens de l'oxygène produit par le nannoplancton et le rayonnement ultra-violet aboutissent à la formation, d'une part, d'acide carbonique libre et, d'autre part, à la production de nitrates.

*
**

Il n'est pas sans intérêt de mettre ici en parallèle l'évolution des nitrates pendant le même temps. Il faut tenir compte toutefois du fait que la grande masse de matière vivante utilise des quantités appréciables de nitrates. Le graphique tel que nous le montrons est donc en réalité la résultante de deux actions, l'une de production depuis les matières organiques, l'autre de consommation par le nannoplancton. Il est donc difficile, sinon impossible, d'y voir une similitude complète avec les variations des deux facteurs composants en cause. Au maximum du nannoplancton du mois de janvier correspond un minimum des nitrates, ce qui était à prévoir. Le nannoplancton, ne continuant pas à croître, alors que l'oxydation de la matière organique se poursuit, les nitrates augmentent et constituent donc en quelque sorte une réserve. Quant au fait qu'il y a décroissance des nitrates, devons-nous y voir une réduction en azote par une action bactérienne en passant par les nitrites ?

Dans les grandes lignes on pourrait considérer dans ce cas la courbe des nitrates comme étant l'inverse de celle de l'oxydabilité, sauf vers la fin du cycle, où une pointe demeure momentanément inexplicable.

L'examen de la situation près du fond montre une allure sensiblement analogue pour l'oxygène, sauf, toutefois, un léger déficit en saison des pluies.

Le maximum des nitrates se présente au mois d'avril, un mois après le premier sommet de la courbe de l'oxygène, l'oxydabilité étant à un de ses points les plus bas. Puis, la concentration en nitrates diminue en rapport avec la diminution de l'oxygène; on voit donc que la quantité de matières organiques augmente progressivement jusqu'en août, où le nannoplancton accomplit sa seconde courbe de décroissance.

En saison sèche, à la seconde montée de l'oxygène, toujours pour les eaux près du fond, les nitrates augmentent presque parallèlement, les matières organiques montent vers le mois d'août, suivant en cela la décroissance du nannoplancton, qui fait environ la même chute près du fond qu'à la surface.

Quant aux premiers mois, la matière vivante, en l'occurrence le nannoplancton, ayant fortement diminué, et reprenant seulement sa croissance au mois de janvier, il est normal que l'oxydabilité diminue, que les nitrates augmentent parallèlement à l'oxygène jusqu'au mois d'avril, époque à laquelle la productivité du nannoplancton n'est pas encore assez élevée pour consommer la quantité de nitrates disponible.

*
* *

Comme il a été expliqué au cours des chapitres précédents, le CO_2 , sous toutes ses formes, joue un rôle prépondérant dans le métabolisme du lac Upemba.

Absorbé en quantités considérables par le nanoplancton au cours de son élaboration chlorophyllienne, sa présence est absolument nécessaire pour permettre aux organismes phytoplanctoniques de jouer le rôle qui leur est dévolu dans la biocénose aquatique.

Comme producteurs de CO_2 , nous voyons en premier lieu l'atmosphère et la respiration des macro- et microorganismes. Mais c'est surtout la vase, siège des fermentations, qui est le plus grand producteur des quantités nécessaires de CO_2 .

Dans le lac la production d'anhydride carbonique libre joue un rôle très important, car c'est sa présence qui détermine, à certains moments du cycle annuel, l'évolution du pH avec toutes les conséquences biologiques que cela comporte.

La plus grande quantité est élaborée entre les mois d'avril, mai et juin, c'est-à-dire à la fin de la petite saison des pluies et au début de la saison sèche, correspondant à un déplacement du pH vers la zone acide, d'une importance telle qu'il descend à $\text{pH} = 6,6$ à la fin du mois de mai.

C'est bien l'acide carbonique libre qui est en cause, car les valeurs de pH obtenues par le calcul à partir de l'alcalinité et que nous appelons sur les graphiques le pH théorique, RpH ou réserve pH (*sensu* WELLS), montrent une tendance beaucoup moins prononcée à se déplacer dans le sens acide.

L'amplitude du pH réel durant cette période d'acidification s'étend de pH 7,4 à 6,8, de pH 6,8 à 6,6 et de pH 7,6 à 6,6 pour les trois mois en cause.

Dans les grandes lignes, la consommation du CO_2 libre est en raison directe de la production du nanoplancton et les maxima de l'un correspondent aux minima de l'autre; mais le CO_2 libre n'est pas seul à être la source du CO_2 consommé par les plantes.

Celles-ci ont la propriété d'assimiler le CO_2 des bicarbonates dissous produits aux dépens, d'une part, du carbonate de calcium présent dans le sous-sol ou dans la vase et, d'autre part, de l'anhydride carbonique apporté par l'équilibre avec l'atmosphère ou produit au cours des réactions de dégradation de la matière organisée.

A cela s'ajoute qu'au cours de l'année, pour des raisons expliquées plus haut, les teneurs en Ca^{++} lié aux bicarbonates peuvent varier dans de larges mesures ou même devenir très minimales à cause de précipitations imputables à diverses causes physiques, chimiques et biologiques.

L'évolution de l'anhydride carbonique dans le lac Upemba nous a permis de diviser le cycle annuel en quatre phases : une alcaline, correspondant à l'ionisation de l'hydroxyde de calcium provenant de l'hydrolyse du carbonate de calcium précipité, une phase plus ou moins neutre correspondant à une quantité d'anhydride carbonique libre très minime, une phase acide se rapportant à la période de production maximale de CO_2 et, enfin, le retour à une phase plus ou moins neutre avec tendance alcaline annonçant la période probable de décalcification. La courbe de l'alcalinité suit d'ailleurs une gradation progressive depuis le mois de mars jusqu'en août, ce qui correspond assez bien avec celle du calcium (fig. 35).

Si nous comparons l'alcalinité à la production du nanoplancton, comme nous savons que sa chlorophylle élabore aux dépens des bicarbonates, nous voyons qu'il semble qu'on puisse établir une certaine relation entre les périodes de productivité maximale du nanoplancton et les minima de la concentration en $\text{CO}_3=$.

En valeur absolue, il y a plus de CO_2 libre dans les eaux du fond, avec cependant des périodes d'absence plus longues que pour les eaux de surface; le pH a une amplitude au cours de la période avril-mai-juin, respectivement de pH 7,3 à 6,9, de pH 6,7 à 6,4 et de pH 6,8 à 6,6, alors que les valeurs extrêmes de l'alcalinité correspondent à peu de chose près à celles des eaux de surface.

La courbe du calcium a pratiquement la même allure avec une valeur absolue légèrement plus élevée au mois d'août.

Dans les lignes consacrées au phosphore dans le lac Upemba, nous avons vu comment s'est comporté ce corps au cours des fluctuations du nanoplancton. Les minima et maxima correspondent à peu de chose près respectivement aux maxima et minima du plancton et l'on peut remarquer, dans une certaine mesure, que les eaux de surface semblent emprunter du phosphore aux couches plus profondes.

*
**

Un point essentiel, semble-t-il, dans l'étude des lacs africains est la transparence et la turbidité. J'ai remarqué, durant nos séjours en Afrique, que les eaux très transparentes étaient pauvres en phyto- et nanoplancton, alors que celles chargées d'une grande quantité de matières minérales en suspension, comme au lac Upemba, certains marais, renfermant cependant des eaux comparables au point de vue de la composition chimique, produisaient un phytoplancton très dense.

J'ai pensé que la qualité du rayonnement pénétrant dans les couches lacustres serait en cause, et jusqu'à plus ample information j'ai adopté l'hypothèse suivante : la radiation ultra-violette ne serait pas tolérée par le phytoplancton. Lorsque l'eau renferme des matières argileuses en suspension, celles-ci feraient fonction d'écran et le phytoplancton pourrait ainsi se développer librement.

En attendant des recherches dans ce sens, on pourrait se baser sur les recherches déjà anciennes de H. BIERRY et LARGUIER DES BANCELS (1911) sur la décoloration de la chlorophylle par les rayons ultra-violets. Ces recherches sont certainement liées à celles de N. PRINGSHEIM (1881) sur l'action des rayons solaires froids et concentrés. Dans ces circonstances, l'action des rayons à petite longueur d'onde est tellement significative que la décoloration de la chlorophylle dans le vert foncé et le bleu a lieu en quelques minutes, alors qu'elle n'a pas lieu dans le rouge, toutes conditions étant égales.

Cette hypothèse permettrait d'expliquer l'absence de phytoplancton dans les grands lacs tropicaux comme le lac Tanganika, à grande transparence, environ 25 mètres, et sa présence dans des eaux fortement chargées de matières en suspension : certains lacs comme l'Upemba, des marais et les estuaires de grandes rivières de plaine aboutissant dans les lacs. Le contraste entre la population phytoplanctonique de ces estuaires et celle du lac est frappant.

Quant aux agrégations locales du nannoplancton produisant de véritables nuages au sein de l'eau, comme j'ai eu l'occasion de le remarquer maintes fois, elles constituent un phénomène obscur, dont aucune explication plausible ne semble avoir été donnée jusqu'à présent.

*

**

Enfin, dans une étude récente de M. POLL et H. RENSON (1948), sur les poissons, leur milieu et leur pêche au bief supérieur du Lualaba, ces auteurs ont publié un graphique mettant en relief les données acquises jusqu'à présent au sujet de la reproduction des poissons dans une partie de la région qui nous occupe. Si nous comparons leur courbe d'espèces, en période de maturation ovigère, aux graphiques de pH et de productivité du nannoplancton du présent travail, pour la période durant laquelle l'Expédition a pu travailler sur le lac, c'est-à-dire en excluant les mois de septembre et d'octobre 1949, on voit :

1° Que le sommet janvier-février du nannoplancton du lac Upemba correspond à la première période de maturité ovigère;

2° Que le second sommet de juin-août du nannoplancton est suivi immédiatement d'une seconde période de maturité ovigère de juillet-octobre;

3° Que la période de non-maturité d'avril à juillet correspond à notre phase acide de pH 7,0 et moins, allant d'avril à juillet.

Il est particulièrement intéressant de pouvoir constater cette relation entre les données obtenues dans des disciplines différentes par des chercheurs travaillant indépendamment l'un de l'autre.

*

**

Par ce qui précède on peut donc se convaincre qu'il est impossible d'étudier un lac ou même un étang d'une manière superficielle. Pour bien comprendre l'histoire biologique d'un cycle complet il faut faire le plus de mesures possible, car, un facteur réagissant sur l'autre, on risque de se trouver devant des problèmes insolubles si l'on négligeait l'une ou l'autre recherche.

Dans un ensemble harmonieux tel que le lac Upemba, dont le plancton est en quelque sorte le pivot, aucun effort ne peut être négligé pour arriver à la compréhension du mécanisme ordonnateur.

Cette tâche est ardue mais féconde en résultats. La compréhension de la nature est à ce prix.

