

**POIDS INDIVIDUEL, DURÉE DE DÉVELOPPEMENT  
ET PRODUCTION DES DIFFÉRENTS STADES  
DE *TROPODIAPTOMUS INCOGNITUS*  
(CRUSTACÉS COPÉPODES)**

par R. GRAS\*

RÉSUMÉ

*L'accroissement journalier de poids par individu a été déterminé pour Tropodiaptomus incognitus depuis l'œuf jusqu'à l'adulte. Une méthode d'évaluation de sa production secondaire, susceptible d'être utilisée pour d'autres espèces de Copépodes, a été mise au point.*

SUMMARY

*The daily weight increment of Tropodiaptomus incognitus has been studied from the egg stage to the adult stage. We have studied a method for the evaluation of its secondary production that might be used for other species of Copepods.*

INTRODUCTION

*Tropodiaptomus incognitus* Dussart et Gras, 1966, est l'espèce de crustacé planctonique dont la biomasse est la plus élevée dans le lac Tchad. Les diaptomides ont en effet représenté 46 % de la biomasse totale, tant en 1964-1965 (130 échantillons recueillis en onze stations différentes durant une année entière) qu'en 1968 (160 échantillons recueillis en une seule station durant un mois). D'autre part, les adultes de *Tropodiaptomus incognitus* constituaient 80 % de l'ensemble des adultes de Diaptomides en 1964-1965, et 97 % en 1968. Les dernières observations de zooplancton faites à Bol, chef-lieu de la préfecture du Lac, confirment la prééminence de cette espèce.

Les premières observations sur la nutrition des poissons zooplanctonophages du lac Tchad (LAUZANNE, 1970), montrent que les *Alestes baremoze* se nourrissent indifféremment des

---

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

différents éléments du zooplancton de taille suffisante. Le pourcentage de la production secondaire qu'ils prélèvent est ainsi le plus fort sur les espèces à faible taux de renouvellement. Le maximum d'utilisation de la production secondaire par ces poissons pourrait être évalué, une fois connue celle de l'espèce de zooplancton relativement abondants dans le lac, qui a le taux de renouvellement de la biomasse le plus faible : *Tropodiplomus incognitus*.

Dans l'étude présente sera utilisée pour l'évaluation de la production secondaire, une méthode voisine de celle de VINBERG et ses collaborateurs (in HILLBRICHT-ILKOWSKA et al. 1967), basée sur les durées de développement des différents stades des individus et sur les variations de leur poids avec l'âge. Ces données biologiques sont en effet indispensables pour l'étude de la dynamique des populations de Copépodes.

Les méthodes basées sur le rapport du nombre d'embryons à celui des individus ou des adultes, telles que celles utilisées par EDMONDSON (1965, 1968) ou par GRAS (1967) pour l'évaluation de la production secondaire des Rotifères et des Cladocères en particulier, ne peuvent pas en effet être utilisées dans le cas de *Tropodiplomus incognitus*, et probablement pour la plupart des Copépodes, en raison des caractéristiques de leur développement ainsi que des taux de mortalité beaucoup plus élevés des embryons et des nauplies que ceux des différents stades copépodites (attaques par champignons, parfois très fortes dans le milieu naturel).

