

BIOLOGIE DES CRUSTACÉS DU LAC TCHAD

I. DURÉES DE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE : PREMIERS RÉSULTATS

par R. GRAS* et L. SAINT-JEAN*

RÉSUMÉ

La durée du développement embryonnaire (De) et post-embryonnaire (Dj) des principales espèces de Cladocères et de Copépodes planctoniques du lac Tchad a été déterminée en laboratoire à 24-25 et 29-30 ° C.

De peut être considéré comme une fonction linéaire de la température au moins entre 24 et 30 ° C chez la plupart de ces espèces. Cette fonction cesse d'être linéaire au-dessus de 25-26 ° C chez Bosmina longirostris et Daphnia longispina, De atteignant sa valeur minimum vers 30 ° C. Les variations les plus fortes avec la température ont lieu pour Moina micrura, Diaphanosoma excisum, Ceriodaphnia cornuta et les 4 espèces de Copépodes.

SUMMARY

The duration of the embryonic (De) and juvenil (Dj) development have been stated at 24-25 ° C for the principal Cladocera and Copepoda planctonic species living in Lake Chad.

De may be considered as a linear function of temperature between 24 and 30 ° C for most of them. On the other hand, the function is no more linear above 25-26 ° C for Bosmina longirostris and Daphnia longispina ; for both species, De is minimum at about 30 ° C. The greatest variations with temperature take place for Moina micrura, Diaphanosoma excisum, Ceriodaphnia cornuta and the different species of Copepoda.

INTRODUCTION

D'après les données recueillies au cours de la période allant de juin 1964 à mai 1965 (GRAS et al., 1967), il apparaît que le zooplancton de la région sud du lac Tchad est principalement constitué de trois espèces de Cyclopidés (*Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops neglectus*, *Thermocyclops incisus circusi*), d'une espèce de Diaptomides (*Tropodiaptomus incognitus*), et de huit espèces de Cladocères (*Diaphanosoma excisum*, *Ceriodaphnia affinis*, *C. cornuta*, *Daphnia barbata*, *D. lon-*

* Centre O.R.S.T.O.M., B. P. 65, Fort-Lamy (Tchad).

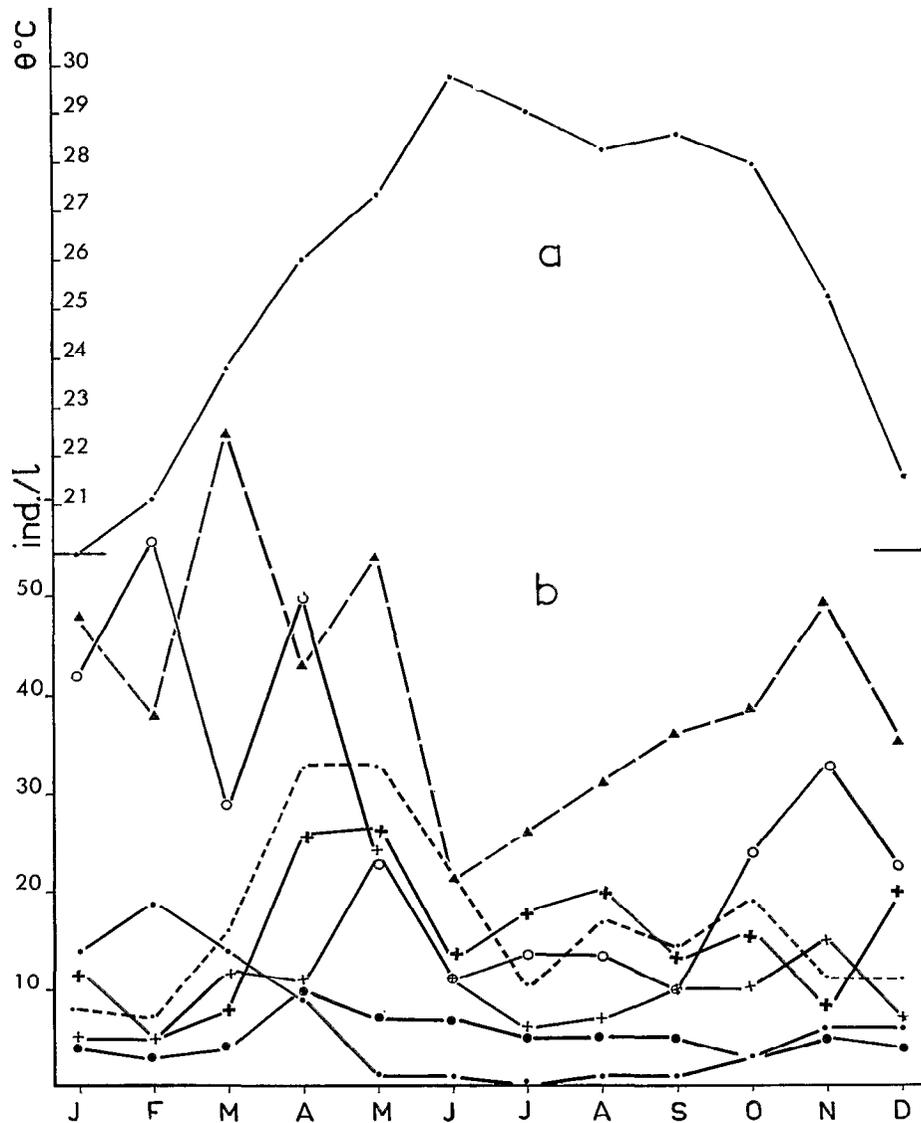


Fig. 1. — Variations de la température minimale de l'eau de surface et fluctuations numériques moyennes des espèces du zooplancton du lac Tehad, de juillet 1964 à juin 1965 (d'après GRAS *et al.*, 1967).

○ *Bosmina longirostris*; . *Daphnia* (les trois espèces);
 + *Diaphanosoma excisum*; + *Ceriodaphnia* (deux espèces);
 ● *Moina micrura*; ▲ Cyclopides (adultes + copépodites);
 --- Diaptomides (adultes + copépodites).

gispina, *D. lumholtzi*, *Moina micrura* (1), *Bosmina longirostris pellucida*). Les Rotifères, qui ne constituent que 15 % en nombre de l'ensemble du zooplancton et de l'ordre de 0,1 à 0,2 % en biomasse (contre 62 % pour les Copépodes, nauplies incluses, et 23 % pour les Cladocères), n'ont pas été considérés ici.

Les fluctuations numériques de ces espèces au cours d'un cycle annuel (fig. 1b), montrent qu'aucune n'est négligeable.

(1) Présente sous sa forme *dubia* vraisemblablement.

Les présentes observations effectuées à Bol, dans la zone de l'archipel nord-est du lac Tchad, en saison chaude (août 1968) et en saison froide (janvier 1969), sont destinées à permettre l'étude ultérieure de la dynamique des populations de Crustacés planctoniques responsables de la production secondaire, qui seuls seront considérés ici. Elles ont porté sur les durées de développement embryonnaire et postembryonnaire des espèces présentes dans cette région aux époques considérées. Les symboles *De* et *Dj* que nous avons retenus pour les désigner sont les plus communément utilisés. *De* correspond au temps écoulé depuis la ponte des œufs dans la poche incubatrice des Cladocères ou les sacs ovigères des Copépodes, jusqu'à la libération des jeunes. *Dj* est le temps écoulé depuis l'éclosion des œufs jusqu'à la première ponte chez les Cladocères, jusqu'à la mue séparant les stades C_5 et C_6 chez les Copépodes.

1. MÉTHODES D'ÉLEVAGE

Aussitôt après leur prélèvement dans le lac, les femelles parthénogénétiques de Cladocères (1), sont isolées et placées dans de petites coupelles contenant environ 15 ml du milieu d'élevage et couvertes d'une plaque de verre. De même, nous avons fait débiter les élevages de Cyclopidés par une femelle, ovigère ou sur le point de pondre (glandes génitales noirâtres). Chez les femelles de ce groupe, un seul accouplement permet la fécondation des œufs de plusieurs pontes successives. On admet qu'il n'en est pas de même chez les Diaptomides où la présence du mâle semble indispensable à une ponte continue. En conséquence, nous avons introduit un mâle dans chaque récipient contenant une femelle de *Tropodiptomus incognitus*, ovigère ou non.

