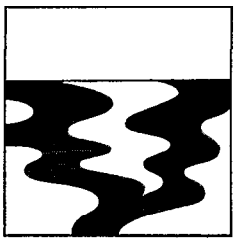

Croissance en poids de quelques copépodes planctoniques du lac Tchad

Roger GRAS* et Lucien SAINT-JEAN*

RÉSUMÉ

La croissance a été étudiée à 30° C chez deux Cyclopides, Mesocyclops leuckarti *et* Thermocyclops neglectus *et deux Diaptomides,* Tropodiaptomus incognitus *et* Thermodiaptomus galebi.

Chez les 2 Cyclopides la courbe de croissance au cours de la phase copépodite est exponentielle chez les individus femelles. Chez les individus mâles la courbe a cette forme jusqu'au stade C_3 inclus et on admet qu'elle est linéaire ensuite. Négligeant ces différences sexuelles, il est possible d'admettre une courbe commune aux individus des 2 sexes de forme exponentielle au cours de la phase copépodite. Le taux de croissance g_c est égal à 0,866 chez Thermocyclops *et à 1,086 chez* Mesocyclops.

Chez les deux Diaptomides, pour la même phase de développement, on observe une croissance de type parabolique, le taux de croissance C_w diminuant avec l'âge selon les fonctions

$C_w = 1{,}3\ (x - 2{,}2\ )^{-1}$ *chez la première espèce, et*

$C_w = 2{,}1\ (x - 1{,}48)^{-1}$ *chez la seconde, x étant l'âge en jours et 1,3 et 2,1, les exposants de la loi de croissance.*

On suppose que la croissance est exponentielle au cours de la phase nauplienne du développement. Les taux de croissance sont alors 0,79 pour Thermocyclops, *0,87 pour* Mesoclycops, *0,24 pour* Tropodiaptomus *et 0,59 pour* Thermodiaptomus.

MOTS-CLÉS : Croissance — Développement — Copépodes — Afrique tropicale.

ABSTRACT

GROWTH IN WEIGHT OF SOME PLANKTONIC COPEPODS FROM LAKE CHAD

Growth has been studied at 30° C for two Cyclopids (Mesocyclops leuckarti, Thermocyclops neglectus) *and two Diaptomids* (Tropodiaptomus incognitus, Thermodiaptomus galebi) *common in the plankton of Lake Chad.*

During the copepodite stages growth curve is exponential for females of Mesocyclops *and* Thermocyclops. *For the males growth is exponential until stage C_3 and linear from this stage to the adult. Nevertheless, the experimental values allow us to accept a common exponential curve for both males and females, with a growth rate of 0.87 for* Thermocyclops *and 1.09 for* Mesocyclops.

Growth is parabolic between C_2 and the adult stage for Tropodiaptomus *and* Thermodiaptomus. *Here growth rate is decreasing with age according to the functions*

$C_w = 1.3\ (x - 2.2\ )^{-1}$ *(first species)*

and $C_w = 2.1\ (x - 1.48)^{-1}$ *(second species). x is age in days; 1.3 and 2.1 are constants of the growth curve.*

We suppose that growth is exponential during the nauplii stages. Growth rates are 0.79 (Thermocyclops), *0.87* (Mesocyclops), *0.24* (Tropodiaptomus) *and 0.59* (Thermodiaptomus).

KEY WORDS: Growth-Development — Copepods — tropical Africa.

---

* *Hydrobiologistes O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris-France.*

INTRODUCTION

La connaissance de la croissance en poids d'une espèce est indispensable pour évaluer sa production par les méthodes applicables aux populations de Copépodes à recrutement continu (WINBERG, 1971). Les données obtenues jusqu'ici sur la croissance de ce groupe d'organismes sont trop peu nombreuses pour qu'apparaissent la ou les lois qui en sont caractéristiques. On note également que des modalités de traitement des données de base suffisamment précises, ne semblent pas avoir été clairement définies.

Le présent travail, qui s'appuie sur des données de développement mentionnées dans les tableaux II à IV du texte et rapportées plus complètement dans GRAS et SAINT-JEAN 1981, a donc pour objet d'évaluer les accroissements de poids par stade nécessaires au calcul de la production, et de proposer des modalités de traitement des données de croissance, qui rendent comparables les études futures dans ce domaine.

La courbe de croissance à 30 °C a ainsi été établie pour les 4 principales espèces du peuplement, *Tropodiaptomus incognitus*, *Thermodiaptomus galebi*, *Thermocyclops neglectus* et *Mesocyclops leuckarti*. Cette dernière espèce est présente sous deux formes de longueur différente, dont la plus petite, largement dominante dans le milieu, a seule été prise en considération (fig. 1).

Symboles utilisés

D_i : Durée d'un stade ou d'une phase i quelconque : temps séparant les 2 mues limitant le stade ou la phase (en jours ou en heures) ;

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 ; $D_p = D_n + D_c$;

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 : $D'_i = D_i/D_e$; $D'_p = D_i/D_e$;

E, N : Œufs et embryons, nauplies ;

M, F : Mâles, femelles ;

A, A_e : Adultes, adultes en voie de croissance ;

z : âge, exprimé en unités de temps égales à D_e ; z = o à la naissance ;

x : âge, exprimé en jours ou en heures ;

z_{i-1} : âge des individus entrant dans le stade i, où i est le n° du stade ;

z_i : âge des individus entrant dans le stade suivant (i+1) ;

$z_{i-0,5}$: âge médian ;

z_A = âge des individus entrant dans la phase adulte (mue adulte) ;

z_{ae} : âge à l'arrêt de croissance ;

z_{pl} : âge à la première ponte ;

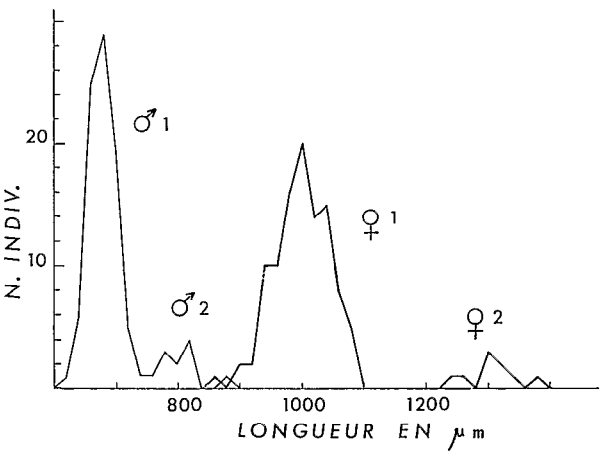

FIG. 1. — Histogramme de longueur des adultes de petite et de grande taille (formes 1 et 2) de *Mesocyclops leuckarti*

W_i : poids moyen d'un individu de stade i, plus exactement biomasse individuelle moyenne de ce stade ;

W_N W_C W_A W_F W_M : poids individuel moyen des nauplies, des copépodites, des adultes, des femelles et des mâles ;

W_{Ci} : poids individuel moyen du stade copépodite i ($1 < i < 5$).

W_{Ii} : poids initial des individus de stade i (à l'âge z_{i-1}) ;

W_{fi} : poids final des individus de stade i (à l'âge z_i) ;

W_{iA} : poids initial des adultes (à l'âge z_A) ;

W_{fA} : poids final des adultes (à l'âge z_{ae}) ;

$G_w = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W}$: taux de croissance pondérale (définition générale) ;

g = taux de croissance pondérale lorsque la croissance est exponentielle ;

g_N, taux de croissance au cours de la phase nauplienne ; g_C (phase copépodite).

1. DONNÉES DE BASE

1.1. Poids des stades de développement

Les poids des adultes mâles et femelles des 4 espèces étudiées, ainsi que les poids des nauplies de *Tropodiaptomus* et des 5 stades copépodites (sexes mélangés) de *Mesocyclops* et de *Thermocyclops*, ont été évalués par pesée.