CHAPITRE VIII.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.**(With an english summary.)**

Les connaissances au sujet des eaux du centre africain étant encore fragmentaires, j'ai essayé d'étudier le lac Upemba, avec tous les moyens à ma disposition, au double point de vue physico-chimique et biologique, lors de ma participation à la Mission au Parc National de l'Upemba organisée par l'Institut des Parcs Nationaux en 1946-1949 et dirigée par G. F. DE WITTE.

J'ai rassemblé dans ce premier volume les résultats de ces recherches physico-chimiques et biologiques; un second tome sera consacré à l'étude systématique du microplancton.

Les constatations que j'ai pu faire sur le lac peuvent se résumer comme suit :

I. — GÉOGRAPHIE.

1° Situation géographique. — Le lac est situé dans le Katanga méridional, autour des axes formés par le 26°30' longitude Est et le 8°30' latitude Sud. La région dans laquelle est situé le lac occupe le Graben de l'Upemba sur une distance d'environ 200 à 250 km et une largeur moyenne de 40 km, à une altitude de 585 m au-dessus du niveau de la mer.

2° Morphologie. — Vaste zone d'inondation du fleuve Lualaba, à considérer comme « *Einschwemmungssee* » d'après les conceptions de VON RICHTHOFEN, ou comme lac du type astatique d'après GAIL (1924).

Pour l'année 1948-1949, les profondeurs minimales et maximales ont été respectivement 0,50 et 3,25 m.

Très large cuvette en profil, peu profonde; les points les plus bas se trouvent vers la rive Est. Le fond se relève vers la rive Ouest, où se produit l'alluvionnement au point de contact avec le fleuve.

Rives basses et marécageuses portant une riche flore d'Hélophytes. Bords souvent formés de prairies flottantes.

3° Climat. — Pour la répartition annuelle des températures moyennes réduites au niveau de la mer, l'isotherme de 29,0° C traverse la partie Sud du lac Upemba.

Pour la répartition des températures maxima et minima absolues (températures réelles non réduites au niveau de la mer), le lac est traversé par les isothermes des maxima de 36,0° C et 25,0° C et des minima de 6,0° C (1930-1939) (A. VANDENPLAS).

L'indice de la région (F. BULTOT, 1950) est : (Aw_s) S à cinq mois de saison sèche.

La pluie est comprise entre 1.000 et 1.200 mm. A. VANDENPLAS (1934) fait traverser le lac Upemba par l'isohyète de 1.000 mm.

II. — PHYSICO-CHIMIE.

4° Température de l'eau. — Amplitude de la température en surface : de 23,5° C à 33,0° C; près du fond : de 24,0° C à 31,0° C. La stratification y est directe.

Dans la classification de FOREL-WHIPPLE : lac tropical de l'ordre 3, à circulation pratiquement continue au cours de l'année.

5° Transparence et couleur. — Transparence de $\pm 0,45$ m. Couleur vert-jaune brunâtre. Échelle de FOREL n° 11-12.

6° Résistivité. — En surface : de 4.100 à 7.200 Ω à 18° C. En moyenne de 5.108 Ω à 18° C en surface, de 5.121 Ω à 18° C près du fond.

7° Oxygène. — Déficits assez rares, localisés. Sursaturations près du fond très fréquentes. En surface : 115,0 à 328,8 %, en moyenne, près du fond : 82,9 à 329,4 %. Les sursaturations sont en relation avec la production massive de nannoplancton et probablement avec l'action photochimique des rayons ultra-violet. Premier maximum en petite saison des pluies, second maximum en août, vers la fin de la saison sèche.

8° Alcalinité. — L'alcalinité monte en flèche depuis décembre jusqu'en août. Valeurs en surface et près du fond très voisines. En surface : 1,80 à 3,36 milliéquivalents CO_3 par litre; près du fond : 1,86 à 3,41 milliéquivalents CO_3 par litre.

9° Acide carbonique libre. — Maximum au mois de mai en surface. Complètement absent dans les deux couches en février-mars. Production par dégradation de la matière organique au cours de sa descente vers le fond et les fermentations de la vase.

10° pH. — Cycle annuel subdivisé en quatre phases : successivement phase alcaline (novembre-décembre : pH 8,0), phase neutre (janvier-février-mars : pH 7,0-7,5), phase acide (avril-mai-juin-juillet : pH 6,4-7,4), phase neutre avec tendance à l'alcalinisation (août : pH 7,3-7,75).

11° Calcium. — Tampon et décalcification biologique. Teneurs en Ca^{++} moyennes : 20,60 à 42,23 mg-litre. Décalcification ayant probablement lieu en phase alcaline aux mois de septembre-octobre-novembre-décembre. Le tampon est ici : $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$: H_2CO_3 .

12° Oxydabilité. — En surface : de 50,56 à 152,92 mg de permanganate de potassium au litre; au fond : 56,88 à 143,28 mg de permanganate de potassium au litre.

13° Azote et phosphore. — En surface : 9,66 à 33,77 mg N_2O_5 ; au fond : 1,90 à 13,48 mg N_2O_5 ; soit en NO_3^- , respectivement : en surface : 0,09 à 0,220 mg $\text{PO}_4^{=}$ au litre; au fond : 0,025 à 0,490 mg $\text{PO}_4^{=}$ au litre.

14° Classification chimique. — Eau tri-ionique du type calcium-magnésique carbonaté.

III. — **BIOLOGIE.**

15° Faune benthique. — Chironomides.

Matières minérales en suspension : grandes quantités.

Microplancton : absence de Diatomées et de Desmidiées. Quelques Proto-coccales : *Pediastrum* et *Scenedesmus*.

Zooplancton : Copépodes, quantités importantes de Rotifères et quantités considérables de restes d'exuvies de Chironomides.

Nannoplancton : particulièrement important, de l'ordre de 297 cc par cent litres d'eau au mois de janvier, avec minima et maxima au cours du cycle annuel. Composé surtout de petites cellules circulaires de l'ordre de 2,9 à 4,3 μ de diamètre. D'après les mois et les stations, la densité du nannoplancton est de 62.000 à 3.420.000 cellules par cc d'eau.

IV. — **LIMNOLOGIE.**

16° Lac à Chironomides, à vase autochtone et allochtone, riche en substances organiques. Argile en suspension. Matière nutritives abondantes.

Lac du type eutrophe, variante eu-argilo-anorganotrophe, *sensu* E. NAUMANN-K. HÖLL; du type astatique par sa communication avec le Fleuve et sa tendance à en subir les fluctuations. Changements périodiques, avec baisses de niveau considérables pouvant aller jusqu'à la mise à sec partielle, probables, assez rares cependant et ne se produisant qu'au cours de périodes de plusieurs années.

SUMMARY.

Formed in 1939, National Upemba Park is situated in Upper Katanga between Latitude 8° and 10° North and between Longitude 26° and 27° East. Its surface extends over more than two and a half million acres which is an area equivalent to two-fifths of that of Belgium, or one two-hundredth of that of the Belgian Congo.

This territory, which has been uninhabited by man for over ten years, has been selected as a National Park, chiefly on account of its highly varied natural aspects and of the exuberance of its vegetation and fauna.

Five biologists, all belonging to the Belgian « Institut royal des Sciences naturelles de Belgique », took part in the exploration in various purposes, and for longer or shorter periods spread over nearly three years (1946-1949). In addition to the leader of the expedition, G. F. DE WITTE, a specialist in reptiles and batrachians, the expedition included W. ADAM, malacologist, A. JANSSENS, entomologist, R. VERHEYEN, ornithologist, and my-self.

The natural aspects of National Upemba Park are highly varies.

The western side of the Park stretches out into the large Kamolondo Plain, which is situated in the region of the great African rift-valleys.

Having been entrusted by the « Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge », with taking part, as hydrobiologist, in the expedition sent to explore National Upemba Park, I endeavoured to gather as much information as possible on the behaviour of Lake Upemba after which the Park has been named.

Whereas the objective was clearly defined, it was not achieved without coming up against innumerable difficulties : practically nothing was known of this lake, except that its shores are very marshy and overgrown with vegetation, as might be expected in view of the features peculiar to its neighbour, Lake Kisale, which is better known from the morphological standpoint because it comprises a track of the inland waterway on the Lualaba. Since no hydrobiological research had hitherto been undertaken on this huge lake-basin, it was of an extreme interest to enter upon a series of preliminary investigations in that direction.

The task is a strenuous one, especially in Central Africa, where, in the majority of cases, the setting up of a temporary laboratory equipped for advanced hydrobiological research, situated on a lakeside and far from any center of population, is almost impossible, and where it is therefore necessary to work under tents or an improvised cover.

I was able, on the spot, to perform the principal physico-chemical determinations : temperature, pH, the substances such as dissolved oxygen, alkalinity, free carbonic acid, nitrates and phosphates, substances they do not kept in storage, while the deferred analysis concerning calcium and other elements was to be carried out in Brussels immediatly on arrival of the samples taken for that purpose. Likewise the estimation and calculation of the volume of the various plankton, quantitatively collected, and of the mineral matter in suspension, were carried out in the laboratory of the « Institut royal des Sciences naturelles de Belgique » in Brussels.

All the measurements were made in the field or in the laboratory by means of the methods familiar to limnology and to analytical chemistry applied to water.

Improperly described as a lake, the vast flood-zone of the Lualaba, situated at a height of 1930 feet, which collects the waters from a basin of many thousands of square miles, has a depth of between 1 ft 8" and 10 ft 2" (in November 1948) and an area of 200 square miles or thereabouts, with a volume of water of some 1.216 million cubic yards, and encloses a greenish-brown water holding in suspension a considerable quantity of mineral matter and organisms. It is situated in Southern Katanga about the axes formed by Longitude 26°30' East and Latitude 8°30' South. The zone constituting Lake Upemba occupies its lower left-hand corner.

Au point de vue limnologique, le classement des eaux du lac Upemba dans le groupe eutrophe s'impose tant par sa faible profondeur, ses rives basses et sa riche flore littorale que par ses autres propriétés physiques et chimiques : la couleur verte, jaune ou vert brunâtre propre à ce groupe, la transparence souvent minime, la teneur variable en électrolytes, la couche de boue constituée par des détritits autochtones et les quantités de plancton abondantes.

Une variante proposée par E. NAUMANN est le type argilotrophe, dont l'eau contient de grandes quantités de plancton, de détritits organiques et minéraux et de matières argileuses en suspension. Cette eau est colorée par de l'argile colloïdale.

E. NAUMANN (1932) distingue encore les eaux paramixotrophes, caractérisées par l'origine lointaine de l'eau, qui est oligotrophe à l'origine, mais s'eutrophie en route et surtout dans le lac même.

Il parle encore de paratrophie lors de l'introduction de substances en suspension ou colloïdales.

Ces deux termes peuvent être appliqués au lac Upemba.

Dans une autre classification proposée par K. HÖLL (1928) et basée principalement sur des caractères chimiques, le type anorganotrophe répond, dans les grandes lignes, au type eutrophe, *sensu* E. NAUMANN.

