

**Composition et évolution du zooplancton
dans une lagune tropicale (Brésil)
au cours d'une période marquée
par une mortalité de poissons**

Marlene Sofia ARCIFA (1), Maria Stela M. CASTILHO (1)
et Jean-Pierre CARMOUZE (2)

RÉSUMÉ

Le zooplancton d'une lagune côtière brésilienne, la lagune de la Barra (22° 57' S, 42° 47' O), a été suivi hebdomadairement pendant une période de six mois, couvrant l'été et l'automne 1990-91. Durant cette période, l'holoplancton est représenté par des espèces typiquement lagunaires, euryhalines, comme les rotifères *Brachionus plicatilis* et *Hexarthra fennica* et le copépode *Apocyclops procerus*, tandis que le méroplancton est constitué par les larves nauplii de crustacés cirripèdes, véligères de gastéropodes et zoés de décapodes. La période d'étude est marquée par une mortalité de poissons qui a lieu en février 1991 et qui provoque diverses altérations dans l'écosystème. Les densités et biomasses zooplanctoniques se sont maintenues basses jusqu'à deux semaines après la mortalité (respectivement 55-375 ind.l⁻¹ et 2-5 µg.l⁻¹), puis elles ont atteint des valeurs élevées (respectivement 2500-11000 ind.l⁻¹ et 235-1450 µg.l⁻¹) avant de revenir aux valeurs initiales deux mois plus tard. L'importance de *Apocyclops procerus* s'est accrue dans la communauté zooplanctonique qui auparavant était dominée par *Brachionus plicatilis*. Le développement du zooplancton a été enregistré deux semaines après le remplacement des Cyanophyceae par des Chlorophyceae, Bacillariophyceae et Prasinophyceae dans la communauté phytoplanctonique. Ce fait a conduit à mettre en évidence l'importance de l'adéquation des espèces d'algues dominantes sur le développement du zooplancton et, en retour, le contrôle exercé par le broutage sur l'abondance du phytoplancton.

Mots clés : Mortalité de poissons — Zooplancton — Relations trophiques — *Brachionus plicatilis* — *Apocyclops procerus* — Lagune côtière tropicale — Amérique du Sud.

RESUMO

COMPOSIÇÃO E EVOLUÇÃO DO ZOOPLÂNTON NUMA LAGUNA TROPICAL (BRASIL)
DURANTE UM PERÍODO MARCADO POR UMA MORTANTADE DE PEIXES

O zooplâncton de uma laguna costeira brasileira, a lagoa da Barra (22° 57' S, 42° 47' W), foi avaliado semanalmente por um período de 6 meses, abrangendo o verão e o outono 1990-91. O holoplâncton foi constituído por espécies

(1) Departamento de Biologia, FFCL, université de São Paulo, 3900 av. Bandeirantes, 14040-901 Ribeirão Preto, SP, Brésil.

(2) Laboratoire d'hydrobiologie, université Montpellier-II, case 093, place E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France.

tipicamente lagunares, eurihalinas, como os rotíferos *Brachionus plicatilis* e *Hexarthra fennica* e o copépodo *Apocyclops procerus*. Náuplio de Cirripedia, véliger de Gastropoda e Zoea de Decapoda constituíram o meroplâncton. O período do estudo foi marcado por uma mortandade de peixes que ocorreu em fevereiro 1991, causando várias alterações no ecossistema. As densidades e biomassas zooplancônicas se mantiveram baixas até duas semanas após a mortandade dos peixes (55-375 ind.l⁻¹ e 2-13 µg.l⁻¹, respectivamente), e em seguida atingiram valores bem mais elevados (2.500-11.000 ind.l⁻¹ e 235-1.450 µg.l⁻¹, respectivamente), antes de voltar aos valores iniciais dois meses mais tarde. Cresceu a importância de *Apocyclops procerus* na comunidade, dominada anteriormente por *Brachionus plicatilis*. O desenvolvimento do zooplâncton ocorreu duas semanas após a substituição das *Cyanophyceae* pelas *Chlorophyceae*, *Bacillariophyceae* e *Prasinophyceae* na comunidade fitoplancônica. Este fato ressalta a importância da adequabilidade das espécies algais dominantes sobre o desenvolvimento do zooplâncton, e em retorno, o controle exercido pelo "grazing" do zooplâncton sobre o fitoplâncton.

PALAVRAS CHAVES : Mortalidade de peixes — Zooplâncton — Adequação alimentar — *Brachionus plicatilis* — *Apocyclops procerus* — Laguna costeira tropical — America do Sur.

ABSTRACT

COMPOSITION AND EVOLUTION OF ZOOPLANKTON IN A BRAZILIAN COASTAL LAGOON DURING A PERIOD CHARACTERISED BY A FISH KILL

The zooplankton of a brazilian coastal lagoon, Barra Lagoon (22° 57' S, 42° 47' W), was evaluated weekly during 6 months, in summer and autumn 1990-91. The holoplankton comprised typical lagoonal euryhaline species, such as the rotifers *Brachionus plicatilis* and *Hexarthra fennica*, and the copepod *Apocyclops procerus*. Nauplii of Cirripedia, veligers of Gasteropoda and zoea of Decapoda represented the meroplankton. A mass mortality of fish occurred during this study, in February 1991, causing several changes in the ecosystem. Zooplankton densities and biomass were low (55-375 ind.l⁻¹ and 2-13 µg.l⁻¹, respectively) until two weeks after the fish death, and subsequently attained higher values (2,500-11,000 ind.l⁻¹ and 235-1,450 µg.l⁻¹ respectively), before returning to the initial levels, two months later. The importance of *Apocyclops procerus* increased in the community, previously dominated by *Brachionus plicatilis*. The zooplankton enhancement occurred two weeks after the replacement of *Cyanophyceae* by *Chlorophyceae*, *Bacillariophyceae* and *Prasinophyceae* in the plankton community. This fact provides evidence of the influence of suitable dominant algae on the zooplankton, which in turn, affects the phytoplankton through grazing.

KEYWORDS: Mass mortality of fish — Zooplankton grazing — Trophic relationships — *Brachionus plicatilis* — *Apocyclops procerus* — Tropical coastal lagoon — South America.

INTRODUCTION

Le phytoplancton des lagunes de l'État de Rio de Janeiro a fait l'objet de diverses études au cours de ces dernières années (KNOPPERS et MOREIRA, 1990; DOMINGOS, 1991; DOMINGOS et CARMOUZE, 1993; DOMINGOS *et al.*, 1994). Au contraire, le zooplancton est mal connu. Les connaissances sur ce groupe se résument à des inventaires qui sont inclus dans des études monographiques réalisées au cours des décennies cinquante et soixante (OLIVEIRA *et al.*, 1955 et 1957; SOARES, 1964). Cette lacune frappe non seulement le compartiment zooplanctonique mais aussi la relation phyto-zooplancton qui contribue à expliquer les caractéristiques de ces deux communautés et, d'une façon plus générale, à comprendre l'organisation des niveaux trophiques du système.

Selon les auteurs précités, le phytoplancton est le plus souvent constitué d'espèces de petite taille,

parmi lesquelles prédominent les *Cyanophyceae*. Toutefois, les environnements lagunaires en question sont sporadiquement marqués par de profonds changements temporaires d'ordre physique (crues des rivières, intrusions marines, etc.) et biologique (crises dystrophiques, mortalité de poissons, etc.) qui conduisent à des modifications conjoncturelles de cette communauté. À priori, on peut penser qu'il en est de même du zooplancton. Il est donc souhaitable, en de telles circonstances, de suivre l'ensemble de la communauté planctonique.

