

R. GRAS

**CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES
SUR LA
PRODUCTION SECONDAIRE
(ZOOPLANCTON)**

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE O.R.S.T.O.M. DE FORT-LAMY



R. GRAS

**CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES
SUR LA
PRODUCTION SECONDAIRE
(ZOOPLANCTON)**

CONSIDERATIONS THEORIQUES SUR LA PRODUCTION SECONDAIRE (ZOOPLANCTON)

R. G R A S

P R E M I E R E N O T E

INTRODUCTION

L'étude du taux instantané de natalité d'une population est essentielle pour en connaître la dynamique. Chez les principaux constituants du zooplancton, Rotifères, Cladocères, Copépodes, le calcul de ce taux est facilité par le fait que ces animaux gardent leurs oeufs depuis la ponte jusqu'à l'éclosion soit dans une poche incubatrice, soit dans un ou deux sacs ovigères. D'autre part le taux de mortalité instantané des embryons se développant normalement est le même que celui de leurs parents.

La croissance d'une population est habituellement exprimée par la relation suivante :

$$N_{T_1} = N_{T_0} e^{\underline{r} (T_1 - T_0)} = N_{T_0} e^{(\underline{b} - \underline{d}) (T_1 - T_0)} \quad (1)$$

ou encore :

$$\underline{r} = \frac{\text{Ln } N_{T_1} - \text{Ln } N_{T_0}}{T_1 - T_0} \quad (2)$$

N_{T_0} et N_{T_1} étant les nombres totaux d'individus présents dans un volume donné aux instants T_0 et T_1 , \underline{r} le coefficient instantané de croissance, \underline{b} le coefficient instantané de natalité et \underline{d} le coefficient instantané de mortalité.

Dans une population en équilibre stable, \underline{r} est nul et \underline{b} et \underline{d} sont égaux et constants. Le nombre d'individus N_t , d'âge t , peut être calculé d'après l'équation suivante :

$$N_t = N_0 e^{-\underline{d} t} \quad (3)$$

N_0 étant le nombre d'individus à l'éclosion. Et cette équation est également valable pour les embryons, soumis au même taux de mortalité instantané que leurs parents.

.../...

Le graphique I montre ainsi une population diminuant de 25 % par jour, donc soumise à un taux de mortalité instantané $\underline{d} = 0,2877$. Les temps négatifs correspondent à diverses durées du temps de développement embryonnaire D, et il apparaît déjà que dans une population constante dont le taux de mortalité instantané \underline{d} est déterminé, le rapport nombre d'embryons/nombre de jeunes et d'adultes ne dépend que de D .

ETUDES RECENTES POUR DEFINIR LE COEFFICIENT INSTANTANE DE NATALITE \underline{b}

ELSTER (1954) a, lors de son étude de la dynamique d'une population du Copépode Eudiaptomus gracilis , utilisé le nombre moyen d'oeufs par femelle pour obtenir un indice de reproduction de la population.

EDMONSON (1960 - 1965) considère, pour les Rotifères, le nombre moyen d'oeufs par individu qu'il dénomme E , comme un instrument de premier choix pour déterminer les taux de natalité. Il divise ce rapport par la durée D du développement en jours à la température présente lors de l'échantillonnage pour obtenir le taux de reproduction :

$$B = \frac{E}{D} \quad (4)$$

Et il définit ainsi le coefficient instantané de natalité $\underline{b} = \ln (I + B)$ (5)

Pour les Copépodes, il définit trois autres rapports :

E = nombre d'oeufs/femelle/jour

C = nombre d'oeufs/copépodite/jour

T = nombre d'oeufs/copépode (copépodite + nauplii)/jour.

HALL (1964), WRIGHT (1965), TAPPA (1965) reprennent l'équation d' EDMONSON sous différentes formes :

Pour HALL

$$B = \frac{N_A \cdot \bar{E} \cdot I/D}{N_O} \quad (6)$$

N_A étant le nombre d'adultes présents dans un volume donné, \bar{E} le nombre moyen d'oeufs par adulte, N_O le nombre total d'individus présents dans le même volume et I/D l'inverse de la durée du développement embryonnaire exprimée en jours.

Pour WRIGHT

$$B = \frac{E}{D \cdot N_0} \quad (7)$$

E est ici le nombre total d'oeufs présents dans le même volume que N_0 , le nombre total d'individus N_0 , D étant toujours la durée de développement embryonnaire.

D'après ces auteurs, \underline{b} serait égal à :

$$\underline{b} = \text{Ln} \left(1 + \frac{N_E}{D \cdot N_T} \right) \quad (8)$$

N_E étant le nombre total d'embryons présents dans le même volume que le nombre total d'individus N_T et D la durée du développement embryonnaire en jours.

Mais l'étude mathématique de \underline{b} n'était pas faite et WRIGHT signalait : "EDMONSON (personal communication) has pointed out that this method introduces a bias when the duration of the development is long and the rate of population increase is high".

L'équation (8) semblait ainsi n'être pas valable pour calculer \underline{b} , même dans le cas d'une population stable.

ETUDE MATHEMATIQUE DES COEFFICIENTS DE NATALITE ET DE MORTALITE INSTANTANES

Ne seront examinées ici que des populations stables, dont le taux d'accroissement instantané \underline{r} est nul et les taux instantanés de mortalité \underline{d} et de natalité \underline{b} sont constants et égaux. L'équation (3) $N_t = N_0 e^{-\underline{d} t}$

permet de connaître l'abondance relative des différents stades de la population les uns par rapport aux autres.