Les poids des individus mâles et femelles des stades C_4 et C_5 des 2 Cyclopides, ainsi que les poids des stades copépodites de *Tropodiaptomus* et de *Thermodiaptomus*, ont été estimés d'après des relations longueur-poids de la forme $W = aL^b$. L est la longueur du céphalothorax chez les Diaptomides, et la longueur totale, soies furcales non comprises, chez les Cyclopides. La relation prend en compte 7 points longueur-poids pour les deux Cyclopides

(les cinq stades copépodites plus les adultes ♂ et ♀) et 2 ou 3 points pour les 2 Diaptomides (la longueur moyenne et le poids d'un échantillon de composition connue comprenant l'ensemble des stades copépodites; la longueur et le poids des adultes).

Les poids des œufs des 4 espèces, le poids des nauplies de Cyclopides et enfin le poids des nauplies de *Thermodiaptomus*, ont été estimés, en combinant les données de longueur et de croissance (cf. paragr. 2.1.2 et 2.1.4).

Les pesées ont été faites sur du matériel formolé depuis plusieurs mois et traité selon une procédure voisine de celle que préconise LOVEGROVE (1966) pour des organismes marins : lavage à l'eau distillée, dessiccation au four à 60 °C, refroidissement dans un dessiccateur avant pesée. Deux balances électriques de précision différente ont été utilisées, l'une indiquant le dixième de mg (Diaptomides et adultes de Cyclopides), et l'autre le centième de mg (copépodites de Cyclopides). On peut estimer, à la suite des travaux de HOWMILLER (*in* BURGIS, 1971) et de BOTTRELL (*in* BOTTREL *et al.*, 1976) que la fixation au formol affecte relativement peu le poids (une dizaine de %).

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau I.

TABLEAU I

Poids sec en µg des stades de développement des 4 espèces étudiées. Les valeurs en caractères gras ont été évaluées par pesée directe, les autres selon les procédés indiqués dans le texte

Stade de développement	*Thermocyclops neglectus*	*Mesocyclops leuckarti*	*Tropodiaptomus incognitus*	*Thermodiaptomus galebi*
E.....	0,015	0,015	0,2	0,08
N.....	0,05	0,05	**0,4**	0,25
C_1.....	**0,2**	**0,2**	0,85	0,85
C_2.....	**0,3**	**0,35**	1,5	1,5
C_3.....	**0,5**	**0,6**	2,7	2,85
C_4.....	**0,85**	**1,1**	4,6	5,3
C_{4M}.....	0,7	0,9		
C_{4F}.....	0,9	1,2		
C_5.....	**1,35**	**2,35**	7,3	9,7
C_{5M}.....	1,05	1,45		
C_{5F}.....	1,6	2,9		
M.....	**1,3**	**1,9**++	**9,8**	**15,3**
F.....	**3,0**	**7,2**++	**12,2**	**19,5**

1.2. **Durée des stades de développement**

Les durées des stades ou phases du développement des 4 espèces étudiées ont été déterminées en laboratoire au cours de plusieurs séries d'observations, les unes correspondant à des conditions de nutrition défavorables et à un lac de haut niveau, et les autres à des conditions favorables et à un lac de bas niveau (GRAS et SAINT-JEAN, 1981).

Les valeurs utilisées pour construire les courbes de croissance sont celles d'août 1969 pour *Tropodiaptomus* (conditions défavorables, hautes eaux) et de juillet 1973 pour les trois autres espèces (conditions favorables, basses eaux).

Le terme phase désigne ici l'ensemble des stades copépodites (phase copépodite), des stades naupliens (phase nauplienne), et le stade adulte (phase adulte).

2. RÉSULTATS

Les courbes et les caractéristiques de la croissance ont été établies pour une échelle d'âge dite « biologique », dont l'unité est la Durée D_e du stade embryonnaire de l'espèce considérée (fig. 2 et 4; tabl. II, III et IV). Les caractéristiques (numériques) de la croissance sont, pour les phases embryonnaire et juvénile, la durée relative des différents stades, leur poids initial et final, les accroissements de poids par stade (ΔW_i), les accroissements par unité de temps ($\Delta W_i/D'_i$), le taux de croissance pondérale C_w. Pour la phase adulte, il s'agit des poids initial et final, respectivement, poids à la fin du stade C_5 (âge z_A) et poids à la fin de croissance de l'adulte (à l'âge de l'arrêt de croissance z_{ac}) (fig. 4).

2.1. **Modalités d'établissement des courbes et des caractéristiques de la croissance**

Les courbes ont été établies successivement pour la phase copépodite puis pour les phases nauplienne et adulte. Pour la première, les données sont la durée et le poids des 5 stades ainsi que le poids des adultes. Dans la phase nauplienne, les données sont D''_n, le poids final des nauplies, égal au poids initial des copépodites déterminé ci-dessus, et un troisième élément, différent suivant les espèces — poids moyen pour *Tropodiaptomus*, poids initial pour *Thermodiaptomus*, rapport entre le poids initial et le poids final pour les 2 Cyclopides. On suppose également que la croissance est exponentielle. Pour la *phase adulte*, les données sont le poids initial W_{iA} et le poids moyen W_A.

Bien que reposant sur les mêmes principes, les modalités de construction des courbes diffèrent légèrement chez les Cyclopides et les Diaptomides.

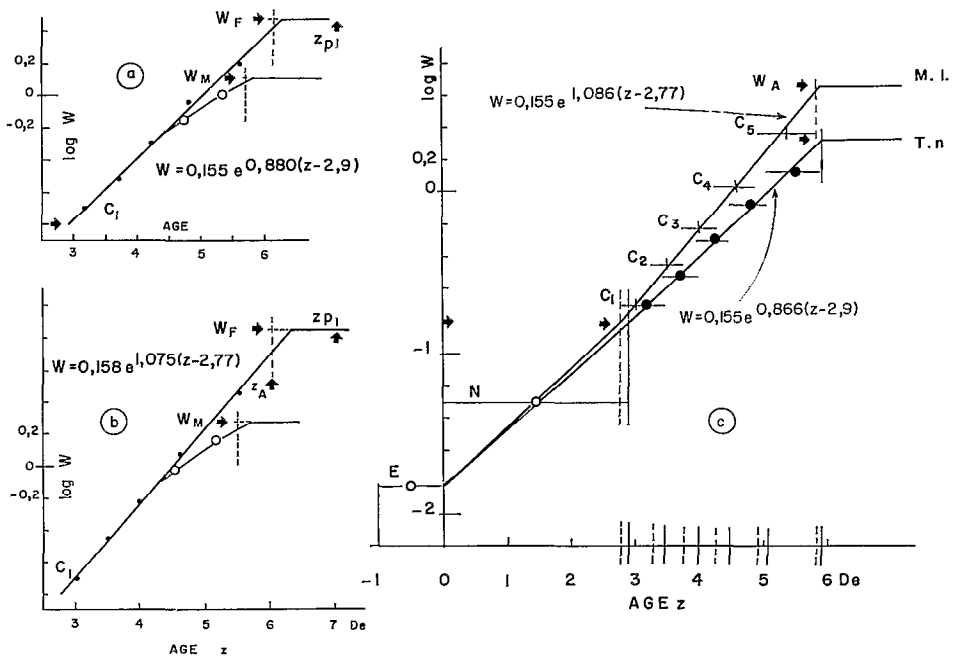

FIG. 2. — Croissance en poids à 30 °C chez les Cyclopides exprimée en coordonnées semi-logarithmiques dans l'échelle biologique (unité d'âge égale à la durée du développement embryonnaire correspondant à la température d'observation). La longueur des traits portés aux points (log W_i, $z_{i-0,5}$) correspond à la durée relative des stades. W_F, W_M, W_A, poids des femelles, des mâles et des adultes (moyenne des deux). a : Phases copépodite et adulte des individus mâles et femelles de *Thermocyclops neglectus* (T.n.) ; b : Phases copépodite et adulte des individus mâles et femelles de *Mesocyclops leuckarti* (M.l.) ; c : Courbe commune aux deux sexes pour la totalité du développement chez *Thermocyclops* et *Mesocyclops*.

