

DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE CHEZ QUELQUES ESPÈCES DE CLADOCÈRES ET DE COPÉPODES DU LAC TCHAD (1)

ROGER GRAS et LUCIEN SAINT-JEAN

Hydrobiologistes de l'O.R.S.T.O.M., Université Paul Sabatier, 31000 Toulouse

RÉSUMÉ

La durée du développement embryonnaire (De) a été déterminée en laboratoire à 24-25 °C et 29-30 °C pour la plupart des espèces, et in situ à 18-20 °C pour trois d'entre elles.

Les auteurs utilisent la courbe logistique comme modèle de variation du taux de développement embryonnaire (1/De) en fonction de la température; dans ce modèle, le point d'inflexion de la courbe et sa portion centrale quasi linéaire, définissent respectivement une température et une zone optimale de développement.

Chez la plupart des espèces, la zone optimale correspond à l'intervalle de variation annuel de la température du lac (19 à 30 °C); il n'en est pas de même chez les deux cladocères cosmopolites *Daphnia longispina* et *Bosmina longirostris*. A 30 °C De est compris entre 1 et 1,5 jours, et les différences interspécifiques sont maximales; ces différences seraient minimales vers 22 °C (De compris entre 1,9 et 2,3 jours, *Tropodiatomus incognitus* exclu (2,8 jours)).

Le taux de développement à la température optimale de différentes espèces de zone tempérée et tropicale, augmente de manière exponentielle en fonction de cette température. Les auteurs se basent sur ce résultat pour proposer un modèle global, rendant compte notamment des variations du taux de développement liées au phénomène d'adaptation thermique.

ABSTRACT

The duration of the embryonic period (De) have been established in laboratory at 24-25 and 29-30 °C for all the Species, and in situ at 18-20 °C for three of them.

The authors uses the logistic curve to describe the relation between 1/De and temperature. An optimal temperature and an optimal zone of development are respectively defined by the point of inflection of the curve and his central « linear » part.

For all the Species, except for the cosmopolitan *Daphnia longispina* and *Bosmina longirostris*, the annual range of Lake temperature (19-30 °C) corresponds to the optimal zone. De lies between 1 and 1,5 days at 30 °C, and between 1,4 and 1,9 days at 25 °C. Three days are the observed values at 18-20 °C for three tropical Species.

Rate of embryonic development (1/De) at the optimal temperature for many temperate and tropical Species follows a Q_{10} law with $Q_{10} \approx 2.72$. The authors propose a model for variations of 1/De with temperature based on this result.

(1) Une partie des observations commentées dans cette note ont fait l'objet d'une publication antérieure (Gras, Saint-Jean, 1969). Par ailleurs, ce travail s'insère dans le cadre d'un travail plus complet consacré à la détermination expérimentale de la durée du développement embryonnaire et juvénile, d'où le contenu de l'introduction.

INTRODUCTION

Chez les Cladocères et les Copépodes, comme chez tous les organismes poikilothermes, la vitesse de développement dépend de la température. L'établissement de la forme de la relation entre ces deux variables chez une espèce donnée, permet, connaissant le poids de ses différents stades de développement, de construire sa courbe de croissance en poids à diverses températures. Ces éléments représentent une partie des données de base nécessaires à l'estimation de la production des populations naturelles.

L'effet des autres facteurs d'environnement, l'amplitude et la nature des modifications de la relation développement-température qu'ils peuvent entraîner, est encore mal évalué.

On considère généralement que la température est le principal facteur, sinon le seul, agissant sur la durée du développement embryonnaire. Certaines observations (KORINEK, 1970; ESSLOVA, 1959) tendent en effet à montrer que les conditions de nutrition des femelles ou leur état physiologique, n'ont aucun effet sur la durée de développement des œufs qu'elles produisent. Toutefois, d'autres observations interdisent de généraliser cette hypothèse tout au moins en ce qui concerne les Copépodes. Ainsi, SMYLY (1972) observe que le développement des œufs de *Cyclops strenuus abyssorum* est légèrement plus long dans le lac Buttermere que dans deux lacs voisins plus productifs; selon cet auteur, la même observation s'applique aux *Eudiaptomus gracilis* des lacs Bodensee-Obersee et Schluchsee (d'après EKCSTEIN, 1964) (cf. fig. 1a). Par ailleurs, on sait que chez les représentants de la famille des *Moinidae*, la femelle fournit à l'embryon une partie des éléments nutritifs nécessaires à son développement par l'intermédiaire d'une sorte de placenta (GOULDEN, 1968); on ne peut donc écarter dans ce cas l'hypothèse d'une influence des conditions de nutrition de la mère sur la durée de développement des œufs.

En ce qui concerne le développement post-embryonnaire, quelques travaux démontrent et précisent, dans les conditions artificielles, l'effet du facteur nutrition sur la durée du développement juvénile et l'accroissement en poids ou le poids maximum atteint, chez quelques espèces de Cladocères et de Copépodes (HRBACHKOVA-ESSLOVA, 1963 et 1971; KORINEK, 1970; HALL, 1964; KRYUTCHKOVA et SLADCEK, 1969; SHUSKINA,

1964 — in HILLBRICHT-ILLKOVSKA, 1967 —; KLEKOVSKI et SHUSKINA, 1965 — in WINBERG, 1971 —). Selon Mc LAREN, l'intensité et les modalités d'action de la température et des conditions de nutrition sur la vitesse du développement, le taux de croissance, la taille des individus, sont fondamentalement différents chez les Copépodes et les Cladocères.

Parmi les autres facteurs d'environnement, citons la durée d'éclairement, dont l'effet sur la durée du développement juvénile (Dj) de *Eucyclops serrulatus* et *Cyclops vicinus* a été démontré expérimentalement par AUVRAY et DUSSART (1966).

Le régime thermique, c'est-à-dire la température du milieu et ses variations annuelles et journalières, est également à ranger parmi ces facteurs. L'adaptation des organismes au régime thermique du milieu qu'ils habitent, ou leur accoutumance aux variations de température, sont des phénomènes très généralement constatés. Cependant, la nature des processus biologiques impliqués dans ces phénomènes est mal connue. Par ailleurs, les modifications du taux de développement (1) en fonction de la température par lesquels ils se traduisent, seul problème pris en compte dans ce travail, sont encore mal définis, tout au moins en ce qui concerne les formes d'eau douce. Cette lacune résulte principalement de la rareté ou de l'insuffisance des observations, particulièrement en milieu tropical.

En milieu marin, Mc LAREN *et al.* (1969) ont abordé le problème relatif au phénomène d'adaptation, en comparant les variations de la durée du développement embryonnaire avec la température, chez quelques espèces de Calanoides provenant de régions arctiques, tempérées et tropicales. La relation $De = f(\theta)$ (2) (θ désignant la température) théorique employée est l'expression de Beleradeck $1/De = 1/a (\theta - \theta'_0)^b$, dans laquelle la constante θ'_0 est calculée pour une valeur de b de 2,05. Ces auteurs montrent que la constante θ'_0 caractérisant chaque espèce est corrélée avec la température moyenne du milieu qu'elle habite; ils attribuent donc à ce paramètre valeur d'indice d'adaptation thermique (« real » indicator of temperature adaptation). Pour ce qui est du phénomène d'accoutumance aux variations de températures, LANDRY (1975) observe, chez les formes hivernales d'*Acartia clausi*, une accélération anormale du développement embryonnaire à 20 °C, lorsqu'on fait passer les individus de la température du milieu dans lequel ils sont prélevés (8-10 °C) à une température de 20 °C. On ne constate le retour à une durée de

(1) Inverse de la durée de développement, ou fraction du développement réalisée pendant l'unité de temps.

(2) De désigne la durée du développement embryonnaire.

développement normale à 20 °C chez ces individus, qu'après une phase d'accoutumance aux températures élevées assez longue. Ce type de réponse au changement soudain de la température, bien qu'il ne soit pas nécessairement généralisable, a une conséquence pratique importante. Pour s'en prémunir, il sera indispensable, lors de chaque détermination expérimentale de la vitesse du développement à chaque température, de procéder à des conditions thermiques proches de celles subies par les organismes durant la période immédiatement antérieure. Cette condition implique un échelonnement dans le temps des mesures, si les températures à prendre en considération couvrent une gamme étendue.

Il est important, si l'on veut intégrer les facteurs précédents dans les estimations de production au même titre que la température, de pouvoir préciser davantage leur action aux différents stades du développement d'une espèce. De nouvelles recherches expérimentales spécialisées sont indispensables à cet effet. Plus simplement, la multiplication des mesures du taux de développement embryonnaire et juvénile chez différentes espèces placées dans des conditions écologiques variées, représente également un moyen d'aboutir à ce résultat, à la condition que soient connues et précisées certaines caractéristiques du milieu et du peuplement (régime thermique, nourriture, variation d'abondance des composantes du peuplement, etc.).

C'est dans cette perspective qu'ont été effectuées les observations présentées dans ce travail. Ces observations comprennent la détermination expérimentale de la durée du développement embryonnaire (De) et juvénile (Dj) des principales espèces planctoniques du lac, et l'estimation par pesées directes ou à partir de relations *longueur-poids*, du poids moyen de leurs différents stades de développement.

Pour la plupart des espèces De et Dj ont été déterminés en laboratoire à 24 °C (janvier 1969) et 29-30 °C (août 1968 et 1969; juillet 1973), immédiatement après la collecte et la mise en élevage des organismes. Les températures mentionnées sont identiques ou très proches de celles du milieu au moment des observations, soit respectivement 20-22 °C et 29-30 °C. Chez trois espèces seulement, nous avons estimé, par des observations *in situ* et l'emploi d'une méthode différente de la précédente, la durée du développement embryonnaire à 18-20 °C. Chez ces trois espèces, les observations couvrent une gamme de températures correspondant à l'amplitude des variations annuelles de température dans le lac (19 à 30 °C), mais n'englobant cependant pas les valeurs extrêmes observées (17 et 31 °C).

Il faut signaler que, par suite d'une baisse considérable du niveau du lac, les résultats obtenus en 1968-69 et en 1973, se rapportent à deux biotopes

très différents, de sorte que ces résultats ne sont pas *a priori* comparables. De fait certains des résultats confirment cette assertion et soulèvent quelques problèmes entrant dans le cadre des considérations précédentes sur l'influence des facteurs d'environnement autres que la température.

Nous présenterons successivement les résultats relatifs au développement embryonnaire (variation du taux de développement en fonction de la température) et au développement post-embryonnaire (durée du développement juvénile et croissance en poids de quelques espèces).

1. TEMPÉRATURE ET DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE, MODE DE REPRÉSENTATION DES RÉSULTATS

De nombreux travaux sur des groupes d'organismes variés, montrent que, fondamentalement, le taux de développement embryonnaire ($1/De$) varie avec la température selon une courbe d'allure sigmoïde. Plus précisément, on constate qu'à la phase normale de diminution de De avec l'augmentation de température de la forme indiquée, succède, lorsque la température approche des valeurs léthales, une phase au cours de laquelle on note un accroissement de De s'accompagnant d'une mortalité élevée des femelles et des œufs. C'est le cas à une température dépassant 30-32 °C chez *Thermocyclops hyalinus* var. *consimilis* dans le lac George (BURGIS, 1970). Ce phénomène n'ayant été observé que dans les conditions artificielles, sa réalité dans les conditions naturelles et sa valeur écologique, sont discutables.

