

Croissance en poids d'*Acartia clausi* en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire)

Marc PAGANO (1) et Lucien SAINT-JEAN (1)

RÉSUMÉ

La durée des stades de développement d'*Acartia clausi* a été déterminée en laboratoire à 28 °C à partir d'individus provenant d'une baie à forte charge organique. Le stade embryonnaire est très court (0,4 jours). Bien que les stades C₄ et C₅ soient significativement plus longs que les trois premiers stades, le développement d'*Acartia* pendant la phase copépodite est pratiquement isochrone, avec une durée moyenne par stade de 0,79 jours (0,92 et 0,90 j. pour les stades 4 et 5). La croissance au cours de cette phase est exponentielle avec un taux de 0,58 µg de PS/µg/jour. Des variations de durée et de poids des stades sont observées et discutées. Une hypothèse sur l'influence de la nourriture sur ces deux variables est proposée. Les résultats obtenus sont comparés à quelques données de la littérature.

MOTS-CLÉS : Développement embryonnaire — Développement juvénile — Croissance en poids — *Acartia clausi* — Lagune côtière — Côte d'Ivoire.

SUMMARY

THE GROWTH RATE OF *Acartia clausi* IN THE ÉBRIÉ LAGOON (IVORY COAST)

Egg, naupliar and copepodite development time of *Acartia clausi* from a polluted organic bay, was studied at 28 °C. Egg development time is very short (0.4 days). Although C₄ and C₅ stages are longer than C₁, C₂ and C₃, the development of *Acartia* during copepodite phase is nearly isochronal. Mean duration time of a copepodite stage is 0.79 day (0.92 and 0.90 for C₄ and C₅). Growth is exponential throughout copepodite period, with a growth rate of 0.58 µg dW/µg/day. Variations in duration time and weight of stages have been observed and are discussed. An hypothesis about the influence of food is proposed to explain these variations. Results are compared with some literature data.

KEY WORDS : Embryonic development — Juvenil development — Growth in weight — *Acartia clausi* — Coastal Lagoon — Ivory Coast.

Chez les Copépodes la part de la croissance dans la production des populations est généralement prépondérante. Dans le cas des populations à recrutement continu, l'établissement de courbes de croissance implique des déterminations expérimentales de la durée et du poids des différents stades de développement. Les données complètes de ce type sont encore relativement peu nombreuses et hétérogènes (IVANOVA, 1973 ; GREEN, 1976 ; PAFFENHÖFER, 1976 ; MILLER *et al.*, 1977 ; LANDRY, 1978 ; GOPHEN, 1978 a ; GRAS et SAINT-JEAN, 1981 b).

Il en résulte que les caractéristiques de croissance de ce groupe d'organismes sont encore mal connues. Les principales préoccupations actuelles ont trait, d'une part à l'influence des facteurs du milieu (température, nourriture...) sur la vitesse du développement et le poids (OMORI, 1970 ; MULLIN et BROOKS, 1970 ; SPINDLER, 1971 ; WEGLENSKA, 1971 ; GEILING et CAMPBELL, 1972 ; WHITEHOUSE et LEWIS, 1973 ; MUNRO, 1974 ; LANDRY, 1975 ; GOPHEN, 1976 ; PAFFENHÖFER, 1976 ; JACOBS et BOUWHUIS, 1979 ; VIDAL, 1980 a, b ; VIJVERBERG, 1980), et

(1) Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V 18 Abidjan (Côte d'Ivoire).

d'autre part au schéma de développement (rapports entre les durées des différents stades), ainsi qu'aux lois de croissance, susceptibles de caractériser de façon générale les Copépodes (IVANOVA, 1973 ; LANDRY, 1975 ; GREEN, 1976 ; MILLER *et al.*, 1977 ; VIDAL, 1980 a, b). Un des objectifs de ces recherches est de préciser les modalités d'application des données expérimentales aux populations naturelles objet d'études sur la production ou les transferts.

Les données traitées dans le présent travail ont été récoltées dans une station en période de crue du Comoé (septembre-octobre). D'autres données, qui seront analysées ultérieurement, ont été recueillies à d'autres stations et à d'autres périodes, dans le but d'évaluer l'ordre de grandeur des variations des taux de développement et de croissance, voire d'analyser l'influence du ou des facteurs qui déterminent ces variations.

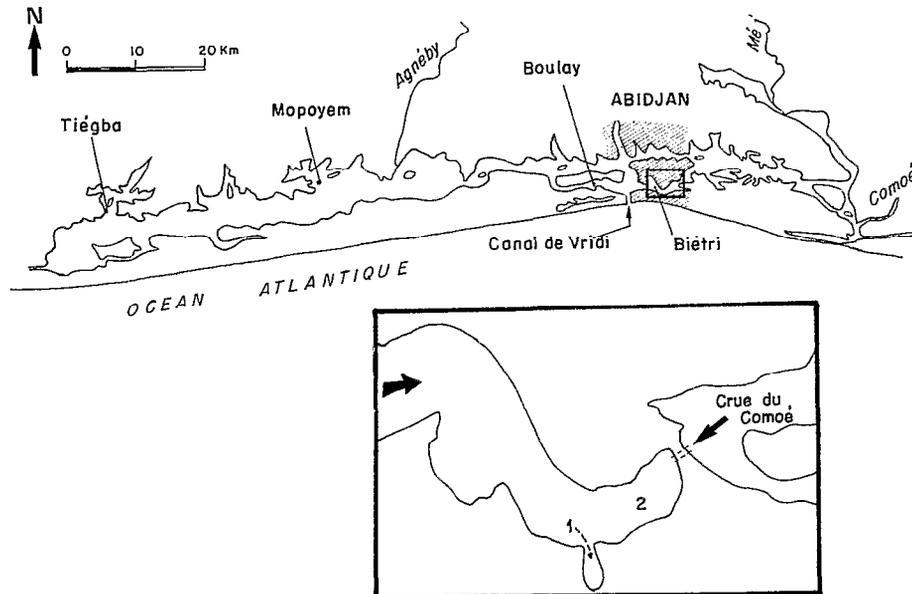


FIG. 1. — La lagune Ébrié et détail de la baie de Biétri

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Milieu et matériel étudiés

La lagune Ébrié (fig. 1) s'allonge d'est en ouest sur 125 km, occupant une superficie de 560 km². Elle communique avec la mer par le canal de Vridi situé dans sa partie centre-est, région qui reçoit également les eaux de 3 fleuves dont le plus important est le Comoé (régime soudanien ; crue centrée sur octobre). C'est un milieu peu profond (4,8 m de profondeur moyenne) et très hétérogène sur les plans hydrochimique et biologique. Il peut être grossièrement subdivisé en une partie ouest stable, hypohaline et relativement riche en phytoplancton ($1 < S ‰ < 5$; 15-35 mg/m³ chlor. a), et en une partie centre-est, instable, soumise à la fois aux influences marine et continentale (Comoé), et plus pauvre en phytoplancton, si l'on excepte certaines baies à forte charge organique de la région d'Abidjan

(PAGÈS *et al.*, 1979). La température varie saisonnièrement de 26-27 à 31-32 °C.

Le Calanoïde *Acartia clausi* est pratiquement la seule espèce du mésozooplancton dans la partie ouest, et il domine dans la majeure partie des régions centre et est, où abondent également des formes marines côtières (RAHM, 1964 ; REPELIN, sous presse).