Le milieu d'élevage est constitué d'eau du lac prélevée au large et filtrée sur un filet de nylon blutex de 65μ de vide de maille, qui retient tous les Rotifères et les différents stades des Crustacés du plancton, laissant par contre passer la plus grande partie des algues consommables par le zooplancton. Afin notamment d'assurer une bonne nutrition des formes filtreuses nous avons totalement renouvelé ce milieu matin et soir, après égalisation de la température de l'eau avec celle du laboratoire. La nourriture des Cyclopidés prédateurs était constituée de femelles de *Moina micrura* (2) (3 à 4 par individu).

Que ce soit en saison chaude ou en saison fraîche, les variations journalières de la température de l'air ambiant mesurée toutes les heures à l'emplacement des élevages, n'ont jamais dépassé 2°C ($1,5^\circ\text{C}$ en moyenne). Compte tenu du petit volume des différents milieux d'élevage, et des faibles écarts de température constatés, nous pouvons ainsi admettre que la température à laquelle sont soumis œufs et jeunes est déterminée avec une précision suffisante.

Les individus ont été examinés toutes les heures à l'aide d'un microscope stéréoscopique. Cependant, le contrôle des élevages destinés à la détermination des durées du stade nauplius des Cyclopidés, et des derniers stades copépodites chez les Cyclopidés et *Tropodiptomus incognitus*, n'a été effectué que deux fois par jour (matin et soir), en raison des durées de développement des espèces ici considérées.

En raison de l'effet possible des conditions de nutrition en laboratoire sur *De*, les femelles n'ont été gardées en élevage que pendant un temps maximum de l'ordre de trois fois la valeur

(1) La reproduction par parthénogénèse est pratiquement le seul mode de reproduction des Cladocères dans le lac Tchad.

(2) Il ressort de l'examen du contenu intestinal de quelques individus de *M. leuckarti*, que cette espèce deviendrait carnivore dès le stade C_4 au moins. Le régime alimentaire de *Th. neglectus*, probablement mixte (*Anabaena*+zooplancton), n'est pas entièrement précisé. De jeunes *M. micrura* ont donc été fournies aux Copépodites dès le stade C_4 .

de D_e (temps séparant deux pontes successives). Certaines valeurs de D_e se rapportent néanmoins aux premiers jeunes nés des mères isolées ; c'est le cas pour *Moina micrura* notamment.

Tous ces élevages ont été maintenus à l'obscurité, à l'exception des périodes d'observation (vingt minutes environ toutes les heures), et de changement du milieu d'élevage (deux heures matin et soir). Bien que la durée totale d'éclairage corresponde approximativement à la durée du jour à cette latitude (11 h 30 en décembre et 12 h 30 en juin), il n'est pas possible de considérer comme naturelles les conditions expérimentales en ce qui concerne ce facteur.

2. DISCUSSION SUR LES FACTEURS INFLUENÇANT D_e ET D_j

La plupart des travaux traitant des développements embryonnaire et post-embryonnaire des Rotifères et des Crustacés planctoniques d'eau douce, analysent la seule influence du *facteur thermique* sur les durées de ceux-ci, les autres facteurs étant négligés. Nous avons donc déterminé pour chaque valeur de D_e et de D_j la température moyenne à laquelle étaient soumis les œufs ou les jeunes pendant la durée de leur développement. Cette température a été estimée en calculant la moyenne arithmétique des températures observées toutes les heures durant cette période.

Les travaux destinés à déterminer l'influence éventuelle des conditions de *nourriture* de la mère sur D_e sont pratiquement inexistantes à notre connaissance. Ce facteur est probablement sans influence notable chez la plupart des Cladocères. Cependant, il semble qu'il n'en soit pas de même dans le cas de *Moina micrura* ; chez les espèces de ce genre, la mère apporte en effet à l'embryon, par l'intermédiaire d'une sorte de placenta, une fraction des substances nécessaires à son développement complet (GOULDEN, 1966).

En ce qui concerne les valeurs de D_j , HALL (1964) et PEČEN (HILLBRICHT-ILKOWSKA *et al.*, 1967), estiment que les conditions de nutrition ne sont généralement pas déterminantes chez les Cladocères, au-dessus d'un certain seuil de concentration de la nourriture disponible. Par contre, si le facteur essentiel reste toujours la température, les durées du développement des nauplies (D_n) et des 5 stades copépodites (D_c) des Cyclopidés et Diaptomides étudiés par SUSKINA décroissent avec l'augmentation de la quantité de nourriture offerte, aux différentes températures d'observation (HILLBRICHT-ILKOWSKA *et al.*, 1967).

Au cours de la présente étude, la concentration des sources de nourriture indispensables à chacun des stades des Crustacés observés, n'était pas connue. Si l'on compare cependant le nombre des œufs présents dans la poche incubatrice des femelles de Cladocères (indice de l'état nutritionnel des individus selon HUTCHINSON (1967)) en milieu naturel et dans les récipients d'élevage, nous pouvons considérer les conditions d'élevage comme équivalentes à celles du milieu naturel. Il est même possible que ces conditions aient été telles qu'elles aient provoqué une accélération du développement des jeunes par rapport à sa durée dans le milieu naturel à ces périodes, si ce développement n'a pas été perturbé par ailleurs. Nous pensons ainsi que les valeurs de D_j obtenues doivent être considérées comme des valeurs, sinon minimales, du moins inférieures à celles existant dans la nature aux températures et époques considérées.

D'autre part, AUVRAY et DUSSART (1966) ont mis en évidence l'influence du facteur *photo-période* sur la durée du développement juvénile de deux espèces de Cyclopidés.

Parmi les facteurs expérimentaux susceptibles de ralentir ou d'arrêter le développement des jeunes en particulier, l'un est lié au comportement des bosmines (*B. longirostris*) et des jeunes daphnies. Celles-ci manifestent un phototactisme négatif, montent vers la surface à chacune des observations au microscope stéréoscopique (éclairage diascopique) et se trouvent alors fréquemment retenues à la surface de l'eau par la tension superficielle ; il est alors souvent difficile de les replonger dans le milieu.

Un autre facteur a pour cause la prolifération de champignons microscopiques qui forment parfois, dans le milieu et sur les parois du récipient, un feutrage, dans lequel viennent s'empêtrer nauplies, daphnies et bosmines. Nous avons également noté le développement de tels filaments sur les individus eux-mêmes, en particulier sur les stades C₄ et C₅ de *T. incognitus*, aboutissant parfois à leur paralysie puis à la mort si la mue n'intervient à temps. Celle-ci peut être perturbée elle-même par la présence de ces filaments.

Dans le cas des nauplies de Cyclopidés, nous n'avons pu obtenir la métamorphose de quelques-unes d'entre elles qu'en janvier : en août, nous avons dû réduire la fréquence de changement de milieu et la prolifération consécutive des champignons a gêné la nutrition des organismes voire leurs mues. En janvier par contre, le plus grand nombre de changements de milieu effectués a freiné cette prolifération et a permis une nutrition satisfaisante des nauplies et le développement normal de certaines d'entre elles.

Nous mentionnerons également ici la présence de champignons, parasites des œufs de *T. incognitus* et de *Th. incisus circusi*, entraînant la « digestion » totale de ceux-ci. L'importance de ce phénomène, du fait qu'il affecte également les populations naturelles, ne doit pas être sous-estimée.

3. MODE DE REPRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Si les données de SUSKINA et PEČEN (HILLBRICHT-ILKOWSKA et al., 1967) relatives aux durées de développement de quelques espèces de Cladocères montrent, après transformation, que les valeurs de $1/De$ et $1/Dj$ en fonction de la température se distribuent apparemment sur une courbe, par contre une relation linéaire existe entre $1/De$ et la température chez les Rotifères entre 7 et 18 °C (EDMONDSON, 1965). Les données publiées par EDMONDSON et al. (1962), basées sur les travaux d'ELSTER et d'EICHHORN, montrent que $1/De$ et température (θ) sont liés par une relation relativement linéaire chez deux espèces de Diptomides ; par contre, chez *Mixodiptomus laciniatus*, cette relation n'est pas du même type. Dans le cas de *Daphnia galeata mendotae* les valeurs de $1/De$ se situent sur une courbe d'allure sigmoïde (HALL, 1964). Entre 13 et 22 °C, $1/De$ est toutefois approximativement une fonction linéaire de θ , de la forme $1/De = 0,032 \theta - 0,25$ (fig. 2).

Il est probable que ce dernier type de variation de $1/De$ en fonction de la température caractérise bon nombre d'espèces, avec un décalage de la portion approximativement linéaire de la courbe vers les basses températures pour les espèces de régions plus froides, vers les températures plus élevées pour les formes de régions chaudes. Nous avons donc considéré, en attendant toutefois de les préciser, que les variations de $1/De$ entre nos températures d'observations étaient une fonction linéaire de θ , et nous les avons représentées graphiquement par des droites. Nous estimons qu'une telle relation linéaire existe réellement entre 22 et 30 °C (1) pour la majeure partie de nos espèces.