Si l'équation (9) est intégrée, le nombre total d'individus N_T sera égal à :

$$N_T = N_0 \int_0^{\infty} e^{-\underline{d} t} dt = N_0 \left| \frac{e^{-\underline{d} t}}{-\underline{d}} \right|_0^{\infty} = \frac{N_0}{\underline{d}} \quad (9)$$

.../...

Quant aux embryons, soumis au même taux de mortalité instantané \underline{d} que leurs parents et dont la durée du développement embryonnaire est égale à D, leur nombre sera égal à :

$$N_E = N_0 \int_{-D}^0 e^{-\underline{d}t} dt = N_0 \left[\frac{e^{-\underline{d}t}}{-\underline{d}} \right]_{-D}^0 = \frac{N_0}{\underline{d}} (e^{\underline{d}D} - I) \quad (10)$$

Le rapport du nombre d'embryons à celui des jeunes et des adultes sera donc égal à :

$$\frac{N_E}{N_T} = \frac{\frac{N_0}{\underline{d}} (e^{\underline{d}D} - I)}{\frac{N_0}{\underline{d}}} = e^{\underline{d}D} - I \quad (11)$$

Ce rapport ne dépend donc que du coefficient instantané de mortalité \underline{d} et de la durée du développement embryonnaire D.

$$\begin{aligned} e^{\underline{d}D} &= I + \frac{N_E}{N_T} \\ \underline{d}D &= L \left(I + \frac{N_E}{N_T} \right) \\ \underline{d} &= \frac{I}{D} L \left(I + \frac{N_E}{N_T} \right) \end{aligned} \quad (12)$$

Comme $\underline{b} = \underline{d}$ par hypothèse, on aboutit à l'équation suivante :

$$\underline{b} = \underline{d} = \frac{I}{D} L \left(I + \frac{N_E}{N_T} \right) \quad (13)$$

\underline{b} étant le coefficient de natalité instantané, \underline{d} le coefficient de mortalité instantané, D la durée du développement embryonnaire en jours, N_E le nombre total d'embryons présents dans un certain volume d'eau et N_T le nombre total d'individus, à l'exclusion des embryons présents dans le même volume.

..//...

Si dans l'équation (8), $\frac{N_E}{N_T}$ est remplacé par la valeur tirée de l'équation (12), cette équation devient :

$$\underline{b} = \text{Ln} \left(I + \frac{e^{\underline{d} D} - I}{D} \right) \quad (14)$$

Dans l'hypothèse d'une population constante, les termes de l'équation (15) ne peuvent être égaux que si D est égal à I , ou lorsque \underline{b} et \underline{d} sont infiniment petits. La remarque de WRIGLEY, citée précédemment, apparaît donc justifiée.

VARIATION DE \underline{b} EN FONCTION DE \underline{d} ET DE D .

Pour diverses valeurs du taux de diminution journalier d'une population stable et chaque taux de mortalité instantané correspondant, et pour différentes durées du développement embryonnaire, les rapports N_E / N_T ont été calculés en utilisant l'équation (11)

% de diminution journalier	$\underline{b} = \underline{d} = \frac{I}{D} \text{Ln} \left(I + \frac{N_E}{N_T} \right)$	$N_E / N_T = e^{\underline{d} D} - I$				
		$D = 0,5$	$D = I$	$D = 2$	$D = 4$	$D = 8$
- 5 %	0,051	0,026	0,053	0,108	0,228	0,508
- 10 %	0,105	0,054	0,111	0,235	0,524	1,323
- 15 %	0,153	0,085	0,176	0,384	0,916	2,670
- 20 %	0,223	0,118	0,250	0,562	1,441	4,960
- 25 %	0,288	0,155	0,333	0,778	2,161	8,989
- 30 %	0,357	0,195	0,428	1,041	3,165	16,346
- 35 %	0,431	0,240	0,538	1,367	4,602	30,384
- 40 %	0,511	0,291	0,667	1,778	6,716	58,532
- 45 %	0,598	0,348	0,818	2,306	9,927	118,410
- 50 %	0,693	0,414	1,000	3,000	15,000	255,000

TABLEAU I . Valeurs de \underline{d} , \underline{b} et N_E/N_T pour différents taux de mortalité instantané et différentes durées de développement embryonnaire dans une population stable.

Par contre, l'emploi des formules utilisées par EDMONSON, HALL, WRIGHT et TAPPA aboutit pour chaque durée du développement embryonnaire à des valeurs de \underline{b} différentes de \underline{d} , sauf lorsque D est égal à I (Tableau II).

\underline{d}	$\underline{b} = \text{Ln} \left(I + \frac{N_E}{N_T \cdot D} \right)$				
	D = 0,5	D = I	D = 2	D = 4	D = 8
0,051	0,05	0,05	0,05	0,06	0,06
0,105	0,10	0,10	0,11	0,12	0,15
0,163	0,16	0,16	0,18	0,21	0,29
0,223	0,21	0,22	0,25	0,31	0,43
0,288	0,27	0,29	0,33	0,43	0,75
0,357	0,33	0,36	0,42	0,58	1,11
0,431	0,39	0,43	0,52	0,77	1,57
0,511	0,46	0,51	0,64	0,99	2,12
0,598	0,53	0,60	0,77	1,25	2,76
0,693	0,60	0,69	0,92	1,56	3,49

TABLEAU II . Valeur de \underline{d} et \underline{b} pour différents taux de mortalité instantanés et différentes durées de développement embryonnaire dans une population stable, en utilisant les rapports N_E/N_T du Tableau I.