C'est dans cette perspective que l'étude présente fait partie intégrante d'une étude plus générale qui s'est donnée au départ pour objectif de suivre l'évolution de la lagune de la Barra, au cours de la saison chaude, pour évaluer les conditions hydroclimatiques et biologiques qui provoquent les fréquentes mortalités de poissons enregistrées en été, et aussi les conséquences de ces mortalités sur l'organisation et

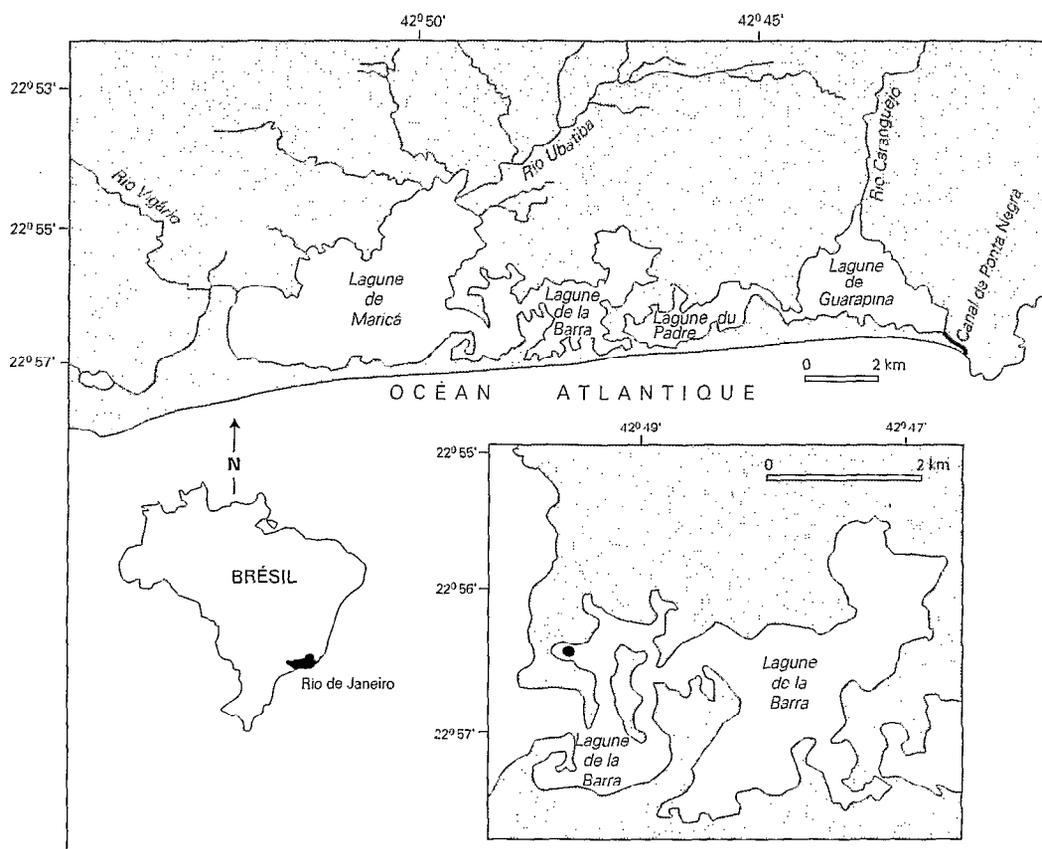


FIG. 1. — Carte du système lagunaire de Maricá-Guarapina et localisation du lieu d'étude (•).
Map of the lagoon system of Maricá-Guarapina and localisation of the study site (•).

le fonctionnement de ce milieu. Une mortalité massive de poissons a effectivement eu lieu en février 1991, qui nous a permis de suivre notamment l'évolution de la communauté zooplanctonique à l'issue de cet événement et aussi de l'analyser en fonction d'autres données provenant d'études concomitantes sur la communauté phytoplanctonique (DOMINGOS *et al.*, 1994; MENEZES et DOMINGOS, 1994), le métabolisme du milieu (CARMOUZE *et al.*, 1994 a), la distribution et l'évolution des éléments biogéniques (CARMOUZE *et al.*, 1994 b), et la toxicité des Cyanophyceae (AZEVEDO et CARMOUZE, 1994).

MILIEU ET MÉTHODES D'ÉTUDE

La lagune de la Barra (6,2 km²) fait partie du système lagunaire de Maricá, situé entre 22° 53' et 22° 58' S et 42° 40' et 43° 00' O. Ce système comprend en

outre trois autres milieux bien individualisés topographiquement : Maricá (18,2 km²), Padre (3,1 km²) et Guarapina (8,6 km²). Les apports continentaux proviennent en grande partie des rivières Vigário et Ubatiba qui débouchent dans la lagune de Maricá (fig. 1). Ils sont complétés par ceux de la rivière Caranguejo qui se déversent dans la lagune de Guarapina. Cette dernière est en permanence reliée à la mer par un canal de 1,4 km de long (BARROSO-VANACÔR *et al.*, 1994). L'influence de la marée est très atténuée et n'est perçue que dans la lagune de Guarapina (marnage < 0,03 m, d'après KJERFVE *et al.*, 1990). La salinité des eaux est comprise en moyenne entre 15 et 30 ‰ dans la lagune de Guarapina, 3 et 15 ‰ dans celle de la Barra et 0 et 5 ‰ dans celle de Maricá. Les profondeurs varient entre 0,5 et 2,5 m dans la lagune de la Barra. Le temps de renouvellement des eaux y est de quarante-cinq jours en moyenne (KNOPPERS *et al.*, 1991).

L'étude portant sur le zooplancton a débuté en décembre 1990, au début de l'été, et s'est achevée en juin 1991, au début de la période hivernale. Les échantillonnages ont été réalisés toutes les semaines, en une station unique de la lagune de la Barra (fig. 1), à l'aide d'une pompe à membrane de 6 kg de pression, assurant un débit de 30 l.min⁻¹. À chaque prélèvement, 210 l d'eau ont été aspirés, selon un va-et-vient de la surface au fond, de façon à disposer d'un échantillon représentatif de l'ensemble de la colonne d'eau, puis ce volume d'eau a été filtré à travers un filet de maille 70 µm. Les échantillons, placés dans des piluliers, ont été conservés dans une solution de formol à 4 %.

Les comptages ont été effectués au moyen d'une loupe Wild M5, en employant un grossissement × 50 et en utilisant une plaque de Petri quadrangulaire; ils ont chaque fois porté sur trois sous-échantillons de 1 ml, prélevés à l'aide d'une pipette de 5 mm d'ouverture. Un minimum de 60 individus de chaque espèce ou forme a été compté dans chaque sous-échantillon, selon les recommandations de McCauley (1984). La taille des organismes a été déterminée en utilisant un grossissement × 60. Deux formes de *Brachionus plicatilis* ont été identifiées et mesurées séparément.

La biomasse a été évaluée à partir du biovolume des organismes (lequel repose sur leur forme géométrique), tout en admettant que leur densité est égale à 1 et le poids sec à 10 % du poids frais (McCauley, 1984). Chaque mesure a porté sur vingt individus de chaque espèce ou forme. Le carbone zooplanctonique a été calculé à partir du poids sec du zooplancton et en considérant qu'il représente 50 % de ce dernier (Doohan, 1973). Par ailleurs, les données simultanément acquises sur le carbone phytoplanctonique (Domingos *et al.*, 1994) et le carbone organique du seston (Carmouze *et al.*, 1994b), ont été également utilisées pour calculer les pourcentages de carbone organique relevant du phytoplancton, du zooplancton et des détritux.

Une analyse préliminaire du régime alimentaire des copépodes adultes de *Apocyclops procerus* a été faite à partir des résultats de contenus stomacaux portant sur un total de dix individus.