Ces droites sont *calculées* ; elles passent par le point moyen de chaque groupe de valeurs de $1/De$, l'un correspondant au mois d'août et l'autre au mois de janvier. Leurs équations ont été établies à l'aide de la formule

$$\frac{y-y_1}{x-x_1} = \frac{y-y_2}{x-x_2}, \quad x \text{ étant mis pour } \theta ; y \text{ pour } 1/De ; x_1, x_2, y_1 \text{ et } y_2 \text{ pour les coordonnées des}$$

points moyens. Le nombre relativement petit de valeurs d'observations obtenues et leur distribution ne nous ont pas autorisé à déterminer l'équation de la droite de régression de $1/De$ en θ . Les valeurs de $1/De$ sont indiquées à 0,01 près, et celles de θ à 0,5 °C près.

(1) A noter que la température des eaux du lac varie au cours de l'année entre 20 et 30 °C (fig. 1a) et qu'il ne se produit jamais de stratification thermique importante et durable.

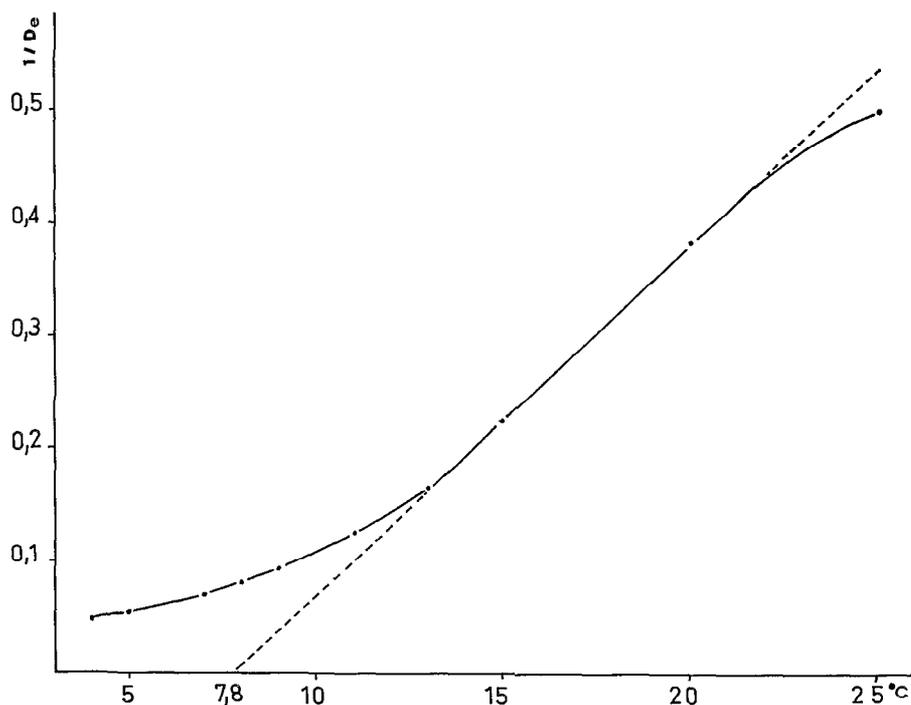


Fig. 2. — Variations de $1/De$ en fonction de la température chez *Daphnia galeata mendotae* (d'après HALL, 1964)

D'après les travaux de SUSKINA et PEČEN (*op. cité*), le rapport Dj/De est approximativement constant et indépendant de la température chez les espèces de Cladocères étudiées par ces auteurs. Il est d'environ 2,9 pour *Daphnia*, 2,0 pour *Diaphanosoma* et *Bosmina*. HALL trouve également un rapport constant, égal à 3,0, pour l'espèce qu'il a étudiée. Aucun de ces auteurs n'apporte cependant de précision sur ce que devient ce rapport lorsqu'un facteur autre que la température (par exemple les conditions de nutrition des jeunes) intervient.

La construction des droites permettant le calcul de Dj par interpolation aux différentes températures chez les Cladocères est basée sur l'hypothèse de la constance du rapport Dj/De . Ces droites passent d'une part, par les points $1/Djm$, θ_m calculés en prenant la moyenne arithmétique de la totalité ou de groupes de valeurs de $1/Dj$ de janvier et d'août de l'espèce considérée (fig. 7a et 7c) et d'autre part, par le point d'intersection de la droite $1/De$, θ , de la même espèce avec l'axe des abscisses.

Pour chacune de ces droites, à la valeur de θ_m correspond une valeur de $1/De$, $1/De_m$ déterminée graphiquement d'après la courbe $1/De = f(\theta)$ relative à l'espèce considérée. Les rapports Dj/De sont calculés à partir des valeurs de Djm et De_m .

Nous pensons que les droites $(1/De, \theta)$ et $(1/Dj, \theta)$ ainsi déterminées rendent possible l'évaluation de De et Dj entre 24 et 30 °C, avec une approximation suffisante et pour la plupart des espèces de Cladocères, étant donné la précision de la détermination de ces valeurs (± 1 heure) et de leurs variations d'un individu à l'autre au sein de la même espèce.

4. RÉSULTATS

Les caractéristiques du développement post-embryonnaire des Cladocères et des Copépodes sont connues, et nous avons défini les limites des valeurs de *De* et *Dj* déterminées pour les espèces considérées au chapitre I dans les conditions de milieu du Tchad (tableau I).

TABLEAU I

Équations des droites correspondant aux variations de $1/De$ en fonction de la température ; durées moyennes de développement embryonnaire à 22, 25 et 30 °C ; rapports Dj/De , pour les différentes espèces (1).

Espèces	$1/De$ (jours) = f (θ)	De (Heures)			Dj/De**
		22°	25°	30°	
<i>Diaphanosoma excisum</i>	0,068 θ—1,02	49	35	23,5	2,2
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	0,055 θ—0,65	43	33	24	1,89
<i>Ceriodaphnia affinis</i>				29	1,8-2,5
<i>Moina micrura</i>	0,065 θ—0,91	46	34	23	0,97-1,45
<i>Daphnia barbata</i>	0,034 θ—0,28	51	42	32	2,25-3,0-3,8
<i>Daphnia longispina</i>	0,016 θ+0,15	48	44	38	3,5
	*0,033 θ—0,265	52	43	32	
<i>Daphnia lumholzi</i>	0,027 θ—0,15	54	45	36	2,1-2,67
	*0,031 θ—0,25	56	46	35	
<i>Bosmina longirostris</i>	0,026 θ+0,01	42	37	31	2,65
	*0,039 θ—0,31	44	36	28	
<i>Tropodiatomus incognitus</i>	0,041 θ—0,54	67	49	35	13 à 17
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0,065 θ—1,00	56	38	25	} = 20
<i>Thermocyclops neglectus</i>	0,048 θ—0,57	49	37	27,5	
<i>Th. incisus circusi</i>	0,042 θ—0,45	51	40	29,5	

Soulignons cependant que, si l'acquisition de la maturité sexuelle, qui s'accompagne de modifications morphologiques, est facile à préciser chez les Copépodes, il n'en va pas de même, pour les Cladocères. Cette maturité ne peut être mise en évidence qu'*a posteriori* chez ces derniers, lorsque les gonades ont produit les premiers œufs. Le stade au cours duquel s'élaborent pour la première fois ces œufs est appelé en général stade adolescent. Il se termine par une nouvelle mue suivie immédiatement de la ponte des œufs dans la poche incubatrice. Le développement de ces œufs entraîne une déformation de la carapace dans sa région dorsale, qui permet généralement d'identifier les adultes non ovigères dans une population. La première ponte est donc le critère le plus commode pour déterminer le moment où le jeune devient adulte. Les durées de développement post-embryonnaire des Copépodes femelles et des Cladocères ne sont donc pas équivalentes. Pour l'être, il faudrait prendre en considération chez les Copépodes femelles le temps écoulé entre la naissance des nauplies et la première ponte.

(1) Les équations mentionnées avec un astérisque correspondent à la partie rectiligne des courbes en pointillés sur les figures 4b, 4c et 4d. Les valeurs de *De* à 22 °C ont été calculées par extrapolation. En caractères gras : valeurs de *De* que nous considérons comme très improbables.