Ces eaux ont une teneur en bicarbonate de calcium assez élevée (de 50 à 150 mg de CaO par litre), constituant un système tampon en présence d'acide carbonique libre hydrolysé $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 : \text{H}_2\text{CO}_3$. Elles ont généralement une réaction alcaline. Les variations du pH sont rares, mais peuvent être influencées par des facteurs secondaires : biologiques, physiques ou atmosphériques, qui les font osciller entre pH 6,8 et pH 8,3.

La décalcification biologique se produit régulièrement et est proportionnelle à l'importance des teneurs en calcium.

On y rencontre encore d'autres sels inorganiques en solution. Les nitrates sont abondants : 1-20 mg N_2O_5 par litre. Les matières organiques présentent une concentration moyenne.

La table 54 comporte les points communs entre les divers types proposés et le lac Upemba. Il manque malheureusement beaucoup de données numériques dans la description des auteurs, de sorte que je dois m'en tenir à leurs indications générales.

Il résulte de cette comparaison, qu'au point de vue limnologique les eaux du lac ont des points communs avec le type eutrophe, le type argilotrophe et le groupe anorganotrophe de K. HÖLL, ce qui permettrait de le grouper comme lac eu-argilo-anorganotrophe, en attendant que des études ultérieures sur les classifications des lacs puissent fournir des éléments de comparaison plus précis.

Une grosse difficulté dans la caractérisation du lac au point de vue du comportement de l'oxygène est son peu de profondeur, ce qui ne permet presque pas de comparaison avec des courbes typiques trouvées dans les lacs eutrophes des régions tempérées ou tropicales.

Je ne puis recourir, plus ou moins, qu'à un cas seulement, celui de la station 9, où une profondeur relative de 3,25 m a permis de mesurer une différence de température de 2,5° C entre les eaux de surface et de fond au mois de décembre et une concentration en oxygène de 8,779 mg/litre en surface et 2,966 mg/litre près du fond, ce qui correspond, plus ou moins, à ce qui se passe normalement dans les eaux eutrophes. Pour les autres mois, la courbe suit environ la même direction, les concentrations sont plus fortes en surface qu'au fond, sauf au mois de mars, où, comme j'ai pu le montrer autre part dans ce travail, les concentrations s'identifient à peu de chose près.

Je ne dispose malheureusement pas de chiffres pour les profondeurs intermédiaires : le temps et les conditions de travail nécessaires pour mener à bien ce genre d'investigations m'ont fait complètement défaut.

Je crois cependant que les renseignements et les chiffres que j'ai pu réunir permettent la classification proposée ci-dessus.

CHAPITRE VI.

LE PLANCTON.

Le plancton du lac Upemba peut être subdivisé en plusieurs composantes distinctes :

- 1° les matières minérales en suspension;
- 2° le microplancton;
- 3° le zooplancton;
- 4° le nanoplancton.

Au cours de nos investigations ces divers éléments ont été récoltés quantitativement de manière à fournir une base sérieuse pour établir des éléments de comparaison.

1° LES MATIÈRES MINÉRALES EN SUSPENSION.

La détermination des matières minérales en suspension a été soumise à beaucoup de difficultés, surtout le transport de litres d'eau à de grandes distances, parfois dans des conditions de terrain très difficiles, de sorte que certains échantillons m'ont fait défaut au moment de l'analyse, les flacons s'étant cassés en route, soit au Congo, soit au cours des manipulations dans les divers ports pendant le voyage Congo-Belgique.

Il me reste cependant assez de matériaux pour me permettre de calculer la teneur en matières minérales en suspension pour certains mois.

Dans ces conditions, le maximum observé était en juillet de 22,4 g par 100 litres de matière sèche à 100°; le minimum a été, pour une autre station faite au cours du même mois, de 0,1 g par 100 litres.

Le calcul des moyennes pour l'ensemble des stations durant trois mois nous donne les chiffres mentionnés dans la table 48.

TABLE 48.

Matières en suspension en grammes par 100 l.			
Mois	Matière sèche à 100°	Cendres	Cendres %
Juin	5,648	1,020	18,05
Juillet	4,988	0,515	10,32
Août	3,015	0,6	19,90

Il résulte de ces observations que si nous prenons une moyenne de 5 g par 100 litres, soit 0,99 g de cendres, nous aurons une teneur totale pour tout le volume du lac de 46,5 tonnes de matière sèche, correspondant à 9,2 tonnes de cendres. Dispersées par km², elles donneraient un dépôt de 87 kg au km² ou 8,7 g au m².

On peut donc affirmer que la quantité de matière en suspension n'est pas sans importance, d'autant plus qu'une partie se présente sous forme colloïdale, très difficile à filtrer, possédant donc des propriétés tout à fait particulières qui ont une influence capitale sur l'évolution biologique du lac. Son rôle est primordial dans la productivité du lac. En effet, d'après certaines hypothèses que l'examen d'autres lacs ont fait adopter, ces colloïdes fonctionneraient comme écran protecteur contre les rayons ultra-violets. Ceci expliquerait la pauvreté du microplancton de certaines eaux où ces colloïdes font défaut, par opposition avec certains autres petits lacs, marais, étangs, estuaires où le phytoplancton est très abondant, à côté de ces matières en suspension.

Nous trouvons chez F. RUTNER (1952) une observation fort intéressante au sujet des suspensions : « Nach dem bisher gesagten ist es ohne weiteres einleuchtend, dass ein blauer Farbton nur bei abwesenheit merklicher Mengen von Humusstoffen und von gefärbten Suspensionen, also auch von Phytoplankton, entstehen kann. Blau kann daher nur ein an organischer Produktion armes Gewässer sein : « Blau ist die Wüstenfarbe des Meeres » (FR. SCHÜTT).

» Wie die tiefblauen tropischen Meere (bei aller Mannigfaltigkeit der Arten) mengenmässig eine nur sehr geringe Planktonproduktion aufweisen, so enthalten auch die Binnengewässer, je blauer um so kleinere Mengen freischwebenden Lebewesen, je blauer Sie sind. Andererseits werden Seen mit hohem Planktongehalt stets ein gelbgrünes bis gelbes Wasser führen. Es bietet uns daher die Beachtung der Farbe eines Gewässers gewisse Anhaltspunkte für die Beurteilung seiner Produktion, wofern eine erhebliche Beeinflussung durch Humusstoffe ausgeschlossen werden kann. »

2° LE MICROPLANCTON.

Le microplancton se compose d'une partie animale et d'une partie végétale.

La partie végétale est relativement pauvre. Quelques *Pediastrum*, de minuscules *Scenedesmus*, un *Staurastrum*, un très rare *Navicula*, voilà tout ce que j'ai pu voir dans les échantillons examinés. Les Diatomacées font pratiquement défaut; nous n'avons rencontré aucune Desmidiée, même en phase acide; le grand groupe même des Cyanophycées est assez mal représenté.

La partie animale du microplancton est plus riche : certains mois les petits Copépodes et leurs larves, plusieurs espèces de Rotifères pullulent à côté de quelques Cladocères et leurs larves, de même que quelques insectes.

J'ai calculé, pour les eaux du large, les rapports entre les différents groupes de la population zooplanctonique.

TABLE 49.

Population zooplanctonique. Eaux du large.							
Mois	Nombre total examiné	Copépodes	Larves	Rotifères	Cladocères	Larves	Divers
XII	5487	7,27 %	5,08 %	84,33 %	—	3,32 %	0,01 %
I	6992	9,60 %	9,34 %	78,18 %	0,04 %	2,73 %	0,10 %
IV	1193	6,37 %	11,97 %	71,23 %	0,33 %	7,71 %	0,39 %
V	292	8,43 %	21,64 %	59,47 %	0,45 %	9,34 %	0,68 %
VI	301	10,18 %	15,04 %	65,93 %	0,22 %	8,63 %	—
VIII	4073	11,21 %	14,34 %	72,33 %	0,04 %	1,85 %	0,23 %

3° LE ZOOPLANCTON.

Les récoltes faites au moyen du filet à soie n° 3 renfermaient surtout des Copépodes et des débris considérables d'exuviae de Chironomides. Ceux-ci sont si nombreux qu'à certaines époques de l'année on pouvait observer l'éclosion massive des insectes parfaits par les nuages noirs compacts s'élevant au-dessus de la surface aquatique (notamment le 26.XI.1948).

Les Copépodes de ces récoltes ont déjà été déterminés par K. LINDBERG (1951) et sont représentés par les espèces suivantes : *Mesocyclops leuckarti* (CLAUS), *Thermocyclops neglectus* (SARS) et *Mesocyclops varicans* (SARS). K. LINDBERG conclut son étude par l'observation que l'ubiquiste *Mesocyclops leuckarti* (CLAUS) prédomine de beaucoup sur l'autre, l'espèce commune africaine *Thermocyclops neglectus* (SARS). Il n'est pas impossible que l'étude de la partie zoologique du microplancton fasse encore découvrir de nouveaux détails à ce sujet.

4° LE NANNOPLANCTON.

L'élément le plus important du plancton au sens le plus large est le nannoplancton. Il est composé d'une énorme quantité d'éléments minuscules, la plupart du temps globuleux, aplatis légèrement aux pôles, quelques formes filamenteuses, toutes de dimensions réduites de l'ordre de 2,9 à 4,3 μ pour les unicellulaires globuleuses et de 72,5 à 20,3 μ de long et 2,9 à 2,1 μ de large pour les formes filamenteuses. On y trouve en outre de toutes

petites formes ressemblant à des bactéries. La densité de cette population nannoplanctonique peut s'estimer, d'après les stations et l'époque de l'année, entre 62.500 et 3.420.000 éléments par cc d'eau.

Il n'a pas encore été possible de déterminer ces éléments spécifiquement. Cette étude fera l'objet du second volume du présent travail.

Quoi qu'il en soit, la quantité de ces éléments est énorme si on la compare aux quantités de microplancton et de zooplancton récoltées aux mêmes endroits et aux mêmes époques de l'année. La table 50 groupe les chiffres exprimant le nombre de centimètres cubes des divers planctons récoltés quantitativement sur 100 litres d'eau,

TABLE 50.

Plancton.										
Moyennes mensuelles en cc par 100 l d'eau.										
Mois	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Zooplancton	0.100	0.150	0.150	0.240	0.100	0.130	0.115	0.100	0.180	0.120
Microplancton	0.800	1.100	0.900	1.400	0.300	0.600	0.720	0.460	1.100	0.560
Nannoplancton										
Surface	125	225	297	295	100	67,5	108	107	195	83,3
Fond	240	—	66	—	100	—	109	155	297	85,7

Ces chiffres ne tendent pas à exprimer des valeurs absolues. Mais il faut bien se rendre compte qu'un premier travail en Afrique ne permettait pas des récoltes telles qu'on aurait pu songer à des échantillons destinés à la dessiccation, voire à la destruction, de manière à pouvoir exprimer les divers planctons en milligrammes par litre, méthode évidemment beaucoup plus correcte que la nôtre. On voudra, j'espère, me concéder que le présent travail ne constitue qu'une première approximation.