RÉSULTATS

La période d'étude a été marquée, entre le 9 et le 13 février 1991, par une mortalité massive de 350 kg.ha⁻¹ d'un Clupeidae *Brevoortia tyrannus*,

TABLEAU I

Le zooplancton de la lagune de la Barra : composition, taille et masse individuelles
Zooplankton of the lagoon of Barra: composition and individual, size and weight

Composition	Longueur ± s (µm)	Biomasse ± s (µg) (poids sec)
Rotifera		
<i>Brachionus plicatilis</i> (O. F. Müller, 1786)		
Forme 1	116,72 ± 10,32	0,035 ± 0,009
Forme 2	171,99 ± 12,05	0,113 ± 0,04
<i>Hexarthra fennica</i> (Levander, 1892)	110,43 ± 8,95	0,024 ± 0,007
Copepoda - Cyclopoida		
<i>Apocyclops procerus</i> (Herbst, 1955)		
Nauplii	120,5 ± 24,24	0,022 ± 0,009
Copépodites	283,4 ± 34,39	0,067 ± 0,027
Adultes	519,65 ± 40,65	0,25 ± 0,06
Cirripedia		
Nauplii	179,34 ± 20,5	0,13 ± 0,05
Mollusca		
Véligères	118,5 ± 18,13	0,032 ± 0,015
Decapoda		
Zoea	950,0 ± 164,54	-----

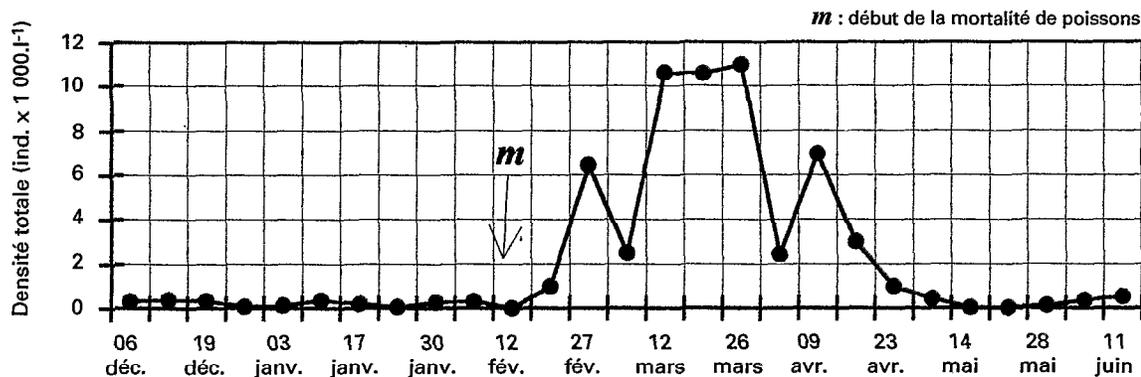


FIG. 2. — Densités du zooplancton total, de décembre 1990 à juin 1991.
Densities of total zooplankton from December 90 to June 1991.

localement nommé savelha (CARMOUZE *et al.*, 1994 b). Cette mortalité a provoqué de grands changements dans l'abondance et la composition du zooplancton, de sorte que deux phases ont été distinguées, l'une caractérisant la période de prémortalité (de la mi-décembre au début de février) et l'autre celle de post-mortalité (du début février à la mi-juin).

La communauté zooplanctonique présente une faible diversité d'espèces : deux espèces de rotifères (*Brachionus plicatilis* et *Hexarthra fennica*) et une de copépode cyclopoïde (*Apocyclops procerus*), plus d'autres organismes planctoniques appartenant au méroplancton comme les nauplii de cirripèdes, les végigères de gastéropodes et les zoés de crustacés décapodes (tabl. I).

Au cours de la phase précédant la mortalité, le zooplancton a été peu abondant (55 à 375 ind.l⁻¹) et marqué par la prédominance de *Brachionus plicatilis* (fig. 2, 3 et 4). Lors de la mortalité, la densité totale a atteint une valeur encore plus faible (10 ind.l⁻¹). Les valeurs de biomasse ont accompagné celles de densités : 3 à 12 $\mu\text{g.l}^{-1}$ lors de la période de prémortalité et 2 $\mu\text{g.l}^{-1}$ deux jours après la mortalité (fig. 5). Au début de la phase postmortalité, la structure et l'abondance de la communauté zooplanctonique ont été modifiées. La densité et la biomasse ont fortement augmenté environ trois semaines après la mortalité, atteignant à la fin mars respectivement des valeurs de 10 984 ind.l⁻¹ et de 1 447 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (fig. 2 et 5).

L'augmentation a porté non seulement sur les rotifères mais aussi sur les copépodes qui se trouvaient faiblement représentés durant la première période. *Hexarthra fennica*, qui était également peu abondant avant la mortalité, a présenté une densité maximale le 12 mars (fig. 3). Les valeurs élevées de densités et de biomasses, qui se sont prolongées jusqu'en avril,

sont à rapprocher des changements structuraux intervenus dans la communauté phytoplanctonique au cours de la même période (passage d'une prédominance de Cyanophyceae à une prédominance successive de Chlorophyceae, Bacillariophyceae, et Prasinophyceae (fig. 6) (DOMINGOS *et al.*, 1994). À la fin du mois d'avril, les densités et les biomasses sont revenues aux niveaux enregistrés au cours de la période précédant la mortalité (fig. 2 et 5). La prédominance de *Brachionus plicatilis* n'est réapparue qu'en juin (fig. 4).

Une analyse des phases de développement des copépodes montre qu'il y a eu, juste après la mortalité, une augmentation de nauplii, précédant d'un mois un maximum d'adultes (fig. 3). La valeur maximale de la biomasse zooplanctonique, enregistrée le 26 mars, coïncide avec celle du nombre d'adultes (fig. 5).

Le méroplancton a été faiblement représenté, hormis en avril et en mai où des densités relativement élevées de zoés de décapodes et de nauplii de cirripèdes ont été observées (fig. 3). L'apparition de ces stades larvaires du zooplancton dépend de la phase reproductrice des organismes adultes. Il faut toutefois signaler que les densités de zoés ont pu être sous-estimées en raison du mode de prélèvement qui n'exclut pas une fuite partielle de ces organismes.

Les densités de *Apocyclops procerus* et de *Brachionus plicatilis* sont inversement et significativement corrélées à celles des Cyanophyceae (respectivement, $n = 24$; $r = -0,58$, $P = 0,005$; $r = -0,73$, $P = 0,0004$). Il n'a pas été rencontré de corrélations significatives entre les densités de ces mêmes espèces et celles des Chlorophyceae.

Des analyses préliminaires de contenus stomacaux, réalisées dans le but de définir le régime