### 1. NOMENCLATURE

E	embryons.
N	nauplies.
Cx	copépodites d'un stade quelconque.
C1, C2, C3, C4, C5	copépodites de stade 1, 2, 3, 4 et 5.
C	copépodites ( $C = C1 + C2 + C3 + C4 + C5$ ).
A	adultes.
A <sup>-</sup>	adultes jusqu'à stabilisation du poids sec.
A <sup>+</sup>	adultes à partir de cette stabilisation.
N <sub>e</sub>	nombre d'embryons.
N <sub>n</sub>	nombre de nauplies.
N <sub>c</sub>	nombre de copépodites.
N <sub>C1</sub> , N <sub>C2</sub> , N <sub>C3</sub> , N <sub>C4</sub> , N <sub>C5</sub>	nombre de copépodites C1, C2, C3, C4, C5.
N <sub>A</sub>	nombre d'adultes.
N <sub>A<sup>-</sup></sub>	nombre d'adultes jusqu'à stabilisation du poids.
D <sub>e</sub>	durée de développement des embryons.
D <sub>n</sub>	durée de développement des nauplies.
D <sub>c</sub>	durée de développement des copépodites.
D <sub>C1</sub> , D <sub>C2</sub> , D <sub>C3</sub> , D <sub>C4</sub> , D <sub>C5</sub>	durée de développement de chacun des différents stades copépodites.
D <sub>A<sup>-</sup></sub>	durée depuis la dernière mue jusqu'à stabilisation de poids des adultes.
D <sub>p</sub>	$D_n + D_c$ .
D' <sub>e</sub>	durée séparant deux pontes successives.
θ	température exprimée en °C.
T	temps.
W	poids sec.
W <sub>e</sub>	poids sec de l'embryon.
W <sub>0</sub>	poids sec au début d'un stade.
W <sub>1</sub>	poids sec à la fin d'un stade.
W <sub>IC4</sub>	poids sec à la fin du stade C4.
ΔW/ΔT	accroissement du poids sec par unité de temps.
P <sub>TW</sub>	production exprimée en fonction de la biomasse.

## 2. POIDS SECS MOYENS DES DIFFÉRENTS STADES DE TROPODIAPTOMUS INCOGNITUS

L'évaluation des poids secs des différents stades de l'espèce étudiée est basée d'une part sur ceux respectifs des nauplies, des copépodites et des adultes de Diptomides recueillis à Mélia (archipel nord-est du lac Tchad), d'autre part sur la répartition des tailles du céphalothorax (tableaux I et II). Les individus ont été prélevés en mars-avril 1968, alors que la température moyenne de l'eau variait de 21,6 à 28 °C (température moyenne annuelle du lac de l'ordre de 25,5 à 26 °C) et conservés dans de l'eau formolée à 5 %.

Préalablement rincés à l'eau distillée, ils ont été desséchés dans une étuve maintenue à 60 °C avant d'être pesés en atmosphère sèche. Les pourcentages des mâles et des femelles ne diffèrent pas significativement.

TABLEAU I  
Poids secs moyens observés des Diptomides du lac Tchad

	Nombre d'individus	Poids moyens ( $\mu$ g)	%	
			Nombres	Biomasse
Nauplies.....	9.339	0,42 $\pm$ 0,02	32	3
Copépodites.....	11.781	3,2 $\pm$ 0,1	41	29
Adultes.....	7.658	11,3 $\pm$ 0,2	27	68

Pour les tailles, il a été tenu compte essentiellement de la longueur du céphalothorax, la longueur totale des individus étant souvent difficile à mesurer lorsque les axes du céphalothorax et de l'abdomen ne coïncident pas. La longueur moyenne de l'abdomen des différents stades a été néanmoins mesurée ; l'allométrie de croissance entre la longueur du céphalothorax et celle de l'abdomen est notable.

TABLEAU II  
Longueur (avec l'intervalle de confiance pour un niveau de probabilité P = 0,05) et poids secs moyens des différents stades des Diptomides du lac Tchad

	Nombres	Longueur		Poids sec moyen ( $\mu$ g)
		Céphalothorax	Abdomen	
Embryons		(150)		0,15
Nauplies	400	(279 $\pm$ 4)		0,42
C 1	40	372 $\pm$ 7	100	0,85
C 2	40	490 $\pm$ 9	140	1,5
C 3	40	636 $\pm$ 9	180	2,7
C 4	40	762 $\pm$ 9	260	4,6
C 5	40	858 $\pm$ 13	340	6,6
	40	916 $\pm$ 11	360	8,0
T.i.	40	980 $\pm$ 9	400	9,9
	40	1058 $\pm$ 11	400	12,5
T.g.	9	1076	480	13,1
	8	1196	440	18,1

(T.i. = *Tropodiatomus incognitus*; T.g. = *Thermodiatomus galebi*)

Le poids sec moyen des *Tropodiptomus incognitus* (11,2  $\mu$  g) n'est que de 1 % inférieur à celui de l'ensemble des Diptomides adultes (11,3  $\mu$  g), alors que ces poids ne sont connus qu'à  $\pm 2$  % près. Il peut donc être admis que les poids secs moyens des différents stades préadultes indiqués dans le tableau II ne diffèrent guère de ceux de *Tropodiptomus incognitus*.