2.1.1. PHASES COPÉPODITE ET ADULTE DES CYCLOPIDES

Phase copépodite des individus mâles et femelles ; différences liées au sexe (fig. 2a et 2b)

Les points (W, z) des stades copépodites reportés en coordonnées semi-logarithmiques s'ajustent relativement bien à une droite chez les individus femelles, montrant que l'on peut admettre que la croissance est exponentielle durant la phase copépodite. Chez les individus mâles, la croissance a la même forme jusqu'au stade C_3 inclus. Nous admettrons qu'elle est linéaire après ce stade, la zone de raccordement entre les deux lois étant négligée.

Chez les individus femelles la courbe a pour équation

$W_{(z)} = 0{,}155\ e^{\ 0{,}880\ (z-2{,}9)}$ chez *Thermocyclops* et
$W_{(z)} = 0{,}158\ e^{\ 1{,}075\ (z-2{,}77)}$ chez *Mesocyclops*.

Les individus femelles des deux espèces ont donc le même poids initial, mais leur taux de croissance diffère significativement (test de différence des pentes des 2 droites d'ajustement).

Phase adulte des deux sexes

Nous considérerons en particulier les individus femelles.

Le fait que le poids moyen des femelles (W_F) est supérieur au poids à la fin du stade C_5 (ordonnée à l'âge Z_A), montre que la croissance se poursuit au cours de la phase adulte chez les deux espèces, le fait étant plus net chez *Mesocyclops* (fig. 2a et 2b).

Si on admet que cette croissance suit la loi déterminée pour la phase copépodite, et partant de l'approximation selon laquelle le poids moyen des femelles est égal à leur poids final, on constate que l'intersection de la droite d'ajustement correspondant à la phase copépodite avec la droite de pente nulle portée en W_F, délimite deux périodes dans la phase adulte : la première où le poids individuel croît, et la seconde où le poids varie autour d'une valeur constante. La droite portée en W_F figure de façon schématique la croissance au cours de cette seconde partie. Le point d'intersection définit l'âge z_{ac}, lequel détermine 2 catégories d'adultes que nous retrouverons également, et avec une plus grande netteté, chez les Diaptomides : les « adultes en voie

de croissance » désignés par A_c et dont l'âge est compris entre z_A et z_{ac}, et les adultes ayant terminé leur croissance, dont l'âge est supérieur à z_{ac}.

L'interprétation de la croissance au cours des deux derniers stades copépodites chez les individus mâles conduit également à individualiser une période de croissance en poids durant la phase adulte (voir figure).

On notera que le fait d'assimiler le poids final des femelles adultes à leur poids moyen, n'est acceptable que parce que la différence entre les deux est très faible.

Loi de croissance commune aux individus des deux sexes

Une loi de croissance moyenne négligeant les différences intersexuelles précédentes a été recherchée dans le but d'évaluer les accroissements pondéraux applicables aux calculs de la production des populations naturelles. La distinction des individus mâles et femelles aux stades C_4 et C_5 est en effet trop laborieuse ou imprécise, pour qu'elle soit entreprise de façon routinière lors des tris d'échantillons.

Outre les 5 points (W, z) relatifs aux stades copépodites, cette loi prend en compte un sixième point d'ordonnée W_A et d'abcisse z_A, qui correspond aux adultes. W_A est ici égal à la moyenne du poids des mâles et des femelles, ce qui implique un sex ratio égal à 1. L'adjonction du sixième point a ici pour conséquence de reporter dans la phase copépodite la quasi totalité de la croissance intervenant dans la première partie de la phase adulte. le restant pouvant être négligé.

Chez chacune des deux espèces (fig. 2c, points et croix), les six points sont relativement bien alignés, de sorte que l'on peut admettre que la croissance est exponentielle durant toute la phase copépodite. Les deux droites ont même ordonnée à l'origine, et leur pente diffère significativement au seuil de risque de 1 %.

Le poids initial W_{ii} des stades i successifs, et l'accroissement en poids par unité de temps D_e (tabl. II), ont été calculés d'après les courbes de croissance. Les poids initiaux sont les valeurs de la fonction de croissance aux âges z_{i-1}. ΔW_i est égal à la différence (W_{fi}-W_{ii}). L'accroissement en poids par unité de temps D_e est défini par le rapport $\Delta W_i/D'_i$ — il s'agit d'une approximation puisque la loi de croissance est exponentielle, et non linéaire. Le taux de croissance pondérale est constant et ici désigné par g_C :

$$C_w = \frac{dW}{dz} \cdot \frac{1}{W} = \frac{g_C W_o e^{g_C z}}{W_o e^{g_C z}} = g_C \cdot g_C \text{ est exprimé}$$

sur la base de la durée du développement embryonnaire à 30 °C.

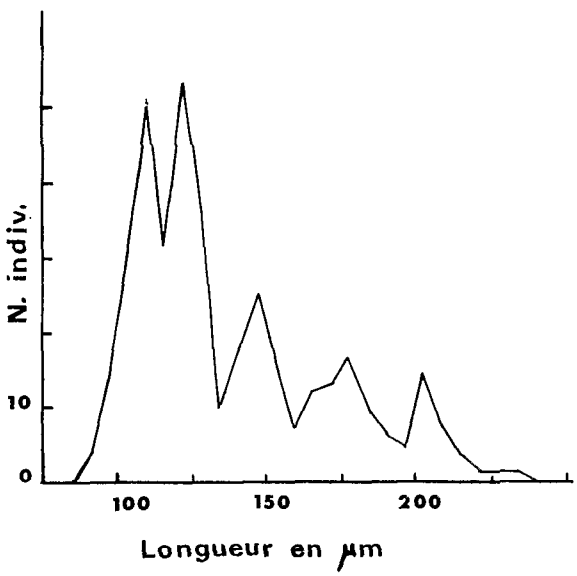

FIG. 3. — Histogramme de longueur d'un échantillon de nauplies de Cyclopides.

On passe des données dans l'échelle biologique aux données dans l'échelle journalière, connaissant la température et le taux de développement embryonnaire $1/D_e$ à cette température :

$$\frac{\Delta W_i}{D_i} = \frac{\Delta W_i}{D'_i} \cdot \frac{1}{D_e}, \text{ et}$$

$$g_C(\text{base journalière}) = g_C(\text{base } D_e) \cdot \frac{1}{D_e}$$

2.1.2. PHASE NAUPLIENNE DES CYCLOPIDES

Rappelons que nous faisons l'hypothèse que la croissance est exponentielle au cours de cette phase. Elle est définie par le taux de croissance g_N dans la fonction $W_{(z)\,(0,D''_n)} = W_{iN}\, e^{g_N z}$. Ce taux est calculé connaissant D''_n, W_{iN} et W_{fN}. D''_n est une donnée expérimentale et W_{fN} a été précédemment évalué (0,155 µg pour les deux espèces).