On connaît des lacs du type tempéré où la production du plancton affecte la forme d'une courbe diacmique, d'autres où il n'existe pas de maximum ni de minimum, d'autres, enfin, qui ont parfois trois maxima et trois minima. Au lac Upemba la situation est la suivante : pour le nannoplancton, une courbe diacmique très nettement dessinée (fig. 13 et 29) avec deux maxima, l'un à la fin de la saison des pluies, janvier-février, l'autre en saison sèche, au mois de juillet, et un minimum situé entre le mois de mars et le mois de juin, correspondant, dans les grandes lignes, à la phase d'acidification des eaux lacustres.

Le microplancton, moins aisément contrôlable, puisque composé de deux groupes totalement différents dans leur comportement biologique : phyto- et zooplancton, l'un producteur et l'autre consommateur, a, lui aussi, deux maxima correspondant aux mêmes périodes du cycle annuel que les maxima du nanoplancton.

Le zooplancton suit sensiblement la même courbe.

Avec P. S. WELCH (1952), on peut dire que dans l'étude d'une population planctonique totale d'un lac il est nécessaire d'étudier séparément les changements rythmiques saisonniers des espèces ou groupes d'espèces planctoniques et que les maxima et minima produits ne le sont pas nécessairement par tous les composants du plancton. Il faut donc se méfier des conclusions trop générales et étudier des espèces ou des groupes de genres ou d'espèces qui ont tous leurs propriétés, leur individualité et leur plus ou moins grande dépendance de certains facteurs, dans leur biotope aquatique. « While the plankton is an organic community in which exist many interdependencies, it must be remembered that each component of this heterogenous assemblage has its own form of life cycle, its own problems of maintenance, and its own characteristic reactions to stimuli; also, that these features may differ even among those species which are most closely related taxonomically. The plankton community is, in this respect, no different from some terrestrial community in which each of the various species, while influencing associated organisms in many ways, has its own individual sequence of life-history stages, generations, and reactions.

» Each plankter is directly or indirectly subject to the complex of influences which changes of seasons impose, and the proper responses must be made, some of which result in quantitative changes, i.e. increases or decreases of size of the population. The annual quantitative history of many plankter is a succession of appearances and disappearances or of waves of development followed by decline. These sequences of increase and decline vary greatly on magnitude. In some species, the amplitude of rise and fall in quantity, while distinct, is not great enough to produce more than minimal changes in the total plankton population; in others, the change is so great that a wave of development of a single plankter may be sufficient to dominate numerically a whole plankton population and even produce the greater part of a seasonal maximum. All sorts of intergrades between these two extremes occur.

» The periods of quantitative increase and decline of the individual plankters do not, in many species, coincide with the seasonal minima and maxima of the total plankton described previously; in fact, certain species may exhibit their maxima during the general seasonal maxima and vice-versa. »

L'existence de fluctuations périodiques dans le volume du plancton a été expliquée pour les lacs d'une certaine profondeur par l'action du brassage amenant de nouvelles matières en solution du fond vers la surface.

Dans le cas d'eaux comme celles du lac Upemba, où la profondeur minimale semble devoir exclure l'existence d'un thermocline, certains semblent admettre l'influence d'inondations saisonnières qui transportent des quantités de substances nutritives essentielles dans un temps relativement court. Cependant, ajoute P. S. WELCH, dans des lacs fermés, sans apports d'eau d'une certaine importance, cette explication n'est pas soutenable.

Si nous voulons nous placer au point de vue de l'influence des inondations sur la production maximale du plancton dans le lac Upemba, on peut invoquer l'apport de matières minérales au cours de la saison des pluies aussi bien par les eaux de ruissellement coulant directement dans le lac que par le fleuve Lualaba, qui a drainé une immense région avant d'arriver dans la vallée du Kamolondo aux endroits où s'amorcent les passes vers l'Upemba. Admettant que la saison des pluies s'étende, *mutatis mutandis*, d'octobre jusqu'en avril, le maximum absolu de la quantité de plancton aux mois de janvier-février serait ainsi dû aux lavages opérés par les pluies durant les mois précédents, d'où la montée progressive constatée depuis novembre et même plus tôt. Nous ne savons malheureusement rien sur le comportement du fleuve Lualaba dans les parages du lac Upemba, aucune analyse n'ayant jamais été faite au point de vue biologique. Pour l'Expédition le prélèvement périodique d'échantillons dans le fleuve était pratiquement impossible, les communications étant très difficiles et le temps dont nous disposions strictement limité. Aussi est-ce une donnée du problème qui demeure en suspens et à laquelle l'avenir devra apporter une solution.

Dans tous les cas, l'apport de matières minérales par l'étiage du fleuve n'explique pas la seconde montée du plancton en saison sèche, au mois d'août.

Il semble dès lors très difficile de désigner un facteur isolé comme la seule cause de la périodicité du plancton. Sans aucun doute, est-ce l'interaction d'une combinaison de plusieurs facteurs agissant à des degrés et des intensités divers.

E. A. BIRGE et C. JUDAY (1934), en traitant des substances organiques dissoutes dans les eaux des lacs américains, suggèrent : « the relation between depth and plankton production, however, is by no means a simple one, since size, shape of basin and other factors have a modifying influence. The larger yields of the shallow lakes seem to be due largely to the fact that the raw materials required for the maximum growth of the phytoplankton may be used repeatedly because the water is so shallow that it is kept in complete circulation during the summer; thus the dissolved substances derived from decomposition and from other sources are uniformly distributed from surface to bottom and become available, therefore, for the phytoplankton ».

Certains auteurs ont prêté une assez grande attention à la relation azote-phosphore. On connaît mieux ce rapport pour l'eau de mer que pour les eaux douces, malgré que certains se soient occupés de la question. Son

importance découle de l'hypothèse, qui semble avoir une évidence assez défendable : que les concentrations de ces deux corps sont étroitement parallèles. Il semble que pour l'eau de mer, le rapport tende à se rapprocher d'une valeur constante, avec un excès d'azote sur la concentration en phosphore, et que les deux substances seraient contenues dans le plancton dans des proportions analogues. On connaît des variations autour de cette proportion, mais seulement dans des conditions particulières. En outre, le rapport serait différent non seulement en grandeur, mais aussi l'amplitude des variations par rapport à la moyenne proposée. Les études dans ce sens n'en sont encore que dans un premier stade et il est souhaitable que des recherches plus fouillées soient faites.

Comme je dispose de quelques chiffres de nitrates et de phosphates, j'ai calculé les valeurs correspondantes en azote et phosphore, de même que le rapport. On trouve ces données dans la table 51.

TABLE 51.

Concentrations moyennes en azote et phosphore en mg/litre. Rapport N : P. Eaux de surface.			
Mois	N	P	N : P
Décembre 1948	3,19	0	∞
Janvier 1949	1,79	0,071	25,07
Février	3,17	—	—
Mars	2,98	0,065	45,72
Avril	1,31	0,029	45,01
Mai	1,73	0,573	30,26
Juin	1,05	0	∞
Juillet	2,22	0	∞
Août	0,91	0,030	25,57

F. RUTTNER (1952), en parlant de la loi du minimum, fait observer très judicieusement : « Wegen der sehr verschiedenen Ansprüche, welche die einzelnen Organismen an die Umweltbedingungen stellen, ist für ein Verständnis des Stoffwechsels der Gewässer eine eingehende Kenntnis der Physiologie der Arten und Rassen notwendig. Auf diesem eine mühsame Kleinarbeit mit Reinkulturen erfordernden Gebiet sind wie erst in den Anfängen ».

L'interprétation de ces valeurs est très délicate et est loin de donner une idée claire satisfaisante. Si nous comparons le rapport N : P avec les chiffres de la table 50 pour les quantités moyennes de nannoplancton reportées plus haut sur le graphique figure 34, nous nous trouvons devant la situation suivante :

TABLE 52.

Corrélations entre le rapport N : P et les quantités de nannoplancton en cc par 100 l.		
Mois	Rapport N : P	Le nannoplancton :
Décembre 1948	∞	croît 225 cc
Janvier 1949	25,07	maximum 297 cc
Février	?	maximum 295 cc
Mars	45,72	décroit 100 cc
Avril	45,01	minimum 67 cc
Mai	30,26	croît 108 cc
Juin	∞	croît 107 cc
Juillet	∞	maximum 195 cc
Août	25,57	décroit 83 cc

Il ne faut pas chercher très loin pour remarquer tout de suite qu'il n'y a, dans ce cas, aucun rapport particulier apparent entre le volume du nannoplancton et le rapport N : P. Même pour les océans, H. U. SVERDRUP, M. W. JOHNSON et R. H. FLEMING (1946) ne semblent pas attacher une importance exagérée à ce rapport : « The utilisation of nitrates and phosphates in the synthesis of organic substance proceeds at an approximately parallel rate so that, although both may be become markedly reduced by plants, the ratio of the two approaches fifteen atoms of nitrogen to one atom of phosphorus, with some deviation called the « anomaly of the nitrate-phosphate ratio », perhaps dependent upon stages in the nitrogen cycle, a more rapid bacterial regeneration of phosphates, and the history of the particular body of water. In keeping with this there is an agreement in the ratio of nitrate-nitrogen to phosphate-phosphorus in offshore waters and of the nitrogen-to-phosphorus ratio found in the organic substance of mixed plankton. This agreement suggests that the composition of the composite population of the sea, both animals and plants, is determined by the ratio of these elements in sea water. Although the two elements discussed above have been shown to be vital to plant production, yet in

nature the diatom population has been known to decrease while these nutrients were still present in sufficient quantity to support production. In these instances the limiting factors must be looked for elsewhere ».

A. THIENEMANN (1925) n'est pas très explicite non plus.

D. S. RAWSON (1936), W. R. G. ATKINS, A. H. WIEBE (1931) ont traité la question pour des lacs et des rivières de l'Amérique du Nord.

Il résulte de toutes ces recherches que nous savons relativement peu au sujet des variations des diverses formes de l'azote par rapport à la production du plancton. Il est difficile d'assigner le rôle de facteur limitant au phosphore ou à l'azote aussi longtemps que nous ne serons pas en possession de relevés complets.

Je ne puis donc insister davantage sur ce problème en ce qui concerne la production du phytoplancton du lac Upemba ⁽¹⁾.

(1) Le présent volume était déjà sous presse lorsque j'eus connaissance d'un travail fort intéressant de W. OHLE (1952) : « Die hypolimnische Kohlendionyd-Akkumulation als produktionsbiologischer Indikator », publié dans *Archiv für Hydrobiologie*, XLVI, pp. 153-285.

CHAPITRE VII.