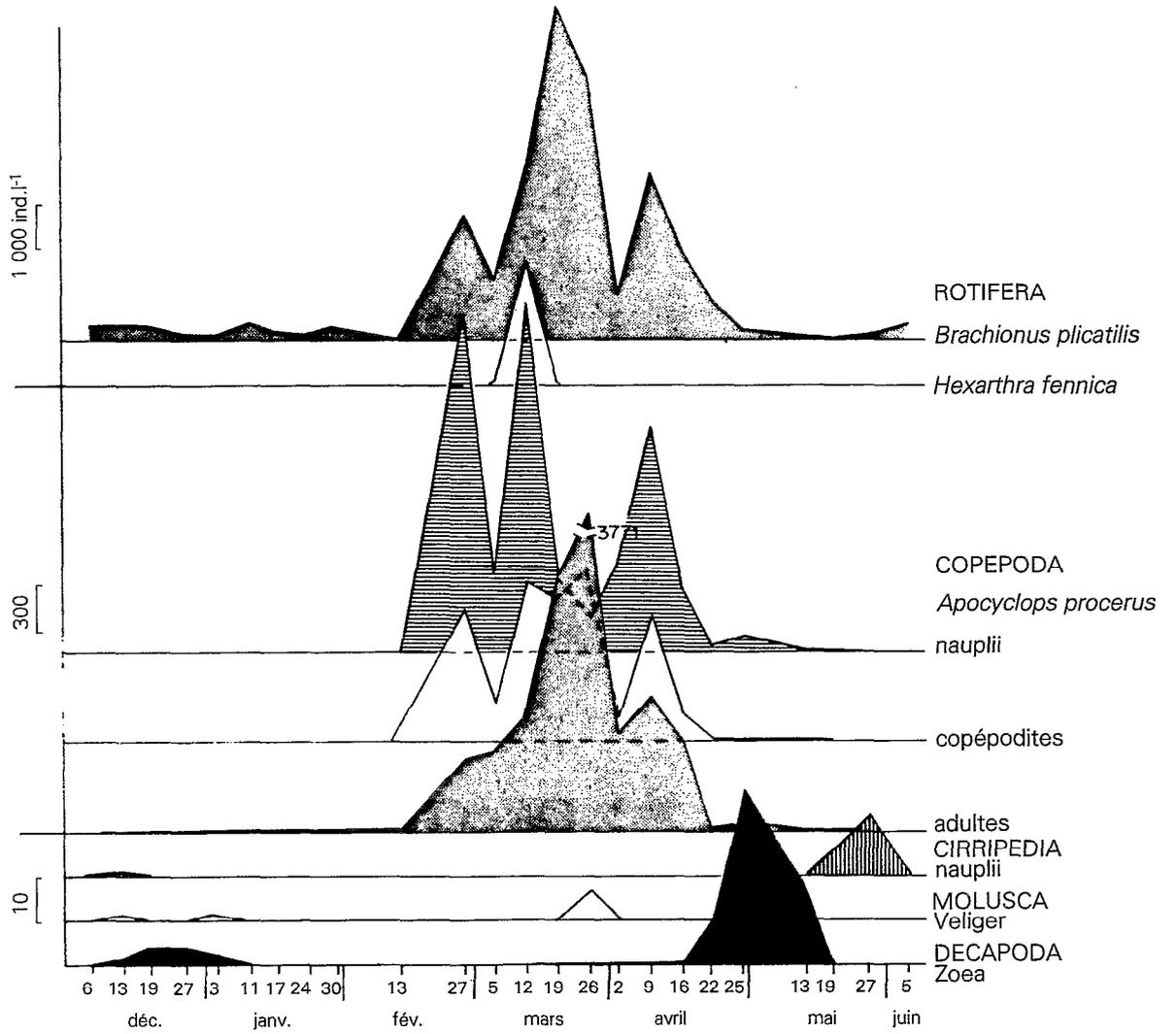


FIG. 3. — Densités des espèces et des stades larvaires du zooplancton, de décembre 1990 à juin 1991.
 Densities of species and larval states of zooplankton, from December 1990 to June 1991.

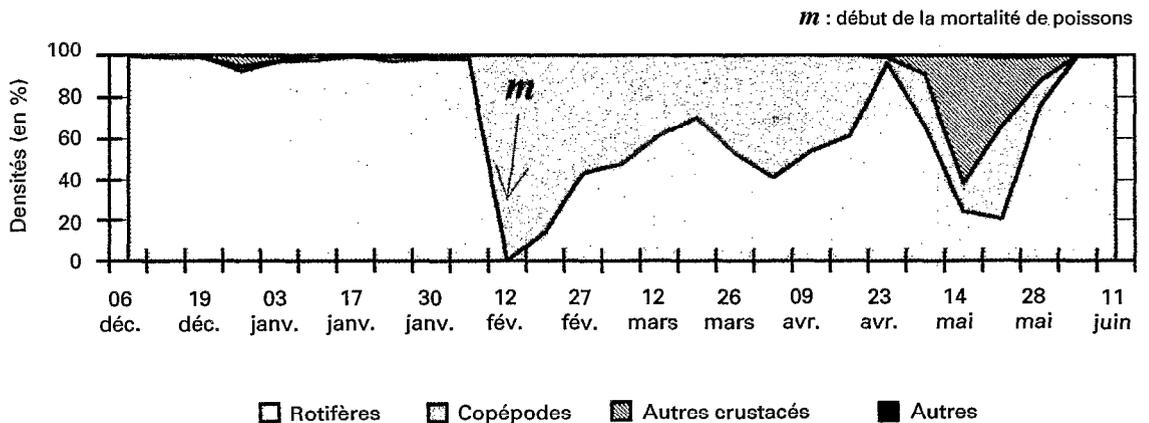


FIG. 4. — Abondances relatives des groupes zooplanctoniques, en % de densité, de décembre 1990 à juin 1991.
 Relative abundance of zooplanktonic groups, in density %, from December 1990 to June 1991.

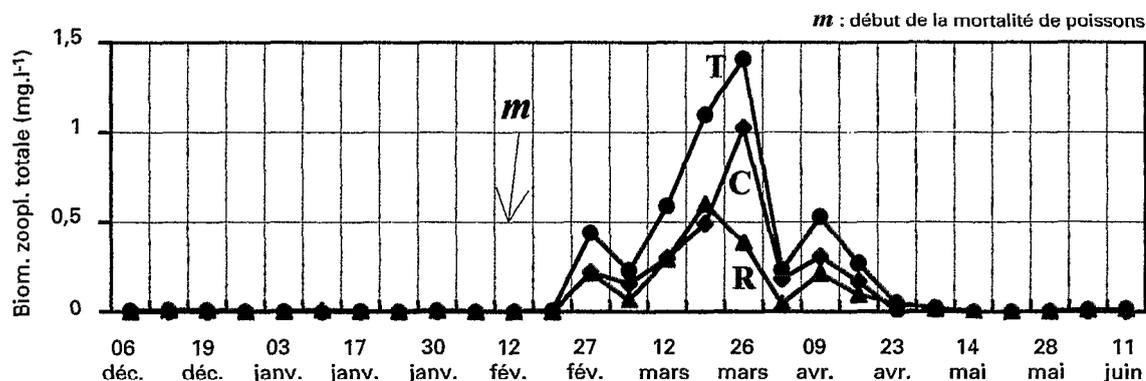


FIG. 5. — Biomasses du zooplancton total, T, des copépodes, C, et des rotifères, R, de décembre 1990 à juin 1991.
Biomass of total zooplankton, T, copepods, C, and rotifers, R, from December 1990 to June 1991.

alimentaire des phases d'adultes de *Apocyclops procerus*, ont permis de détecter la présence d'algues vertes, de champignons et de détritus.

La fraction du carbone détritique est restée très supérieure à celle de la fraction vivante (fig. 7). Il ne faut toutefois pas oublier que les bactéries et le protozooplancton, qui ne sont pas pris en compte, ont pu atteindre des densités élevées au début de la phase postmortalité, augmentant d'autant le seston vivant.

DISCUSSION

D'une façon générale, les lagunes côtières peu profondes se caractérisent par un environnement phy-

sique très variable dans le temps, qui a pour effet d'exercer une forte sélection sur les espèces zooplanctoniques et, par là, de maintenir une faible biodiversité (MARGALEF, 1969; BARNES, 1980). La lagune de la Barra, bien qu'elle ne possède pas de tributaires directs, subit alternativement l'influence des eaux de la lagune de Maricá à dominance continentale (de 2 à 5 ‰) et celle de la lagune de Guarapina à dominance marine (de 15 à 30 ‰). Dans la lagune de la Barra, les espèces prédominantes sont euryhalines : *Brachionus plicatilis* et *Hexarthra fennica* (OLIVEIRA *et al.*, 1962; HUTCHINSON, 1967; KOSTE, 1978, 1980) et *Apocyclops procerus* (REID et ESTEVES, 1984). La première se caractérise par son caractère osmoconformiste et sa tendance à l'hyperosmose (EPP et WINSTON, 1977). Elle supporte bien d'amples variations de