Les valeurs de \underline{b} calculées en remplaçant dans l'équation (8) les valeurs de N_E/N_T données dans le tableau I sont d'autant plus éloignées des valeurs de \underline{d} que la durée du développement embryonnaire s'écarte de $D = I$ et que le taux de mortalité \underline{d} est élevé, ce qui confirme bien la remarque de WRIGHT citée plus haut.

Le tableau III permettra de comparer les valeurs de \underline{b} calculées par WRIGHT (1965) suivant l'équation (8) et celles calculées d'après l'équation (15)

Date	Chiffres de HALL	Valeurs équation (12)	Différence	Date	Chiffres de HALL	Valeurs équation (12)	Différence
13 - IV	0,08	0,07	0,01	28 - VI	0,17	0,15	0,02
20 - IV	0,16	0,11	0,05	2 - VII	0,22	0,18	0,04
27 - IV	0,12	0,09	0,03	9 - VII	0,59	0,41	0,18
3 - V	0,12	0,09	0,03	16 - VII	0,28	0,22	0,06
10 - V	0,05	0,04	0,01	23 - VII	0,18	0,15	0,03
18 - V	0,22	0,15	0,07	30 - VII	0,10	0,09	0,01
25 - V	0,19	0,15	0,04	6 - VIII	0,18	0,15	0,03
30 - V	0,20	0,16	0,04	12 - VIII	0,06	0,05	0,01
7 - VI	0,02	0,02	0,00	20 - VIII	0,03	0,03	0,00
12 - VI	0,02	0,02	0,00	27 - VIII	0,01	0,01	0,00
18 - VI	0,21	0,17	0,04	30 - IX	0,10	0,09	0,01
23 - VI	0,19	0,16	0,03	Moy.	0,15	0,12	0,03

TABLEAU III . Valeurs comparées de \underline{b} calculées selon HALL (1965) et d'après l'équation (13) , pour Daphnia schodleri.

La valeur moyenne de \underline{b} calculée par WRIGHT (0,15), correspondait à un turnover de 6, 7 jours. Le turnover est le terme utilisé par les auteurs cités en référence afin de désigner le temps nécessaire à ce qu'une quantité d'individus égale à celle présente dans une population stable en soit retirée par la prédation et la mortalité naturelle. Le turnover exprimé en jours est ainsi égal au rapport du nombre total d'individus au nombre d'individus morts par jour et est donc équivalent à $\underline{I/d}$ ou à $\underline{I/b}$.

WRIGHT a évalué la biomasse moyenne de Daphnia schodleri à 0,69 g C/m² et trouvé un taux de production moyen de 0,10 g C/m²/jour pour cette espèce. Par contre, d'après la valeur moyenne de \underline{b} calculée dans le tableau III en utilisant l'équation(13) , le turnover est égal à 8,3 j. et le taux de production moyen de Daphnia schodleri n'est plus que de 0,08 g C/m²/jour soit 20 % de moins que le chiffre trouvé par WRIGHT.

.../...

CONCLUSION

Il s'avère donc que l'étude de \underline{b} et de \underline{d} , coefficients instantanés de natalité et de mortalité d'une population, présente un intérêt primordial dans la dynamique du zooplancton et l'évaluation de la production secondaire ainsi que l'a montré en particulier EDMONSON.

L'étude présente a permis de calculer mathématiquement leur valeur dans le cas d'une population stable, dont les taux instantanés de mortalité et de natalité sont constants et égaux.

HALL a observé des taux de mortalité et de natalité instantanés très élevés en été, quand les températures étaient analogues à celles rencontrées dans les régions tropicales. Il pense que la prédation est la principale cause du taux élevé de mortalité instantanée. Cela donne à penser que dans les eaux tropicales permanentes, la prédation est de loin le principal agent de la mortalité naturelle des populations du zooplancton, et que ce dernier joue un rôle important dans la chaîne alimentaire tout au long de l'année.

RESUME

L'auteur indique une nouvelle formule pour calculer les coefficients instantanés de mortalité et de natalité :

$$\underline{d} = \underline{b} = \frac{I}{D} \ln \left(I + \frac{N_E}{N_T} \right)$$