**INTERACTION DES CYCLES BIOLOGIQUE
ET PHYSICO-CHIMIQUE DU LAC.**

En possession des diverses considérations sur les principaux facteurs étudiés dans les chapitres précédents, essayons maintenant d'en dégager une vue d'ensemble sur leur interaction.

Un tel essai, extrêmement complexe à réaliser, est cependant nécessaire, car il est impossible de comprendre le chimisme d'une eau sans se baser sur ses relations logiques avec le métabolisme des divers éléments de sa biocénose.

Nous allons donc reprendre brièvement ici les divers facteurs un à un et voir comment ils réagissent les uns sur les autres (fig. 34).

*
**

L'oxygène, comme nous l'avons vu précédemment, est généralement présent en quantités telles que le % normal est une sursaturation poussée très loin. Cette production massive est due partiellement à une croissance exubérante du nannoplancton et partiellement à l'action photochimique des rayons ultra-violet. Il est à remarquer que le début de la croissance des sommets de la courbe diacmique de l'oxygène se trouve à peu de chose près aux changements de saison, c'est-à-dire au début de la petite saison sèche et au début de la saison sèche proprement dite. Une seconde remarque importante est la curieuse propriété de l'oxygène de manifester son maximum dans le lac Upemba environ trente jours après le maximum produit par les organismes qui lui ont donné naissance.

La consommation a lieu par la respiration des vertébrés et invertébrés aquatiques, mais surtout par la quantité considérable de matières organiques provenant de la dégradation de la matière vivante et principalement par le nannoplancton lors des périodes de décroissance, de même que la production de quantités incalculables de déchets de Chironomides. L'oxydation consomme des quantités considérables d'oxygène, dont la courbe décrit une décroissance très rapide quelques jours après le début de la chute du nannoplancton. Ces diverses phases se dessinent très nettement sur les graphiques de la figure 34.

Les oxydations dont les eaux du lac sont le siège aux dépens de l'oxygène produit par le nannoplancton et le rayonnement ultra-violet aboutissent à la formation, d'une part, d'acide carbonique libre et, d'autre part, à la production de nitrates.

*
**

Il n'est pas sans intérêt de mettre ici en parallèle l'évolution des nitrates pendant le même temps. Il faut tenir compte toutefois du fait que la grande masse de matière vivante utilise des quantités appréciables de nitrates. Le graphique tel que nous le montrons est donc en réalité la résultante de deux actions, l'une de production depuis les matières organiques, l'autre de consommation par le nanoplancton. Il est donc difficile, sinon impossible, d'y voir une similitude complète avec les variations des deux facteurs composants en cause. Au maximum du nanoplancton du mois de janvier correspond un minimum des nitrates, ce qui était à prévoir. Le nanoplancton, ne continuant pas à croître, alors que l'oxydation de la matière organique se poursuit, les nitrates augmentent et constituent donc en quelque sorte une réserve. Quant au fait qu'il y a décroissance des nitrates, devons-nous y voir une réduction en azote par une action bactérienne en passant par les nitrites ?

Dans les grandes lignes on pourrait considérer dans ce cas la courbe des nitrates comme étant l'inverse de celle de l'oxydabilité, sauf vers la fin du cycle, où une pointe demeure momentanément inexplicable.

L'examen de la situation près du fond montre une allure sensiblement analogue pour l'oxygène, sauf, toutefois, un léger déficit en saison des pluies.

Le maximum des nitrates se présente au mois d'avril, un mois après le premier sommet de la courbe de l'oxygène, l'oxydabilité étant à un de ses points les plus bas. Puis, la concentration en nitrates diminue en rapport avec la diminution de l'oxygène; on voit donc que la quantité de matières organiques augmente progressivement jusqu'en août, où le nanoplancton accomplit sa seconde courbe de décroissance.

En saison sèche, à la seconde montée de l'oxygène, toujours pour les eaux près du fond, les nitrates augmentent presque parallèlement, les matières organiques montent vers le mois d'août, suivant en cela la décroissance du nanoplancton, qui fait environ la même chute près du fond qu'à la surface.

Quant aux premiers mois, la matière vivante, en l'occurrence le nanoplancton, ayant fortement diminué, et reprenant seulement sa croissance au mois de janvier, il est normal que l'oxydabilité diminue, que les nitrates augmentent parallèlement à l'oxygène jusqu'au mois d'avril, époque à laquelle la productivité du nanoplancton n'est pas encore assez élevée pour consommer la quantité de nitrates disponible.

*
* *

Comme il a été expliqué au cours des chapitres précédents, le CO_2 , sous toutes ses formes, joue un rôle prépondérant dans le métabolisme du lac Upemba.

Absorbé en quantités considérables par le nanoplancton au cours de son élaboration chlorophyllienne, sa présence est absolument nécessaire pour permettre aux organismes phytoplanctoniques de jouer le rôle qui leur est dévolu dans la biocénose aquatique.

Comme producteurs de CO_2 nous voyons en premier lieu l'atmosphère et la respiration des macro- et microorganismes. Mais c'est surtout la vase, siège des fermentations, qui est le plus grand producteur des quantités nécessaires de CO_2 .

Dans le lac la production d'anhydride carbonique libre joue un rôle très important, car c'est sa présence qui détermine, à certains moments du cycle annuel, l'évolution du pH avec toutes les conséquences biologiques que cela comporte.

La plus grande quantité est élaborée entre les mois d'avril, mai et juin, c'est-à-dire à la fin de la petite saison des pluies et au début de la saison sèche, correspondant à un déplacement du pH vers la zone acide, d'une importance telle qu'il descend à $\text{pH} = 6,6$ à la fin du mois de mai.

C'est bien l'acide carbonique libre qui est en cause, car les valeurs de pH obtenues par le calcul à partir de l'alcalinité et que nous appelons sur les graphiques le pH théorique, RpH ou réserve pH (*sensu* WELLS), montrent une tendance beaucoup moins prononcée à se déplacer dans le sens acide.

L'amplitude du pH réel durant cette période d'acidification s'étend de pH 7,4 à 6,8, de pH 6,8 à 6,6 et de pH 7,6 à 6,6 pour les trois mois en cause.

Dans les grandes lignes, la consommation du CO_2 libre est en raison directe de la production du nanoplancton et les maxima de l'un correspondent aux minima de l'autre; mais le CO_2 libre n'est pas seul à être la source du CO_2 consommé par les plantes.

Celles-ci ont la propriété d'assimiler le CO_2 des bicarbonates dissous produits aux dépens, d'une part, du carbonate de calcium présent dans le sous-sol ou dans la vase et, d'autre part, de l'anhydride carbonique apporté par l'équilibre avec l'atmosphère ou produit au cours des réactions de dégradation de la matière organisée.

A cela s'ajoute qu'au cours de l'année, pour des raisons expliquées plus haut, les teneurs en Ca^{++} lié aux bicarbonates peuvent varier dans de larges mesures ou même devenir très minimales à cause de précipitations imputables à diverses causes physiques, chimiques et biologiques.

L'évolution de l'anhydride carbonique dans le lac Upemba nous a permis de diviser le cycle annuel en quatre phases : une alcaline, correspondant à l'ionisation de l'hydroxyde de calcium provenant de l'hydrolyse du carbonate de calcium précipité, une phase plus ou moins neutre correspondant à une quantité d'anhydride carbonique libre très minime, une phase acide se rapportant à la période de production maximale de CO_2 et, enfin, le retour à une phase plus ou moins neutre avec tendance alcaline annonçant la période probable de décalcification. La courbe de l'alcalinité suit d'ailleurs une gradation progressive depuis le mois de mars jusqu'en août, ce qui correspond assez bien avec celle du calcium (fig. 35).

Si nous comparons l'alcalinité à la production du nanoplancton, comme nous savons que sa chlorophylle élabore aux dépens des bicarbonates, nous voyons qu'il semble qu'on puisse établir une certaine relation entre les périodes de productivité maximale du nanoplancton et les minima de la concentration en $\text{CO}_3=$.

En valeur absolue, il y a plus de CO_2 libre dans les eaux du fond, avec cependant des périodes d'absence plus longues que pour les eaux de surface; le pH a une amplitude au cours de la période avril-mai-juin, respectivement de pH 7,3 à 6,9, de pH 6,7 à 6,4 et de pH 6,8 à 6,6, alors que les valeurs extrêmes de l'alcalinité correspondent à peu de chose près à celles des eaux de surface.

La courbe du calcium a pratiquement la même allure avec une valeur absolue légèrement plus élevée au mois d'août.

Dans les lignes consacrées au phosphore dans le lac Upemba, nous avons vu comment s'est comporté ce corps au cours des fluctuations du nanoplancton. Les minima et maxima correspondent à peu de chose près respectivement aux maxima et minima du plancton et l'on peut remarquer, dans une certaine mesure, que les eaux de surface semblent emprunter du phosphore aux couches plus profondes.

*
**

Un point essentiel, semble-t-il, dans l'étude des lacs africains est la transparence et la turbidité. J'ai remarqué, durant nos séjours en Afrique, que les eaux très transparentes étaient pauvres en phyto- et nanoplancton, alors que celles chargées d'une grande quantité de matières minérales en suspension, comme au lac Upemba, certains marais, renfermant cependant des eaux comparables au point de vue de la composition chimique, produisaient un phytoplancton très dense.

J'ai pensé que la qualité du rayonnement pénétrant dans les couches lacustres serait en cause, et jusqu'à plus ample information j'ai adopté l'hypothèse suivante : la radiation ultra-violette ne serait pas tolérée par le phytoplancton. Lorsque l'eau renferme des matières argileuses en suspension, celles-ci feraient fonction d'écran et le phytoplancton pourrait ainsi se développer librement.

En attendant des recherches dans ce sens, on pourrait se baser sur les recherches déjà anciennes de H. BIERRY et LARGUIER DES BANCELIS (1911) sur la décoloration de la chlorophylle par les rayons ultra-violets. Ces recherches sont certainement liées à celles de N. PRINGSHEIM (1881) sur l'action des rayons solaires froids et concentrés. Dans ces circonstances, l'action des rayons à petite longueur d'onde est tellement significative que la décoloration de la chlorophylle dans le vert foncé et le bleu a lieu en quelques minutes, alors qu'elle n'a pas lieu dans le rouge, toutes conditions étant égales.

Cette hypothèse permettrait d'expliquer l'absence de phytoplancton dans les grands lacs tropicaux comme le lac Tanganika, à grande transparence, environ 25 mètres, et sa présence dans des eaux fortement chargées de matières en suspension : certains lacs comme l'Upemba, des marais et les estuaires de grandes rivières de plaine aboutissant dans les lacs. Le contraste entre la population phytoplanctonique de ces estuaires et celle du lac est frappant.

Quant aux agrégations locales du nannoplancton produisant de véritables nuages au sein de l'eau, comme j'ai eu l'occasion de le remarquer maintes fois, elles constituent un phénomène obscur, dont aucune explication plausible ne semble avoir été donnée jusqu'à présent.