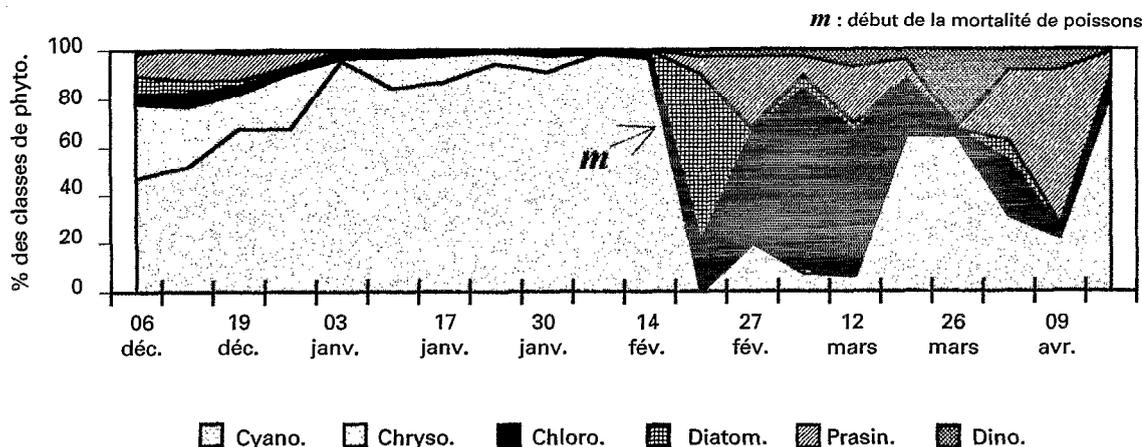


FIG. 6. — Abondances relatives des groupes phytoplanctoniques, de décembre 1990 à juin 1991.
Relative abundance of main phytoplankton groups, from December 1990 to June 1991.

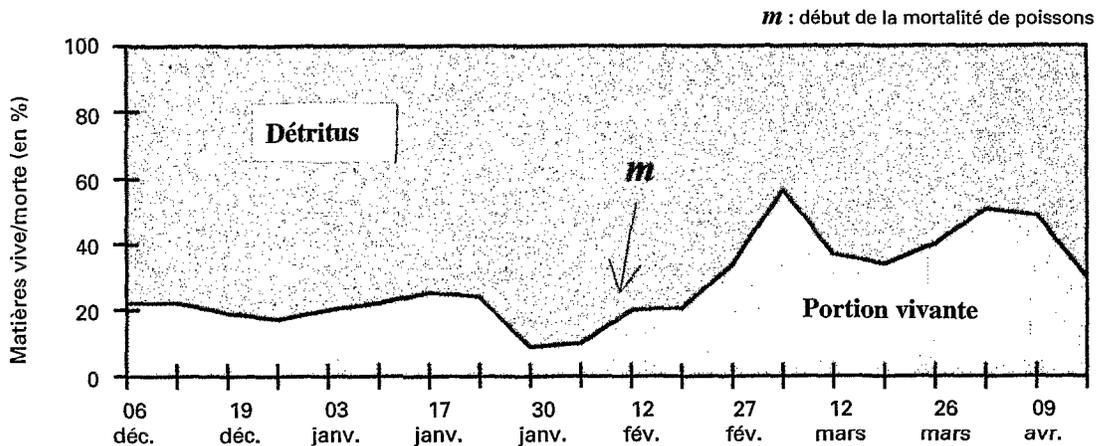


FIG. 7. — Évolution des fractions vivantes (phyto + zooplancton) et détritiques de carbone organique, de décembre 1990 à juin 1991.

Evolution of organic carbon fractions of living material (phyto + zooplankton) and detritus.

salinités (WALKER, 1981), tout en ayant une préférence pour les valeurs élevées (MIRACLE *et al.*, 1988). La deuxième espèce s'adapte à des salinités comprises entre 0,25 et 24,5 ‰ (REID et ESTEVES, 1984). Des espèces typiquement marines ou d'eau douce ne sont pas rencontrées dans la lagune. Dans la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire), ARFI *et al.* (1987) ont montré que le milieu proprement lagunaire est également peuplé par des espèces euryhalines.

Dans la lagune de la Barra, la biomasse et la composition spécifique de la communauté zooplanctonique paraissent pour une bonne part conditionnées par celles de la communauté phytoplanctonique. Ainsi, au cours de la phase de prémortalité, la densité du zooplancton s'est maintenue basse ($< 0,5 \times 10^3 \text{ ind.l}^{-1}$), tandis que celle du phytoplancton, marquée par la prédominance de Cyanophyceae (*Synechococcus elongatus* et *Synechocystis aquatilis* f. *salina*) a atteint $1,5 \times 10^6 \text{ ind.l}^{-1}$ (DOMINGOS *et al.*, 1994). Les rapports moyens des densités et des biomasses phyto/zoo ont respectivement été égaux à 3800 000/1 et à 915/1. Juste après la mortalité de poissons, les Cyanophyceae ont très fortement diminué, laissant la place aux Chlorophyceae (*Chorella vulgaris* var. *autotrophica* et *Chlorella minutissima*) puis, à partir de la fin mars et jusqu'à la mi-avril, aux Bacillariophyceae et aux Prasinophyceae (*Thalassiosira* sp. et *Pyramimonas* spp.) selon DOMINGOS *et al.* (1994). Cette période de changement a coïncidé avec une forte augmentation du zooplancton : un mois après la mortalité, les rapports qui viennent d'être évoqués sont, dans l'ordre, devenus égaux à 32000/1 et à 9/1. Mi-avril, les Cyanophyceae sont

revenues occuper une position de prédominance jusqu'à la fin du mois, tandis que la densité zooplanctonique a chuté à nouveau.

Le changement de prédominance de groupes phytoplanctoniques apparaît comme un événement décisif pour la population de copépodes (fig. 5 et 6), pour des raisons probablement d'ordre alimentaire. Des estimations préliminaires sur l'alimentation de *Apocyclops procerus*, faites dans cette étude, révèlent que cette espèce est probablement herbivore ou herbivore-détritivore. De toute façon, la larve nauplius et les jeunes copépodes de cyclopoïde sont considérés comme herbivores (POURRIOT et LESCHER-MOUTOUÉ, 1983) et représentent un goulot d'étranglement pour la croissance de cette population. Tout indique que les Cyanophyceae ne constituent pas un aliment approprié pour ce copépode, en raison soit de leur petite taille, soit de leur médiocre qualité nutritive, ou encore de libération de toxines. À cela, il faut ajouter que la présence dans le milieu d'une importante fraction de matériel détritique (en moyenne 75-90 % avant la mortalité, cf. fig. 7) est également un facteur défavorable à la croissance des copépodes (CHERVIN, 1978).

Tout comme pour les copépodes, il apparaît que le rotifère *Brachionus plicatilis* n'a pas été avantagé par la principale source d'alimentation qu'ont représenté *Synechococcus elongatus* et *Synechococcus aquatilis* f. *salina*., au cours de l'ensemble de la période d'étude. Il ne s'est vraiment développé qu'un mois après la mortalité, durant la période de la quasi-disparition des Cyanophyceae. Une corrélation significative et inverse entre les Cyanophyceae et *Brachionus plicati-*

lis est mise en évidence ($r = -0,73$; $P = 0,0004$). Cette corrélation est confirmée par certains résultats expérimentaux qui portent sur les préférences alimentaires de *Brachionus plicatilis*. Selon STARKWEATHER (1971), *Brachionus plicatilis* présente de plus forts taux de croissance de population et de reproduction nette lorsque *Dunaliella tertiolecta* lui a été offert comme aliment plutôt que la Cyanophycée *Synechocystis* sp. Pour CHOTIYAPUTTA et HIRAYAMA (1978) et JAMES et ABU-REZEK (1988), l'espèce d'algue marine *Chlorella* sp. serait l'aliment de choix de *Brachionus plicatilis* en milieu de culture. Toutefois, HIRAYAMA *et al.* (1979), en étudiant des taux de croissance et de reproduction nette de *Brachionus plicatilis* en fonction de diverses espèces phytoplanktoniques consommées, ont montré que *Chlorella* sp. et *Synechocystis elongatus* ont été à l'origine des taux les plus élevés.