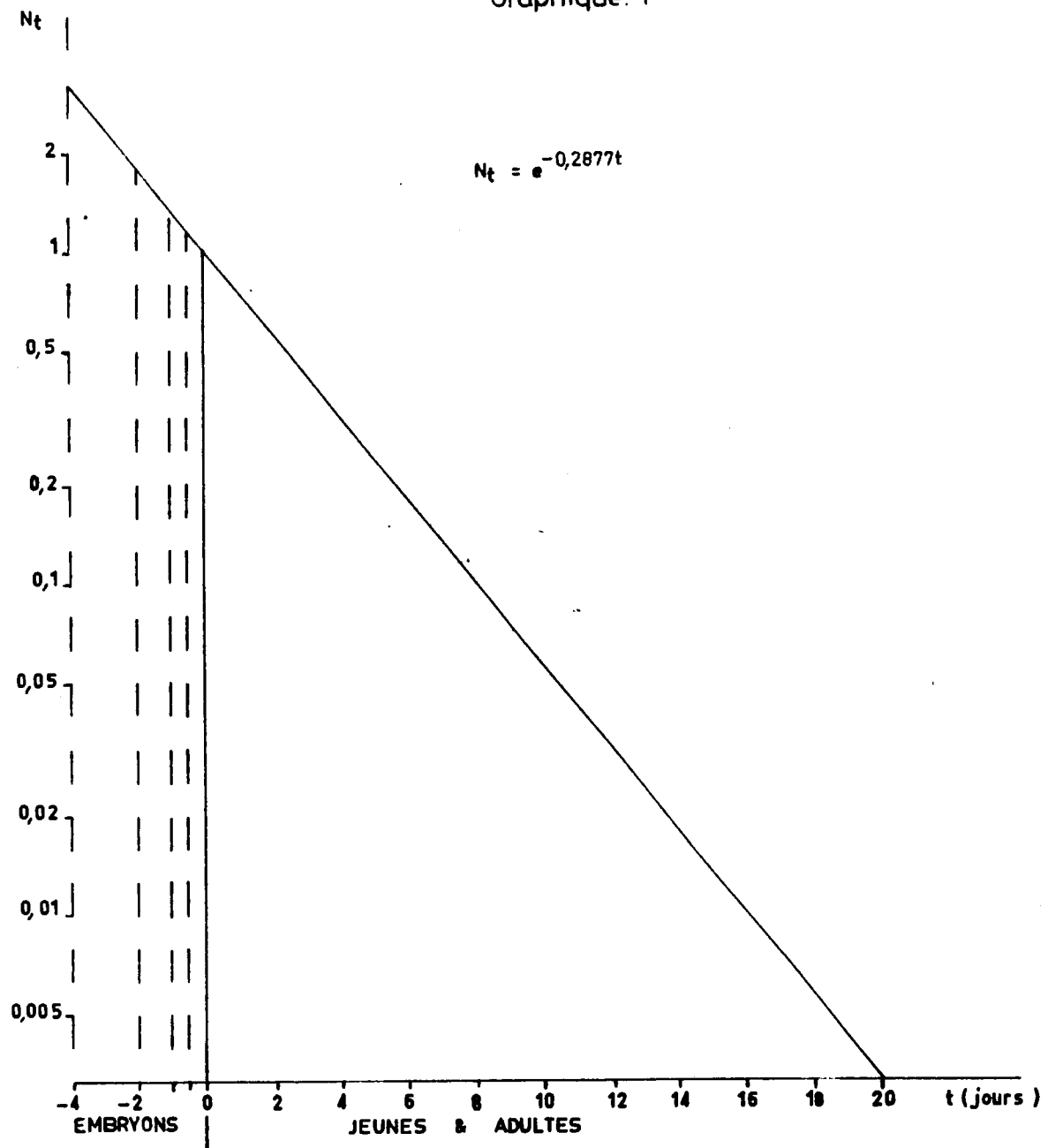
Il montre sa supériorité à l'équation utilisée par EDMONSON

$$\underline{b} = \ln \left(I + \frac{N_E}{D \cdot N_T} \right)$$

dans l'étude d'une population stable du zooplancton dont les coefficients instantanés de mortalité \underline{d} et de natalité \underline{b} sont constants et égaux et en particulier quand le temps du développement embryonnaire est très éloigné de l'unité et quand le taux de mortalité instantané est élevé.

Février 1967

Graphique. 1



- D E U X I E M E N O T E -

Dans la précédente étude avait été considérée une population de zooplanc-
tontes (caractérisée par le fait que les femelles conservent leurs oeufs depuis la
ponte jusqu'à l'éclosion, soit dans des sacs ovigères, soit dans une chambre incu-
batrice) dont le taux de croissance instantané r était nul et dont les différents
stades étaient soumis au même taux instantané de mortalité d égal au taux de nata-
lité instantané b . Cette étude avait permis d'établir la relation suivante :

$$\underline{d} = \underline{b} = \frac{I}{D} \ln \left(1 + \frac{N_E}{N_T} \right). \text{ Mais dans une population stable,}$$

il est possible de mettre en évidence d'autres relations qui seront indiquées dans
la présente étude.

DEFINITION

$$\underline{r} = \text{coefficient de croissance instantané } \left(r = \frac{\frac{\ln N_T}{T_T} - \frac{\ln N_0}{T_0}}{\frac{1}{T_T} - \frac{1}{T_0}} \right)$$

\underline{b} = coefficient de natalité instantané réel

β = coefficient de natalité instantané théorique

\underline{d} = coefficient de mortalité instantané réel

δ = coefficient de mortalité instantané théorique

N_E = Nombre d'embryons

N_J = Nombre de jeunes

N_A = Nombre d'adultes

$N_T = N_J + N_A$

D = Durée du développement embryonnaire

Δ = Durée du développement des jeunes

N_0 = Nombre d'individus au moment de l'éclosion

N_t = Nombre d'individus d'âge t ($N_t = N_0 e^{-\delta t}$)

.../..