Si l'on exclut ces températures supérieures sub-léthales, la courbe *logistique* représente, selon ANDREWARTHA et BIRCH (1954), un modèle exprimant de façon compréhensible et relativement simple, la variation observée du taux de développement embryonnaire en fonction de la température. Cette courbe exprime une relation de la forme

$$(1) \ 1/De = \frac{K}{1 + e^{a-b\theta}}, \text{ où } \theta \text{ désigne la température, et } a, b, \text{ et } K \text{ trois constantes. } K \text{ est la valeur limite vers laquelle tend le taux de développement lorsqu'augmente la température; } b \text{ est la pente de la courbe.}$$

Les auteurs donnent plusieurs exemples d'ajustement des observations, à la courbe théorique chez les Insectes. On peut constater dans les figures 1 et 10 que l'ajustement est bon chez les Cladocères et les Copépodes dans un certain nombre de cas favorables (observations précises et gamme étendue

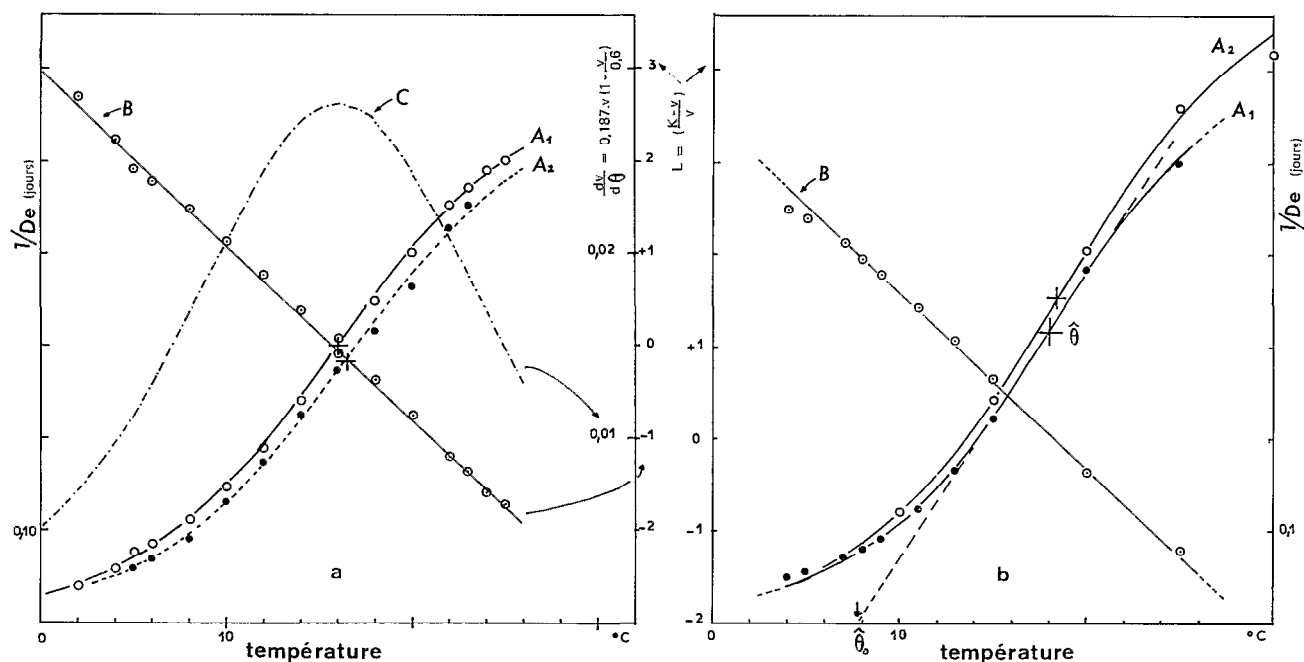


Fig. 1. — Variation du taux de développement embryonnaire en fonction de la température chez *Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia galeata mendotae*, et *Daphnia ambigua*. 1 a : Courbe logistique d'ajustement pour *E. gracilis* du Schluchsee (courbe A₁, cercles) et de l'Obersee (courbe A₂, points) ; droite $L(\frac{K-v}{v}) = h(\hat{\theta}-\theta)$ (droite B) et courbe de variation de $\frac{dv}{d\theta}$ (courbe C), établies pour la forme du Schluchsee. 1 b : Courbe logistique d'ajustement chez *D. galeata* (courbe A₁, points) et *D. ambigua* (courbe A₂, cercles) ; droite $L(\frac{K-v}{v}) = h(\hat{\theta}-\theta)$ chez *D. galeata mendotae* (B) ; la tangente à la courbe logistique en son point d'inflexion est représentée en traits interrompus.

de températures). Les données représentées sont référencées dans le tableau III.

Un point remarquable de cette courbe est son point d'inflexion, de coordonnées $1/De = K/2$ et $\hat{\theta} = a/b$. La courbe C (fig. 1a) montre que ce point correspond à la température où l'accroissement de la vitesse du développement pour une petite augmentation de température est maximum. On peut donc considérer que la température en ce point, $\hat{\theta}$, a une certaine signification biologique (dans l'hypothèse où le modèle est valable). Pour cette raison, le paramètre $\hat{\theta}$ sera appelé *température optimale*.

La tangente au point d'inflexion (fig. 1b), de pente $b \cdot K/4$, coupe l'axe des abscisses en un point $\hat{\theta}_0$, désigné ainsi par analogie avec le paramètre θ_0 de l'expression (5) suivante. $\hat{\theta}_0$ est défini par la relation $\hat{\theta} - \hat{\theta}_0 = 2/b$.

L'introduction de $\hat{\theta}$ dans la relation (1) donne l'expression

$$(2) \quad v = \frac{K}{1 + e^{b(\hat{\theta} - \theta)}}, \text{ où } v \text{ est mis pour } 1/De.$$

La détermination des constantes se fait par la transformation de la relation (1) (ou (2)) aboutissant à la relation linéaire suivante :

$$(3) \quad L\left(\frac{K-v}{v}\right) = -b\theta + a \text{ (ou } b(\hat{\theta} - \theta)), \text{ où } L \text{ exprime}$$

le logarithme népérien. Les coordonnées du point d'inflexion sont alors immédiatement déduites. On notera que l'expression (2) contient presque ces coordonnées.

Parmi les paramètres précédents, nous retiendrons principalement $\hat{\theta}$ et b , les paramètres $\hat{\theta}_0$ et K n'ayant pas de signification concrète. Ainsi, K est un taux de développement fictif, puisque la mort des embryons et des femelles intervient à une température bien inférieure à celle où cette valeur limite est « atteinte ». On remarquera que les différents exemples d'ajustement à la loi théorique (Insectes et Entomostracés)

semblent montrer que b est peu variable : b est en moyenne de 0,20; il varie de 0,21 à 0,23 chez les Insectes, et de 0,18 à 0,21 dans les cas rapportés ici. La relative stabilité de l'écart $(\theta - \theta_0)$ ($(\theta - \theta_0)$ est compris entre 9 et 11 °C) qui en découle, doit également être signalée.

La variation du taux de développement en fonction de la température observée (courbe logistique) reflète l'observation selon laquelle la vitesse des processus de métabolisme est plus sensible au facteur thermique aux basses températures. Le Q_{10} , indice qui caractérise l'accélération d'un processus biologique pour une augmentation de température de 10 °C, est l'indice le plus simple et le plus fréquemment employé pour estimer ce phénomène. Le Q_{10} est calculé selon la loi de Vant'Hoff

$v_2/v_1 = De_1/De_2 = Q_{10}^{(\theta_2 - \theta_1)/10}$, où v_2 et v_1 sont les taux de développement embryonnaire déterminés aux températures θ_2 et θ_1 .

Cette loi exprime par hypothèse que v croît exponentiellement suivant la relation

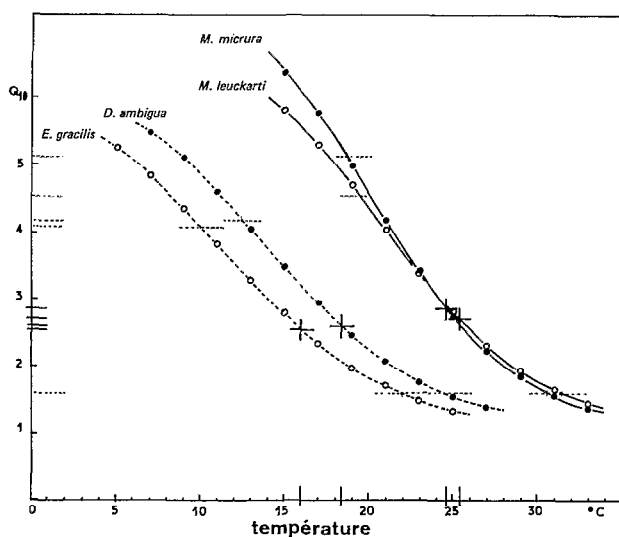


Fig. 2. — Variation de Q_{10} en fonction de la température établie à partir des valeurs théoriques de $1/De$ (données par l'équation logistique) chez *E. gracilis*, *D. ambigua*, *M. leuckarti* et *M. micrura dubia*. La valeur de Q_{10} à la température optimale θ et aux températures limites de « linéarité » sont indiquées respectivement par un trait et par des pointillés pour chaque espèce.

$v = v_0 \cdot Q_{10}^{\theta/\theta_0}$, où Q_{10} serait une constante. La figure 2, où sont représentées les valeurs de Q_{10} calculées de 2 °C en 2 °C à partir des courbes logistiques de deux espèces de zone tempérée (*E. gracilis* et *D. ambigua*) et de deux espèces du lac Tchad

(*M. leuckarti* et *Moina micrura dubia*), illustre le phénomène général énoncé plus haut : Q_{10} n'est pas constant, mais diminue progressivement lorsque la température augmente, tendant théoriquement vers la valeur limite 1.

Un certain nombre d'expressions autres que l'équation logistique sont utilisables lorsque les données expérimentales ne correspondent qu'à une portion de la courbe sigmoïde de base. Elles sont analysées par WINBERG (1971).

Parmi celles-ci, la loi de Beleradeck $1/De = 1/a (\theta - \theta_0)^b$, est une des plus fréquemment utilisée (Mc LAREN, 1963 et 1965; Mc LAREN *et al.*, 1969; SMYLY, 1972; GEILING et CAMPBELL, 1972; RIGLER et COLEY, 1972; LANDRY, 1975; KWIK et CARTER, 1975). Il faut signaler que WINBERG ne recommande pas particulièrement cette expression, qui est purement empirique et dont l'équation n'est pas plus facile à déterminer que celle de la courbe logistique. Dans la gamme des basses températures b est compris entre 2,05 et 2,20, et si l'on prend une valeur voisine de 2,1 pour ce paramètre on constate que les deux expressions donnent pratiquement des résultats identiques, depuis les basses températures jusqu'à une température légèrement supérieure au θ de la loi logistique. Par contre l'expression de Beleradeck peut conduire à des interprétations erronées ou sans signification lorsque les valeurs expérimentales (points $1/De$, θ) se situent dans la gamme des températures moyennes et supérieures.

Lorsque les conditions sont telles que la relation $1/De = f(\theta)$ correspond à la portion médiane de la courbe sigmoïde, cette relation est correctement définie par une simple droite, dont la pente diffèrera plus ou moins de celle de la tangente à la courbe sigmoïde en son point d'inflexion (b . $K/4$ dans l'hypothèse précédente). De nombreuses observations correspondent à ce cas : EDMONDSON (1965), POURRIOT (1970) pour les Rotifères, BURGIS (1970) (*Thermocyclops hyalinus consimilis*) KWIK et CARTER (1975) (*Ceriodaphnia quadrangula*), LANDRY (1975) (*Acartia clausi*, entre 10 et 20 °C). L'intervalle de température correspondant à la portion médiane de la courbe sigmoïde est généralement compris dans la zone optimale de développement au sens de WINBERG (1971, fig. 3.6.). Cet auteur exprime la relation sous la forme

(5) $v = 1/S (\theta - \theta_0)$, dans laquelle interviennent deux constantes caractéristiques de la liaison. θ_0 est le « seuil théorique de développement » et correspond au point d'intersection de la droite avec l'axe des abscisses; S s'exprime en degré-jour ou en degré-heure; $1/S$ est la pente de la droite.

Nous retiendrons l'expression logistique pour définir les variations de $1/De$ avec la température, en faisant par ailleurs l'hypothèse que la gamme

de variation annuelle de la température dans le lac, correspond, chez les différentes espèces, à la portion médiane de la courbe, donc à sa partie réductible à une droite. Cette hypothèse sera appréciée, et les limites de la linéarité définies dans chaque cas en fonction des valeurs expérimentales.

Le mode de détermination de l'équation des courbes logistiques d'ajustement est précisé pages 244 et 245.

Dans un premier temps, l'équation des droites d'approximation a été établie en partant des données brutes obtenues en 1968 et 1969 à 24 et 30 °C : elles passent par le point moyen de chacun des deux groupes de points ($1/De$, θ) et leur équation a été calculée à l'aide de la formule

$$\frac{v - v_1}{\theta - \theta_1} = \frac{v - v_2}{\theta - \theta_2}, \theta_1, v_1 \text{ et } \theta_2, v_2 \text{ étant les coordon-}$$

nées des deux points moyens. Ces équations ont été modifiées chez certaines espèces pour tenir compte du tracé des courbes logistiques (cf. texte et pages 239, 240, 244).

2. MÉTHODES

2.1. Méthode directe

Elle consiste à mettre en élevage, à température constante ou peu fluctuante, un certain nombre de femelles préalablement isolées, puis à déterminer sur chaque individu, le moment de la ponte des œufs dans la poche incubatrice ou les sacs ovigères (temps t_0), et le moment de la libération des jeunes (temps t_1). La durée du développement embryonnaire (De) est donnée par la différence $t_1 - t_0$.

Nous avons procédé sur des femelles ovigères ou sur le point de pondre (1) (ovaires bien visibles) isolées aussitôt après leur prélèvement, et mises en élevage à la température du laboratoire dans de petites coupelles contenant environ 15 ml d'eau du lac filtrée sur nylon Blutex de 60 μ de *vide de maille*. Le milieu d'élevage a été renouvelé matin et soir de manière à assurer de bonnes conditions de nutrition pour les formes filtreuses; les femelles exclusivement carnivores (*Mesocyclops leuckarti* et *Thermocyclops incisus circusi*) étaient nourries avec des femelles de *Moina micrura dubia*. Dans la très grande majorité des cas les femelles n'ont été gardées en élevage que pendant un temps égal à $D'e$ (temps

séparant deux pontes successives). La détermination des temps t_0 et t_1 a été obtenue à partir d'observations des femelles faites toutes les heures, 24 h sur 24. Les mesures de température, dont la variation journalière n'a jamais atteint 2 °C, ont été faites à la même fréquence. Les moyens techniques disponibles ne permettant pas de faire autrement, tous les élevages ont été maintenus à l'obscurité, à l'exception des périodes d'observation. A cet égard les conditions expérimentales sont sans rapport avec les conditions naturelles.