En fait, la taille des proies est également à prendre en considération. SPITTLER et CRUZ (1988), en alimentant *Brachionus plicatilis* avec des granules d'amidon de différentes tailles, ont montré que les tailles des particules préférentiellement ingérées se trouvaient dans un intervalle compris entre 4 à 10 μm . Les Cyanophyceae présentes dans le milieu, de taille en moyenne égale à 2,4 μm (DOMINGOS *et al.*, 1994), ne se trouvent pas à l'intérieur de ces limites. Notons que la croissance de *Brachionus plicatilis* a été plus élevée lors de la prédominance des Chlorophyceae. Celles-ci présentent des tailles qui se situent bien à l'intérieur des limites données par SPITTLER et CRUZ (1988). STARKWEATHER (1971) et JAMES et ABU-REZEK (1988) ont fait la même observation.

Potentiellement, la prédation par les larves, les phases juvéniles de poissons et les larves de décapodes (zoé) peuvent avoir une influence sur le zooplancton. Cet aspect nécessite une estimation quantitative qui n'a pas encore été réalisée. Quoi qu'il en soit, l'hypothèse qui postule que la croissance du zooplancton est fortement limitée lorsque ce dernier s'alimente de Cyanophyceae paraît la plus plausible. Elle est confortée par diverses expériences réalisées avec d'autres organismes zooplanctoniques. Ainsi, LAMPERT (1981 et 1987), en alimentant *Daphnia pulicaria* uniquement avec *Synechococcus elongatus*, a obtenu de faibles taux de croissance de population. Selon le même auteur, ces petites algues sont bien ingérées et assimilées, mais représentent une faible valeur nutritive.

Synechocystis aquatilis f. *salina*, à la suite d'une forte carence en azote, se seraient mises à produire des toxines en février 1991, qui auraient été fatales à *Brevoortia tyrannus* (AZEVEDO et CARMOUZE, 1994). Le zooplancton a probablement été affecté par ces toxines, du moins pour une courte période. La den-

sité totale, égale à $0,25 \pm 0,12$ ind. durant la période de prémortalité, a atteint une valeur minimale de 0,01 ind. au moment de la mortalité de poissons.

Comme on pouvait le prévoir, ce sont les rotifères qui ont été les premiers à bénéficier des changements occasionnés par la mortalité des poissons, favorisés en cela par leur mode de reproduction parthénogénétique à court temps de régénération. L'œuf parthénogénétique se développe en quatorze heures, et la période juvénile dure en moyenne trente heures, à 25 °C (WALKER, 1981). En condition de laboratoire, *Brachionus plicatilis*, lorsqu'il reçoit une alimentation de Chlorophycées (*Dunaliella* sp.) aux concentrations de 2×10^5 et de 1×10^6 ind.ml⁻¹, a un temps de doublement respectivement de 1,8 et 0,9 jours à 24 °C. Il parvient à se reproduire jusqu'à des densités de 200×10^3 ind.l⁻¹ (THEILACKER et McMASTER, 1971). Ces auteurs mettent également en évidence que le taux de reproduction atteint des valeurs maximales entre 30 et 34 °C et ne chute que lorsque la salinité dépasse 25 ‰, ce qui n'est pas le cas ici puisque la salinité est comprise entre 3 et 5 ‰. Les densités de *Brachionus plicatilis* atteignent des valeurs de l'ordre de 7000 ind.l⁻¹ à la mi-mars. Des valeurs aussi élevées sont mentionnées dans d'autres milieux côtiers (WALKER, 1973; OLTRA et MIRACLE, 1992).

La reproduction des copépodes, qui comprend diverses phases larvaires, est bien plus lente que celle des rotifères. La densité maximale des adultes de *Apocyclops procerus* n'a été atteinte qu'à la fin mars dans la lagune de la Barra, six-sept semaines après la mortalité de poissons. Il est possible que le pic de nauplii, qui a suivi la mortalité, ait été le résultat d'une plus grande survie de cette phase larvaire. Proviendraient-ils seulement des femelles peu abondantes de la phase prémortalité (1 ind.l⁻¹) ou encore de copépodites en diapause dans le sédiment qui sortiraient de leur période de léthargie? En effet, certains cyclopidés peuvent entrer en diapause au cours des phases de copépodite III et IV (HUTCHINSON, 1967). BONOU (1992), à la suite d'expériences de bio-manipulation menées en étangs d'aquaculture, suppose que la recolonisation par le copépode *Mesocyclops ogunnus* proviendrait de l'interruption de la diapause des stades CIV-V. Par manque de données sur le benthos, il n'est pas possible de trancher.

Au cours de la période de haute densité de zooplancton (février-avril), le broutage du phytoplancton a certainement été intense. Les densités des algues se sont effectivement maintenues relativement basses à cette époque (fig. 8), ceci malgré des conditions de développement très favorable : nutriments en grande abondance provenant de la décomposition des poissons (fig. 9), température et durée d'ensoleillement élevées (fig. 10 et 11).

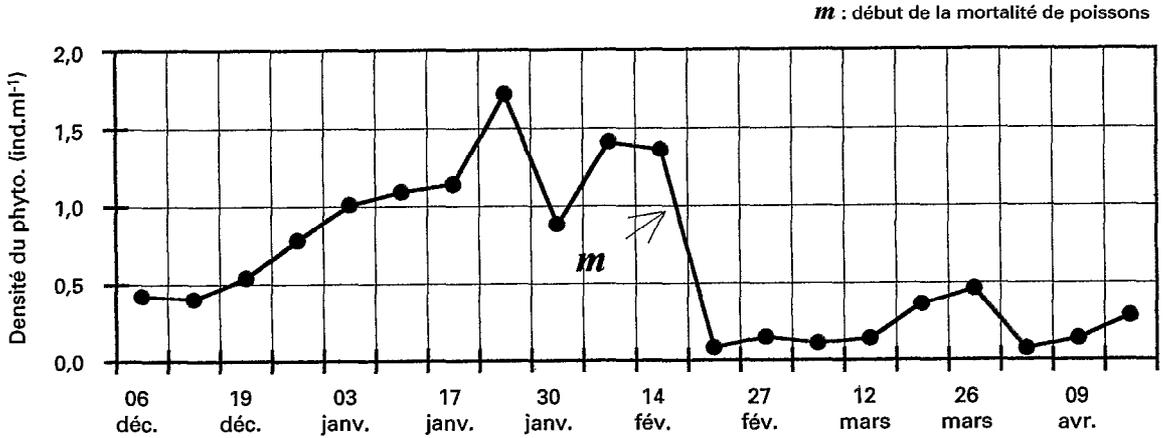


FIG. 8. — Densités du phytoplancton total, de décembre 1990 à juin 1991.
Densities of total phytoplankton, from December 1990 to June 1991.

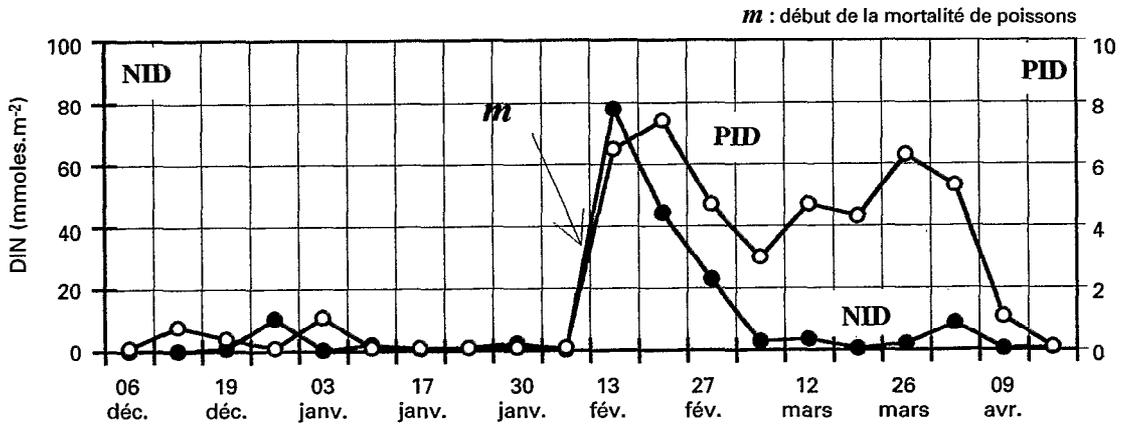


FIG. 9. — Évolution des teneurs des eaux en azote minéral dissous, NID, et en phosphore minéral dissous, PID, au cours de la période d'étude.
Evolution of dissolved inorganic nitrogen, NID, and dissolved inorganic phosphorus, PID, during the study period.