Le poids initial W_{iN} est déduit du poids final ci-dessus sachant que le rapport $\frac{W_{fN}}{W_{iN}}$ est voisin de 10, chiffre auquel conduit l'interprétation de l'histogramme de longueurs établi à partir d'un échantillon de nauplies (fig. 3). En effet le rapport entre le dernier et le premier mode de longueur discernables dans l'histogramme, $\frac{205\ \mu m}{105\ \mu m}$ environ, est égal à 1,95. Ceci donne un rapport entre les poids moyens correspondants de l'ordre de 7,4 ($1{,}95^3$), puis, en extrapolant

TABLEAU II

Croissance en poids commune aux individus mâles et femelles de *Thermocyclops neglectus* (a) et de *Mesocyclops leuckarti* (b) d'après es observations de juillet 1973 (30 °C, conditions de nutrition favorables). Pour les nauplies, l'accroissement par unité de temps égale à D_e est $(g_N \cdot W_N)$

Stades de développement	AGE z (D_e)	D''_I (D_e)	W_{ii} (μg)	ΔW_i (μg)	$\Delta W_i/D''_I$ ($\mu g/D_e$)		AGE	D''_I	W_{ii}	ΔW_i	$\Delta W_i/D''_I$
-	— 1		0,015			-	— 1		0,015		
E		1						1			
-	0		0,015			-	0		0,015		
N		2,9			0,04			2,77			0,04
-	2,90		0,155			-	2,77		0,155		
C_1		0,56		0,097	0,173			0,50		0,110	0,220
-	3,46		0,252			-	3,27		0,265		
C_2		0,51		0,140	0,275			0,47		0,180	0,383
-	3,97		0,392			-	3,74		0,445		
C_3		0,50		0,212	0,424			0,50		0,320	0,640
-	4,47		0,604			-	4,24		0,765		
C_4		0,59		0,402	0,681			0,67		0,820	1,224
-	5,06		1,006			-	4,91		1,585		
C_5		0,85		1,095	1,288			0,91		2,670	2,934
-	5,91		2,101			-	5,82		4,255		

$W_{(z)\,(o,Dn)}'' = 0{,}015\ e^{0{,}794\ z}$

$W_{(z)\,(Dn,z_A)}'' = 0{,}155\ e^{0{,}866(z-2{,}9)}$

$D_{e_{(30\,°C)}} = 1{,}01$ jours

$W_{(z)\,(o,Dn)}'' = 0{,}015\ e^{0{,}831\ z}$

$W_{(z)\,(Dn,z_A)}'' = 0{,}155\ e^{1{,}086(z-2{,}77)}$

$D_{e_{(30\,°C)}} = 0{,}96$ jours

au début du premier mode et à la fin du dernier, le chiffre entier de 10 retenu ci-dessus.

W_N a été évalué d'après la formule suivante, qui implique que la courbe de structure relative à un échantillon de nauplies quelconque, et la courbe de croissance, sont exponentielles :

$$W_N = \frac{(N_1 W_{fN} - N_0 W_{iN})\, d_N}{(g_N - d_N)(N_0 - N_1)}$$

— W_{iN} et W_{fN} sont les poids précédemment évalués;

— g_N et d_N sont les coefficients des deux courbes ci-dessus ;

— N_0 (= 1) figure l'ordonnée à l'âge zéro de la courbe de structure, et N_I son ordonnée à la fin de la phase nauplienne.

Pour $g_N = 2{,}30$, soit $[0{,}794 \times 2{,}9]$ ou $[0{,}831 \times 2{,}77]$ (tabl. II), et d_N égale à 0,3 ou 1,4, on obtient ainsi $W_N = 0{,}057$ ou 0,047, d'où la valeur intermédiaire (0,05) retenue pour poids moyen des nauplies (tabl. I).

L'expression ci-dessus repose sur le principe que, la fonction de structure de l'échantillon hypothétique de nauplies étant supposée, comme la fonction de croissance, exponentielle et de la forme $N_{(z)} = N_0\ e^{-d_N z}$, la fonction de biomasse est le produit des deux, et a pour expression $B_{(z)} = N_0 W_0\ e^{(g-d)_N z}$. W_N étant par principe défini par le rapport B_N/N_N entre la biomasse de cet échantillon et son effectif, on aboutit à l'expression ci-dessus en remplaçant B_N et N_N par l'intégration entre 0 et D_n des fonctions $B_{(z)}$ et $N_{(z)}$.

2.1.3. PHASES COPÉPODITE ET ADULTE DES DIAPTOMIDES

Les différences liées au sexe étant ici mal évaluées et de surcroît plus faibles que chez les Cyclopides, seule la courbe de croissance commune aux deux sexes a été établie.

Phase copépodite

L'ajustement à une droite des points $(W^{1/w}, z)$ *relatifs aux stades copépodites* (figures 4a et 4b), montre que la croissance au cours de la phase copépodite chez les 2 espèces, est assimilable à une loi parabolique qui s'écrit :

$W_{(z)} = p\ (z\text{-}z_0)^w$, et se linéarise sous la forme $(W^{1/w})_{(z)} = p'\ (z\text{-}z_0)$, avec $p' = p^{1/w}$

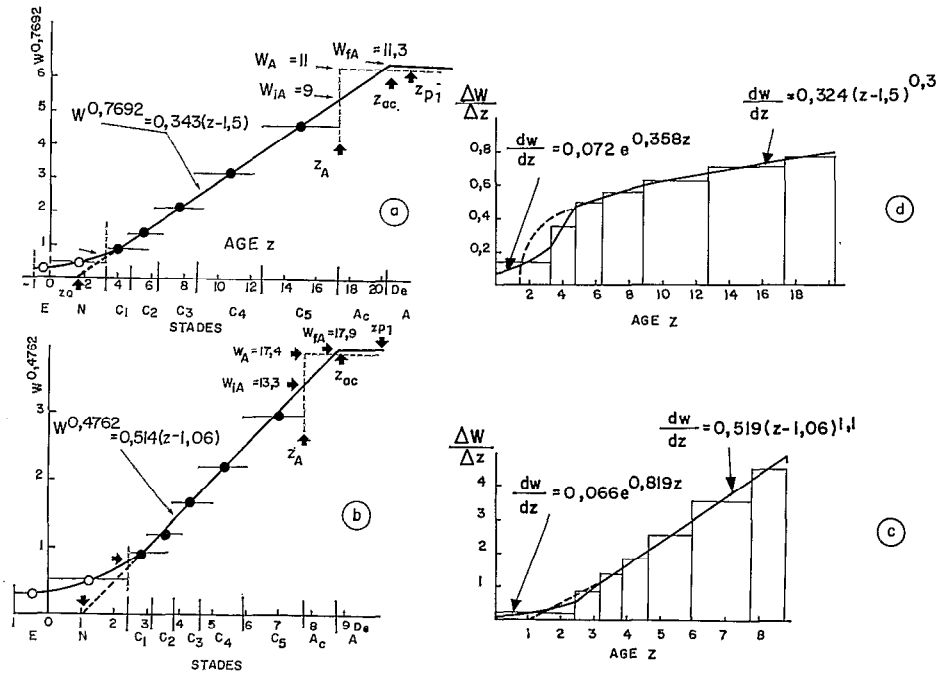

FIG. 4. — Croissance en poids à 30 °C chez les Diaptomides représentée dans l'échelle biologique. Chez les 2 espèces, la courbe est de la forme $W_{(z)} = p\,(z\text{-}z_0)^w$. a : *Tropodiaptomus* : courbe mise sous la forme $W^{0,7692} = f\,(z)$, qui linéarise la partie correspondant à la phase copépodite, dont l'équation est $W_{(z)} = 0{,}249\ (z - 1{,}5)^{1,3}$; la longueur des traits portés aux points ($W_i^{0,7692}$, $z_{i-0,5}$) représente la durée relative des stades. b : *Thermodiaptomus* : courbe mise sous la forme $W^{0,4762} = f(z)$, qui linéarise la partie correspondant à la phase copépodite, dont l'équation est $W_z = 0{,}247\ (z - 1{,}06)^{2,1}$. c, d : Variation en fonction de l'âge de l'accroissement de poids par unité de temps égale à la durée du stade embryonnaire à 30 °C chez *Thermodiaptomus* et *Tropodiaptomus*. W_{iA}, W_{fA}, W_A : poids initial, final et moyen des adultes.