** *Dj* chez les Cladocères est mis pour *Dp* chez les Copépodes.

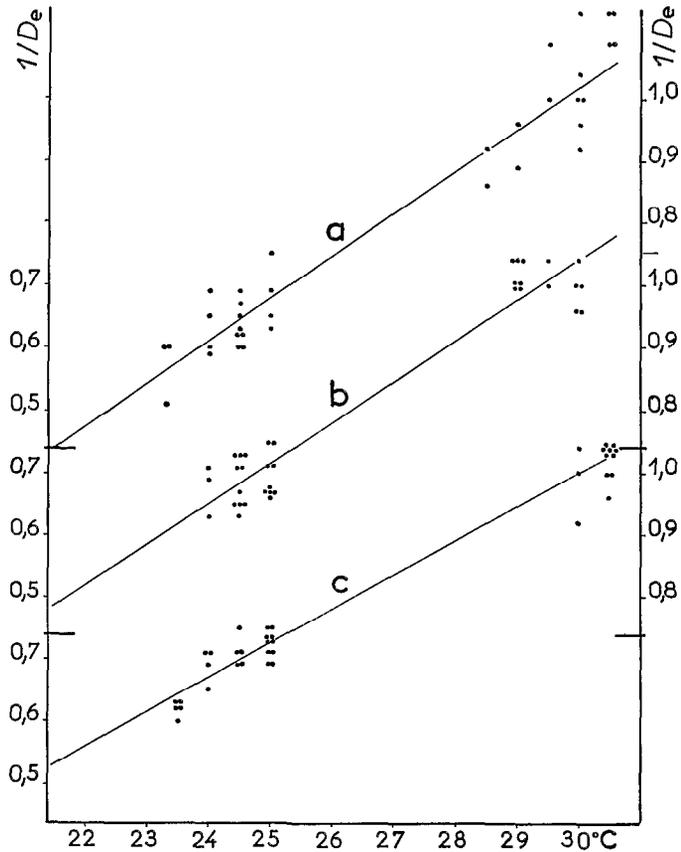


Fig. 3. — Variations de $1/De$ en fonction de la température chez :
 a) *Diaphanosoma excisum* ;
 b) *Moina micrura* ;
 c) *Ceriodaphnia cornuta*.

4.1. Développement embryonnaire.

4.1.1. CLADOCÈRES.

Ordinairement la libération des jeunes par la mère intervient peu de temps avant la mue et la ponte qui la suit immédiatement. C'est par exemple le cas de *D. galeata mendotae* (HALL, 1964). Il n'en est pas de même notamment pour les *D. magna* étudiées par GREEN (1956), chez lesquelles la mue et la ponte ont lieu quelques heures après la libération des jeunes.

Nous avons estimé à 20 minutes environ le temps séparant généralement libération des jeunes et ponte de nouveaux œufs chez *D. excisum*, *C. cornuta*, *C. affinis* et *M. micrura*. Cet intervalle de temps, variable selon les individus est toujours supérieur dans le cas des autres espèces considérées : 1 h en moyenne pour *D. longispina* et *D. lumholtzi*, 3 h chez *D. barbata* et 4 h chez *B. longirostris*. La raison de cet asynchronisme entre la libération des jeunes et la mue et son déterminisme ne nous sont pas connus. Il est possible que ce phénomène, s'il est conséquent, entraîne une modification importante de la structure des populations considérées.

Les valeurs de De obtenues pour une même température peuvent être fort différentes selon les individus. Les écarts constatés sont parfois assez élevés : 5 h (entre 21 et 26 h) à 30 °C chez *D. excisum*, par exemple, et 7 h (entre 36 h et 43 h) à 24 °C chez *B. longirostris* (fig. 3a et 4d). S'il n'est pas exclu que ces écarts correspondent pour la plupart ou partiellement à des durées

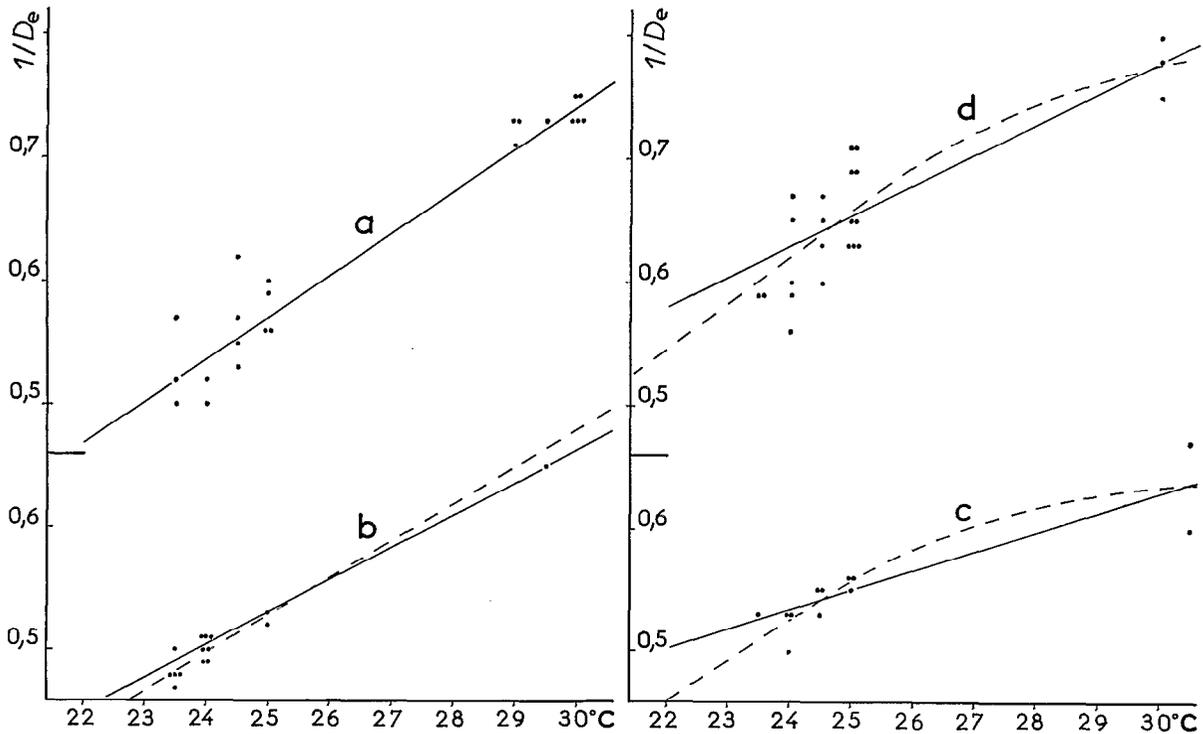


Fig. 4. — Variations de $1/De$ en fonction de la température chez :

- a) *Daphnia barbata*;
- b) *Daphnia lumholtzi*;
- c) *Daphnia longispina*;
- d) *Bosmina longirostris*.

de développement effectivement différentes, il est possible qu'ils proviennent dans certains cas d'une rétention anormale des embryons complètement développés dans la poche incubatrice de la mère.

Les pentes des droites calculées (comprises entre 0,027 et 0,068) et la distribution des valeurs de De en janvier et en août nous permettent de considérer qu'une relation linéaire existe réellement entre θ et $1/De$ de 24 à 30°C et sans doute jusqu'à 22°C chez *D. excisum*, *M. micrura*, *C. cornuta* (fig. 3), *D. barbata* et *D. lumholtzi* (fig. 4).

L'équation de la droite calculée pour *D. lumholtzi* ne traduit pas les variations réelles de celles-ci en fonction de θ dans l'intervalle de températures considéré en raison, en particulier, de la distribution des valeurs de De en janvier. Nous avons donc figuré en pointillé une droite plus probable, dont l'équation serait $1/De = 0,031 \theta - 0,25$ (fig. 4b). Cette équation a été calculée en considérant d'une part le point moyen θ_m , $1/De_m$ de janvier, et d'autre part une valeur de θ pour $1/De = 0$, égale à celle de *D. barbata* (8°C). Il en sera de même dans le cas de *D. longispina*.

D. barbata, prise comme référence pour les trois espèces de daphnies, et par ailleurs la plus abondante d'entre elles dans le lac Tchad, présente une variation de $1/De$ en fonction de θ entre 24 et 30°C voisine de celle de l'espèce du lac Michigan étudiée par HALL entre 13 et 23°C (fig. 2).

Les durées de développement des œufs à 22°C sont également très proches : 51 h pour la première, 53 h chez la seconde. Il paraît bien y avoir un décalage vers le haut de l'intervalle des températures pour lesquelles $1/De$ est une fonction linéaire de θ pour *D. barbata* (cf. chapitre 3 § 2).