Cette méthode a été appliquée en janvier 1969 (24-25 °C) et en août 1968 (29-30 °C) pour les principales espèces (2), en août 1969 chez *Tropodiptomus incognitus*, et en juillet 1973 chez *Thermodiptomus galebi*, *Thermocyclops neglectus* et *Mesocyclops leuckarti*.

2.2. Méthode indirecte

Cette méthode a été appliquée *in situ* pour déterminer De à 18-20 °C.

2.2.1. PRINCIPE

La méthode est celle décrite et appliquée aux Rotifères par EDMONDSON (1965).

Elle consiste à mettre en élevage, à la température du milieu, un lot de femelles ovigères représentatif de la population naturelle dont il est extrait, puis à noter, à intervalles réguliers ou non, le nombre de femelles dont les œufs ont éclos, et cela jusqu'au dernier individu du lot initial. De est déterminé graphiquement en reportant les points (N_0 , t_0), nombre initial de femelles et temps de mise en élevage, puis, pour chaque observation, le point d'abscisse t (compté à partir de t_0) et d'ordonnée N_t , N_t étant le nombre de femelles portant encore des œufs en cours de développement.

Si De est constant (température constante) pendant la durée de l'expérience, si la ponte dans le milieu naturel est répartie uniformément dans le temps et si l'éclosion l'est également, si les valeurs individuelles de De sont distribuées normalement autour de la valeur moyenne recherchée, si enfin le lot de femelles est représentatif, les points (N_t , t) se répartissent autour d'une droite passant par le point $N_0 t_0$ et coupant l'axe des abscisses au point $t = De$. L'équation théorique de la droite est

$$(6) \quad N_t = N_0 (1 - t/De), \text{ où } t \text{ et } De \text{ sont exprimés}$$

(1) Femelles parthénogénétiques chez les Cladocères.

(2) Ces espèces sont : *Diaphanosoma excisum*, *Daphnia barbata*, *D. lumholzi*, *D. longispina*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Moina micrura dubia*, *Bosmina longirostris*; *Tropodiptomus incognitus*, *Thermocyclops neglectus*, *Thermocyclops incisus circusi*, *Mesocyclops leuckarti*.

dans la même unité (heure, jour). Pour chaque individu, la quantité $(1-t/De)$ représente la fraction du développement déjà réalisée au temps t_0 ; t/De est la fraction du développement restant à accomplir, ou encore la partie du développement effectuée pendant le temps t compté à partir de t_0 ; $N_0 \cdot t/De$ correspond donc au nombre de femelles dont les œufs ont achevé leur développement au temps t .

L'expression (6) peut être mise sous la forme

(7) $N_t = N_0 (1 - \Sigma \frac{\Delta t}{De})$, où nous avons $\Sigma \frac{\Delta t}{De} = t/De \leq 1$, Δt étant un intervalle de temps unitaire et indépendant de l'intervalle de temps entre deux observations successives.

En raison de la fluctuation, supposée normale, des valeurs individuelles de De autour de la moyenne, les points (N_t, t) doivent se répartir autour de la droite théorique. Cependant les écarts par rapport à la droite proviennent également du fait qu'un certain nombre des conditions énoncées dans le paragraphe précédent ne sont pas rigoureusement remplies, notamment, les pontes sont plus ou moins uniformément réparties dans le temps, et le lot de femelles, peu important par nécessité, est plus ou moins bien représentatif.

L'incertitude sur la détermination de la droite d'ajustement et par suite de De , résulte de l'importance et de la distribution des écarts. La seule manière de la réduire est d'augmenter autant que possible le nombre des individus du lot initial.

On remarquera que l'application de la méthode à des populations naturelles subissant une forte mortalité par prédation, n'est pas sans poser quelques problèmes, car la prédation a pour conséquence de réduire de façon extrême et « anormale » la proportion des femelles dont les œufs sont sur le point d'éclore : la condition d'une répartition uniforme des éclosions dans le temps n'est pas remplie. Dans ce cas, la diminution de N_t en fonction de t ne peut être linéaire. Il en est également ainsi lorsqu'il y a, durant l'expérience, une variation importante de la température, variation telle que $1/De$ ne puisse être considéré comme constant. Cela peut se produire si l'on expérimente *in situ* et que la température moyenne journalière varie progressivement. On voit par exemple que l'expression $N_t = f(t)$ sera représentée par une courbe concave si la température diminue régulièrement en cours d'expérience, par une courbe convexe si elle augmente. Dans les deux cas précédents (prédation, variation de $1/De$) la méthode ne peut être utilisée. Toutefois, dans le second cas, il est parfois possible d'utiliser la méthode indirecte en reconstituant par approximations successives la variation théorique de $N_t =$

$f(t)$ par l'application de la relation (7) mise sous la forme

$$(8) N_t = N_0 (1 - \frac{(\Delta t)_i}{De_i}), \text{ si } De_i, \text{ durée du dévelop-}$$

pement à la température moyenne θ_i de l'intervalle $(\Delta t)_i$, peut être estimée par ailleurs. Nous en donnons un exemple dans le cas relativement favorable représenté figure 5 (*Th. neglectus*, courbe en tiretés).

L'ensemble des causes d'incertitude inhérentes à la méthode lorsqu'on opère dans des conditions expérimentales semi contrôlées et sur des populations naturelles, font qu'un calcul rigoureux de la droite d'ajustement par une méthode statistique, peut paraître déplacé. Une détermination « à l'œil » de cette droite, tenant davantage compte de la distribution des points (N_t, t) terminaux, donne probablement un meilleur résultat. C'est le procédé que nous avons utilisé.

2.2.2. TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE

Les femelles ovigères sont prélevées dans un échantillon collecté à l'aide d'un filet de 180 μ de v.d.m., et réparties, séparément ou par deux, dans de petites coupelles contenant environ 25 ml d'eau du lac filtrée. Les coupelles sont fermées avec un tissu filtrant de 60 μ de v.d.m. maintenu par un élastique, puis immergées dans le lac à la profondeur désirée grâce au dispositif représenté figure 3. Ce dispositif comprend :

— une « cage » de 50 $\times$ 55 $\times$ 30 cm environ, suspendue par deux cordes à un flotteur ancré sur le fond (fig. 3 a);

— deux plaques (P) faites en contreplaqué et dans lesquelles sont percés les orifices, fermés du côté inférieur par un grillage, destinés à recevoir les coupelles; celles-ci sont maintenues dans leurs

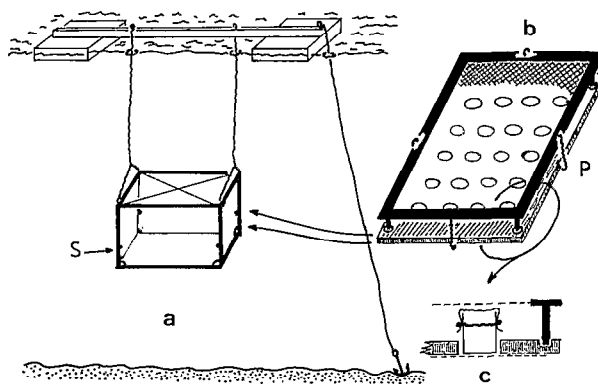


Fig. 3. — Dispositif d'expérimentation utilisé pour les déterminations de la durée du développement embryonnaire par la méthode indirecte.

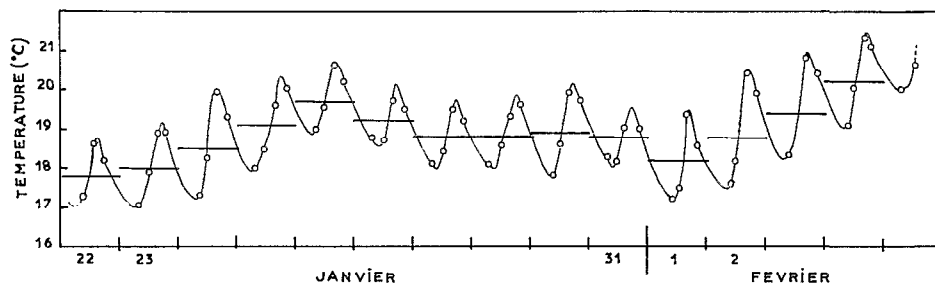


Fig. 4. — Variations journalières de la température moyenne de la masse d'eau à Tchongolérôm, du 22 janvier au 4 février 1973 ; les traits horizontaux indiquent la température moyenne journalière.

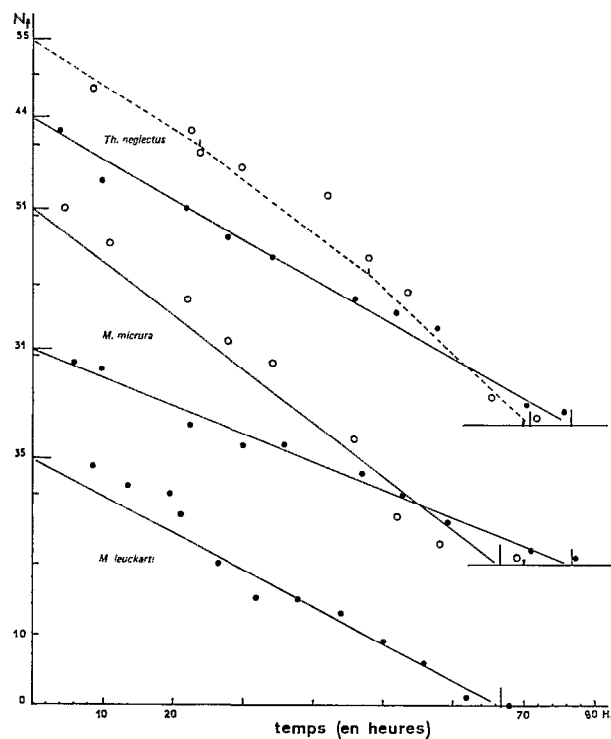


Fig. 5. — Détermination graphique de D_e par la méthode indirecte (cf. texte). En abscisses le temps (en heures) compté à partir du début de l'expérience ; en ordonnées, le nombre de femelles ovigères ; le nombre initial de femelles (N_0) est indiqué pour chaque expérience.

loges grâce à un couvercle grillagé posé sur la plaque et fixé par des élastiques ; les plaques sont normalement placées sur des supports (S) soudés sur le cadre de la « cage ».

Deux de ces dispositifs ont été utilisés simultanément, les observations portant alternativement sur le premier puis sur le second.

La profondeur d'immersion de la cage a été déterminée de telle sorte que le niveau de 1 m, calculé à partir de la surface, tombe entre les deux plaques. Ce niveau a été choisi suffisamment éloigné de la surface pour limiter l'amplitude des variations journalières de la température subies par les organismes, et assez loin du fond pour ne pas placer ceux-ci dans une zone trop riche en détritus. Les vents provoquent en effet une remise en suspension des sédiments du fond au moment de leur force maximale.

Les observations périodiques ont eu lieu à bord de l'embarcation. Les mesures de températures ont été faites à proximité du lieu d'immersion, quatre fois dans la journée, par prélèvement d'eau en surface, à 0,25-0,50-1,00 et 1,50 mètres. Les températures sont reportées figure 4. Les valeurs finalement prises en compte sont les températures moyennes journalières de la masse d'eau, qui rendent en général mieux compte de la température subie par les organismes, que la température observée directement au point d'immersion (1 m).

Cette méthode a été utilisée pour les deux espèces dominantes du peuplement à cette époque, *Moina micrura dubia* et *Thermocyclops neglectus*, ainsi que pour *Mesocyclops leuckarti*. En ce qui concerne *Diaphanosoma excisum* et *Thermodiaptomus galebi*, espèces également bien représentées, toutes les tentatives ont échoué, par suite d'une mortalité importante des femelles (surtout chez *D. excisum*), et, chez *Th. galebi*, d'un parasitage massif des œufs ou du dépôt des sacs ovigères avant terme. À noter que le parasitage des œufs était également très important en milieu naturel.