Le matériel étudié provient de 2 stations situées dans une baie à forte charge organique de la région d'Abidjan, la baie de Biétri. La station 1 est dans une petite anse où existe une chimiocline, avec superposition d'un épilimnion aérobie riche en phytoplancton, bactérioplancton et détritus, et d'un hypolimnion anaérobie riche en hydrogène sulfuré. Au niveau du métalimnion se trouvent de fortes concentrations de bactéries photosynthétiques exploitées par le zooplancton (CAUMETTE *et al.*, sous presse). La station 2 est en bout de baie, ce qui la met plus tôt et plus longtemps au contact des eaux du Comoé au moment de la crue de ce fleuve (voir fig. 1).

1.2. Durée des stades de développement

La durée des stades a été évaluée en laboratoire aussitôt après la récolte du matériel dans le milieu naturel. Les individus sont isolés et élevés dans de petits cristallisoirs contenant environ 20 ml de milieu d'élevage. Ils sont maintenus dans ces conditions pour un temps correspondant à 1 ou 2 stades seulement. Des nauplii à un stade avancé sont ainsi isolées pour déterminer la durée du premier stade copépodite (D_{c1}), des stades C_1 pour évaluer D_{c2} , des stades C_2 pour évaluer D_{c3} , et ainsi de suite. Ces différentes évaluations sont menées de front. Les évaluations des durées des stades embryonnaire (D_e) et nauplien (D_n) se font à partir des œufs pondus par des femelles isolées et élevées de la même manière. Les cristallisoirs sont disposés dans une enceinte thermostatée réglée approximativement à la température du milieu naturel au moment des récoltes (28,1 °C). Le milieu d'élevage est de l'eau de lagune tamisée à 60 μ m, prélevée et renouvelée deux fois par jour. La quantité de nourriture est estimée par dosage de la chlorophylle — prélèvement sur filtre Gelman type AE et dosage par la méthode de HOLM HANSEN *et al.* (1965). Les élevages sont contrôlés toutes les deux heures à l'aide d'un microscope stéréoscopique WILD M5. Les conditions d'éclairage sont anormales, les élevages étant maintenus à l'obscurité, sauf pendant les périodes de contrôle.

1.3. Poids des stades

Les poids des stades copépodites, excepté pour le stade C_1 , ont été déterminés sur des échantillons de la population étudiée, après 8 mois de fixation au formol. Ce délai garantit la stabilisation du poids selon DURBIN et DURBIN (1978). Les individus sont triés, mesurés, rapidement rincés à l'eau distillée, puis recueillis dans des nacelles en aluminium prépesées, et enfin passés à l'étuve à 60 °C pendant 24 heures. Les pesées se font à l'aide d'une électrobalance CAHN, la précision étant de 1 μ g environ pour des échantillons toujours supérieurs à 100 μ g.

Le poids du stade C_1 a été déterminé après établissement d'une relation longueur-poids à partir des couples (L_c ; W) des 4 autres stades copépodites et des adultes (fig. 2). La relation ($\log W$; $\log L_c$) est linéaire entre les stades adultes et C_3 , mais le stade C_2 se différencie de cette loi par un poids plus élevé relativement à sa longueur. Nous avons supposé qu'il en était de même pour le stade C_1 , et le poids de ce stade a été estimé d'après la courbe tracée en tirets sur la figure. Cette estimation implique l'hypothèse que la variation (W ; L_c) est continue au cours de la phase copépodite. Il convient

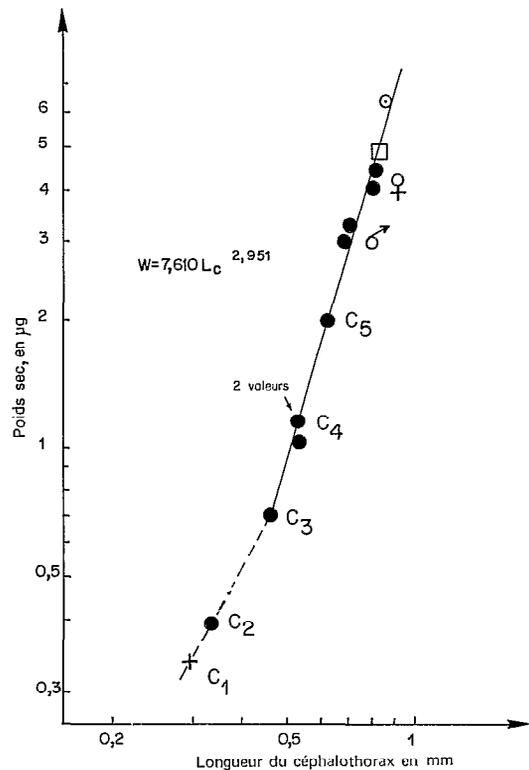


FIG. 2. — Relation longueur céphalothoracique (L_c , en mm) — poids sec (W , en μ g) chez *Acartia clausi* en lagune Ébrié. ● Valeurs correspondant à du matériel, formolé depuis environ 8 mois, prélevé dans la station 1 à l'exception du stade C_2 (mélange avec des populations de plus petite taille provenant de 2 autres stations); □ valeur correspondant aux femelles de la station 1 après 1 mois de fixation; ○ valeur correspondant à des femelles de la station 1 non formolées; + estimation du poids du stade C_1 dans la station 1 (valeur utilisée dans la courbe de croissance) (voir texte)

de noter qu'un phénomène de même nature a été identifié par l'un d'entre nous pour des Copépodes du lac Tehad (données non publiées), et que DURBIN et DURBIN (1978) différencient de la même façon les stades C_1 et adulte, d'une loi commune aux stades C_2 à C_5 chez *A. clausi*. Toutefois ces deux auteurs n'observent pas la continuité entre la droite commune et le stade C_1 que nous avons adoptée, par principe et par nécessité, dans le présent travail. Il en résulte une relative incertitude sur l'estimation du poids du stade C_1 .

Le poids moyen des nauplii a été évalué par interpolation graphique d'après la courbe de croissance, connaissant le poids des œufs et le poids initial des copépodites (fig. 4), en admettant une croissance exponentielle au cours de cette phase de développement.

Le poids des œufs a été estimé après évaluation du diamètre puis du volume, en prenant une densité égale à 1 et un rapport $\frac{\text{Poids sec}}{\text{Poids humide}}$ égal à 0,2 (valeur moyenne arrondie des rapports mentionnés par Bougis (1974) pour des copépodes).

Courbe de croissance

L'établissement de la courbe de croissance est basé sur le principe d'une différenciation *a priori* des phases nauplienne et copépodite, et sur d'autres modalités détaillées dans GRAS et SAINT-JEAN (1981 b). La courbe relative à la phase copépodite est obtenue après linéarisation, par ajustement aux 5 points *âge-poids* des 5 stades. Cette courbe détermine le poids initial des copépodites (WiC), poids à la fin de la phase nauplienne. La courbe relative à la phase nauplienne est supposée exponentielle. Elle est déterminée par 2 points : le poids des œufs reporté à l'âge 0, et le poids WiC précédent (fig. 4). La courbe relative à la phase adulte est obtenue en portant une droite de pente nulle à l'ordonnée W_A , poids moyen des adultes, et en prolongeant la droite relative à la phase copépodite. Ces deux droites se coupent en un point, qui délimite arbitrairement deux étapes dans la phase adulte, la première au cours de laquelle le poids augmente, et la seconde où le poids est supposé stable, fluctuant autour d'une valeur moyenne. L'unité de temps adoptée pour représenter la courbe est la durée D_e du stade embryonnaire. Celle-ci dépend essentiellement de la température. L'expression de la durée des stades juvéniles ou des taux de croissance d'une espèce dans cette unité, donne donc, dans des limites à déterminer, des valeurs plus ou moins indépendantes du facteur thermique, et qui rendent compte des autres facteurs de développement. Les fondements et les avantages présumés de cette unité de temps dite « biologique » sont développés par ailleurs (GRAS et SAINT-JEAN, 1978 a, b). La durée d'un stade en unités D_e est égale à la durée de ce stade en jours à une température T , divisé par la valeur en jours de D_e à cette température : D_i en $D_e = \frac{D_i \text{ en jours à } T^{\circ}\text{C}}{D_e \text{ à } T^{\circ}\text{C}}$. Pour les taux de croissance la conversion est : g en $\mu\text{g}/\mu\text{g}/D_e = g$ en $\mu\text{g}/\mu\text{g}/\text{jour} \times D_e$ en jours.