*

**

Enfin, dans une étude récente de M. POLL et H. RENSON (1948), sur les poissons, leur milieu et leur pêche au bief supérieur du Lualaba, ces auteurs ont publié un graphique mettant en relief les données acquises jusqu'à présent au sujet de la reproduction des poissons dans une partie de la région qui nous occupe. Si nous comparons leur courbe d'espèces, en période de maturation ovigère, aux graphiques de pH et de productivité du nannoplancton du présent travail, pour la période durant laquelle l'Expédition a pu travailler sur le lac, c'est-à-dire en excluant les mois de septembre et d'octobre 1949, on voit :

1° Que le sommet janvier-février du nannoplancton du lac Upemba correspond à la première période de maturité ovigère;

2° Que le second sommet de juin-août du nannoplancton est suivi immédiatement d'une seconde période de maturité ovigère de juillet-octobre;

3° Que la période de non-maturité d'avril à juillet correspond à notre phase acide de pH 7,0 et moins, allant d'avril à juillet.

Il est particulièrement intéressant de pouvoir constater cette relation entre les données obtenues dans des disciplines différentes par des chercheurs travaillant indépendamment l'un de l'autre.

*

**

Par ce qui précède on peut donc se convaincre qu'il est impossible d'étudier un lac ou même un étang d'une manière superficielle. Pour bien comprendre l'histoire biologique d'un cycle complet il faut faire le plus de mesures possible, car, un facteur réagissant sur l'autre, on risque de se trouver devant des problèmes insolubles si l'on négligeait l'une ou l'autre recherche.

Dans un ensemble harmonieux tel que le lac Upemba, dont le plancton est en quelque sorte le pivot, aucun effort ne peut être négligé pour arriver à la compréhension du mécanisme ordonnateur.

Cette tâche est ardue mais féconde en résultats. La compréhension de la nature est à ce prix.

CHAPITRE VIII.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.**(With an english summary.)**

Les connaissances au sujet des eaux du centre africain étant encore fragmentaires, j'ai essayé d'étudier le lac Upemba, avec tous les moyens à ma disposition, au double point de vue physico-chimique et biologique, lors de ma participation à la Mission au Parc National de l'Upemba organisée par l'Institut des Parcs Nationaux en 1946-1949 et dirigée par G. F. DE WITTE.

J'ai rassemblé dans ce premier volume les résultats de ces recherches physico-chimiques et biologiques; un second tome sera consacré à l'étude systématique du microplancton.

Les constatations que j'ai pu faire sur le lac peuvent se résumer comme suit :

I. — GÉOGRAPHIE.

1° Situation géographique. — Le lac est situé dans le Katanga méridional, autour des axes formés par le 26°30' longitude Est et le 8°30' latitude Sud. La région dans laquelle est situé le lac occupe le Graben de l'Upemba sur une distance d'environ 200 à 250 km et une largeur moyenne de 40 km, à une altitude de 585 m au-dessus du niveau de la mer.

2° Morphologie. — Vaste zone d'inondation du fleuve Lualaba, à considérer comme « *Einschwemmungssee* » d'après les conceptions de VON RICHTHOFEN, ou comme lac du type astatique d'après GAIL (1924).

Pour l'année 1948-1949, les profondeurs minimales et maximales ont été respectivement 0,50 et 3,25 m.

Très large cuvette en profil, peu profonde; les points les plus bas se trouvent vers la rive Est. Le fond se relève vers la rive Ouest, où se produit l'alluvionnement au point de contact avec le fleuve.

Rives basses et marécageuses portant une riche flore d'Hélophytes. Bords souvent formés de prairies flottantes.

3° Climat. — Pour la répartition annuelle des températures moyennes réduites au niveau de la mer, l'isotherme de 29,0° C traverse la partie Sud du lac Upemba.

Pour la répartition des températures maxima et minima absolues (températures réelles non réduites au niveau de la mer), le lac est traversé par les isothermes des maxima de 36,0° C et 25,0° C et des minima de 6,0° C (1930-1939) (A. VANDENPLAS).

L'indice de la région (F. BULTOT, 1950) est : (Aw_s) S à cinq mois de saison sèche.

La pluie est comprise entre 1.000 et 1.200 mm. A. VANDENPLAS (1934) fait traverser le lac Upemba par l'isohyète de 1.000 mm.

II. — PHYSICO-CHIMIE.

4° Température de l'eau. — Amplitude de la température en surface : de 23,5° C à 33,0° C; près du fond : de 24,0° C à 31,0° C. La stratification y est directe.

Dans la classification de FOREL-WHIPPLE : lac tropical de l'ordre 3, à circulation pratiquement continue au cours de l'année.

5° Transparence et couleur. — Transparence de $\pm 0,45$ m. Couleur vert-jaune brunâtre. Échelle de FOREL n° 11-12.

6° Résistivité. — En surface : de 4.100 à 7.200 Ω à 18° C. En moyenne de 5.108 Ω à 18° C en surface, de 5.121 Ω à 18° C près du fond.

7° Oxygène. — Déficits assez rares, localisés. Sursaturations près du fond très fréquentes. En surface : 115,0 à 328,8 %, en moyenne, près du fond : 82,9 à 329,4 %. Les sursaturations sont en relation avec la production massive de nannoplancton et probablement avec l'action photochimique des rayons ultra-violet. Premier maximum en petite saison des pluies, second maximum en août, vers la fin de la saison sèche.

8° Alcalinité. — L'alcalinité monte en flèche depuis décembre jusqu'en août. Valeurs en surface et près du fond très voisines. En surface : 1,80 à 3,36 milliéquivalents CO_3 par litre; près du fond : 1,86 à 3,41 milliéquivalents CO_3 par litre.

9° Acide carbonique libre. — Maximum au mois de mai en surface. Complètement absent dans les deux couches en février-mars. Production par dégradation de la matière organique au cours de sa descente vers le fond et les fermentations de la vase.

10° pH. — Cycle annuel subdivisé en quatre phases : successivement phase alcaline (novembre-décembre : pH 8,0), phase neutre (janvier-février-mars : pH 7,0-7,5), phase acide (avril-mai-juin-juillet : pH 6,4-7,4), phase neutre avec tendance à l'alcalinisation (août : pH 7,3-7,75).

11° Calcium. — Tampon et décalcification biologique. Teneurs en Ca^{++} moyennes : 20,60 à 42,23 mg-litre. Décalcification ayant probablement lieu en phase alcaline aux mois de septembre-octobre-novembre-décembre. Le tampon est ici : $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$: H_2CO_3 .

12° Oxydabilité. — En surface : de 50,56 à 152,92 mg de permanganate de potassium au litre; au fond : 56,88 à 143,28 mg de permanganate de potassium au litre.

13° Azote et phosphore. — En surface : 9,66 à 33,77 mg N_2O_5 ; au fond : 1,90 à 13,48 mg N_2O_5 ; soit en NO_3^- , respectivement : en surface : 0,09 à 0,220 mg $\text{PO}_4^{=}$ au litre; au fond : 0,025 à 0,490 mg $\text{PO}_4^{=}$ au litre.

14° Classification chimique. — Eau tri-ionique du type calcium-magnésique carbonaté.

III. — **BIOLOGIE.**

15° Faune benthique. — Chironomides.

Matières minérales en suspension : grandes quantités.

Microplancton : absence de Diatomées et de Desmidiées. Quelques Proto-coccales : *Pediastrum* et *Scenedesmus*.

Zooplancton : Copépodes, quantités importantes de Rotifères et quantités considérables de restes d'exuvies de Chironomides.

Nannoplancton : particulièrement important, de l'ordre de 297 cc par cent litres d'eau au mois de janvier, avec minima et maxima au cours du cycle annuel. Composé surtout de petites cellules circulaires de l'ordre de 2,9 à 4,3 μ de diamètre. D'après les mois et les stations, la densité du nannoplancton est de 62.000 à 3.420.000 cellules par cc d'eau.

IV. — **LIMNOLOGIE.**

16° Lac à Chironomides, à vase autochtone et allochtone, riche en substances organiques. Argile en suspension. Matière nutritives abondantes.

Lac du type eutrophe, variante eu-argilo-anorganotrophe, *sensu* E. NAUMANN-K. HÖLL; du type astatique par sa communication avec le Fleuve et sa tendance à en subir les fluctuations. Changements périodiques, avec baisses de niveau considérables pouvant aller jusqu'à la mise à sec partielle, probables, assez rares cependant et ne se produisant qu'au cours de périodes de plusieurs années.

SUMMARY.

Formed in 1939, National Upemba Park is situated in Upper Katanga between Latitude 8° and 10° North and between Longitude 26° and 27° East. Its surface extends over more than two and a half million acres which is an area equivalent to two-fifths of that of Belgium, or one two-hunderth of that of the Belgian Congo.

This territory, which has been uninhabited by man for over ten years, has been selected as a National Park, chiefly on account of its highly varied natural aspects and of the exuberance of its vegetation and fauna.

Five biologists, all belonging to the Belgian « Institut royal des Sciences naturelles de Belgique », took part in the exploration in various purposes, and for longer or shorter periods spread over nearly three years (1946-1949). In addition to the leader of the expedition, G. F. DE WITTE, a specialist in reptiles and batrachians, the expedition included W. ADAM, malacologist, A. JANSSENS, entomologist, R. VERHEYEN, ornithologist, and my-self.

The natural aspects of National Upemba Park are highly varies.

The western side of the Park stretches out into the large Kamolondo Plain, which is situated in the region of the great African rift-valleys.

Having been entrusted by the « Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge », with taking part, as hydrobiologist, in the expedition sent to explore National Upemba Park, I endeavoured to gather as much information as possible on the behaviour of Lake Upemba after which the Park has been named.

Whereas the objective was clearly defined, it was not achieved without coming up against innumerable difficulties : practically nothing was known of this lake, except that its shores are very marshy and overgrown with vegetation, as might be expected in view of the features peculiar to its neighbour, Lake Kisale, which is better known from the morphological standpoint because it comprises a track of the inland waterway on the Lualaba. Since no hydrobiological research had hitherto been undertaken on this huge lake-basin, it was of an extreme interest to enter upon a series of preliminary investigations in that direction.

The task is a strenuous one, especially in Central Africa, where, in the majority of cases, the setting up of a temporary laboratory equipped for advanced hydrobiological research, situated on a lakeside and far from any center of population, is almost impossible, and where it is therefore necessary to work under tents or an improvised cover.

I was able, on the spot, to perform the principal physico-chemical determinations : temperature, pH, the substances such as dissolved oxygen, alkalinity, free carbonic acid, nitrates and phosphates, substances they do not kept in storage, while the deferred analysis concerning calcium and other elements was to be carried out in Brussels immediatly on arrival of the samples taken for that purpose. Likewise the estimation and calculation of the volume of the various plankton, quantitatively collected, and of the mineral matter in suspension, were carried out in the laboratory of the « Institut royal des Sciences naturelles de Belgique » in Brussels.

All the measurements were made in the field or in the laboratory by means of the methods familiar to limnology and to analytical chemistry applied to water.