3. RÉSULTATS

3.1. Observations générales

Chez les Cladocères, dans les conditions artificielles,

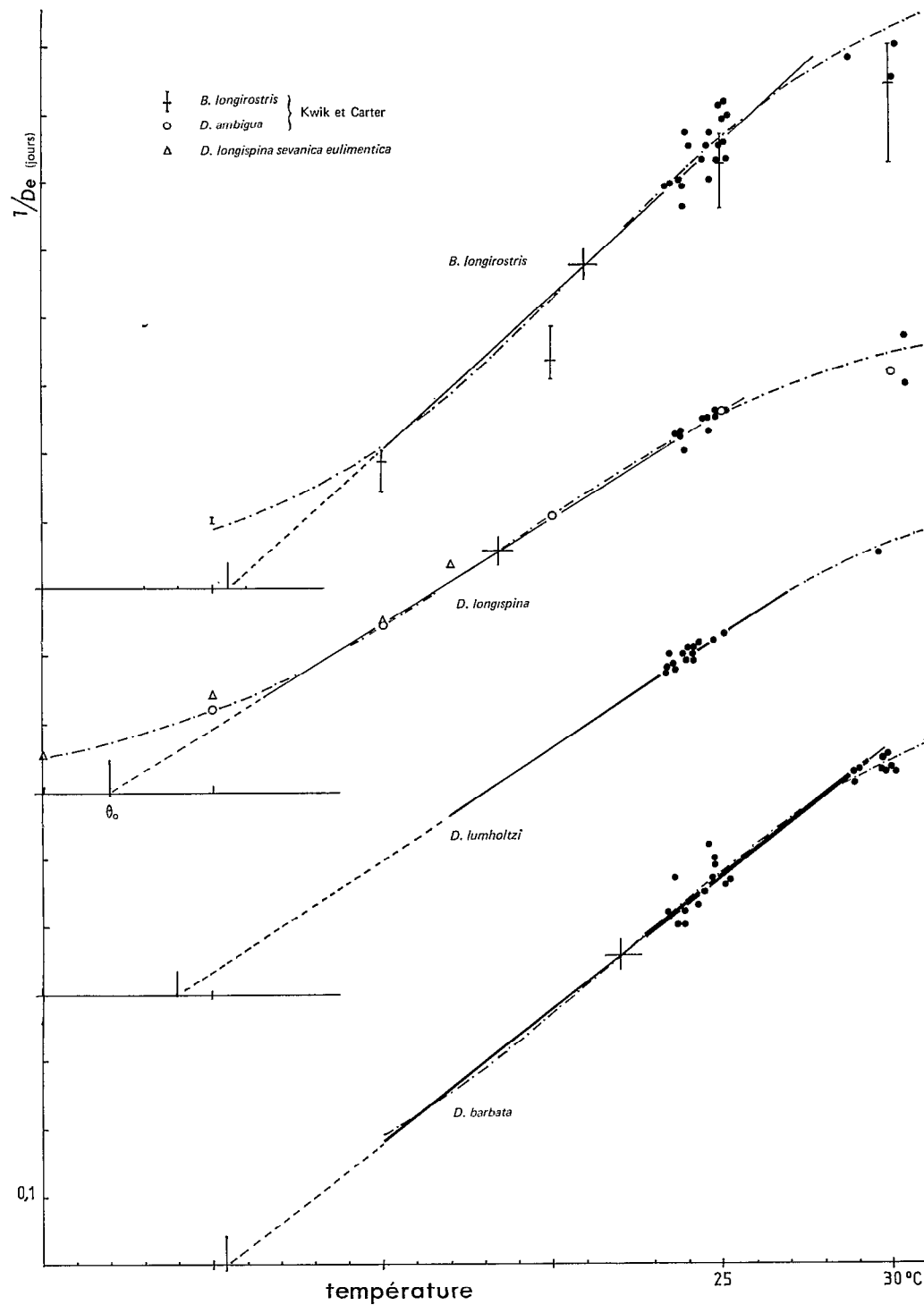


Fig. 6. — Variation de $1/De$ avec la température chez *Daphnia barbata*, *D. lumholzi*, *D. longispina*, et *Bosmina longirostris* (valeurs $1/De$, θ observées en janvier 1969 (24 $^{\circ}\text{C}$) et en août 1968 (30 $^{\circ}\text{C}$). En trait plein, la droite d'approximation $1/De = 1/S (\theta - \theta_0)$; en tiretés, la courbe logistique.

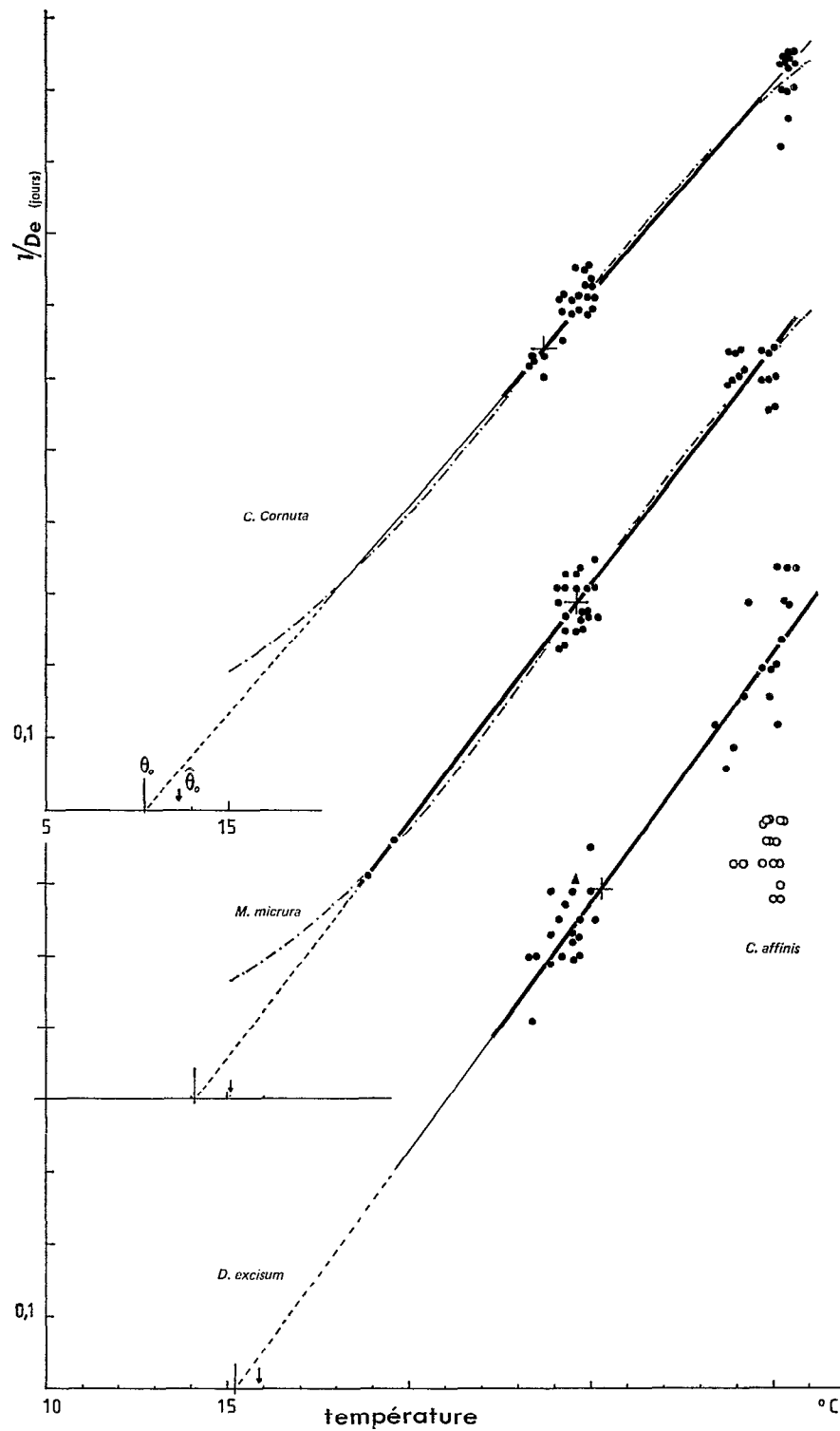


Fig. 7. -- Variation de $1/De$ avec la température chez *Diaphanosoma excisum*, *Moina micrura dubia*, *Ceriodaphnia cornuta* et *C. affinis* (valeurs de $1/De$, θ observées en août 1968 (30 °C), janvier 1969 (24 °C) et janvier-février 1973 (18-20 °C). En trait plein, la droite d'approximation $1/De = 1/S (\theta - \theta_0)$; en tiretés, la courbe logistique.

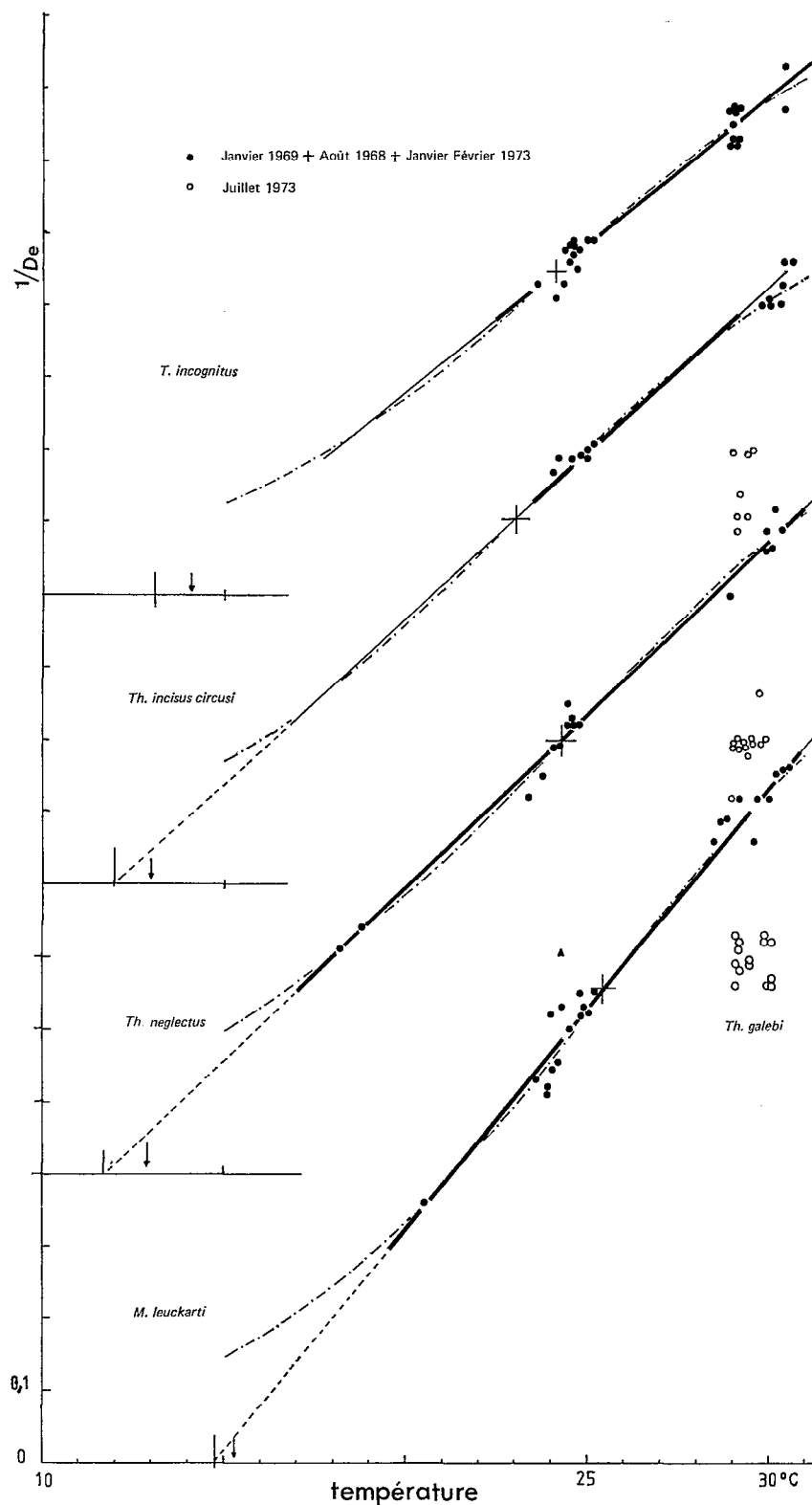


Fig. 8. — Variation de $1/D_e$ avec la température chez *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops neglectus*, *Thermocyclops incisus circusi*, *Tropodiaptomus incognitus*, *Thermodiaptomus galebi*. Valeurs de $1/D_e$, θ observées en août 1968 (30 °C), janvier 1969 (24 °C), janvier-février 1973 (18-20 °C) et juillet 1973 (30 °C). En trait plein, la droite d'approximation $1/D_e = 1/S(\theta - \theta_0)$; en tiretés, la courbe logistique.

l'expulsion des jeunes de la poche incubatrice intervient souvent peu de temps avant la mue et la ponte qui la suit, de sorte que l'on a généralement égalité entre D'e (1) et De. C'est le cas par exemple chez *Daphnia galeata mendotae* (HALL, 1964), et *Moina macrocopa* (BANTA, 1939). Cependant, mue et ponte peuvent être retardées de quelques heures (cas de *Daphnia magna* — GREEN, 1956 — et de *Daphnia longispina* — BANTA, 1939 —). En ce qui concerne les formes du Tchad, l'intervalle de temps séparant éclosion et ponte a été évalué à 20 min. chez *D. excisum*, *C. cornuta*, *Ceriodaphnia affinis*, *M. micrura dubia*, espèces qui se conforment donc au cas général, et à plus d'une heure chez les autres espèces (1 H en moyenne pour *D. longispina* et *D. lumholzi*, 3 H chez *D. barbata*, 4 H chez *B. longirostris*). La raison de l'asynchronisme existant chez les dernières espèces, ne nous est pas connue.