2. RÉSULTATS

Quatre séries d'observations ont été faites. Les deux premières (I et II) ont été réalisées à la station 1 du 23 septembre au 3 octobre 1980. L'arrivée des eaux de crue du Comoé en cours d'étude a entraîné

un changement des conditions de milieu, de telle sorte que la série II correspond à des salinités et à des concentrations de chlorophylle plus faibles, que les valeurs moyennes de la série I (1 ‰ et 7 ‰ en ce qui concerne la salinité ; 19 et 30 $\mu\text{g}/\text{l}$ pour la chlorophylle) (fig. 3). Ces changements se sont accompagnés de modifications du développement. C'est pour essayer de préciser l'amplitude ou la nature de ces modifications que deux autres séries d'observations (III et IV) ont été effectuées du 7 au 11 octobre à la station 2, station depuis plus longtemps soumise à l'influence des eaux de crue. Le milieu d'élevage était de l'eau de lagune non diluée dans les séries I, II et III, et de l'eau de lagune diluée au 1/2 par adjonction d'eau filtrée à 0,3 μm (filtres Gelman type AE), dans la série IV.

La série I est complète, comprenant les évaluations des durées des stades embryonnaires (D_e), nauplien (D_n) et copépodites (D_{c1} à D_{c5}) (tabl. I). Les autres séries comportent des observations partielles (même tableau).

La courbe de croissance (fig. 4) a été établie à partir des données de la série I. Elle est commune aux deux sexes, les différences de poids entre mâles et femelles ayant été négligées. L'objet principal du présent travail était en effet d'obtenir les données de base nécessaires à l'évaluation de la production des populations naturelles, dans lesquelles les sexes

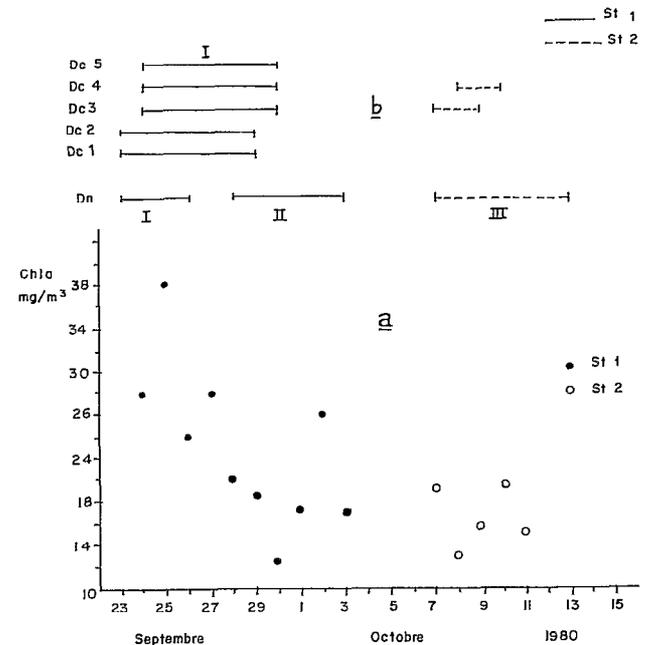


FIG. 3. — Conditions de nutrition en milieu d'élevage : a) concentration matinale de chlorophylle ; b) périodes d'observations pour les différents stades, définies par les jours d'obtention de la première et de la dernière valeur D_1 .

TABEAU I

Durées moyennes en jours et intervalles de confiance, des stades embryonnaires (D_e), nauplien (D_n) et copépodites (D_{c1}), observées à 28 °C au cours de 4 séries d'observations effectuées dans les stations 1 et 2 de la baie de Biétri

Station	Séries	Milieu (Chlor. $\mu\text{g/l.}$)	$D_e + 2 s_m$ (Nbre de valeurs)	$D_n + 2 s_m$ $\bar{x}(n)$	$D_{c1} + 2 s_m$ $\bar{x}(n)$	D_{c2}	D_{c3}	D_{c4}	D_{c5}
1	I	Naturel (29,8)	$0,395 \pm 0,009$ (223)	$2,68 \pm 0,05$ (42)	$0,78 \pm 0,08$ (23)	$0,64 \pm 0,07$ (25)	$0,73 \pm 0,06$ (24)	$0,92 \pm 0,07$ (26)	$0,90 \pm 0,08$ (35)
	II	Naturel (18,5)	$0,425 \pm 0,006$ (299)	$5,42 \pm 0,21$ (38)					idem
2	III	Naturel (16,5)	$0,390 \pm 0,010$ (157)	$3,80 \pm 0,16$ (48)			$0,60 \pm 0,07$ (18)	$0,80 \pm 0,12$ (12)	
	IV	dilué 1/2 (9,0)					$0,81 \pm 0,12$ (16)	$0,94 \pm 0,08$ (9)	

