

## Durée du développement juvénile de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad

Roger GRAS\*, Lucien SAINT-JEAN\*

### RÉSUMÉ

Les durées de la phase nauplienne ( $D_n$ ), de la phase et des différents stades copépodites ( $D_c$  et  $D_{ci}$ ), ont été évaluées en laboratoire chez *Mesocyclops leukarti*, *Thermocyclops neglectus*, *Tropodiaptomus incognitus*, et *Thermodiaptomus galebi* au cours de quatre séries d'observations, dont trois se situent en période de hautes eaux (août 1968 et 1969 : température de 30 °C; janvier 1969 : température de 24-25 °C) et la quatrième en période de basses eaux (juillet 1973 : 29-30 °C).

Les caractéristiques du développement de ces espèces sont comparées avec les données de la littérature.

Chez les Diaptomides et les Cyclopidés on observe une forte accélération du développement entre 1968-69 (période de hautes eaux du lac) et 1973 (basses eaux), qui correspondrait à une amélioration des conditions de nutrition in situ.

La durée relative du développement juvénile  $D_p''$  ( $= \frac{\text{durée du développement juvénile}}{\text{durée du développement embryonnaire}} = \frac{D_p}{D_e}$ ) est comprise entre 12,6 et 17,3 chez *Tropodiaptomus* en 1968-69, et de l'ordre de 8 chez *Thermodiaptomus* en 1973. Chez les deux Cyclopidés on note une valeur de l'ordre de 18 en 1969 et de 6 en 1973. La durée de la phase nauplienne est relativement plus longue chez les Cyclopidés ( $D_c/D_n \sim 1$ ) que chez les Diaptomides ( $D_c/D_n \sim 4,5$  chez *Tropodiaptomus*, et  $\sim 2$  chez *Thermodiaptomus*). Chez les 4 espèces les stades copépodites ont des durées très différentes, le stade  $C_5$  étant nettement plus long que les premiers stades.

MOTS-CLÉS : Afrique. Copépodes. Développement juvénile. Croissance.

### SUMMARY

#### DURATION OF THE JUVENILE DEVELOPMENT OF SOME PLANKTONIC COPEPODS IN LAKE CHAD

The duration of the nauplius ( $D_n$ ) and copepodite stages ( $D_c$  and  $D_{ci}$ ) have been evaluated in the laboratory for *Mesocyclops leukarti*, *Thermocyclops neglectus*, *Tropodiaptomus incognitus* and *Thermodiaptomus galebi*. Four sets of data have been obtained, three (august 1968 et 1969, 30 °C; january 1969, 24-25 °C) for a period in which the water level of the Lake was high, and one (july 1973, 30 °C) for a low water level period.

The characteristics of the development of these species are compared with literature data.

For both Cyclopidés and Diaptomids we observe an acceleration of the development between 1968-69 and 1973, which probably results from an amelioration of the nutritional conditions in the Lake.

The relative duration of the juvenile development, i.e., the ratio  $D_p/D_e$  between the duration of juvenile stage at a temperature  $\theta$  and the duration of the embryonic stage at the same temperature, is about 8 for *Thermodiaptomus* in 1973, and lies between 12,6 and 17,3 for *Tropodiaptomus* in 1968-69. The values are about 18 in 1969 and 6 in 1973 for the Cyclopidés.

\* Hydrobiologistes O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris (France).

The nauplius phase of development are greater in Cyclopids ( $D_c/D_n \sim 1$ ) than in Diaptomids ( $D_c/D_n \sim 4,5$  for *Tropodiaptomus*, and  $\sim 2$  in *Thermodiaptomus*). In the four species none of the copepodite stages have the same duration,  $C_5$  stage always being longer than the early stages.

The degree of stability of the characteristics of development of Copepods and the representativity of the present results are briefly discussed.

KEY WORDS: Africa. Copepods. Juvenile development. Growth.

## INTRODUCTION

L'étude du développement juvénile des Copépodes du lac Tchad a été entreprise dans le but de déterminer leur croissance et leur production. Elle implique donc en principe la recherche des lois de variation de la durée du développement avec les facteurs du milieu, au premier rang desquels se situent la température et les conditions de nutrition. Cet aspect n'a cependant pas été abordé ici, l'analyse des résultats ayant essentiellement porté sur trois autres aspects tout aussi importants : la définition des caractéristiques du développement (durée des différents stades et rapports qu'ils forment entre eux), leur degré de stabilité, la représentativité des données de laboratoire.

Quatre des cinq principales espèces du peuplement, *Tropodiaptomus incognitus*, *Thermodiaptomus galebi*, *Thermocyclops neglectus*, et *Mesocyclops leuckarti*, ont été étudiées au cours de 4 séries d'observations réalisées dans un laboratoire de terrain en août 1968 (29-30 °C), janvier 1969 (24-25 °C), août 1969 (29-30 °C), et juillet 1973 (29-30 °C). Les résultats relatifs aux trois premières séries reportés par ailleurs (GRAS et SAINT-JEAN, 1969; GRAS, 1970), sont repris dans ce travail.

Pour diverses raisons, la nature des données recueillies, leur précision et leur nombre, diffèrent selon les séries. Ainsi, les deux Diaptomides n'ont pu être étudiés simultanément, n'étant pas présents en même temps dans le milieu. Par ailleurs, les observations de 1968-69 se rapportent à des conditions écologiques très différentes de celles de 1973 du fait d'une baisse considérable de niveau du lac. L'altitude et la surface en eau sont en effet respectivement passés de 281,80 m et 18 000 km<sup>2</sup> en 1968-69, à 278,40 m et 9 000 km<sup>2</sup> en juillet 1973. Les conditions de milieu d'où provenait le matériel étudié étaient celles d'un grand lac plat en 1968-69, et celles d'une mare peu profonde à forte densité de particules en 1973. Les conditions de 1973 diffèrent donc par maints aspects de celles de 1968-69, mais le plus important nous semble être une nette amélioration des conditions de nutrition des microcrustacés planctoniques. Celle-ci n'est pas très exactement définie, mais divers indices en témoignent. Il s'agit d'une part de l'augmentation de la densité du

phytoplancton et des particules en suspension ainsi que de la production primaire (par rapport au stock de zooplancton), et d'autre part de l'augmentation de la taille des pontes, dont on connaît la dépendance à l'égard du facteur nutritionnel, chez toutes les espèces de Cladocères et de Copépodes. Enfin, on observe chez les deux Cladocères *Moina* et *Diaphanosoma* une réduction du nombre des stades juvéniles (GRAS et SAINT-JEAN, 1978 b). Par ailleurs, comme nous le verrons plus loin, il y a, en 1973, chez les deux Cyclopides étudiés, une très nette accélération du développement, qui ne peut s'expliquer autrement que par une amélioration substantielle des conditions de nutrition.

Nous parlerons de hautes et de basses eaux pour qualifier ces deux états du lac et les conditions écologiques qui s'y rapportent, conditions de nutrition défavorables dans le premier cas, conditions favorables dans le second.