CALCUL DE N_E , N_J , N_A et N_T DANS UNE POPULATION STABLE

Dans une population stable, soumise à un coefficient de mortalité instantané théorique constant, le nombre d'individus d'âge t peut être calculé d'après l'équation suivante :

$$N_t = N_0 e^{-\delta t} \quad (1)$$

L'intégration de cette équation amène à la connaissance du nombre d'individus d'âge compris entre t_1 et t_2

$$N_{t_1, t_2} = N_0 \int_{t_1}^{t_2} e^{-\delta t} dt = N_0 \left[\frac{e^{-\delta t}}{-\delta} \right]_{t_1}^{t_2}$$

Le nombre d'embryons est donc égal à :

$$N_E = N_0 \int_{-D}^0 e^{-\delta t} dt = \frac{N_0}{\delta} (e^{\delta D} - 1) \quad (2)$$

Le nombre des jeunes à :

$$N_J = N_0 \int_0^{\Delta} e^{-\delta t} dt = \frac{N_0}{\delta} (1 - e^{-\delta \Delta}) \quad (3)$$

Calcul des adultes à :

$$N_A = N_0 \int_{\Delta}^{\infty} e^{-\delta t} dt = \frac{N_0}{\delta} e^{-\delta \Delta} \quad (4)$$

Celui de l'ensemble des jeunes et des adultes à :

$$N_T = N_J + N_A = \frac{N_0}{\delta} \quad (5)$$

et celui de l'ensemble des embryons, des jeunes et des adultes à :

$$N_E + N_T = N_0 \int_{-D}^{\infty} e^{-\delta t} dt = \frac{N_0}{\delta} e^{\delta D} \quad (6)$$

.../...

Dans une population stable dont les durées de développement embryonnaire D et des jeunes Δ sont connues, la structure de la population (proportions relatives entre embryons, jeunes et adultes), ne dépend que de δ

CALCUL DE δ DANS UNE POPULATION STABLE

δ étant considéré constant pour l'ensemble de la population, peut être calculé en comparant les différentes valeurs obtenues ci-dessus.

Soit en effet les équations (5) et (6)

$$\frac{N_E + N_T}{N_T} = \frac{N_0 / \delta \cdot e^{\delta D}}{N_0 / \delta} = e^{\delta D}$$

$$\delta = \frac{I}{D} \operatorname{Ln} \left(\frac{N_E + N_T}{N_T} \right) = \frac{I}{D} \operatorname{Ln} \left(1 + \frac{N_E}{N_T} \right) \quad (7)$$

relation déjà établie dans la précédente étude.

Puis les équations (6) et (4)

$$\frac{N_E + N_T}{N_A} = \frac{N_0 / \delta \cdot e^{\delta D}}{N_0 / \delta \cdot e^{-\delta \Delta}} = e^{\delta (D + \Delta)}$$

$$\delta = \frac{I}{D + \Delta} \operatorname{Ln} \left(\frac{N_E + N_T}{N_A} \right) \quad (8)$$

Et enfin les équations (5) et (4)

$$\frac{N_T}{N_A} = \frac{N_0 / \delta}{\delta e^{-\delta \Delta}} = e^{\delta \Delta}$$

$$\delta = \frac{I}{\Delta} \operatorname{Ln} \left(\frac{N_T}{N_A} \right) \quad (9)$$

Dans une population stable

$$\delta = \beta = \frac{I}{D} \operatorname{Ln} \left(1 + \frac{N_E}{N_T} \right) = \frac{I}{D + \Delta} \operatorname{Ln} \left(\frac{N_E + N_T}{N_A} \right) = \frac{I}{\Delta} \operatorname{Ln} \left(\frac{N_T}{N_A} \right)$$

Dans une population stable, ces trois valeurs ainsi obtenues sont identiques. Il sera donc possible de tester la stabilité d'une population réelle en comparant les valeurs obtenues en utilisant les équations (7), (8) et (9).

RELATIONS RELATIVES AUX EMBRYONS DANS UNE POPULATION STABLE

Dans une population stable, de structure connue, la connaissance de N_A et de N_T permet de connaître N_E . Pour cela, les équations (7), (8) et (9) peuvent être comparées.

$$\delta = \frac{I}{D} \ln \left(I + \frac{N_E}{N_T} \right) = \frac{I}{\Delta} \ln \left(\frac{N_T}{N_A} \right)$$

$$\ln \left(I + \frac{N_E}{N_T} \right) = \frac{D}{\Delta} \ln \left(\frac{N_T}{N_A} \right) = \ln \left(\frac{N_T}{N_A} \right)^{\frac{D}{\Delta}}$$

N_E est donc égal à :

$$N_E = N_T \left[\left(\frac{N_T}{N_A} \right)^{\frac{D}{\Delta}} - I \right] \quad (10)$$

La connaissance du rapport D/Δ , de N_T et N_A permet donc de calculer le nombre N_E théorique correspondant à l'hypothèse de la population stable.

La comparaison des équations (2) et (4) permet d'établir une nouvelle relation entre le rapport N_E/N_A et δ . En effet :

$$\frac{N_E}{N_A} = \frac{N_0 / \delta \cdot (e^{\delta D} - I)}{N_0 / \delta \cdot e^{-\delta \Delta}}$$

$$\frac{N_E}{N_A} = e^{\delta \Delta} (e^{\delta D} - I) = e^{\beta \Delta} (e^{\beta D} - I) \quad (11)$$

Lorsque D et Δ sont connus, la connaissance du rapport N_E/N_A permet donc de calculer la valeur de δ ou β correspondant à l'hypothèse de la population stable.

.../..

CALCUL DE \underline{d} DANS UNE POPULATION REELLE

Dans une population réelle où sont effectués régulièrement des échantillonnages représentatifs, il sera possible d'estimer le coefficient de mortalité instantané réel \underline{d} par l'utilisation d'équations analogues aux relations (7), (8), et (9), pourvu que des prélèvements soient effectués à des intervalles de temps successifs correspondant aux durées D , Δ ou $D + \Delta$.