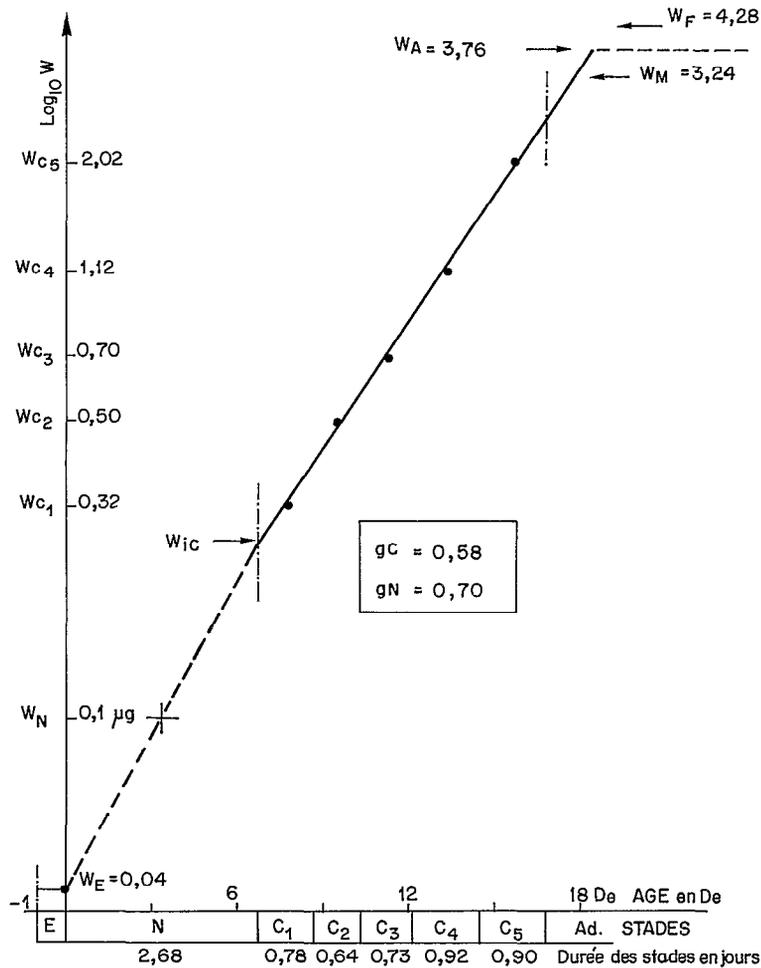


FIG. 4. — Courbe de croissance représentée en coordonnées semi-logarithmiques et dans une échelle d'âge ayant pour unité la durée D_e du stade embryonnaire. W_F , W_M , W_A = poids sec des femelles, des mâles, des adultes (moyenne des 2 sexes), obtenus par pesée ; W_E , W_N , W_{IC} = poids des œufs, des nauplii et poids initial des copépodites, estimés selon des modalités définies dans le texte. L'équation de la loi de croissance durant la phase copépodite est : $W = 0,263e^{0,229(x-6,78)}$ (âge x en unités D_e ; $z = 0$ à la naissance) ou $W = 0,263e^{0,580(x-2,68)}$ (âge x en jours). Pour la phase nauplienne les deux équations sont : $W = 0,04e^{0,277z}$ et $W = 0,04e^{0,702x}$

ne sont pas différenciés au niveau des stades juvéniles. On observe une croissance exponentielle au cours de la phase copépodite, avec un taux de $0,58 \mu\text{g}/\mu\text{g}/\text{jour}$ ($0,23$ par temps D_c). Le taux au cours de la phase nauplienne est légèrement supérieur ($0,70 \mu\text{g}/\mu\text{g}/\text{jour}$).

Des modifications de la durée des stades sont constatées entre les différentes séries d'observations, les plus sensibles concernant la phase nauplienne. Ces modifications vont de pair avec une évolution des conditions de nutrition illustrées dans la figure 3. Il apparaît ainsi : (a) que le changement des conditions à la station 1 est relativement brutal ; (b) que les conditions pour les stades copépodites varient au cours de la série I, les premières valeurs obtenues correspondant à des concentrations de chlorophylle plus élevées ; (c) que les conditions sont homogènes pour tous les stades dans la série III ; (d) que les conditions correspondant aux 3 séries de valeurs de D_n sont assez homogènes, mais différent entre elles.

Les modifications du développement sont de deux sortes : une modification de la durée des stades seulement ; une double modification de la durée et du poids. Les modifications de la durée apparaissent à la station 1 entre les séries I et II, et à la station 2 entre les séries III et IV. Entre les séries I et II, il y a (tabl. I) diminution de la concentration de chlorophylle et doublement de la durée de développement des nauplii sans changement de la taille des C_1 qui en sont issus. Entre les séries III et IV, il y a diminution de la concentration de chlorophylle et augmentation significative des durées des stades copépodites 3 et 4 sans changement de taille (test *t*). Les modifications de la durée et du poids apparaissent entre les stations 1 et 2 à travers les observations I-III et II-III. Entre les observations I et III, il y a une baisse de la concentration de chlorophylle, qui s'accompagne d'une augmentation de D_n et d'une légère diminution de taille des C_1 qui en sont issus. Une diminution de la durée et de la taille des stades copépodites 3 et 4 est également observée (tabl. I, fig. 5). Entre les observations II et III, il y a diminution de D_n et de la taille des C_1 correspondants, alors que la concentration de chlorophylle ne varie pas (fig. 6). La variation de taille des C_1 entre les deux stations est très légère et non significative statistiquement. Cependant elle est probablement réelle car elle se trouve accompagnée d'une variation significative et croissante, de la taille des stades copépodites 3, 4 et 5 (fig. 5).

On notera que l'allongement de la durée de la phase nauplienne qui correspond à la dégradation des conditions de nutrition observée entre la série I et les séries II ou III, s'accompagne d'une augmentation de la dispersion des valeurs individuelles

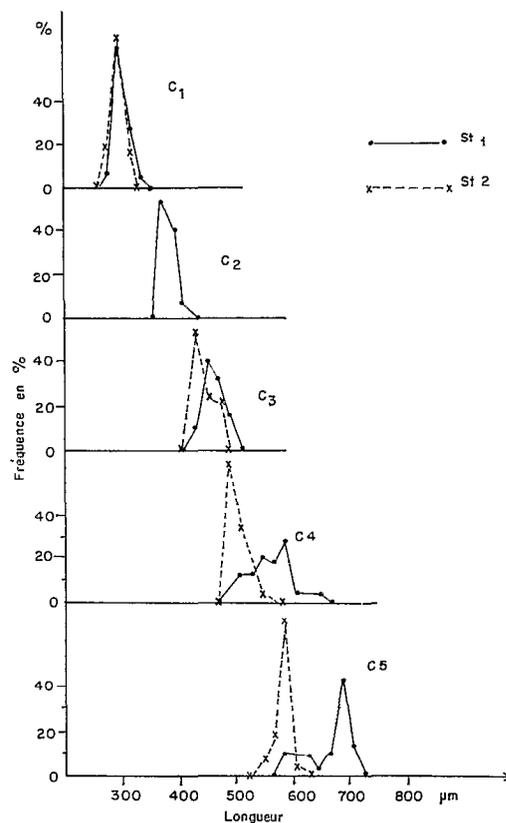


Fig. 5. — Histogramme des longueurs céphalothoraciques des stades copépodites dans les stations 1 et 2

(fig. 6). Une observation similaire a été faite à propos de deux Cyclopidés d'eau douce (GRAS et SAINT-JEAN, 1981 a).

Les résultats obtenus appellent quelques commentaires que nous articulerons autour de trois thèmes : les variations de durée ou de poids liées aux conditions de nutrition, l'incidence de ces variations sur le taux de croissance, et l'étude comparée du schéma de développement et de la croissance des Copépodes.

3. DISCUSSION

3.1. Variations liées aux conditions de nutrition

La température au cours des différentes observations étant la même, les modifications du développement précédemment décrites sont vraisemblablement liées aux changements des conditions de nutrition. L'influence de ce facteur sur la durée et/ou le poids des stades juvéniles des Copépodes a en effet été démontrée par différents auteurs (OMORI, 1970 ; WEGLENSKA, 1971 ; JACOBS et BOUWHUIS, 1979 ;

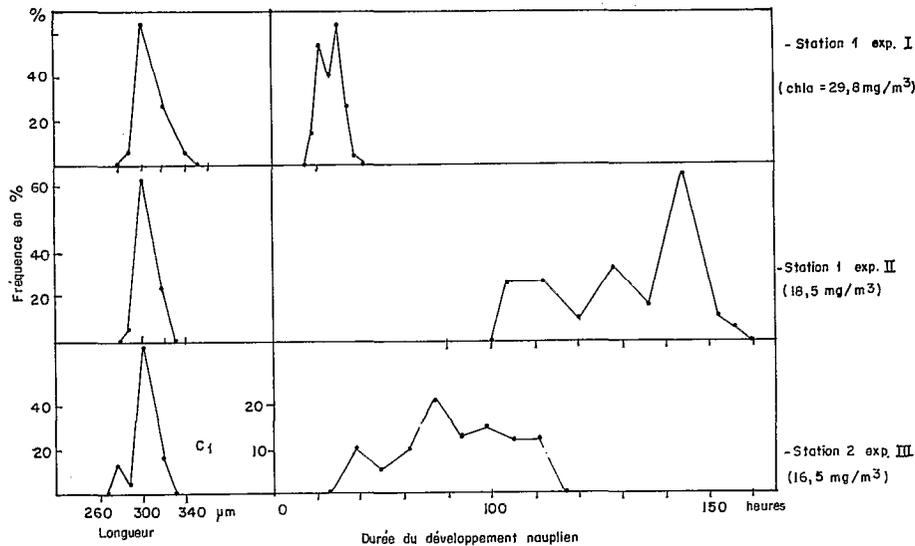


FIG. 6. — Distribution de fréquence des valeurs de D_n obtenues au cours des expériences I, II et III, et distribution des longueurs céphalothoraciques de quelques-uns des stades C_1 qui en sont issus; $S = 7\text{‰}$ (I) et 1‰ (II, III)

VIDAL, 1980 a, b...). Généralement, une détérioration des conditions de nutrition se traduit par un allongement du développement et/ou par une diminution du poids.