Pour éviter toute confusion, nous emploierons le terme phase pour désigner l'ensemble des stades naupliens (phase nauplienne), l'ensemble des stades copépodites (phase copépodite), et le stade adulte (phase adulte), et nous réserverons le terme stade pour désigner les 5 ou 6 stades naupliens et copépodites considérés séparément.

## 1. MÉTHODES

Toutes les observations ont été faites immédiatement après la collecte du matériel dans le milieu naturel, à la température du laboratoire (variations journalières généralement inférieures à 1 °C), et à l'obscurité, avec éclairage intermittent au moment des contrôles. Le milieu d'élevage, renouvelé matin et soir, était l'eau du lac tamisée sur un filet de 60 µm de vide de maille, et la nourriture, les particules contenues dans ce milieu. Quelques *Moina* (Cladocère) ont été ajoutés au milieu pour les stades  $C_4$  et  $C_5$  de Cyclopides, dont le régime alimentaire est partiellement carnivore (GRAS *et al.*, 1971).

Pour évaluer la durée de la phase nauplienne ( $D_n$ ), on procède à partir de femelles ovigères mises en élevage dans de petites coupelles contenant environ 15 ml de milieu d'élevage (une femelle par coupelle).

Les femelles sont maintenues en élevage jusqu'à l'éclosion, quasi simultanée, des œufs (temps  $t_0$ ). Les nauplies correspondant à une même ponte sont laissées dans la coupelle jusqu'à leur métamorphose, qui s'échelonne sur une période plus longue. Le temps de référence  $t_1$ , est intermédiaire entre la première et la dernière métamorphose, les nauplies présentant un développement anormalement lent, voire un arrêt de croissance, étant exclues. Chez les Diaptomides, les métamorphoses étaient bien groupées et la proportion des individus à développement anormal était faible. Chez les Cyclopidés, cette proportion était élevée en janvier 1969, mais pratiquement nulle en juillet 1973, où le groupement des métamorphoses dans le temps était comparable à celui des Diaptomides. A chaque valeur de  $D_n$  ( $= t_1 - t_0$ ) correspond une température  $\theta$ , obtenue à partir des relevés de température entre  $t_0$  et  $t_1$ . A l'approche des périodes cruciales  $t_0$  et  $t_1$ , les élevages sont contrôlés toutes les heures pour déterminer  $t_0$  et, pour déterminer  $t_1$ , toutes les heures chez *Tropodiatomus* en août 1969, toutes les 2 heures avec interruption de 22 h à 6 h en juillet 1973 chez *Thermodiatomus*, *Thermocyclops* et *Mesocyclops*, et enfin 2 fois par jour en août 1968 et en janvier 1969 chez toutes les espèces.

Deux procédés ont été utilisés pour évaluer la durée des stades copépodites.

Dans le premier, appliqué à *Tropodiatomus* en août 1969 et à *Thermodiatomus* en juillet 1973, on part de nauplies prélevées dans leur milieu naturel pour déterminer  $D_{c1}$ , d'individus prélevés au stade  $C_1$  pour évaluer  $D_{c2}$ , d'individus au stade  $C_2$  pour évaluer  $D_{c3}$ , et ainsi de suite. Les individus sont élevés isolément, et le volume est doublé pour les stades  $C_4$  et  $C_5$ . Les élevages sont contrôlés toutes les heures en 1969 et toutes les 2 heures avec interruption entre 22 et 6 h en 1973.

Dans le second procédé, une première variante, appliquée à *Mesocyclops* et à *Thermocyclops* en 1973, consiste à partir d'une nauplie dont on suit le développement jusqu'au stade adulte et à la première ponte, les contrôles se faisant toutes les 2 heures avec interruption entre 22 et 6 h. Ce procédé s'est imposé en raison des difficultés d'identification, sur le vivant, des stades des deux espèces, mais il faut signaler qu'il présente en outre l'avantage de permettre d'évaluer avec plus de précision les différences de vitesse de développement liées au sexe, dont l'identification se fait en effet *a posteriori* après passage à l'état adulte. Dans l'autre variante, utilisée pour *Tropodiatomus* en 1968 et en janvier 1969, et pour les Cyclopidés en janvier 1969, on part, non de la nauplie, mais de l'œuf (contrôles matin et soir).

D'une façon générale ces différents procédés ont permis d'obtenir un développement apparemment normal avec des mortalités faibles, sauf dans la variante ci-dessus appliquée à *Tropodiatomus* en 1968 et janvier 1969 et aux Cyclopidés en janvier 1969, où des mortalités et des arrêts de développement plus nombreux, bien que limités, ont été notés.

## 2. RÉSULTATS

Pour chaque espèce et série d'observation les données suivantes ont été calculées à partir des résultats bruts (durées des stades et températures correspondantes) :

— la durée moyenne en jours des phases ou des stades de développement à 24 et 30 °C (tabl. I);

— la durée moyenne des mêmes stades exprimée en unités de temps égales à la durée du développement embryonnaire correspondant à la température d'observation (tabl. II, III et IV).

Les symboles utilisés sont :

- $D_i$  : Durée d'un stade ou d'une phase  $i$  quelconque : temps séparant les 2 mues définissant le stade ou la phase (en jours);
- $D_e$  : Durée du développement (ou du stade) embryonnaire : temps séparant la ponte des œufs de leur éclosion;
- $D_n, D_c$  : Durées des phases nauplienne et copépodite;
- $D_p$  : Durée du développement juvénile :  $D_p = D_c + D_n$ ;
- $D_{ci}$  : Durée du stade copépodite  $i$  ( $1 < i < 5$ ) (en jours);
- $D'_i$  : Durée relative du stade ou de la phase  $i$  : durée du stade à une température donnée exprimée en unités de temps égales à la durée du développement embryonnaire à la même température :  $D'_i = D_i / D_e$ ;
- $D''_n, D''_c$  : Durée relative des phases nauplienne et copépodite;
- $D''_p (= \frac{D_p}{D_e})$  : Durée relative du développement juvénile;
- $D''_{ci}$  : Durée relative du stade copépodite  $i$ .
- M, F : Mâles, femelles.

Le processus de calcul des données ci-dessus est le suivant. On établit tout d'abord pour chaque résultat brut ( $D_i, \theta$ ) le rapport  $D'_i = \frac{D_i(\theta)}{D_e(\theta)}$ , en évaluant  $D_e$  à la température  $\theta$  d'après les lois  $D_e = f(\theta)$  préétablies (GRAS et SAINT-JEAN, 1976). On évalue ensuite la moyenne des  $D'_i$  (données des tabl. II, III, IV), et enfin les moyennes à 24 ou 30 °C du tableau I, qui sont calculées à partir des données correspondantes des 3 tableaux ci-dessus après détermination de  $D_e$  aux températures 24 et 30 °C.