### 3. DURÉE DES DIFFÉRENTS STADES DE TROPODIPTOMUS INCOGNITUS

La durée de développement des embryons est maintenant bien connue entre 24° et 30 °C (tableau III). Par contre celle des différents stades naupliens et copépodites ne peut être qu'estimée ; en effet, sous l'influence de facteurs mal connus, elle varie fortement et le rapport  $D_p/D_e$  peut être compris entre 13 et 17.

Les méthodes d'élevage utilisées ont déjà été indiquées dans une note précédente (GRAS et SAINT JEAN, 1969). Il convient de rappeler cependant que les individus sont élevés dans des coupelles contenant 15 ml d'eau lacustre, renouvelée matin et soir.

#### 3.1. Durée de développement des embryons.

TABLEAU III  
Durée de développement embryonnaire de *Tropodiptomus incognitus*

		Nombre	$\theta$ (°C)	$\bar{D}_e$ (h)
Août	1968	6	29,5	36
Janvier	1969	13	24,5	52
Août	1969	6	28,9	38

Entre les valeurs recueillies en août 1968 et en août 1969 (1), l'écart pour une température ramenée à 29°5, de une heure seulement, n'est pas significatif. L'équation de la droite correspondant aux variations de  $1/D_e$  en fonction de la température  $\theta$  est la suivante :  $1/D_e = 0,041 \theta - 0,54$ . Les valeurs de  $1/D_e$  calculées d'après cette droite correspondent, à  $\pm 0,01$  près, aux valeurs réelles moyennes entre 22° et 30 °C.

#### 3.2. Durée de développement des nauplies.

Les valeurs de  $D_e$  utilisées pour évaluer le rapport  $D_n/D_e$  (tableau IV) ont été calculées à l'aide de l'équation :  $1/D_e = 0,041 \theta - 0,54$ , pour les températures moyennes de développement durant les trois séries d'observation. Il en sera de même pour les rapports  $D_c/D_e$ .

TABLEAU IV  
Durée de développement des nauplies de *Tropodiptomus incognitus*, avec l'intervalle de confiance des moyennes pour un niveau de probabilité  $P = 0,05$

		Nombre	$\theta$ (°C)	$D_n$ (j)	$D_n/D_e$
Août	1968	13	29,0	3,75 $\pm$ 0,2	2,4
Janvier	1969	16	24,4	6,5 $\pm$ 0,2	3,0
Août	1969	43	29,3	5,0 $\pm$ 0,15	3,3

(1) Tous les chiffres concernant août 1968 et janvier 1969 ont été recueillis lors des études sur la biologie des crustacés du lac Tchad (GRAS et SAINT JEAN 1969).

Le rapport  $D_n/D_e$  varie fortement : 2,4 en août 1968 et 3,3 en août 1969. Si le nombre moyen d'œufs par femelle ovigère dans le milieu n'est pas exactement connu les observations directes du plancton ont néanmoins montré que ce nombre était comparable en août 1968 et août 1969 et que celui du mois de janvier 1969 était nettement plus faible. Le nombre moyen d'œufs par femelle ovigère ne peut donc être considéré comme le seul critère pour évaluer la production secondaire.

### 3.3. Durée de développement des différents stades copépodites.

Si, en août 1968 et janvier 1969, les copépodites mis en élevage étaient issus de femelles de *Tropodiatomus incognitus*, par contre aucune certitude absolue n'existe en ce qui concerne ceux du mois d'août 1969, quant à leur appartenance à cette espèce. Cependant, toutes les femelles observées dans le milieu, à cette période, appartenaient à l'espèce étudiée et il est plus que probable que la quasi-totalité des copépodites élevés en faisait partie également. Les durées des stades ont été obtenues en élevant les individus depuis une mue jusqu'à la mue suivante (tableau V).