Nos observations ne sont pas entièrement cohérentes avec ce schéma. C'est ainsi que la diminution de la concentration de chlorophylle se traduit par un allongement de la phase nauplienne dans tous les cas, et par une diminution (I-III) ou par une augmentation (III-IV) de la durée des stades copépodites 3 et 4. L'analyse plus détaillée de ces variations, conjointement avec les variations de taille précédemment définies, permet d'avancer une hypothèse selon laquelle la double influence de la nourriture sur la durée et le poids des stades se ferait en deux temps. Une baisse en quantité de la nourriture entraînerait tout d'abord un allongement de la durée des stades. C'est le cas entre les séries I et II pour D_n et entre les séries III et IV pour D_{c3} et D_{c4} . Puis, les conditions de nutrition se maintenant, il y aurait diminution du poids et retour à un développement plus rapide, mais pas nécessairement identique au développement initial. C'est le cas entre les séries I et III. Dans le cadre de cette hypothèse, la situation II des nauplii correspondrait à une phase transitoire dans l'évolution des populations de la station I vers l'état des populations de la station 2, lesquelles caractérisent mieux les populations qui se développent dans les eaux de crue du Comoé à une certaine distance de ce fleuve, puisque ces eaux y sont installées et mélangées aux eaux autochtones depuis plus longtemps. Ceci

est étayé par l'examen des histogrammes de longueur des stades copépodites 3, 4 et 5 aux stations 1 et 2 (fig. 5). Les distributions présentent une faible dispersion à la station 2 et une forte dispersion à la station 1. Les plus grandes dispersions observées à la station 1 traduiraient le mélange des populations autochtones, plus grandes, avec les populations des eaux de crue, plus petites. L'entrée des eaux de crue dans la station 1 se fait de façon significative vers le 27-28 septembre (baisse de la chlorophylle et aspect jaunâtre des eaux).

Notre hypothèse, qui permet d'expliquer les phénomènes constatés lors de nos observations, exprime une influence possible de la nourriture et n'exclut nullement l'intervention d'autres facteurs ($S\text{‰}$, T). On peut estimer qu'elle nuance ou complète, plus qu'elle ne contredit, les observations de VIDAL (1980 a), qui constate systématiquement des variations parallèles de la durée et du poids des stades. En effet, d'une part, la réponse à un changement des conditions de nutrition par variation de la durée des stades seulement, y est présentée comme une étape transitoire vers un état d'équilibre caractérisé par un couple durée-poids différent du couple correspondant à l'état initial. D'autre part elle diversifie les réponses possibles, dans la mesure où l'on admet que la durée et le poids peuvent chacun évoluer de façon non conforme (évolution entre les séries I et III) ou conforme au modèle « normal » (diminution de la durée et augmentation du poids lorsque les conditions de nutrition s'améliorent, ou vice versa). Les données

recueillies dans ce travail, bien que présentant l'avantage de reposer sur un protocole expérimental qui permet de se rapprocher de l'état des populations naturelles, sont cependant trop peu nombreuses ou trop inadaptées au problème soulevé, pour étayer convenablement l'hypothèse proposée.

3.2. Incidence des variations de la durée et du poids des stades sur la croissance

Faute d'observations complètes sur le développement et le poids à la station 2, nous n'examinerons pas en détail la traduction sur le taux ou la loi de croissance, des variations du poids et de la durée des stades observées ici entre les stations 1 et 2 (séries I et III). Toutefois, une analyse peut être faite de façon approximative à partir du schéma de développement et de la courbe longueur-poids relatifs à la station 1 (fig. 2). Cette loi est établie à partir de matériel formolé, mais nous l'appliquerons aux longueurs des individus vivants objet des élevages. Nous calculerons un taux de croissance par stade et un taux de croissance journalier entre les stades copépodites 1 et 5 :

$$\text{taux de croissance par stade} = \frac{I_n W_{c5} - I_n W_{c1}}{4};$$

$$\text{taux de croissance journalier} = \frac{I_n W_{c5} - I_n W_{c1}}{\text{intervalle de temps en jours entre } C_1 \text{ et } C_5}$$

La relation longueur-poids donne pour le stade copépodite 5, 2,34 μg dans la station 1 et 1,60 μg dans la station 2. Le poids du stade copépodite C_1 à la station 2 a été calculé d'après le poids du même stade à la station 1, en élevant au cube la différence de longueur observée, soit 2 %. On obtient ainsi 0,30 μg à la station 2, le poids des copépodites 1 de la station 1 étant égal à 0,32 μg . L'intervalle de temps entre les stades C_1 et C_5 a été calculé d'après l'expression $1/2 (D_{c1} + D_{c5}) + D_{c2} + D_{c3} + D_{c4}$. Il est égal à 3,13 jours à la station 1 (tabl. I, série I). Nous avons pris 85 % de cette valeur pour la station 2, soit 2,66 jours. Ce pourcentage correspond à la diminution des durées des stades copépodites 3 et 4 entre les séries I et III.

Les valeurs ci-dessus donnent des taux de croissance par stade sensiblement différents (0,50 et 0,42), mais des taux de croissance journaliers pratiquement identiques, avec 0,64 $\mu\text{g}/\mu\text{g}/\text{jour}$ à la station 1 et 0,63 μg à la station 2.

Il semblerait ainsi que le taux de croissance journalier ne soit pas affecté par les variations de durée et de poids. Toutefois, de nouvelles observations sont nécessaires pour conclure.

3.3. Schéma de développement ; comparaison avec les données de la littérature

Une caractéristique du développement qui distingue la forme lagunaire d'*Acartia clausi*, d'autres Calanides marins ou d'eau douce, est la brièveté du stade embryonnaire (fig. 7). Cette caractéristique est importante. Elle influe de deux façons opposées sur le taux de natalité d'une population, en diminuant l'effectif des œufs (N_E) par rapport à l'effectif des individus libres jeunes+adultes (N_T), et en augmentant le taux de développement embryonnaire $1/D_e$. C'est en première analyse, ce que montre

l'examen de la formule $b = \frac{1}{D_e} \ln (1 + \frac{N_E}{N_T})$, qui exprime le taux de natalité d'une population stable à structure exponentielle (PALOHEIMO, 1974 ; GRAS et SAINT-JEAN, 1978 a).