La distribution des valeurs de $1/De$ en janvier chez *B. longirostris* et *D. longispina* (fig. 4), et en outre les pentes particulièrement faibles des droites calculées, nous montrent que les droites calculées pour ces deux espèces ne traduisent probablement pas les variations réelles de De avec la température entre 22 et 30 °C. Nous avons tracé, à côté de ces droites les courbes probables dont la pente de la portion approximativement linéaire est nettement supérieure. Ces courbes théoriques s'infléchiraient vers 25 °C chez *D. longispina* et vers 26 °C dans le cas de *B. longirostris*, la valeur limite de De étant atteinte au voisinage de 30 °C pour les deux espèces. Nous avons déjà mentionné les résultats obtenus par HALL à propos de *D. galeata mendotae*, qui montrent cet infléchissement vers 22 °C ; BROWN a observé le même phénomène en ce qui concerne la durée totale du développement ($De+Dj$) de *D. magna* et *D. laevis* au-delà de 25 °C (HUTCHINSON, 1967).

En dehors des travaux de GAUTHIER (1954) sur des *M. micrura* provenant de mares temporaires du Sénégal, il n'existe à notre connaissance, aucune étude portant sur les durées de développement d'espèces de zone tropicale. Les valeurs que donne cet auteur sont inférieures aux nôtres vers 25 °C ($De \simeq 25$ h) et il ne constate guère de diminution de De au-dessus de cette température. Nous considérons que De , au moins en eaux pérennes, pourrait diminuer jusqu'à 35 °C (18 h). Les résultats de BROWN (in HUTCHINSON, 1967), obtenus sur *M. macrocopa*, forme estivale de zone tempérée ($De+Dj = 1,6$ jours à 35 °C), confirment cette assertion.

En ce qui concerne la durée de vie et la production potentielle de jeunes pour les Cladocères que nous avons étudiés, nous n'avons pas encore d'observations précises. La seule qui nous permette d'avoir une idée des caractéristiques de nos populations à ce sujet concerne une femelle ovigère de *C. cornuta*, qui, ayant été observée 19 jours durant à 24 °C, a donné naissance à 64 jeunes en 13 pontes successives.

4.1.2. COPÉPODES.

A l'inverse des Cladocères chez lesquels la ponte s'est révélée pratiquement continue, $D'e(1)$ s'est montré systématiquement supérieur à De chez les quatre espèces de Copépodes étudiées (tableau II).

TABLEAU II
Durées interpontes ($D'e$) pour différentes espèces de Copépodes en janvier et août.

Espèces	janvier (24-25 °C)		août (29-30 °C)	
	$D'e$ (heures)	$D'e/De$	$D'e$ (heures)	$D'e/De$
<i>T. incognitus</i>	99 (63-109)	$\simeq 2$	53 (46-77)	$\simeq 1,5$
<i>M. leuckarti</i>	57 (47-64)	$\simeq 1,5$	38 (30-44)	$\simeq 1,5$
<i>Th. neglectus</i>	62 (44-86)	$\simeq 1,5$	54 (41 ; 46 ; 76)	$\simeq 2,0$
<i>Th. incisus circusi</i>	90 (73-109)	$\simeq 2,2$	72 (45-95)	$\simeq 2,4$

L'influence simultanée de nombreux facteurs tels que la température, l'état physiologique et nutritionnel, l'âge des femelles, peut expliquer la forte dispersion des valeurs de $D'e$ observées, valeurs qui peuvent être considérées comme un échantillonnage de $D'e$ représentatif de la population.

(1) Les valeurs de $D'e$ données ci-dessus ne correspondent qu'à un petit nombre d'observations, les femelles n'ayant été gardées le plus souvent que le temps nécessaire à l'obtention des durées de développement embryonnaire. Cela donne un caractère provisoire aux remarques qu'elles appellent.

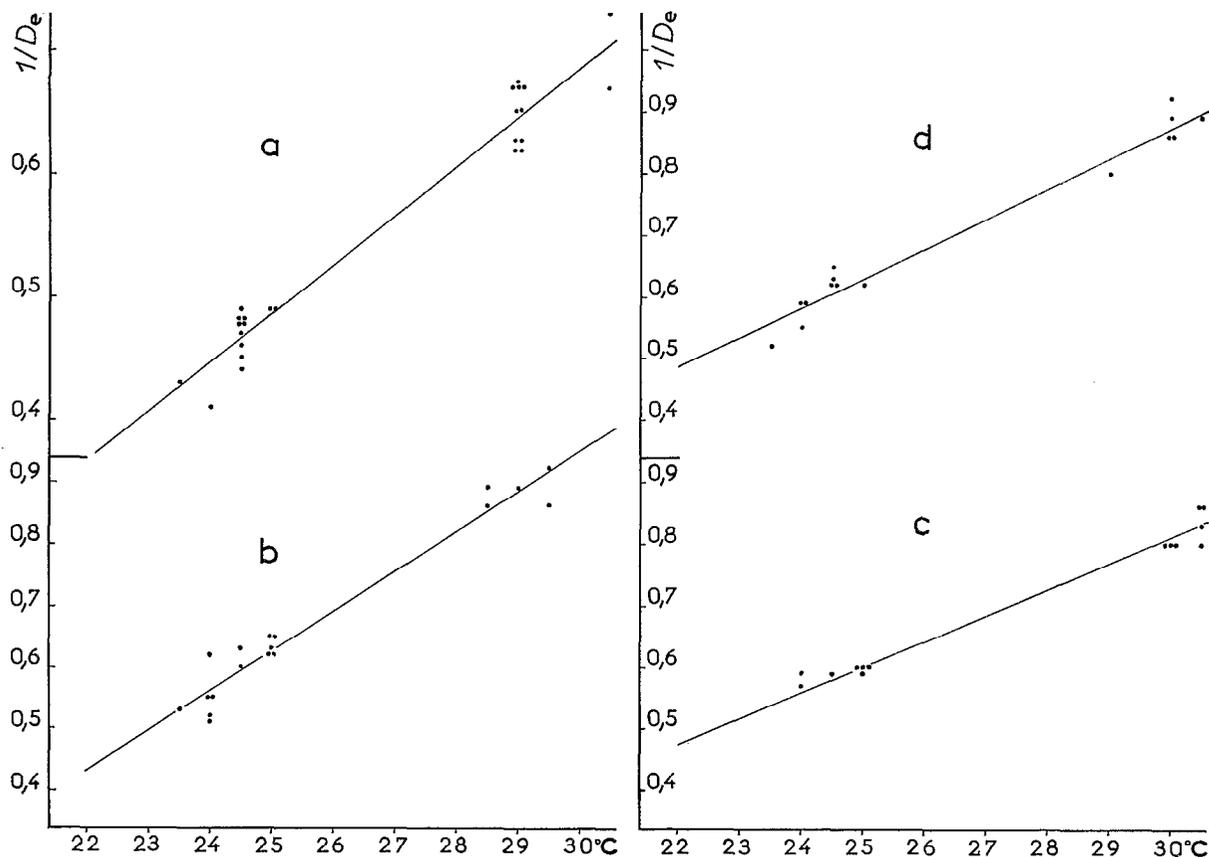


Fig. 5. — Variations de $1/D_e$ en fonction de la température chez :

- a) *Tropodiatomus incognitus*;
- b) *Mesocyclops leuckarti*;
- c) *Thermocyclops incisus circusi*;
- d) *Thermocyclops neglectus*.

L'éclosion des œufs tant chez les Cyclopidés que chez les Diaptomidés se fait généralement en moins d'une heure.

La dispersion des valeurs de D_e en janvier et en août et la pente relativement élevée des droites calculées (de 0,042 à 0,065) (fig. 5 et tableau I), nous montrent que $1/D_e$ et la température sont liés par une relation approximativement linéaire dans l'intervalle des températures d'observation.

4.2. Développement post-embryonnaire.

4.2.1. GLADOCÈRES.

A l'exception de *D. excisum* et de *C. cornuta* ainsi que de *B. longistrotris*, *D. longispina* et *C. affinis*, pour lesquelles les données sont insuffisantes ou disparates, il semble que l'état adulte (déterminé par la première ponte) soit atteint après un nombre différent de stades pré-adultes chez les individus des espèces considérées.

C'est notamment le cas de *D. barbata* (fig. 6a). En effet, la répartition en trois groupes des individus, en fonction des valeurs de $1/D_j$, que l'on peut distinguer en janvier chez cette espèce,

et la valeur des écarts entre les points moyens de ces groupes, sont très vraisemblablement la conséquence de ce phénomène. D'autre part, comme chez *D. galeata mendotae* pour laquelle le nombre de stades pré-adultes a été évalué à 5 (HALL, 1964), le rapport D_j/D_e y est de 3,0 pour un groupe d'individus.