En effet, les embryons présents au temps 0 feront tous partie au temps D de la catégorie N_T .

Le rapport $\frac{N_{T_0} + N_{E_0}}{N_{T_D}}$ permettra donc de calculer \underline{d} suivant l'expression :

$$\underline{d} = \frac{I}{D} \text{ Ln } \left(\frac{N_{T_0} + N_{E_0}}{N_{T_D}} \right) \quad (12)$$

Il est également possible de comparer le nombre total de jeunes et d'adultes présents au temps 0 et le nombre d'adultes présents au temps T :

$$\underline{d} = \frac{I}{\Delta} \text{ Ln } \left(\frac{N_{J_0} + N_{A_0}}{N_{A_{\Delta}}} \right) = \frac{I}{\Delta} \text{ Ln } \left(\frac{N_{T_0}}{N_{A_{\Delta}}} \right) \quad (13)$$

On peut également comparer le nombre total d'embryons, de jeunes et d'adultes présents au temps 0 et le nombre d'adultes présents au temps $D + \Delta$:

$$\underline{d} = \frac{I}{D + \Delta} \text{ Ln } \left(\frac{N_{E_0} + N_{T_0}}{N_{A_{D + \Delta}}} \right) \quad (14)$$

DISCUSSION

Les équations où interviennent N_J et N_A ne peuvent être utilisées lorsqu'il est difficile de différencier jeunes et adultes (relations 3, 4, 8, 9, 10, 11, 13, 14), ce qui semble être le cas des Rotifères (EDMONSON, 1965).

.../..

Il semble d'autre part difficile d'évaluer D et Δ dans les lacs stratifiés thermiquement de la zone tempérée où les différents stades de chaque espèce se localisent pendant des temps variables au cours de la journée dans des couches d'eau de température différente. Il importe également que les variations de la température ne soient pas brutales, en particulier pour les espèces à développement lent.

Si la durée du développement embryonnaire D dépend essentiellement de la température, celle du développement des jeunes Δ peut, à température égale, augmenter nettement, si la quantité de nourriture présente devient nettement insuffisante. Les équations où interviennent Δ ne pourront être utilisées que s'il est possible d'évaluer les modifications provoquées par l'insuffisance de la nourriture sur la durée du développement des jeunes. Le rapport N_E/N_A peut néanmoins apporter des indications utiles sur l'abondance ou la rareté de la nourriture dans le milieu. Il est à noter que chez Daphnia galeata mendotae, le rapport D/Δ était constant aux différentes températures d'observations (HALL, 1964).

Il est possible d'avoir une idée approximative de la production secondaire, en particulier quand le produit $\delta \cdot D$ est petit, en déterminant le nombre d'embryons présents durant chaque intervalle D . En fait, les valeurs obtenues en faisant la somme des embryons présents au cours de chacun des intervalles de temps D sont intermédiaires entre celles qui ne tiennent compte que des jeunes et des adultes et celles qui tiennent compte en plus des embryons. Il est possible en effet, dans le cas d'une population stable, d'évaluer la production secondaire durant une journée

$$Ps_{N_T} = \frac{N_0}{\delta} \cdot \delta = N_0$$

$$Ps_{(N_E + N_T)} = \frac{N_0 e^{\delta D}}{\delta} \cdot \delta = N_0 \cdot e^{\delta D}$$

La somme des embryons divisée par la durée du développement embryonnaire est égale à :

$$\sum_0^1 \frac{N_E}{D} \cdot \frac{I}{D} = \frac{N_0 (e^{\delta D} - 1)}{\delta} \cdot \frac{I}{D}$$

L'évaluation de la production secondaire basée sur le nombre d'oeufs est intermédiaire entre la production secondaire des jeunes et adultes et celle qui tient compte en plus des embryons.

$$N_0 < \frac{N_0 (e^{\delta D} - 1)}{\delta} \cdot \frac{I}{D} < N_0 \cdot e^{\delta D}$$

.../..

ou encore $\delta D < (e^{\delta D} - 1) < \delta D \cdot e^{\delta D}$

Si le produit δD est grand, par exemple égal à 1, l'inégalité devient $1 < 1,718 < 2,718$. Le nombre d'embryons seul ne donne donc qu'une idée approximative de la production secondaire et cela d'autant plus que le produit δD est grand.

L'équation (11)

$$\frac{N_E}{N_A} = e^{\delta \Delta} (e^{\delta D} - 1) = e^{\beta \Delta} (e^{\beta D} - 1)$$

a été établie dans le cas d'une population théorique où $\delta = \beta$. Mais dans une population réelle, les taux de natalité et de mortalité instantanés \underline{b} et \underline{d} ne sont pas égaux et le taux de croissance instantané \underline{r} ne se rapproche de 0 que si une période de temps suffisamment longue est considérée. En fait, le rapport N_E/N_A dépend essentiellement de la structure de la population. Si \underline{b} reste constant et que \underline{d} varie dans le temps, la structure de la population restera la même et le rapport N_E/N_A restera constant puisque les embryons sont portés par les adultes. Par contre, si dans la population considérée, \underline{d} reste constant et que \underline{b} varie, la structure de la population variera : donc le rapport N_E/N_A . Le rapport N_E/N_A est ainsi lié au coefficient instantané de natalité \underline{b} et la relation (12) peut se ramener dans une population réelle à l'équation suivante :

$$\frac{N_E}{N_A} = e^{\underline{b} \Delta} (e^{\underline{b} D} - 1) \quad (15)$$

Le graphique I indique pour différentes valeurs du rapport D/Δ les variations du produit de \underline{b} par D selon les différentes valeurs du rapport N_E/N_A . Le taux de natalité instantané pourra donc être évalué si ce dernier rapport est connu avec une précision suffisante ainsi que les valeurs respectives de D et de Δ .