Cette loi s'applique entre le stade C_2 et l'âge à l'arrêt de croissance z_{ac} déterminé selon le procédé exposé plus loin, la croissance n'étant pas définie dans la zone de raccordement entre la phase nauplienne et le stade C_2.

La constante w est déterminée par approximations successives jusqu'à obtention du meilleur ajustement linéaire des points ($W^{1/w}$, z) (appréciation à l'œil de l'alignement). Les constantes p et z_0 sont calculées après détermination de l'équation de la droite d'ajustement qui est ici l'axe majeur réduit.

Les poids initiaux des stades i successifs (W_{ii}) ont été calculés d'après les équations des courbes sauf pour le stade C_1 (tabl. III et IV). L'accroissement pondéral par unité de temps égale à D_e est défini par le rapport $\Delta W_i/D_i''$ comme chez les Cyclopides (même tableau). L'accroissement instantané est décrit par la fonction $\frac{dW}{dz} = w.\ p\ (z\text{-}z_0)^{w-1}$ entre le stade C_2 et l'âge z_{ac} où s'applique le modèle parabolique (fig. 4c et 4d).

Dans cet intervalle, le taux de croissance pondérale C_w diminue avec l'âge ou le poids selon les fonctions

$C_{w_{(z)}} = w(z\text{-}z_0)^{-1}$ ou $C_{w_{(W)}} = w\ p^{1/w}\ W^{-1/w}$. On a ainsi :

$C_{w_{(W)}} = 0{,}4461\ W^{-0,7692}$ chez *Tropodiaptomus* ($D_p'' = 17{,}33$), et

$C_{w_{(W)}} = 1{,}079\ W^{-0,4762}$ chez *Thermodiaptomus* ($D_p'' = 7{,}73$).

Dans l'échelle journalière, la courbe de croissance a pour équation

$W_{(x)} = p_{(j)}\ (x - x_0)^w$, où $p_{(j)} = p(D_e)^{-w}$ et $x_0 = z_0 D_e$,

les taux de croissance dans les échelles biologique et journalière étant associés par la relation : $C_{w_{(x)}} = C_{w_{(z)}} D_e^{-1}$.

Phase adulte

Comme chez les Cyclopides, on observe que le poids initial des adultes W_{iA} est éloigné de leur poids

TABLEAU III

Croissance en poids de *Tropodiaptomus incognitus* d'après les observations d'août 1969 (30 °C, conditions de nutrition défavorables, $D''_p = 17{,}33$), et extrapolation à la valeur minimum de D''_p observée en août 1968 ($D''_p = 12$). La *loi parabolique* d'ajustement indiquée dans l'échelle biologique (âge z) et dans l'échelle astronomique (âge x), s'applique entre le stade C_2 et l'âge z_{ac} (voir texte)

Stades de développement	Age z (D_e)	D''_i (D_e)	W_{ii} (µg)	ΔW_i (µg)	$\Delta W_i/D''_i$ (µg/D_e)		Age	D''_i	$\Delta W_i/D''_i$
							$D''_p = 17{,}33$		
-	− 1		0,20			-	— 1		
E		1		0				1	0
-	0		0,20			-	0		
N		3,29		0,45	0,137			2,28	0,197
-	3,29		0,65			-	2,28		
C_1		1,48		0,512	0,346			1,02	0,500
-	4,77		1,162			-	3,30		
C_2		1,67		0,824	0,493			1,16	0,716
-	6,44		1,986			-	4,46		
C_3		2,38		1,326	0,557			1,65	0,800
-	8,82		3,312			-	6,11		
C_4		3,88		2,445	0,630			2,69	0,911
-	12,70		5,757			-	8,80		
C_5		4,63		3,269	0,706			3,21	1,019
-	17,33		9,026			-	12,01		
A_c	(z_A)	2,98		2,274	0,763			2,05	1,109
-	20,31 (z_{ac})		11,30			-	14,06		
	$W_{(z)} = 0{,}249\ (z - 1{,}5)^{1,3}$						$W_{(z)} = 0{,}402\ (z - 1{,}04)^{1,3}$		
	$W_{(x)} = 0{,}151\ (x - 2{,}2)^{1,3}$						$W_{(x)} = 0{,}244\ (x - 1{,}53)^{1,3}$		
	$D_{e_{(30\,°C)}} = 1{,}47$ jours								
	z et x = 0 à la naissance.								

moyen W_A, donc que la croissance en poids se poursuit à l'état adulte. Cependant W_{iA} est ici très inférieure à W_A, ce qui signifie que la période de croissance de même que l'augmentation de poids, doivent être plus importants que chez les Cyclopides. Une série de conséquences en découlent. D'une part, la proportion des adultes en voie de croissance présents dans une population naturelle de Diaptomides ne peut être négligée, dès l'instant bien évidemment, où l'on suppose que la courbe expérimentale de croissance est représentative de cette population. D'autre part, le poids final des adultes ne peut plus être assimilé comme auparavant à leur poids moyen. Il s'agit donc ici d'estimer W_{fA} pour pouvoir terminer le tracé de la courbe de croissance.

W_{fA} a été calculé d'après la relation

$$\frac{N_{Ac}}{N_A}\left(\frac{W_{iA} + W_{fA}}{2}\right) + \left(1 - \frac{N_{Ac}}{N_A}\right) W_{fA} = W_A,$$

où W_{iA} et W_A sont déjà définis ou connus, et $\frac{N_{Ac}}{N_A}$ est une proportion que l'on se donne.

Cette formule est une expression, arbitraire, de la relation existant entre les poids initial moyen et final des adultes, la proportion N_{Ac}/N_A, l'intervalle (z_A, z_{ac}), ainsi que la forme de la courbe de croissance au cours de la première partie de la phase adulte (par hypothèse semblable à celle de la phase copépodite). L'intervalle (z_A, z_{ac}) intervient indirectement au niveau de la proportion N_{Ac}/N_A, qui dépend en effet de cet intervalle et de la structure d'âge des adultes.

Plutôt que de fixer tout à fait arbitrairement N_{Ac}/N_A, nous nous sommes appuyés sur les structures des populations du lac observées en période de hautes et de basses eaux. Nous mentionnons un exemple du mode d'évaluation dans la figure 5. Sont connus, d'une part, l'effectif des adultes, et d'autre part l'effectif, l'âge initial, et l'âge final, des nauplies et des différents stades copépodites (déduits des données expérimentales). A partir de ces données on construit l'histogramme des effectifs jusqu'à l'âge z_A ainsi que la courbe de structure correspondante (trait épais). La partie terminale de cette courbe

TABLEAU IV

Croissance en poids de *Thermodiaptomus galebi* d'après les observations de juillet 1973 (30 °C, conditions de nutrition favorables). La loi parabolique d'ajustement s'applique entre le stade C_1 et l'âge z_{ac}.