Nous pouvons admettre par analogie que les trois groupes ci-dessus définis correspondent à des individus commençant à pondre après 4, 5 et 6 stades pré-adultes. Le rapport D_j/D_e de 1,6 constaté chez un seul individu, de très petite taille par ailleurs, montre que ce développement juvénile pourrait être encore réduit d'un stade.

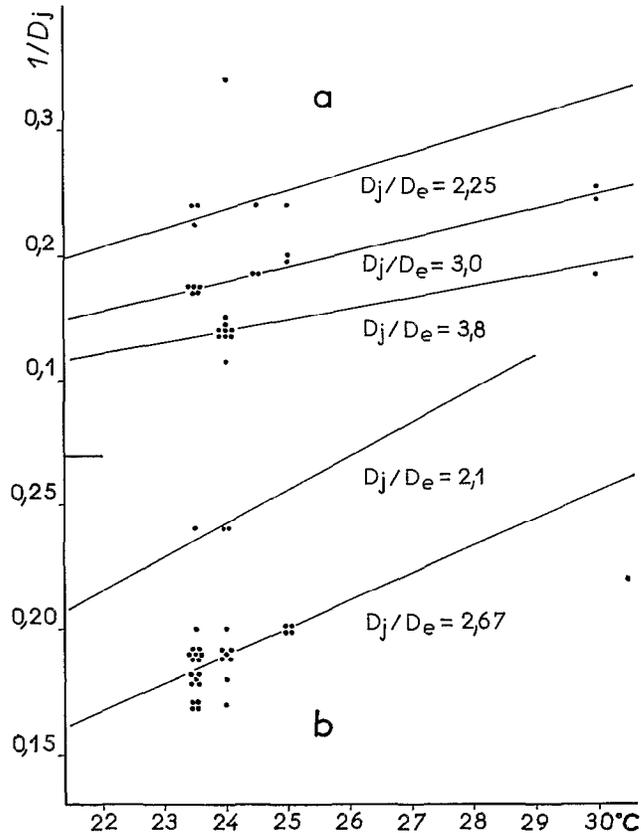


Fig. 6. — Variations de $1/D_j$ en fonction de la température chez :
a) *Daphnia barbata*;
b) *Daphnia lumholtzi*.

Ce phénomène, qui affecte aussi bien les jeunes nés de mères différentes que ceux d'une même portée, sans doute assez fréquent en milieu naturel, a été observé sur nombre d'espèces par différents auteurs en milieu artificiel. HUTCHINSON (1967) en cite de nombreux exemples : chez *Daphnia* le nombre de stades pré-adultes varie de 3 à 6 ; il est de 2 chez les *Bosmina* étudiées par ROMMER, de 2 ou 3 dans le cas des *Ceriodaphnia reticulata* examinées par SCHUBERT.

Si, en janvier, le nombre d'individus dans les trois groupes de valeurs de D_j observées pour *D. barbata* sont voisins, chez *D. lumholtzi* la plupart des individus pondent leurs premiers œufs, après le même nombre de stades (fig. 6b).

Des observations effectuées par l'un d'entre nous, dans d'autres conditions d'expérimentation, ont montré que les individus de *D. lumholtzi* pouvaient pondre après 4 ou 5 stades pré-adultes.

Les rapports Dj/De déterminés, étaient respectivement de l'ordre de 2,0 et 2,5. Les rapports Dj/De de 2,1 et 2,67 déterminés au cours des présentes observations sont peu différents de ces derniers, et le nombre des stades pré-adultes est donc très probablement le même.

Les femelles de *M. micrura* se répartissent en deux groupes qui pondent leurs premiers œufs 33 ou 49 h en moyenne après leur naissance à 25 °C, 23 ou 33 h après à 30 °C. La durée du développement post-embryonnaire est donc nettement plus courte chez cette espèce, et les rapports Dj/De sont en moyenne plus faibles : 0,97 ou 1,45 (fig. 7c). Les deux droites traduisant ces variations en fonction de la température ont les équations suivantes : $1/Dj = 0,069 \theta - 0,99$ (pour $Dj/De = 0,97$) et $1/Dj = 0,045 \theta - 0,63$ (pour $Dj/De = 1,45$). La brièveté de Dj et De aux températures élevées existant dans le lac pendant la plus grande partie de l'année, et le nombre relativement élevé d'œufs par femelle (trois en moyenne), montrent que cette espèce a une capacité de production particulièrement grande. Ainsi, pour $De = Dj = 24$ h, et avec un nombre moyen de 3 œufs à chaque ponte, une femelle ovigère aurait plus de deux cents descendants au bout d'une semaine.

Chez *D. excisum* et *C. cornuta* (fig. 7a et 7b), la dispersion des valeurs de Dj est assez forte (de 61 à 96 h à 25 °C chez *D. excisum*) ; leur distribution ne nous a cependant pas permis de

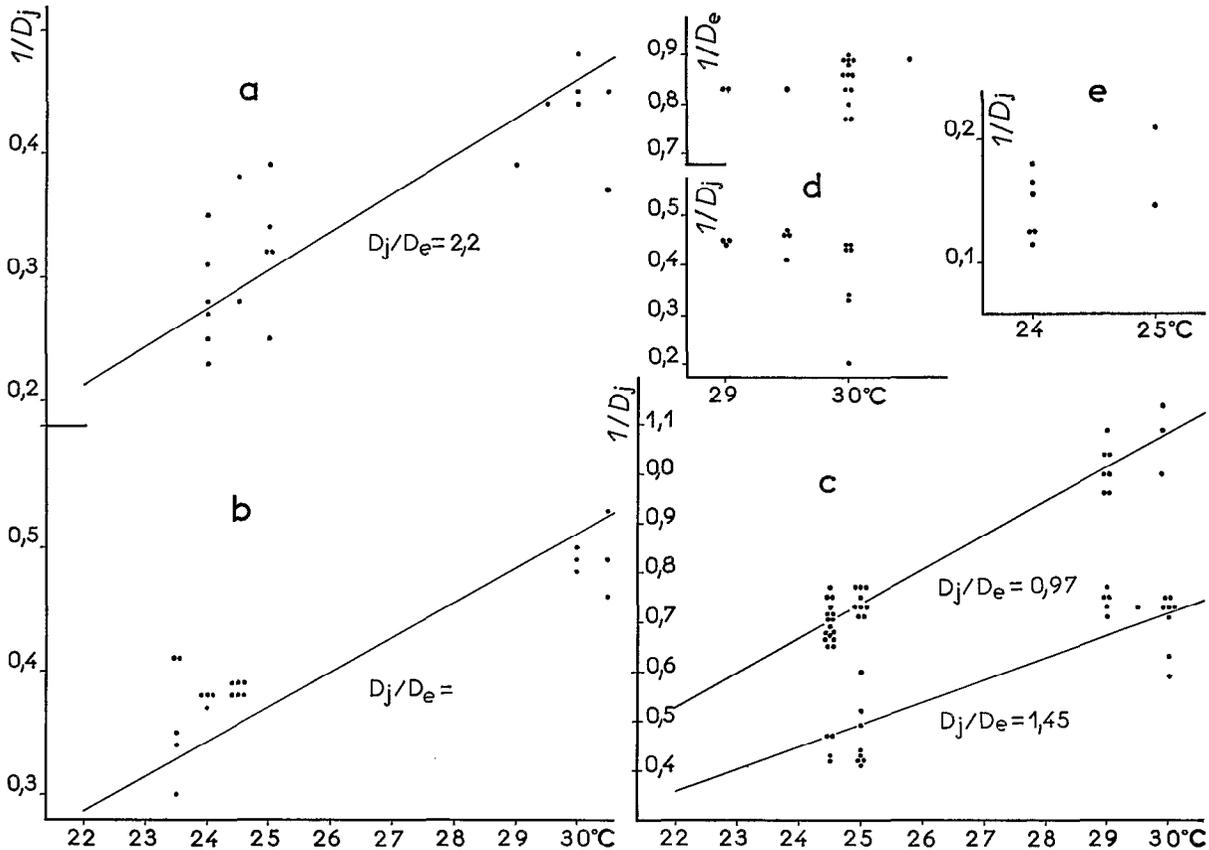


Fig. 7. — Variations de $1/Dj$ en fonction de la température chez :

- a) *Diaphanosoma excisum* ;
- b) *Ceriodaphnia cornuta* (lire $Dj/De = 1,89$).
- c) *Moina micrura*.
- d) Valeurs de $1/De$ et $1/Dj$ en août 1968 chez *Ceriodaphnia affinis* ;
- e) Valeurs de $1/Dj$ en janvier 1968 chez *Daphnia longispina*.

déterminer avec certitude si tous les individus atteignent ou non leur maturité sexuelle au même stade. Nous avons donc tracé une seule droite $1/Dj$ représentant les variations moyennes de la durée de développement post-embryonnaire avec la température, en supposant le rapport Dj/De constant et égal à 2,2 chez la première espèce, à 1,89 chez la seconde. Il est cependant possible que les écarts existant entre les valeurs extrêmes de Dj correspondent à des jeunes ayant un stade pré-adulte de différence.