.../..

A TITRE D'EXEMPLE

Chez DAPHNIA LUMHOLTZI, vers 23^e, la durée du développement embryonnaire D ~~#~~ 2 jours et celle du développement des jeunes (4 stades) ~~#~~ 4 jours. Si la population est stable et soumise à un taux de diminution journalier de 25 %, $\beta = \delta = 0,2877$. Nous admettrons que $N_0 = 1000$, ce qui signifie que si la mortalité était nulle durant un jour pour les individus qui naissent, depuis leur éclosion jusqu'au jour suivant, leur nombre dans la population serait exactement de 1000.

D'après les équations 2, 3, 4, 5 et 6, il peut être calculé :

$$N_E = \frac{N_0}{\delta} (e^{\delta D} - 1) \quad \# \quad 2.704$$

$$N_J = \frac{N_0}{\delta} (1 - e^{-\delta \Delta}) \quad \# \quad 2.376$$

$$N_A = \frac{N_0}{\delta} e^{-\delta \Delta} \quad \# \quad 1.100$$

$$N_T = N_J + N_A = \frac{N_0}{\delta} \quad \# \quad 3.476$$

$$N_E + N_T = \frac{N_0}{\delta} e^{\delta D} \quad \# \quad 6.180$$

Connaissant D et Δ ainsi que les valeurs respectives de N_E , N_J , et N_A , il est possible de calculer δ d'après les équations (7), (8) et (9)

$$\delta = \frac{1}{2} \text{Ln} \left(1 + \frac{2704}{3476} \right) = 0,288$$

$$\delta = \frac{1}{6} \text{Ln} \left(\frac{6180}{1100} \right) = 0,288$$

$$\delta = \frac{1}{4} \text{Ln} \left(\frac{3476}{1100} \right) = 0,288$$

.../..

Dans cette population stable, soumise à un taux de mortalité instantané constant et surtout à un taux de natalité instantané **constant et ayant une structure stable** il est possible de calculer N_E en utilisant la formule (10)

$$N_E = 3476 \left[\left(\frac{3476}{1100} \right)^{1/2} - 1 \right] \neq 2.703$$

valeur très voisine de la valeur calculée d'après l'équation (2^e).

La formule (11) $N_E/N_A = e^{\delta \Delta} (e^{\delta D} - 1)$ devient

$$N_E/N_A = e^{1,1508} (e^{0,5754} - 1) = 2,46. \text{ Or sur le graphique I,}$$

pour $D = 2$ et $D/\Delta = 1/2$, N_E/N_A correspondant à une valeur de \underline{b} . $D = 0,575$ soit à une valeur de $\underline{b} = 0,288$.

Dans cette population stable de Cladocères ($N_T = 3.476$, $N_0 = 1.000$,

$\beta = \delta = 0,2877$), le nombre d'individus qui disparaissent de la population, à l'exclusion des embryons, est, en une journée de 1.000. En effet s'il n'y a aucune mortalité sur ces individus, à l'exclusion des embryons, la population augmenterait de 1.000 individus en une journée. Le turnover est donc égal à $3.476/1000 = 3,476$ jours. Or $\frac{1}{3,476} = 0,2877 = \delta = \beta$. Le turnover, exprimé en jours, apparaît donc égal à