En août 1968, le développement de *Tropodiatomus*

TABLEAU I

Durée moyenne en jours des phases et stades du développement ramenées à 24 et 30 °C observées en laboratoire chez les 4 copépodes étudiés. Entre parenthèses, le nombre de valeurs obtenues.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
		D <sub>e</sub>	D <sub>n</sub>	Dc1	Dc2	Dc3	Dc4	Dc5	x <sub>pr</sub> -x <sub>a</sub>	Dc	Dp	Durée du cycle 1+8+10
01/69 24 °C	<i>Thermocyclops neglectus</i>	M+F	16,0 (11)		11,0 (7)		4,5 (6)			15,5	31,5	
		M										
07/73 30 °C	<i>Thermocyclops neglectus</i>	M+F	2,93±0,36 (11)	0,57±0,12 (41)	0,52±0,16 (37)	0,51±0,13 (37)	0,55±0,16 (21) 0,60 0,65±0,09 (13)	0,70±0,18 (20) 0,86 1,03±0,12 (13)	1,0	2,85±0,33 3,06 3,28±0,33	5,78 5,99 6,21	8,22
		F										
01/69 24 °C	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	M+F	18,0 (9)			9,5 (6)		5,5 (6)		15	33	
		M										
07/73 30 °C	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	M+F	2,66±0,39 (11)	0,48±0,15 (32)	0,45±0,13 (32)	0,48±0,14 (27)	0,57±0,21 (10) 0,64 0,71±0,28 (16)	0,71±0,26 (10) 0,87 1,03±0,27 (16)	0,95	2,69±0,49 2,92 3,15±0,53	5,35 5,58 5,81	7,72
		F										
01/69 24 °C	<i>Tropodiatomus incognitus</i>	M+F	6,5 (16)			13 (10)		10,4 (3)		30,5	37,0	
		M										
08/68 30 °C	<i>Tropodiatomus incognitus</i>	M+F	3,2 (13)			10 (9)		5,0		15	18,3	
		M										
08/69 30 °C	<i>Th. galebi</i>	M+F	4,84±0,98 (43)	2,18±0,32 (10)	2,45±0,66 (11)	3,50±1,12 (14)	5,70±1,21 (12)	6,80±2,42 (12)	5,4 (2)	20,63	25,47	32,34
		F										
07/73 30 °C	<i>Th. galebi</i>	M	3,45±0,26 (13)	0,99±0,23 (15)	0,97±0,25 (18)	1,08±0,34 (19)	1,83±0,42 (17)	2,30 (12) 2,50±0,97 2,70 (9)	2,8 (6)	7,17 7,37 7,57	10,62 10,82 11,02	15,22
		F										

TABLEAU II

Durée des phases embryonnaire nauplienne et copépodite chez quelques espèces de Cyclopidés et rapports  $D_o/D_n$  et  $D_{of}/D_{cm}$  observés

Espèces	$\theta$	$D_o$ (jours)	$D''_n$	$D''_c$	$D''_p$	$D_o/D_n$	$D_{of}/D_{cm}$	Références
<i>Thermocyclops neglectus</i> .....	24 °C (1969)	1,71	9,35	9,05	18,4	0,97		Lac Tchad (présente étude)
	30 °C (1973)	1,01	2,90	3,01	5,9	1,06	1,15	
<i>Mesocyclops leuckarli</i> .....	24 °C (1969)	1,77	10,3	8,5	18,9	0,83		Lac Tchad (présente étude)
	30 °C (1973)	0,96	2,77	3,05	5,82	1,10	1,17	
<i>Cyclops vicinus</i> .....	27 °C	1,5	6,7	8	14,7	1,2	1,5	Auvray (1) Dussart
<i>Cyclops vicinus</i> .....	20 °C	2,4	2,75	4,15	6,9	1,5	1,2	Sprindler (2)
<i>Cyclops vicinus</i> .....	5 °C	11,1	3,35	2,85	6,2	0,85	1,5	Munro
	10	6,2	2,35	2,6	4,95	1,1	1,45	
	15	3,3	5,7	3,0	8,7	0,5	1,2	
	20	2,0	8,3	4,8	13,1	0,6	1,7	
<i>Eucyclops serrulatus</i> .....	12 °C	3,0	3,7	3,5	7,2	0,9	1,1	Auvray (1) Dussart
	17	2,0	3,0	4,3	7,3	1,4	1,15	
	22	1,95	2,9	5,2	8,1	1,8	1,5	
	27	1,5	3,9	3,6	7,5	0,9	1,3	
<i>Mesocyclops leuckarli</i> .....	15 °C	6,2(6,9)	4,25(3,85)	5,25(4,8)	9,5 (8,65)	1,25	1,45	Gophen (3)
	22	1,4(2,27)	11,1 (6,8)	8,95(5,5)	20,05(12,3)	0,8	1,0	
	27	0,8(1,32)	11,25(6,8)	12,5 (7,6)	23,75(14,4)	1,1	1,0	
<i>Thermocyclops hyalinus</i> .....	25-27 °C		4,0	7,3	11,3	1,8		Burgis
	26	1,5						
<i>Cyclops abyssorum</i> .....	15 °C	4,85	3,8	6,85	10,6	1,8	1	Whitehouse Lewis (4)

(1) Évaluations graphiques.

(2) Évaluations graphiques d'après la figure 3 pour  $D_o$ , la figure 4 pour  $D_n$  et la figure 5 pour  $D_c$  (éclairage de 16 h sur 24 h).

(3) Valeurs moyennes entre mâles et femelles données dans GOPHEN 1976 ; valeur de  $D_o$  d'après GOPHEN 1978. Les valeurs de  $D_o$  à 22 et 27 °C sont très inférieures aux valeurs calculées d'après la relation  $1/D_o : f(\theta)$  établie pour la même espèce au lac Tchad. Les valeurs de  $D_c$  pour l'espèce tchadienne et les durées relatives  $D''_n$  et  $D''_c$  correspondantes sont indiquées entre parenthèses.

(4) Durées mentionnées sur la figure 2, page 227.

n'ayant été suivi que jusqu'au stade  $C_5$ , la durée de ce stade mentionnée tableau I est une estimation, faite en admettant que les différentes parties du développement avaient évolué identiquement entre août 1968 et janvier 1969. Les rapports  $\frac{D''_n \text{ janvier 1969}}{D''_n \text{ août 1968}}$  et  $\frac{D''_{c1-4} \text{ janvier 1969}}{D''_{c1-4} \text{ août 1968}}$  étant égaux à 1,3, on a estimé la valeur de  $D''_{c5}$  de 1968 d'après la relation :  $D''_{c5} \text{ août 1968} = D''_{c5} \text{ janvier 1969} : 1,3$ . Le choix d'une autre série de référence que jan-

vier 1969 aurait donné des valeurs très peu différentes.

A côté des raisons pratiques (trouver un système d'extrapolation des données expérimentales obtenues dans ce travail à d'autres températures ou conditions ; faciliter les comparaisons entre espèces ou conditions d'expérimentation) qui nous ont fait adopter l'expression de la vitesse du développement dans une échelle biologique ayant pour unité la variable  $D_o$ , il en existe d'autres, plus fondamentales.