Stades de développement	AGE z (D_e)	D''_i (D_e)	W_{ii} (µg)	ΔW_i (µg)	$\Delta W_i/D''_i$ (µg/D_e)
-	—1		0,08		
E		1		0	
-	0		0,08		
N		2,46		0,52	0,21
-	2,46		0,60		
C_1		0,71		0,585	0,825
-	3,17		1,185		
C_2		0,69		0,960	1,391
-	3,86		2,145		
C_3		0,77		1,430	1,857
-	4,63		3,575		
C_4		1,31		3,315	2,531
-	5,94		6,890		
C_5		1,79		6,395	3,573
-	7,73 (z_A)		13,285		
A_c		1,01		4,578	4,533
-	8,74 (z_{ac})		17,863		

$W_{(z)} = 0{,}247\ (z - 1{,}06)^{2,1}$
$D_{e_{(30\,°C)}} = 1{,}40$ jours
$z = 0$ à la naissance.

indique l'allure qui peut être attribuée à la courbe de structure relative aux adultes, dont la pente tend ici à être nulle. A partir de l'ordonnée de la courbe à l'âge z_A on peut donc tracer un rectangle dont la surface correspond à l'effectif des adultes. Les deux extrémités du grand côté du rectangle sont l'âge z_A et l'âge M, qui est donc l'approximation de l'âge maximum des adultes. Les côtés supérieur et droit du rectangle représentent schématiquement la courbe de structure des adultes. La proportion N_{Ac}/N_A est alors définie par le rapport $\frac{(z_{ac}-z_A),}{(M-z_A)}$ où $(z_{ac}-z_A)$ est un intervalle que l'on se donne. Dans l'exemple, la proportion retenue est de l'ordre de 10 %, correspondant à un $(z_{ac}-z_A)$ relativement faible et à une courbe de structure pour les adultes traduisant un taux de mortalité très bas (âge M grand). Dans les populations étudiées elle varie de 30 % en période de hautes eaux, à 5 % aux basses eaux.

Les proportions retenues pour construire les figures 4a et 4b sont respectivement de 30 et 20 %. W_{fA} est calculé par approximations successives dans la

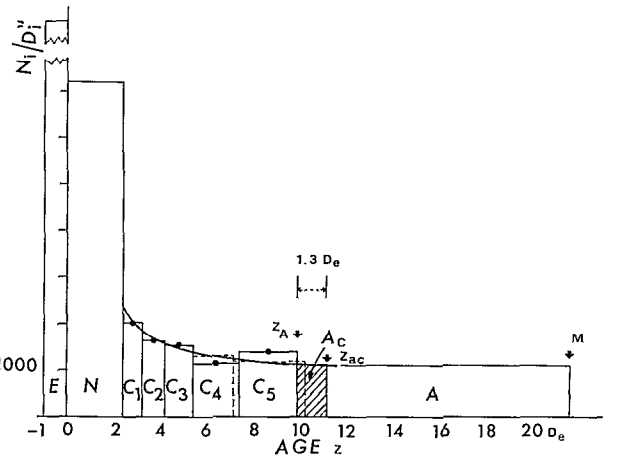

FIG. 5. — Structure moyenne des populations de Diaptomides en mai 1972 à Tchongolérom, et estimation de l'effectif des adultes en voie de croissance dans la population (aire hachurée). Les parties en tirets de l'histogramme correspondent à un stade C4 égal à 1,75 D_e et à un stade C_5 de 3 D_e, valeurs qui diffèrent des données déduites des résultats expérimentaux utilisés pour construire l'histogramme en trait plein, soit respectivement 2 et 2,5 D_e. E, N, C, A : œufs, nauplies, copépodites, adultes ; Z_A, Z_{ac}, âge à la fin du stade C_5 et à l'arrêt de croissance ; A_c : adultes en voie de croissance.

relation précédente, z_{ac} étant alors évalué soit graphiquement (intersection de la droite de pente nulle portée en W_{fA} avec la courbe de croissance), soit par calcul. Les proportions ci-dessus donnent $W_{fA} = 11{,}3$ µg, avec $z_{ac}-z_A = 2{,}6$ D_e pour *Tropodiaptomus*, et $W_{fA} = 17{,}9$ µg avec $z_{ac}-z_A = D_e$ pour *Thermodiaptomus*. Chez *Thermodiaptomus* l'âge à l'arrêt de croissance, égal à 8,9 D_e, est ainsi inférieur à l'âge à la première ponte ($z_{p1} = 9{,}9$). L'inégalité $z_{ac} < z_{p1}$ est également probable chez *Tropodiaptomus* où $(z_{p1}-z_A)$ a été évalué à 3,7 D_e sur 2 individus seulement.

2.1.4. PHASE NAUPLIENNE DES DIAPTOMIDES

Les caractéristiques de la croissance au cours de cette phase sont définies dans les tableaux III et IV (W_{ii} et $\frac{\Delta W_i}{D''_i}$) et dans la figure 4.

Nous mentionnerons en outre les modalités d'obtention des poids initial, moyen et final des nauplies.

Chez *Tropodiaptomus*, les données sont W_N (évalué par pesée d'un échantillon) et W_{fN} (égal au poids initial des copépodites précédemment estimé). La courbe de croissance étant exponentielle par hypothèse, W_{iN} est alors calculé par approximations successives dans la relation

$W_{iN} - W_N \cdot \ln W_{iN} = W_{fN} - W_N \cdot \ln W_{fN}$.

On a ainsi $W_N = 0{,}4\ \mu g$; $W_{fN} = 0{,}65\ \mu g$; $W_{iN} = W_E = 0{,}2\ \mu g$.

Cette relation se déduit de l'expression du poids moyen W_N des nauplies ne tenant compte que de la courbe individuelle de croissance, supposée exponentielle et de la forme $W_{(z)} = W_0 e^{gz}$, soit $\left[W_N = \frac{1}{D''_n} W_0 \int_0^{D''_n} e^{gz} \right]$. Cette approximation du poids diffère de celle de la page 140 qui, tenant compte de la fonction de structure, est théoriquement plus valable. Elle est ici acceptable dans la mesure où D''_n est petit (par rapport à D''_c et en valeur absolue).

Chez *Thermodiaptomus*, les données sont W_{fN} (= poids initial des copépodites) et le diamètre des œufs (110 µm). W_{iN} et W_N sont alors évalués par comparaison avec les caractéristiques de *Tropodiaptomus*. Le rapport du diamètre des œufs des deux espèces ($\frac{110\ \mu m}{147\ \mu m}$) étant égal à 0,75, on estime à 0,42 le rapport de leur poids ($0{,}75^3$), ce qui permet de calculer le poids des œufs de *Tropodiaptomus* : W_E *(Thermodiaptomus)* $= 0{,}2 \times 0{,}42 = 0{,}08\ \mu g = W_{iN}$. W_N est alors calculé d'après la relation ci-dessus où W_{iN} et W_{fN} sont connus. On trouve en chiffre rond $W_N = 0{,}25$ (tabl. I).

2.2. Discussions

A notre connaissance le modèle exponentiel de croissance en poids observé chez les deux Cyclopides au cours de la phase copépodite, n'a pas été mentionné jusqu'ici chez les Copépodes. Selon WINBERG (1971) qui cite les travaux de KLEKOVSKI et SCHUSKINA (1966) sur *Macrocyclops albidus*, le modèle parabolique adopté ici pour les 2 Diaptomides, serait plus commun dans ce groupe. GREEN (1976) admet également une loi de croissance de cette forme chez *Calamoecia lucasi* pour la totalité du développement. Toutefois, les données fournies par l'auteur (fig. 6) semblent montrer que dans ce cas-là, l'ajustement à une loi exponentielle est meilleur lorsqu'on considère séparément la phase copépodite. L'intervalle (z_A, z_{ac}) et le taux de croissance g_C de cette espèce sont faibles.

La comparaison des quatre espèces tchadiennes entre elles et avec les quelques rares données disponibles dans la littérature, est rendue difficile en raison de l'hétérogénéité des observations considérées, ou de la nature différente des procédés utilisés pour déterminer la courbe ou les caractéristiques de la croissance.