TABLEAU V

Durées de développement des différents stades copépodites de Diaptomides avec l'intervalle de confiance pour un niveau de probabilité  $P = 0,05$

$C_n$	Nombres	$\theta$ (°C)	$D_{cx}$ (j)	$D_{cx}/D_e$	$D_{cx}$ à 30 °C (j)
C 1	10	29,7	2,2±0,1	1,49	2,2
C 2	11	29,6	2,5±0,2	1,68	2,4
C 3	14	29,4	3,6±0,3	2,39	3,5
C 4	12	29,3	5,9±0,35	3,89	5,7
C 5	12	29,4	7,0±0,7	4,64	6,7

Dans la dernière colonne du tableau V, sont indiquées les valeurs que prennent les durées de développement des différents stades copépodites lorsque la température est ramenée à 30 °C. En outre, la durée totale des stades C2+C3 a été pour deux individus de 6,1 j à 29°5, ce qui correspond aux valeurs précédentes.

Les rapports  $D_{C1-4}/D_e$ ,  $D_C/D_e$ , et  $D_p/D_e$  sont respectivement de 9,5, 14,1 et 17,4. Ils sont plus élevés qu'en janvier 1969 et surtout qu'en août 1968, alors que les méthodes d'élevage sont restées les mêmes durant les différentes observations. En effet le rapport  $D_{C1-4}/D_e$  était de l'ordre de 6,9 en août 1968 et de l'ordre de 8,9 en janvier 1969. Le rapport  $D_C/D_e$  a été de l'ordre de 13,2 et le rapport  $D_p/D_e$  de l'ordre de 16,2 en janvier 1969. En supposant, en août 1968, une accélération du développement du stade C5 comparable à celles des stades naupliens et des quatre premiers stades copépodites, ces derniers rapports auraient été respectivement de 10,4 et de 12,8.

Il apparaît difficile de connaître les valeurs réelles de  $D_n$  et  $D_C$  dans le milieu naturel à un moment donné. En fonction des résultats obtenus, il semble préférable de choisir une valeur moyenne du rapport  $D_p/D_e$ , valeur qui serait de l'ordre de 15 ou de 16.

TABLEAU VI

Durée en jours des différents stades de *Tropodiatomus incognitus* pour une température de 30 °C et des rapports  $D_p/D_e$  de 15 et de 16

$D_p/D_e$	$D_e$	$D_n$	$D_{C1}$	$D_{C2}$	$D_{C3}$	$D_{C4}$	$D_{C5}$
15	1,45	4,1	1,9	2,1	3,0	4,9	5,8
16		4,4	2,0	2,3	3,2	5,2	6,2

Pour une température comprise entre 22 °C et 30 °C, et pour un rapport  $D_p/D_e$  constant dans cet intervalle de température, les valeurs précédentes doivent être multipliées par  $1/(0,0595 \theta - 0,785)$ .

### 3.4. Durée séparant la dernière mue d'une femelle de sa première ponte.

Cette durée n'a pu être déterminée que pour deux femelles seulement, les autres ont en effet été recouvertes d'ectoparasites et n'ont présenté de signes de maturation que tardifs ou nuls. Pour les deux individus observés, la durée moyenne a été de 5,4 j à la température de 29,6 °C.

La durée totale du développement, d'œuf à œuf, à 30 °C est donc d'environ 1 mois.

## 4. DISCUSSION

Les données précédentes sont illustrées dans la figure 1 où sont indiquées les variations du poids sec des différents stades depuis l'œuf jusqu'au sous-stade A<sup>+</sup>, pour une température de 30 °C et un rapport  $D_p/D_e$  égal à 16. Les pertes de poids correspondant aux mues proprement dites ont été négligées. La biomasse exprimée en poids sec augmente régulièrement au cours d'un stade donné, si la biomasse exprimée en poids frais ne le fait, que de façon négligeable.