TABLEAU III

Durée des phases embryonnaire nauplienne et copépodite chez quelques Diptomides

Rubriques Espèces	$\theta$	$D_e$ (jours)	$D''_n$	$D''_c$	$D''_p$	$D_c/D_n$	$D_{cF}/D_{cM}$	Références
<i>Tropodiptomus incognitus</i> .....	24 °C (1969)	2,25	2,9	13,5	16,4	4,7		Lac Tchad (présente étude)
	30 °C (1968)	1,45	2,2	10,4	13,6	4,7		
	30 °C (1969)	1,47	3,29	14,04	17,33	4,27		
<i>Thermodiptomus galebi</i> .....	30 °C (1973)	1,40	2,46	5,27	7,73	2,14	$\geq 1,06$	Lac Tchad (présente étude)
<i>Diptomus pallidus</i> .....	10 °C	7,9	3,3	4,1	7,4	1,25		Geiling et Campbell
	15	3,2	2,8	3,95	6,75	1,4		
	20	2,2	3,7	5,6	9,3	1,5		
	25	1,6	3,4	4,7	8,1	1,35		
<i>Eudiptomus gracilis</i> .....	5 °C	16,3	2,2	3,95	6,15	1,8	1,1	Munro
	10	5,8	3,35	5,95	9,3	1,8	1,2	
	15	3,3	4,6	6,0	10,6	1,3	0,9	
	20	2,2	4,05	6,25	10,3	1,55	0,8	
<i>Eudiptomus gracilis</i> .....	16 °C	3,25	3,7	5,25	8,95	1,4		Eckstein (1)
<i>Eudiptomus graciloides</i> .....	16 °C	3,2	4,1	6,55	10,65	1,6		Bosselman
<i>Eudiptomus graciloides</i> .....	18 °C	4,0	2,5	3,0	5,5	1,2		Weglenska (2)
	18 °C	4,0	4,75	5,0	9,75	1,05		
<i>Calamoecia lucasi</i> .....	15 °C	3,25	4,54	10,16	14,70	2,24		Green (3)
	20	2,1	4,04	8,76	12,80	2,17		
	25	1,4	4,37	10,80	15,17	2,47		

(1) Données évaluées graphiquement.

(2) Données correspondant à une concentration de 5,1 mg/l de la nourriture (ligne 1) et à une concentration de 0,61 mg/l (ligne 2).

(3) Données évaluées graphiquement (figures 12 et 13).

D'une part, cette échelle de temps est utilisée dans un travail antérieur relatif à l'étude de la dynamique des populations de Cladocères (GRAS et SAINT-JEAN, 1978 a). D'autre part, il est admis à présent que, contrairement au développement juvénile qui est fortement influencé par plusieurs facteurs, la durée du développement embryonnaire est essentiellement fonction de la température. On peut en déduire, ou poser comme hypothèse de travail, que la durée relative des stades ou du développement juvénile (rapports  $D_1/D_e$  ou  $D_p/D_e$ ) sont indépendants du facteur thermique, dans des limites qui restent à préciser. Sous cette forme, la vitesse du développement rend compte des facteurs autres que la

température, notamment la nourriture, et se trouve exprimée dans une échelle de temps propre à chaque espèce, et qui varie à l'image de l'intensité du métabolisme de ces organismes poikilothermes. L'intérêt de ce mode d'expression, *a priori* applicable aux microcrustacés planctoniques ou à d'autres organismes à cycle de développement court, est subordonné, pour une espèce donnée dans son milieu, au degré de stabilité des rapports ci-dessus où à la connaissance de leurs variations avec les facteurs d'environnement. Les données expérimentales obtenues jusqu'ici apportent peu d'indications à cet égard. Il semble *a priori* vraisemblable que, si l'hypothèse d'indépendance vis-à-vis du facteur

TABLEAU IV

Durée relative des stades copépodites et durée du développement embryonnaire observées chez quelques Copépodes

Espèces	D'' <sub>e1</sub>	D'' <sub>e2</sub>	D'' <sub>e3</sub>	D'' <sub>e4</sub>	D'' <sub>e5</sub>	D'' <sub>e</sub>	D <sub>e</sub> (jours)	θ	Références
<i>Th. neglectus</i> .....	0,56	0,51	0,50	0,59	0,85	3,01	1,01	30 °C	Lac Tchad
<i>M. leuckarli</i> .....	0,50	0,47	0,50	0,67	0,91	3,05	0,96	30 °C	Lac Tchad
<i>Cyclops vicinus</i> .....	0,41	0,36	0,46	0,63	0,96	2,84	11,1	5 °C	Munro (1)
	0,44	0,49	0,42	0,66	0,66	2,57	6,2	19	
	0,52	0,45	0,39	0,76	0,88	3,00	3,3	15	
	0,80	0,50	0,85	0,80	1,90	4,83	2,0	20	
<i>T. incognitus</i> .....	1,48	1,67	2,38	3,88	4,63	14,04	1,47	30 °C	Lac Tchad
<i>Th. galebi</i> .....	0,71	0,69	0,77	1,31	1,79	5,27	1,40	30 °C	Lac Tchad
<i>Eudiaptomus gracilis</i> .....	0,60	0,56	0,93	0,99	1,04	3,93	16,3	5 °C	Munro (1)
	0,91	1,05	0,83	1,47	2,22	5,94	5,8	10	
	0,91	0,73	1,00	1,29	1,98	5,97	3,3	15	
	1,41	1,05	1,14	0,59	1,39	6,25	2,2	20	
<i>Calamoecia lucasi</i> .....	1,66	1,63	1,67	2,33	2,87	10,16	3,23	15 °C	Green (2)
	1,47	1,41	1,59	1,84	2,45	8,76	2,10	20	
	1,64	1,64	1,73	2,37	3,43	10,80	1,41	25	

(1) Valeurs déduites des tableaux 3 à 6. Les valeurs  $D_{e4}$ ,  $D_{e5}$  et  $D_e$  sont les moyennes des durées mentionnées pour chaque sexe. Pour des raisons tenant *a priori* aux modalités de calcul, on a rarement  $\Sigma D''_{e1} = D''_e$ .

(2) Valeurs obtenues d'après les figures 12 et 13.

thermique (les autres facteurs demeurant constants) se vérifiait, ce serait plus probablement dans la partie centrale de la gamme de variation de la température que subit toute espèce dans son milieu, plutôt qu'au voisinage des températures extrêmes, où la nature fondamentalement différente du métabolisme et de la biologie chez l'œuf et le jeune doit jouer.

### 3. DISCUSSION

#### Accélération du développement en 1973

Les durées de développement observées en 1973 sont très inférieures à celles de 1968-1969, aussi bien pour les 2 Cyclopidés que pour les 2 Diaptomides, bien que la comparaison soit moins rigoureuse chez ces derniers du fait que l'espèce étudiée n'est pas la même aux deux périodes (tabl. II et III). Dans le cas des Diaptomides en effet, non seulement la valeur de  $D'_p$  de 1973 (7,7) est très inférieure au minimum de la période 1968-69 (12,6), mais l'écart s'avère plus élevé, lorsqu'on considère la phase copépodite seule (10,4 environ en 1968 chez *Tropo-*

*diaptomus* pour la valeur de  $D''_e$  minimum, et 5,3 en 1973 pour *Thermodiaptomus*). La comparaison des phases copépodites se justifie d'ailleurs davantage dans ce cas, étant donné la répartition très différente du développement entre les phases nauplienne et copépodite qui caractérise les 2 espèces. La phase nauplienne est courte (par rapport à la phase copépodite) chez la première ( $D_e/D_n \sim 4,5$ ) et beaucoup plus longue chez la seconde ( $D_e/D_n \sim 2,1$ ).