Les données relatives à *C. affinis* sont assez nombreuses au mois d'août, vers 30 °C (fig. 7d). Le rapport Dj/De est de 1,8 pour la plupart des jeunes, de 2,5 pour deux d'entre eux, de 4,0 chez un autre. Presque tous les individus ont donc pondu 52 h en moyenne après leur naissance à cette époque de l'année.

En ce qui concerne *B. longirostris*, nous retiendrons un rapport Dj/De de l'ordre de 2,6-2,7 (valeurs observées : $1/Dj = 0,23$ à 24,5 °C ; $0,25$ à 25 °C ; $0,31$ à 30 °C). Un individu a néanmoins atteint la maturité sexuelle avec probablement un stade de moins que les autres ($Dj/De = 1,7$ pour $1/Dj = 0,39$ à 25 °C).

Si l'on se base sur les résultats précédents, les populations de Cladocères du lac apparaissent assez variées. Les durées de développement d'œuf à œuf sont assez différentes selon les espèces. Elles s'échelonnent de 51 h en moyenne chez *M. micrura* à 30 °C, jusqu'à 128 h en moyenne chez *D. barbata* à la même température. A 22 °C ces valeurs sont beaucoup plus élevées, 102 et 204 h respectivement, les rapports entre les valeurs trouvées diminuant sensiblement avec l'abaissement de la température.

Les rapports Dj/De différents déterminés aux deux périodes d'observations chez *D. excisum* (1,97 en janvier et 2,23 en août), et *C. cornuta* (1,77 et 2,06), suggèrent que Dj sinon De peut être influencé par d'autres facteurs que la température. Les variations de Dj dans le milieu naturel pourraient résulter non seulement d'une variation dans la durée des stades pré-adultes sous l'influence de ces facteurs, mais aussi du nombre de ceux-ci.

4.2.2. COPÉPODES.

Nous n'avons malheureusement que peu de résultats concernant les Cyclopidés. Les travaux de SUSKINA montrent par ailleurs l'effet sensible des conditions de nutrition sur Dn et Dc des Cyclopidés et des Diaptomides. Pour ces raisons nous n'avons pas jugé utile de traiter graphiquement les variations, en fonction de la température, des durées de développement des jeunes Copépodes.

4.2.2.1. *T. incognitus*.

Les valeurs de Dn sont assez bien groupées, aussi bien en janvier qu'en août. Le stade nauplius a une durée moyenne de 3 jours 18 heures (13 individus) à 29 °C, et de 6 jours 13 heures (16 individus) à 24,4 °C. Il y a donc un doublement de Dn pour une diminution de la température de l'ordre de 5 à 6 °C.

De même, la durée des stades $C_1+C_2+C_3+C_4$ qui est de 10 jours à 30 °C passe à 20,5 jours à 24 °C, celle du stade C_5 étant de l'ordre de 10,5 jours à 23 °C.

Le rapport Dc_{1-4}/Dn est pratiquement constant et égal à 3,1 entre 24 et 30 °C. En supposant que le rapport Dc_5/Dn le soit resté également dans ces limites de températures, Dc varierait de 30 jours environ vers 24 °C à 15 jours vers 30 °C, Dp (1) passant respectivement de 36,5 à 18,5 jours.

Si on la compare aux variations de De , la diminution de Dn et de Dc observée entre les mois d'août et de janvier nous paraît trop accusée, pour n'avoir été provoquée que par l'augmentation

(1) $Dp = Dn + Dc$

de la température. Les conditions de nutrition et l'état physiologique des jeunes Diptomides meilleurs en août qu'en janvier, expliqueraient les différences constatées. Chez les Diptomides étudiés par SUSKINA, si le rapport des durées du développement nauplien à 23 et 18 °C est de 1,5 pour des conditions de nutrition analogues, ce rapport peut varier entre 1,0 et 2,3 lorsque celles-ci sont nettement différentes, aux mêmes températures.

Nous n'avons pas constaté de différence significative en fonction du sexe jusqu'au stade C₅, ce qui ne signifie pas qu'il n'y ait pas de différence entre mâle et femelle en ce qui concerne la durée de développement des derniers stades. Nous n'avons pas pu préciser ce point.

4.2.2.2. Cyclopidés.

Pour les raisons exposées chap. 2 § 8, les seuls résultats que nous possédons pour ce groupe ont été obtenus en janvier et sont relatifs à *M. leuckarti* et *Th. neglectus*.

Vers 24 °C *Dn* est de l'ordre de 18 jours pour la première espèce, et de 16 jours (15 à 18) pour la seconde. Un mois après leur naissance certaines nauplies ne s'étaient cependant presque pas développées. Ce ralentissement ou cet arrêt de croissance a pour cause soit des conditions de milieu défavorables soit une perturbation du métabolisme chez certains individus. Inversement certaines conditions de milieu peuvent influencer les individus en accélérant leur développement. Les causes profondes de ces variations sont encore mal connues.

Vers 24 °C, la durée des stades copépodites semble être inférieure chez le mâle (13 jours, pour environ 16 jours chez la femelle de *M. leuckarti*, et respectivement 13 et 17,5 jours chez *Th. neglectus*). La durée moyenne de chacun des stades copépodites de la première de ces espèces est d'environ 3 jours, avec une légère diminution de leur durée depuis le stade C₁ jusqu'au stade C₅. Les seules données que nous avons recueillies pour la seconde espèce se rapportent au stade C₅ dont la durée est de 4,5 jours en moyenne.

Chez *Cyclops vicinus* (AUVRAY et DUSSART, 1966), à 27 °C, les stades naupliens durent 10 jours, et les stades copépodites 10 jours pour le mâle, 13 jours pour la femelle. Il y a donc égalité de *Dn* et de *Dc* chez le mâle. Des observations analogues ont été faites par ces mêmes auteurs, chez *Eucyclops serrulatus*.

Les durées de développement vers 24 °C sont voisines chez tous les Copépodes étudiés ; par contre les rapports *Dc/Dn* sont nettement différents.

CONCLUSION

La durée du développement embryonnaire est du même ordre de grandeur chez les Cladocères et les Copépodes étudiés : de 1 à 1,6 jour à 30 °C ; de 1,4 à 2 jours à 25 °C ; de 1,8 à 2,8 jours à 22 °C. Ces deux groupes diffèrent essentiellement par la durée de leur développement post-embryonnaire, plus long chez le second. Le rapport *Dj/De* est ainsi compris entre 1,2 et 3,5 chez les Cladocères alors qu'il est de l'ordre de 20 pour les Cyclopidés et de 13 à 17 pour *T. incognitus*. Ils diffèrent également par le nombre fluctuant de stades juvéniles chez les premiers alors que ce nombre est fixe chez les Copépodes.

Ceriodaphnia affinis exclue (elle était absente en janvier), les populations de Cladocères du lac peuvent être rassemblées en trois groupes caractérisés par le mode de variation de *1/De* en fonction de la température entre 22 et 30 °C (fig. 8).