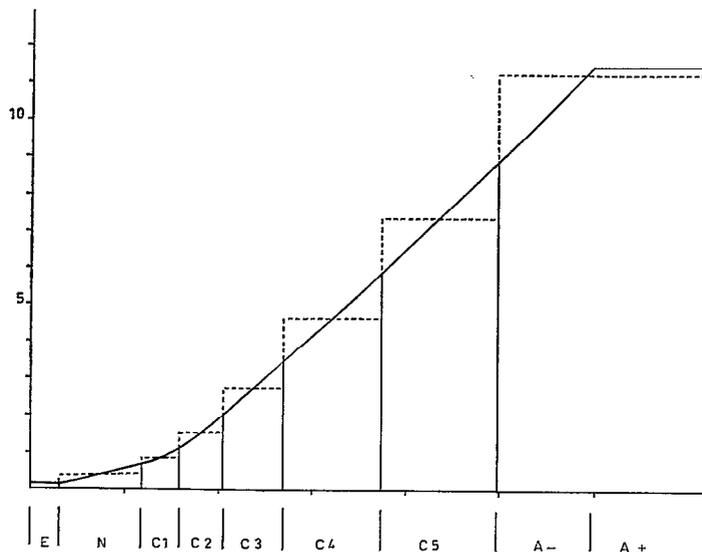


Fig. 1. — Variations du poids sec des différents stades de *Tropodiaptomus incognitus*, depuis l'œuf jusqu'à l'adulte (en µg).

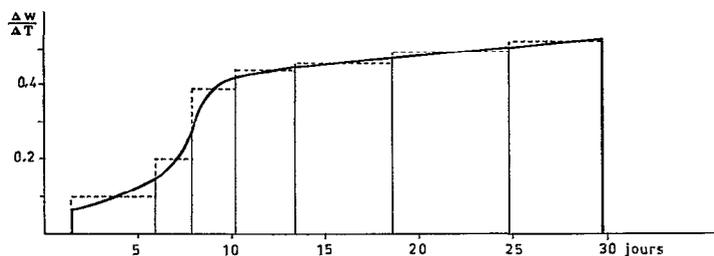


Fig. 2. — Accroissements journaliers de poids sec des différents stades de *Tropodiaptomus incognitus* depuis l'éclosion jusqu'à l'adulte (en µg).

L'examen de cette figure rend nécessaire la subdivision du stade adulte en deux sous-stades, A- où la croissance en poids sec continue et A<sup>+</sup> où le poids sec ne varie plus qu'autour d'une valeur moyenne. La durée du sous-stade A- serait d'environ 5 jours à 30 °C. Le dernier chiffre est à rapprocher de la valeur de 5,4 jours, temps observé chez les deux femelles citées précédemment depuis leur dernière mue jusqu'à leur première ponte.

En vue de l'estimation de la production secondaire, il est nécessaire d'évaluer la proportion d'adultes appartenant au sous-stade A-. Certaines observations telles que la proportion de femelles ovigères sur l'ensemble des femelles, légèrement inférieure à 0,5 en moyenne, le rapport  $D'_e/D_e$  de l'ordre de 1,6 environ et le faible taux de renouvellement de la biomasse des Diptomides (environ 6 % par jour à 30 °C) font apparaître que la proportion d'adultes A- sur l'ensemble des adultes est en moyenne de l'ordre de 25 %.

La figure 2 et le tableau VII résument les augmentations journalières de poids des différents stades, calculées d'après la formule :  $\frac{\Delta W}{\Delta T} = \frac{W_1 - W_0}{t_1 - t_0}$ . Cette formule est parfaitement utilisable pour l'espèce étudiée, car d'une part son taux de mortalité et d'autre part les variations de  $\Delta W$  entre  $t_0$  et  $t_1$  sont faibles.

TABLEAU VII

Accroissement journalier de poids sec ( $\mu$  g) des différents stades de Diaptomides à 30 °C, pour un rapport  $D_p/D_e$  égal à 16, et une durée de  $A^-$  égale à 5 jours à 30 °C

N	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	A <sup>-</sup>
0,10	0,20	0,39	0,44	0,46	0,49	0,52

Pour des températures différentes de 30 °C, les valeurs précédentes (tableau VII) doivent être multipliées par (0,0595  $\theta$  — 0,785) et pour un rapport  $D_p/D_e$  différent de 16, par 16 divisé par le nouveau rapport. Les variations du rapport  $D_p/D_e$ , sous l'action de différents facteurs tels que la nourriture... provoquent évidemment des changements parmi les valeurs précédentes, mais ces changements apparaissent difficiles à évaluer dans le milieu naturel.