A l'inverse, l'inégalité D'e > De est la règle chez les Copépodes dans les conditions artificielles. Cependant le rapport D'e/De observé est très variable d'un individu à l'autre. A titre indicatif, nous récapitulons les valeurs observées en janvier 1969 et en août 1968 dans le tableau I. Les rapports D'e/De observés sont supérieurs à ceux que mentionne Smyly (1974) pour *Cyclops strenuus abyssorum* (aux températures de 4 °C, 8, 12, et 16 °C l'auteur observe l'égalité D'e = De + 1,5 jours, soit un rapport D'e/De de 1,4 à 16 °C). Ce rapport est encore légèrement supérieur aux valeurs, non chiffrées, observées au Tchad en juillet 1973 à propos de *M. leuckarti* et de *Th. neglectus*.

Les valeurs expérimentales (1/De, θ) obtenues à 24 et 30 °C par la méthode directe pour toutes les espèces sont reportées dans les figures 6, 7 et 8, avec en outre, pour *M. leuckarti*, *Th. neglectus* et *M. micrura*, les valeurs obtenues à 18-20 °C par la méthode indirecte (chaque point représente une valeur).

L'équation des droites d'approximation passant par les points moyens des groupes de valeurs de 24 et 30 °C (données de 1969 et de 1968), montre, lorsqu'on examine successivement la pente 1/S, la valeur de θ_0 et son signe (θ_0 est normalement retranché de θ), que l'approximation linéaire introduite par hypothèse est valable chez tous les Copépodes, mais chez quatre espèces de Cladocères seulement. Il s'agit de *D. barbata* (fig. 6, 1/S = 0,034), de *C. cornuta* (fig. 7, 1/S = 0,055), de *M. micrura dubia* (fig. 7, 1/S = 0,065) et de *D. excisum* (fig. 7, 1/S = 0,068). Chez *D. longispina* et *B. longirostris*,

les équations sont respectivement 1/De = 0,016 ($\theta + 9,5$) et 1/De = 0,026 ($\theta + 0,0$).

Les valeurs de 1/De observées à 18-20 °C chez *M. micrura*, *Th. neglectus* et *M. leuckarti* se situent à peu près sur les droites d'approximation.

TABLEAU I

Valeurs de D'e observées chez les Copépodes en janvier 1969 et août 1968

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)	2	53 (46-77)	1,5
<i>M. leuckarti</i> .	57 (47-64)	1,5	38 (30-40)	1,5
<i>Th. neglectus</i>	62 (44-86)	1,5	54 (41 : 46 : 76)	2
<i>Th. incisus circusi</i>	90 (73-109)	2,2	72 (45-95)	2,4

Les pentes des droites trouvées chez *D. longispina*, et *B. longirostris*, sont trop éloignées des valeurs observées chez des espèces voisines (du lac ou de zone tempérée, cf. fig. 6c, 6d et 10a), pour que l'hypothèse de linéarité entre 24 et 30 °C soit valable dans ce cas. Il est donc vraisemblable que l'intervalle de température 24-30 °C correspond chez ces deux espèces à la partie terminale de la courbe sigmoïde caractérisant la relation 1/De, θ propre à chacune d'elle. Le problème est donc de parvenir à estimer celle-ci. Le trop petit nombre de points à 30 °C ne permettant pas d'estimer par la méthode indiquée plus bas (b) l'équation de la courbe logistique, nous l'avons établie par analogie avec les courbes d'ajustement de *Daphnia longispina sevanica eulimentica* (in WINBERG, 1971) et de *Daphnia ambigua* (KWIK et CARTER, 1975) d'une part, et de la forme de *Bosmina longirostris* du Beaver Pond (KWIK et CARTER, 1975) d'autre part. Les valeurs expérimentales correspondant à ces espèces sont indiquées sur la figure 6. L'extrapolation faite est plus particulièrement justifiée dans le premier cas étant donné la similitude entre les relations observées chez les espèces du genre *Daphnia* (cf. fig. 10). L'extrapolation de l'équation des droites à partir des courbes logistiques ainsi établies est indiquée dans le tableau II. On obtient un θ_0 de 6,9 °C chez *D. longispina* et de 10,5 °C chez *B. longirostris*, valeurs qui sont respectivement inférieure à celle de *D. barbata* (forme afri-

(1) Temps séparant deux pontes successives.

caine du lac), et supérieure à celle de l'espèce *B. longirostris* de Kwik et Carter (forme tempérée froide).

Exception faite des deux espèces précédentes (et de *D. lumholtzi* qui représente un cas similaire), l'équation des courbes logistiques d'ajustement a été établie de deux manières, selon le nombre des valeurs expérimentales (points moyens $1/De_m$, θ_m) disponibles.

— Si ce nombre est de trois (24, 30 et 18-20 °C), les constantes sont estimées par la méthode graphique normale : on cherche les valeurs de K , b et $\hat{\theta}$ qui donnent un alignement des trois points, en portant $L(\frac{K-v}{v})$ (v est mis pour $1/De_m$) en ordonnée et

la température (θ_m) en abscisse. Rappelons le, l'alignement des points signifie que la relation $L(\frac{K-v}{v}) =$

$b(\hat{\theta}-\theta)$ (expression (3) précédente), qui représente l'expression logistique sous une forme différente, est

vérifiée. Cette méthode a été appliquée pour *M. micrura*, *Th. neglectus* et *M. leuckartii*.

— Si le nombre de points est de deux (24 et 30 °C), on se donne une valeur de b égale à 0,20, valeur moyenne de ce paramètre : b étant fixé, on cherche les valeurs de K et de $\hat{\theta}$ qui satisfont

les deux égalités $\left[L(\frac{K-v_1}{v_1}) = b(\hat{\theta}-\theta_1) \right]$ et $\left[L(\frac{K-v_2}{v_2}) = b(\hat{\theta}-\theta_2) \right]$, où (v_1 , θ_1) et (v_2 , θ_2) sont les données expé-

riméntales. Ce problème a été solutionné graphiquement. Si l'ajustement de la courbe ainsi obtenue aux valeurs expérimentales individuelles (points $1/De$, θ), n'est pas satisfaisant, on peut essayer une valeur de b différente de 0,20. Cette méthode a été utilisée chez *D. barbata*, *C. cornuta*, *D. excisum*, *T. incognitus* et *Th. incisus circusi*.

L'incertitude sur les paramètres K et $a = b\hat{\theta}$ déterminés selon le second procédé est relativement faible en raison de la bonne précision des deux données

TABLEAU II

Caractéristiques du développement embryonnaire des différentes espèces étudiées : équation $1/De = 1/S (\hat{\theta}-\theta_0)$; paramètres de l'équation logistique : Q_{10} entre 20 et 30 °C ; durées de développement à 20, 25, et 30 °C (en heures) — les équations marquées d'un astérisque diffèrent sensiblement de celles des droites calculées (cf. texte). Pour chaque espèce, les durées de développement indiquées en caractères gras et en caractères maigres correspondent respectivement aux valeurs établies à partir des droites calculées (valeurs brutes) et à partir de l'équation logistique

Espèces	$1/De = 1/S (\hat{\theta}-\theta_0)$ en jours	$\hat{\theta}$	$K/2$	b	Q_{10} (20-30 °C)	De (heures)		
						20	25	30 °C
<i>B. longirostris</i>	0,0452 ($\hat{\theta}$-10,5)*	21,0	0,475	0,21	1,94		37	31
						56	36	29
<i>D. longispina</i>	0,0309 ($\hat{\theta}$-6,9)*	18,4	0,355	0,19	1,57		44	38
						59	43	37,5
<i>D. barbata</i>	0,0391 ($\hat{\theta}$-10,4)*	22,0	0,455	0,19	2,02		41,5	32
						65,5	41,5	32,5
<i>D. lumholtzi</i>	0,0328 ($\hat{\theta}$-9,0)*	21,2	0,40	0,18	1,85		45	36
						67	45	36
								28,5
<i>C. affinis</i>							33	24
<i>C. cornuta</i>	0,058 ($\hat{\theta}$-12,7)*	23,7	0,64	0,20	2,41		33	24
						58	33	24
<i>M. micrura dubia</i>	0,0656 ($\hat{\theta}$-14,1)	24,6	0,69	0,21	2,74		62	33,5
						63	33,5	23
<i>D. excisum</i>	0,0685 ($\hat{\theta}$-15,1)	25,3	0,70	0,21	2,95		35,5	23,5
						69,5	35,5	23,5
<i>T. incognitus</i>	0,0406 ($\hat{\theta}$-13,1)	24,1	0,445	0,20	2,50		40,5	35
						88	49,5	35
<i>T. incisus circusi</i>	0,0461 ($\hat{\theta}$-12,0)*	23	0,505	0,20	2,26		40	29,5
						67	40	29,5
<i>T. neglectus</i>	0,0476 ($\hat{\theta}$-11,7)	24,3	0,60	0,175	2,29		61	38
						62,5	38	27,5
<i>M. leuckartii</i>	0,0595 ($\hat{\theta}$-14,4)	25,4	0,655	0,20	2,79		72	38
						72	38	25,5
<i>T. galebi</i>								33,5

de base (v , θ_m). Une modification de b de 0,19 à 0,21 n'entraîne en effet que de légères variations de K (et de $\hat{\theta}$) si on opère dans la gamme des températures moyennes, ce qui est précisément notre cas.

Chez quelques espèces, l'équation des droites d'approximation données dans le tableau II n'est pas celle obtenue par calcul, mais celle de la droite qui correspond le mieux à la courbe logistique établie. La modification est très légère : 0,034 (pente de la droite calculée) et 0,039 (pente de la droite représentée graphiquement) chez *D. barbata*; respectivement 0,055 et 0,058 chez *C. cornuta*; 0,042 et 0,046 chez *Th. incisus circusi*. Chez les autres espèces, à l'exception de *D. longispina* de *D. lumholzi* et de *B. longirostris*, il y a concordance entre les deux droites. Toutes ces droites passent par le point $(K/2, \hat{\theta})$. Il faut remarquer que la durée de développement chez *C. cornuta* et *Th. incisus circusi* correspond à une température très légèrement supérieure à 30 °C (cf. fig. 7 et 8), dépassant sans doute la limite supérieure de « linéarité », fait qui justifie davantage encore la modification de pente effectuée.

Les deux types de relations, logistique et linéaire, sont représentées graphiquement fig. 6, 7, 8; les résultats chiffrés sont présentés de façon synoptique tableau 2. Les conclusions suivantes se dégagent de leur analyse.

3.2. Variations interspécifiques de la durée du développement embryonnaire

Les durées du développement embryonnaire sont du même ordre de grandeur chez les Copépodes et chez les Cladocères étudiés : 1 à 1,6 jours à 30 °C (1,3 J); 1,4 à 2 J à 25 °C (1,7 J); 2,5 à 3,0 J à 20 °C (2,8 J).

Les différences interspécifiques sont très marquées aux températures élevées. A 28-30 °C, les espèces se répartissent en trois groupes. Le premier réunit les espèces à développement très rapide : *M. micrura*, *D. excisum*, *C. cornuta* et *M. leuckarti* ($23 < De < 25$ H à 30 °C). Le second comprend des espèces à développement nettement plus lent, soit les trois espèces de *Daphnia* et les deux *diaptomides*, auxquelles on peut ajouter *B. longirostris* : $31 < De < 38$ H à 30 °C. Il convient de souligner la position particulière de *D. longispina* dans ce groupe. *Th. neglectus* et *Th. incisus circusi*, ainsi probablement que *C. affinis*, ont une position intermédiaire.

Exception faite de *T. incognitus*, qui se différencie nettement des autres espèces par un développement plus long à toutes les températures, on constate que l'éventail des valeurs se réduit à basse température. Les écarts interspécifiques sont minimaux vers 20-22 °C. En dessous de cette température,

il y aurait inversion de la hiérarchie caractérisant les températures élevées, *B. longirostris* et *D. longispina* ayant alors le développement le plus rapide.

On remarquera que la différence de vitesse de développement embryonnaire entre *B. longirostris* et *D. longispina* (plus *D. lumholzi* et *D. barbata*) d'une part et *M. micrura*, *C. cornuta*, et *D. excisum* d'autre part, explique en partie la variation saisonnière de composition du peuplement de Cladocères, marquée pour un niveau de lac normal, par la prédominance des premières espèces en hiver et des secondes en saison chaude. Ces variations sont illustrées dans la figure 9.

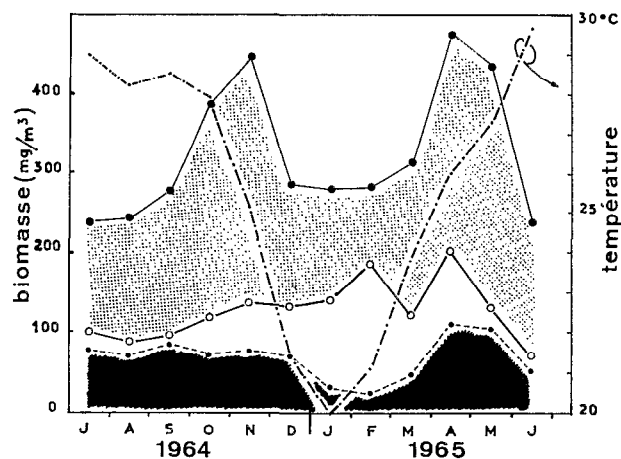


Fig. 9. — Variation de la densité des différents éléments du zooplancton en 1964-1965 dans l'Archipel-est (moyenne pour cinq stations). En noir : *Moina* + *Ceriodaphnia* + *Diaphanosoma*; en blanc : *Daphnia* + *Bosmina*; en gris : *Copépodes*.