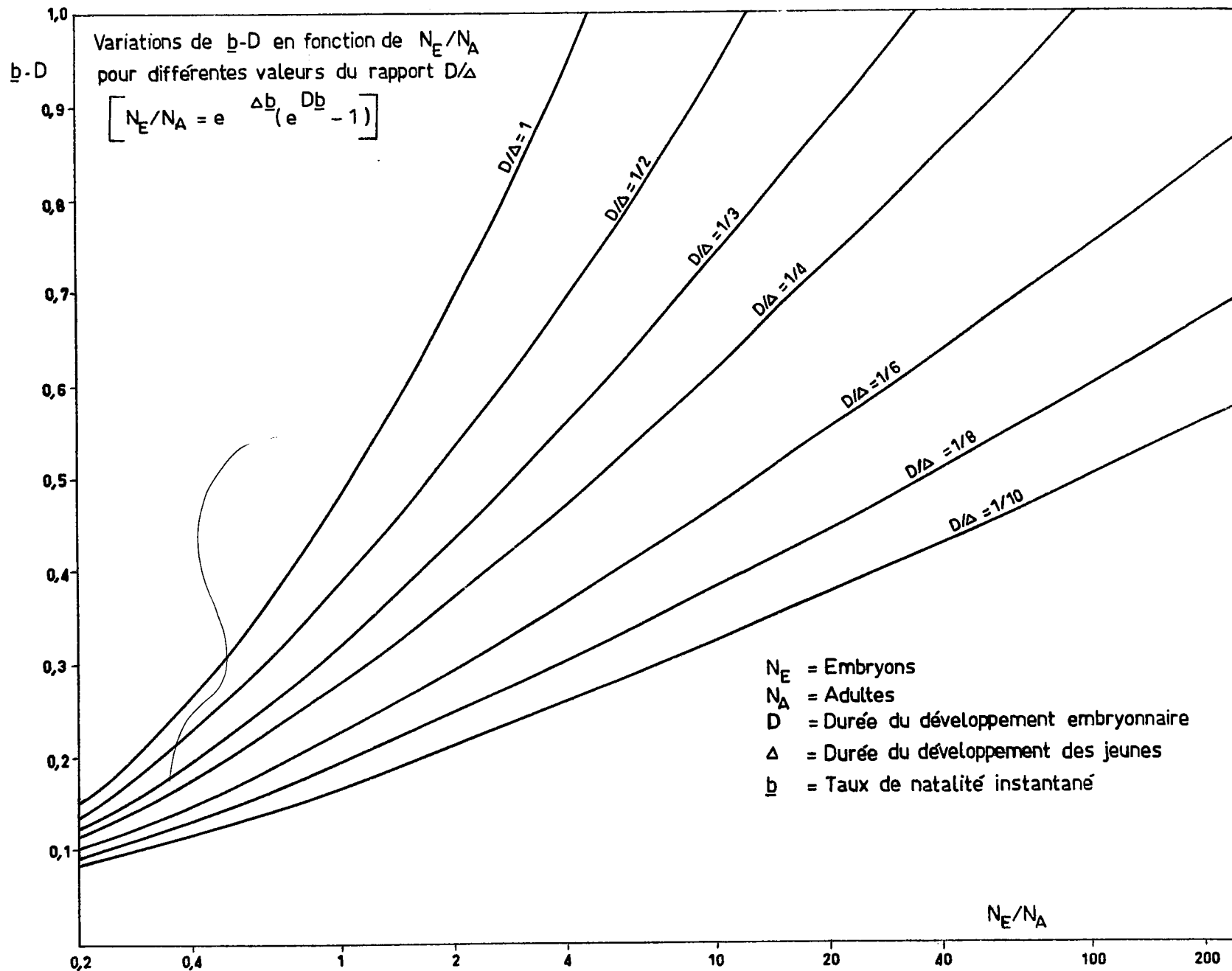
l'inverse de δ ou de β .

R E S U M E :

L'auteur formule différentes formules pour calculer les coefficients instantanés de mortalité et de natalité dans les populations de zooplanctontes. Il existe en particulier pour le calcul du coefficient de natalité instantané sur la connaissance du rapport nombre d'embryons/nombre d'adultes, et de la durée des développements des embryons et des jeunes. La formule qu'il préconise pour le calcul de ce coefficient est la suivante :

$$N_E/N_A = e^{\underline{b} \Delta} (e^{\underline{b} D} - 1)$$

ou \underline{b} représente le coefficient de natalité instantané, D la durée du développement embryonnaire et Δ celle du développement des jeunes.



- BIBLIOGRAPHIE -

BLAZKA, P. - (1966)

Metabolism of natural and cultured populations of Daphnia related to secondary production.
Verh. Intern. Verein. Limnol., 16, 380 - 385.

EDMONSON, W.T. - (1960)

Reproductive rates of Rotifers in natural populations
Mém. Ist. Ital. Idrobiol., 12, 21 - 77.

- (1962)

Food supply and reproduction of zooplankton in relation to phytoplankton population.
Cons. Inst. Explor. Mer., Rapp. et Proc. verb., 153, 137 - 141.

- (1965)

Reproduction of planktonic Rotifers as related to food and temperature in nature.
Ecol. Mon., 35, I, 61 - 111,

EDMONSON, W.T., COMITA, G.W., et ANDERSON, G.C. - (1962)

Reproductive rate of Copepods in nature and its relation to phytoplankton population.
Ecol., 43,4, 625 - 634,

ELSTER, H.J. - (1954)

Über die Populations-dynamik von Eudiaptomus gracilis Sars und Heterocope borealis Fischer im Bodensee-Obersee.
Arch. f. Hydrobio., Suppl., 20, 546 - 614.

HALL, D.J. - (1964)

An experimental approach to the dynamic of a natural population of Daphnia galeata mendotae.
Ecol., 45, I, 94 - 112.

KOVINEK, K. - (1966)

The production of adult females of Daphnia pulicaria Forbes in a carp pond by a direct method.
Vehr. Internat. Verein. Limnol., 16, 386 - 391.

NAUWERK, A. - (1963)

Die Beziehungen zwischen Zooplankton in See Erken
Symb. Bot. Upsaliensis, 17, 1 - 163.

SHUSEBKINA, E.A. - (1966)

The estimation of Zooplankton production in different lakes
Vehr. Intern. Verein. Limnol., 16, 419 - 424.

STROSS, R.G., NEES, J.C., et PARKER, R.A. -(1961)

Turnover - time and production of the planktonic crustacea in limed
and reference portion.
Ecol. 42, 2, 237 - 245.

TAPPA, D.W. - (1965)

The dynamics of the association of six limnetic species of Daphnia
in Aziscoos Lake, Maine.
Ecol. Mon., 35, 4, 395 - 423,

WRIGHT, J.C. - (1965)

The population dynamics and production of Daphnia in Canyon Ferry
Reservoir Montana.
Limn. & Ocean., 10, 4, 583 - 590.

O. R. S. T. O. M.

Direction générale :

24, rue Bayard, PARIS 8^e

Service Central de Documentation :

70-74, route d'Aulnay - 93 - BONDY

Centre O.R.S.T.O.M. de Fort-Lamy :

B. P. 65 - FORT-LAMY (Tchad)