Dans le premier groupe, nous rangerons *D. longispina* et *B. longirostris*. Il semble en effet que la diminution de *De* s'atténue au-delà de 25 °C chez la première espèce, de 26 °C chez la

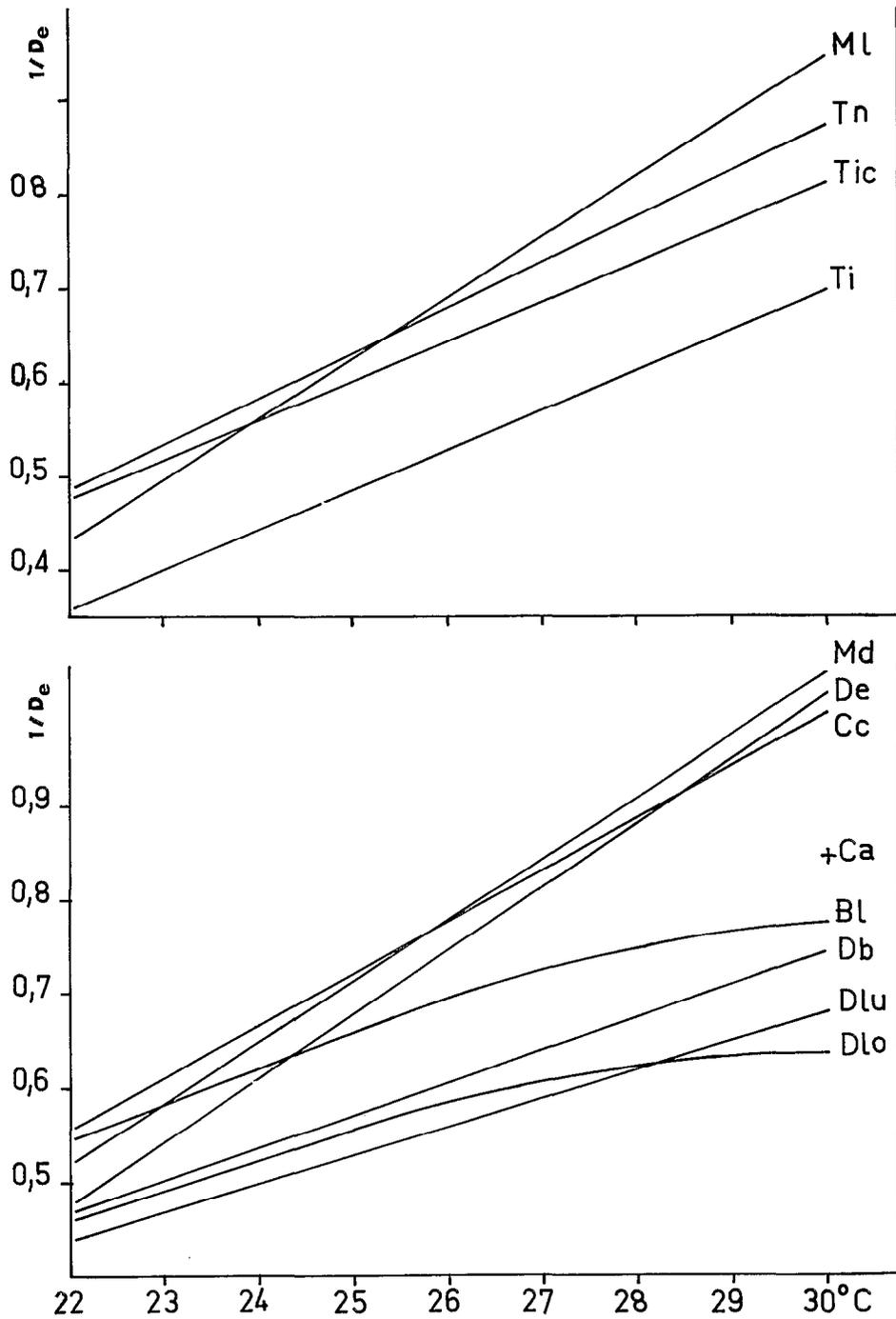


Fig. 8. - Variations de $1/De$ en fonction de la température chez les Cladocères et les Copépodes. B. l. : *B. longirostris*; D.b. : *D. barbata*; D.lo : *D. longispina*; D.lu : *D. lumholtzi*; D.e. : *Diaphanosoma excisum*; C.a. : *Ceriodaphnia affinis*; C.c. : *C. cornuta*; M.m. : *Moina micrura*; T.i. : *T. incognitus*; M.l. : *M. leuckarti*; T.i.e. : *T. incisus circusi*; T.n. : *T. neglectus*.

seconde, pour cesser vraisemblablement à une température voisine de 30 °C. Il est intéressant de constater que ces deux espèces sont justement les seules, parmi les Cladocères, qui puissent être considérées comme cosmopolites et plutôt représentatives des zones tempérées. Nous admettons que la variation de *De* en fonction de la température est linéaire entre 30 et 24 °C, et probablement au-dessous de cette température, chez les espèces des deux autres groupes.

Dans le second, qui comprend *D. barbata* et sans doute *D. lumholtzi*, la diminution de la durée de développement embryonnaire lorsque la température augmente est beaucoup moins accentuée que dans le troisième (*M. micrura*, *D. excisum*, *C. cornuta*). Ces cinq espèces sont caractéristiques des zones tropicales ou subtropicales du monde, ou, de l'Afrique seulement (*D. barbata*).

En ce qui concerne les valeurs absolues des durées de développement embryonnaire il est possible de distinguer, aux températures élevées, deux groupes parmi les espèces de Cladocères. Le premier, caractérisé par des valeurs de *De* faibles (23-24 h à 30 °C) comprend *M. micrura*, *D. excisum*, *C. cornuta* ; le second est constitué par les autres espèces dont les valeurs de *De* sont comprises entre 31 et 38 h à la même température. Cependant cette différence s'atténue lorsque la température diminue.

Dans nos conditions d'expérimentation en laboratoire, le premier de ces deux groupes était constitué de formes à développement post-embryonnaire court ($Dj/De = 1,2$ chez *M. micrura*, 1,9 chez *C. cornuta*, 2,2 chez *D. excisum*), le second de formes à développement juvénile plus long (Dj/De compris entre 2,6 et 3,5).

Sans en être le seul facteur, ces caractéristiques déterminent dans une certaine mesure l'équilibre naturel entre ces espèces et expliquent la dominance des daphnies et des bosmines dans le lac Tchad en saison fraîche, des autres en saison chaude (fig. 1b).

Du point de vue biogéographique *T. incognitus* est une espèce connue jusqu'ici du seul bassin tchadien, et les *Mesocyclops* et *Thermocyclops* comprennent essentiellement des formes tropicales et subtropicales ou estivales de zone tempérée. En ce qui concerne les variations de *De* avec la température, ces espèces sont à rapprocher des deux derniers groupes de Cladocères.

Les études réalisées par ailleurs et les présents résultats montrent que les caractéristiques du développement et les variations de la durée de celui-ci en fonction de la température, constituent un bon critère de l'adaptation des espèces à leur milieu, et peuvent, dans une certaine mesure, expliquer leur distribution géographique.

BIBLIOGRAPHIE

- AUVRAY (C.) et DUSSART (B.), 1966. — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopidés (Crustacés-Copépodes) 1. — Généralités. Cas des *Eucyclops*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 91, 3, pp. 477-491.
- DUSSART (B.), 1969. — Les Copépodes des eaux continentales. T. II. Ed. N. Boubée & Cie, Paris, 292 p.
- EDMONDSON (W. T.), 1965. — Reproductive rate of planktonic Rotifers as related to Food and Temperature in Nature. *Ecol. Monogr.*, 35, 1, pp. 61-111.
- EDMONDSON (W. T.), COMITA (G. N.) et ANDERSON (G. C.), 1962. — Reproductive rate of Copepods in Nature and its Relation to Phytoplankton Population. *Ecology*, 43, 4, pp. 625-634.
- GAUTHIER (H.), 1954. — Essai sur la variabilité, l'écologie, le déterminisme du sexe et la reproduction de quelques *Moina* (Cladocères) récoltées en Afrique et à Madagascar. *Alger, Imp. Minerva*, 246 p.
- GOULDEN (C. E.), 1966. — Co-Occurrence of Moinid Cladocera and possible Isolating Mechanisms. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 16, 3, pp. 1669-1672.

- GRAS (R.), ILTIS (A.) et LEVÊQUE-DUWAT (S.), 1967. — Le plancton du Bas-Chari et de la partie est du lac Tchad. *Cahiers O.R.S.T.O.M. sér. Hydrobiol.*, I, 1/4, pp. 25-96.
- GREEN (J.), 1956. — Growth, Size and Reproduction in *Daphnia* (Crustacea : Cladocera). *Proc. zool. Soc. London*, 126, pp. 173-204.
- HALL (D. J.), 1964. — An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, 45, 1, pp. 94-112.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA (A.) et PATALAS (K.), 1967. — Les méthodes d'évaluation de la production et de la biomasse du zooplancton, et quelques problèmes de son étude quantitative. *Ekol. Polska, sér. B*, 13, 2, pp. 139-172 (en Polonais).
- HUTCHINSON (G. E.), 1967. — A Treatise on Limnology. Vol. II. *John Wiley and Sons, Inc., New York*, 1115 p.