De façon générale, le schéma de développement, qui peut être défini par les rapports entre les durées des différents stades, se caractérise par l'inégalité des phases nauplien et copépodite. Le rapport

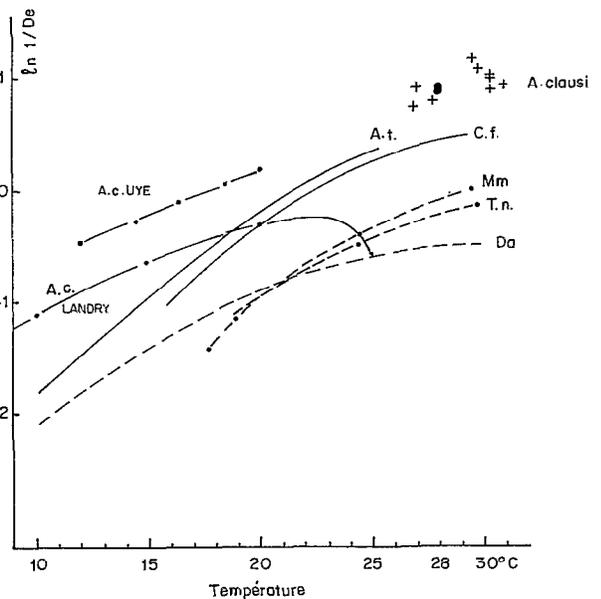


FIG. 7. — Variation du taux de développement embryonnaire avec la température représentée en coordonnées semi-logarithmiques (\log_e), pour quelques espèces marines ou lagunaires (trait plein) et d'eau douce (tirets). ● Valeurs d'*Acartia clausi* relatives au présent travail ; + Valeurs provenant d'autres observations. D.a. = *Daphnia ambigua* ; T.n. = *Thermocyclops neglectus* ; M.m. = *Moina micrura dubia* ; C.f. = *Centropages furcatus* ; A.t. = *Acartia tonsa* ; A.c. = *Acartia clausi*. Références mentionnées dans GRAS et SAINT-JEAN (1976), sauf A.c. UYE. La transformation logarithmique a été adoptée pour des raisons de représentation graphique

D_c/D_n est en effet évalué à 0,88 (1) dans la série III, et à 1,47 dans la série I, valeur biaisée du fait que D_c et D_n ne correspondent pas exactement à la même concentration moyenne de chlorophylle (cf. fig. 3). Seul le premier de ces rapports est compatible avec un développement juvénile isochrone (égalité de tous les stades ; rapport $\frac{D_c}{D_n} = \frac{5}{6} = 0,83$ ou $D_n = 55\%$ de $D_c + D_n$) et il convient de remarquer qu'il correspond aux conditions de nutrition les plus défavorables.

Au niveau de la phase copépodite, on observe un allongement significatif (test F), mais relativement faible, de la durée des deux derniers stades par rapport aux trois premiers. Le rapport $\frac{D_{c4+5}}{D_{c1 \text{ à } 3}} \times \frac{3}{2}$ est ainsi de 1,26 dans la série I, et l'on note des rapports $\frac{D_{c4}}{D_{c3}}$ de 1,33 et de 1,16 dans les séries III et IV (tabl. I).

Nos résultats diffèrent donc quelque peu de ceux de LANDRY (1975) et de UYE (1980), lesquels obtiennent, chez *A. clausi*, un développement plus isochrone, tant au niveau de la phase copépodite qu'au niveau du rapport D_c/D_n (0,9 et 0,8). Malgré tout ces résultats confirment le caractère assez

particulier d'*A. clausi*, qui est en effet un des rares Copépodes où ait été observé un développement à peu près isochrone au niveau de la phase copépodite. Ce caractère particulier est souligné dans la figure 8, où ont été représentés les schémas de développement de quelques espèces, la plupart d'eau douce. On y voit que les développements sont dans l'ensemble hétérochrones, avec stades C_4 et C_5 plus longs.

Une comparaison plus générale des trois observations au niveau des valeurs de D_e et des rapports $\frac{D_p}{D_e}$ (2), montre que la forme lagunaire s'apparente davantage à la forme étudiée par UYE, en ce sens que les deux ont un développement embryonnaire relativement court, et, de ce fait des rapports D_p/D_e plus élevés : respectivement 16,8 (ou 18,4 dans la série III en évaluant D_e par extrapolation à partir de D_{c3+4}) et 16,9, contre 9,1 pour la forme étudiée par LANDRY. Les différences ci-dessus sont visibles sur la figure 7, où la courbe ($I_n 1/D_e$; T) d'*Acartia clausi* LANDRY se trouve décalée vers le bas.

Sur le plan de la croissance, nos observations se rapprochent également de celles de LANDRY (1978), en ce sens que, dans les deux cas, on peut admettre une croissance exponentielle au cours de la phase copépodite. Cette forme de croissance,

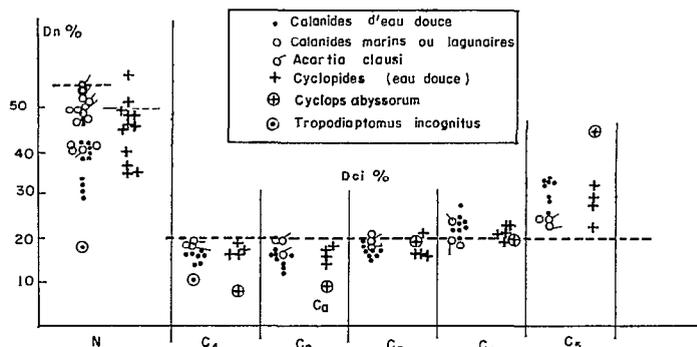


FIG. 8. — Schéma de développement juvénile de quelques Copépodes, traduit par le pourcentage de la durée de la phase nauplienne ($D_n\%$) par rapport à la durée totale du développement, et par le pourcentage de chaque stade copépodite par rapport à la durée de cette phase ($D_{ci}\%$). Les espèces considérées en $D_n\%$ seulement sont : *A. clausi* (UYE) ; *Temora stylifera* (ABOU DEBS ; NASSOGNE) ; *Euterpina acutifrons*, *A. clausi*, *Oithona helgolandica*, *Centropages typicus*, *Ctenocalanus*, *Clausocalanus acicornis* (NASSOGNE) ; *Eurytemora affinis* (HEINLE et FLEMER ; VIJVERBERG) ; *Eudiaptomus gracilis* (ECKSTEIN), *E. graciloides* (BOSSELMAN ; WEGLENSKA) ; *Diaptomus pallidus* (GEILING et CAMPBELL) ; *Mesocyclops leuckarti* (GOPHEN ; VIJVERBERG) ; *Thermocyclops hyalinus* (BURGIS) ; *Cyclops vicinus* (AUVRAY et DUSSART ; SPINDLER ; VIJVERBERG) ; *Euicyclops serrulatus* (AUVRAY et DUSSART) ; *Acanthocyclops robustus* (VIJVERBERG). Les espèces considérées à la fois en $D_n\%$ et en $D_{ci}\%$ sont : *Acartia clausi* (LANDRY et présent travail) ; *Euterpina acutifrons* (NEUNES et PONGOLINI) ; *Tropodiatomus incognitus* et *Thermodiatomus galebi* (GRAS et SAINT-JEAN) ; *Calamoecia lucasi* (GREEN) ; *Eudiaptomus gracilis* (MUNRO ; IVANOVA) ; *E. graciloides* (IVANOVA) ; *E. vulgaris* (JACOBS et BOUWHUIS) ; *Pseudodiatomus hessei* (HART et ALLANSON) ; *Thermocyclops neglectus* et *Mesocyclops leuckarti* (GRAS et SAINT-JEAN) ; *Cyclops vicinus* (MUNRO) ; *Cyclops abyssorum* (WHITEHOUSE et LEWIS) ; *Acanthocyclops viridis* (IVANOVA)

(1) Valeur obtenue, en extrapolant à partir des valeurs D_{c3} et D_{c4} observées.