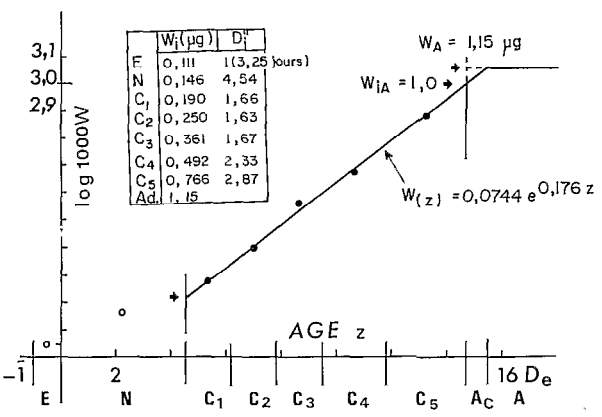

FIG. 6. — Croissance en poids chez *Calamoecia lucasi* à 15 °C d'après les données de GREEN (1976).

Pour faciliter les comparaisons nous avons calculé à titre indicatif le taux de croissance pondérale par stade (C_{Wi}) des quatre espèces, pour une même température et une même durée relative de développement juvénile, respectivement pour $\theta = 25$ °C et pour $D''_p = 10$ (tabl. V). 25 °C est proche de la température moyenne du lac et représente aussi approximativement la température optimale de développement embryonnaire des 4 espèces (GRAS et SAINT-JEAN, 1976). La valeur $D''_p = 10$, est intermédiaire entre les valeurs observées en 1968-1969 et en 1973, correspondant par ailleurs aux durées relatives de développement juvénile communément obtenues en laboratoire (GRAS et SAINT-JEAN, 1981).

Ces calculs s'appuient sur une généralisation des résultats expérimentaux précédents et impliquent les hypothèses ou conditions suivantes :

— la loi de croissance de chaque espèce demeure de la même forme mathématique;

— les poids des stades sont constants ainsi que les accroissements par stade ΔW_i;

— les durées relatives (et en jours) des différents stades copépodites restent entre elles dans des rapports constants égaux aux rapports expérimentaux; de même le rapport D''_c/D''_n (ou D_c/D_n) reste constant;

— la durée relative des différents stades varie lorsqu'on fait varier D''_p, et dans la même proportion;

— la durée en jours des stades varie avec D''_p et la température; avec la température elle varie selon la relation $D_i = D'_i \cdot D_e$ où $D_e (= f(\theta))$ est la variable.

Il a été enfin admis que D''_p pouvait être indépendant de la température, demeurer constant dans la gamme de variation des températures observées dans le lac (18-30 °C approximativement), et varier seulement avec les conditions de nutrition.

TABLEAU V

Taux de croissance pondérale C_w observé, et taux estimé pour $D''_p = 10$ et $\Theta = 25$ °C et 30 °C chez les 4 espèces considérées. Production et densité (chiffres entre parenthèses) des populations de mai 1972 à Tchongolérom ; les densités ont été ramenées à des valeurs correspondant à 1000 C_1/m^3

		N	C_1	C_2	C_3	C_4	C_5	A_c
T. incognitus (D''_p = 17,33 ; Θ = 30 °C ; D_e = 1,47 jours)	C_w (base D_e)	0,358	0,392	0,321	0,215	0,142	0,097	0,076
	C_w (base journalière)	(0,244)	(0,267)	(0,218)	(0,146)	(0,097)	(0,066)	(0,052)
T. galebi (D''_p = 7,73 ; Θ = 30 °C ; D_e = 1,40 jours)	C_w (D_e)	0,819	0,959	0,860	0,663	0,501	0,367	0,292
	C_w (journ.)	(0,585)	(0,685)	(0,614)	(0,474)	(0,358)	(0,262)	(0,209)
T. incognitus (D''_p = 10 ; Θ = 25 °C ; D_e = 2,06 jours)	C_w (D_e)	0,620	0,679	0,556	0,373	0,246	0,168	0,132
	C_w (journ.)	(0,301)	(0,330)	(0,270)	(0,181)	(0,119)	(0,082)	(0,064)
T. galebi (D''_p = 10 ; Θ = 25 °C ; D_e = 1,97 jours)	C_w (D_e)	0,633	0,741	0,665	0,512	0,387	0,284	0,226
	C_w (journ.)	(0,321)	(0,376)	(0,338)	(0,260)	(0,196)	(0,144)	(0,115)
T. neglectus (D''_p = 10 ; Θ = 25 °C ; D_e = 1,57 jours)	C_w (D_e)	0,469	←		0,512		→	
	C_w (journ.)	(0,299)	←		(0,326)		→	
M. leuckarti (D''_p = 10 ; Θ = 25 °C ; D_e = 1,59 jours)	C_w (D_e)	0,484	←		0,632		→	
	(C_w (journ.)	(0,304)	←		(0,398)		→	
Diaptomides	Densité et production en µg/m³/jour	982 (9711)	300 (1000)	392 (860)	650 (1053)	1003 (1286)	1911 (1990)	933
T. neglectus		370 (24460)	65 (1000)	72 (736)	111 (616)	190 (584)	299 (495)	
M. leuckarti			80 (1000)	68 (487)	36 (151)	25 (58)	60 (64)	

Les constantes des lois de croissance, de même que les accroissements pondéraux, changent donc seulement par variation de D''_p et de la température, et selon les principes ci-dessus.

La modification avec la température des constantes de la loi de croissance exprimée dans l'échelle journalière équivaut au passage de l'échelle biologique à l'échelle journalière déjà décrit (p. 139 et 141).

Le processus est analogue lorsque D''_p change. Ainsi, chez *Tropodiaptomus* (tabl. III), si l'on fait passer D''_p de la valeur expérimentale 17,33 à une valeur 12,

— la durée relative des stades diminue du rapport $\frac{12}{17,33}$

— $\Delta W_i/D''_i$ s'accroît en raison inverse,

— p augmente du facteur $(\frac{17,33}{12})^{1,3}$,

— z_o diminue comme la durée relative des stades $(\frac{12}{17,33})$,

— w demeure inchangé,

— C_w augmente du facteur $\frac{17,33}{12}$

A noter enfin que, dans le tableau V, les taux de croissance pondérale C_{wi}, supposés constants, ont été évalués par la relation $C_{wi} = \frac{\ln W_{ii} - \ln W_{ii}}{D_i \text{ (ou } D''_i)}$, qui implique que la croissance est exponentielle à l'intérieur de chaque stade. Il s'agit donc des valeurs exactes du taux chez les Cyclopides et pour la phase

nauplienne chez les quatre espèces, et d'une approximation, assez bonne, pour les stades copépodites de Diaptomides, où la loi de croissance adoptée est parabolique, et où la valeur exacte de C_w varie à l'intérieur de chaque stade (voir formules p. 141).

C_w pouvant être considéré comme un « P/B » individuel, les valeurs de ce taux montrent que *Tropodiaptomus* est l'espèce la moins productive et *Mesocyclops* l'espèce la plus productive. Les écarts observés dans le tableau ne reflètent cependant pas exactement les différences entre espèces du point de vue de leur taux de production. En effet, la durée relative de développement ayant été ramenée à la même valeur 10, C_w ne reflète plus pour chaque espèce que la différence entre son poids initial et son poids final, ne tenant pas compte de la durée du développement qui lui est propre, et dont dépend en partie sa productivité.

La contribution de chaque stade ou phase à la production de chacune des 4 espèces précédentes, exception faite de la production sous forme d'œufs, a été estimée à partir des données d'une série d'échantillonnage, où l'abondance de chaque stade pour chaque espèce a été corrigée de manière à correspondre à 1 000 individus de stade C_1 par m^3. La production est calculée d'après la relation $P_i = C_{wi} \cdot B_i$, où B_i est la biomasse corrigée du stade i et C_{wi} son taux de croissance pondérale (tabl. V).