La cause la plus probable de l'accélération du développement notée en 1973, est une amélioration générale des conditions de nutrition, dont nous avons déjà mentionné les indices. Il est également probable que ce même facteur est à l'origine des variations de  $D'_p$  (12,6 à 17,3) constatées chez *Tropodiaptomus* dans les trois séries d'observations, toutes réalisées en période de hautes eaux (tabl. III). L'influence du facteur nutritionnel sur la vitesse du développement juvénile des Cladocères et des Copépodes est d'ailleurs bien établie depuis les travaux de HRBAČKOVA-ESSLOVA (1963, 1971) et de WEGLENSKA (1971). La très grande amplitude des variations que ce facteur est susceptible de provoquer, est intéressante à noter. Si l'on admet en effet que l'expression du temps de développement en unités  $D_e$

élimine l'influence de la température, il entraînerait un raccourcissement de trois fois environ des phases nauplienne et copépodite des 2 Cyclopidés, l'action combinée des deux facteurs (température et nourriture) diminuant celles-ci de cinq fois (tabl. I et II). HRBAČKOVA-ESSLOVA et WEGLENSKA, constatent des variations également importantes, respectivement pour *Daphnia pulicaria* et *Daphnia hyalina*, et pour *Eudiaptomus gracilis* et *Diaphanosoma brachyurum*. Chez *Eudiaptomus*,  $D_n$  et  $D_c$  diminuent de moitié environ lorsque la concentration de la nourriture passe de 0,6 à 3,2 mg/l.

Il convient aussi de souligner le fait que les durées des phases nauplienne et copépodite varient à peu près identiquement, avec une réserve concernant *Mesocyclops* examinée plus loin. Ceci est illustré par la constance du rapport  $D_c/D_n$  chez les 2 Cyclopidés (1969-1973), chez *Tropodiaptomus* (1968-69) et chez *Eudiaptomus gracilis*. Dans ces trois cas, la nourriture était constituée par les particules du milieu naturel (de dimensions inférieures à 60  $\mu\text{m}$  dans le cas du Tchad). Les besoins alimentaires respectifs des nauplies et des copépodites étant sans doute globalement très différents, l'évolution similaire de  $D'_n$  et de  $D'_c$  suggère que ces besoins étaient satisfaits par la nourriture offerte, sans doute en raison de sa grande diversité.

#### Durée respective des phases nauplienne et copépodite

Malgré l'existence de différences non négligeables en période de basses eaux (1973), la durée du développement juvénile reste du même ordre de grandeur chez les Cyclopidés et les Diaptomides, particulièrement lorsque ce temps est exprimé en unités égales à la durée  $D_e$  du développement embryonnaire (tabl. I, II, III). Par contre, la répartition du développement entre phases nauplienne et copépodite diffère dans les deux groupes. La première est relativement plus longue chez les deux Cyclopidés ( $D_c/D_n \sim 1$ ) que chez les deux Diaptomides ( $D_c/D_n$  voisin de 4,5 chez *Tropodiaptomus* et de 2 chez *Thermodiaptomus*) (tabl. II et III). Par ailleurs, le rapport observé chez *Tropodiaptomus*, peu différent dans les trois séries, est plus élevé que celui de *Thermodiaptomus*, ce qui s'explique bien lorsqu'on considère la taille respective de l'œuf et du stade  $C_1$  des deux espèces. Les stades  $C_1$  sont en effet très voisins (respectivement 364 et 430  $\mu\text{m}$  de longueur, pour un même poids estimé à 0,85  $\mu\text{g}$ ), mais les œufs de *Tropodiaptomus* sont nettement plus gros : 147  $\mu\text{m}$  de diamètre et 0,2  $\mu\text{g}$  de poids sec, contre 110  $\mu\text{m}$  et 0,08  $\mu\text{g}$  pour *Thermodiaptomus*. Cela implique que l'accroissement de poids au cours de la phase nauplienne est plus faible chez *Tropodiaptomus*,

et donc, *a priori* que cette phase est plus courte, ce qui donne le rapport  $D_c/D_n$  plus grand observé.

Les deux caractéristiques précédentes (valeurs de  $D'_p$  du même ordre de grandeur chez les Diaptomides et les Cyclopidés; phase nauplienne relativement plus longue chez les Cyclopidés) semblent être très répandues parmi les Copépodes dulçaquicoles (tabl. II et III). Outre le caractère assez général de ces deux caractéristiques, la comparaison avec les données de la littérature met en évidence la lenteur du développement des formes tchadiennes en période de hautes eaux. En effet, les valeurs de  $D'_p$  correspondantes (comprises entre 12,6 et 17,3) sont seulement comparables à celles de *Calamoecia lucasi*, calanoïde de lac oligotrophe (lac Ototoa, Nouvelle Zélande) (GREEN, 1976). *A contrario*, les données de 1973, qui sont sensées correspondre à des conditions de nutrition plus favorables, sont tout à fait comparables à la plupart des données recensées, qui, pour leur part, se rapportent *a priori* à des individus ayant disposé d'un excédent de nourriture. Cela renforce si besoin était, la précédente interprétation de l'accélération du développement en 1973. De façon plus générale enfin, les données des deux tableaux montrent qu'il est possible, pour de bonnes conditions de nutrition, de retenir les valeurs 5 et 10  $D_e$  comme limites approximatives de la durée relative de développement juvénile chez les Copépodes d'eau douce.

#### Différences liées au sexe

Comme on l'observe chez les Cyclopidés en général (tabl. II) les individus mâles de *Mesocyclops* et de *Thermocyclops* ont un développement copépodite plus court que les individus femelles. La différence n'apparaît de façon significative qu'au stade  $C_4$ . En ce qui concerne les Diaptomides, pour des raisons tenant aux modalités expérimentales, la différence n'a été mise en évidence qu'au stade  $C_5$  de *Thermodiaptomus*, mais elle apparaît sans doute aussi dès le stade  $C_4$  et chez *Tropodiaptomus*, des différences intersexuelles de taille existant à ces 2 stades chez les deux espèces. Cependant la différence est ici plus faible que pour les deux Cyclopidés, comme

le montre le rapport  $\frac{D_{c5F}}{D_{c5M}}$  inférieur observé chez

*Thermodiaptomus* (1,17, contre 1,5 environ pour les 2 Cyclopidés). Le caractère moins marqué des différences sexuelles observé ici chez *Thermodiaptomus* semble d'ailleurs le cas de bon nombre de Diaptomides, si l'on en juge par l'apparition moins fréquente de telles différences dans les données du tableau III, ou par la valeur plus faible que prend le rapport  $\frac{D_{c5F}}{D_{c5M}}$  précédent chez la seule espèce, *E. gracilis*, où

il ait été déterminé. On notera que quelques valeurs de ce rapport (chez *C. vicinus* et *E. gracilis*), sont inférieures ou égales à 1. Ce fait peut paraître surprenant, dans la mesure où la taille généralement plus grande des femelles implique logiquement (dans l'hypothèse où le taux de croissance en fin de développement ne diffère pas de façon excessive dans les deux sexes), qu'elles aient un temps de développement plus long que celui des mâles.