(2) $\frac{D_c + D_n}{D_e}$

TABLEAU II

Taux de croissance par stade copépodite, taux journalier et par temps D_e , pour quelques Copépodes marins, d'eau saumâtre et d'eau douce

E S P E C E S	Taux de croissance gC			D_e (jours)	Température (salinité)	Références ; remarques
	par stade	journalier	par temps D_e			
<i>Acartia clausi</i> (Jakie's Lagoon ; USA)	ND	3,36 0,21 0,13	0,47 0,40 0,39	1,30 1,91 3,00	20°C 15 10 (26-34‰)	LANDRY, 1978 (valeurs de gC) ; LANDRY, 1975 (valeurs D_e) ; nourriture artificielle à saturation ; taux journaliers identiques pour les phases nauplienne et copépodite.
<i>Acartia clausi hudsonica</i> .. (Bedford Basin ; Can.)	0,45	ND	ND	ND	9-13 (eau de mer)	SEKIGUCHI <i>et al.</i> ; art. valeur se référant au poids des femelles
<i>Acartia clausi galonensis</i> .. (Lagune Ebrié)	0,49	0,63	0,25	0,4	28 (1-7‰)	Présent travail ; nourriture naturelle mode de calcul différent de celui de la figure 3.
<i>Acartia tonsa</i> (Chesapeake Bay ; USA)	~ 0,34	~ 0,35	ND	ND	15	HEINLE, <i>in</i> MILLER <i>et al.</i> ; art. sat. ; d'après figure 7.
<i>Acartia tonsa</i> (Yaquina Bay ; USA)	~ 0,55	~ 0,54	1,14	2,11	21 (25‰)	JOHNSON <i>in</i> MILLER <i>et al.</i> ; art. sat. ; d'après figures 2 et 6.
<i>Calanus helgolandicus</i>	~ 0,68	~ 0,27	ND	ND	15 (eau de mer)	PAPPENHÖFFER ; art. sat. ; d'après les tableaux 5 et 7 ; moyenne des élevages à <i>L. borealis</i> 101 µg.l ⁻¹ et <i>G. splendens</i> .
<i>Temora stylifera</i>	0,52	0,16	ND	ND	16 (eau de mer)	ABOU DEBS ; art. ; d'après tabl. 4.7.1. et 4.7.4.
<i>Foedodivatomus hessei</i> (lac Sibaya ; Afr. Sud)	0,47	0,19	0,45	2,42	23 (eau douce)	HART et ALLANSON : art. sat. D_e à 23°C évalué à partir de la valeur à 19°C d'après la courbe de KROGH ; le poids déduits de la fig.2
<i>Calamoecia lucasi</i> (lac Ototoa ; Nelle Zél.)	0,36	0,05 0,10 0,12	0,18 0,21 0,17	3,25 2,1 1,4	15 20 25 (eau douce)	GREEN ; art. sat. ; calculs dérivés d'une interprétation des données de croissance à 15°C (cf. GRAS et SAINT-JEAN, 1981b).
<i>Tropodiptomus incognitus</i> ..	0,53	0,12	0,18	1,47	30	GRAS et SAINT-JEAN, 1981b ; nat..
<i>Thermodiptomus galabi</i>	0,62	0,41	0,57	1,40	30	
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0,66	1,07	1,02	0,96	30	
<i>Thermocyclops neglectus</i> (lac Tchad)	0,52	0,78	0,79	1,01	30 (eau douce)	
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (lac Kinneret ; Israël)	0,33	0,05 0,13 0,17	0,31 0,18 0,13	6,2 1,4 0,8	15 22 27 (eau douce)	D'après GOPHEN, 1978a (durée de développement, tableau I) et GOPHEN, 1978b (poids, tableau I) ; art..

a priori optimale chez les Copépodes, a été également observée chez *Acartia tonsa* (*in* MILLER *et al.*, 1977), mais aussi chez *Calamoecia lucasi* ainsi que chez deux Cyclopidés, *Mesocyclops leuckarti* et *Thermocyclops neglectus* (*in* GRAS et SAINT-JEAN, 1981 b). Il convient de souligner que ces trois dernières espèces sont des formes d'eau douce et présentent un développement nettement hétérochrone. D'autres lois ont été utilisées chez les Copépodes, notamment la loi puissance, et plus récemment l'équation de Chapman-Richards préconisée par VIDAL (1980 a).

Pour préciser et généraliser les comparaisons, trois sortes de taux relatifs à la phase copépodite, ont été calculés chez quelques espèces, tous impliquant une croissance exponentielle hypothétique (tabl. II) :

— un *taux de croissance par stade*, taux sans dimension qui reflète les différences morphologiques (l'accroissement relatif entre le premier stade et l'adulte) ; il est calculé d'après la relation :

$$gC \text{ par stade} = \frac{\ln W_A - \ln W_{c1}}{5} ; W_A \text{ et } W_{c1}, \text{ poids moyen des adultes et des copépodites 1 ;}$$

— un *taux journalier*, qui prend en compte l'ensemble des paramètres et caractéristiques de croissance, notamment la température :

$$gC \text{ par jour} = gC \text{ par stade} \times \frac{5}{D_c}$$

— un *taux par unité de temps égale à la durée du stade embryonnaire*, unité de temps « biologique » utilisée pour tracer la courbe de croissance, et qui fournit une expression du taux relativement indépendante de la température (cf. p. 154) :

$$gC \text{ par temps } D_e = gC \text{ par jour} \times D_e.$$

Pour diverses raisons (imprécision des évaluations, petit nombre de données...), l'analyse de ces résultats ne peut être que très sommaire.

Les taux par stade sont relativement peu variables, témoignant de la relative homogénéité du groupe des Copépodes. Les minimums sont observés chez *Calamoecia lucasi*, une très petite forme de lac oligotrophe, et, curieusement, chez *A. tonsa* (baie de Chesapeake) et chez *M. leuckarti* (lac Kinnereth). Parmi les Calanides, les *A. clausi* lagunaires possèdent le taux journalier le plus élevé, mais il convient de

noter que le taux d'*A. tonsa* en baie de Yaquina en est voisin, malgré une température inférieure. Les taux des deux Cyclopidés du Tchad à 30 °C sont les plus élevés du lot, que l'on se réfère aux valeurs journalières ou relatives au temps D_e . D'une manière générale l'utilisation du temps D_e comme référence dans les comparaisons, n'est guère concluante. Cette comparaison est en effet biaisée par le fait que les valeurs de D_e des formes d'eau douce sont très supérieures à celles des formes marines ou lagunaires. Seule *A. tonsa* en baie de Yaquina avec une valeur de D_e égale à 2,11 jours, fait exception à cette constatation provisoire, mieux illustrée dans GRAS et SAINT-JEAN (1976). Si l'on excepte cette espèce, on observe un déplacement latéral vers les taux de développement embryonnaire ($1/D_e$) élevés, des lois liant $1/D_e$ et la température, lorsqu'on passe des organismes d'eau douce aux organismes marins (fig. 7). Une correction des temps D_e tenant compte de ce déplacement devrait rendre davantage comparables les différents taux de croissance par temps D_e considérés. Le petit nombre des données considérées ici aussi bien que leur imprécision ne nous ont pas paru justifier un tel travail.