Improperly described as a lake, the vast flood-zone of the Lualaba, situated at a height of 1930 feet, which collects the waters from a basin of many thousands of square miles, has a depth of between 1 ft 8" and 10 ft 2" (in November 1948) and an area of 200 square miles or thereabouts, with a volume of water of some 1.216 million cubic yards, and encloses a greenish-brown water holding in suspension a considerable quantity of mineral matter and organisms. It is situated in Southern Katanga about the axes formed by Longitude 26°30' East and Latitude 8°30' South. The zone constituting Lake Upemba occupies its lower left-hand corner.

This region lies in a south-eastern, north-westerly direction, from the rapids of the Lualaba south of Bukama, up to the Kalumengongo junction, i.e. over a length of about 125 to 155 miles with an average width of 25 miles.

From Bukama to Mulongo, the inland lakes are disposed on either side of the river, with which, moreover, they communicate through narrow channels, hardly visible in the midsts of the luxuriant aquatic vegetation.

The sides of the lake are low-lying and generally swampy. The eastern shore is formed by an agglomeration of floating vegetation of fairly uniform floristic composition, made up chiefly of *Typha angustifolia* L., which is extremely abundant, of *Carex*, of *Polygonum* and of other helophytes, edged with a fringe of yellow-flowered *Jussieuia repens* L. Above all, the Ambatsch : *Æschynomene elaphroxylon* TAUB., is particularly prevalent in many places, where it then forms real little clumps. As one approaches the dry land, *Æschynomene* becomes scarcer, the *Graminaceæ* become more and more abundant, and an evolution is witnessed towards the more or less marshy grassland which is liable to inundation and rises gradually, reaching its boundary at the foot of a kind of sandy ridge on which is set the skirt of the tropical savannah forest or open woodland.

The extreme South is made up of very large coves where the silting caused by the helophytes, mainly *Typha angustifolia* L., is intensively developed; the accumulation of decayed plants and mineral muds is considerable, so that, in many place, whenever the water shows the slightest tendency to subside, mud-banks are seen to appear above the surface. In some cases, the hydrophytes multiply rapidly, especially *Nymphaea capensis* THUNB. and *Potamogeton* sp., forming circular screens, which may cover up to several square yards, on the water. Here and there, clinging to the floating vegetation, comprising generally Grasses, *Carex*, a.o., are *Utricularia*, *Myriophyllum* and, except in a few places, very occasional specimens of *Pistia Stratiotes* L.

The Western shore is chiefly made up of small channels where the water from the Lualaba flows into the lake and, owing to this fact, forms a rather peculiar biotope. Huge screens of *Trapa bipinnata* ROTH., a species which thus seems to be connected with a slightly rheophilic environment, and various species of *Nymphaea*, among others *Nymphaea capensis* THUNB., are to be found there. Fairly large quantities of *Pistia Stratiotes* L., extremely rare in all other parts of the lake, are also to be observed.

In the North, huge clumps of *Æschynomene elaphroxylon* TAUB., isolated, abroad of the shore, give rise to small channels, sometimes of very wide extent, where circulation is rendered difficult by the accumulation of mud and by silt deposits. *Typha angustifolia* L. is also very abundant and propagates by means of pioneers. The centre of the lake is a vast body of water without floating or sublacustrine vegetation.

The patches of floating vegetation at first form an integral part of the marshy shores; they many become detached at any moment, especially in time of flood, be swept off by the fairly frequent gusts of wind, and then form the floating islands which are so plentiful at certain times.

I have had the opportunity of examining most closely the floristic composition and the microclimate of the swampy shores, of the grass-land liable to flooding and the floating vegetation. The herbarium materials are now being studied at the « Jardin Botanique de l'Etat » in Brussels.

MORPHOLOGY.

In profile, the lake appears as a very broad and shallow basin, the lowest points of which are towards the eastern shore. As one approaches the western shore, the bottom rises progressively as a result of the alluviation which takes place mainly towards the points of contact of the channels between the river and the lake. Here and there, the bottom rises a little and forms a few sublacustrine islands which may emerge on the occasion of particularly dry seasons.

The composition and consistency of the silt deposited on the lake bottom are not uniform, and depend on factors which I have not been able to study in detail in the course of our preliminary exploration.

The bottom is generally constituted by a more or less fluid or soft, blackish mud, comprising very fine decayed plant fragments. It may be arenaceous or argillo-arenaceous. Or else it is quite sandy or densely clayey. The clay is grey and very stiff, and seems to form considerable beds.

In certain places, the mud was mixed with abundant mollusc fragments. As my colleague W. ADAM, the malacologist of the expedition, often observed in the course of our exploration, living molluscs were seldom to be seen, for reasons which still remain obscure.

On very rare occasions, we noticed the characteristic smell of sulphuretted hydrogen, especially at Station 4 at a depth of 10 ft 2".

Near the shore, considerable disengagement of gas could very often be observed at the least disturbance of the mud.

The low-water graph shows a minimum in the month of December and a maximum in the month of May, with a difference of 21,6 Inches in level.

METEOROLOGY.

In the course of my stay on the lakeside and of my subsequent visits, I have had the opportunity of being concerned in some measure with meteorology. I will not dwell on this subject. I shall merely quote a few figures and a few observations. The temperature of the air, moisture and wind velocity have arrested my attention. The fact which must interest us primarily is the existence of a five month's dry season. The isotherm of 29° C runs across the southern part of Lake Upemba. As far as the distribu-

tion of the absolute maximum and minimum temperatures (actual temperatures not reduced to sea-level) is concerned, the lake is crossed by the isotherm of the 36,0° C and 35,0° C maximum and by the isotherm of the 6,0° C minimum temperatures during the period 1930-1939. From the point of view of moisture, the 90 to 100 % maximum is situated between 2 and 8 a.m., while the minimum, being fairly generally from 70 to 75 % is liable to fall to 55 % in the course of a day with a maximum temperature of 34,0° C.

As for rainfall, I refer here to the figures published by the Government service : the district is located in the 40-inch to 48-inch per year zone.

Comparison of the average temperature of the air and of the average temperatures of the surface-water makes it possible to observe at once that there is in the course of the day an inversion of temperature according to the seasons. In the rainy season, the water was warmer; in the minor dry season, there was almost equilibrium. In the minor rainy season, the air is colder, and in the dry season there is another inversion.

It may be concluded that, generally, the temperature of the air is warmer than the surface-layer in the dry season, and that in the rainy season (whether major or minor) the opposite is the case, i.e. the air is colder than the water-surface.

Let us now turn to the behaviour of the lake from the physico-chemical point of view.

TEMPERATURE.

One of the great difficulties to be overcome in the comparative study of the Lake Upemba with well-known lakes is brought about by the very slight thermal differences between the surface-water and that at the bottom. Few lake-basins of such shallowness have until now been studied, especially in tropical regions.

In the course of ten month's observation, the amplitude of surface temperature over the measurements taken between 8,30 a.m. and 3 p.m. to 4 p.m. (observations could not be made during the night) was from 33,0° C to 23,5° C. Near the bottom, it was from 31,0° C to 24,0° C. The greatest amplitude, with a difference of 6,60° C occurs in the month of November, and progressively diminishes to increase again and show a fresh maximum in the month of April, with a gradient of 5,3° C. The highest temperatures were observed in the month of November 1948, with 32,7° C, and in the month of April 1949 with 33,0° C, and the lowest in July with 23,5° C.

The difference between the mean temperatures for the period under consideration is 4,7° C for the surface and 4,5° C for the bottom.

At one station only I was able to carry out very accurate measurements of surface and bottom temperatures, because of its relative depth 10 ft 8". The maximum amplitude observed between the two temperatures, and included between 2,5° C and 0,2° C, occurs in the month of December 1948, with a greater or lesser decrease in the course of the year, but reaching its minimum with a difference of 0,2° C only on the month of July, i.e. in the dry season.

Before being more amply informed, it is certainly premature to attempt to deduce anything more from our figures than the mere acknowledgment of a fact : more thorough research by means of instruments adapted to measuring very slight differences in a water-column of small thickness will, alone, make it possible to establish differences able to prove the existence of a thermocline.

The action of the winds on this « film of water », if I may so describe it, must not be underestimated; it is certain that it brings about considerable changes in the thermal balance-sheet of the lake.

It follows from our measurements that the only conclusions we are entitled to draw from them for the time being are that, from the standpoint of Forel's scale, modified by Whipple, lake Upemba is a tropical lake of the third order, where surface and bottom temperatures are almost similar, and where circulation is therefore practically continuous throughout the year.

TRANSPARENCY AND COLOUR.

There is hardly anything noteworthy about the transparency and the colour of the lake water. Measured with SECCHI's disk, transparency oscillate around 1 ft 6". It is directly dependent upon the large quantity of organised matter and of argillaceous substances in suspension. I shall, moreover, have the opportunity of showing the influence of these large quantities of matter in suspension in connection with the interaction of the biological and physico-chemical cycles.

With regard to colour, this corresponds approximately to number 11 and 12 of FOREL's scale, the yellow tinge being attributable to the peculiar colour of the clayey matter, and the green tinge to the particularly abundant nannoplankton. There are, in the course of the year, very few variations between the different stations.

RESISTIVITY.

Resistivity varies between 4.100 and 7.200 Ω at 18° C, but its fairly generally in the neighbourhood of 5.300 Ω at 18,0° C; it averages 5.108 Ω for the surface water and 5.121 Ω for water collected near the bottom. We might therefore almost come to the conclusion that there is a close similarity between the surface and the bottom water, which is in any case rather likely, in view of the shallowness and the consequent extreme ease which the water is mixed.

OXYGEN.

The surface water of the lake is strongly supersaturated with Oxygen throughout the yearly cycle. The maximum observed has averaged 328,85 % in the month of March, and the minimum 115,06 % in the month of June. Close to the bottom, the maximum was 329,40 % in the month of March, and an 82,94 % minimum was measured in the month of December.

The average figures for the bottom show two months of deficiency in the saturation of the months of November and December, with 90,33 and 82,94 % respectively. For the remaining months, the bottom water averages show a supersaturation reaching a maximum of 329,4 %.

If we examine the Oxygen curves in relation to the seasons, we observe that the two peaks respectively occur at the beginning of the minor rainy season and in the middle of the dry season, both in the case of the surface water and in that of the deeper layer. The upward and downward trends of the curves are generally very rapid.

If, instead of examining monthly averages, we study the separate values, we obviously find higher supersaturations and much lower deficiencies, the former of which may reach 408,9 % on the surface, and the latter of which may fall to 45,46 % close to the bottom. The deficiencies in saturation are chiefly observed, apart from a few exceptions, near the bottom, where bacterial reductions give rise to heavy consumption. Considered from the standpoint of the situation of the hydrobiological station, we find that the deficiency occurs in the majority of cases at places where the waterlevel is very shallow and where decay of the organic matter and fermentation of the mud bring about considerable consumption of the Oxygen produced at the surface.