### Durée des stades copépodites

Chez les 4 espèces, les 5 stades copépodites n'ont pas la même durée. Le stade  $C_5$  est nettement plus long que les trois premiers stades, le stade  $C_4$  ayant une durée intermédiaire (tabl. IV et V). Chez *Tropodiaptomus*, on observe une augmentation progressive de la durée des stades copépodites successifs. Cette augmentation n'existe pas chez les 3 autres espèces, où les trois premiers stades sont pratiquement égaux (tabl. IV). Hormis cette différence, les 2 Diaptomides d'une part et les 2 Cyclopidés de l'autre, ont un « schéma de développement » très voisin (tabl. V). Ainsi les stades  $C_1$ ,  $C_2$  et  $C_3$  correspondent-ils à environ 50 % de  $D_c$  chez les deux Cyclopidés, et à 40 % chez les deux Diaptomides, où le stade  $C_5$  représente à lui seul le tiers de la phase copépodite (données de janvier et d'août 1969 pour *Tropodiaptomus* et de 1973 pour *Thermodiaptomus*) (tabl. V).

TABLEAU V

Pourcentage du temps de développement copépodite, passé sous les formes ( $C_1$ ,  $C_2$ ,  $C_3$ ),  $C_4$ ,  $C_5$ , et rapport  $D_c/D_n$ , pour les espèces mentionnées tableau IV

	$C_{1-3}$	$C_4$	$C_5$	$D_c/D_n$
<i>T. incognitus</i> .....	39,4	27,6	33,0	4,27
<i>T. galebi</i> .....	41,2	24,9	34,0	2,14
<i>C. lucasi</i> .....	48,8	22,9	28,2	2,58
	51,0	21,0	28,0	2,17
	46,4	21,9	31,8	2,47
<i>E. gracilis</i> .....	53,2	25,2	26,5	1,8
	47,0	24,7	37,4	1,8
	44,2	21,6	33,2	1,3
	57,6	9,4	22,2	1,55
<i>M. leuckarti</i> .....	48,2	22,0	29,8	1,1
<i>T. neglectus</i> .....	52,2	19,6	28,2	1,06
<i>C. vicinus</i> .....	43,3	22,2	33,8	0,85
	52,5	25,7	25,7	1,1
	45,3	25,3	29,3	0,5
	44,5	16,6	39,3	0,6

On observe des pourcentages du même ordre de grandeur dans les quelques données de la littérature dont nous avons connaissance (tabl. V). Celles-ci confirment par ailleurs l'essentiel des caractéristiques précédentes : inégalité des stades copépodites ; stade  $C_5$  nettement plus long que les trois premiers ; stade  $C_4$  intermédiaire. Les espèces étudiées étant très peu nombreuses, cette concordance ne suffit naturellement pas pour généraliser ces caractéristiques à l'ensemble des Copépodes d'eau douce.

### Degré de stabilité des schémas de développement

Peu d'observations valables peuvent être faites au sujet du degré de stabilité du schéma de développement des espèces sur la base des seuls travaux réalisés jusqu'ici, qui pèchent en effet soit par leur caractère incomplet, soit par leur imprécision. Quelques éléments disparates permettent cependant de s'en faire une idée.

A cet égard, la relative constance des rapports  $D_c/D_n$  déjà signalée, celle du rapport  $D_{c5}/D_c$  chez *Thermocyclops* (tabl. V), ainsi que la ressemblance des schémas de développement des 2 Cyclopidés et des 2 Diaptomides, suggèrent que le modèle propre à chaque espèce est probablement assez peu variable. Il en est de même pour quelques-unes des espèces référencées dans les tableaux II et III, au niveau du rapport  $D_c/D_n$  (*D. pallidus*, *E. gracilis*, *E. graciloides* — d'après WEGLENSKA, *C. lucasi*, *M. leuckarti* — d'après GOPHEN), ou au niveau des stades copépodites (tabl. IV et V). La variabilité la plus forte est observée dans les données de MUNRO, et se trouve probablement en grande partie liée au fait que l'intervalle de temps entre deux contrôles était grand par rapport à la durée des stades.

Si cependant on compare les fractions du développement dont la durée a été établie chez *Thermocyclops* et *Mesocyclops*, à la fois dans les séries d'observations de janvier 1969 et de juillet 1973, on constate (tabl. VI) :

— que la durée relative des phases nauplienne et copépodite ainsi que le stade  $C_5$  ont diminué identiquement de 3 fois environ en 1973 chez *Thermocyclops* ;

— que  $D''_n$  et  $D''_{c1-3}$  ont diminué de 3,7 fois, et  $D''_{c4-5}$  de 2 fois seulement chez *Mesocyclops*.

Les stades  $C_4$  et  $C_5$  de *Mesocyclops* ayant un régime alimentaire partiellement, voire exclusivement (pour  $C_5$ ) carnivore (GRAS *et al.*, 1971), on comprend que l'amélioration en 1973 des conditions de nutrition par augmentation de la densité des particules, leur ait été moins bénéfique qu'aux trois premiers stades,

TABLEAU VI

Évolution entre 1969 et 1973 de la durée relative de quelques parties du développement chez *Mesocyclops leuckarti* et *Thermocyclops neglectus*. La proportion de la durée de la phase copépodite que représente chaque stade ou groupe de stades, est indiquée entre parenthèses

	Séries	D'' <sub>n</sub>	D'' <sub>e</sub>	D'' <sub>c1-3</sub>	D'' <sub>c4-5</sub>	D'' <sub>e3</sub>
<i>Thermocyclops neglectus</i>	1969 (24 °C)	9,35	9,05			2,65 (0,29)
	1973 (30 °C)	2,90	3,01	1,57 (0,522)	1,44 (0,478)	0,85 (0,285)
	1969	3,2	3,0			3,1
	1973					
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	1969	10,3	8,5	5,4 (0,635)	3,1 (0,365)	
	1973	2,77	3,05	1,47 (0,482)	1,58 (0,518)	0,91 (0,298)
	1969	3,7	2,8	3,67	1,96	
	1973					

ou à l'ensemble des stades de développement en ce qui concerne *Thermocyclops*, dont le régime est herbivore-détritivore. La diminution tout de même notable de la durée relative des stades C<sub>4</sub> et C<sub>5</sub> pourrait s'expliquer, par une amélioration des conditions pour les stades antérieurs (possibilité d'accumuler des réserves), par une meilleure supplémentation du régime carné, ou par une augmentation de la valeur nutritive des proies et de leur contenu intestinal.

La stabilité du schéma de développement serait ainsi liée à l'existence d'un changement de régime alimentaire au cours du développement. Les modifications seraient donc exceptionnelles chez les formes exclusivement filtreuses, dans les milieux naturels en état d'équilibre où la diversité généralement grande des particules permet de satisfaire les besoins alimentaires aux différentes étapes de la croissance. Bien qu'il semble devoir être primordial, il est cependant improbable que le facteur nutritionnel soit le seul susceptible d'engendrer des modifications notables dans le schéma de développement des espèces, particulièrement lorsque celles-ci se trouvent placées dans des conditions de vie éloignées de la normale.