3.3. Comparaison des durées de développement à 30 °C de *M. leuckarti* et de *Th. neglectus* en juillet 1973 et en août 1968 : autres facteurs agissant sur *De*

La durée du développement observée en juillet 1973 est inférieure à celle d'août 1968 : les points $(1/De, \theta)$ de juillet 1973, représentés par un cercle sur les figures 8a et 8b, s'écartent en effet significativement de la droite s'ajustant aux données de 1968, de 1969 et de février 1973 (18-20 °C). L'accélération du développement observé est très probablement liée à une amélioration des conditions de nutrition des femelles. Cette explication est d'autant plus vraisemblable que l'on constate parallèlement chez les deux espèces, un très net raccourcissement de la durée du développement juvénile, et une diminution, déjà mentionnée, du rapport $D'e/De$. L'amélioration des conditions de nutrition pourrait en fait correspondre à une augmentation de la

concentration des particules nutritives; de fait la teneur des particules en suspension était très élevée dans le milieu d'où provenaient les individus d'élevage en juillet 1973.

Ce résultat confirme donc l'influence possible des conditions de nutrition, ou d'autres facteurs, sur la durée du développement embryonnaire des Copépodes, et rejoint les remarques de Smyly sur ce point (cf. introduction).

Signalons que l'interprétation de l'alignement des points obtenus chez ces deux espèces en 1968 et 1969 (30 et 24 °C) d'une part, et en janvier-février 1973 (18-20 °C) d'autre part, ne tient pas compte de ce résultat, puisque les deux séries de valeurs sont décrites, par hypothèse, par la même loi. Il se peut en réalité que les deux séries de données correspondent à deux lois différentes, légèrement décalées : vers 30 °C, on a $1/De (1973) = 1/De (1968) \times 1,10$.

Les durées de développement embryonnaire dont nous disposons encore pour la période 1973, concernent *Th. galebi*, et n'ont donc pas leur équivalent en 1968-69. Ces valeurs sont légèrement inférieures à celles de *T. incognitus* à la même température (30 °C, août 1968 et 1969). Les deux espèces diffèrent trop entre elles par la taille de leurs œufs ou des orthonauplies, pour qu'une conclusion soit tirée de ce fait.

3.4. Variation du taux de développement avec la température chez les différentes espèces

L'interprétation des observations relatives à *B. longirostris* et à *D. longispina*, permet de situer respectivement vers 25 et 27 °C, donc aux températures moyennes, l'infléchissement de la courbe $1/De = f(\theta)$, et vers 29-30 °C la durée minimum de développement chez ces deux espèces. L'infléchissement se produit vers 29-30 °C, et la durée minimum a lieu probablement à une température supérieure à 30 °C, chez les autres espèces.

Par ailleurs, si l'on excepte *D. barbata*, qui reste dans le lac une forme hivernale, on constate que la portion médiane, réductible à une droite, de la courbe logistique, correspond, chez les espèces du second groupe, à la gamme de variation annuelle de la température du lac. On n'observe pas cette coïncidence chez *B. longirostris* et *D. longispina*.

Ces faits suggèrent que les espèces du second groupe sont mieux adaptées au régime thermique de leur biotope que celles du premier groupe.

De fait, les valeurs de Q_{10} dans l'intervalle de température 20-30 °C, montre que le métabolisme est parfaitement normal chez deux de ces espèces prises comme référence. Chez *M. micrura* et *M. leuckarti*, le Q_{10} passe ainsi de 4,5-5,2 à 1,6, subissant

une diminution normale, comparable à celle qui caractérise *E. gracilis* et *D. ambigua* dans leur biotope respectif ($4,2 < Q_{10} < 1,6$) (cf. fig. 2). En outre, le Q_{10} calculé pour l'intervalle de 20 à 30 °C atteint des valeurs normales chez toutes ces espèces, valeurs comprises entre 2,26 (*Th. incisus circusi*) et 2,95 (*D. excisum*) (tabl. II). Inversement, le Q_{10} entre 20 et 30 °C est sensiblement plus bas chez les deux premières espèces (tabl. II), et cet indice n'atteint vraisemblablement que la valeur 2,7 chez *D. longispina* à la température minimum du lac (si l'assimilation à *D. ambigua* est valable) (fig. 2).

L'examen de l'aire de répartition géographique des différentes espèces du lac montre, dans l'état actuel de nos connaissances, que *B. longirostris* et *D. longispina* sont des formes cosmopolites mieux représentées en zone tempérée, alors que les autres sont, dans le lac Tchad, « au centre » de leur aire de répartition. Ce fait éclaire les observations précédentes. Il suggère également qu'il y a une relation, non exclusive, entre la zone optimale de développement embryonnaire (définie ici par l'intervalle de température où la relation entre $1/De$ et θ est « linéaire ») d'une espèce ou d'une race, et son aire de répartition géographique.

Comme nous l'avons mentionné, « l'inadaptation » des deux espèces de Cladocères cosmopolites, et particulièrement de *D. longispina*, se manifeste par l'infléchissement de la courbe $1/De = f(\theta)$ aux températures moyennes du lac (25-27 °C), et par le fait qu'il n'y a pas coïncidence entre la zone optimale de développement et l'intervalle de variation annuelle de la température. Comment, dans ces conditions expliquer la présence des deux espèces dans le lac ? Elle s'explique probablement par le fait que les températures hivernales (18-20 °C) correspondent à leur température optimale de développement (proche de θ), soit respectivement 18 et 21 °C (cf. tabl. II), ce qui accroît leur compétitivité face aux formes tropicales en hiver. Par ailleurs, la température du lac est comprise entre 18 et 25-27 °C pendant une période importante de l'année (d'octobre à mars-avril) (fig. 9); or ces températures font partie de la zone optimale de développement des deux espèces. Troisième argument : si les températures maximales de la saison chaude aboutissent à l'élimination progressive des deux espèces, ces températures ne sont probablement pas léthales et n'entraînent d'ailleurs pas de modification ni d'arrêt de la reproduction : pas de signe d'une reproduction sexuée, présence, au contraire, de femelles parthénogénétiques pourvues d'œufs en saison chaude.

Il semble cependant indispensable de dissocier le cas de *B. longirostris* de celui de *D. longispina*,

car la variation saisonnière des deux espèces n'est pas strictement identique : en moyenne, *Daphnia* n'est abondante qu'en hiver, alors que *Bosmina*, bien qu'elle présente un maximum d'abondance à cette période de l'année, reste assez bien représentée en saison chaude. Cette différence s'explique, au moins partiellement, par le fait que *Bosmina* a un développement plus rapide que *D. longispina* aux températures élevées (cf. courbes et tabl. II). Par ailleurs, d'autres observations, non rapportées ici, suggèrent que *B. longirostris* occupe dans le lac une niche écologique assez particulière.

À l'inverse des deux espèces cosmopolites précédentes, *M. leuckarti*, qui est également cosmopolite, représente un exemple typique d'adaptation au régime thermique du lac. Les valeurs normales de Q_{10} observées (tabl. II et fig. 2) et la comparaison des courbes ($1/De$, θ) de la forme tchadienne et de deux formes de zone tempérée (n° 9 et 10, fig. 10 b) le montrent. Ce fait n'est pas une véritable surprise, et cela pour plusieurs raisons. Tout d'abord, la plus ou moins grande faculté d'adaptation thermique des espèces est un phénomène bien connu. Ensuite, *M. leuckarti*, qui est considéré comme une forme estivale en zone tempérée, semble manifester, à travers ses variétés européennes, une faculté d'adaptation particulière : selon EINSLE, la variété *bodanicola* serait ainsi une forme de lac oligotrophe, alors que la variété *leuckarti*, plus eurytrophe, affectionnerait les milieux plus riches en nourriture (in DUSSART, 1969). Enfin, la création d'une variété tropicale africaine de l'espèce, identifiable par des caractères morphologiques particuliers, a déjà été proposée par KIEFER.

En définitive, le cosmopolitisme de *M. leuckarti* pourrait correspondre à l'existence (à l'isolement) de plusieurs variétés ou races bien adaptées à leur milieu respectif. Il différerait en cela du cosmopolitisme des deux Cladocères, davantage lié à une plus grande eurythermie ou eurytopie. Il faut toutefois signaler que la légère différence notée aux températures élevées entre les valeurs de $1/De$ de la forme de *B. longirostris* du Beaver Pond et de la forme *pellucida* du lac Tchad, est peut être imputable à l'adaptation des deux formes à leur biotope respectif. Les problèmes soulevés dans les paragraphes précédents sont complexes. Les observations faites suggèrent que la recherche d'une relation entre les caractéristiques de la liaison $1/De$, θ et l'aire de répartition géographique d'une espèce, ou, plus généralement, le régime thermique du biotope qu'elle occupe, représente peut-être un

moyen d'aborder de façon pragmatique ces problèmes.

4. DISCUSSION

La comparaison des courbes $1/De$, θ des deux espèces de cladocères cosmopolites ou des espèces hivernales (les trois *Daphnia* et *B. longirostris*) avec celles des formes tropicales (1) ou estivales (les autres espèces) montre qu'il y a, chez les espèces mieux adaptées aux températures élevées, décalage vers les températures supérieures de la zone optimale, avec augmentation de la température supérieure létale et accroissement de $1/S$ et de θ_0 .

$1/S$ passe ainsi de 0,030 chez *D. longispina*, espèce cosmopolite, hivernale dans le lac, à 0,039 chez *D. barbata* (espèce tropicale hivernale), et atteint 0,068 chez *D. excisum* (tropicale, estivale). De même, θ_0 est estimé à 7 °C chez *D. longispina*, à 10 °C chez *D. barbata*, et va de 12° à 15 °C chez les espèces estivales.

La même conclusion peut être tirée des observations de KWIK et CARTER sur les cladocères du Beaver Pond, *C. quadrangula*, qui n'est abondante que lorsque la température atteint et dépasse 20 °C, représentant l'espèce thermophile, et *D. ambigua* et *B. longirostris* les formes adaptées au régime thermique de l'étang (tabl. III et fig. 10). De même les modifications de la liaison $1/De$, θ signalées, apparaissent sur la figure 10, où ont été regroupées les courbes de diverses espèces de zone tempérée, et celles du lac Tchad et du lac George (*Th. hyalinus consimilis*). Ces espèces sont référencées dans le tableau III; leur n° d'ordre est reproduit dans la figure 10 et désigne la courbe logistique correspondante; l'équation de chaque courbe a été établie par la méthode indiquée p. 244-245, soit à partir des données brutes, soit à partir des courbes publiées par les auteurs lorsque ces données n'étaient pas disponibles (cf. légende du tableau).

À noter, la grande similitude des courbes de *Th. neglectus* du Tchad (*T. n.* sur la fig. 10) et de *Th. hyalinus consimilis* (n° 11), espèce antérieurement rattachée à *neglectus*, et la cohésion du groupe des *Daphnia*. Dans ce genre, l'espèce psychrophile est ici représentée par *D. hyalina* ($1/S = 0,027$; $\theta_0 = 4,2$ °C; $\theta = 16$ °C) dont l'aire de répartition est, selon FLÖSSNER, centrée sur les pays de la Baltique et la Scandinavie, et l'espèce thermophile est la forme du Tchad *D. barbata* ($1/S = 0,039$; $\theta_0 = 10,4$ °C; $\theta = 22$ °C).

(1) Terme employé ici par simplification, et ne désignant pas les limites précises de la répartition géographique des espèces considérées.