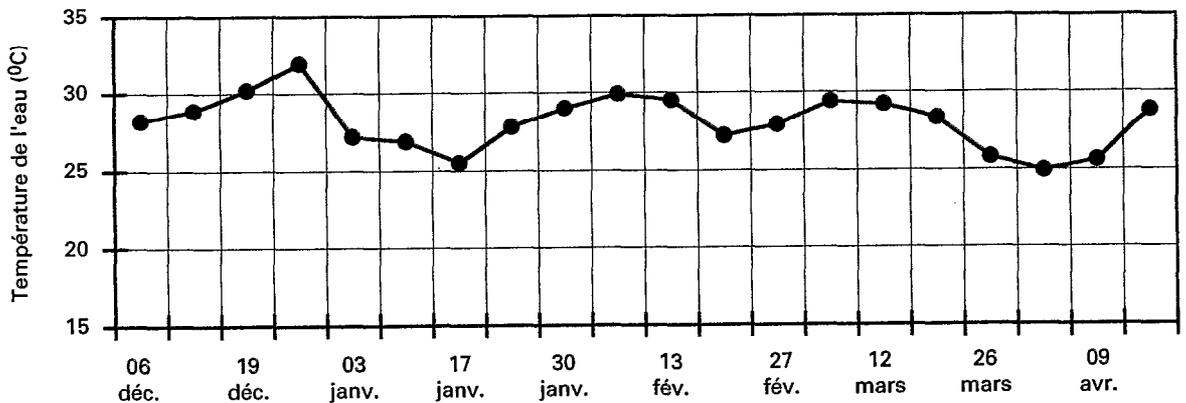


FIG. 10. — Températures moyennes de l'eau, de décembre 1990 à juin 1991.
Mean temperature of water, from December 1990 to June 1991.

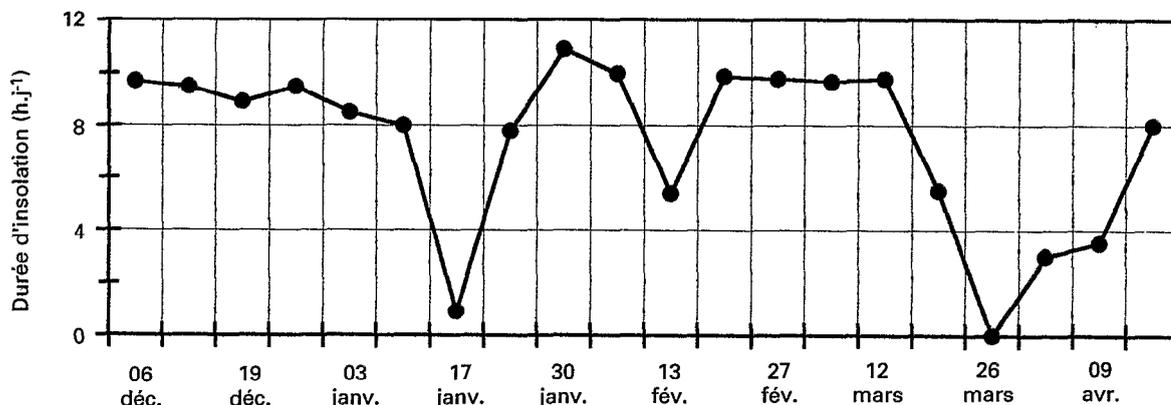


FIG. 11. — Durées d'insolation en heures par jour, de décembre 1990 à juin 1991.
Insolation duration in hours/day, from December 1990 to June 1991.

De plus, *Chlorella minutissima*, qui prédomine au début de cette période de postmortalité, est une espèce qui se reproduit très rapidement : SOMMEN (1983) rapporte que, dans le lac de Constance, elle se multiplie 2,19 fois par jour. Considérant que *Brachionus plicatilis* filtre de 4,2 à 6,0 $\mu\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ lorsqu'il s'alimente de *Chlorella* (HIRAYAMA et OGAWA, 1972, in CHOTIYAPUTTA et HIRAYAMA, 1978; WALKER, 1981), on peut calculer que 0,4 à 0,6 % des algues sont broutées par individu et par heure. Compte tenu de la densité des rotifères, la prédation peut conduire à une consommation de la communauté algale de l'ordre de 60 % par jour. Évidemment, dans un milieu naturel, les algues ne sont pas isolées par espèce de sorte que l'efficacité du broutage doit être bien plus basse.

L'influence théorique de la prédation du copépode *Apocyclops procerus* est plus difficile à estimer. Nous n'avons pas trouvé de données sur ce sujet dans la littérature. Celles qui sont fournies se réfèrent presque exclusivement au groupe des Calanoïdes. De plus, le comportement alimentaire de ce copépode reste mal connu. Néanmoins, l'augmentation notable de la population de copépodes lors de la prédominance des Chlorophyceae et des Bacillariophyceae, de février à avril, est un indice de parfaite adaptation alimentaire.

En somme, il est bien établi que les Cyanophyceae prédominent une grande partie de l'année dans les divers environnements lagunaires connus de l'État de Rio de Janeiro : La Barra (DOMINGOS *et al.*, 1994), Guarapina (KNOPPERS et MOREIRA, 1990), Urusanga et Fora (DOMINGOS et CARMOUZE, 1993). On

peut donc penser que ces milieux sont peu favorables au développement du zooplancton et, par conséquent, à leurs prédateurs. Le niveau trophique s'en trouverait simplifié et le cycle de la matière organique écourté (CARMOUZE *et al.*, 1994a). Une plus grande place serait donnée aux micro-organismes au détriment des organismes supérieurs, ce qui représenterait un facteur défavorable à la production de poissons. La mortalité de poissons apparaît comme l'un des événements qui interrompt temporairement cette organisation simplifiée de l'écosystème, permettant des changements au niveau des communautés planctoniques qui, à priori, conduisent à un développement des compartiments trophiques supérieurs.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Bias Farias et Carmen d'Élia Sampaio qui ont assuré une grande partie du travail de prélèvement, Patricia Domingos et Vera L. de M. Huszar pour les données sur le phytoplancton, Sandra M. F. O. Azevedo pour ses suggestions sur la physiologie des algues et pour la bibliographie qu'elle nous a fournie, Walter Koste et Carlos E. F. da Rocha pour l'identification des rotifères et des copépodes, Éli A. T. Gomes pour son aide aux comptages d'organismes, Fernando B. Noll pour sa contribution à l'élaboration des graphiques. Nous remercions également la Fapesp (Fondation ampère à la recherche de l'État de São Paulo) pour l'obtention d'une bourse d'étude pour M. S. M. Castilho, l'Orstom pour le financement des travaux de terrain, et le département de Géochimie de l'université fédérale Fluminense qui a servi d'infrastructure de base pour la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES

- ARFI (R.), PAGANO (M.) SAINT JEAN (L.), 1987. — Communautés zooplanctoniques dans une lagune tropicale (la lagune Ébrié, Côte d'Ivoire) : variations spatio-temporelles. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (1) : 21-36.
- AZEVEDO (S. M. F. O.), CARMOUZE (J.-P.), 1994. — Une mortalité de poissons dans une lagune tropicale (Brésil) durant une période de dominance de Cyanophyceae. Coïncidence ou conséquence? *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 265-272.
- BARNES (R. S. K.), 1980. — *Coastal lagoons. The natural history of a neglected habitat.* Cambridge, Cambridge University Press., 106 p.
- BARROSO-VANACÔR (L.), PERRIN (P.), CARMOUZE (J.-P.), 1994. — Le système lagunaire de Maricá-Guarapina (Brésil) et ses modifications écologiques récentes d'origine anthropique. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 189-197.
- BONOU (C. A.), 1992. — *Étude de la productivité planctonique dans les étangs d'aquaculture en milieu saumâtre tropical.* Thèse, Institut national Polytechnique de Toulouse, 227 p.
- CARMOUZE (J.-P.), FARIAS (B. M.), DOMINGOS (P.), 1994 a. — Évolution du métabolisme d'une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 199-215.
- CARMOUZE (J.-P.), ÉLIA SAMPAIO (C. D'), DOMINGOS (P.), 1994 b. — Évolution des stocks de matière organique et de nutriments dans une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 217-234.
- CHERVIN (M. B.), 1978. — Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.*, 49 : 265-275.
- CHOTIYAPUTTA (C.), HIRAYAMA (K.), 1978. — Food selectivity of the Rotifer *Brachionus plicatilis* feeding on phytoplankton. *Mar. Biol.*, 45 : 105-111.
- DOMINGOS (P.), 1991. — *Estrutura da comunidade fitoplanctônica e produção primária na laguna de Saquarema, RJ.* Niterói, Universidade Federal Fluminense, Dissertação de Mestrado, 156 p.
- DOMINGOS (P.), CARMOUZE (J.-P.), 1993. — Influences des intrusions de masses d'air polaires sur le phytoplancton et le métabolisme d'une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 26 (4) : 257-268.
- DOMINGOS (P.), HUSZAR (V. L. M.), CARMOUZE (J.-P.), 1994. — Composition et biomasse du phytoplancton d'une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 235-250.
- DOOHAN (M.), 1973. — An energy budget for adult *Brachionus plicatilis* Muller (Rotatoria). *Oecologia*, 13 : 351-362.
- EPP (R. W.) WINSTON (P. W.), 1977. — Osmotic regulation in the brackish water rotifer *Brachionus plicatilis* (Muller). *J. Exp. Biol.*, 68 : 151-156.
- HIRAYAMA (K.), TAKAGI (K.), KIMURA (H.), 1979. — Nutritional effect of eight species of marine phytoplankton on population growth of the Rotifer, *Brachionus plicatilis*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 45 (1) : 11-16.
- HUTCHINSON (G. E.), 1967. — *A treatise on limnology. II-Introduction to lake biology and the limnoplankton.* New York, John Wiley and Sons, Inc., 1115 p.
- JAMES (C. M.), ABU-REZEK (T. S.), 1988. — Effects of different cell densities of *Chlorella capsulata* and a marine *Chlorella* sp. for feeding the Rotifer *Brachionus plicatilis*. *Aquaculture*, 69 : 43-56.
- KJERFVE (B.), KNOPPERS (B. A.), MOREIRA (P. F.), TURCO (B. J.), 1990. — Hydrological regime in Lagoa de Guarapina, a shallow Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnol. Brasil.*, 3 : 931-949.
- KNOPPERS (B. A.), MOREIRA (P. F.), 1990. — Material em suspensão e sucessões fitoplanctônicas na lagoa de Guarapina-RJ. *Acta Limnol. Brasil.*, 3 : 291-317.
- KNOPPERS (B. A.), KJERFVE (B.), CARMOUZE (J.-P.), 1991. — Trophic state and turn-over time in six choked coastal lagoons in Brazil. *Biogeochemistry*, 14 : 149-166.
- KOSTE (W.), 1978. — *Rotaria. Die Rädertier Mitteleuropas.* Berlin, Gebrüder Borntraeger, 2 vol., I. Textbd., 673 p., II. Tafelbd., 476 p.
- KOSTE (W.), 1980. — Das Rädertier — Porträt : *Brachionus plicatilis*, ein Salzwasserrädertier. *Mikrokosmos*, 68 : 149-166.
- LAMPERT (W.), 1981. — Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 66 (3) : 285-298.
- LAMPERT (W.), 1987. — Feeding and nutrition in *Daphnia*. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 45 : 143-192.
- MCCAULEY (E.), 1984. — «The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples». In Downing (J. A.), Rigler (F. H.), éd. : *A manual on methods of assesment of secondary productivity in fresh wate*, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 2^e édition : 228-265.
- MARGALEF (R.), 1969. — «Comunidades planctônicas em lagunas litorales». In : *Lagunas Costeras.* Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras, Mexico D.F., Unan-Unesco : 545-562.

- MENEZES (M.), DOMINGOS (P.), 1994. — La flore planctonique d'une lagune tropicale (Brésil). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 273-297.
- MIRACLE (R. M.), SERRA (M.), OLTRA (R.), VICENTE (E.), 1988. — Differential distribution of *Brachionus* species in the coastal lagoons. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25 : 2006-2015.
- OLIVEIRA (L. P. H.), NASCIMENTO (R. K. L.), KRAU (L.), MIRANDA (A. S. A.), 1955. — Observações biogeográficas e hidrobiológicas sobre a lagoa de Maricá, Rio de Janeiro, *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 53 (2-4) : 171-227.
- OLIVEIRA (L. P. H.), NASCIMENTO (R. K. L.), MIRANDA (A. S. A.), 1957. — Observações hidrológicas e mortalidade de peixes na lagoa Rodrigo de Freitas. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 55 (2) : 211-271.
- OLIVEIRA (L. P. H.), NASCIMENTO (R. K. L.), MIRANDA (A. S. A.), 1962. — Observações ecológicas sobre *Brachionus plicatilis* Mueller em águas tropicais, salobras e mesoapróbicas (Rotatoria). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 60 (2) : 155-163.
- OLTRA (R.), MIRACLE (R. M.), 1992. — Seasonal succession of zooplankton populations in the hypertrophic lagoon Albufera of Valencia, Spain. *Arch. Hydrobiol.*, 124 (2) : 187-204.
- POURRIOT (R.), LESCHER-MOUTOUÉ (F.), 1983. — Problèmes de stratégies alimentaires chez le zooplancton d'eau continentale. *Bull. Soc. Zool. France*, 108 : 485-498.
- REID (J. W.), ESTEVES (F. A.), 1984. — «Considerações ecológicas e biogeográficas sobre a fauna de copépodos (Crustacea) planctônicos e bentônicos de 14 lagoas costeiras do Estado do Rio de Janeiro». In : *Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras*, Niterói, Universidade Federal Fluminense : 305-326.
- SOARES (O. L.), 1964. — *Florescimento de «Red Water» em consequência da poluição*. Bogotá, AIDIS, IX Congresso da Associação Interamericana de Engenharia Sanitária, 14 p.
- SOMMER (U.), 1983. — Nutrients competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments. *Arch. Hydrobiol.*, 96 (4) : 399-416.
- SPITTLER (P.), CRUZ (S. A.), 1988. — La selección del tamaño de las partículas alimenticias por *Brachionus plicatilis* and its evaluation as a food for larval anchovies. *Mar. Biol.*, 10 : 183-188.
- STARKWEATHER (P. L.), 1971. — Reproductive and functional responses of the rotifer *Brachionus plicatilis* to changing food density. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23 : 2001-2005.
- THEILACKER (G. H.), McMASTER (M. F.), 1971. — Mass culture of rotifera *Brachionus plicatilis* and its evaluation as food for larval anchovies. *Mar. Biol.*, 10 : 183-188.
- WALKER (K. F.), 1973. — Studies on a saline lake ecosystem. *Aust. J. M. Freshwat. Res.*, 24 : 21-71.
- WALKER (K. F.), 1981. — A synopsis of ecological information on the saline lake rotifer *Brachionus plicatilis* Muller 1786. *Hydrobiologia*, 81 : 159-167.