### Représentativité des résultats expérimentaux

Il n'existe pas à notre connaissance, d'exemple de population à reproduction continue où des valeurs

de durée de développement obtenues en laboratoire aient été testées par comparaison avec des évaluations reposant sur l'analyse des cohortes. Ces dernières ne sont en effet généralement pas identifiables dans de telles populations. Par chance, une variation d'abondance de type accidentel dans une série d'échantillonnages réalisée au sein de la région naturelle d'où provenait notre matériel d'élevage, a permis de faire une analyse de ce genre pour l'une des espèces étudiées. Il s'agit de *Thermocyclops*, dans une série de 8 échantillons prélevés à deux jours d'intervalle, du 22 janvier au 5 février 1973. La température de la masse d'eau durant la période d'échantillonnage était en moyenne de 19,1 °C, avec 17,8 °C en début de période et 20,9 °C le dernier jour.

Les effectifs des 5 stades copépodites observés dans les 8 échantillons successifs sont reportés dans la figure 1. Ces 5 stades présentent un minimum en début de période et un profil de variation d'abondance voisin. L'effectif du stade C<sub>1</sub> double approximativement entre le 22-24 et le 26 janvier (2875 et 4982 individus/m<sup>3</sup>), et reste à peu près constant ensuite (5500 ind./m<sup>3</sup>). Ce profil d'abondance se

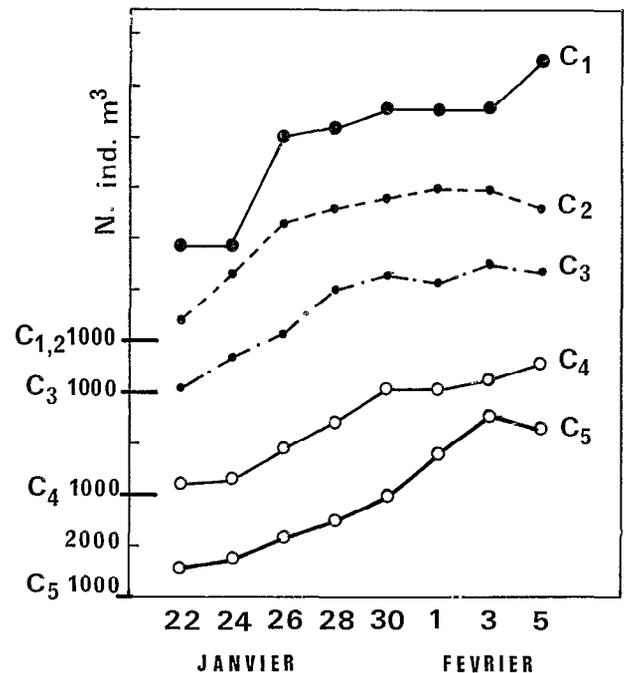


FIG. 1. — Variations d'abondance des stades copépodites entre le 22 janvier et le 5 février 1973 à la station de Tchongolèrom, une anse de 60 ha située dans l'archipel de la cuvette sud du lac Tchad. L'axe des abscisses est décalé pour chaque stade. Chaque échantillon réunit 15 prélèvements répartis dans l'anse et correspondant à un volume d'eau filtrée de 1,7 m<sup>3</sup> environ dont 5 à 10 % ont été dépouillés.

reproduit approximativement, avec un décalage, pour les stades  $C_2$ ,  $C_3$  et  $C_4$ . L'effectif maximum du stade  $C_5$  est noté le 3 février, soit 8 jours après l'augmentation brutale de l'effectif des copépodites 1.

L'intervalle de temps séparant le maximum des  $C_5$  du maximum du 26 janvier des  $C_1$  peut être assimilé à l'intervalle séparant les pics d'abondance de deux cohortes décalés dans le temps, que définit la formule  $1/2(D_{c1} + D_{c5}) + D_{c2} + D_{c3} + D_{c4}$ . Il semble cependant mieux représenté par la différence  $(D_c - D_{c1})$ , temps nécessaire pour que la brusque augmentation du recrutement au stade  $C_1$  se répercute intégralement au niveau du stade  $C_5$ , compte tenu de ce que la durée de ce stade est très supérieure à celle du premier :  $D_{c5} \sim 1,5 D_{c1}$ . Cet intervalle a été évalué par les deux méthodes pour une température de 19,1 °C en prenant pour base les valeurs  $D''_{c1}$  observées en juillet 1973 à 30 °C.

La première formule donne 6,2 jours, et la seconde 6,6 jours, chiffres pratiquement identiques et compatibles avec l'intervalle de 8 jours observé entre les deux maximums considérés, si l'on tient compte des diverses incertitudes : position exacte des maximums d'abondance, valeur réelle de la durée moyenne des stades, notamment corrigée en fonction de la proportion des individus mâles et femelles pour les stades  $C_4$  et  $C_5$ .

L'analyse ci-dessus suggère que les durées de développement obtenues en laboratoire chez *Thermocyclops* en juillet 1973 sont à peu près représentatives de la durée des stades copépodites dans le milieu naturel en période de basses eaux. On peut admettre qu'il en est de même pour la totalité du développement ainsi que pour les deux autres espèces étudiées à cette époque (*Mesocyclops* et *Thermodiaptomus*), puis, en généralisant encore, que les observations de 1968 et de 1969 sont pour leur part représentatives de la vitesse du développement en période de hautes eaux.

La représentativité des observations de laboratoire pourrait s'expliquer par le fait que les méthodes appliquées placent les organismes dans des conditions aussi proches que possible des conditions naturelles, limitant au maximum les réactions d'adaptation. Le milieu et la nourriture sont naturels et renouvelés fréquemment, les évaluations se font aussitôt après la collecte, à la température du milieu et sur des organismes ayant un état physiologique et un niveau d'activité probablement proches de ce qu'ils étaient *in situ*.

Il est impossible de savoir si le rythme anormal d'éclairement, dont quelques auteurs (AUVRAY et DUSSART, 1969 ; SPINDLER, 1971) ont montré l'influence, ou l'absence de procédé de remise en suspension des particules autre que l'agitation du milieu au moment des surveillances périodiques, qui sont

deux aspects anormaux des conditions d'élevage, ont eu ou non un effet sensible sur la vitesse du développement. La création périodique (entre les surveillances) d'un gradient de densité de particules aurait eu tendance à surestimer la durée du développement chez les Diptomides, ceux-ci se trouvant le plus souvent en pleine eau, dans une zone en moyenne plus pauvre. Quoi qu'il en soit, il est probable que les deux aspects négatifs des conditions d'élevage ci-dessus, sont secondaires par rapport aux premières conditions (milieu et nourriture naturels, etc.).