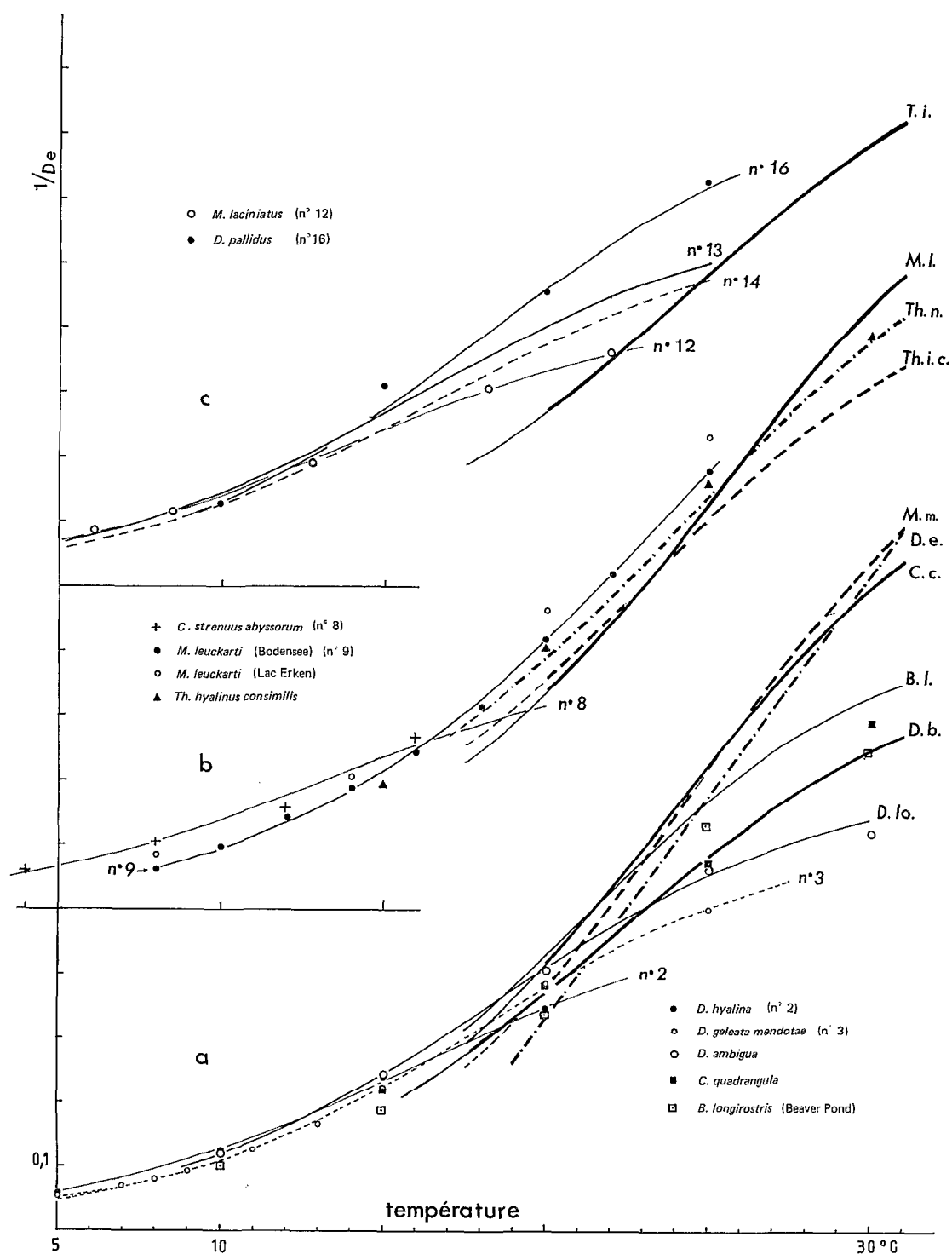


Fig. 10. — Courbes logistiques des principales espèces du lac Tchad (indiquées par leurs initiales) et de quelques-unes des espèces référencées dans le tableau III (indiquées par leur n° d'ordre dans ce tableau).

Erratum : légende de la courbe n° 3, lire *D. galeata mendotae*.

TABLEAU III

Paramètres des courbes logistiques de quelques espèces de zone tempérée, et de *Th. hyalinus consimilis* du lac George, avec quelques indications concernant le régime thermique des biotopes. * Courbe déterminée à partir de valeurs déduites de la courbe $De = f(\theta)$ donnée par l'auteur. — ** Courbe établie à partir des valeurs obtenues par l'auteur à l'aide des méthodes directe et indirecte. — *** Déterminé à partir de l'expression de Beleradeck donnée par l'auteur

Espèces	Auteur (biotope)	K/2 $\hat{\theta}$ b	Températures extrêmes
1. <i>Daphnia longispina sevanica</i>	in Winberg		
2. <i>Daphnia hyalina</i>	George et al. (sud G.B.)	0,26 ; 16,2 ; 0,182	4 (8) à 19 °C
3. <i>Daphnia galeata mendotae</i>	Hall (Base Line Lake)	0,315 ; 18 ; 0,195	4 (8)-25 °C
4. <i>Daphnia ambigua</i>	Kwik, Carter (~ L. Huron)	0,355 ; 18,4 ; 0,19	4 (10)-25 °C
5. <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Kwik, Carter (~ L. Huron)	0,525 ; 23,5 ; 0,17	4 (20)-25 °C
6. <i>Bosmina longirostris</i>	Kwik, Carter (~ L. Huron)	0,44 ; 21 ; 0,21 (0,11) ; (12)	4 (10)-25 °C
7. <i>Cyclops scutifer</i>	in Burgis		
8. <i>Cyclops strenuus abyssorum</i>	Smyly (District L.)	0,175 ; 12 ; 0,22	4-16 °C ?
9. <i>Mesocyclops leuckarti</i> *.....	Einsle (L. Constance)	(0,55) ; (22,5) ; (0,19)	4 (10)-22 °C
10. <i>Mesocyclops leuckarti</i> *.....	Taube (L. Erken)		
11. <i>Thermocyclops hyalinus consimilis</i> **.....	Burgis (L. George)	0,59 ; 24 ; 0,18	25-30 °C ?
12. <i>Mirodiaptomus laciniatus</i>	Eichhorn (Titisee, Feldsee)	0,22 ; 14 ; 0,18	4-13 °C ?
13. <i>Eudiaptomus gracilis</i>	Eckstein (Schluchsee)	0,30 ; 16,1 ; 0,187	4
14. <i>Eudiaptomus gracilis</i>	in Eckstein (L. Constance)	0,273 ; 16,5 ; 0,19	4 (10)-22 °C
15. <i>Skistodiaptomus oregonensis</i> ***.....	Rigler, Cooley (~ L. Ontario)	0,335 ; 18,3 ; 0,189	
16. <i>Diaptomus pallidus</i>	Geiling, Campbell (U.S.A.)	0,384 ; 18 ; 0,20	
17. <i>Arctodiaptomus salinus</i>	Elster et al.	0,30 ; 19 ; 0,18	15-30 °C (25 °C)

Il est probable que l'adaptation aux températures élevées s'accompagne également d'une augmentation du « seuil réel de développement ». La valeur de ce seuil est cependant difficile à estimer, en raison notamment du fait qu'il s'accompagne, dans les conditions artificielles, de fortes mortalités. Par ailleurs ce seuil correspond à l'apparition de la reproduction sexuée chez les cladocères, à l'entrée en dormance chez les cyclopidés, ou à la production d'œufs de durée chez les diaptomides. Sa signification est donc discutable. HALL situe sa valeur vers 4 °C pour *D. galeata mendotae* (Base Line Lake), EINSLE vers 6 °C chez *M. leuckarti* (Bodensee), mais il est plus élevé, selon KWIK et CARTER, chez *C. quadrangula* (au dessus de 10 °C). Les températures descendant peu de temps en dessous de 17 °C dans le lac, ce seuil n'est vraisemblablement atteint pour aucune

de nos espèces, et c'est arbitrairement que nous avons interrompu les courbes vers 15 °C (fig. 6, 7, 8).

Comme le suggère la figure 11, les modifications adaptatives de la liaison $1/De$, θ s'incrivent probablement dans le cadre d'une loi plus générale. Dans cette figure, ont été reportés, en coordonnées semi-logarithmiques, les points d'inflexion ($\hat{\theta}$, $L(K/2)$) des courbes logistiques relatives aux espèces du lac et à celles référencées dans le tabl. III.

Ces points se distribuent en effet autour d'une droite de la forme

(9) $K/2 = A e^{\hat{\theta} \hat{\theta}}$. Le calcul de la droite de régression de $L(K/2)$ en $\hat{\theta}$ excluant les points de *Cyclops scutifer*, et de *T. incognitus*, donne $A \approx 0,055$ et

$\hat{b} \approx 0,1$. $\hat{b}$ est ainsi à peu près égal à la moitié de la valeur moyenne du paramètre b de l'équation logistique (0,2). On peut donc admettre que le taux de développement embryonnaire des diverses espèces à la température optimale ($\hat{\theta}$), soit $K/2$, varie en moyenne selon une loi de Q_{10} unique. On a :

(10) $K/2 = 0,055 e^{0,1\hat{\theta}}$, avec $Q_{10} = 2,72$, expression qui précise, pour une espèce donnée, la dépendance entre la constante K de la courbe logistique et le régime thermique auquel l'espèce est adaptée.

Le remplacement de K par la relation (9) aboutit à l'expression de la courbe suivante

$$(11) 1/De = \frac{2A \cdot e^{\hat{b}\hat{\theta}}}{1 + e^{b(\hat{\theta}-\theta)}}, \text{ expression de la courbe}$$

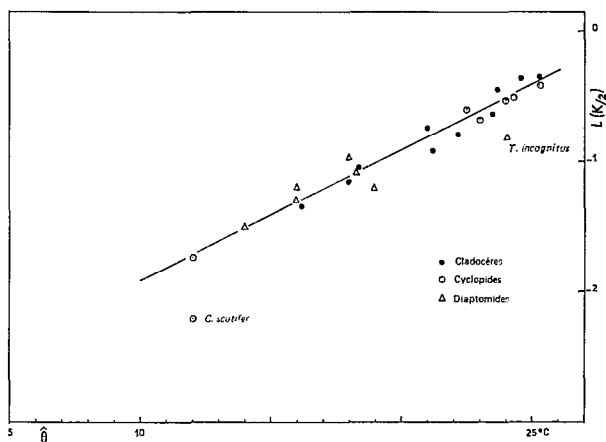


Fig. 11. — Distribution des points $L(K/2)$, $\hat{\theta}$ des espèces du Tchad et des espèces référencées tableau III.

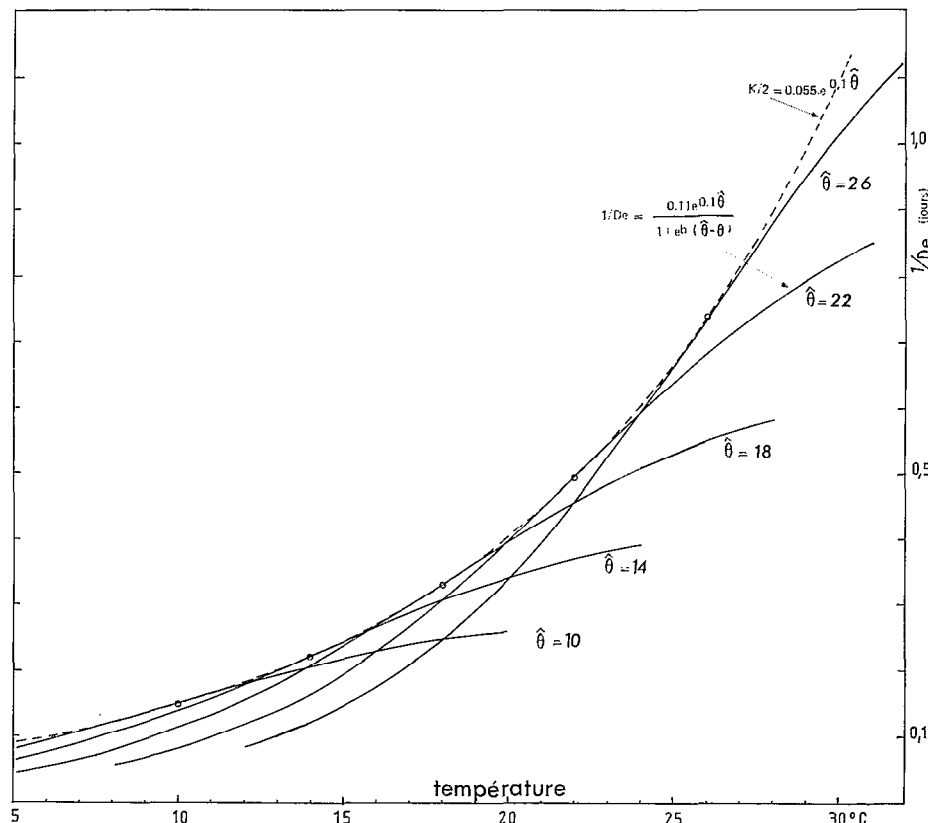


Fig. 12. — Abaques représentant la variation de $1/De$ avec la température selon l'expression (11) pour quelques valeurs de $\hat{\theta}$.

logistique qui permet, en donnant aux paramètres des valeurs moyennes, de calculer la durée du développement embryonnaire dans un intervalle de température dépassant la zone optimale, une fois

connus $\hat{\theta}$ et la durée du développement à cette température. Sur la figure 12, sont représentées quelques courbes établies à partir de la relation (11) pour des valeurs de $\hat{\theta}$ comprises entre 10 et 26 °C,