It is also noteworthy that proximity of the shores, in certain cases, probably has an effect, through the drift of waste organic matter, upon the deficiency in Oxygen. I here have in mind, the presence, at Station 12 at the time of our expedition, of several Hippopotamuses that, by stirring up the mud, have undoubtedly contributed towards putting the lower layer into contact with the upper layers, whence faster oxidation and the deficiency observed. This is a typical instance of the influence of a zoobiotic factor.

It is, moreover, of interest to point out that in the month of March the % of saturation is practically identical at the surface and close to the bottom, with 328,85 % and 329,40 % respectively, and almost absolute homothermy : 27,8° C for the surface and 27,5° C for the bottom.

If we compare the curve obtained by means of the monthly averages with that of the quantitative nannoplankton, we notice that the Oxygen maximums do not correspond to the nannoplankton maximums, but that these large concentrations of Oxygen take place some thirty days later than the mass production of the plankton.

I have also been able to measure the variations in Oxygen during the day-time : all I can say about them at this stage is that in the dry season, in the month of August, there is a very marked progression between 8,45 a.m. and 11,20 a.m. The higher concentrations occur around noon. The same fact recurs in the rainy season but less regularly, which may be readily understood on account of the tremendous and sudden dilutions caused by the atmospheric precipitations.

FREE CARBONIC ACID, ALKALINITY AND pH.

At the surface and at the bottom of the lake, free carbonic acid reaches its maximum in the month of May, it is entirely lacking in both layers in February and March, and it is more frequently to be found at the surface than on the bottom. At the surface, I was able to measure a 2,98 mg/litre maximum; at the bottom, a 4,37 mg/litre maximum.

The water of Lake Upemba being in fact a more or less diluted solution of calcium and magnesium bicarbonate, it is the greater or lesser concentration of bicarbonate which gives the lake its characteristic properties. The bicarbonates and the free carbonic acid together form a buffer solution which regulates the reaction of the water.

Alkalinity is greater, generally, towards the bottom of the lake, apart from a few exceptions, probably due to local influences.

At the surface, except for a slight peak in the month of December alkalinity rises very steeply until the month of August, producing a kind level from the month of April until July. The values obtained at the surface and close to the bottom remain fairly similar. As for temperature and oxygen, we may, here too, notice a unification of the surface and bottom concentration in the month of March.

The alkalinity figures, expressed in milliequivalents of $\text{CO}_3=$ per litre, are in the region of 1,80 to 3,36 for the surface, and 1,86 to 3,41 for the bottom.

The pH reveals a very uncommon position. The chemical evolution of the lake may, so it seems, be split up into three large periods : an alkaline phase in November-December, a more or less neutral phase in January-February and March, an acid phase partly covering the rainy season and the dry season, then the beginning of a second alkaline phase in the month of August.

The pH-values vary between pH 8,0 and pH 6,4 for the surface, and pH 7,8 and pH 6,4 for the bottom water, the acid regions obviously corresponding to periods when large quantities of free carbonic acid are present.

Alkalinity seems to be more marked in the shore zone than in midlake during the rainy season; in the dry season, on the other hand, alkalinity is more pronounced away from the shore. There are also diurnal variations :

in the dry season, alkalinity is greater in absolute value during the whole morning. Both in the rainy season and in the dry season maximum alkalinity occurs in the late morning.

The quantities of silica are highly variable and, generally amount to between a few tens of mg to close on 2 centigrams per litre or thereabouts, very roughly corresponding to the greater or lesser alkalinity of the water.

In spite of the few points which remain difficult to understand in the plankton-organic matter-oxygen and nitrates mechanism, a very definite correlation does seem to exist between the production of nannoplankton and the various factors I have just enumerated.

The quantity of organic matter, expressed in mg of permanganate used for the oxidation, is approximately between 50,56 mg and 104,66 mg for the surface water, and 56,58 mg and 134,28 mg for that at the bottom. At the surface, nitrates, expressed in mg NO_3^- per litre, are from 4,05 to 14,15 mg $\%$ or thereabouts and, near the bottom, 0,80 mg to 5,65 mg $\%$.

Phosphates present at the surface amount to 0,095 to 0,2 mg/litre and, at the bottom, 0,2 to 0,8 mg/litre.

Calcium is extremely important because of the part it is called upon to play in the carbonate-bicarbonate-free carbonic acid equilibrium.

The mean quantities of Ca^{++} revealed in the lake water are hardly considerable and do not exceed a few tens of milligrams per litre : at the surface, the maximum was 42,33, towards the bottom we find 54,95 mg/litre. The minima are 20,60 and 25,16 mg/litre respectively for the surface and the bottom.

Researches carried out into the water of the lake have up to now been too few to render possible the mathematical demonstration of any actual lime precipitation. For the moment, we are reduced to an hypothesis. Examination of the evolution of the various elements in the course of the year gives grounds for the belief that a such formation takes place between the months of August and November, whence the movement of the pH towards the alkaline zone due to hydrolysis of the precipitated Calcium carbonate. The month of November, the first of the cycle we were able to study, would thus come at the end of this period of lime precipitation : pH still amounts to 8,0 but already shows a tendency to decrease, free carbonic acid is absent, or present in such minute quantities that the analytical methods used in the field were unable to reveal it, and alkalinity is not very high. The decalcification period might thus be situated, *mutatis mutandis*, at the end of the dry season, slightly encroaching on the rainy season. This seems further to be confirmed by the tendency of the pH to shift towards the alkaline zone in the month of August.

It is possible that intensive evaporation in the course of the later months of the dry season, September and October, may have had a partial influence on the lime precipitation, through the concentration of salts and the lowering of the coefficient of solubility of the free CO_2 .

From the point of view of the chemical classification of the water of the lake, the absence of chlorides, of sulphates and of metals other than alkaline earth metals as calcium and magnesium, makes it possible to place it, through calculation of the ionic balances, among the tri-ionic waters of the carbonates calci-magnesian type.

From the limnological point of view, classification of the water of lake Upemba in the eutrophic group is called for both on account of its shallowness, its gently sloping shores and its exuberant littoral vegetation, and of its other properties, physical and chemical : the yellow-green or brownish-green colour peculiar to that group, the often very slight transparency, the variable electrolytic content, the layer of silt formed by autochthonal detritus, and the particularly abundant quantities of vegetable plankton.

We shall here adopt the term proposed by E. NAUMANN : the argillotropic type, because of the large quantities of plankton, of organic and mineral detritus, and of argillaceous matter in suspension.

PLANKTON.

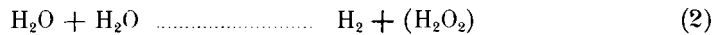
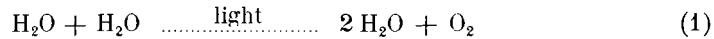
Finally, to conclude, a few words about the plankton. The lake contains zooplankton characterized by some ten species of *Rotifera*, three species of *Copepoda* already recognized : *Mesocyclops leuckarti* (CLAUS); *Thermocyclops neglectus* (SARS) and *Microcyclops varicans* (SARS), as well as *Cladocera* whose species have not yet been determined. A large quantity of zooplankton was composed by residues of *Chironomide* exuviae.

As far as phytoplankton properly so called is concerned, the lake only contains a few *Scenedesmus* and *Pediastrum* and perhaps a very few small forms of the Protococcal group. Diatoms and Desmids are practically lacking.

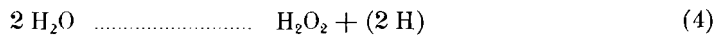
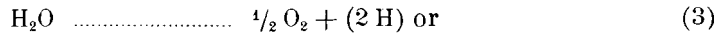
The large majority of the vegetable plankton is composed of nanoplankton comprising very small forms of globular, filiform or helicoïdal *Cyanophyceæ* and *Chlorophyceæ* of an order of magnitude of 2,4 to 4,9 μ , and a fairly important quantity of large bacteria which will probably be very difficult to determine. I have counted in some quantitative pelagic plankton samples 3.420.000 cells pro one cc.

I have considered till now, that phytoplankton was the principal producer of the oxygen supersaturation in the waters of Upemba lake. I mean that I have to change my opinion about that important question. It is in fact quite impossible to explain correctly a storage of oxygen in waters of about 33,0° C, for a lapse of time of 30 days. I remember me, the former researches of A. COEHN and G. GROTE, H. THIELE and M. KERNBAUM, recently resumed by RABINOWITSCH in his work about Photosynthesis.

The liberation of oxygen from water can occur by « self-oxidation » (dismutation).



or, (if hydrogen is taken over by an « acceptor ») by an oxidation-reduction.



where brackets indicate « acceptor » molecules.

Reaction 1 to 4 can be brought about by direct absorption of ultra-violet light by water, or they can be sensitized. If, in 3 and 4 the acceptor itself is the light-absorbing species, the reaction is a « photooxidation » of the acceptor, rather than the true photocatalysis and can only be called « sensitized ».

The direct photochemical decomposition of water into hydrogen and oxygen according to equation 1 was described in 1910 by A. COEHN and in 1912 by A. COEHN and G. GROTE. The decomposition according to 2 i.e. with formation of hydrogen peroxide, was discovered by H. THIELE (1908) and M. KERNBAUM (1909). A. TIAN (1916) suggested the existence, in ultra-violet illuminated liquid water, of a stationary state involving photochemical formation and decomposition of hydrogen peroxide. If oxygen is present, all hydrogen formed by 4 is taken away, making it possible for hydrogen peroxide to accumulate, and the net effect is a peroxide formation according to equation 4.

Ultra-violet light is present in the tropics but no figures have been published.

I suppose therefore that in the case of the Upemba lake, oxygen may be present in two forms : free oxygen, from atmosphere and photosynthesis, and combined as hydrogen peroxide.

In a series of experiences I have found that ultra-violet radiation are able to increase the concentration of oxygen in distilled water after the action of the radiation for a few days. The results of these experiences shall be soon published.

The production of a large quantity of about 67,5 to 297 cc per 100 litres of water of nannoplankton obtained by centrifugation at a speed of 2.500 t/m is certainly connected, on the one hand, with the bicarbonate concentration of the lake water and, on the other, doubtless, to the presence of appreciable quantities of argillaceous matter in suspension ranging about 2,10 to 8,8 gr of dry matter at 100° C per 100 litres of water, corresponding respectively to 0,4 and 1,8 g of ash per 100 litres.

It is may be possible that this suspension with colloidal character acts as a screen with respect to the ultra-violet rays. That is what explains, perhaps, the presence of appreciable quantities of phytoplankton in the estuaries of tropical rivers, marshes and similar waters, and their almost complete absence in clear and very transparent waters.

The future and subsequent research will certainly teach us the mechanism of these special factors.

Such are, in brief, the main observations I have been able to carry out at lake Upemba. They are merely preliminary and a great deal still remains to be done.

Lecture given before the
Freshwater Biological Association at Windermere
Great Britain.

31.VII.1952.