## CONCLUSION

Comme nous l'avons déjà signalé, l'hétérogénéité et le caractère incomplet des données expérimentales recueillies, n'ont pas permis de traiter, dans le cas spécifique des populations de Copépodes du lac Tchad, le problème des relations entre la durée des stades juvéniles et les principaux facteurs de milieu (température, nourriture). Le présent travail a cependant montré la grande influence que peut avoir plus particulièrement le second de ces facteurs. Il laisse par ailleurs supposer, d'une part que le schéma de développement d'une espèce, sans rester constant, peut présenter une certaine stabilité, et d'autre part que les conditions d'élevage retenues, bien que perfectibles, permettent d'obtenir en laboratoire des valeurs relativement représentatives de la durée du développement *in situ*. Le premier de ces résultats montre, si besoin était, que l'établissement des lois de variation de la durée des stades avec les facteurs de milieu ci-dessus, implique un grand nombre d'observations expérimentales complexes. Tous deux suggèrent par ailleurs un processus simplifié permettant d'atteindre au moins en partie le but recherché dans une telle étude : obtenir des valeurs expérimentales transposables aux populations naturelles dont on veut estimer la production.

Ce processus consiste pour chaque espèce étudiée :

(a) à déterminer, par des mesures périodiques couvrant la gamme des variations de température du biotope, la loi de variation de la durée du stade embryonnaire avec la température ;

(b) à évaluer pour une température et des conditions de nutrition données et connues le schéma de développement complet de l'espèce y compris le stade embryonnaire, puis à calculer la durée relative des stades juvéniles ;

(c) à évaluer ensuite périodiquement, pour des températures et des conditions de nutrition données, la durée relative d'un stade copépodite quelconque, pour, d'une part en déduire le schéma de développe-

ment complet, et d'autre part déterminer les modalités et l'amplitude des variations de la durée relative du développement de l'espèce, au cours d'un cycle annuel par exemple.

Ces données expérimentales seraient alors transposables aux conditions de milieu correspondant aux données d'échantillonnage, moyennant essentiellement deux hypothèses : que le schéma de développement soit constant, et que la loi de variation de la durée du développement juvénile avec la température, soit proportionnelle à celle, évaluée en (a), de la durée du stade embryonnaire avec ce même facteur.

Si par exemple le but est d'estimer la production d'une espèce au cours d'un cycle annuel comportant 12 échantillonnages, les données (a) et (b) ayant été obtenues, et 4 évaluations périodiques de la durée du stade  $C_2$  ayant été faites durant le cycle, il s'agira :

— tout d'abord de calculer, d'après le schéma de

développement complet évalué en (b), les 4 valeurs de  $D'_{e2}$  (c), et en appliquant de simples règles de proportionnalité, toutes les valeurs  $D'_i$  pour les 12 échantillons, connaissant la concentration de nourriture dans le milieu d'où proviennent les échantillons,

— de calculer ensuite les valeurs  $D_i$  correspondant aux 12 températures  $\theta$  relevées dans ce milieu d'après la relation  $D_i(\theta) = D'_i \cdot D_e(\theta)$ ,  $D_e$  étant lui-même calculé d'après la relation établie en (a), ces données de base servant naturellement à calculer les accroissements de poids journaliers entrant dans les formules de production.

Seule la mise en pratique de ce processus simplifié permettra d'en estimer l'intérêt par rapport au processus plus classique et complexe cité plus haut.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.,  
le 16 octobre 1980.*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUVRAY (G.), DUSSART (B.), 1966. — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopidés (Crustacés Copépodes). I. Généralités : Cas des *Eucyclops*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 91 (3) : 477-491.
- AUVRAY (G.), DUSSART (B.), 1967. — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopidés (Crustacés, Copépodes). II. Cas des *Cyclops* et influence des facteurs extérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 92 (1) : 11-22.
- BOSELTMANN (S.), 1975. — Population dynamics of *Eudiaptomus graciloides* in lake Esrom. *Arch. Hydrobiol.*, 75 (3) : 329-346.
- BOSELTMANN (S.), 1975. — Production of *Eudiaptomus graciloides* in lake Esrom. *Arch. Hydrobiol.*, 76 (1) : 43-64.
- BURGIS (M. J.), 1971. — The ecology and production of copepods particularly *Thermocyclops hyalinus*, in the tropical lake George, Uganda. *Freshwat. Biol.*, 1 : 169-192.
- ECKSTEIN (H.), 1964. — Untersuchungen über der Einfluss des Rheinwasser auf die Limnologie des Schluchsees. *Arch. Hydrobiol. suppl.* 28 : 119-182.
- GEILING (W. T.), CAMPBELL (R. S.), 1972. — The effect of temperature on the development rate of the major life stages of *Diatomus pallidus* Herrik. *Limnol. Oceanogr.*, 17 (2) : 304-307.
- GOPHEN (M.), 1976. — Temperature effect on life span, metabolism, and development time of *Mesocyclops leuckartii*. *Oecologia*, 25 : 271-277.
- GOPHEN (M.), 1978. — Errors in the estimation of recruitment of early stages of *Mesocyclops leuckartii* caused by the diurnal periodicity of egg production. *Hydrobiologia*, 57 (1) : 59-64.
- GRAS (R.), 1970. — Poids individuel, durée du développement et production des différents stades de *Tropodiatomus incognitus* (Crustacés, Copépodes). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 4 (1) : 63-70.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1969. — Biologie des Crustacés du lac Tchad. I. Durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire : premiers résultats. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 3 (3/4) : 43-60.
- GRAS (R.), ILTIS (A.), SAINT-JEAN (L.), 1971. — Biologie des crustacés du lac Tchad. II. Régime alimentaire des Entomostracés planctoniques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 5 (3/4) : 285-296.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1976. — Durée du développement embryonnaire chez quelques espèces de Cladocères et de Copépodes du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 10 (4) : 233-254.

- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1978 a. — Taux de natalité et relations avec les paramètres d'accroissement et d'abondance, dans une population à structure d'âge stable : cas d'une population de Cladocères à reproduction par parthénogénèse. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 12 (1) : 19-63.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1978 b. — Durée et caractéristiques du développement juvénile de quelques Cladocères du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 12, 2 : 119-136.
- GREEN (J. D.), 1976. — Population dynamics and production of the Calanoid Copepod *Calamoecia lucasi* in a northern New Zealand lake. *Arch. Hydrobiol. suppl.*, 50 (4) : 313-400.
- HRBACHKOVA-ESSLOVA (M.), 1963. — The development of three species of *Daphnia* in the surface water of the Slapy reservoir. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 48 (2) : 325-333.
- HRBACHKOVA-ESSLOVA (M.), 1971. — The size distribution of neonates and growth in *Daphnia hyalina* Leydig from lake Maggiore under laboratory conditions. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 27 : 357-367.
- MUNRO (I. G.), 1974. — The effect of temperature on the development of egg, naupliar and copepodite stages of the two species of Copepods, *Cyclops vicinus* Uljanin and *Eudiaptomus gracilis* Sars. *Oecologia*, 16 : 355-367.
- SPINDLER (K. D.), 1971. — Investigations on the influence of external factors on the duration of the embryonic development and on the moulting rhythm of *Cyclops vicinus*. *Oecologia*, 7 : 342-355.
- WEGLENSKA (T.), 1971. — The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity and production of planktonic crustacean filtrators. *Ekol. Pol.*, 19 (30) : 427-473.
- WHITEHOUSE (J. W.), LEWIS (B. G.), 1973. — The effect of diet and density on development size and egg production in *Cyclops abyssorum* Sars 1863 (Copepoda, Cyclopoida). *Crustaceana*, 25 (3) : 225-236.