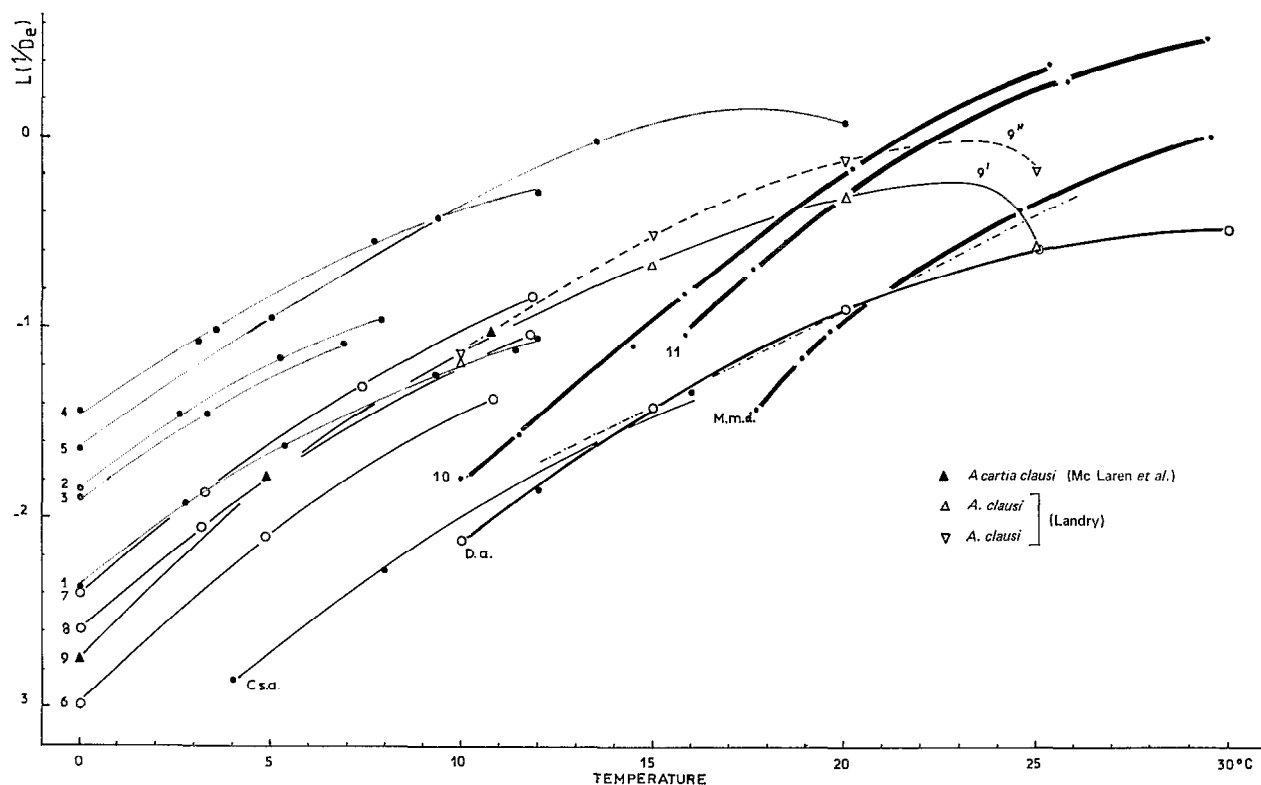


Fig. 13. — Variation de $1/De$ avec la température exprimée en coordonnées semi logarithmiques chez quelques espèces de Calanoides (d'après Mc LAREN *et al.*, 1969 et LANDRY, 1975). Les formes arctiques sont figurées en trait fin, et les formes tropicales en trait épais; la même représentation est adoptée pour quelques espèces d'Entomostracés d'eau douce (*Moina micrura*, *D. ambigua* et *Cyclops strenuus abyssorum*). 1. *Pseudocalanus minutus*; 2. *Calanus glacialis*; 3. *Calanus hyperboreus*; 4. *Metridia longa*; 5. *Calanus finmarchicus*; 6. *Tortanus discaudatus*; 7. *Temora longicornis*; 8. *Eurytemora hirundoides*; 9. *Acartia clausi* (données de Mac Laren *et al.*; 9' 9'', *Acartia clausi* (Landry, forme estivale et forme hivernale); 10. *Acartia tonsa*; 11. *Centropages furcatus*. - - - .

Droite $L(K/2) = f(\theta)$ (fig. 11).

en prenant $\hat{b} = 0,1$, $b = 0,2$ et $2A = 0,11$. Les températures optimales de 10 et 26 °C constituent sans doute les valeurs extrêmes rencontrées chez les cladocères et les copépodes d'eau douce.

Il est évident que de nouvelles observations sont indispensables pour confirmer les modifications d'adaptation thermique de la liaison $1/De$, θ décrites dans les premiers paragraphes, et établir la validité des expressions (9) et (11) qui les traduisent.

D'une manière plus générale, la valeur et les possibilités de l'expression logistique en tant que modèle de variation du taux de développement embryonnaire en fonction de la température, restent à préciser. Il en va de même en ce qui concerne la valeur, les variations ou la signification de ses paramètres : amplitude et nature des variations de b ; valeur bio-écologique de $\hat{\theta}$ et relation entre la valeur de ce paramètre chez une espèce et le régime

thermique auquel cette espèce est soumise; définition des limites de « linéarité », rapport entre ces limites et le régime thermique; amplitude et nature des variations de A ; etc.

Quelques remarques peuvent être formulées à propos de certains de ces sujets.

L'intervalle de « linéarité » de la relation $1/De$, θ , qui dépend de b , semble être peu variable chez les espèces considérées ici. Il correspond à 12 °C environ ($\hat{\theta} \pm 6^\circ\text{C}$).

Si l'on constate effectivement une augmentation de $\hat{\theta}$ lorsqu'on passe des espèces psychrophiles aux espèces thermophiles chez les formes considérées dans ce travail, ce fait n'est pas pleinement probant, car l'évolution significative de $\hat{\theta}$ avec le régime thermique se confond, du fait du petit nombre de formes prises en compte, avec sa variation inter-

spécifique. Toutefois, si l'on considère le groupe assez bien représenté des *Daphnia*, le rapport entre θ et le régime thermique est déjà significatif : θ varie de 16 °C chez *D. hyalina* à 22 °C chez *D. barbata*, la dernière valeur correspondant sans doute à un maximum pour le genre. Des valeurs relativement faibles de θ caractériseraient ce genre. Ainsi s'expliquerait sa faible représentation en nombre d'espèces et en biomasse dans les eaux chaudes tropicales, et inversement sa diversification et sa plus grande importance dans les eaux tempérées.

Dans la relation (11), la variation de A se traduit par un déplacement latéral de la courbe. A est sans doute lié aux conditions de nutrition : cas des *E. gracilis* (fig. 1a), de *M. leuckarti* et de *Th. neglectus* (raccourcissement de De à 30 °C en juillet 1973, cf. fig. 8 et 15); A varie aussi selon les espèces ou les groupes d'organismes. En définitive, si l'on excepte *T. incognitus* et *C. scutifer*, on constate que les

variations de A sont réduites (de l'ordre de 10 %), surtout si l'on considère la diversité des organismes et des conditions d'environnement auxquelles les données reproduites se rapportent. Le petit nombre d'observations utilisées ne permet cependant pas d'être affirmatif sur ce point, d'autant que l'homogénéité constatée ici entre groupes différents (cladocères et copépodes) ne se retrouve pas au sein d'un même groupe chez les Rotifères (POURRIOT et DELUZARCHES, 1971) ou chez les Calanoïdes marins (Mc LAREN *et al.*, 1969).

A titre indicatif, nous avons représenté graphiquement et en coordonnées semi-logarithmiques ($L(1/De)$, θ) quelques données publiées par Mc LAREN et LANDRY (fig. 13). La figure illustre ce qui précède, et permet par ailleurs de constater que les Calanoïdes considérés ont un développement extrêmement court, comparable à celui des Rotifères.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 19 août 1976

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWARTA (H. G.), BIRCH (L. C.), 1954. — The distribution and Abundance of Animals. Ed. University of Chicago Press, Chicago, 781 p.
- AUVRAY (C.), DUSSART (B.), 1967. — Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopidés. II. Cas des Cyclops et influence des facteurs extérieurs. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 92, 1 : 11-22.
- BANTA (A. M.), 1939. — Studies on the physiology, genetics, and evolution of some Cladocera. *Carnegie Institution, Washington Paper* n° 39, 285 p.
- BURGIS (M. J.), 1970. — The effect of temperature on the development time of eggs of *Thermocyclops* sp., a tropical Cyclopoid Copepod from Lake George, Uganda. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 5 : 742-747.
- DUSSART (B.), 1969. — Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. II. Cyclopidés et biologie. Ed. Boubée & Cie 292 p.
- ECKSTEIN (H.), 1964. — Untersuchungen über den Einfluss des Rheinwasser auf die Limnologie des Schluchsees. *Archiv. Hydrobiol. Suppl.*, 28 : 119-182.
- EDMONDSON (W. T.), 1965. — Reproductive rate of planctonic Rotifer as related to food and temperature in nature. *Ecol. Monogr.*, 35, 1 : 61-111.
- EDMONDSON (W. T.), WINBERG (G. G.), 1971. — A manual on method for the assessment of secondary productivity in Freshwaters. *I.B.P. Handbook*, n° 17, Ed. Blackwell Scientific Publication, Oxford, 358 p.
- EICHHORN (R.), 1957. — Zur Populationsdynamik der Calanoiden Copepoden in Titisee und Feldsee. *Archiv. Hydrobiol. Suppl.* 24 : 186-246.
- EINSELE (U.), 1968. — Die Gattung *Mesocyclops* in Bodensee. *Archiv. Hydrobiol.*, 64, 2 : 131-169.
- ELSTER (H. J.), HAWARY (M.), SCHROEDER (R.), SCHWOERBEL (I.), 1960. — Population-dynamics of zooplankton in the Nozha-Hydrodrome near Alexandria (*Arctodiaptomus salinus* Daday and *Diaphanosoma excisum* Sars). *Notes and Memoires* n° 50, Hydrobiol. Dep., Alexandria.
- FLÖSSNER (D.), 1972. — Krebstiere, Crustacea Kiemen und Blattfüßer, Branchiopoda Fischläuse Branchiura. *Die Tierwelt Deutschlands*, 60, 501 p.
- GEILING (W. T.), CAMPBELL (R. S.), 1972. — The effect of temperature on the development of the major Life Stages of *Diaptomus pallidus*. *Limnol. Oceanogr.* 17, 2 : 304-307.
- GEORGE (D. G.), EDWARDS (R. W.), 1974. — Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* in a eutrophic reservoir. *Freshwat. Biol.* 4, 5 : 445-465.
- GOULDEN (C. E.), 1968. — The systematics and evolution of the Moinidae. *Trans. amer. philos. Soc.*, 58, 6, 98 p.
- 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.*, 3, 3/4 : 43-60.
- GREEN (J.), 1956. — Growth, size and reproduction in *Daphnia*. *Proc. Zool Soc. London*, 126 : 173-204.
- HALL (D. J.), 1964. — An experimental approach to the

- dynamics of a natural population of *Daphnia gaeallia mendotae*. *Ecology*, 45, 1 : 94-112.
- HILLBRICHT-ILKOVSKA (A.), PATALAS (K.), 1967. — Les méthodes d'évaluation de la production et de la biomasse du zooplancton, et quelques problèmes de son étude quantitative. *Ecol. Polska*, sér. B, 13, 2 : 139-172. *En polonais*.
- HRBACHKOVA-ESSLOVA (M.), 1963. — The development of three species of *Daphnia* in the surface water of the Slapy reservoir. *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.* 48, 2 : 325-333.
- HRBACHKOVA-ESSLOVA (M.), 1971. — The size distribution of neonates and growth in *Daphnia hyalina* leydig from Lake Maggiore under laboratory conditions *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 27 : 357-367.
- HUTCHINSON (G. E.), 1967. — A treatise on Limnology, vol. II. Ed. John Wiley and Sons, Inc. New York, ix-1115 p.
- KOBINEK (V.), 1970. — The embryonic and post-embryonic development of *Daphnia hyalina* from Lake Maggiore. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 26 : 85-95.
- KRYUTCHKOVA (N. M.), SLADCEK (V.), 1969. — Quantitative relations of the feeding and growth of *Daphnia pulex obtusa*. *Hydrobiologia*, 33, 1 : 47-64.
- KWIK (J. K.), CARTER (J. Ch.), 1975. — Population dynamics of limnetic Cladocera in Beaver Pond. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 32 : 341-346.
- LANDRY (M. R.), 1975. — Seasonal temperature effects and predicting development rates of marine copepods eggs. *Limnol. Oceanogr.* 20, 3 : 434-440.
- Mc LAREN (I. A.), CORKETT (C. J.), ZILLIOUN (E. J.), 1969. — Temperature adaptation of Copepod egg from the Arctic to the Tropics. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 137 : 486-493.
- POURRIOT (R.), DELZARCHES (M.), 1971. — Recherches sur la biologie des Rotifères. II. Influence de la température sur la durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire. *Ann. Limnol.*, 7, 1 : 25-52.
- RIGLER (F. H.), COOLEY (J. M.), 1974. — The use of field data to derive population statistics of multivoltine Copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 4 : 636-655.
- SMYLY (W. J. P.), 1974. — The effect of temperature on development time of the eggs of three freshwater cyclopoid Copepods from the English Lake District. *Crustaceana*, 27, 3 : 278-284.
- WINBERG (G. G.), 1971. — Methods for the estimation of production of aquatic Animals. *Academic Press, London*, 175 p.