On observe que la contribution des derniers stades copépodites est supérieure à celle des premiers et à celle des nauplies chez les Diaptomides et chez *Thermocyclops*. Cette tendance s'inverse chez *Mesocyclops*, dont la structure se différencie très nettement de celle des trois espèces précédentes et particulièrement de *Thermocyclops* (voir densités, tabl. V).

Ces données reflètent de façon générale les caractéristiques du peuplement de Copépodes du lac, telles qu'elles apparaissent dans l'étude de leur production (GRAS et SAINT-JEAN, en préparation).

Les seules données de la littérature utilisables à titre de comparaison dont nous disposions, sont celles d'une forme d'eau douce, *Calamoecia lucasi* (GREEN, 1976) et d'une forme marine, *Calanus helgolandicus* (PAFFENHÖFFER, 1976). Chez les deux espèces, nous avons retenu les valeurs du taux de croissance à la température de 15 °C, que l'on peut supposer voisine de la température moyenne du biotope respectif des deux espèces.

Le taux de croissance journalière de *Calamoecia* au cours de la phase copépodite est de 0,054, donc très inférieur à celui des deux Diaptomides du Tchad. On peut penser que la faiblesse de ce taux est liée à l'espèce elle-même et à l'oligotrophie du lac Ototoa. Les taux de croissance observés pour *Calanus* sont au contraire voisins des nôtres, mais varient avec la nature et la quantité de nourriture offerte. Si l'on prend une moyenne entre les lots d'individus nourris avec *Lauderia borealis* à 101 µgC/l et avec *Gymnodinium splendens* à 195,4 µgC/l, on obtient les taux de 0,38 pour la phase nauplienne ($N \rightarrow C_1$), de 0,36 entre C_1 et C_3, de 0,29 entre C_3 et C_5, de 0,17 pour C_5, et de 0,07 pour les adultes en voie de croissance (1). Les valeurs homologues à 25 °C pour $D_p'' = 10$ sont respectivement de 0,301 - 0,298 - 0,143 - 0,082 et 0,06 chez *Tropodiaptomus*, et de 0,321 - 0,358 - 0,220 - 0,144 et 0,115 chez *Thermodiaptomus*.

Les observations précédentes ne peuvent revêtir qu'un caractère superficiel en raison du nombre insuffisant des données comparées, encore aggravé par la complexité du phénomène de croissance. Celui-ci réalise en effet la synthèse de plusieurs caractéristiques biologiques d'une espèce, essentiellement sa vitesse de développement et son augmentation de poids avec l'âge, qui varient plus ou moins indépendamment avec les facteurs du milieu, selon les modalités mal connues. Quoique complexes voire aléatoires, des études comparées au niveau de la croissance devraient être fructueuses, non seulement en ce qui concerne les problèmes de production et d'aménagement (sélection des espèces les plus productives) (2), mais aussi plus généralement en écologie. Encore faut-il pour cela que soient remplies un certain nombre de conditions.

En premier lieu, il paraît préférable de ramener la croissance à un modèle mathématique aussi simple que possible, de manière à définir par des constantes qui les rendent comparables, les caractéristiques d'une espèce et leurs modifications avec les facteurs d'environnement. Il semble *a priori* utile d'exprimer, comme nous l'avons fait ici, ce modèle à la fois dans les échelles d'âge (ou de temps) astronomique et biologique. Toutefois les limites d'utilisation de ce procédé et son intérêt restent à établir.

En second lieu, il est indispensable d'adopter des modalités similaires d'exploitation des données de base. Tout d'abord il semble préférable d'admettre

(1) Il s'agit en fait d'un groupe d'adultes intermédiaire entre les groupes de « jeunes adultes » et « adultes moyens » définis par l'auteur, et qui ont été ici arbitrairement assimilés au groupe des adultes en voie de croissance tel qu'il est défini dans ce travail.

(2) A ce niveau, la notion de productivité d'une espèce, doit être associée à celle, non moins importante, de son degré d'utilisation par les consommateurs intéressant l'aménagiste, ou plus généralement de son rôle dans les transferts de matière ayant lieu dans l'écosystème considéré.

que les principales phases du développement peuvent avoir leur propre loi de croissance, et par suite de rechercher ces lois, de préférence à une loi unique, souvent moins précise, décrivant l'ensemble du développement. La phase copépodite est tout indiquée pour servir de base de départ, étant la seule partie homogène (au sens morphologique) du développement, ou la durée et le poids des stades sont aisément évaluables. Ensuite, ayant admis que la croissance pouvait se poursuivre au cours de la phase adulte, le plus simple est de la concentrer, lorsqu'elle existe, au début de cette phase, en supposant qu'elle obéit à la loi observée au cours de la phase copépodite, ou dans sa partie terminale, comme nous avons fait pour les mâles de Cyclopides.

Enfin, comme on l'a vu, la détermination des caractéristiques de la croissance au cours de cette phase adulte, implique parfois que l'on se réfère à la structure des populations étudiées (sauf si l'on observe *in vitro* de façon prolongée la croissance des adultes).

On en vient ainsi à conclure que les études de croissance devraient étroitement associer les observations biologiques proprement dites, à l'obtention de données sur le poids et la démographie des populations étudiées (structure et fécondité), les premières correspondant d'aussi près que possible aux conditions naturelles. Sur un plan pratique, l'adoption de modalités de traitement aussi voisines que possible pour permettre les comparaisons, rend nécessaires un certain nombre d'hypothèses ou d'approximations, simples lorsqu'il n'y a pas croissance au stade adulte ou lorsque celle-ci peut être négligée, mais beaucoup plus complexes et nombreuses lorsque ce dernier phénomène est important.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M. le 21 octobre 1980.

BIBLIOGRAPHIE

BOTTRELL (H. H.), DUNCAN (A.), GLIWICZ (Z. M.), GRYGIEREK (E.), HERZIG (A.), HILLBRIGHT-ILKOVSKA (A.), KURASAWA (H.), LARSSON (P.), WEGLENSKA (T.), 1976. — A review of some problems in zooplankton studies. *Norw. J. Zool.*, 24 : 419-456.

BURGIS (M. J.), 1971. — The ecology and production of copepods particulary *Thermocyclops hyalius*, in the tropical lake George, Uganda. *Freshwat. Biol.*, 1 : 169-192.

BURGIS (M. J.), 1974. — Revised estimates fro biomasse and production of zooplankton, in lake George, Uganda. *Freshwat. Biol.*, 4 : 535-541.

DUMONT (H. J.) VAN DE VELDE (I.), DUMONT (S.), 1975. — The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the Plankton, Periphyton and Benthos of continental waters. *Oecologia*, 19 : 75-97.

GOPHEN (M.), 1976. — Temperature effect on life span, metabolism, and development time of *Mesocyclop-leuckarti*. *Oecologia*, 25 : 271-277.

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.*, vol. X, n° 4 : 233-254.

GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), 1981. — Durée du développement juvénile de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (1) : 39-51.

GRAS (R.) et SAINT-JEAN (L.), en préparation. — Méthodes physiologiques et numériques d'évaluation de la production du zooplancton.

GREEN (J. D.), 1976. — Population dynamics and production of the Calanoid Copépod *Calamoecia lucasi* in a northern New Zealand lake. *Arch. Hydrobiol.* suppl., 50, 4 : 313-400.

HALL (D. J.), COOPER (W. E.), WERNER (E. E.), 1970. — An experimental approach to the production, dynamic and structure of freshwater animals communities. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 6 : 839-928.

LOVEGROVE (T.), 1966. — The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. *In* Some contemporary studies in Marine Science, Ed. H. BARNES, Allen & Unwin Ltd., London : 407-420.

PAFFENHÖFFER (G. A.), 1976. — Feeding, growth, and food conversion of the marine planktonic Copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 1 : 39-50.

WINBERG (G. G.), 1971. — Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press, London, 175 p.