L'évaluation de la production secondaire d'une espèce telle que *Tropodiatomus incognitus* peut se faire par l'utilisation de la formule suivante :

$$P_{TW}/\text{jour} = \frac{W_e}{D_e} \cdot N_e + \frac{W_{1n} - W_{0n}}{D_n} \cdot N_n + \sum_{x=1}^{x=5} \frac{W_{1cx} - W_{0cx}}{D_{cx}} \cdot N_{cx} + \frac{W_{1A^-} - W_{0A^-}}{D_{A^-}} \cdot N_{A^-}$$

en connaissant les durées respectives des différents stades à la température d'observation.  $1/D_e$  est utilisé au lieu de  $1/D'_e$ , puisque la formule précédente concerne, d'une part les embryons portés par les femelles ovigères seulement, et d'autre part l'ensemble des femelles, qu'elles soient ovigères ou non.

En ce qui concerne *Tropodiatomus incognitus*, pour un rapport  $D_p/D_e = 16$  et un rapport  $N_{A^-}/N_A = 0,25$ , la production secondaire journalière exprimée en poids sec sera calculée à l'aide de la formule suivante :

$$P_{TW} = [0,103 N_e + 0,10 N_n + 0,20 N_{c1} + 0,39 N_{c2} + 0,44 N_{c3} + 0,46 N_{c4} + 0,49 N_{c5} + 0,13 N_A] \cdot [0,0595 \theta - 0,785] \mu\text{g.}$$

Si on admet un rapport  $D_p/D_e$  égal à 15, la production, à l'exclusion de celle des œufs, doit être alors multipliée par 16/15 soit 1,067.

Le tableau VIII résume les valeurs observées le 18 avril 1968 à Mélia (archipel nord-est du lac Tchad), données ici comme exemple. Les nombres d'individus correspondent à une surface de 1,4 dm<sup>2</sup>.

Le rapport production secondaire/biomasse était ainsi de 0,062 si l'on admet un rapport  $D_p/D_e$  égal à 16, et de 0,066 si ce rapport est égal à 15.

TABLEAU VIII

Biomasse et production des Diptomides à Méliá le 18 avril 1968,  
pour une température moyenne de l'eau de 27,6 °C

pour 1,4 dm <sup>2</sup>	Nombres	Biomasse (μg)	Production (μg)	
			D <sub>p</sub> /D <sub>e</sub> = 16	D <sub>p</sub> /D <sub>e</sub> = 15
N	1.472	618	126	134
CI	186	158	32	34
CII	119	179	39	42
CIII	115	310	44	47
CIV	179	823	70	75
CV	155	1.131	65	69
T.i. } ♂	184	1.822		
	196	2.450		
T.g. } ♂	4	52	43	46
	1	18		
ω T.i.	589		52	52
Total		7.561	471	499

(T.i. *Tropodiatomus incognitus*; T.g. *Thermodiatomus galebi*)

Manuscrit reçu le 20 avril 1970.

### BIBLIOGRAPHIE

- DUSSART (B.), GRAS (R.), 1966. — Faune planctonique du lac Tchad. — I. Crustacés Copépodes. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, IV, 3, 77-91.
- EDMONDSON (W. T.), 1960. — Reproduction rates of Rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 12, 21-77.
- EDMONDSON (W. T.), 1965. — Reproduction of planctonic Rotifers as related to food and temperature in nature. *Ecol. Monogr.*, 35, 1, 61-111.
- EDMONDSON (W. T.), 1968. — A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia*, I, 1-37.
- GRAS (R.), 1967. — Considérations théoriques sur la production secondaire (zooplancton). *O.R.S.T.O.M.*, Fort-Lamy, 8 p.+11 p. multigr.
- GRAS (R.), ILTIS (A.), LÉVÊQUE-DUWAT (S.), 1967. — Le plancton du bas Chari et de la partie est du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, I, 1/4, 25-96.
- GRAS (R.), SAINT-JEAN (L.), 1969. — Biologie des Crustacés du lac Tchad. — I. Durée de développement embryonnaire et post-embryonnaire : premiers résultats. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, III, 3/4, 43-60.
- HILLBRIGHT-ILKOWSKA (A.), PATALAS (K.), 1967. — Metody oceny produkcji i biomasy oraz niektóre problemy metodiki ilościowej zooplanktonu. *Ekol. polska*, B, XIII, 2, 139-172.
- LAUZANNE (L.), 1970. — Sélection des proies chez *Alestes baremoze* (Pisces Characidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, IV, 1, 71-76.