En conclusion, il apparaît que la relative similitude des 2 formes d'*Acartia clausi* sur le plan du développement et de la croissance, permet de considérer

que le schéma de développement de cette espèce durant la phase copépodite est stable, bien qu'il diffère très sensiblement des schémas de la plupart des Copépodes (fig. 8). Cette relative stabilité et l'égalité approximative des stades, sont encore confirmées par des observations partielles réalisées à la station de Mopoyem (fig. 1), où les durées des stades copépodites 2, 3, 4 et 5 ont été évaluées à 0,84 — 0,88 — 0,76 et 0,91 jours à 31 °C. Cette conclusion, et le fait que la croissance au cours de la phase copépodite soit exponentielle, sont intéressants dans la mesure où ils facilitent les calculs de production et l'extrapolation des données expérimentales aux populations naturelles. En outre, le présent travail a permis de proposer une hypothèse de travail sur les modalités d'action de la nourriture sur le taux de développement et le poids. Le problème d'une éventuelle variation régionale ou saisonnière concomitante de ces deux variables, qui affecterait peu ou prou le taux de croissance, a également été soulevé. Peut-être les observations sur le développement réalisées dans d'autres stations et à d'autres époques, permettront-elles de préciser certaines de ces questions.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 16 mars 1983

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABOU DEBS (C.), 1979. — Aspects de la physiologie et de la biologie de *Temora stylifera* DANA (Copépode Calanoïde) : éléments du bilan en carbone et azote et optimisation de la fertilité. Thèse, Paris, 162 p.
- AUVRAY (C.), 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 (C.), 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.
- BOSSELMANN (S.), 1975 a. — Population dynamics of *Eudiaptomus graciloides* in lake Esrom. *Arch. Hydrobiol.*, 75, 3 : 329-346.
- BOSSELMANN (S.), 1975 b. — Production of *Eudiaptomus graciloides* in lake Esrom. *Arch. Hydrobiol.*, 76, 1 : 43-64.
- BOUGIS (P.), 1974. — Écologie du plancton marin. II. Le zooplancton. *Masson et Cie Éd.*, Paris, 200 p.
- BURGIS (M. J.), 1971. — The ecology and production of copepods particularly *Thermocyclops hyalinus*, in the tropical lake George, Uganda. *Freshwat. Biol.*, 1 : 169-192.
- CAUMETTE (P.), PAGANO (M.), SAINT-JEAN (L.), sous presse. — Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries, et du zooplancton dans un milieu stratifié en baie de Biétri (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). Relations trophiques. *Hydrobiologia*.
- DURBIN (G. D.), DURBIN (A. G.), 1978. — Length and weight relationships of *Acartia clausi* from Narrangansett Bay, R. I. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 958-969.
- 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 *Diaptomus pallidus* Herrik. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 2 : 304-307.
- GOPHEN (M.), 1976. — Temperature effects on life span, metabolism, and development time of *Mesocyclops leuckarti*. *Oecologia*, 25 : 271-277.

- GOPHEN (M.), 1978 a. — Errors in the estimation of recruitment of early stages of *Mesocyclops leuckarti* caused by the diurnal periodicity of egg production. *Hydrobiologia*, 57, 1 : 59-64.
- GOPHEN (M.), 1978 b. — The productivity of *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in lake Kinneret (Israel). *Hydrobiologia*, 60, 1 : 17-22.
- 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.), SAINT-JEAN (L.), 1978 a. — Taux de natalité et relations entre les paramètres d'accroissement et d'abondance dans une population à structure d'âge stable : cas d'une population de Cladocères à reproduction par parthénogenèse. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. XII, n° 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.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1981 a. — Durée du développement juvénile de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14, 1 : 39-51.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1981 b. — Croissance en poids de quelques Copépodes planctoniques du lac Tchad. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14 (2) : 135-147.
- GREEN (J. D.), 1976. — Population dynamics and production of the Calanoid Copepod *Calanocoeia lucasi* in a northern New Zealand lake. *Arch. Hydrobiol., suppl.* 50, 4 : 313-400.
- HART (R. C.), ALLANSON (B. R.), 1975. — Preliminary estimates of production by a Calanoid Copepod in subtropical lake Sibaya. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1434-1441.
- HEINLE (D. R.), FLEMER (D. A.), 1975. — Carbon requirements of a population of the estuarine Copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, 31 : 235-247.
- HOLM-HANSEN (D.), LORENZEN (C. J.), HOLMES (R. W.), STRICKLAND (I. D. H.), 1965. — Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 30 : 3-15.
- IVANOVA (M. V.), 1973. — Growth patterns of Copepod Crustaceans. *Gidrobiol. Zh., Kiev*, 9 : 47-54.
- JACOBS (W. M.), BOUWHUIS (A. M. J.), 1979. — The year cycle of *Eudiaptomus vulgaris* (Schmeil 1896) (Copepoda, Calanoida) in a small, acid water body during, 1973, development in the natural habitat and relationships between temperature and duration of development stages. *Hydrobiologia*, 64, 1 : 17-36.
- LANDRY (M. R.), 1975. — The relationships between temperature and the development of life stages of the marine Copepod *Acartia clausi* Giesbr. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 5 : 854-857.
- LANDRY (M. R.), 1978. — Population dynamics and production of a planctonic marine Copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 63, 1 : 77-119.
- MILLER (C. B.), JOHNSON (J. K.), HEINLE (D. R.), 1977. — Growth rule in the marine Copepod genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 2 : 326-335.
- MULLIN (M. M.), BROOKS (E. R.), 1970. — Growth and metabolism of two planctonic, marine Copepods as influenced by temperature and type of food — in: *Marine food chains*. Ed. STEELE, Oliver and Boyd, Edinburgh : 74-95.
- 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.
- NASSOGNE (A.), 1972. — Étude préliminaire sur le rôle du zooplancton dans la constitution et le transfert de la matière organique au sein de la chaîne alimentaire marine en mer Ligure. *Publication EUR 4823 f Luxembourg*, 237 p.
- NEUNES (H. W.), PONGOLINI (G.), 1965. — The breeding of pelagic Copepod *Euter pina aculifrons* (DANA) in the laboratory. *Nature*, 208 : 571-573.
- OMORI (M.), 1970. — Variations in length, weight, respiration rate, and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. In: *Marine food Chains*, Ed. STEELE, Oliver and Boyd, Edinburgh : 113-126.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.), DUFOUR (Ph.), 1979. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. Scient. C.R.O. Abidjan*, 5, 1 : 1-60.
- PAFFENHÖFFER (G. A.), 1976. — Feeding, growth, and food conversion of the marine planktonic Copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 1 : 39-50.
- PALOHEIMO (J. E.), 1974. — Calculation of instantaneous birth rate. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 4 : 692-694.
- RAHM (V.), 1964. — Zur oekologie des zooplanktons der Lagune Ébrié (Elfenbeinküste). *Acta tropica*, 21, 1 : 1-47.
- REPELIN (R.), sous presse. — Le zooplancton dans le système lagunaire ivoirien. Variations saisonnières et cycles nyctéméraux en lagune Ébrié. *Arch. Scient. C.R.O. Abidjan*.
- SEKIGUCHI (H.), MC LAREN (I. A.), CORKETT (C. J.), 1980. — Relationships between growth rate and egg production in the Copepod *Acartia clausi hudsonica*. *Mar. Biol.*, 58 : 133-138.
- 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.

- UYE (I. S.), 1980. — Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steueri*. II. Isochronal larval development at various temperature. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 27, 1 : 11-18.
- VIDAL (J.), 1980 a. — Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.* *Mar. Biol.*, 56 : 111-134.
- VIDAL (J.), 1980 b. — Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.* *Mar. Biol.*, 56 : 135-146.
- VIJVERBERG (J.), 1980. — Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepods from Tjeukemeer, The Netherlands. *Freshw. Biol.*, 10 : 317-340.
- 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.